

**Centro de Investigaciones Marinas
Universidad de La Habana**

**Variación espacial y temporal de las
asociaciones de algas en zonas del sublitoral
norte habanero, Cuba**



**Tesis presentada en opción al Título Académico de Master
en Biología Marina y Acuicultura con mención en Ecología
Marina**

Autor: Lic. Abel Valdivia Acosta

Tutor: Dra. Ana María Suárez Alfonso

La Habana 2004

A mi hermano

AGRADECIMIENTOS

Solo pretendo mencionar a todas aquellas personas que directa o indirectamente han tenido que ver con la culminación de este documento.

A mis padres por todo el amor y el apoyo que me han brindado durante toda mi vida, por confiar en mí en los momentos difíciles y por que su preocupación no fue en vano.

A mi hermano por su presencia y espero que este ejemplo le sirva de guía para que siga adelante.

A la ñere por todas las cosas que hemos pasado juntos, por su comprensión, por sus palabras llenas de optimismo y por un millón de detalles que no caben en un pedazo de papel.

A Ana María por su confianza, por ser parte de esta investigación, por sus consejos y por todas las sugerencias realizadas.

A Naude por su paciencia, por todo su amor, por toda su ayuda, por lo momentos que estamos viviendo.

Al Gaspar por su ayuda en la estadística y por ser autor intelectual de este documento.

A Coqui, Iván, Luis, por su ayuda con los muestreos, conseguir el carro, merienda, balanza, microscopios y un montón de cosas más, etc.

A Ariel, por su amistad incondicional, por estar siempre ahí cuando lo necesitaba, por su laptop, por compartir sueños grandes pero no imposibles.

A Maickel, Julia, el hierro, Papo Talía, Iván por soportarnos días enteros, incluso sábados.

A mi profesora María Elena Ibarra por todo su esfuerzo y ejemplo digno de admiración.

A Niurka, Aimeé, Carmen, papito, Amalia, Alexis por su apoyo en diferentes aspectos.

A los profesores de la maestría: Manolo, Sylvita, Elvira, Laida, Marysabel, Tsai, por todo lo que he aprendido de ellos en estos dos últimos años.

A Yuri y Hanaina por su apoyo con la bibliografía y estar siempre dispuestas en busca de nueva información.

A Daylin por que hace muchos años que navegamos juntos en esto.

A mis estudiantes Romina, Yuliet, Yeni, Darly por su comprensión cuando no pude ayudarles en sus cosas, por brindarme su apoyo en la mías, pero sobre todo, por su amistad.

A Patri, Elen, el charli, Oyaima, Ivet y Lalana porque de alguna u otra forma estuvieron involucrados en esta investigación.

A la gente del tercer piso, Yamilet, Tanita, Erick y Aidita por su ayuda en los materiales de laboratorio.

A los amigos de siempre por compartir aquellos momentos que se quedan en el alma: Ariadna, Tony, Patry, Alejo, Krys, Rayner, Iriam, Silvio, Laura, Jose, Adianez, Ivon, Arlet, Yoenit, Marcia.

A mis amigos y profesores de Bermudas Fred, Sam, Nancee, Lisa, Angel, Amanda por el descubrimiento de un mundo diferente.

A todos aquellos que no he mencionado pero que están aquí hoy soportando mis palabras les agradezco su presencia de todo corazón.

Mil gracias a todos !!!!

RESUMEN

Se investiga la variación espacial y estacional de la composición por especies, cubrimiento y biomasa de las asociaciones de algas. Dos sitios contaminados correspondientes a las zonas adyacentes a la desembocadura de la Bahía de La Habana y el río Almendares fueron analizados y se comparan con dos sitios de referencia en Miramar. En cada sitio se estudian los biotopos de plano rocoso y veril inferior. Los muestreos se realizaron en los meses de febrero, mayo y agosto del año 2002. La composición por especies fue analizada mediante frecuencias de aparición. La cobertura vegetal se estima mediante censo visual utilizando un cuadrante de 0.0625 m². Se definen ocho categorías de cubrimiento: seis grupos morfofuncionales, césped de algas y cianobacterias bentónicas. El índice de biomasa empleado fue peso seco. La estructura de las asociaciones de algas en cuanto a composición por especies y cubrimiento en las zonas contaminadas es diferente a la de los sitios menos impactados. En los sitios impactados son frecuentes especies indicadoras de contaminación, mientras que en los sitios de referencias existe una flora típica de arrecifes coralinos. La estructura en cuanto a biomasa, sin embargo, mostró diferencias entre biotopos. El cubrimiento total de algas es elevado en todas las estaciones evidenciando una degradación general del arrecife independientemente de la influencia por contaminación, por lo tanto son varios los factores que determinan la estructura actual de las asociaciones de algas. Existe una asociación muy estrecha entre el cubrimiento y la biomasa para algunos grupos morfofuncionales. Las algas foliáceas y filamentosas presentan mayor cobertura y biomasa en los sitios contaminados, sobre todo en los meses de mayo y agosto lo que responde a una mayor entrada de nutrientes. Las algas ramificadas coriáceas son más abundantes en los sitios de referencia. Las algas ramificadas carnosas y el césped son muy variables y están influenciados por diversos factores como competencia con otros grupos de algas, disponibilidad de sustrato y sedimentación. La cobertura de algas costrosas coralinas es muy baja en todas las estaciones evidenciando una degradación marcada en los arrecifes coralinos de la región. El florecimiento de cianobacterias bentónicas en los meses de mayo en la zona adyacente al río pudo ser causado por el incremento de la descarga de la fuente de contaminación. Existe poca diferenciación entre biotopos.

TABLA DE CONTENIDOS

1. INTRODUCCIÓN	1
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	6
2.1. Metodologías de muestreo	6
2.2. Análisis de comunidades	7
2.3. Grupos morfofuncionales	8
2.4. Efectos de la entrada excesiva de nutrientes	10
2.5. Efecto de las enfermedades, sobrepesca y competencia	15
2.6. Estudios experimentales	17
2.7. Modelo conceptual integral	19
3. MATERIALES Y MÉTODOS	23
3.1. Área de estudio	23
3.2. Diseño de muestreo	24
3.3. Análisis de datos	27
4. RESULTADOS	30
4.1. Curvas acumuladas	30
4.2. Análisis multidimensional	31
4.3. Análisis de similitud	33
4.4. Análisis de varianzas	33
5. DISCUSIÓN	44
5.1. Curvas acumuladas	45
5.2. Análisis multidimensional	46
5.3. Análisis de similitud	52
5.4. Análisis de varianzas	53
5.5. Análisis integral de los resultados	63
6. CONCLUSIONES	70
7. RECOMENDACIONES	73
8. REFERENCIAS	74
9. FIGURAS Y TABLAS	84
10. ANEXOS	114

1. INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral y en particular los del Caribe están sufriendo una degradación a un ritmo acelerado en los últimos años. La disminución en la diversidad y cobertura coralina ha estado aparejada con un cambio en la estructura de las asociaciones de algas (Hughes *et al.*, 1987; Klumpp y McKinno, 1992; Hoegh-Guldberg, 1999; Wilkinson, 2000; Szmant, 2001). Un incremento en la entrada de nutrientes al ecosistema, el aumento de procesos de sedimentación, el calentamiento global, la escasez de peces herbívoros y las mortalidades masivas de corales y de especies claves, son algunas de las consecuencias de la actividad humana en áreas costeras tropicales y promueven, directa e indirectamente, el aumento del cubrimiento y la biomasa de algas (Lapointe, 1999; McClanahan *et al.*, 2001a). Las causas del cambio dramático en gran parte de los arrecifes coralinos modernos, antiguamente dominados por corales y actualmente por algas, han sido unos de los tópicos más importantes y controvertidos discutidos por la comunidad científica especializada. La mayoría de estas investigaciones han estado enfocadas en dos factores fundamentales: el herbivorismo y la entrada adicional de nutrientes al ecosistema de forma natural o antrópica (Szmant, 1997; McCook, 2001; Thacker *et al.*, 2001). Estos factores, en conjunto, pueden actuar de forma compleja alterando la dinámica de las asociaciones fitobentónicas.

Las asociaciones de algas arrecifales son muy productivas (Hatcher, 1990) pero fuertemente pastoreadas por organismos herbívoros, principalmente peces y erizos. Los herbívoros son capaces de mantener la estructura de las asociaciones de algas a un estado donde predominan grupos que han desarrollado evolutivamente

adaptaciones morfológicas y fisiológicas en respuesta a una alta presión de pastoreo (Steneck y Dethier, 1994; Carpenter, 1997). En los arrecifes coralinos saludables la biomasa de algas es generalmente baja y una serie de invertebrados bentónicos como corales, gorgonáceos y esponjas son los dominantes sobre el sustrato. En aquellos arrecifes degradados por sobrepesca, la biomasa de algas está incrementada y el sustrato disponible es colonizado rápidamente por determinados grupos oportunistas, de crecimiento rápido y altas tasas de reproducción y/o por grupos de poca susceptibilidad al herbivorismo (Szmant, 2002).

Históricamente se ha planteado que las algas que se desarrollan en los arrecifes coralinos están limitadas por las bajas concentraciones de nutrientes, necesarios para el óptimo desarrollo de estos ecosistemas (Bell, 1992; Lapointe, 1997). Las algas pueden aumentar el potencial de crecimiento con un incremento en la disponibilidad de nutrientes, por lo que cualquier cambio en la estructura de la comunidad, siempre y cuando los herbívoros no hayan sido afectados, se ha atribuido al efecto antropogénico sobre estos ecosistemas (Pastorok y Bilyard, 1985; Lapointe, 1997).

El desarrollo urbano asociado a la zona costera es uno de los problemas fundamentales que afrontan los arrecifes coralinos en varias regiones del mundo (Szmant, 2002). La contaminación producida por la descarga de aguas residuales, sustancias tóxicas e hidrocarburos actúa sinérgicamente con la sobre-explotación de recursos pesqueros y conlleva la aparición de respuestas complejas en el ecosistema. Por lo tanto, determinar cuales son las contribuciones individuales de cada uno de los factores que actúan en la degradación de la comunidad es sumamente difícil.

El sublitoral norte habanero está afectado en gran medida por fuentes de contaminación puntuales tales como: las desembocaduras de la Bahía de la Habana, el río Almenadares y descargas de aguas residuales (Villasol *et al.* 1983; Mederos *et al.*, 1984; Reyes *et al.*, 1998). Tanto el río como la bahía han sido históricamente contaminados por desechos domésticos e industriales ejerciendo un efecto perjudicial sobre los ecosistemas costeros marinos de la capital cubana (Aguilar y González-Sansón, 2002). Los efectos negativos de estos flujos contaminantes sobre las comunidades que se desarrollan en sus inmediaciones han sido estudiados por varios autores. Los primeros estudios, básicamente descriptivos, incluyen la caracterización de las poblaciones de corales (Herrera y Martínez-Estalella, 1987), de gorgonáceos (Herrera y Alcolado, 1983) y de esponjas (Alcolado y Herrera, 1987). Los resultados más importantes de estos trabajos evidencian la existencia de un gradiente de deterioro de las comunidades bentónicas a lo largo de la costa, relacionado fundamentalmente con la descarga de hidrocarburos por la desembocadura de la Bahía de la Habana. Según estos autores, la mayoría de las alteraciones en la estructura de las comunidades de invertebrados fueron detectadas al oeste de este puerto, mientras que en las zonas de Miramar, más alejadas de la fuente de disturbio, se observaron que las condiciones de contaminación no eran tan severas.

Sobre la base de estos estudios, se realizaron otros trabajos con el objetivo de demostrar, a una escala menor, los efectos de la contaminación producida por estas fuentes de disturbios en las asociaciones de peces arrecifales (Aguilar y González-Sansón, 2000; 2002; Aguilar *et al.*, 2000; González-Sansón y Aguilar, 2000; 2002; 2003); en las asociaciones de invertebrados, principalmente corales,

gorgonáceos y esponjas (Guardia y González-Sansón, 2000 a, b; Guardia *et al.*, 2001) y en las comunidades del meibentos (Armenteros *et al.*, 2003). Los resultados obtenidos confirman, en gran medida, lo observado en etapas anteriores por otros investigadores en cuanto a la contaminación de naturaleza diversa. Sin embargo, de los análisis de la ictiofauna se hace evidente que la región está sometida a una excesiva sobrepesca que se refleja en la ausencia, casi total, de especies de tamaño medio y mediano (meros y pargos) y una disminución drástica de las poblaciones de herbívoros (Aguilar y González-Sansón, 2002; González-Sansón y Aguilar, 2003).

La respuesta de las asociaciones de algas a la contaminación, provocada por estas fuentes de disturbios o por la reducción del herbivorismo, no ha sido objeto de estudio en ninguno de los trabajos citados. Aguilar *et al.* (2000) presentan un inventario de los componentes más comunes de la flora y fauna del arrecife costero de la Caleta de San Lázaro en cual se da a conocer una lista de especies de algas. Guardia y González-Sansón (2000b) y Guardia *et al.* (2001) presentan resultados generales en cuanto al cubrimiento de algas totales pero solo se discuten superficialmente y se hacen inferencias especulativas a determinadas respuestas. No existe ningún estudio en espacio y tiempo que analice, específicamente, las posibles variaciones de las asociaciones de algas en estos sitios. Las asociaciones de algas posiblemente sean los organismos que más reflejan las condiciones que se imponen en dicha zona con relación a la contaminación, debido a la poca complejidad de sus estructuras y relativamente altas tasas de crecimiento.

En este estudio se pretende evaluar que efecto pudieran tener aquellas fuentes puntuales de contaminación, como son las desembocaduras de la bahía habanera y el

río Almendares, sobre las asociaciones fitobentónicas que se desarrollan en sus inmediaciones. Para obtener resultados confiables y sin sesgos de los efectos negativos de determinados disturbios sobre estos organismos es necesario compararlos con áreas que no han sido afectadas. Sin embargo, es difícil encontrar sitios verdaderamente limpios que sirvan como referencia, por lo que se compararán con sitios que presentan un menor impacto en este sentido.

Hipótesis

Las asociaciones de algas que se desarrollan en las inmediaciones de las desembocaduras de la Bahía de La Habana y el río Almendares presentan variaciones en espacio y tiempo de variables como composición por especies, cubrimiento y biomasa, debido a la influencia de estas fuentes de contaminación.

Objetivos

- Comparar las variaciones en espacio y tiempo de la composición por especies de algas en dos zonas contaminadas en relación con dos sitios de referencia.
- Analizar la variación espacial y temporal de la altura del dosel y cubrimiento de determinados grupos de algas y su utilidad como indicador de las condiciones ambientales que se imponen en estas zonas.
- Dilucidar el comportamiento espacial y temporal de la biomasa en algunos grupos de algas comprobando una posible asociación con los análisis de cobertura vegetal.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. Metodologías de muestreo

La naturaleza de las técnicas de muestreo, utilizadas para el estudio de las asociaciones de algas, es vital para aquellas investigaciones que involucran el análisis numérico de la información. La obtención de datos en terreno consume tiempo y, por lo tanto, la técnica de muestreo debe proporcionar el máximo de información con relación al tiempo y esfuerzo empleados (Farrel *et al.*, 1995).

Generalmente son utilizados cuadrantes como unidades de muestreo para la recolección de los datos en forma objetiva (Dethier *et al.*, 1993), aunque el transepto lineal también es común (McClanahan *et al.*, 2001a). La forma del emplazamiento de las unidades de muestreo depende de la zona o tipo de biotopo objeto de estudio. La ubicación aleatoria de las muestras es utilizada frecuentemente en zonas homogéneas como por ejemplo: zonas someras cubiertas por algas en regiones templadas o en biotopos específicos de arrecifes coralinos (Airoidi, 2001; Stimson *et al.*, 2001). La zona intermareal, sin embargo, es una región marcadamente heterogénea y no puede ser analizada adecuadamente mediante la ubicación aleatoria de las muestras, por lo que ha sido generalmente estudiada mediante líneas de transeptos (Littler y Littler, 1986).

El tamaño óptimo y número de los cuadrantes necesarios es un aspecto importante a considerar (Littler y Littler 1986). El área de la unidad de muestreo debe responder a los objetivos específicos del estudio que se está realizando y a la variabilidad natural de las especies o biotopos analizados. El tamaño de los cuadrantes más utilizados en

arrecifes coralinos son los de 0.5 x 0.5 m y de 0.25 x 0.25 m (Dethier *et al.*, 1993; Thacker *et al.*, 2001; Williams y Polunin, 2001; McClanahan *et al.*, 2001b). En zonas templadas se han utilizado cuadrantes de 6.5 x 6.5 cm, 15 x 15 cm y 0.5 x 0.5 m (Coyer *et al.*, 1993; Airoidi, 2000; 2001).

Los métodos de muestreos más comunes para estimar el porcentaje de cobertura son el censo visual directo y la ubicación de puntos aleatorios (Dethier *et al.*, 1993). Este autor discute las ventajas y desventajas de las dos metodologías. Los métodos que utilizan la fotografía y el video son los más frecuentes en los últimos años (Williams y Polunin, 2001; Lirman, 2001; McCook, 2001). Estos son ventajosos sobre el censo visual directo por que se disminuye el tiempo de inmersión, se puede cubrir un área más extensa y proporcionan estimados más reales de cobertura, ya que trabaja sobre la base de procesadores de imágenes digitales. No obstante, son relativamente costosos y el tiempo de procesamiento de imágenes en el laboratorio puede ser largo.

2.2. Análisis de comunidades

Para el estudio de las asociaciones de algas como un todo es de vital importancia el análisis multidimensional de los datos obtenidos debido a que más de una característica, especies o variables ambientales, son registradas por sitios de muestreo (Farrel *et al.* 1995). Las técnicas del análisis multivariado pretenden reducir datos multidimensionales complejos, a representaciones de baja dimensionalidad que puedan ser fácilmente interpretadas y graficadas. A partir de estas representaciones a lo largo de gradientes (métodos de ordenación) o como grupos (métodos de clasificación) se pueden formular hipótesis que involucran factores ambientales específicos (Clark y Warwick, 2001).

El estudio de las asociaciones de algas se basa en tres aspectos fundamentales: análisis de presencia/ausencia, cubrimiento y biomasa vegetal. Los pocos estudios realizados en la costa norte del sublitoral habanero, en los últimos años, están enfocados en los dos primeros análisis (Guardia y González-Sansón, 2000b; Guardia *et al.*, 2001). La mayoría de los estudios de comunidades en el Caribe y en el mundo utilizan los índices de cubrimiento y biomasa de grupos morfofuncionales para determinar las variaciones en espacio y tiempo de la estructura de las asociaciones de algas (Carpenter, 1986; Airoidi, 2001; McCook, 2001; McClanahan *et al.*, 2001; Williams y Polunin, 2001; Szmant, 2002).

2.3. Grupos morfofuncionales

Numerosos han sido los estudios que demuestran que la morfología de las algas está frecuentemente relacionada con varios rasgos funcionales importantes que incluyen: productividad, respiración, tasa de crecimiento, éxito reproductivo, longevidad, resistencia al estrés físico, susceptibilidad a los herbívoros y habilidad competitiva (Littler, 1980; Littler y Littler 1980; Littler y Arnold, 1982). Basado en estas observaciones, las algas morfológicamente similares son usualmente clasificadas entre seis y ocho grupos morfofuncionales polifiléticos; los cuales difieren en varias características ecológicas y responden diferencialmente a las perturbaciones como herbivorismo, desecación y fuerza del oleaje (Littler y Littler, 1980; Littler y Littler, 1984; Hay, 1994; Steneck y Dethier, 1994).

Littler y Littler (1980) definen seis grupos morfofuncionales principales: algas foliáceas, filamentosas, ramificadas carnosas, ramificadas coriáceas, articuladas calcáreas, y costrosas coralinas. Las algas foliáceas presentan estructuras relativamente sencillas,

de talos compuestos por una o pocas capas de células a modo de láminas. Las filamentosas tienen talos formados por una o pocas series de células. Las algas ramificadas carnosas y coriáceas presentan una gran cantidad de grupos heterogéneos. El rasgo esencial que las identifica es la mayor complejidad de sus talos y estructuras reproductoras mayor desarrolladas. Las articuladas calcáreas tienen alta concentraciones de carbonato de calcio en sus talos y la mayoría de las especies están compuestas por segmentos. Las algas costrosas coralinas son las que presentan un componente de carbonato de calcio mucho mayor y crecen incrustadas sobre el sustrato (Littler, 1980; Littler y Littler 1980; Littler y Arnold, 1982; Littler y Littler, 1984; Steneck y Dethier, 1994). Para analizar por menores de esta clasificación es necesario remitirse a la bibliografía citada.

En los sistemas arrecifales existen entidades vegetales que juegan un papel clave en la dinámica de sus comunidades y no son incluidas dentro de la clasificación anterior. El césped de algas, definido como grupo morfofuncional por Steneck y Dethier (1994), son asociaciones complejas con no más de 2 cm de altura de dosel y contribuyen significativamente al cubrimiento general vegetal en los arrecifes coralinos modernos y en zonas templadas (Williams y Carpenter, 1997; Airoldi, 2001; McClanahan *et al.*, 2001a; McCook, 2001). El césped de algas está compuesto al menos por cuatro de los grupos morfofuncionales definidos por Littler y Littler (1980): estadios pequeños de algas filamentosas, foliáceas, ramificadas carnosas y articuladas calcáreas (Airoldi, 2000). La interpretación más común que se le ha dado a este grupo es la de su capacidad para retener sedimentos (Airoldi, 1998; Airoldi y Virgilio, 1998; Purcell y Bellwood, 2001).

Otro de los grupos que pueden representar indicadores claves del estado de las comunidades arrecifales son las cianobacterias bentónicas y tampoco son incluidas dentro de ninguno de los grupos morfofuncionales definidos anteriormente. Las cianobacterias bentónicas desempeñan un papel muy importante en el arrecife fijando el nitrógeno inorgánico disuelto en la columna de agua (Thacker *et al.*, 2001). Además pueden ser indicadoras de una entrada excesiva de nutrientes al ecosistema manifestado en un florecimiento repentino de las poblaciones de determinadas especies (Fong *et al.*, 1993; Miller *et al.*, 1999). Sin embargo, la abundancia de cianobacterias no está positivamente relacionada con la disponibilidad de nitrógeno y fósforo y sus respuestas a los factores ambientales son mucho más complejas (Cowell y Botts, 1994).

El empleo de los grupos morfofuncionales está altamente cuestionado en los últimos años ya que no siempre se cumplen las predicciones que han sido comprobadas en los experimentos de laboratorios controlados (Dudgeon *et al.*, 1995; Padilla y Allen, 2000). Considerando sus limitaciones, el estudio de las asociaciones de algas empleando grupos morfofuncionales es muy útil para entender y predecir las variaciones generales en espacio y tiempo de la estructura de las comunidades sin tener que hacer un análisis por especies, casi siempre tedioso y prácticamente imposible.

2.4. Efectos de la entrada excesiva de nutrientes

El cambio de fase en los arrecifes coralinos modernos (dominados por corales a dominados por algas) ha sido atribuido principalmente a los efectos de un aumento de la disponibilidad de nutrientes y a la reducción de la abundancia de los herbívoros por sobrepesca y enfermedades (Done, 1992; Hughes, 1994; Lapointe, 1997). La

estructura de las comunidades coralinas no está determinada solo por el potencial de crecimiento de las algas debido a la entrada excesiva de nutrientes o por falta de herbívoros (Dubinsky y Stambler, 1996; Thacker *et al.*, 2001). La sedimentación, los huracanes, las enfermedades, el blanqueamiento coralino, los daños físicos, la sobrepesca de depredadores topos, y las formas de pesca destructivas, son solo ejemplos de los disturbios que han contribuido al deterioro de los arrecifes de coral (Hughes *et al.*, 1999; Larcombe y Woolfe, 1999; McCook, 1999; Porter *et al.*, 1999). Algunos de estos factores antropogénicos pueden causar los mismos efectos que una entrada excesiva de nutrientes.

La mayoría de los trabajos realizados en arrecifes con relación a un enriquecimiento en nutrientes se enfocan en determinados formas orgánicas e inorgánicas del nitrógeno y el fósforo (Furnas *et al.*, 1995; Lapointe, 1997; Schaffelke, 2001). Estos incluyen nitrato, nitrito, amonio, fosfato, así como compuestos orgánicos disueltos que pueden ser remineralizados a compuestos inorgánicos disponibles para los productores primarios (Schaffelke, 1999; Szmant, 2002). En muchas zonas costeras del mundo y del Caribe la actividad humana ha provocado un incremento en la entrada de nutrientes a los ecosistemas denominando nutrificación (Schaffelke, 1999). Este fenómeno puede ocasionalmente provocar eutrofización, un término que describe un proceso mucho más complejo que involucra cambios físicos, químicos y biológicos en el ecosistema (Nixon, 1995).

Frecuentemente son utilizados modelos conceptuales para sintetizar el efecto de los nutrientes en la estructura de las comunidades arrecifales (Szmant, 2002). Littler y Littler (1984) proponen un modelo de abundancia relativa para cuatro grupos

fotosintéticamente funcionales formados por: corales, césped de algas, algas costrosas coralinas y macroalgas (estas últimas incluyen un grupo heterogéneo de grupos morfofuncionales según Steneck y Dethier (1994)). En este modelo tanto la entrada de nutrientes como el disturbio físico o por herbívoros determinan la estructura de la comunidad (Lapointe *et al.*, 1997). Los corales y el césped de algas van a dominar bajo condiciones de poca disponibilidad de nutrientes dependiendo si los niveles de herbivorismo son altos o bajos, respectivamente. La dominancia cambia hacia las macroalgas con un incremento en nutrientes y una disminución en la presión por herbívoros, pero si estos se mantienen abundantes existirá una dominancia de algas costrosas coralinas (Littler y Littler, 1984). Una de las limitaciones de este modelo es la existencia de estudios que demuestran que las algas costrosas coralinas y el césped de algas son componentes importantes de arrecifes saludables (bajas concentraciones de nutrientes y altas tasas de herbivorismo) (Hatcher, 1990; Williams y Carpenter, 1997; Fabricius y De'ath, 2001). Por lo tanto, las predicciones basadas en este modelo pueden conducir a inferencias incorrectas sobre el cambio de la comunidad.

Otro modelo en el cual a bajas concentraciones de nutrientes los corales y las algas costrosas coralinas coexisten con otros tipos de algas y organismos filtradores, fue el propuesto por Birkeland (1987). En este, la abundancia de las algas (con excepción de las costrosas coralinas) y organismos filtradores aumentan a lo largo de un gradiente de eutrofización en el cual, los segundos llegarían a dominar en las condiciones de mayor entrada de nutrientes. El papel de los herbívoros, en modular los cambios en la

estructura de la comunidad, es reconocido pero no es explícito en el modelo (Szmant, 2002),

Un tercer modelo fue propuesto por Steneck y Dethier (1994) y se basa en la separación de las algas en seis grupos morfofuncionales explicados anteriormente (Littler, 1980; Littler y Littler, 1980). Este modelo presenta similitudes al de Littler y Littler (1984) aunque no se incluyen los corales. La abundancia relativa de estos grupos morfofuncionales integran la respuesta a la disponibilidad de nutrientes, presión por herbívoros, luz, flujo de agua y otras características físico-químicas del ambiente (Hay, 1994; Steneck y Dethier, 1994).

Tanto el modelo de Littler y Littler (1984) como el de Birkeland (1987) predicen que un incremento en la entrada de nutrientes provoca la disminución de las asociaciones de corales debido a la competencia con las algas. En el modelo de Littler y Littler (1984) las macroalgas dominan solamente si los herbívoros disminuyen y las algas costrosas coralinas prevalecen si estos aumentan. En el modelo de Birkeland (1987), con un aumento de las concentraciones de nutrientes las macroalgas dominarán tanto sobre los corales, como sobre las algas costrosas. El modelo de Steneck y Dethier (1994) predice que las algas foliáceas, filamentosas y ramificadas carnosas aumentan cuando el herbivorismo es bajo sin que necesariamente exista un cambio en la entrada de nutrientes al ecosistema. Este último modelo no hace explícito las predicciones sobre el cambio de comunidades dominadas por corales a dominadas por algas.

Los tres modelos pueden ser usados para predecir un incremento en la biomasa y cubrimiento de determinados grupos de algas con un aumento en las concentraciones de nutrientes (Szmant, 2002), sin embargo, asumen que las algas arrecifales están

creciendo normalmente bajo condiciones limitadas de disponibilidad de nutrientes (Lapointe, 1997; Lapointe *et al.*, 1997). Las evidencias que apoyan esta afirmación son escasas y contradictorias (Mc Cook, 1999; Szmant, 2002). Las respuestas de las algas a un aumento en las concentraciones de nutrientes son diversas. Los nutrientes pueden estimular el crecimiento de determinados grupos de algas mientras que en otros no se producen cambios (Thacker *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2001, Szmant, 2001). Otra de las asunciones de estos modelos es que bajo condiciones normales las algas son competitivamente superiores a los corales, aspecto que ha sido invalidado recientemente (McCook *et al.*, 2001) debido a la existencia de muchos estudios que demuestran interacciones complejas.

En varios estudios se ha concluido que el aumento en la biomasa y cubrimiento de algas, debido a un enriquecimiento en nutrientes, es la causa directa de la disminución en el cubrimiento coralino (Wittenburg y Hunte, 1992; Lapointe, 1997; Lapointe *et al.*, 1997). La mayoría de las investigaciones publicadas no incluyen estudios de series de tiempo del cubrimiento de algas o de concentraciones de nutrientes. Un ejemplo de un evento de enriquecimiento natural de nutrientes que demostró esta relación causa-efecto fue el florecimiento repentino de algas, causado por un afloramiento inusual en el Golfo de Eliat, seguido a la erupción del Monte Pinatubo en 1992 (Genin *et al.*, 1995). Según los autores, alrededor del 30 % de los corales murieron por un aumento de la biomasa de algas que proporcionaron sombra y sofocaron a estos organismos.

Estudios clásicos sobre la respuesta de las comunidades arrecifales, ante un exceso en la entrada de nutrientes, se han realizado en Kaneohe Bay, Hawai (Smith *et al.*,

1981; Hunter y Evans, 1995; Stimson *et al.*, 2001). A finales de la década de los 60 comenzaron procesos de eutrofización en la bahía, debido a la descargas de aguas residuales por más de 20 años, y los arrecifes coralinos fueron cubiertos por el alga verde *Dictyosphaeria cavernosa* (Stimson *et al.*, 1996; Larned, 1998). Después del establecimiento de las descargas fuera de la bahía hubo una recuperación en las comunidades arrecifales en el transcurso de una década (Larned y Stimson, 1996). El cubrimiento de *D. cavernosa* ha permanecido alto en determinadas zonas del acuario debido a su capacidad de utilizar los nutrientes que han sido acumulados en los sedimentos por más de 50 años (Larned y Stimson, 1996; Larned y Atkinson, 1997; Smith *et al.*, 2001).

La sedimentación es un proceso que acompaña, generalmente, a la contaminación de las aguas (Larcombe y Wolfe, 1999). Tanto las asociaciones de corales como las de algas son sensibles a esta sedimentación, especialmente por enriquecimiento orgánico y partículas en suspensión (Rogers, 1990; Fabricius y De'ath, 2001). Por lo tanto, se hace difícil distinguir entre los efectos causados por el enriquecimiento de la columna de agua y aquellos causados por los sedimentos ricos en nutrientes y material orgánico (Smith *et al.*, 2001; Szmant, 2002).

2.5. Efecto de las enfermedades, sobrepesca y competencia

Cualquier disturbio que promueva la mortalidad en la comunidad coralina provocará un aumento en la disponibilidad de sustrato para la colonización de las algas. Por lo tanto, permitirá la degradación potencial del ecosistema si los nuevos reclutas de corales no son capaces de asentarse antes que las algas (Ostrander *et al.*, 2000). En los arrecifes del Caribe, el blanqueamiento y la incidencia de enfermedades han causado una

disminución en el cubrimiento de corales entre el 15 % y el 90 % desde finales de la década de los 90 (Hoegh-Guldberg, 1999; Wilkinson, 2000). La mortalidad parcial de los corales es una consecuencia común de estos dos fenómenos, favoreciendo la colonización rápida de las algas sobre los esqueletos de las colonias. El éxito en el asentamiento puede incrementarse debido a la reducción del herbivorismo por sobrepesca (Lirman, 2001; McClanahan *et al.*, 2001a). Por lo tanto, puede ocurrir un cambio en la estructura de la comunidad (de dominado por corales a dominado por algas) sin que haya existido alguna alteración en la entrada de nutrientes al ecosistema.

Está ampliamente aceptado que el calentamiento global ha sido otra de las causas de la degradación de los sistemas arrecifales en las últimas décadas (Hoegh-Guldberg, 1999; Wilkinson, 2000). Eventos de blanqueamiento, asociados a elevadas temperaturas, han provocado aumentos del cubrimiento de algas en arrecifes prístinos alejados de asentamientos humanos, donde la entrada excesiva de nutrientes y la sobrepesca no son factores importantes a considerar (Bruckner, 2002; McClanahan *et al.*, 2001a). Los efectos de la degradación local de la calidad de las aguas y la sobrepesca pueden actuar sinérgicamente con el calentamiento global provocando respuestas complejas en los sistemas arrecifales (Szmant, 2002).

Las enfermedades han contribuido indirectamente a la degradación de los arrecifes debido a la muerte coralina o de especies ecológicamente claves (Bruckner, 2002).

La mortalidad masiva del erizo negro *Diadema antillarum* en 1983, debido a una epidemia, eliminó a más del 95 % de las poblaciones de esta especie (Lessios, 1988).

D. antillarum constituye el principal herbívoro invertebrado que controla las

poblaciones de algas en los arrecifes del Caribe, especialmente cuando los peces han sido sobrepescados (Hay, 1984). Seguido al decline dramático de sus poblaciones, hubo un aumento en el cubrimiento de algas en los arrecifes caribeños antes de que fuera documentada una disminución en el cubrimiento coralino (Lessios, 1988; Hughes, 1994; Carpenter, 1997; Hughes *et al.*, 1999).

La sobrepesca puede reducir la presión de pastoreo afectando la capacidad de los arrecifes de recuperarse de los disturbios y favoreciendo su degradación (Hughes *et al.*, 1999). La pesca es una de las principales actividades sobre los arrecifes coralinos y la mayoría de los arrecifes del mundo están afectados por este aspecto (Roberts, 1995; Wilkinson, 2000). La pérdida de grandes depredadores y herbívoros pueden provocar un cambio trófico debido a la disminución del pastoreo sobre las algas o la depredación sobre los erizos y organismos coralívoros (McClanahan, 1995). En un amplio estudio en varios arrecifes del Caribe Williams y Pollunin (2001) demuestran una relación inversamente proporcional entre la biomasa de peces herbívoros y el cubrimiento de macroalgas. La disminución de los herbívoros por sobrepesca y el aumento de las algas, por cualquier disturbio que aumente la disponibilidad de sustrato, conducirá a una sucesión de algas más complejas, que ha sido descrito como un estado estable en este ecosistema: arrecifes dominados por algas (Hatcher *et al.*, 1989).

2.6. Estudios experimentales

Experimentos donde se excluyen los herbívoros son necesarios para estudiar el efecto de los nutrientes sobre las asociaciones de algas y la competencia de estas con los

corales (Szmant, 2001). Solo en los últimos años se han hecho experimentos bien diseñados que toman en consideración estos aspectos.

En los cayos de la Florida, Miller *et al.*, (1999) realizaron experimentos en el medio natural con varios tratamientos que incluyen dispositivos excluidores de herbívoros y enriquecimiento orgánico. En este estudio, hubo un incremento en el cubrimiento de cianobacterias solo dentro de los tratamientos con dispositivos excluidores de herbívoros, resultado que invalida las predicciones del modelo de abundancia relativa de Littler y Littler (1984).

En zonas de los arrecifes de Guam Thacker *et al.* (2001) realizaron experimentos similares. Después de 4 meses se detectó un efecto positivo del enriquecimiento en nutrientes sobre el porcentaje de cobertura (pero no en la biomasa) del alga parda *Dictyota* en los tratamientos con cajas (dispositivos excluidores de herbívoros) y sin cajas. No hubo un efecto de esta variable sobre la cobertura y biomasa total de algas, pero existió un cambio en la dominancia de especies. Las especies de mayor susceptibilidad a los herbívoros se encontraron en los tratamientos con cajas (Thacker *et al.*, 2001).

Otro experimento que demuestra la imprecisión en el modelo de abundancia relativa de Littler y Littler, (1984) fue realizado en un arrecife prístino de las Islas Hawaii localizado en una reserva marina protegida (Smith *et al.*, 2001). Este experimento demostró que en presencia de un herbivorismo normal, entradas moderadas de nutrientes al sistema producen un cambio pequeño en la estructura de las asociaciones de algas. Sin embargo, cuando el herbivorismo fue reducido, con o sin

enriquecimiento en nutrientes, la biomasa de algas se incrementó y existió un cambio hacia la dominancia de algas foliáceas y filamentosas.

Históricamente se ha planteado que las algas son competitivamente superiores a los corales cuando estas son expuestas a concentraciones elevadas de nutrientes (Lewis, 1986), sin embargo, la mayoría de los estudios no incluyen el efecto de los nutrientes como factor contribuyente (Szmant, 2002). McCook (2001), en arrecifes de la gran barrera australiana, demostró que los corales excluyeron competitivamente al césped de algas, aún en zonas cercanas a escurrimientos terrestres. Por lo tanto, la dirección de la competencia dependerá de las características de la historia de vida de las especies de corales y algas involucradas (McCook *et al.*, 2001). Estos últimos autores realizan una amplia revisión al respecto.

2.7. Modelo conceptual integral

La idea de que el cambio de fase en los arrecife coralinos está asociada a un enriquecimiento orgánico no está fuertemente argumentada y los resultados de muchas investigaciones no demuestran una relación directa (McCook, 1999). Entender como y cuando el enriquecimiento en nutrientes contribuirá al deterioro de los arrecifes coralinos requiere de la consideración de todos los mecanismos involucrados en la dinámica del sistema (Szmant, 2002).

Cuando un arrecife tiene una alta biomasa de algas, se puede inferir que en cierto punto en el tiempo la producción de algas ha excedido la capacidad de la comunidad heterotrófica de consumirla (Carpenter, 1986). Esto puede ocurrir por diversos factores: si las tasas de producción de los grupos de algas existentes aumentan (por

incremento en la entrada de nutrientes, mayor disponibilidad de luz) (Carpenter *et al.*, 1991; Stimson *et al.*, 2001); si grupos de algas más productivas reemplazan a aquellas menos productivas (Lirman, 2001); si aumenta la disponibilidad del sustrato para una colonización potencial (después de blanqueamientos, enfermedades, daños físicos, tormentas) (McClanahan *et al.*, 2001a), si existen pérdidas de herbívoros (sobrepesca o enfermedades) (Hughes *et al.*, 1999; Thacker *et al.*, 2001); o si cambia la composición de las algas hacia especies menos comestibles para los herbívoros (McClanahan *et al.*, 2001 b). Estas alternativas no son mutuamente excluyentes y pueden actuar de forma sinérgica.

Los arrecifes con una entrada excesiva de nutrientes tienen una producción primaria neta y un consumo más alto que arrecifes no influenciados por estos procesos (Mioche y Cuet, 1999). Basado en esto Szmant (2002) propone un modelo que plantea que el límite superior en la producción primaria bruta dependerá, al menos en parte, de la entrada de nutrientes al sistema y que existe una relación linear idealizada entre la producción primaria y este enriquecimiento orgánico. Si se acepta que en los arrecifes prístinos la razón producción / respiración es cercana a uno (Hatcher, 1997); entonces la cantidad de energía transferida hacia la trama trófica por la vía del herbivorismo incrementará también linealmente con una entrada adicional de nutrientes (Hatcher, 1990; Szmant, 2002), hasta un punto determinado por la capacidad de pastoreo de los consumidores (Carpenter, 1986) a partir del cual las algas continúan aumentando y comienza la degradación del arrecife.

En un arrecife saludable (herbivorismo normal, sin entrada adicional de nutrientes), la mayor parte de la producción primaria diaria es consumida, las macroalgas serán poco

abundantes y los corales, las algas costrosas coralinas y el césped de algas dominarán el sustrato (Szmant, 2002). Para cierto nivel de enriquecimiento orgánico la cantidad de producción será mayor que la que pueden consumir y descomponer las comunidades de herbívoros y detritívoros (por limitaciones naturales de sus poblaciones como: depredación, refugio o dinámica de reclutamiento) (Hatcher, 1997). Por lo tanto, la biomasa y la cobertura de algas aumentará y el cubrimiento coralino disminuirá por diversos factores, discutidos anteriormente. La cantidad de energía transferida a la trama alimenticia puede disminuir si comienzan a aumentar las especies poco comestibles debido a un herbivorismo selectivo. El nivel del flujo de nutrientes, para el cual el cambio en la estructura de la comunidad se hace evidente, dependerá de la capacidad de pastoreo que elimina el exceso de producción (Szmant, 2002). Algunos investigadores han determinado el valor umbral (concentraciones de nutrientes) para el cual el sistema empieza a degradarse, por ejemplo 1 μM para amonios más nitratos y 0.1 μM para fosfatos (Bell, 1992; Lapointe, 1997). Sin embargo, no se puede establecer un umbral para determinar si el arrecife está en buenas o malas condiciones ya que esto depende de la capacidad de los heterótrofos de consumir esta producción.

Cuando el herbivorismo aumenta (alto reclutamiento de los herbívoros, incremento de las zonas de refugio (Carpenter, 1986)) entonces, el flujo de nutrientes que causaría una degradación en el sistema arrecifal tendría que ser mayor (Szmant, 2002). Si la presión de pastoreo por los herbívoros disminuye o aumenta la disponibilidad de sustrato (sobrepesca, o mortalidades de herbívoros, enfermedades, blanqueamiento,

tormentas) entonces el cambio de dominancia de corales hacia algas ocurrirá aún a bajas concentraciones de nutrientes (Szmant, 2002).

En este modelo no se representa visualmente los efectos del pastoreo selectivo de los herbívoros sobre las asociaciones de algas. Muchas algas arrecifales presentan adaptaciones morfológicas y fisiológicas que las protegen de los herbívoros (Hay, 1997) y las especies que dominan actualmente los arrecifes del Caribe pertenecen a estos grupos (*Halimeda*, *Dictyota*, *Lobophora*) (Williams *et al.*, 2001). Estas algas pueden cubrir partes significativas del arrecife impidiendo el reclutamiento coralino. Debido a que estos grupos no son pastoreados, la productividad de estas especies solo entra a la trama alimenticia por la vía del detritus contribuyendo a un cambio en la estructura de las comunidades (Hughes, 1994; Shulman y Robertson, 1996; McClanahan y Muthiga, 1998).

Esta secuencia de eventos puede explicar como repetidos eventos de blanqueamientos en los arrecifes de coral del Caribe desde la década de los 80 han contribuido a un cambio dramático en las comunidades arrecifales dominadas por corales a dominadas por algas.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

La investigación se realizó en una porción del sublitoral comprendido entre la entrada del puerto principal de Ciudad de la Habana y la zona que corresponde a la calle 30 en el barrio de Miramar (Figura 1). El área de estudio se dividió en cuatro sitios de muestreo. Dos sitios evidentemente impactados, por la descarga de hidrocarburos y desechos industriales principalmente, como el sublitoral al oeste de la desembocadura de la Bahía de La Habana ($23^{\circ} 08.87' N$, $82^{\circ} 21.60' O$) y al este de la desembocadura del Río Almendares ($23^{\circ} 08.43' N$, $82^{\circ} 24.30' O$), respectivamente. Y dos sitios de referencia que se consideran zonas con bajo impacto como el sublitoral adyacente a la calle 16 ($23^{\circ} 07.73' N$, $82^{\circ} 25.24' O$) y calle 30 ($23^{\circ} 07.45' N$, $82^{\circ} 25.65' O$) en el barrio de Miramar.

El área presenta un fondo rocoso con características variables en el sustrato. De manera general se pueden observar varias bandas que corren paralelas a la costa y se pueden identificar con 4 biotopos principales, descritos por González y Aguilar (2003). Se escogieron dos biotopos para el estudio (Figura 2):

- Plano rocoso: Se caracteriza por presentar un fondo rocoso prácticamente liso con predominio de algas. Su complejidad estructural es mínima en general, aunque se pueden observar zanjas ocasionales de hasta 5 metros de ancho y 1 metro de profundidad que se disponen aproximadamente perpendiculares a la costa. En estas zanjas se observan, ocasionalmente, concentraciones grandes de peces juveniles. El desarrollo de megainvertebrados sésiles es escaso, aunque en las

zonas cercanas al veril, en los sitios de Miramar, existen un mayor desarrollo de corales y gorgonáceos. Su profundidad varía entre 3 y 9 metros con una pendiente suave.

- Veril inferior: Es el borde inferior de la zona donde la pendiente cambia bruscamente y que se corresponde con una terraza sumergida junto a un plano arenoso de extensión variable. Existe un desarrollo variable de esponjas y celenterados sésiles (corales y gorgonáceos), constituyendo una de las características principales de esta zona. La profundidad varía entre 12 y 15 m y la pendiente es muy pronunciada.

La selección de estos dos biotopos se basa en diferencias observadas en las asociaciones de algas en un muestreo piloto en el mes de enero del 2002.

3.2. Diseño de muestreo

En cada estación se realizaron 3 muestreos en el año 2002 correspondientes a los meses de febrero, mayo y agosto, para un total de 24 muestras (3 meses x 4 sitios x 2 biotopos). Estos meses fueron escogidos por presentar las mínimas variaciones en las asociaciones de algas.

Se empleó un marco cuadrado de 25 cm de lado (0.0625 m²) como unidad de muestreo (UM) dividido en 25 cuadrículas siguiendo la metodología de (Dethier *et al.*, 1993). Cada cuadrícula representa el 4 % del área total del marco. En cada estación se distribuyeron al azar entre 12 y 15 UM en un área de 100 m². La determinación del número adecuado de UM de muestreo por estación se explica posteriormente.

- **Composición por especies**

Los muestreos se realizaron mediante buceo autónomo. Se extrajeron 15 UM en cada estación (combinación mes-sitio-biotopo) por el método de raspado directo del sustrato. Las algas se colocaron en bolsas de plástico y posteriormente se fijaron al 4 % en formalina. Para la identificación de las especies se siguieron los criterios de Taylor (1960), Joly (1967), Cordeiro–Marino (1978), Littler *et al.*, 1989 y Littler y Littler (2000). La clasificación de la mayoría de las especies fue bajo un estereo-microscopio Fisher Scientific. Las especies de clasificación difícil se identificaron bajo un microscopio clínico Vanguard. Con estos datos se confeccionó una lista de las especies encontradas de acuerdo a los criterios de Suárez (2000).

- **Altura del dosel**

Se estimó la altura promedio del dosel de algas a partir de tres medidas aleatorias dentro de cada UM con una regla con un error de 1 cm.

- **Cubrimiento**

Se definieron diferentes categorías para el análisis del cubrimiento como: esponjas, corales, sedimentos y 7 grupos morfofuncionales de algas. Para cada UM se estimó *in situ* el porcentaje de cubrimiento para cada una de las categorías mencionadas a través de la metodología de censo visual (Dethier *et al.*, 1993). En la clasificación de los grupos morfofuncionales se utilizó el sistema de seis categorías propuesto por Littler y Littler (1980) de acuerdo a las formas: foliáceas, filamentosas, ramificadas carnosas, ramificadas coriáceas, articuladas calcáreas y costrosas coralinas. Además, se analizaron dos grupos adicionales que no se toman en cuenta en la clasificación

anterior: el césped de algas definido por Steneck y Dethier (1994) y las cianobacterias bentónicas. La cobertura de los grupos morfofuncionales *in situ* se estimó por géneros hasta donde se pudo clasificarlos.

- **Biomasa**

El material colectado para el análisis de composición por especies fue separado en grupos morfofuncionales en el laboratorio. Se analizaron 5 grupos: algas foliáceas, filamentosas, ramificadas carnosas, ramificadas coriáceas y articuladas calcáreas. El principal sesgo de esta metodología consiste en la pérdida de material vegetal durante el proceso de raspado debido a que varios grupos son imposibles de extraerlos como las algas costrosas coralinas y los organismos que crecen dentro de las oquedades del sustrato. Ello implica que los estimados de biomasa subestiman los valores reales en el ambiente natural, aunque ello no invalida la realización de comparaciones entre estaciones.

El índice de biomasa empleado fue peso seco con las algas descalcificadas. Los grupos morfofuncionales, previamente separados, fueron tratados con ácido clorhídrico al 10 % por espacio de 1 o 2 horas con el objetivo de eliminar el contenido de carbonato de calcio en los organismos y posibles restos de sedimentos de origen calcáreo sobre ellos. Posteriormente se colocaron en una estufa Mermmet a temperatura constante de 60 ° C durante 48 horas (Smith *et al.*, 2001). Cada grupo fue pesado por separado en una balanza digital Denver Instrument XP-300 con 0.01 g de error.

3.3. Análisis de datos

A partir de los valores de presencia-ausencia de cada especie en cada estación se confeccionaron curvas acumuladas de especies contra el número de unidades de muestreo. La tendencia asintótica de las curvas se siguió como criterio para considerar un tamaño de muestra suficiente.

- **Análisis multidimensionales**

Para el ordenamiento de las estaciones y las especies se utilizó un análisis de correspondencia corregido (ACC) y un análisis de componentes principales (ACP), (Farrel *et al.*, 1995; Ter Braak, 1994). El ACC se realizó por el método de segmentos, para eliminar el efecto de arco que distorsiona la distribución de los puntos respecto al segundo eje de ordenación (Hill y Gauch, 1980). Los datos para estos análisis provienen de la matriz de frecuencias de aparición de cada especie por estación calculada a partir de los valores de presencias y ausencias por unidad de muestreo. Las especies seleccionadas contribuyen en un 75 % a la abundancia relativa total y se caracterizan por ser las más conspicuas y de fácil clasificación *in situ*. El procesamiento de los datos se realizó mediante el programa Multivariate Statistical Package (MVSP) versión 3.1 (Kovachs, 2000).

La existencia de variaciones en el cubrimiento por grupos entre las diferentes estaciones se exploró mediante un análisis de clasificación numérica jerárquico aglomerativo, según Boesch (1977). Como índice de afinidad se empleó el Coeficiente de Disimilitud Porcentual (CDP), que es una variante del índice de Bray-Curtis

utilizando la representación porcentual de los grupos con respecto al total por estación.

Este coeficiente se define como sigue:

$$D_{jk} = 100 \{1 - [2 \sum_i \min(X_{ij}, X_{ik}) / \sum_i (X_{ij} + X_{ik})]\}$$

Donde: j, k = estaciones a comparar

\min = mínimo de los valores de cubrimiento

X_i = valor del i -ésimo grupo de la j o k -ésima estación

Como método de agrupamiento se aplicó el Algoritmo de Promedio de Grupos (UPGMA).

Para el ordenamiento de las estaciones del análisis de biomasa se empleó la técnica del Escalado Multidimensional No Métrico utilizando el mismo índice de afinidad descrito anteriormente. El procesamiento de los datos se realizó mediante el programa PRIMER 5.2 (Clarke y Warwick, 2001) y la representación gráfica de los resultados mediante el paquete estadístico STATISTICA 5.5.

- **Análisis de similitud**

Las diferencias en la estructura de la comunidad entre las estaciones fueron analizadas mediante un análisis de similitud de una sola vía (ANOSIM). El ANOSIM utiliza una matriz de similitud de Bray-Curtis comparando entre pares de muestras para calcular un estadístico R . El significado de la R se calculó usando una prueba de permutación empleando el programa PRIMER 5.2 (Clarke y Warwick, 2001).

Análisis de varianzas

Para la realización de estas pruebas paramétricas se determinó si existía dependencia de la varianza con respecto a la media para los datos de altura del dosel, cubrimiento y biomasa. Los datos que presentaron correlación se transformaron tomando como criterio el valor de la pendiente (b) de la línea de regresión del logaritmo de la varianza sobre el logaritmo de la media quedando como X^T , donde $T = 1 - b/2$ y es el valor de la transformación, según la ley de potencia de Taylor (Elliot, 1971). En los análisis de varianza se consideró un diseño trifactorial de efectos fijos en el cual los factores son el mes (2 niveles), el sitio (4 niveles) y el biotopo (2 niveles). Quedaron definidos así 24 tratamientos (para cada combinación mes-sitio-biotopo). Los análisis de varianza se hicieron sobre los datos transformados. En los casos donde existió diferencias significativas se efectuó una prueba de comparación múltiple de medias a *posteriori* utilizando el método de Student-Newman-Keuls (SNK) (Zar, 1996). La representación gráfica de los valores medios se basó en los datos sin transformar. Los análisis se efectuaron en el programa STATISTICA versión 5.5. Todas pruebas estadísticas se realizaron con un nivel de significación de 0.05.

4. RESULTADOS

Fueron identificadas en total 127 especies de algas y dos de cianobacterias en los biotopos estudiados. No fueron objeto de estudio las algas epífitas. El grupo de las algas está compuesto por 79 especies que pertenecen a la División Rhodophyta, 26 a Phaeophyta y 22 a Chlorophyta (Anexo 1). Dentro del grupo del primer taxón se consignan 6 especies para aguas cubanas las cuales son: *Gracilaria tikvahiae* del orden Gracilariales y *Lejolisia exposita*, *Thuretia bornetii*, *Nitophyllum punctatum*, *Nitophyllum wilkinsoniae* y *Wrightiella blodgetti* del orden Ceramiales.

4.1. Curvas acumuladas

Las curvas de número de especies acumuladas contra el número de unidades de muestreo muestran una tendencia asintótica para la mayoría de las estaciones (combinación mes-sitio-biotopo) a partir de la unidad de muestreo número 10 (Figura 3). El sitio BYR presentó los menores números de especies para todas las combinaciones mes-biotopo oscilando entre 20 y 30. El sitio RIO presentó entre 25 y 30 especies en el veril inferior para los tres meses en estudio. En los meses de febrero y agosto el plano rocoso, de este sitio, presentó entre 35 y 40 especies disminuyendo a 29 en el mes de mayo (Figura 3). En los sitios C16 y C30 para la combinación febrero-veril inferior el número de especies fue superior a 50. En el mes de mayo hubo una disminución de especies para la combinación C30-veril inferior (45). Para el resto de las combinaciones (C16, C30)-sitio-biotopo el número de especies se mantuvo entre 25 y 39.

4.2. Análisis multidimensional

- **Composición por especies**

Según el análisis de correspondencia corregido (ACC) se detectó, en el primer eje de ordenación, un gradiente de 3.588 con un valor propio bajo (0.227) (Figura 4). El segundo eje presentó una longitud de gradiente de 3.541 y un valor propio de 0.073. Las longitudes de los dos gradientes están en el límite para considerarlos como cortos y presentaron valores propios bajos, por lo que no se pueden analizar de manera clara. Los valores propios, relativamente altos de los ejes del análisis de componentes principales (ACP) corroboran una distribución lineal de la abundancia de las especies a través de gradiente ambiental, aunque solo explican el 49 % de la varianza total (Figura 5).

El patrón de distribución de especies y estaciones en los dos análisis es semejante. Las estaciones quedan separadas, a lo largo del primer eje de ordenación en dos grupos bien definidos (Figura 4 y 5). Todas las estaciones de los sitios C30 y C16 presentaron puntajes negativos mientras que las estaciones RIO y BYR (más contaminadas) presentaron valores de puntajes positivos. Aunque el segundo eje no tiene una interpretación en términos de gradiente, el algoritmo utilizado permite una separación de las estaciones para los meses de mayo-agosto (con valores positivos en el ACC y negativos en el ACP) y febrero (con valores negativos en el ACC y positivos en el ACP).

Las especies *Gelidiella acerosa*, *Sargassum acinarum*, *Halimeda tuna*, *Lobophora variegata*, *Galaxaura rugosa*, *Amphiroa tribulus* y *Sargassum histrix* estuvieron mejor

representadas en los sitios C30 y C16 en los tres meses de estudio, aunque con mayor frecuencia de aparición en los meses de mayo y agosto. Las especies *Jania adhaerens*, *Dictyota cervicornis*, *Galaxaura marginata* y *Champia salicornoides* se concentran en el centro de los ejes coordenados del ACC y los vectores específicos en el ACP no estuvieron asociados a ninguna estación en particular. Las frecuencias de aparición son altas y se pueden considerar comunes para todas las combinaciones mes-sitio-biotopo (Figura 4 y 5). En los sitios RIO y BYR la especie *Ceramium nitens*, *Dictyopteris justii* y *Gracilaria mamilaris* aparecieron con mayor frecuencia en los meses de mayo y agosto sobre todo en el plano rocoso. *Dictyota bartayresiana*, *Dictyopteris delicatula*, *Haliptilon cubense*, *Galaxuara obtusata*, *Hypnea spinella* y *Amphiroa fragilissima* son más frecuentes en el mes de febrero en ambos biotopos para estos sitios (Figura 4 y 5).

- **Cubrimiento**

La clasificación numérica para el cubrimiento por estaciones permitió diferenciar claramente dos grupos con un coeficiente de disimilitud de 60 %. El primer grupo estuvo formado por los sitios C30 y C16 y un segundo grupo formado por los sitios más contaminados (RIO y BYR) (Figura 6). En el primer grupo se incluye la estación del plano rocoso del RIO en el mes de agosto. Existe una tendencia a la agrupación por biotopos en cada uno de los grupos.

En el análisis inverso por entidades vegetales (Figura 7) se pueden diferenciar tres grupos principales: un primer grupo compuesto por los taxones *Anadiomene*, *Halimeda*, *Sargassum*, *Amphiroa*, *Lobophora*, algas costrosas coralinas y cianobacterias; el segundo por *Dictyota*, *Galaxaura* y césped de algas y por último uno

formado por los géneros *Ceramium*, *Dictyopteris*, *Cladophora* y *Codium*. El género *Jania* se separa del resto de los grupos como una entidad independiente.

- **Biomasa**

A diferencia del análisis de clasificación numérica realizado a los datos de cubrimiento que separa las estaciones por sitios, el escalado multidimensional no métrico, para los datos de biomasa, ordena las estaciones en cuanto a biotopos. Las combinaciones mes-sitio-veril inferior son similares entre sí, representado por una mayor agregación de puntos (Figura 8). El plano rocoso es más variable y las estaciones son más distintivas entre sí. El estrés de la prueba es bajo por lo que la distribución de puntos en el espacio bidimensional no se aleja de la representación multidimensional real.

4.3. Análisis de similitud

El análisis de similitud (ANOSIM) de una sola vía, realizado para comparar la estructura de las asociaciones de algas entre estaciones detectó diferencias significativas ($R= 0.78$, $p<0.05$). Por lo tanto, cada combinación mes-sitio-biotopo presentó una estructura distintiva en cuanto a composición por especies.

4.4. Análisis de varianzas

Para una mejor comprensión de los análisis de varianzas tri-factoriales los resultados se explicarán siguiendo el orden de las combinaciones mes-sitio-biotopo. O sea primero las diferencias entre meses, posteriormente entre sitios y por último entre biotopos. Los valores de las transformaciones necesarias para eliminar la correlación

entre la media y la varianza a través de la ley de potencia de Taylor para la altura del dosel y el cubrimiento oscilaron entre 0.1 y 0.4 (Tabla 1).

- **Altura del dosel**

Los resultados del análisis de varianza tri-factorial realizado a partir de la altura promedio del dosel de algas por estaciones manifiestan una interacción significativa para las combinaciones mes-sitio-biotopo, aunque no se obtuvo interacción entre sitio y biotopos (Tabla 2). La representación gráfica de los valores medios para esta variable (Figura 9) muestra que en el mes de mayo el veril inferior presentó un aumento de la altura del dosel en todos los sitios menos en RIO. En el plano rocoso hubo una disminución en el mes de agosto para los sitios C30, C16 y RIO (Figura 9). Las estaciones RIO y BYR no presentaron diferencias significativas entre sí (menos para la combinación agosto-plano rocoso y poseen valores significativamente superiores a los encontrados en las estaciones C16 y C30 en cada mes. Entre estas últimas estaciones tampoco existen diferencias significativas para cada mes (Figura 9). Las diferencias entre el plano rocoso y el veril inferior solo se hacen evidentes en el mes de febrero para las estaciones RIO y BYR.

- **Cubrimiento**

- **Algas totales**

La cobertura total de algas presentó una interacción significativa para la combinación de los tres factores (Tabla 3). Los valores de cobertura vegetal oscilan entre 75 y 98 % para la mayoría de las combinaciones mes-sitio-biotopo. La prueba múltiple de comparación de medias (SNK) no pudo distinguir con claridad las diferencias entre las

estaciones (Figura 10). La combinación agosto-RIO-plano rocoso presentó el menor cubrimiento con un valor de 66 % diferenciándose significativamente del resto de las estaciones.

- **Algas foliáceas**

El análisis de varianza tri-factorial detectó una interacción significativa entre las combinaciones de los tres factores (Tabla 4). En el mes de mayo existió un aumento del cubrimiento por este grupo en el veril inferior en los sitios C16 y BYR mientras que en C30 no se pudo detectar diferencias con claridad. Para el mismo biotopo en el RIO hubo una disminución del cubrimiento en agosto (Figura 11). Existió una tendencia a disminuir el cubrimiento en el mes de agosto en el plano rocoso de todos los sitios, menos en BYR. Se observó un elevado cubrimiento (91 %) de este grupo en la combinación febrero-RIO-plano rocoso. En general el cubrimiento en RIO y BYR fue significativamente mayor a C30 y C16 aunque en agosto no existieron diferencias significativas en el veril inferior entre sitios (Figura 11). Las diferencias entre biotopos para las combinaciones mes-sitios fueron menos evidentes. Hubo un aumento del cubrimiento en el plano rocoso con respecto al veril inferior en el mes de febrero para C16 y RIO y una disminución en el mes de agosto en C16. En el resto de los sitios no se observaron diferencias significativas entre los biotopos.

- **Algas filamentosas**

No se realizó un análisis de varianza a los datos de cubrimiento de algas filamentosas ya que aparecieron solo en determinadas estaciones (Figura 12). Existió un aumento de este grupo en los meses de mayo y agosto, principalmente en los sitios RIO y BYR

para ambos biotopos, menos para la combinación agosto-RIO-plano rocoso. Los valores nunca sobrepasaron el 15 % de cobertura. La principal especie que contribuyó al cubrimiento en BYR fue *Ceramium nitens*. Para los sitios de RIO el género *Cladophora* fue el más importante.

- **Algas ramificadas carnosas**

Tampoco se realizó un análisis de varianza, aunque el grupo presentó mayor frecuencia pero con menor cubrimiento que el anterior. No existió una tendencia clara en el patrón de cubrimiento general debido a que sus porcentajes fueron relativamente bajos (menos del 5 % en la mayoría de las estaciones) (Figura 13). Se observó un aumento principalmente del género *Laurencia* para la combinación C30-mayo-veril inferior.

- **Algas ramificadas coriáceas**

El análisis de varianza tri-factorial detectó, para las combinaciones de los tres factores, una interacción significativa (Tabla 5). El gráfico que representa los valores medios (Figura 14) muestra un aumento del cubrimiento hasta un 49 % en el mes de agosto para la combinación C30-veril inferior. No existieron diferencias entre meses para el sitio C16 en los dos biotopos. Hubo un aumento del cubrimiento en el mes de agosto con respecto a febrero para las combinaciones (RIO y BYR)-veril inferior. Sin embargo, este grupo no apareció en el mes de mayo en el veril inferior del RIO y BYR. El porcentaje de cobertura en el mes de mayo aumentó en el plano rocoso del RIO con respecto a los otros meses. En el plano rocoso de BYR el cubrimiento de este grupo fue mínimo y no varió entre meses (Figura 14). Las diferencias entre sitios para un

mismo biotopo fueron difíciles de detectar por el SNK, aunque las estaciones de C16 y C30 tendieron a parecerse, excepción hecha para el mes de agosto donde se observó un aumento del cubrimiento hasta casi un 50 % para el veril inferior de C30. Las estaciones RIO y BYR fueron más variables en este sentido, aunque existieron determinadas estaciones con valores significativamente inferiores a C30 y C16 (Figura 14). Las diferencias entre el veril inferior y el plano rocoso en cada sitio se hicieron evidentes en agosto.

- **Algas articuladas calcáreas**

Se observó una interacción significativa para la combinación mes-sitio-biotopo a través del análisis de varianza trifactorial (Tabla 6). El patrón general de cubrimiento que reflejan las variaciones estacionales y espaciales de este grupo fue complejo (Figura 15). No se observaron diferencias significativas entre meses para las combinaciones C30-veril inferior ni para BYR-plano rocoso. El SNK no pudo distinguir diferencias entre meses para las combinaciones C16-veril inferior y (C30, C16 y RIO)-plano rocoso. Existió una disminución en el cubrimiento de este grupo en el mes de mayo para la combinación BYR-veril inferior y un aumento en el mes de agosto para la combinación RIO-veril inferior (Figura 15). Las diferencias entre sitios se hicieron más evidentes con un mayor cubrimiento en los dos biotopos de BYR, con la excepción de la disminución del cubrimiento de mayo-BYR-veril, mencionado anteriormente, y las semejanzas de las estaciones de RIO y BYR para la combinación agosto-veril inferior. Para la combinación mayo-veril inferior las algas articuladas calcáreas presentaron un cubrimiento significativamente mayor en los sitios C30 y C16 con respecto a RIO y BYR (Figura 15). La comparación entre biotopos, analizando cada combinación

mes-sitio reflejó semejanzas para BYR en los meses de febrero y agosto. Existió un mayor cubrimiento en el plano rocoso de los cuatro sitios en el mes de mayo con respecto al veril inferior. El plano rocoso de C30 y C16 en agosto y febrero, fueron semejantes respectivamente. Se observaron diferencias en el cubrimiento de este grupo entre biotopos para las estaciones de RIO.

- **Césped de algas**

El análisis de varianza mostró interacción significativa para las combinaciones de los tres factores (Tabla 7). La representación gráfica de los valores medios del porcentaje de cobertura se presentan (Figura 16). Hubo una disminución en los meses de mayo y agosto para los sitios C30 y RIO en el veril inferior. No se pudieron separar las diferencias entre meses para la combinación C16-veril inferior. Existió un aumento significativo para la combinación mayo-BYR-veril inferior con relación al resto de los meses así como en el cubrimiento para las combinaciones agosto-(C30 y C16)-plano rocoso entre un 70 y 75 %. No existieron diferencias significativas entre meses para la combinación BYR-plano rocoso. En el mes de febrero no se detectó césped de algas en plano rocoso de RIO (Figura 16). Las diferencias entre sitios son mejor representadas para el biotopo de plano rocoso donde C30 y C16 presentaron valores superiores de cubrimiento en los meses de febrero y agosto con respecto a RIO y BYR. El SNK no pudo discriminar las diferencias entre sitios para el resto de las combinaciones en cada biotopo (Figura 16). No existió tampoco una clara diferenciación en cuanto a biotopos, excepción hecha para las combinaciones agosto-(C16, C30)-plano rocoso mencionado anteriormente y otras menores que se pueden ver en la figura.

- **Algas costrosas coralinas**

El cubrimiento de algas costrosas coralinas fue bajo con menos del 5 % en la mayoría de las estaciones. El análisis de varianza reflejó que la interacción entre los factores analizados es significativa (Tabla 8). Sin embargo, el SNK no tuvo la potencia suficiente como para separar las combinaciones de agosto-(C30, C16)-veril inferior, (con cubrimientos cercanos al 10 %) del resto de las estaciones (Figura 17). Tanto en mayo como en agosto, el veril inferior de los sitios RIO y BYR presentaron cubrimientos significativamente menores con respecto a C30 y C16.

- **Cianobacterias bentónicas**

No se le aplicó ninguna prueba de hipótesis a este grupo debido a la escasez en determinadas estaciones (Figura 18). Existió un aumento de cianobacterias en el mes de agosto en RIO para ambos biotopos, alcanzando valores superiores al 10 %. En el resto de las estaciones donde aparecen, el cubrimiento medio fue menor al 7 %.

- **Biomasa**

Los valores de las transformaciones necesarias para eliminar la correlación entre la media y la varianza a través de la ley de potencia de Taylor para los datos de biomasa oscilaron entre 0.1 y 0.6 (Tabla 9).

- **Algas totales**

El análisis de varianza de tres vías con efectos fijos, que se le realizó a los datos de biomasa total, detectó interacción significativa entre los niveles de los tres factores analizados (Tabla 10). En el gráfico de los valores medios se muestran los resultados

del SNK (Figura 19). No existieron diferencias significativas entre meses para las combinaciones (C30, C16)-veril inferior y (C30, C16, BYR)-plano rocoso. Hubo un aumento del peso seco en el mes de agosto para la combinación BYR-veril inferior. El SNK no pudo distinguir las diferencias entre meses para el plano rocoso del RIO y en el veril inferior, el mes de febrero tuvo una biomasa total significativamente menor comparada con los otros dos meses (Figura 19). Las diferencias entre sitios no fueron significativas para las combinaciones (C30, C16)-veril inferior y (C30, C16)-plano rocoso y presentaron valores inferiores a BYR. El RIO fue más variable y no mostró diferencias significativas con BYR para los meses de mayo y agosto en el veril inferior. No se observaron diferencias significativas entre el RIO y las estaciones de C30 y C16 para las combinaciones febrero-(veril inferior, plano rocoso) y tampoco para agosto-plano rocoso. En el mes de mayo la biomasa de la combinación RIO-plano rocoso fue mayor a la de (C30, C16)-plano rocoso (Figura 19). No se observaron diferencias entre biotopos para ningún mes de estudio en los sitios C30 y C16. Tampoco se observaron diferencias entre biotopos en mayo para RIO y en agosto para BYR. La biomasa total de algas fue superior en el plano rocoso de BYR que en el veril para los meses de febrero y mayo, sin embargo, no hubo diferencias en el mes de agosto. Las diferencias entre biotopos para la estación RIO varió de acuerdo a los meses (Figura 19).

- **Algas foliáceas**

Se detectó una interacción significativa entre los factores para la biomasa de algas foliáceas (Tabla 11). Existió un patrón semejante al detectado en el análisis de cubrimiento (Figura 11 y 20). No se observaron diferencias significativas entre meses

para las combinaciones (C30, C16)-veril inferior. Existió un aumento en la biomasa de algas para los sitios RIO y BYR en el mes de mayo y una disminución en el mes de agosto para el plano rocoso de todos los sitios (Figura 20). Las diferencias entre sitios se reflejaron en biomاسas superiores para todos los meses y en los dos biotopos de RIO y BYR comparado con C30 y C16 (Figura 20). Solo existieron diferencias entre el plano rocoso y el veril inferior para el mes de febrero en RIO y BYR donde la biomasa fue significativamente superior.

- **Algas filamentosas**

El análisis de varianza para el grupo de las filamentosas se realizó solo con los sitios de RIO y BYR debido a los valores bajos en C30 y C16. Solo se obtuvo interacción significativa para las combinaciones mes-sitio y mes-biotopo (Tabla 12). Existió un aumento de la biomasa en el mes de mayo tanto en el veril inferior como en el plano rocoso y solo se mantuvo alta en BYR en el veril inferior (Figura 21). No existieron diferencias entre RIO y BYR, excepción hecha por la combinación BYR-veril inferior, mencionado anteriormente. La biomasa de filamentosas solo fue inferior en el plano rocoso con respecto al veril para el mes de agosto (Figura 21).

- **Algas ramificadas carnosas**

La biomasa de este grupo fue muy variable y relativamente baja. Los valores máximos no sobrepasaron de 1 g ps/0.0625 m². El análisis de varianza detectó interacción significativa entre los factores analizados (Tabla 13) y los resultados del SNK (Figura 22) muestran que esta prueba no pudo distinguir con claridad las diferencias entre la mayoría de las estaciones.

- **Algas ramificadas coriáceas**

Del análisis de varianza realizado se obtuvo interacción significativa para las combinaciones mes-sitio y mes-biotopo (Tabla 14). El gráfico de los valores medios y el resultado del SNK (Figura 23), muestran que solo se obtuvo diferencias significativas entre meses para la combinación RIO-veril inferior con un aumento de la biomasa en el mes de agosto. La biomasa de los sitios C30 y C16 fue superior a los de RIO y BYR para febrero en el veril inferior y para todos los meses en el plano rocoso. No existieron diferencias significativas entre biotopos para ninguna combinación mes-sitio excepto, para el veril de RIO en el mes de agosto, el cual fue superior al plano rocoso (Figura 23).

- **Algas articuladas calcáreas**

Existió una interacción significativa entre los factores para el análisis de este grupo morfofuncional (Tabla 15). Los valores medios oscilaron entre 5 y 15 g ps/0.0625 m² para la mayoría de las estaciones (Figura 24). Las diferencias entre meses se ejemplificaron con un aumento de la biomasa en el veril inferior del RIO y BYR en agosto (entre 35 y 40 g ps/ 0.0635 m²). El plano rocoso del RIO presentó valores de biomasa significativamente menores en el mes de febrero comparado con lo de los otros meses en el mismo sitio-biotopo. El resto de las estaciones no presentaron diferencias entre meses (Figura 24). Las diferencias entre sitios se observaron entre BYR en el plano rocoso y el resto de las estaciones dentro del mismo biotopo, con valores muy superiores. En el mes de agosto en el veril de los sitios RIO y BYR se encontraron biomazas superiores a C30 y C16 (Figura 24). Las diferencias entre biotopos solo se hicieron evidentes para los sitios RIO y BYR.

- **Asociación entre el cubrimiento y la biomasa**

Debido al patrón semejante en los análisis de cubrimiento y biomasa para algunos grupos morfofuncionales se procedió a realizar una correlación para cada uno de ellos con el objetivo de analizar una posible asociación entre estas dos variables. Existió una correlación positiva y significativa ($p < 0.05$) entre el cubrimiento y la biomasa para los cinco grupos morfofuncionales analizados (Figura 25). Los coeficientes de correlación obtenidos fueron altos (entre 0.80 y 0.93) para todos los grupos menos para las algas ramificadas carnosas que presentaron los valores más bajos (0.50).

5. DISCUSIÓN

El total de especies identificadas en el estudio representa aproximadamente un 27 % del número de especies consignadas para Cuba por Suárez (2000). En los escasos estudios publicados en la zona en los últimos años, y que toman en consideración al grupo de las algas, se registran un número menor de especies (Aguilar *et al.*, 2000; Guardia *et al.*, 2001). Aguilar *et al.* (2000) identificaron 53 especies para la Caleta de San Lázaro (zona al oeste de la desembocadura de la Bahía de La Habana) y Guardia *et al.* (2001) registraron 45 para el arrecife coralino adyacente a la desembocadura del río Almendares. El número mayor de especies encontrado en el estudio actual responde a un mayor esfuerzo de muestreo así como a una ampliación de la zona de trabajo. Estos autores detectan algunas especies que no aparecieron en los biotopos seleccionados durante la temporada de muestreo. Esto se debe a que la mayoría de estas especies, sobre todo del orden Caulerpales y Cladophorales, habitan predominantemente en biotopos arenosos e intermareales, los cuales no fueron objeto de estudio en esta investigación. Tampoco se analizaron las algas epífitas que pudieran contribuir significativamente a aumentar el número total de especies. Suárez *et al.* (1989) registran 106 especies de algas epífitas solamente sobre *Styopodium zonale*, demostrando la existencia de un índice de riqueza elevado para estos grupos.

Para realizar un inventario de especies de toda la región es necesario llevar a cabo un estudio completo y detallado de cada uno de los biotopos definidos por González-Sansón y Aguilar (2003).

Las seis especies consignadas como nuevas para la plataforma cubana, son de tamaños pequeños y fueron encontradas esporádicamente en las estaciones estudiadas durante el transcurso de la investigación.

5.1. Curvas acumuladas

La tendencia asintótica en las curvas de especies acumuladas con relación al número de unidades de muestreo, sobre los valores de 10 a 12 cuadrantes, evidencia que el tamaño de muestra fue representativo para todas las combinaciones mes-sitio-biotopo. Resultados similares fueron encontrados en el atolón Glovers Reef en Belice utilizando la misma unidad de muestreo (McClanahan *et al.*, 2001; McClanahan *et al.*, 2002).

De manera general se observó que en los sitios de Miramar (C30 y C16), en la mayoría de las combinaciones meses-biotopos, el número total de especies supera a los encontrados en los sitios más contaminados (RIO y BYR). Los menores valores de número de especies en los sitios RIO y BYR para la mayoría de las combinaciones mes-biotopo están relacionados con la dominancia de determinadas especies, como: *Ceramium nitens*, *Galaxaura obtusata*, *Dictyopteris justii*, *Dictyota* spp., *Cladophora catenata* y *Haliptilon cubense*. La dominancia de estas especies durante la temporada de estudio pudiera impedir la colonización de otros grupos menos conspicuos. El aumento de especies en la combinación agosto-RIO-plano rocoso puede responder a la aparición de algas filamentosas, del orden Cladophorales y Ceramiales. Estos organismos pueden ser arrastradas por las corrientes desde zonas someras (interiores de la desembocadura) y no contribuyen significativamente en los análisis de cubrimiento y biomasa. En este mes se observó que la descarga del río fue

relativamente fuerte sobre la zona aledaña, manifestándose en elevadas concentraciones de partículas en suspensión y agrupaciones de algas filamentosas en la columna de agua.

5.2. Análisis multidimensional

Las longitudes de los gradientes representados en los dos primeros ejes de ordenación en el análisis de correspondencia corregido están en el límite para considerarlos como cortos (Ter Braak y Prentice, 1988). Los valores propios de los ejes fueron relativamente bajos y solo explican aproximadamente el 51 % de la varianza total. Teniendo en cuenta que en un gradiente corto la mayoría de las especies deben presentar un modelo de respuesta próximo al lineal y nunca unimodal, se procedió a realizar un análisis de componentes principales (ACP) recomendado cuando se asume este tipo de modelo (Jongman, 1987; Ter Braak y Prentice, 1988; Ter Braak, 1994). La existencia de una coincidencia bastante buena en la distribución de estaciones y especies, aplicando los dos métodos, indica una estructura básica bien definida en la matriz de datos primarios y además demuestran de manera muy clara lo observado *in situ*. Resultados similares, en cuanto a la aplicación de los dos métodos, fueron observados por González-Sansón *et al.* (1997) para las asociaciones de peces en el arrecife de Playa Herradura. No se observó el mismo patrón de distribución de especies y muestras, aplicando estos dos métodos, para las asociaciones de peces en el arrecife adyacente a la desembocadura del río Almendares (González-Sansón y Aguilar, 2002).

A partir de estos dos métodos de ordenamiento se puede inferir la existencia de un gradiente abiótico, sobre el cual se dispone un gradiente de variación en la

composición de las asociaciones de especies de algas (cenoclina). La segregación, bien definida, de los sitios RIO y BYR, con respecto a los sitios menos contaminados como C30 y C16, por ambos métodos de ordenamiento, permite tener una idea de la magnitud de la alteración producida por la descarga de río y la bahía. Por lo tanto, el gradiente ambiental se podría identificar con cambios en la calidad de las aguas debido a la contaminación producida por estas fuentes de disturbios. En un estudio sobre la estructura de las asociaciones de peces en la misma zona, González-Sansón y Aguilar (2000) demuestran la existencia de este gradiente, que aunque no fue muy marcado, estuvo identificado con claridad por las técnicas de análisis multidimensional analizadas. El gradiente ambiental fue definido principalmente por el efecto de las aguas contaminadas de la bahía (González-Sansón y Aguilar, 2000) y el río Almendares (González-Sansón y Aguilar 2002).

Aunque los valores propios de los segundos ejes fueron relativamente bajos, para ambos métodos (van Groenewoud, 1992; Ter Braak, 1994), las contribuciones porcentuales estuvieron entre 12 y 15 % aproximadamente. Se podría entrar a analizar entonces un segundo gradiente de tipo temporal, aunque no muy marcado, que se refleja en la separación de las estaciones por meses. Para los meses de mayo y agosto la estructura de la comunidad, de las especies más frecuentes, es diferente a la de febrero, lo cual podría estar relacionado con variaciones naturales de los ciclos de vida de estos organismos.

Existió una asociación muy clara entre especies y estaciones. En las estaciones de Miramar, que no reciben el impacto directo de la contaminación del río y la bahía, estuvieron mejor representadas especies típicas de arrecifes coralinos modernos

como *Halimeda tuna*, *Lobophora variegata*, *Galaxaura rugosa*, *Amphiroa tribulus* y *Sargassum histrix* (Suárez, 1989; Trelles *et al.*, 2001; Williams y Pollunin, 2001; McClanahan *et al.*, 2002).

En experimentos realizados en Glovers Reef, Belice, McClanahan *et al.* (2002), demuestran una dominancia de *Lobophora variegata*, *Dictyota* spp., *Halimeda* spp. y *Sargassum* spp., en aquellos tratamientos donde se excluyen herbívoros y fue incrementada la entrada de nutrientes. Estas mismas condiciones son las que existen en todo el sublitoral norte habanero (González-Sansón y Aguilar, 2003) aunque el enriquecimiento orgánico se refuerza en los puntos cercanos a las fuentes de contaminación. Todas las especies antes mencionadas, así como *Jania adhaerens* y *Dictyota cervicornis*, comunes para todas las combinaciones mes-sitio-biotopo, han sido registrados como dominantes en muchos arrecifes del Caribe y del Indo-pacífico, donde las condiciones de entrada de nutrientes están incrementadas moderadamente y los herbívoros son escasos (Hughes *et al.*, 1999; McCook, 1999; Thacker *et al.*, 2001; McClanahan *et al.*, 2001a; Szmant, 2001; Szmant, 2002).

La mayoría de estas especies han desarrollado adaptaciones para la defensa contra el herbivorismo (Hay, 1984; Lewis, 1986; Duffy y Paul, 1992). Sin embargo, su dominancia actual en los arrecifes del Caribe no está relacionada con una alta presión por herbívoros (Miller y Hay, 1996; McClanahan y Muthiga, 1998) sino por un pastoreo selectivo de estos sobre las especies más vulnerables (Szmant, 2001).

En el sublitoral norte habanero se hace evidente la ausencia o la poca abundancia de un conjunto de especies de peces típicas de los arrecifes debido a la fuerte presión de pesca desde hace muchos años, sobre todo de las familias Scaridae y Acunthuridae

(herbívoros) (González-Sansón y Aguilar, 2000; 2003). La baja abundancia de estas especies en los cuatro sitios de estudio (Aguilar y González-Sansón, 2000; 2002) pudiera contribuir a un pastoreo selectivo sobre las especies vegetales, cumpliéndose las mismas condiciones que en los demás arrecifes del Caribe.

En los sitios RIO y BYR las especies de algas: *Ceramium nitens* y *Dictyopteris justii* (filamentosa y foliácea, respectivamente) fueron las más frecuentes en los meses de mayo y agosto, sobre todo en el plano rocoso. Este hábitat es el primero que recibe la descarga de contaminantes desde la fuente de disturbio, aunque no se sabe si existe una influencia diferencial sobre los biotopos analizados. Las altas frecuencias de estas especies, representadas por vectores largos en el gráfico del análisis de componentes principales, evidencian un óptimo en estas estaciones. Esto puede deberse a que estas especies están limitadas por las concentraciones de nutrientes (Lapointe, 1997; Lapointe *et al.* 1997) y pudieran verse favorecidas en los meses de mayores precipitaciones (mayo y agosto) cuando la descarga de estos sistemas estuarinos aumenta. Para corroborar dicho planteamiento sería necesario realizar un estudio más profundo a nivel poblacional analizando variables abióticas como concentración de nutrientes en la columna de agua o en los sedimentos y el papel de los herbívoros en determinar la abundancia vegetal (McClanahan *et al.*, 2002).

En el mes de febrero para estos sitios, fueron más frecuentes especies articuladas calcáreas como: *Haliptilon cubense*, *Galaxuara obtusata*, y *Amphiroa fragilísima* cuando las condiciones de entrada de nutrientes son menores.

No se observó una gran abundancia del género *Codium* en el plano rocoso del RIO como fue registrado por Guardia *et al.*, (2001). Este género presenta variaciones

estacionales y puede estar presente parte del año de forma críptica, para aparecer solo en una época (Silva, 1960; Sears y Welce 1975; Suárez y Ravelo, 1989). Por lo tanto, las variaciones naturales potenciales en la abundancia de esta especie no pudieron ser detectadas en los meses de estudio.

El análisis de clasificación numérica para los datos de cubrimiento, según las categorías definidas, corrobora los resultados obtenidos en el análisis de ordenamiento para los datos de composición por especies. La separación de las estaciones en dos grupos principales compuestos por los sitios más contaminados (RIO y BYR) y los sitios menos contaminados (C30 y C16) evidencia que la cobertura vegetal también está influenciada por la descarga de las fuentes de disturbio. La semejanza del plano rocoso del río en el mes de agosto con las estaciones de Miramar se debe a una disminución en el cubrimiento vegetal explicado por una entrada excesiva de sedimentos al sistema, que cubrieron los organismos bentónicos. Varios estudios han demostrado que los procesos de sedimentación afectan negativamente la cobertura de las asociaciones de algas (Airoidi, 1998; Airoidi y Virgilio, 1998; McCook, 2001).

No se definieron más agrupaciones en este análisis ya que se discutirán con más detalle en los análisis de varianzas para cada uno de los grupos morfofuncionales. La tendencia a la agrupación por biotopos en cada uno de los meses analizados es más evidente para los sitios menos contaminados. Los sitios más contaminados fueron más variables en este sentido, reforzando la hipótesis de que el efecto negativo del RIO es diferente al de BYR (González-Sansón y Aguilar, 2003). En los experimentos realizados por McClanahan *et al.* (2002) en Glovers Reef, Belice, se demuestra como

los tratamientos que estuvieron influenciados por una entrada excesiva de nutrientes presentaron un patrón de cubrimiento más variable que los tratamientos controles.

La separación de las categorías de cubrimiento en tres grupos fundamentales refuerza los resultados de los métodos de ordenamiento para la composición por especies. La formación de un grupo compuesto por las categorías: *Lobophora*, *Amphiroa*, *Halimeda* y *Sargassum* coinciden con las especies más frecuentes encontradas en los sitios de C30 y C16. Existió coincidencia de los géneros *Dictyopteris*, *Ceramium* y *Cladophora* con las especies más frecuentes en los sitios contaminados (RIO y BYR). Y por último las especies comunes en todas las combinaciones pertenecen a los géneros del tercer grupo formado por el análisis de clasificación: *Dictyota*, *Jania* y *Galaxuara*.

Estos resultados evidencian que la estructura de las asociaciones de algas presenta diferencias bien marcadas entre los sitios contaminados y de referencia; aún cuando es estudiada a través de diferentes técnicas de análisis multidimensional y son utilizadas diferentes variables como composición por especies y cubrimiento. Para las asociaciones de peces González-Sansón y Aguilar (2000; 2002) demuestran el mismo patrón de distribución de estaciones, utilizando varios métodos multivariados, ejemplificando diferencias bien claras para las estaciones influenciadas por el río y la bahía.

A diferencia del cubrimiento, el escalado multidimensional no métrico, realizado a partir de los datos de biomasa, evidenció un ordenamiento de las estaciones en cuanto a biotopos. El biotopo de veril inferior presentó una mayor similitud entre sí, mientras que el plano rocoso fue mucho más variable. De este análisis no se puede sacar una

conclusión definitiva hasta que no se analicen las contribuciones individuales de los grupos morfofuncionales para cada uno de estos biotopos.

5.3. Análisis de similitud

El análisis de similitud entre las estaciones tomando en cuenta la composición por especies de las asociaciones de algas arrojó un valor de R relativamente alto, el cual puede ser considerado como proporcional a la magnitud de las diferencias entre las combinaciones mes-sitio-biotopo (Clark y Warwick, 2001). Por lo tanto, la estructura de las asociaciones de especies cambia con relación al espacio y al tiempo. Es difícil dilucidar si estas variaciones son naturales o se deben a la influencia de las descargas de las aguas contaminadas por el río y la bahía. Para comprobar la interrogante anterior sería necesario llevar a cabo experimentos donde se pueda discriminar el efecto de variables como: entrada de nutrientes, herbivorismo y sedimentación, y su contribución a las variaciones en la estructura de las asociaciones de algas. Thacker *et al.* (2001) realiza experimentos en zonas de los arrecifes de Guam utilizando un diseño bifactorial, con el objetivo de dilucidar las contribuciones individuales y combinadas que ejercen el herbivorismo y la entrada excesiva de nutrientes sobre las variaciones naturales en la estructura de las asociaciones de algas. Estos autores demuestran que en los tratamientos donde se excluían a los herbívoros y no existía un enriquecimiento orgánico el valor de R del ANOSIM fue significativamente menor que el valor de R de los tratamientos influenciados por tales disturbios. Tomando en consideración estos resultados, las variaciones en la estructura de las asociaciones de algas en la costa norte de Ciudad de la Habana podrían estar influenciadas por las fuentes de

contaminación puntuales. El enriquecimiento en nutrientes también puede cambiar la composición por especies de las asociaciones de algas (Lavey *et al.*1991).

5.4. Análisis de varianzas

La altura de dosel es una variable que ha sido empleada, en los últimos años, en los análisis de la dinámica de las asociaciones de algas (Carpenter y Williams, 1993; Airoidi y Virgilo, 1998). Los niveles de nutrientes y la intensidad del herbivorismo pueden afectar la altura que alcanzan determinadas algas (Airoidi y Virgilo, 1998; Smith *et al.*, 2001). La descarga de las fuentes de contaminación o la acumulación histórica de nutrientes en los sedimentos en la costa norte de Ciudad de La Habana, puede contribuir a que esta variable permanezca alta en las estaciones contaminadas durante toda la temporada de estudio.

El cubrimiento de algas se mantuvo alto durante toda la temporada de estudio con valores entre 75 y 98 %. Estos resultados concuerdan con los registrados por Guardia y González-Sansón (2000b) y por Guardia *et al.* (2001) para las zonas aledañas a la bahía y el río Almendares. En un estudio realizado en varios arrecifes del Caribe, por Williams y Polunin (2001), se reconoce que el cubrimiento de algas en la mayoría de las regiones analizadas fue relativamente alto. Por ejemplo los valores registrados en la costa norte de la Habana son comparables a los encontrados en Montego Bay, Jamaica (91.2%), Ambergris Caye, Belice (86.2 %), Grand Cayman (78.3 %) y en los arrecifes de Punta Francés y Punta del Este en Cuba (85.6 %- 91.0 %). En todos estos arrecifes existen problemas de entrada de nutrientes y sobrepesca excesiva (McClanahan y Muthiga, 1998; Hughes, 1996; Williams y Polunin, 2001).

Este resultado refleja que el arrecife coralino del norte del sublitoral habanero está degradado de manera general, independientemente de las fuentes de contaminación puntuales que puedan ejercer un efecto perjudicial sobre determinadas zonas. El cambio de fase, de arrecifes coralinos dominados por corales a dominados por algas es evidente en la región, como mismo se ha documentado en otros arrecifes del Caribe como en Jamaica (Hughes, 1994; Lapointe *et al.* 1997; Woodley, 1999); St. John, Islas Virgenes (Rogers *et al.* 1997); Curacao (de Ruyter Van Steveninck y Breeman, 1987) y en Belice (McClanahan *et al.* 1999).

A diferencia del cubrimiento, la biomasa total de algas presentó variaciones en espacio y tiempo. Al parecer los sitios menos contaminados no responden a variaciones temporales en la biomasa total de algas, mientras que en los sitios más contaminados existió un aumento de la biomasa total, sobre todo para los meses de mayo y agosto. Si se toma en consideración que la presión por herbívoros en ambas zonas es muy baja y que no existen diferencias en la abundancia de estos entre sitios (González-Sansón y Aguilar, 2000; 2002), entonces la respuesta de las asociaciones de algas a una entrada excesiva de nutrientes es el incremento de la biomasa total para los sitios más contaminados. El aumento en biomasa con relación a un enriquecimiento en nutrientes ha sido ampliamente reconocido en muchos arrecifes del Caribe (McClanahan *et al.*, 2001b; 2002; Szmant, 2001; 2002). McClanahan *et al.* (2001b) realiza experimentos en zonas de los arrecifes de Belice y determinaron que la biomasa total de algas, utilizando un cuadrante de 25 x 25 cm, fue superior en los tratamientos donde se excluyen los herbívoros y existió una entrada excesiva de nutrientes. Sin embargo, los resultados que muestran son extrapolados a metro

cuadrado. En nuestro estudio se decidió expresar la biomasa por el área del cuadrante utilizado (25 x 25 cm: 0.0625 m²) ya que así, se conservan los resultados reales. Si los valores de biomasa en el estudio de McClanahan *et al.* (2001) fueran multiplicados por el área que utilizaron (0.0625 m²), entonces se obtendrían resultados comparables. De esta forma los valores encontrados por estos autores (61-260 g/0.0625 m²) son superiores a los registrados en nuestro estudio (15-65 g/0.0625 m²).

Las correlaciones positivas y significativas entre el cubrimiento y la biomasa de algunos grupos morfofuncionales es un resultado interesante. Esto demuestra que existe una asociación muy estrecha entre el área que cubre el grupo con respecto al volumen que ocupa en el espacio. Por lo tanto, con analizar una de las dos variables sería suficiente para explicar los cambios en estos grupos. Es importante destacar que este análisis solo se puede hacer por grupos, debido a que cada uno de ellos presentan patrones morfológicos muy específicos (Littler y Littler, 1984). La mayor asociación estuvo determinada para las algas foliáceas, mientras que en las algas ramificadas carnosas la correlación fue baja. Este resultado puede estar influenciado por la estimación del cubrimiento para este último. Existe un sesgo implícito en el método de censo visual y es que las algas de menor tamaño son enmascaradas por las de tamaños superiores, por lo que el cubrimiento real es subestimado.

Tanto el cubrimiento como la biomasa de algas foliáceas siguen el mismo patrón que la biomasa total. Estas algas son uno de los grupos en el arrecife que más contribuyen al cubrimiento y biomasa total principalmente en los sitios contaminados. Los géneros dominantes en este grupo fueron *Dictyota* y *Dictyopteris*. Resultados similares fueron encontrados en otros arrecifes de Cuba y el Caribe. En Punta Francés y Punta del

Este, Cuba, el cubrimiento por macroalgas estuvo representado significativamente por el género *Dictyota* y alcanzó valores de hasta 20 y 27 % (Williams y Polunin, 2001). Para los arrecifes degradados de Jamaica el cubrimiento de este género estuvo entre 25 y 32% aproximadamente (Williams y Polunin, 2001). Estos valores son comparables a los encontrados en los sitios de C30 y C16 sobre todo en el mes de mayo. Los valores de cubrimiento para los sitios contaminados fueron significativamente mayores con valores que oscilaron entre 40 y 60 % sobre todo en los meses de febrero y mayo lo que refuerza la idea de un impacto del río y la bahía sobre estas comunidades. La disminución en el cubrimiento y biomasa para los meses de agosto en todos los sitios y en ambos biotopos se explica por una sucesión de especies en el tiempo. Trelles *et al.*, (2001) encontraron variaciones estacionales de este género para el arrecife de Herradura en la costa noroccidental de la Habana.

El cubrimiento y biomasa de algas filamentosas fue relativamente bajo en todo el arrecife aunque en los sitios contaminados para los meses de mayo y agosto aumentó. Los géneros mejor representados en este grupo fueron *Ceramium* y *Cladophora*. Estos géneros pueden aumentar considerablemente en sitios impactados por la actividad humana respondiendo a un incremento en las concentraciones de nutrientes en la columna de agua (Steneck y Dethier, 1994; Lapointe *et al.*, 1997). En los arrecifes de Discovery Bay Jamaica, estos dos géneros presentaron cubrimientos considerables (Hughes *et al.*, 1999; Aronson y Precht, 2000). Aunque el efecto de la entrada de nutrientes influyó en estos valores (Lapointe, 1999), la escasez de herbívoros como peces y el erizo negro *Diadema* fue el factor fundamental en este aumento (Woodley, 1999; Edmunds y Carpenter, 2001). Al parecer los picos de abundancia de este grupo

en el mes de mayo puede responder a una coincidencia de un máximo natural de sus poblaciones reforzado con un incremento en la entrada de nutrientes.

Las algas ramificadas carnosas principalmente los géneros *Gelidiella* y *Laurencia* son muy variables tanto en cubrimiento como en biomasa y los valores fueron relativamente bajos. Las semejanzas encontradas en el análisis de biomasa para la mayoría de las combinaciones mes-sitio-biotopo refuerzan la idea de que hay un sesgo en los análisis de cubrimiento, explicado anteriormente. En la mayoría de los estudios realizados con relación a la dinámica de las asociaciones de algas, analizan a este grupo dentro de una categoría denominada macroalgas (Steneck y Dethier, 1994) debido a que sus características morfo-fisiológicas son muy variables (Littler y Littler 1980). En los experimentos de McClanahan *et al.* (2001a) se hace un seguimiento de un año en el cubrimiento de varias especies de *Gelidiella*. Estos autores no encontraron diferencias significativas para los tratamientos analizados (combinaciones de entrada de nutrientes y herbivorismo) y el cubrimiento se mantuvo siempre por debajo del 5 % como los encontrados en el sublitoral norte de la Habana.

Las algas ramificadas coriáceas contribuyeron significativamente al cubrimiento y biomasa de todo el arrecife sobre todo en los sitios menos impactados por las condiciones que impone el río y la bahía. Este grupo, formado principalmente por los géneros *Lobophora* y *Sargassum*, es considerado junto con el género *Dictyota* y *Halimeda* los más importantes en los arrecifes del Caribe debido a su abundancia (Hughes, 1989; Miller y Hay, 1996; 1998; Lirman, 2001; Szmant, 2002; McClanahan *et al.*, 2002). En el estudio de Williams y Polunin (2001) se registran valores de cobertura de hasta 22 % para Montego Bay, Jamaica y 27% en Punta Francés, Cuba, muy

similares a los encontrados en los sitios de C30 y C16 para la mayoría de las combinaciones mes-sitio-biotopo. Las biomásas encontradas para este grupo, en los experimentos de McClanahan *et al.* (2001b) en Glovers Reef, Belice son comparables con los encontrados en el presente estudio. Las algas ramificadas coriáceas son consideradas de ambientes más estables donde las condiciones del medio propician su desarrollo (Littler y Littler, 1984). La mayor abundancia de este grupo, en los sitios menos contaminados, puede responder a una disminución de la competencia con otros grupos de algas como las foliáceas que, por sus características morfológicas, se ven más favorecidas en estos ambientes. La competencia por el sustrato es uno de los factores que contribuyen a la estructura de los organismos en el arrecife (McCook, 1999; Miller *et al.*, 1999).

Las algas articuladas calcáreas es otro de los grupos históricamente dominantes en los arrecifes en condiciones normales (Littler y Littler, 1984). Los géneros mejor representados en este estudio fueron *Galaxaura*, *Amphiroa*, *Jania* y *Halimeda*, dominantes en otros arrecifes del Caribe (McClanahan y Muthiga, 1998; Szmant, 2002). Se ha planteado que cuando las condiciones son buenas para el desarrollo óptimo de los arrecifes coralinos este grupo domina sobre las demás algas (Littler y Littler, 1984; Birkeland, 1987; Steneck y Dethier, 1994; Lapointe, 1997). Algunos experimentos sobre la dinámica de las comunidades de algas en los arrecifes corroboran esta hipótesis (McClanahan *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2001). Sin embargo, en nuestro estudio los mayores valores de cubrimiento y biomasa estuvieron mayoritariamente en los sitios contaminados principalmente en BYR. La especie que más contribuyó a estos valores fue *Galaxaura obtusata*. Las concentraciones de

carbonato de calcio en esta especie no son tan elevadas como las que se observan para otras especies de su mismogénero como *Galaxaura rugosa* o para otros géneros dentro del grupo como *Halimeda* y *Amphiroa*. La descarga de la bahía pudiera permitir que el cubrimiento y biomasa de este grupo permanezca alto y sin variaciones en el tiempo o entre biotopos. Al parecer la tasa de crecimiento de *Galaxaura obtusata* alcanzó su máximo en este sitio incluso en febrero donde potencialmente la descarga del acuatorio es menor y disminuyen los procesos de sedimentación. La disminución en el mes de mayo en el veril inferior de BYR se produjo por fuertes marejadas en la costa norte, días antes al muestro. Aunque los dos biotopos fueron afectados por igual y las algas fueron desprendidas del sustrato (principalmente esta especie), el porcentaje de cubrimiento en el plano rocoso pudo ser estimado. En el veril inferior, debido a la pendiente característica del biotopo, los individuos desprendidos, se concentraron en la zona arenosa adyacente, por lo que no pudo ser estimado su abundancia real.

La cobertura del césped de algas en general fue muy variable para todas las combinaciones mes-sitio-biotopo. Existe una tendencia a la disminución de este grupo en los sitios de RIO y BYR para el biotopo de plano rocoso comparado con los sitios menos contaminados. Los mayores porcentajes de cobertura estuvieron en este mismo biotopo para el mes de agosto en los sitios C30 y C16, con valores por encima del 70 %. La biomasa de este grupo no se pudo estimar debido a que la estructura física de estas asociaciones se pierde cuando es colectado el material vegetal. Está ampliamente reconocido que el césped de algas contribuye de manera significativa al cubrimiento general en los arrecifes coralinos modernos y en zonas templadas

(Steneck y Dethier, 1994; Williams y Carpenter, 1997; Airoidi, 2001; McClanahan *et al.*, 2001a; 2002). Para los arrecifes de Kenya la cobertura de esta categoría oscila entre 30 y 60 % (McClanahan *et al.*, 2001a). En los arrecifes del Caribe como en Ambergris Caye, Belice, existieron coberturas entre 33 y 48 % y en Punta del Este, Cuba los valores fueron de aproximadamente de 40 % (Williams y Polunin, 2001). Los valores para la mayoría de las estaciones en este estudio estuvieron entre 10 y 45 %.

El césped de algas es uno de los grupos que junto con las algas filamentosas y las cianobacterias bentónicas son considerados los colonizadores primarios cuando aumenta la disponibilidad de sustrato. En la gran barrera australiana los corales muertos, por un evento de blanqueamiento, fueron colonizados por un césped de algas en pocos días (Klump y McKinnon, 1992).

Este grupo puede contribuir potencialmente al aumento de algas filamentosas, ramificadas carnosas y articuladas calcáreas en todas las estaciones de estudio debido a que está compuesto mayoritariamente por estadios pequeños de estas categorías (Steneck y Dethier, 1994; Airoidi, 1998). Se ha demostrado como el césped de algas puede retener grandes cantidades de sedimentos debido a la morfología características de sus asociaciones (Williams y Carpenter, 1997; Airoidi, 1998; 2000, Airoidi y Virgilio, 1998). La acumulación de sedimentos ricos en materia orgánica sobre el césped de algas puede contribuir al desarrollo diferencial de determinados grupos (Airoidi y Virgilio, 1998). Este fenómeno pudiera estar ocurriendo en las estaciones mas contaminadas, las cuales están sometidas a una mayor sedimentación. Sin embargo, para comprobar dicha hipótesis sería necesario un estudio detallado de las especies que conforman el césped de algas en estas estaciones.

La baja cobertura de algas costrosas coralinas en la mayoría de las estaciones evidencia un nivel de degradación, tanto en los sitios contaminados como en los menos contaminados. Las algas costrosas coralinas son consideradas un grupo clave en los ecosistemas de arrecifes coralinos debido a que juegan dos papeles fundamentales (Fabricius y De'ath, 2001). Uno de los más significativos es la contribución a la calcificación y cementación del arrecife (Barnes y Chalker, 1990). El segundo papel es que el asentamiento y metamorfosis de algunos organismos sésiles dependen de la presencia de este grupo y de su capa de bacterias asociadas (Lasker y Kim, 1996; Heyward y Negri, 1999). Por lo tanto, aquellos organismos (corales, gorgonias y esponjas) que dependen de este grupo para el asentamiento de sus larvas pueden ser excluidos de esta área. Esta puede ser una explicación plausible del porque las comunidades coralinas no han podido recuperarse en la zona. La cobertura de corales en los sitios contaminados es inferior a la de los sitios no contaminados (Guardia y González-Sansón 2000b; Guardia *et al.*, 2001). Sin embargo, es muy baja en ambas zonas con valores nunca superiores al 10 % de cobertura.

La cobertura de este grupo está muy influenciada por la entrada de sedimentos al sistema y el crecimiento de otros grupos de algas sobre ellas (Fabricius y De'ath, 2001) aunque también puede responder a una entrada de nutrientes (Bjork *et al.*, 1995). En la mayoría de las estaciones cuando se eliminaba el sedimento y se raspaba el sustrato para la colecta de las muestras se encontraron algas costrosas coralinas muertas, en forma de manchas negras o blancas, sobre el sustrato. La fotosíntesis puede verse reducida por el sombreado y el intercambio de gases disminuye (Klump y McKinnon, 1989), por lo tanto, la tasa de crecimiento y calcificación se ve afectada. Las

algas costrosas coralinas son capaces de sobrevivir largos períodos de tiempo bajo los sedimentos debido a que la capa superficial de células epiteliales muertas es mudada una vez que el sedimento es removido (Pueschel y Keats, 1997). Sin embargo, no se sabe que efecto pudieran tener estos si están enriquecidos con nutrientes (Purcell, 2001).

El aumento de las cianobacterias bentónicas solo en la estación del río en el mes de agosto para ambos biotopos evidencia una influencia de este sistema estuarino sobre la zona adyacente. No se puede determinar si el florecimiento de cianobacterias ocurrió por una proliferación excesiva de las especies existentes respondiendo a un incremento de las concentraciones de nutrientes. Quizás estas especies fueron arrastradas desde zonas interiores de la desembocadura y fueron colonizando los biotopos poco a poco. Una evidencia de esto es que el plano rocoso, el cual está localizado más cerca de la fuente de disturbios, presentó un mayor cubrimiento. Las cianobacterias bentónicas han sido generalmente incluidas en el césped de algas en los estudios ecológicos (Steneck y Dethier, 1994). Este grupo juega un papel fundamental en el cambio de fase de los arrecifes coralinos modernos ya que son los colonizadores primarios en los corales que van muriendo y en los nuevos sustratos que se abren por disturbios (Larkum, 1988). Las cianobacterias de agua dulce como *Lyngbya wolley* después de establecidas como colonizadores primarios son capaces de modificar el pH y las concentraciones de carbonato evitando la recolonización por otras algas (Doyle y Smart, 1998).

A pesar de que experimentos han demostrado una intensificación de las tasas de crecimiento en las cianobacterias bentónicas después de un enriquecimiento en

nutrientes (Fong *et al.*, 1993), la abundancia de este grupo no está correlacionada ni con la disponibilidad de fósforo ni con la de nitrógeno (Thacker y Paul, 2001).

5.5. Análisis integral de los resultados

Resumiendo todo el análisis hecho hasta aquí, es posible afirmar que las asociaciones de algas de la región estudiada presentan variaciones espaciales y estacionales que son explicadas, al menos en parte, por la descarga de aguas contaminadas provenientes del río Almendares y la Bahía de la Habana. Las comparaciones con los resultados de otros investigadores en la región del Caribe, evidencian una degradación general, tanto para los sitios contaminados como para los sitios de referencia. Es evidente entonces, que un conjunto de factores, que no son objeto de estudio en esta investigación, han influido en el cambio de fase de los arrecifes coralinos del sublitoral norte habanero. Quizás el principal factor que contribuye en la actualidad en determinar la estructura de las asociaciones de algas sea la entrada excesiva de nutrientes proveniente de las fuentes puntuales de contaminación. Sin embargo, para explicar los altos valores de cubrimiento de algas en todos los sitios de estudio, independientemente de la influencia por contaminación, es necesario analizar la historia pasada y los efectos combinados de múltiples disturbios. Para evaluar la magnitud de estos disturbios, se necesitan realizar experimentos de campo manipulados que enfoquen todos los factores en conjunto e independientes (Hatcher, 1997; Hughes y Connell, 1999; Miller *et al.*, 1999; Smith *et al.*, 2001).

El cambio dramático en el arrecife coralino costero del sublitoral norte habanero puede haber sido causado, por lo tanto, por el impacto combinado de diversos factores. Tomando como base los resultados obtenidos y la información existente en la zona

desde hace más de 20 años, los principales factores que han intervenido en la degradación del ecosistema pudieran ser: una entrada excesiva de nutrientes e incremento de la sedimentación (sobre todo en los sitios más contaminados); sobrepesca indiscriminada de peces (específicamente peces herbívoros); pastoreo selectivo sobre las asociaciones de algas (las algas que dominan no son susceptibles al herbivorismo); ausencia del erizo negro *Diadema antillarum*; (las algas que dominan son la dieta principal de esta especie); mortalidades coralinas por blanqueamiento y enfermedades (aumenta la disponibilidad de sustrato para la colonización de la algas), y por último la incidencia de marejadas y tormentas severas (frecuentes en los meses de invierno y en la temporada ciclónica).

Todos estos factores han actuado al unísono para determinar la estructura actual de las asociaciones de algas. Los estudios de calidad de agua y sedimentos, en las zonas adyacentes al río y la bahía, confirman que estos sitios están contaminados con determinados compuestos que presentan concentraciones elevadas comparados con los sitios de referencia (Villasol *et al.*, 1983; Mederos *et al.*, 1984; Reyes *et al.*, 1998). Esta afirmación es reforzada por todos los resultados que se han discutido en el estudio y que evidencian un enriquecimiento orgánico mayor sobre estas zonas. Los resultados obtenidos por otros autores analizando diferentes taxocenosis también confirman el planteamiento anterior (González-Sansón y Aguilar, 2000; 2002; 2003; Guardia y González-Sansón, 2000a; Guardia *et al.*, 2001; Armenteros *et al.*, 2003).

El incremento en la entrada de nutrientes es una de las consecuencias de la actividad humana en áreas costeras tropicales (Szmant, 2001). Por lo tanto, el enriquecimiento orgánico de las aguas por parte de estas dos fuentes de contaminación promueve un

incremento en cubrimiento y biomasa de determinados grupos de algas como: filamentosas, foliáceas y determinadas especies de articuladas calcáreas con características particulares. Los mecanismos fisiológicos mediante los cuales el crecimiento de algas se ve alterado por el enriquecimiento en nutrientes han sido estudiados y demostrado por varios autores (Littler y Littler, 1990; Larned, 1998; Schaffelke y Klumpp, 1998). Los sedimentos enriquecidos en nutrientes en las zonas adyacentes a la bahía y el río (Villasol *et al.*, 1983; Reyes *et al.*, 1998) pueden contribuir a que se mantengan biomazas altas durante toda la temporada de estudio. Este fenómeno de enriquecimiento de los sedimentos es la explicación más plausible del porqué la biomasa del alga verde *Dictyosphaeria cavernosa* se ha mantenido alta por más de 20 años, después del cese de la descarga de aguas residuales a la bahía de Kaneohe, Hawai (Stimson *et al.*, 1996; Larned, 1998; Smith *et al.*, 2001).

La sobrepesca de peces herbívoros es uno de los fenómenos que se evidencian en los resultados sobre la estructura de la ictiofauna para toda la región (Aguilar y González-Sansón, 2000; 2002; González-Sansón y Aguilar, 2000, 2002, 2003). La ausencia o baja abundancia de peces herbívoros puede contribuir significativamente a un aumento en el cubrimiento y biomasa de algas (Hughes *et al.*, 1999; Aronson y Precht, 2000; Williams y Polunin, 2001; Szmant, 2002; McClanahan *et al.*, 2002). Por lo tanto, este es un factor muy importante a considerar para explicar los altos valores de cubrimiento por algas en todos los sitios estudiados, comparables con regiones caribeñas que han sido afectadas por este fenómeno. Por ejemplo, en los arrecifes de Jaimaca la sobrepesca ha sido uno de los disturbios fundamentales que ha permitido el cambio dramático en estos ecosistemas (Hughes *et al.*, 1999; Aronson y Pretch,

2000) y el incremento en las concentraciones de nutrientes ha tenido un efecto mucho menor (Lapointe *et al.*, 1997; Lapointe, 1997, 1999). Unido a la sobrepesca de peces herbívoros la ausencia del erizo negro *Diadema antillarum* contribuyó de manera significativa al aumento de las algas en dicha región (Woodley, 1999).

En la región del sublitoral habanero la ausencia de *Diadema* (Guardia y González-Sansón, 2000b; Guardia *et al.*, 2001) junto con la disminución de los peces herbívoros puede contribuir a un pastoreo selectivo de los pocos individuos existentes sobre las asociaciones de algas. Esto ha sido demostrado con estudios experimentales en otras regiones del Caribe (Carpenter, 1986; Miller *et al.* 1999; Thacker *et al.*, 2001; Williams y Polunin, 2001; McClanahan *et al.*, 2001b). Los herbívoros se alimentan de las algas más susceptibles aumentando aquellos grupos menos pastoreados como *Dictyota*, *Amphiroa*, *Galaxaura*, *Lobophora*, *Saragassum* y *Halimeda* (Williams y Polunin, 2001; McClanahan *et al.*, 2002, Szmant, 2001; 2002). Coincidentemente estos géneros son los que presentan mayores cubrimientos y biomásas en la zona de estudio, lo que refuerza la idea de una selección diferencial hacia las especies más susceptibles. Estos géneros no son consumidos debido a la presencia de adaptaciones morfológicas (concentraciones de carbonato de calcio) y fisiológicas (metabolitos secundarios) que impiden ser ingeridas (Littler *et al.*, 1983; Paul y Van Alstyne, 1988; Hay, 1997). En los análisis de contenidos estomacales de peces herbívoros estas entidades son escasas (Randall, 1967) y además se ha comprobado en la zona de estudio (González y Valdivia, 1998). Sin embargo, en los análisis de contenido estomacal de *Diadema antillarum* estos grupos son frecuentes (Szmant, 2002). Por lo tanto, *D. antillarum* juega un papel fundamental en el control del

cubrimiento y biomasa de aquellas algas menos susceptibles al herbivorismo por parte de los peces (Lewis, 1986; Szmant, 2002) y cuando está ausente existe una dominancia de estos grupos. En muchos arrecifes del Caribe está bien documentado un incremento en el cubrimiento por algas desde 1983, cuando la región fue afectada por la muerte masiva de este herbívoro, y reforzada por la sobrepesca ejercida durante varias décadas (Carpenter, 1990; McClanahan *et al.*, 1996; Hughes *et al.*, 1999). En determinados lugares donde las poblaciones de la especie se están restableciendo el cubrimiento por algas ha disminuido (Szmant, 2002; Chiappone *et al.*, 2002; Miller *et al.*, 2003)

Por lo tanto, la reaparición de *D. antillarum* y la reducción de la sobrepesca pudieran ser uno de los factores para reducir el cubrimiento y biomasa por algas en la zona de estudio. De esta forma los peces herbívoros pastorearan fuertemente sobre sus especies preferidas y los erizos sobre el resto de los grupos.

Otro de los factores a considerar en la zona del sublitoral habanero es la posibilidad de mortalidades masivas en las asociaciones de corales por eventos de blanqueamiento o enfermedades durante los pasados 20 años. Las enfermedades y el blanqueamiento se han incrementado en los últimos años en toda la región del Caribe (Hoegh-Guldberg, 1999; Wilkinson, 2000; Bruckner, 2002) y Cuba por supuesto no puede ser la excepción (Guardia, 2001; Guardia *et al.*, 2003). La mortalidad coralina aumenta la disponibilidad de sustrato para la colonización rápida de las algas (sobre todo en sitio impactados por los fenómenos que se explicaron anteriormente) y ha sido una de las causas fundamentales de los bajos cubrimientos de coral en los arrecifes del Caribe (Ritchie, *et al.*, 2001; Rosenberg y Ben-Haim, 2002; Bruckner, 2002). En la

zona objeto de estudio existe un solo registro con relación a un evento de blanqueamiento, ocurrido en 1997 en el sitio de C30 (Guardia, 2000) pero no se hacen inferencias a cambios en la estructura de las asociaciones de algas. Los bajos cubrimientos de corales registrados para toda la zona (tanto en sitios contaminados como para los menos contaminados) (Guardia y González-Sansón 2000b; Guardia *et al.*, 2001) no puede ser explicado solamente por la influencia de la contaminación sobre los mismos. Este criterio es defendido también por varios autores para otras regiones del Caribe (Liddell y Ohlhorst, 1992; Hughes 1994; 1996; Steneck, 1994; Shulman y Robertson, 1996; McClanahan y Muthiga, 1998). El incremento de las algas debido a la mortalidad coralina ha sido demostrado (Williams y Bunkley-Williams, 1990; Shulman y Robertson, 1996; Aronson y Precht 1997; McClanahan y Muthiga, 1998; McClanahan *et al.*, 2001).

Este fenómeno debe estar mejor representado para el biotopo de veril inferior, debido a que por las características geomorfológicas propias del sistema es donde existen las mayores concentraciones de invertebrados sésiles (Done, 1983; Huston, 1985). Incluso la disminución de la complejidad topográfica del arrecife por la pérdida del cubrimiento coralino puede contribuir a que los arrecifes disminuyan sus poblaciones de peces herbívoros (Williams y Polunin, 2001).

La competencia por espacio entre las algas y los corales también es un factor importante a considerar cuando se analiza el estado de las estructuras de las asociaciones de algas, especialmente durante los cambios de fase de arrecife dominados por corales a dominados por algas (Littler y Littler, 1984; Done, 1992; Hughes, 1994; Miller, 1998). En la actualidad debido al deterioro de las comunidades

coralinas este factor no está ejerciendo un papel preponderante. En la revisión de McCook *et al.* (2001) se resume la información existente hasta ese año sobre las interacciones coral-alga especialmente la competencia y en particular los procesos o mecanismos por los cuales los corales y las algas interactúan y sugiere un marco conceptual preliminar para entender los procesos por los cuales las algas afectan a los corales.

Todos estos factores actúan de manera compleja y pueden verse favorecidos en los sitios más contaminados. La biomasa y cubrimiento de algas debe exceder la capacidad de pastoreo por parte de los escasos herbívoros. Las preferencias alimenticias van a promover la dominancia de algas menos apetitosas. El incremento en la tasa de sedimentación y la entrada de nutrientes por parte del río y la bahía promueve la proliferación rápida de especies de algas oportunistas que invaden y desplazan aquellas especies de crecimiento lento.

Para entender todo este sistema se hacen necesarios trabajos que aborden los mecanismos, por los cuales los factores analizados intervienen en la más compleja de las tramas tróficas, afectando la estructura de las asociaciones de algas. Los estudios sobre la ecología fisiológica de la mayoría de los grupos de algas, es un aspecto fundamental para entender como estos organismos responden al incremento de nutrientes, tanto en la columna de agua como en los sedimentos. Es fácil perder la visión del hecho que las algas son esenciales y miembros contribuyentes en la trama alimenticia de los arrecifes coralinos pero no si estas no son consumidas.

6. CONCLUSIONES

1. El tamaño de muestra óptimo para el estudio de la estructura de las asociaciones de algas en los biotopos de plano rocoso y veril inferior de la región del sublitoral habanero se encuentra entre 10 y 12 cuadrantes, siempre que este último abarque un área de 0.0625 m^2 .
2. Las fuentes puntuales de contaminación como son el río Almendares y la Bahía de La Habana determinan, al menos en parte, diferencias marcadas en la estructura de las asociaciones de algas en cuanto a composición por especies debido a las descargas de aguas ricas en nutrientes. Las especies de algas con mayor frecuencia en los sitios contaminados pertenecen al grupo de las filamentosas y foliáceas. En los sitios menos contaminados las especies más frecuentes son típicas de arrecifes coralinos modernos dominando aquellas que pertenecen a los grupos ramificados carnosos y articulados calcáreos.
3. El análisis multidimensional para los datos de cobertura reafirma el efecto que ejercen estas fuentes de contaminación sobre las comunidades adyacentes observándose el mismo patrón de distribución de estaciones y categorías con respecto al de estaciones y especies en el análisis de composición. Por lo tanto, la frecuencia de aparición de especies y el cubrimiento por categorías es útil para determinar las diferencias generales en la estructura de las asociaciones de algas en la región.

4. La biomasa por grupos morfofuncionales de algas presenta un patrón de distribución de estaciones y categorías muy diferente a los análisis de composición y cobertura observándose una separación muy marcada entre el veril inferior y el plano rocoso. Las estaciones del veril inferior son muy similares entre sí pero las estaciones de plano rocoso presentan una gran variabilidad.
5. Las variables cobertura y biomasa de los grupos morfofuncionales como algas foliáceas, filamentosas, ramificadas coriáceas y articuladas calcáreas presentan una correlación alta, positiva y significativa. Por lo tanto, el estudio de las variaciones espaciales o estacionales de las asociaciones de algas puede ser analizado a través de una de las dos variables, disminuyendo considerablemente el tiempo de muestreo en el campo y el procesamiento de muestras en el laboratorio.
6. El cubrimiento total de algas es significativamente alto para toda la región independientemente de la influencia de las fuentes de contaminación como el río y la bahía. Esto demuestra una degradación general de las comunidades arrecifales evidenciando un cambio dramático de comunidades dominadas por corales a dominadas por algas. Los valores obtenidos no pueden ser explicados solamente por la excesiva entrada de nutrientes al ecosistema.
7. Las variaciones observadas entre los sitios para determinados grupos morfofuncionales responden, al menos en parte, a la entrada excesiva de nutrientes al sistema. La abundancia de algas foliáceas y filamentosas es mayor en los sitios contaminados, mientras que las algas ramificadas coriáceas presentan mayor biomasa y cobertura en los sitios menos influenciados por las fuentes de descarga.

8. Las algas ramificadas carnosas y el césped son muy variables y están influenciados por diversos factores que no fueron objeto de estudio en esta investigación como competencia con otros grupos de algas, disponibilidad de sustrato y sedimentación.
9. La cobertura de algas costrosas coralinas es muy baja en todas las estaciones de estudio evidenciando una degradación marcada en los arrecifes coralinos de la región.
10. El florecimiento de cianobacterias bentónicas en los meses de mayo en la zona adyacente al río Almendares pudo ser causado por el incremento de la descarga de la fuente de contaminación o por un florecimiento natural en esta estación.

7. RECOMENDACIONES

1. Realizar estudios experimentales de campo diseñados para dilucidar las contribuciones individuales que podrían tener varios factores como: la entrada excesiva de nutrientes, (en la columna de agua y en los sedimentos), el herbivorismo y la mortalidad coralina, en las respuestas de las asociaciones de algas.
2. Analizar a nivel poblacional cuales son los parámetros demográficos que en determinadas especies de algas pudieran estar alterados por la contaminación que ejerce el río y la bahía.
3. Conducir estudios a nivel de individuos con relación a la ecofisiología de determinadas especies de algas, a través de análisis ecotoxicológicos que pudieran demostrar en que medida las fuentes puntuales de contaminación ejercen su efecto sobre las poblaciones y comunidades.

8. REFERENCIAS

- Aguilar, C. y G. González-Sansón (2002). Ecología de la ictiofauna costera en la zona adyacente a la desembocadura del río Almendares (La Habana, Cuba). 1. Distribución espacial de la abundancia y la diversidad. *Rev. Invest. Mar.*, 23(3-14): 60-70.
- Aguilar, C. y G. González-Sansón (2000). Influencia de la contaminación de la Bahía de la Habana (Cuba) sobre las asociaciones de peces costeros, 1. Abundancia y diversidad. *Rev. Invest. Mar.*, 21(1-3): 60-70.
- Aguilar, C., G. González-Sansón, E. Guardia, A.M. Suárez, J. Trelles y J. Angulo (2000). Inventario de los componentes más comunes de la flora y fauna del arrecife costero de la Caleta de San Lázaro, región Noroccidental de Cuba, en el período de 1996 a 1998. *Rev. Invest. Mar.*, 21(1-3): 53-59.
- Airoldi, L. (2001). Distribution and morphological variation of low-shore algal turfs. *Mar. Biol.*, 138: 1233-1239.
- Airoldi, L. (2000). Effects of disturbance, life-histories and overgrowth on coexistence of algal crusts and turf. *Ecology*, 81: 798-814.
- Airoldi, L. (1998). Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf. *Ecology*, 79: 2759-2770.
- Airoldi, L. and M. Virgilio (1998). Responses of turf forming algae to spatial variations in the deposition of sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 165: 271-282.
- Alcolado, P. y A. Herrera (1987). Efectos de la contaminación sobre las comunidades de esponjas en el litoral de La Habana, Cuba. Instituto de Oceanología. Reporte de Investigaciones, 6: 20 pp.
- Armenteros, M. (2003). Composición y abundancia del meiobentos en un sector sublitoral de Ciudad de La Habana, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 24(1): 3-10.
- Aronson, R.B. and W.F. Precht (2000). Herbivory and algal dynamics on the coral reef at Discovery Bay, Jamaica. *Limnol. Oceanogr.*, 45: 251-255.
- Aronson, R.B. and W.F. Precht. (1997). Stasis, biological disturbance, and community structure of a Holocene coral reef. *Paleobiology*, 23: 326-346.
- Barnes, D.J. and B.E. Chalker (1990). Calcification and photosynthesis in reef-building corals and algae. En: Dubinsky Z (ed) *Ecosystems of the world: coral reefs*. Elsevier, Amsterdam, pp 109-131.
- Bell, P.R.F. (1992). Eutrophication and coral reefs some examples in the Great Barrier Reef lagoon. *Water Research*, 26: 553-568.
- Birkeland, C. (1987). Nutrient availability as a major determination of differences among coastal hard-substratum communities in different regions of the tropics, p. 1-26. En: C. Birkeland (ed.), *Comparison between Atlantic and Pacific Tropical Coastal Systems.*, United Nations Educational, Scientific and Cultural Organizations Reports in Marine Science 46. UNESCO Division of Marine Science, Paris, France.
- Bjork, M., S.M. Mohammed, M. Bjorklund and A. Semesi (1995). Coralline algae, important coral reef builders threatened by pollution. *Ambio*, 24: 502-505.
- Boesch, D.F. (1977). Application of numerical classification in ecological investigations of water pollution. Virginia Institute of Marine Science, Special Scientific Report 77: ix + 113 pp.

- Bruckner, A.M. (2002). Priorities for effective management of coral diseases. NOAA Technical Memorandum NMFS-OPR-22. 41 pp.
- Carpenter, R.C. (1997). Invertebrate predators and grazers. *En: Birkeland C (ed) Life and death of coral reefs*. Chapman and Hall, New York, pp 198-229.
- Carpenter, R.C. (1990) Mass mortality of *Diadema antillarum* I. Long-term effects on sea population-dynamics and coral reef algal communities. *Mar. Biol.*, 104: 67-77.
- Carpenter, R.C. (1986). Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecol Monogr.*, 56: 345-363
- Carpenter, R.C. and S.L. Williams (1993). Effects of algal turf canopy height and microscale substratum topography on flow speed profiles in a coral forereef environment. *Limnol. Oceanogr.*, 38: 687-694.
- Carpenter, R.C., J.M. Hackney, and W.H. Adey (1991). Measurements of primary productivity and nitrogenase activity of coral reef algae in a chamber incorporating oscillatory flow. *Limnol. Oceanogr.*, 36(1): 40-49.
- Clarke, K.R. and R.M. Warwick (2001). Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER-E. Plymouth, 257 pp.
- Cordeiro-Marino, M. (1978). Rodofíceas bentónicas marinhas do estado de Santa Catarina. *Rickia*, 7: 1-243.
- Cowell, B.C. and P.S. Botts (1994). Factors influencing the distribution, abundance and growth of *Lyngbia wallei* in central Florida, *Aquat. Bot.*, 49: 1-17.
- Coyer, J.A., R.F. Ambrose, J.M. Engle, and J.C. Carroll (1993). Interactions between corals and algae on a temperate zone rocky reef: mediation by sea urchins. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 167: 21- 37.
- De Ruyter van Steveninck E.D. and A.M. Breeman (1987). Deep water vegetations of *Lobophora variegata* in the coral reef of Curacao: population dynamics in relation to mass mortality of the sea-urchin *Diadema antillarum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 36: 81-90.
- Dethier, M.N., E.S. Graham, S. Cohen, and L.M. Tear (1993). Visual versus random-point percent cover estimations: `objective´ is not always better. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 110: 9-18.
- Done, T.J. (1992). Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Hidrobiologia*, 247: 121-132.
- Doyle, R.D, and R.M. Smart (1998). Competitive reduction of noxious *Lyngbya wollei* mats by rooted aquatic plants. *Aquat. Bot.* 61: 17-32.
- Dubinsky, Z. and N. Stambler (1996). Marine pollution and coral reefs. *Global Change Biol.*, 2: 511-526.
- Dudgeon, S.R. J.E. Kübler, R.L. Vadas, and I.R. Davison (1995). Physiological responses to environmental variation in intertidal red algae: does thallus morphology matter? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 117: 193-206.
- Duffy, J.E. and M.E. Hay (1990). Seaweed adaptations to herbivory. *Bioscience*, 40: 368-375.
- Duffy, J.E. and V.J. Paul (1992). Prey nutritional quality and the effectiveness of chemical defenses against tropical reef fishes. *Oecología*, 90: 333-339.
- Edmunds, P.J. and R.C. Carpenter (2001). Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef.

- Proceedings of National Academy of Sciences of the USA* 98: 5067-5071.
- Elliot, J.M. (1971): Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Fresh Water Biological Association, Scientific Publication (25): 144 pp.
- Fabricius, K. and G. De'ath (2001). Environmental factors associated with the spatial distribution of crustose coralline algae on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 19 (4): 303-309.
- Farrel, E., A. Critchley. y L. Cid (1995). Análisis multivariado de asociaciones de algas. *En: Alveal, K., M.E. Ferrario, E.C. Oliveira y E. Sar. Manual de Métodos Ficológicos.* Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 795-822.
- Fong, P., R.M. Donohoe, and J.B. Zedler (1993). Competition with macroalgae and benthic cyanobacterial mats limits phytoplankton abundance in experimental microcosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 100: 97-102.
- Furnas, M.A., W. Mitchell and M. Skuza (1997). Nitrogen and phosphorous budgets for central Great Barrier Reef shelf. Research Publication Number 56. Great Barrier Reef Marine Park Authority, Townsville, Australia.
- Genin, A., B. Lazar and S. Brenner (1995). Vertical mixing and coral death in the Red Sea following the eruption of Mount Pinatubo. *Nature*, 337: 507-510.
- González, L y Valdivia A. (1998). Análisis exploratorio del tracto digestivo de barberos (género *Acanthurus*) en un arrecife costero del sublitoral norte de la Habana. Reporte de Investigación. Centro de Investigaciones Marinas 15 pp.
- González-Sansón, G. y C. Aguilar (2003). Variaciones espaciales y temporales en la abundancia de las especies dominantes de peces de arrecife de coral en la costa de Ciudad de la Habana, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 24(2): 99-110.
- González-Sansón, G. y C. Aguilar (2002). Ecología de la ictiofauna costera en la zona adyacente a la desembocadura del río Almendares (La Habana, Cuba). 2. Análisis multidimensional. *Rev. Invest. Mar.*, 23(1): 15-25.
- González-Sansón, G. y C. Aguilar (2000). Influencia de la contaminación de la Bahía de La Habana (Cuba) sobre las asociaciones de peces costeros, 2. Análisis multidimensional. *Rev. Invest. Mar* 21(1-3): 71-80.
- González-Sansón, G.; C. Aguilar; J. Angulo y C. González (1997): Variación espacial y estacional de la ictiofauna en un arrecife de coral costero de la región noroccidental de Cuba. III: Análisis multidimensional. *Rev. Invest. Mar.* 18(3): 241-248.
- Guardia, E. (2000). Evento de blanqueamiento en un arrecife de coral en la costa de La Habana, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 21(1-3): 108-109.
- Guardia, E. y G. González-Sansón (2000a): Asociaciones de corales, gorgonias y esponjas del sublitoral habanero al oeste de la bahía de La Habana, 1. Gradiente ambiental. *Rev. Invest. Mar.* 21(1-3): 1-8.
- Guardia, E. y G. González-Sansón (2000b): Asociaciones de corales, gorgonias y esponjas del sublitoral habanero al oeste de la bahía de La Habana, 2. Índices Ecológicos. *Rev. Invest. Mar.* 21(1-3): 9-16.
- Guardia, E., P. González-Días, G. Varona, S. González-Ferrer y W. Superes (2003). Variaciones temporales y espaciales en la comunidad bentónica del arrecife de playa Herradura, provincia Habana, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 24(2): 117-126.

- Guardia, E., P. González y J. Trelles (2001). Macrobenos del arrecife adyacente al Río Almendares, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 22(3): 167-178.
- Hatcher, B.G. (1997). Coral reef ecosystems: How much greater is the whole than the sum of the parts? *Coral Reefs*, 16: S77-S91.
- Hatcher, B.G. (1990). Coral reef primary productivity: A hierarchy of pattern and process. *Trends. Ecol. Evol.*, 5: 149-155.
- Hatcher, B.G., R.E. Johannes, and A.I. Robertson (1989). Review of research relevant to the conservation of shallow tropical marine ecosystems. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 27: 337-414.
- Hay, M.E. (1997). The ecology and evolution of seaweed-herbivore interactions on coral reefs. *Coral Reefs*, 16: S67-S76.
- Hay, M.E. (1994). Species as noise in community ecology: do sea-weeds block our view of the kelp forest? *Trends. Ecol. Evol.*, 9: 414-416.
- Hay, M.E. (1984). Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: Are previous results typical? *Ecology*, 65: 446-454.
- Herrera, A. y N. Martínez-Estalella (1987). Efecto de la contaminación sobre las comunidades de corales escleractíneos al Oeste de la Bahía de la Habana. *Rep. Invest. Inst. Oceanol.* 62: 1-29.
- Herrera, A. y P. Alcolado (1983). Efecto de la contaminación sobre las comunidades de gorgonáceos al Oeste de la Bahía de la Habana. *Cienc. Biol.*, 10: 69-85.
- Heyward A.J and A.P. Negri (1999). Natural inducers for coral larval metamorphosis. *Coral Reefs*, 18: 273-279.
- Hill, M.O. and H.G. Gauch (1980). Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42: 47-58.
- Hoegh-Guldberg, O (1999). Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine Freshwater Research*, 50: 839-866.
- Hughes, T. P. (1996). Demographic approaches to community dynamics: a coral reef example. *Ecology*, 77(7): 2256-2260.
- Hughes, T. P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large scale degradation of a Caribbean Coral Reef. *Science*, 265: 1547-1551.
- Hughes, T. P. (1989). Community structure and diversity of coral reefs: the role of history. *Ecology*, 70: 275-279.
- Hughes, T.P. and J.H. Connell (1999). Multiple stressors on coral reefs: a long term perspective. *Limnol. Oceanogr.*, 44: 932-940.
- Hughes T.P., A.M. Szmant, R. Steneck, R. Carpenter and S. Miller (1999). Algal Blooms on coral reefs: what are the causes? *Limnol. Oceanogr.*, 44: 1583-1586.
- Hughes, T.P., D.C. Reed and M.J. Boyle (1987). Herbivory on coral reef: community structure following mass mortalities of sea urchins. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 113: 39-59.
- Hunter, C.L. and C. Evans (1995). Coral reef in Kaneohe Bay, Hawaii: two centuries of western influence and two decades of data. *Bull. Mar. Sci.*, 57: 501-515.
- Huston, M. A. (1985). Patterns of species diversity on coral reefs. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 149-177.

- Joly, A. B. (1967): Géneros de algas marinhas do costa atlántica latino-americana. Editora da Universidade de Sao Paulo, 85 pp.
- Jongman, R.H.C., C.J.F. Ter Braak and O.F.R. van Tongeren. (1987): Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, Wageningen, ix + 299 pp.
- Klumpp, D.M. and A.D. McKinnon (1992). Community structure, biomass and productivity of epilithic algal communities on the Great Barrier Reef: dynamics at different spatial scales. *Mar. Prog. Ser.*, 86: 77-89.
- Klumpp, D.M. and A.D. McKinnon (1989). Temporal and spatial patterns in primary production on coral-reef epilithic algal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 131: 1-22
- Kovachs, W.L. (1990). Multivariate Statistical Package (MVSP) Shareware 3.1 - User's manual. (Manuscrito en soporte electrónico).
- Lapointe, B.E. (1999). Simultaneous top-down and bottom-up forces control macroalgal blooms on coral reefs (Reply to the comment by Hughes *et al.*) *Limnol. Oceanogr.*, 44: 1586-1592.
- Lapointe, B.E. (1997). Nutrient thresholds for bottom-up forces control macroalgal blooms on coral reef growth. *Limnol. Oceanogr.*, 24: 935-940.
- Lapointe, B.E., M.M. Littler and D.S. Littler (1997). Macroalgal overgrowth of fringing coral reefs at Discovery Bay, Jamaica: Bottom-up versus Top-down control. *Proc. 8th Int. Coral Reefs Sym.* 1: 927-932.
- Larcombe, P. and K.J. Woolfe (1999). Increased sediment supply to the Great Barrier Reef will not increase sediments accumulation at most coral reefs. *Coral Reefs*, 18(1): 163-169.
- Larkum, A.W.D. (1988). High rates of nitrogen fixation on coral skeletons after predation by the crown of thorns starfish *Acanthaster planci*. *Mar. Biol.*, 97: 503-506.
- Larned, S.T. (1998). Nitrogen versus phosphorous limited growth and sources of nutrients for coral reef macroalgae. *Mar. Biol.*, 132: 409-421.
- Larned, S.T. and M.J. Atkinson (1997). Effects of water velocity on NH₄ and PO₄ uptake and nutrient-limited growth in the macroalga *Dictyosphaeria cavernosa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 157: 295-302.
- Larned, S.T. and J. Stimson (1996). Nitrogen limited growth in the coral reef chlorophyte *Dictyosphaeria cavernosa* and the effect of exposure to sediment-derived nitrogen on growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 145: 95-108.
- Lasker, H.R. and K. Kim (1996). Larval development and settlement behaviour of gorgonian coral *Plexaura kuna* (Lasker, Kim and Coffroth). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 207: 161-175.
- Lavery, P.S., R.J. Lukatelich and A.J. McComb (1991). Changes in the biomass and species composition of macroalgae in a eutrophic estuary. *Estuarine Coastal Shelf. Sci.*, 33: 1-22.
- Lessios, H.A. (1988). Mass mortality of *Diadema antillarum* in the Caribbean: what have we learned? *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 371-393.
- Lewis, S.M. (1986). The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecol. Monogr.*, 56: 183-200.
- Liddell, W.D. and S.L. Ohlhorst (1992). Ten years of disturbance and chance on a Jamaican fringing reef. *En: Proc. 7th Int. Coral Reef Symp. Publ 1*, pp 144-150.

- Lirman, D. (2001). Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs*, 19(3): 392-399.
- Littler, M.M. (1980): Morphological Form and Photosynthetic Performances of Marine Macroalgae: Test of a Functional / Form Hypothesis. *Bot. Mar.*, 22: 161-165.
- Littler, D.S. and M.M. Littler (2000). Caribbean Reef Plants. OffShore Graphics, Inc., Washington, D. C., 542 pp.
- Littler, M.M. and D.S. Littler (1990). Productivity and nutrient relationships in psammophytic versus ephilithic forms of Bryopsidales (Chlorophyta): comparisons based on a short-term physiological assay. *Hydrobiologia* 204/205: 73-77.
- Littler, M.M. and D.S. Littler (1984). Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 74: 13-34.
- Littler, M.M. and D.S. Littler (1986). Intertidal macrophyte communities form Pacific Baja California and the upper Gulf of California. Relatively constant vs. environmentally fluctuating systems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 4: 145-158.
- Littler, M.M. and K.E. Arnold (1982). Primary productivity of marine macroalgal functional form groups from Southwester North America. *J. Phycol.* 18: 307-311.
- Littler, M.M. and D.S. Littler (1980). The evolutions of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory test of and functional: forms model. *The American Naturalist*, 116(1): 25-44.
- Littler, D.S., M.M. Littler, K.E. Bucher and J.N. Norris (1989). Marine plants of the Caribbean. Smithsonian Institution Press. 263 pp.
- Littler, M.M., D.S. Littler and P.R. Taylor (1983). Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional-form groups of marine macroalgae. *J. Phycol.* 19: 229-237.
- McClanahan, T.R. (1995). A coral reef ecosystem-fisheries model: Impacts of fishing intensity and catch selection on reef structure and process. *Ecological Modelling*, 80: 1-19.
- McClanahan, T.R., B.A. Cokos and E. Sala (2002). Algal growth and species composition under experimental control of herbivory, phosphorus and coral abundance in Glovers Reef, Belize. *Mar. Poll. Bull.*, 44: 41-451.
- McClanahan, T.R., N.A. Muthiga and S. Mangi (2001a). Coral and algal changes after the 1998 coral bleaching: interaction with reef management and herbivores on Kenyan reefs. *Coral Reefs*, 19(4): 380-391.
- McClanahan, T.R., M. McField, M. Huitric, K. Bergman, E. Sala, M. Nystrom, I. Nordemar, T. Elfving, and N.A. Muthiga (2001b). Responses of algae, corals and fish to the reduction of macroalgae in fished and unfished patch reefs of Glovers Reef Atoll, Belize. *Coral Reefs*, 19(4): 367-379.
- McClanahan, T.R., R.B. Aronson, W.F. Precht and N.A. Muthiga (1999). Fleshy algae dominate remote coral reefs of Belize. *Coral Reefs*, 18: 61-62.
- McClanahan, T.R. and N.A. Muthiga (1998). An ecological shift in a remote coral atoll of Belice over 25 years. *Environ. Cons.*, 25: 122-130.
- McClanahan, T.R., A.T. Kamukuru, N.A. Muthiga, G. Yebio and D. Obura (1996). Effect of sea urchin reductions on algae, coral and fish populations. *Cons. Biol.*, 10: 136-154.

- McCook, L.J. (2001). Competition between corals and algal turfs along a gradient of terrestrial influence in the near shore central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 19(4): 419-425.
- McCook, L.J. (1999). Macroalgae, nutrients, and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the GBR. *Coral Reefs*, 18: 357-367.
- McCook, L.J., J. Jompa and G. Diaz-Pulido (2001). Competition between corals and algae on coral reefs: A review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*, 19(4): 400-417.
- Mederos, R., N.J. Casanova, A. Villasol, L. Shabalina y M.A. Espinosa (1984). Investigación y control de la contaminación marina en la bahía de La Habana. Vol. IV. Integración de los resultados y síntesis. Instituto de Investigaciones del Transporte. 59 pp.
- Miller, M.W. (1998). Coral/seaweed competition and the control of reef community structure within and between latitudes. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 36: 65-96.
- Miller, M.W. and M.E. Hay (1998). Effects of fish predation and seaweed competition on the survival and growth of corals. *Oecologia*, 113: 231-238.
- Miller, M.W., and M.E. Hay (1996). Coral-seaweed-grazer-nutrient interactions on temperate reefs. *Ecol. Monogr.*, 66: 323-344.
- Miller, M.W., M.E. Hay, S.L. Miller, B. Malone, E.E. Sotka, and A.M. Szmant (1999). Effects of nutrients versus herbivores on reef algae: A new method for manipulating nutrients on coral reefs. *Limnol. Oceanogr.*, 44: 1847-1861.
- Miller, R.J., A.J. Adams, N.B. Ogden, J.C. Ogden and J.P. Ebersole (2003). *Diadema antillarum* 17 years after mass mortality: is recovery beginning on St. Croix? *Coral Reefs*, 22 (2): 181-187.
- Mioche, D. and P. Cuet (1999). Métabolisme du carbone, des carbonates et des sels nutritifs en saison chaude, sur un récif frangeant soumis à une pression anthropique (île de la Réunion Océan Indien). *Compté Rendu Académie sciences de Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, 329: 53-59.
- Nixon, S.W. (1995). Coastal marine eutrophication: A definition, social causes and future concerns. *Ophelia*, 41: 199-219.
- Ostrander, G.K., K.M. Armstrong, E.T. Knobbe, D. Gerace, and E.P. Scully (2000). Rapid transition in the structure of coral reef community: The effects of corals bleaching and physical disturbance. *Proceedings of the national Academic of Sciences, U.S.A.* 97: 597-5302.
- Padilla, D.K. and B.J. Allen (2000). Paradigm lost: reconsidering functional form and group hypothesis in marine ecology. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 250: 207-221.
- Pastorok, R.A. and G.R. Bilyard (1985). Effects of sewage pollution on coral-reef communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 21: 175-189.
- Paul, V. and K.L. Van Alstyne (1998). Chemical defense and chemical variation in some tropical species of *Halimeda* (Halimedaceae; Chlorophyta). *Coral Reefs*, 6: 263-269.
- Porter, J.W. and S.K. Lewis (1999). The effects of multiple stressors on the Florida Keys coral reefs ecosystems: A landscape hypothesis and a physiological test. *Limnol. Oceanogr.*, 44: 941-949.
- Pueschel CM, Keats DW (1997) Fine structure of deep-layer sloughing and epithelial regeneration in *Lithophyllum neoatalayense* (Corallinales, Rhodophyta). *Phycol. Res.*, 45: 1-8.

- Purcell, S.W. (2000). Association of epilithic algae with sediment distribution on a windward reef in the northern great barrier reef, Australia. *Bull. Mar. Sci.*, 66(1): 199-214.
- Purcell, S.W. and D.R. Bellwood (2001). Spatial patterns of epilithic algal and detrital resources on a windward coral reef. *Coral Reefs*, 20: 117-125.
- Randall, J.E. (1967). Food habits of reef fishes of the West Indies. *Stud. Trop. Oceanogr. Miami* 5: 665-847.
- Reyes, I., J.C. Cordero, F.M. Vega, H. Rondón, R. Téllez, A. Martín y J. Beltrán (1998). Caracterización oceanográfica del tramo del litoral norte habanero entre la Ensenada de la Chorrera y la calle 30 (Miramar) para la construcción de un emisario submarino (1ra etapa). Informe Científico-Técnico, Archivo GEOCUBA, Estudios Marinos. 51 pp.
- Ritchie, K.B., W.S. Polson and G.W. Smith (2001). Microbial disease causation in marine invertebrates: problems, practices, and future prospects. *Hydrobiologia* 460: 131-139, 2001.
- Roberts, C.M. (1995). Effects of fishing on the ecosystems structure of coral reefs. *Conserv. Biol.*, 9: 988-995.
- Rogers, C. S. (1990). Response of coral reef and reef organisms to sedimentation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, (62): 185-202.
- Rogers, C.S., V. Garrison, R. Grober-Dunsmore (1997). A fishing story about hurricanes and herbivory: Seven years of research on a reef in St. John, US Virgins Island. *En: Proc. 8th Int. Coral Reefs Symp. Publ 1*, 555-560.
- Rosenberg, E. and Y. Ben-Haim (2002). Microbial diseases of corals and global warming. *Environ. Microbiol.*, 4(6): 318-326.
- Schaffelke B (2001) Surface alkaline phosphatase activities of macroalgae on coral reefs of the central Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs*, 19 (4): 310-317.
- Schaffelke, B (1999). Short-term nutrients pulses as tools to asses responses of corals reef macroalgae to enhanced nutrient availability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 182: 305-310.
- Schaffelke, B. and D.W. Klumpp (1998). Short-term nutrients pulses enhance growth and photosynthesis of the coral reefs macroalga *Sargassum baccularia*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 170: 95-105.
- Sears, J.R. and R.T. Welce (1975). Sublittoral benthic marine algae of Southern Cape Cot and adjacent islands: Seasonal periodicity associations, diversity and floristic compositions. *Ecol. Monogr.*, 45: 337-365.
- Shulman, M.J. and D.R. Robertson (1996). Changes in the coral reefs of San Blass, Caribbean Panama: 1983 to 1990. *Coral Reefs*, 15: 231-236.
- Silva, P.C. (1960). *Codium* (Chlorophyta) in the tropical western Atlantic. *Nova Hedwigia* 1. (3/4): 497-536.
- Smith, J.E., C.M. Smith and C.L. Hunter (2001). An experimental analysis of the effects of herbivory and nutrient enrichment on benthic community dynamics on a Hawaiian reef. *Coral Reefs*, 19 (4): 332-342.
- Smith, S.V., W.J. Kimmerer, E.A. Laws, R.E. Brock and T.W. Walsh (1981). Kaneohe Bay sewage diversion experiments. Perspectives on ecosystem responses to nutritional perturbation. *Pac. Sci.*, 35: 279-407.
- Steneck, R. (1994): Is herbivore loss more damaging to reefs than hurricanes? Case studies

- from two Caribbean reef systems (1978-1988). *En*: R. N. Ginsburg, editor. Proceedings of the colloquium on global aspects of coral reefs health, hazards and history, University of Miami, Coral Gables. Florida. USA, 220-225.
- Steneck, R.S. and M.N. Dethier (1994). A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69: 476-498.
- Stimson, J., S.T. Larned, E. Conklin (2001). Effects of herbivory, nutrients levels, and introduced algae on the distributions and abundance of the invasive macroalga *Dictyosphaeria cavernosa* in Kaneohe Bay, Hawaii. *Coral Reefs*, 19(4): 343-357.
- Stimson, J., S.T. Larned, K. McDermid (1996). Seasonal growth of the coral reefs macroalga *Dictyosphaeria cavernosa* and the effects of nutrients availability temperature and herbivory and growth rate. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 196: 53-77.
- Suárez, A.M. (2000): Catálogo de algas cubanas. Laboratorio de Ecología. Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de la Habana, 306 pp.
- Suárez, A.M. (1989): Ecología del macrofitobentos de la plataforma de Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 10(3): 187-206.
- Suárez, A.M. y M.V. Ravelo (1996): Las especies cubanas del género *Codium* and su distribución. *Rev. Invest. Mar.*, 17(2-3): 99-106.
- Suárez, A.M., L. Gil y R. Poseck (1989): Variación del epifitismo en *Styopodium zonale* (Lamouroux) Papenfuss a lo largo de un año. Cuba, *Rev. Invest. Mar.*, 10(1): 3-20.
- Szmant, A.M (2002) Nutrient enrichment on coral reefs: Is it ea major cause of coral reef decline? *Estuaries*, 25(4b): 743-766.
- Szmant, A.M. (2001). Introduction to the special issue of Coral Reefs on "Coral Reef Algal Community Dynamics". Why are coral reefs world-wide becoming overgrown by algae? "Algae, algae everywhere, and nowhere a bite to eat!". *Coral Reefs*, 19 (4): 299-302.
- Szmant, A. M. (1997). Nutrient effects on coral reef: a hypothesis on the importance of topographic and trophic complexity to reef nutrient dynamics. *In*: Proc. 8th Int. Coral Reef Symp, Publ. 2, pp 1527-1532.
- Taylor, W. R. (1960): Marine algae of the Eastern Tropical and Subtropical Coasts of the America. The University of Michigan Press, USA, 870 p.
- Ter Braak, C.J.F. (1994): Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Ecoscience* 1(2): 127-140.
- Ter Braak, C.J.F. and I.C. Prentice (1988): A theory of gradient analysis. *Adv. Ecol. Res.* 18: 101-146.
- Thacker, R.W., D.W. Ginsburg and V.J. Paul (2001). Effects of herbivore exclusion and nutrient enrichment on coral reef macroalgae and cyanobacteria. *Coral Reefs*, 19 (4): 318-331.
- Trelles, J., A.M. Suárez and E. Guardia (2001). Macroalgas *dominantes de Playa Herradura plataforma noroccidental de Cuba: caulerpales and dictyotales*. *Rev. Invest. Mar.*, 22(1): 1-6.
- Van Groenewoud, H. (1992). The robustness of correspondence detrended correspondence, and TWINSpan analysis. *J. Veget. Sci.*, 3: 239-246.
- Villasol, A., R. García, L. Díaz, H. Quintana y J. Martori (1983). Estructura y dinámica de las aguas y sedimentos de la bahía de La Habana y zona litoral, Cuba. Instituto de Investigaciones del Transporte, Informe general de proyecto CUB 80/001, 16 pp.

- Wilkinson, C. (2000). Status of coral reefs of the world: 2000. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia. 376 pp.
- Williams, I.D. and N.V.C. Polunin (2001). Large-scale associations between macroalgal cover and grazer biomass on mid-depth reefs in the Caribbean. *Coral Reefs*, 19(4): 358-366.
- Williams, S.L. and R.C. Carpenter (1997). Grazing effects on nitrogen fixation in coral reef algal turfs. *Mar. Biol.*, 120: 223-231.
- Williams, E.H.J. and L. Bunkley-Williams (1990). The world-wide coral reef bleaching cycle and related sources of corals mortalities. *Atoll. Res. Bull.*, 355: 1-72.
- Williams, I.D., N.V.C. Polunin and V.J. Hendrick (2001). Limits to grazing by herbivorous fishes and the impact of low coral cover on macroalgal abundance on a coral reef in Belize. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 222: 187-196.
- Wittenburg, M. and W. Hunte (1992). Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals I. Abundance, mortality, and community structure. *Mar. Biol.*, 112: 131-138.
- Woodley, J.D. (1999). Sea urchins exert top-down control of macroalgae on Jamaican coral reefs (1). *Coral Reefs* 18: 192.
- Zar, J.H. (1996): Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey, 3ra. Ed., x + 662 p.

9. FIGURAS Y TABLAS

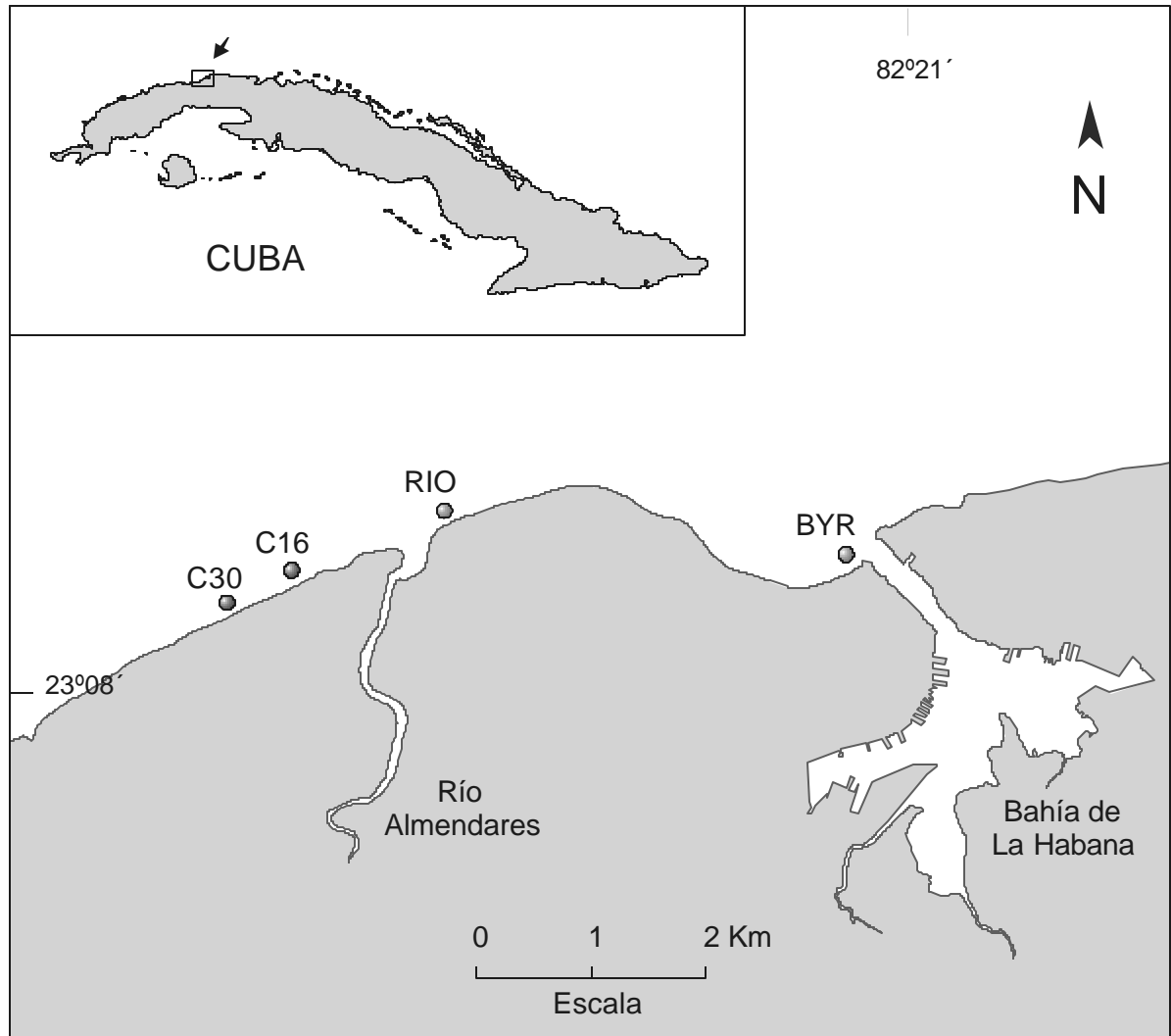


Figura 1. Ubicación geográfica de la zona de estudio. C30: calle 30, C16: calle 16, RIO: río Almendares, BYR: boya roja.

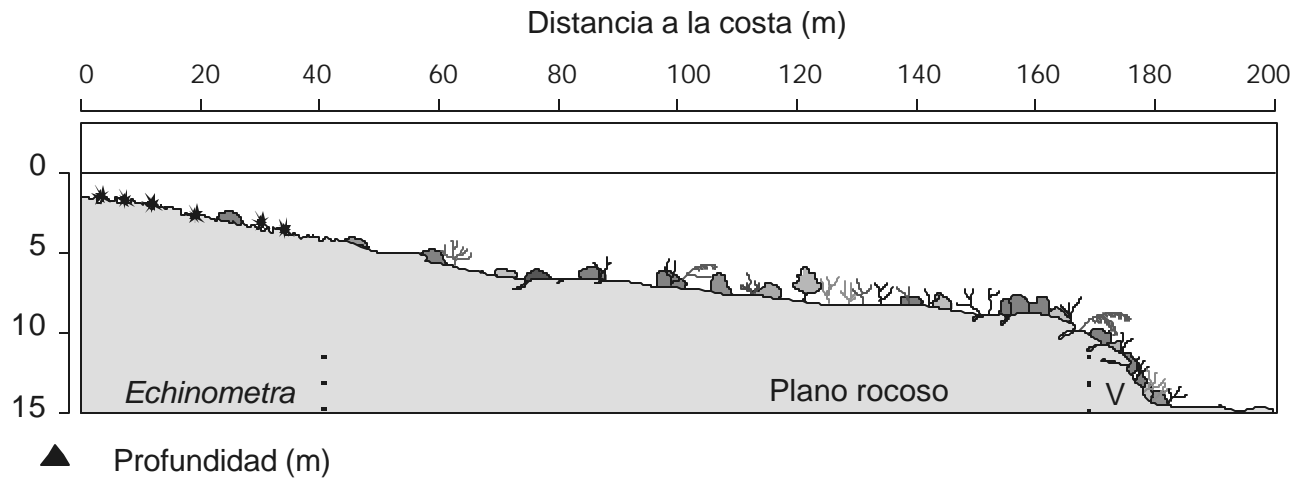
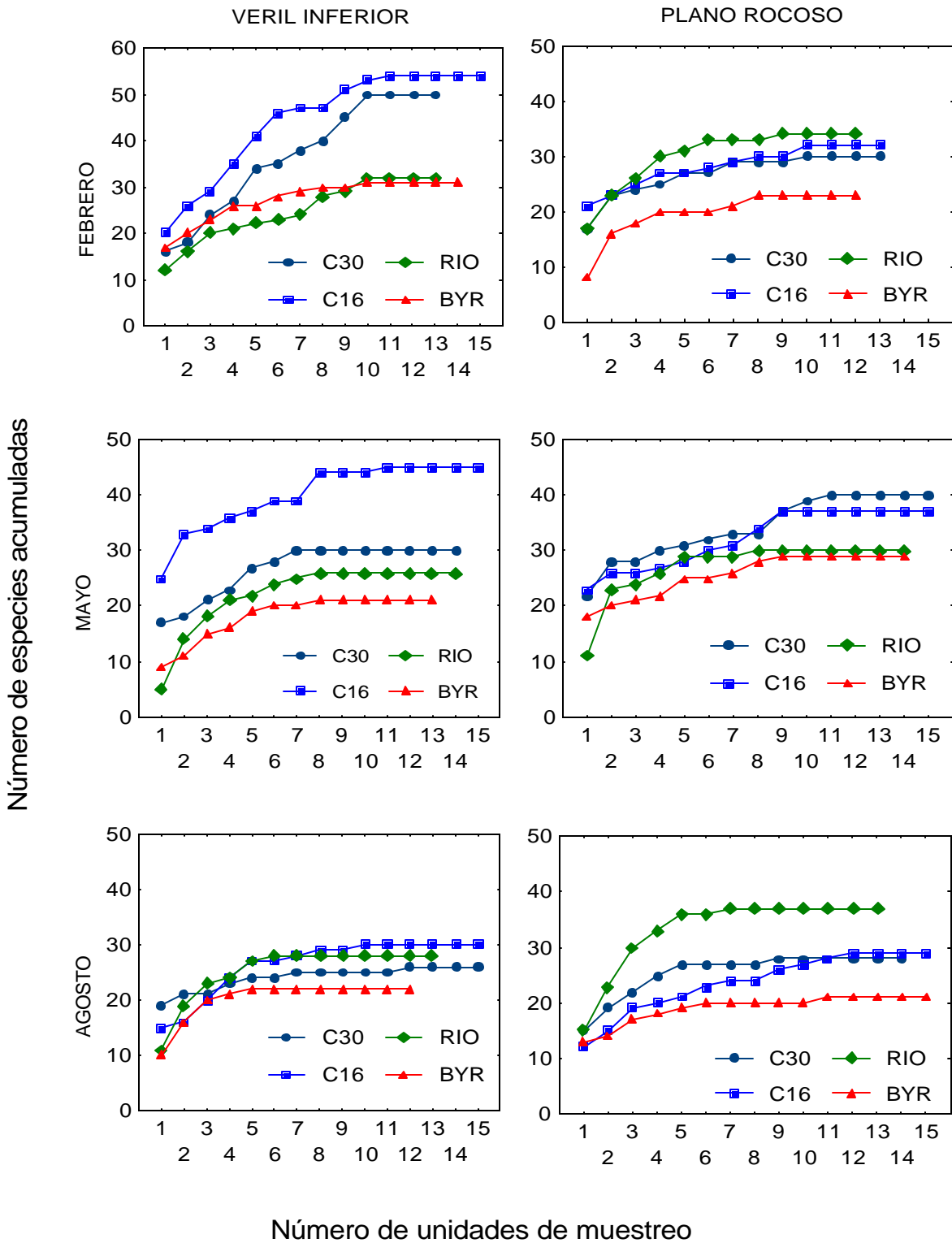


Figura 2. Perfil típico del sublitoral en la zona de estudio. Los muestreos se realizaron en el biotopo de plano rocoso y en el veril inferior (V).



Número de especies acumuladas

Número de unidades de muestreo

Figura 3. Curvas de número de especies acumuladas contra número de unidades de muestreo. La tendencia asintótica de las curvas demuestra que el tamaño de muestra fue adecuado. (C30: calle 30, C16: calle 16, RIO: río, BYR: boya roja)

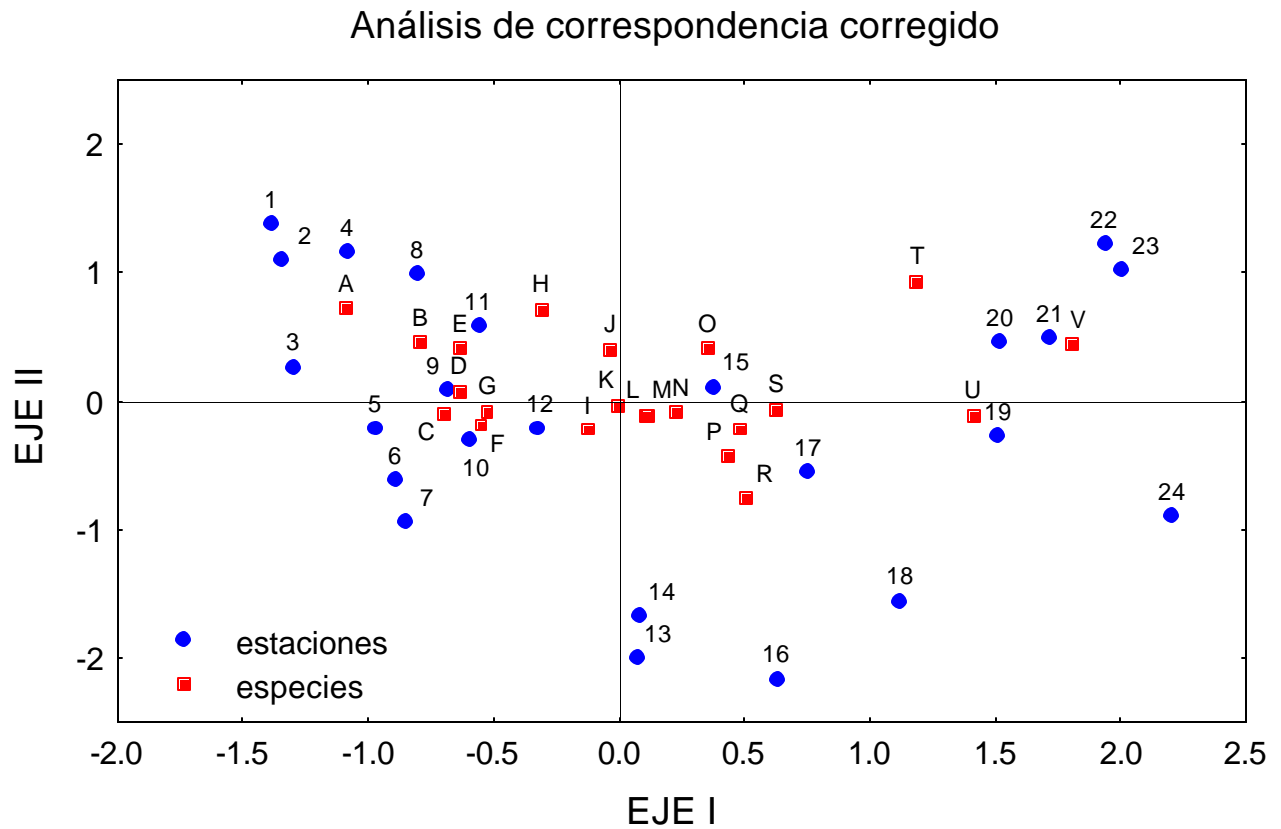


Figura 4. Gráfico de dispersión de las distribuciones de las especies (letras) y estaciones (números), generados por el análisis de correspondencia a lo largo de los dos primeros ejes de ordenación. Solo se representan el 75 % de las especies que contribuyen de manera significativa a la abundancia total. El código para las estaciones y especies se muestra en el anexo 2. Valores propios: Eje 1= 0.227, Eje 2= 0.073. Porcentaje Eje 1: 38.62, Eje 2: 12.51; Porcentaje acumulado: Eje 1: 38.62, Eje 2: 51.121.

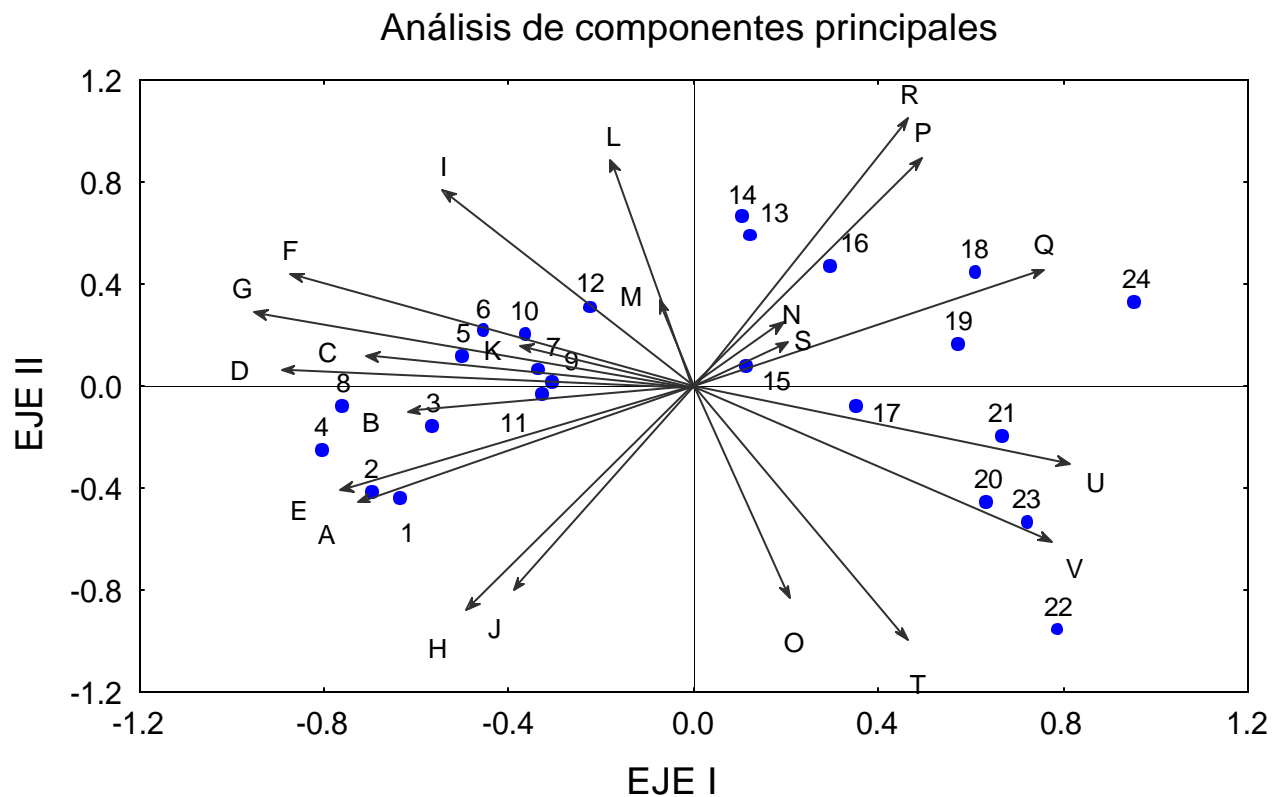


Figura 5. Gráfico bidimensional de los componentes principales de las especies (letras) y estaciones (números). Solo se representan el 75 % de las especies que contribuyen de manera significativa a la abundancia total. El código para las estaciones y especies se muestra en el anexo 2. Valores propios: Eje 1= 7.255, Eje 2 = 3.47. Porcentaje Eje 1: 32.979, Eje 2: 15.771; Porcentaje acumulado: Eje 1: 32.98, Eje 2: 48.75.

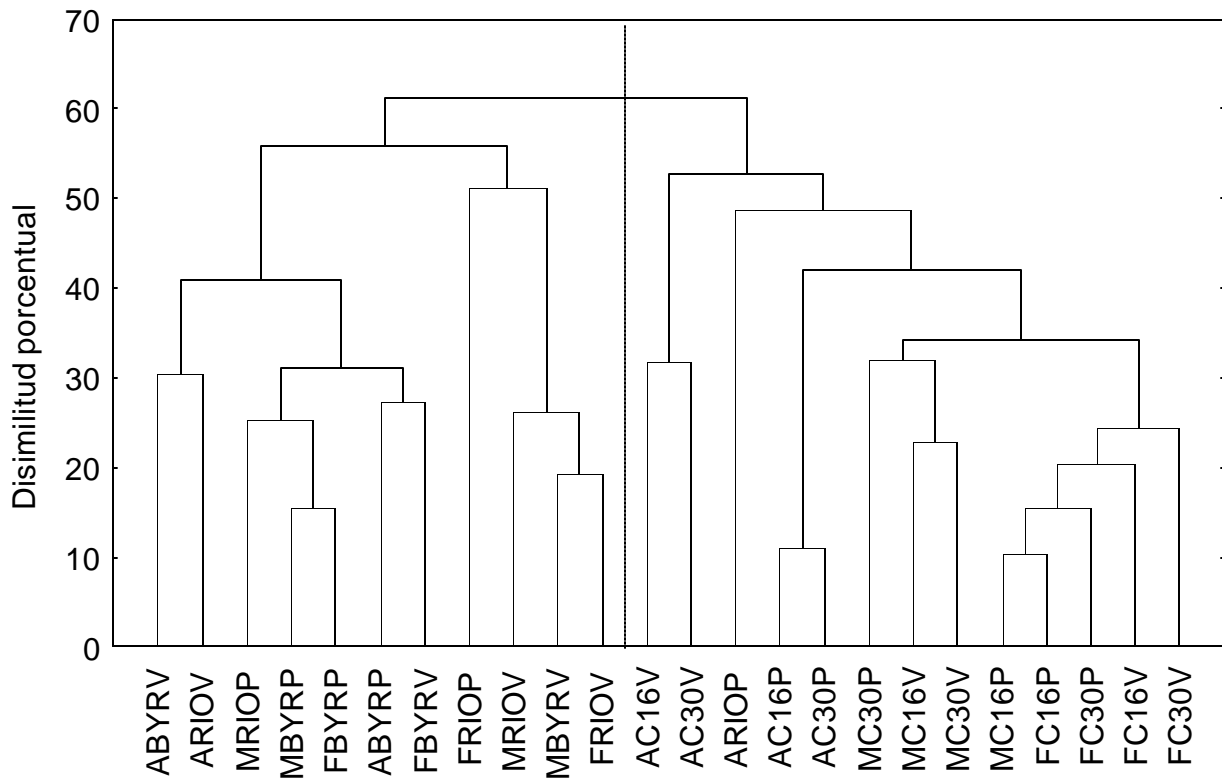


Figura 6. Dendrograma que muestra el resultado del análisis de clasificación numérica entre estaciones para el cubrimiento por géneros. Para la interpretación de los códigos de las estaciones ver anexo 2.

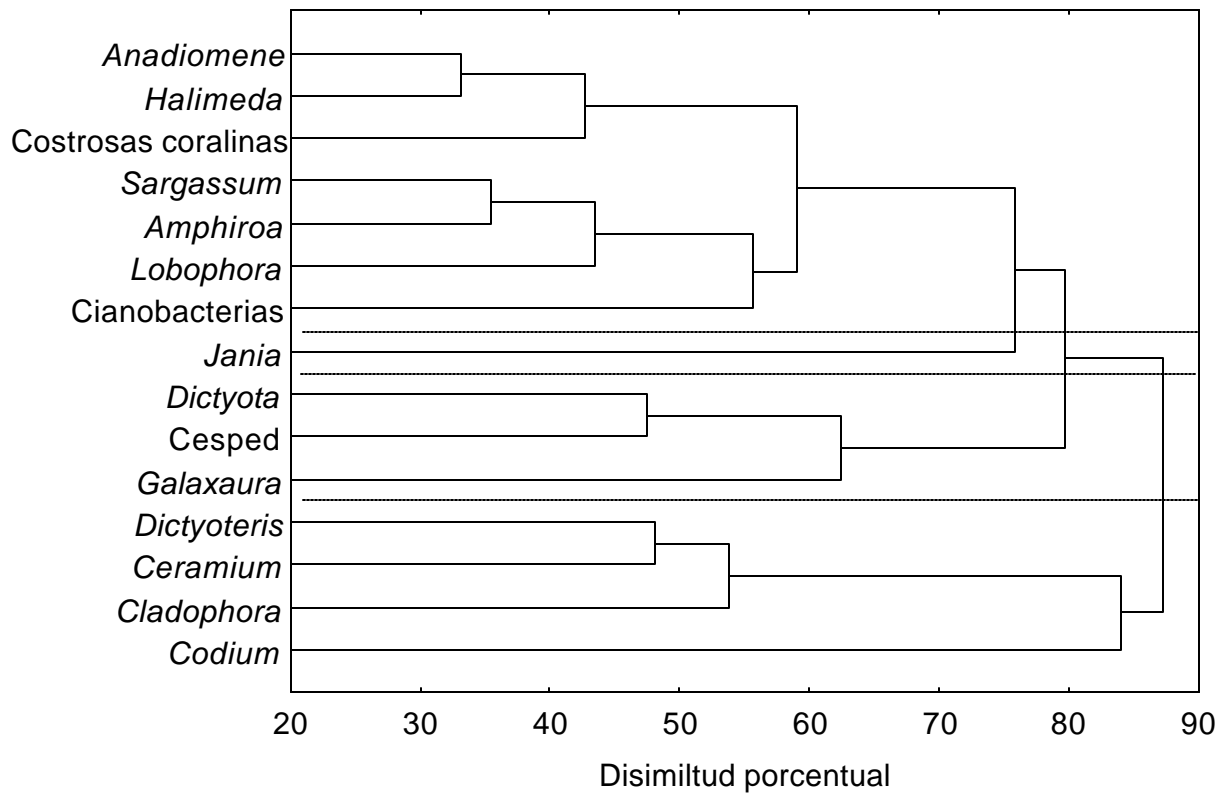


Figura 7. Dendrograma que muestra el resultado del análisis de clasificación numérica entre los principales grupos vegetales (se incluyen géneros y grupos más amplios) para los datos de cubrimiento. El coeficiente de afinidad empleado fue una variante del índice de disimilitud de Bray-Curtis.

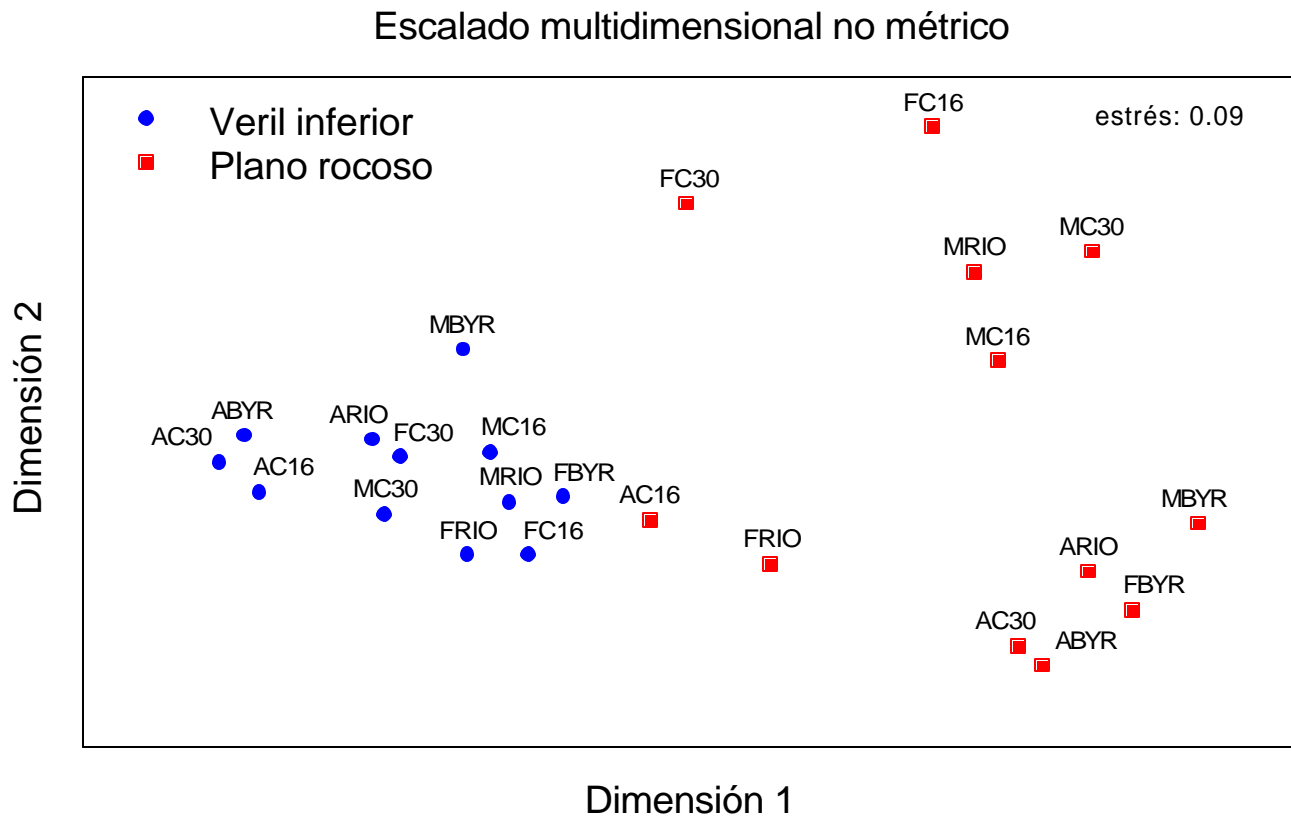


Figura 8. Gráfico que muestra la distribución de las muestras en dos dimensiones resultado del análisis de Escalado Multidimensional no Métrico para los datos de biomasa. Para la interpretación de los códigos de las estaciones ver anexo 2.

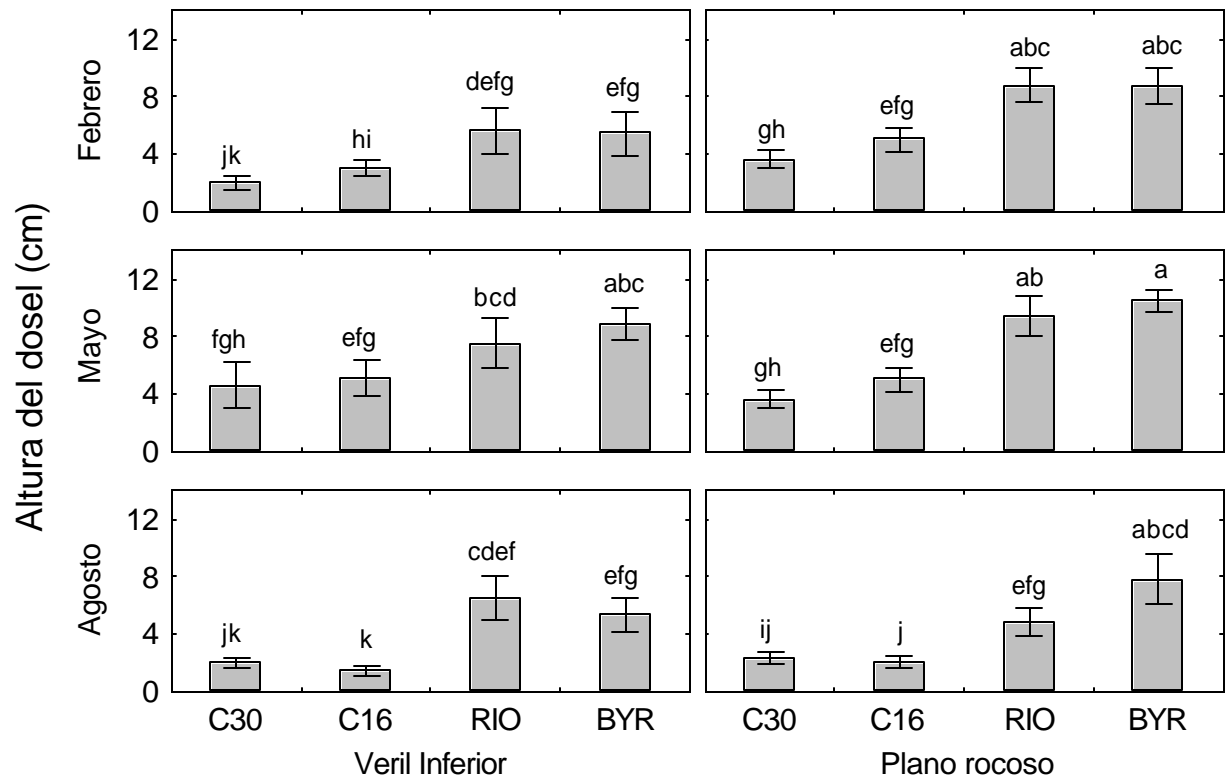


Figura 9. Variación de la altura promedio del dosel de algas para las combinaciones mes-sitio-biotopo. Se presenta la media y el intervalo de confianza del 95 %. Las letras iguales indican diferencias no significativas ($p < 0.05$) según el SNK.

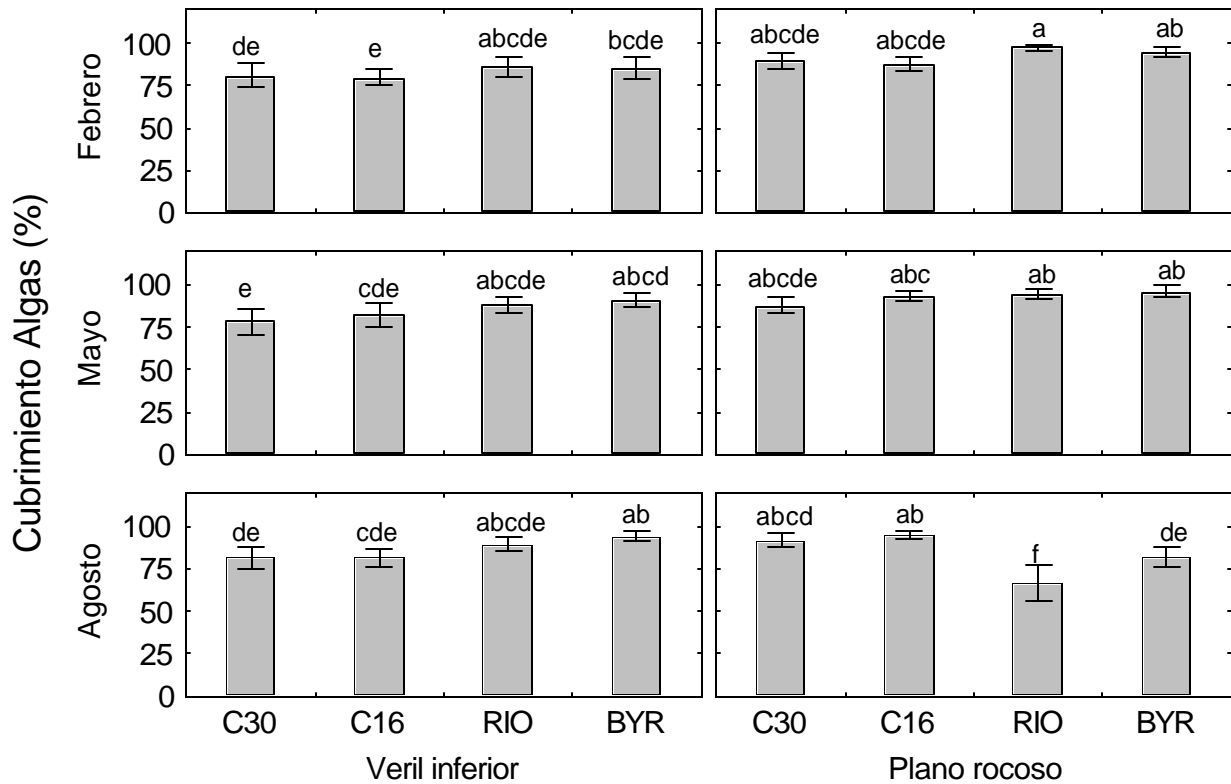


Figura 10. Variación en el cubrimiento promedio de algas para las combinaciones mes-sitio-biotopo. Se presenta la media y el intervalo de confianza del 95 %. Las letras iguales indican diferencias no significativas ($p < 0.05$) según el SNK.

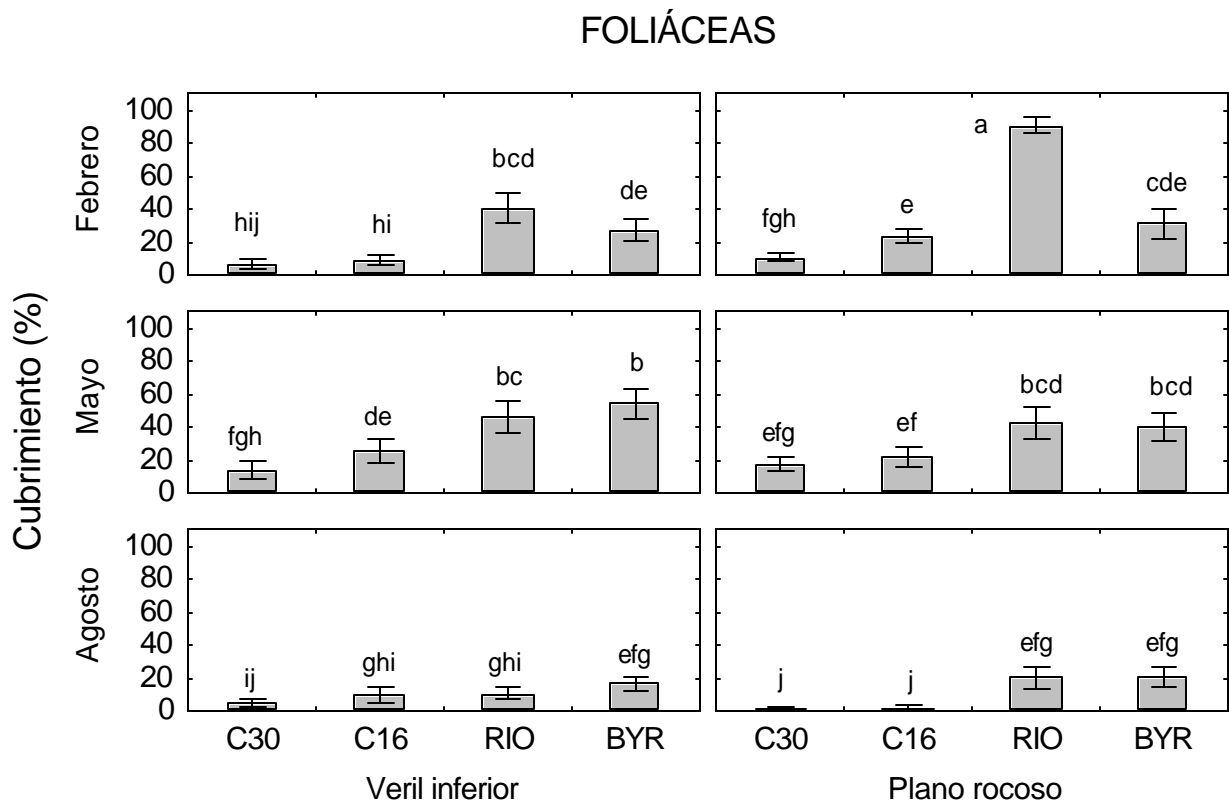


Figura 11. Variación en el cubrimiento promedio de algas foliáceas para las combinaciones mes-sitio-biotopo. Se presenta la media y el intervalo de confianza del 95 %. Las letras iguales indican diferencias no significativas ($p < 0.05$) según el SNK.

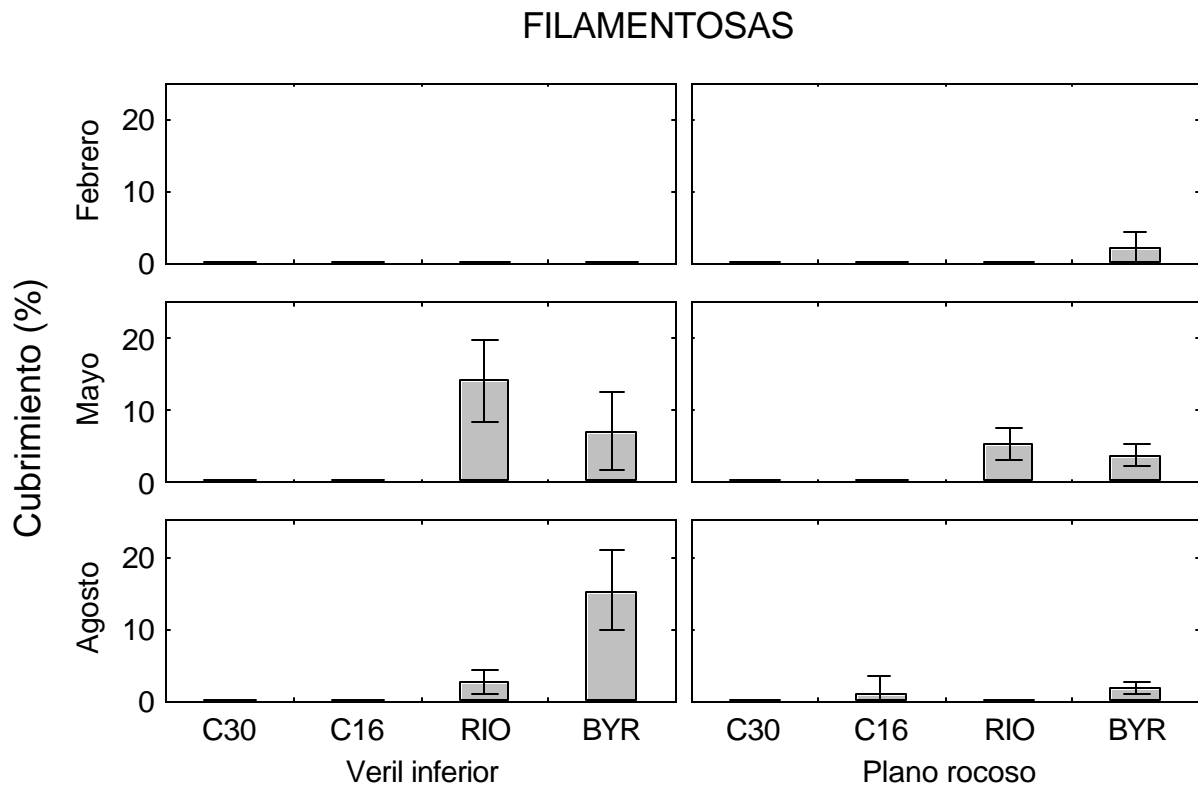


Figura 12. Variación en el cubrimiento promedio de algas filamentosas para las combinaciones mes-sitio-biotopo. Se presenta la media y el intervalo de confianza del 95 %. No se realizó un análisis de varianzas para este grupo.

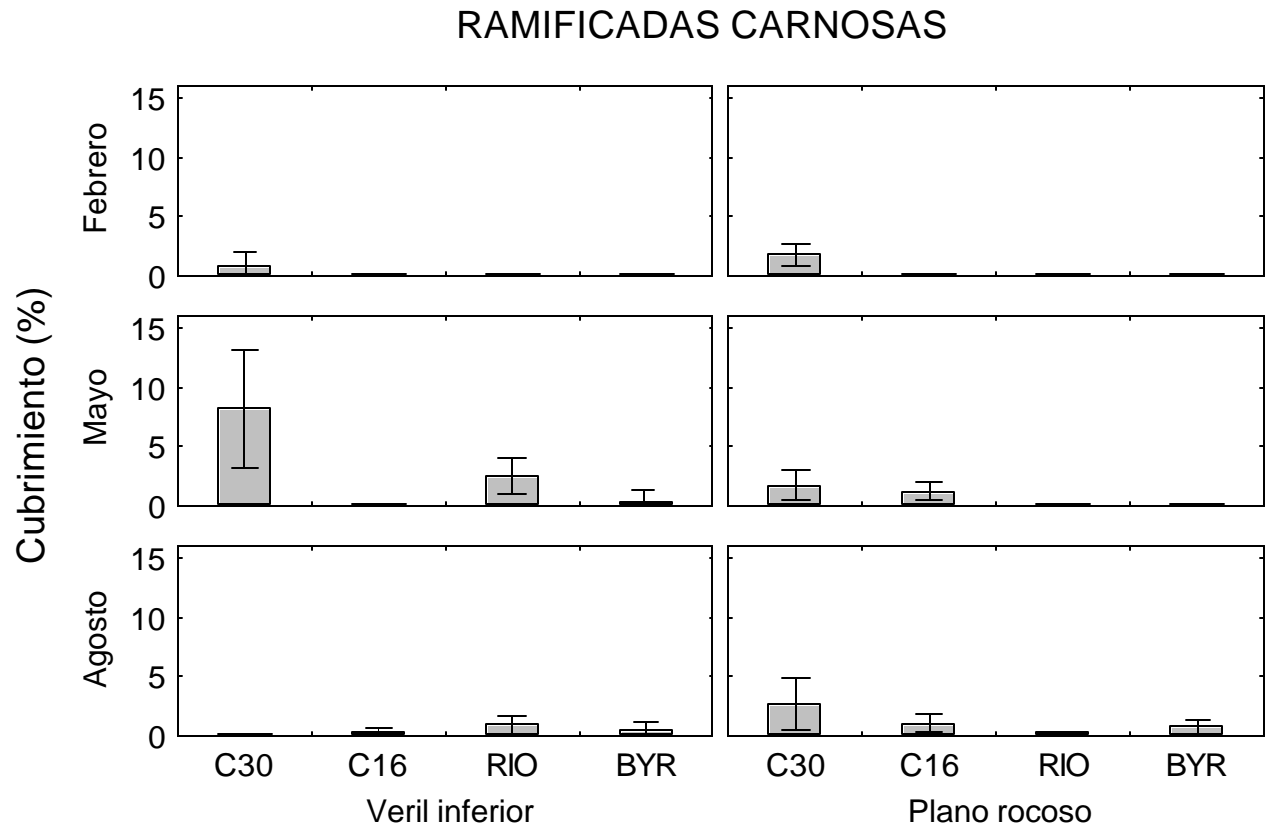


Figura 13. Variación en el cubrimiento promedio de algas ramificadas carnosas para las combinaciones mes-sitio-biotopo. Se presenta la media y el intervalo de confianza del 95 %. No se realizó un análisis de varianzas para este grupo.

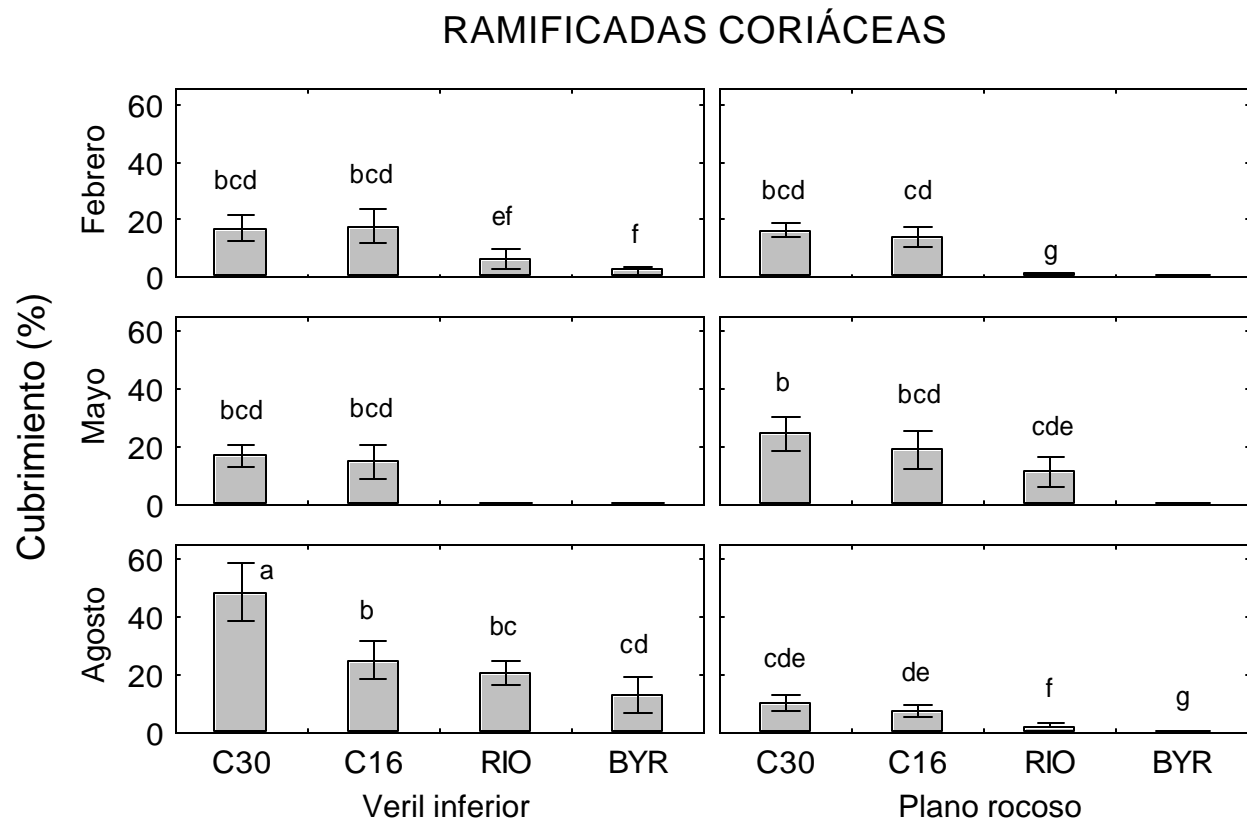


Figura 14. Variación en el cubrimiento promedio de algas ramificadas coriáceas para las combinaciones mes-sitio-biotopo. Se presenta la media y el intervalo de confianza del 95 %. Las letras iguales indican diferencias no significativas ($p < 0.05$) según el SNK.

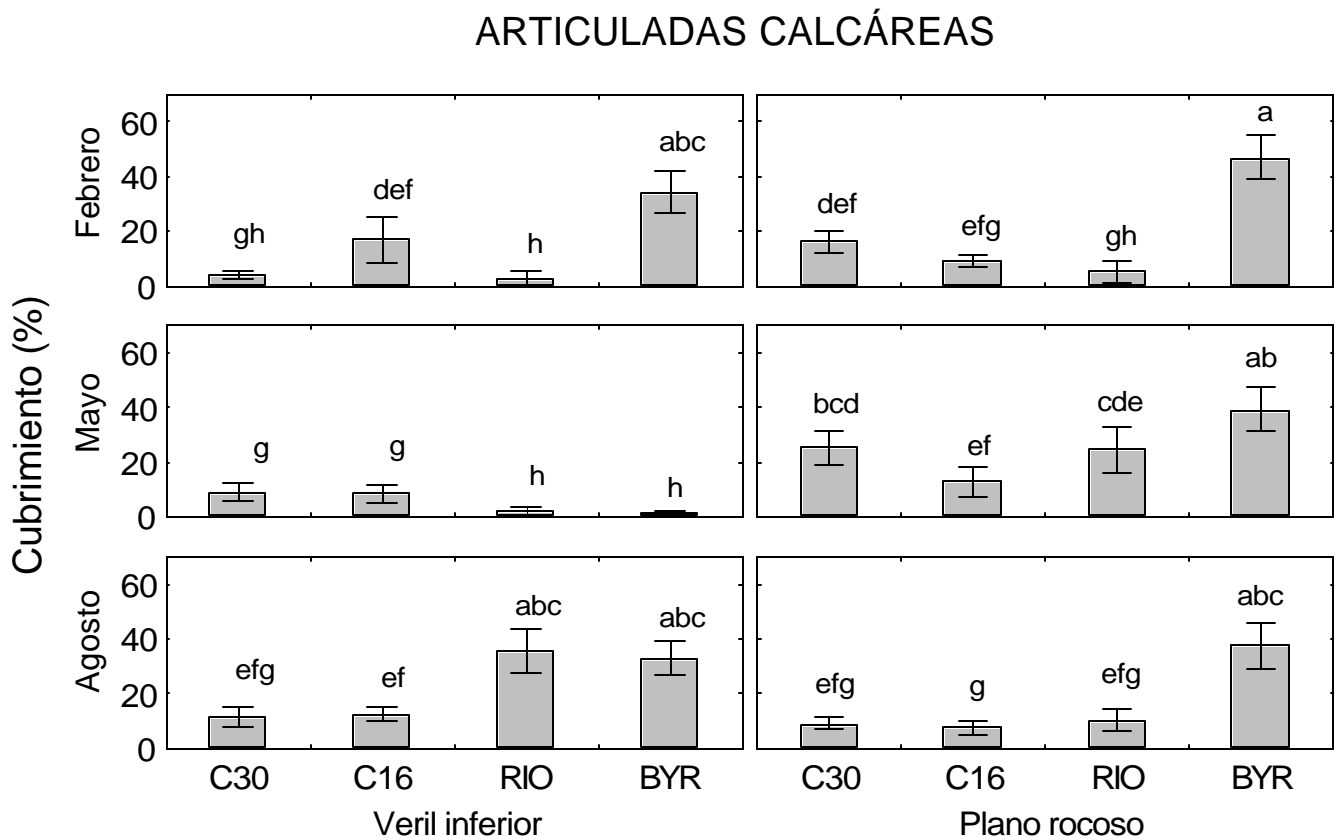


Figura 15. Variación en el cubrimiento de algas articuladas calcáreas para las combinaciones mes-sitio-biotopo. Se presenta la media y el intervalo de confianza del 95 %. Las letras iguales indican diferencias no significativas ($p < 0.05$) según el SNK.

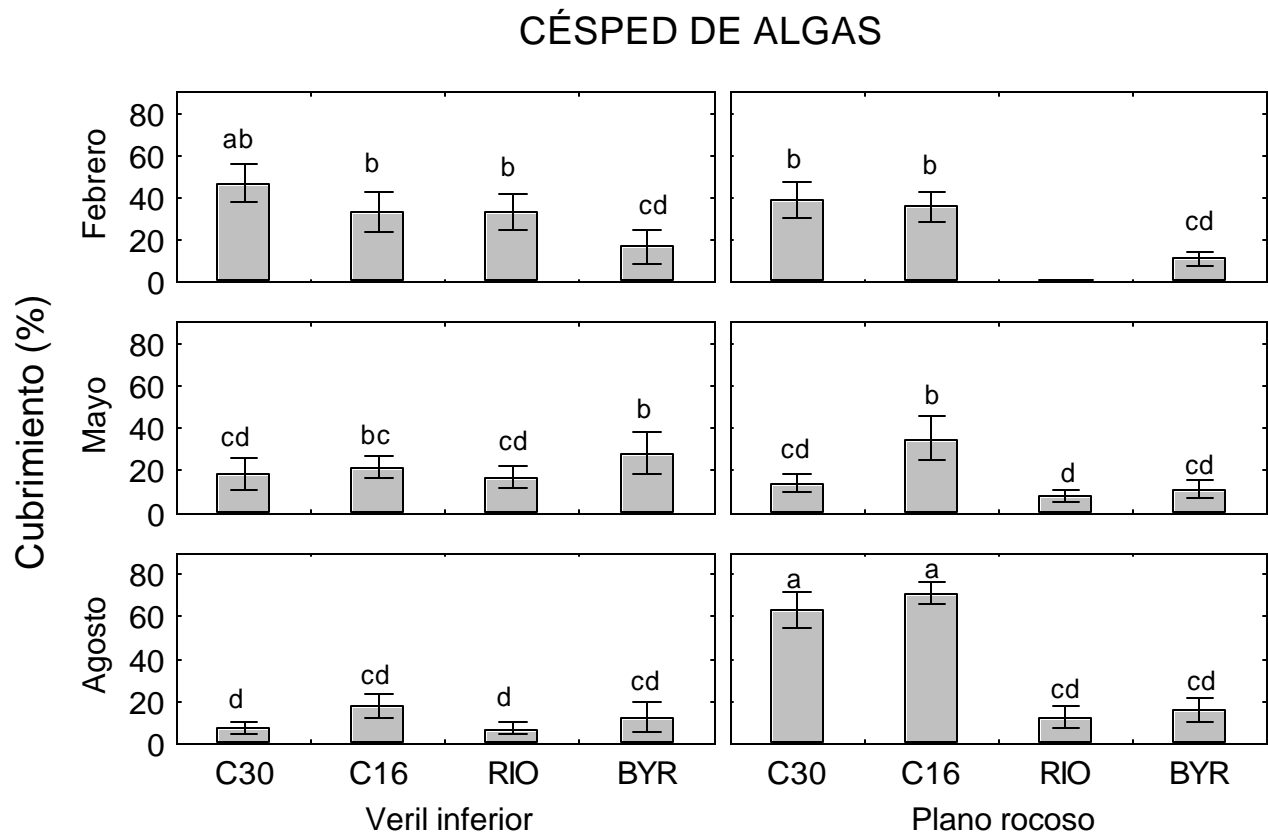


Figura 16. Variación en el cubrimiento promedio de césped de algas para las combinaciones mes-sitio-biotopo. Se presenta la media y el intervalo de confianza del 95 %. Las letras iguales indican diferencias no significativas ($p < 0.05$) según el SNK.

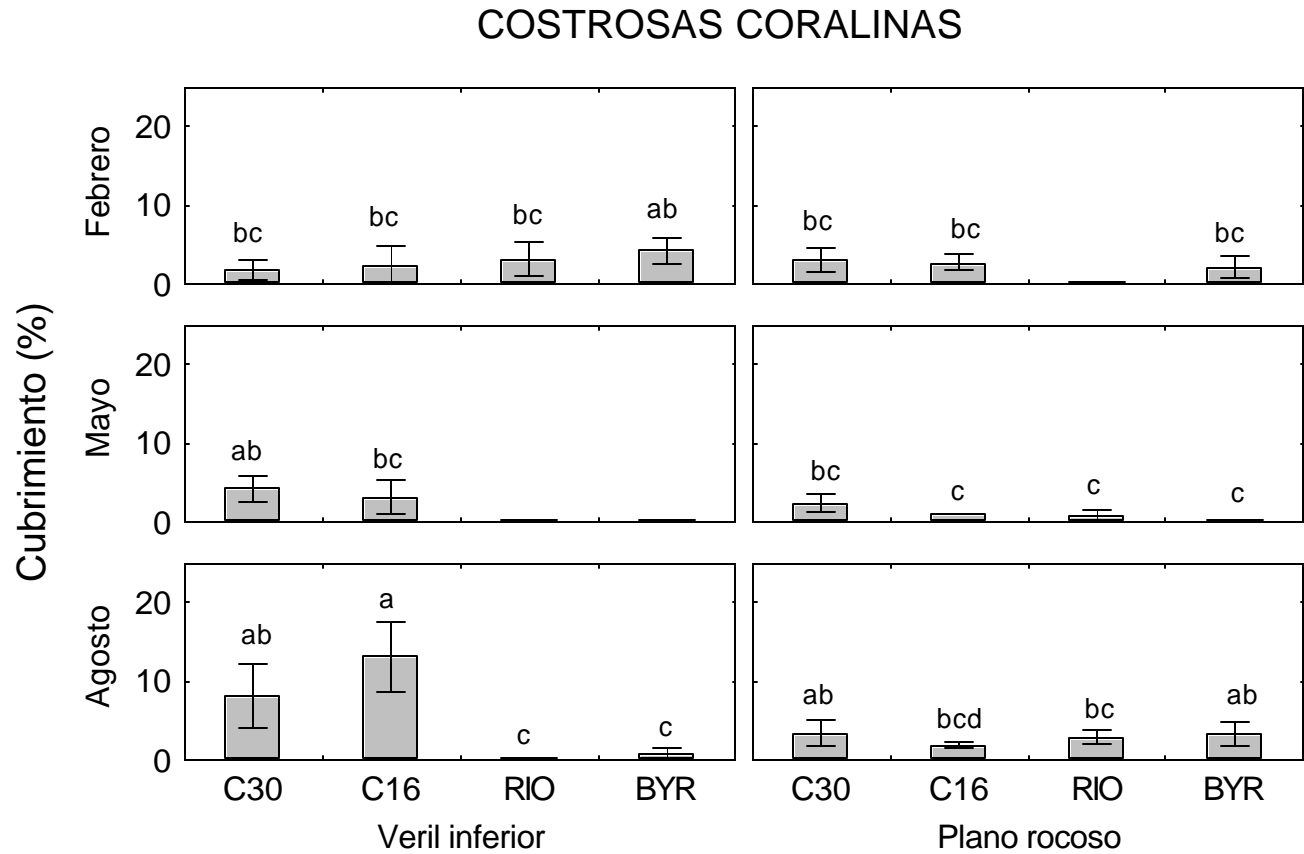


Figura 17. Variación en el cubrimiento promedio de algas costrosas coralinas para las combinaciones mes-sitio-biotopo. Se presenta la media y el intervalo de confianza del 95 %. Las letras iguales indican diferencias no significativas ($p < 0.05$) según el SNK.

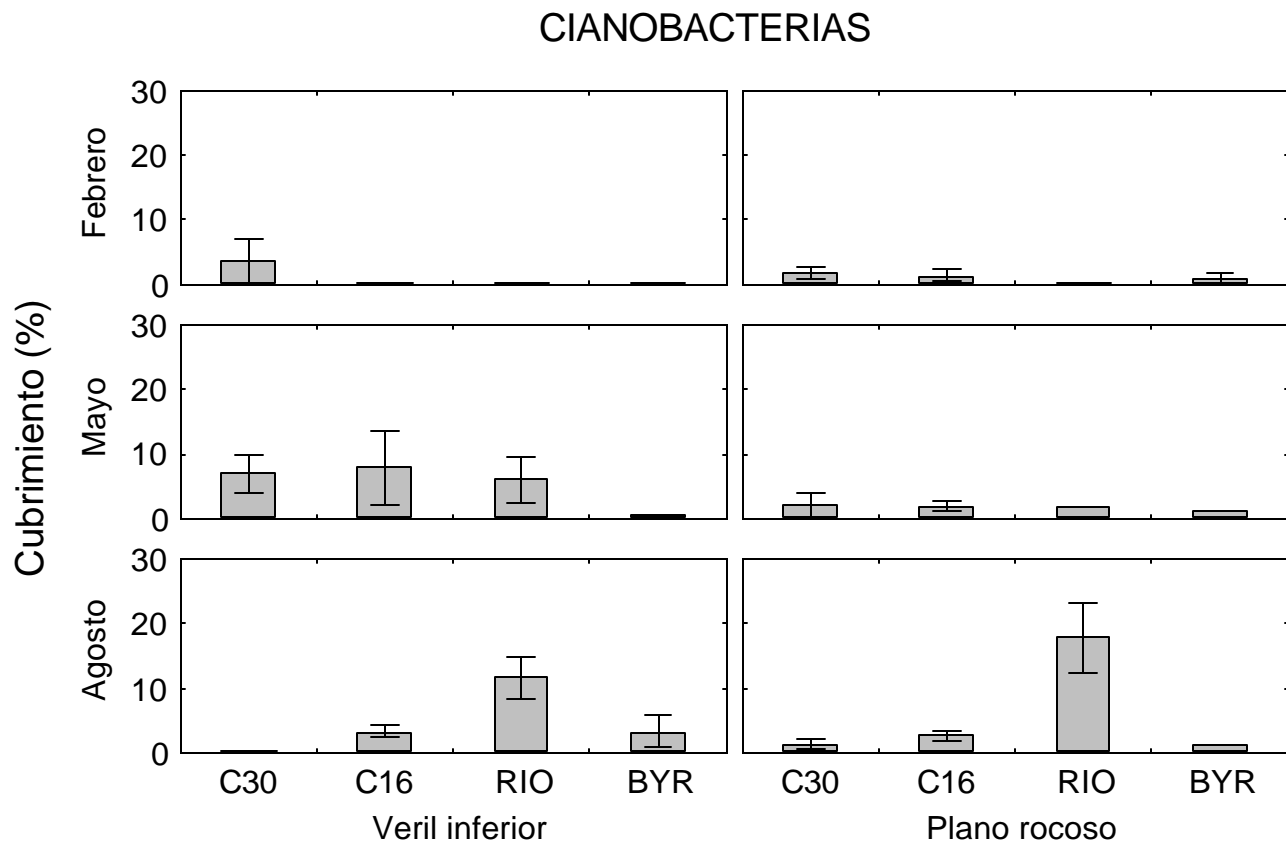


Figura 18. Variación en el cubrimiento de cianobacterias para las combinaciones mes-sitio-biotopo. Se presenta la media y el intervalo de confianza del 95 %. No se realizó un análisis de varianzas para este grupo.

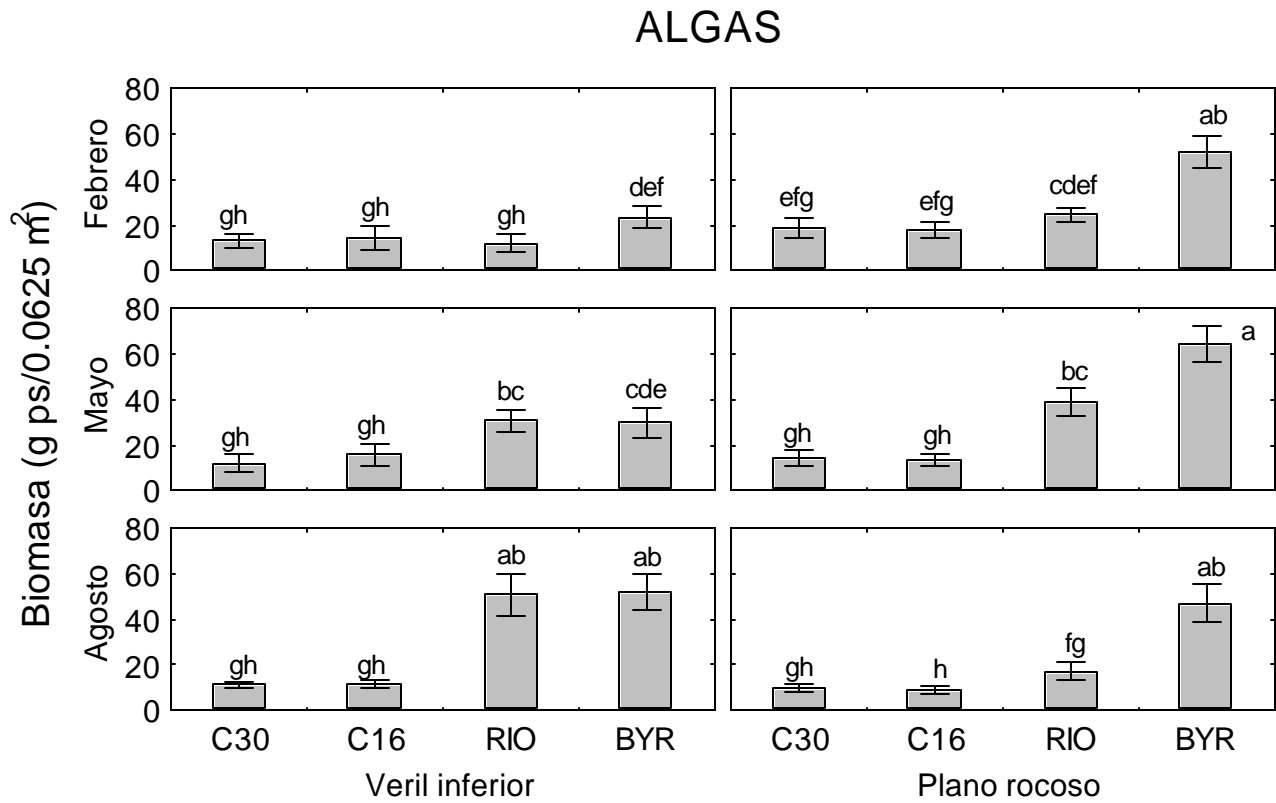


Figura 19. Variación en la biomasa total (g ps: gramos de peso seco) de algas para las combinaciones mes-sitio-biotopo. Se presenta la media y el intervalo de confianza del 95 %. Las letras iguales indican diferencias no significativas ($p < 0.05$) según el SNK.

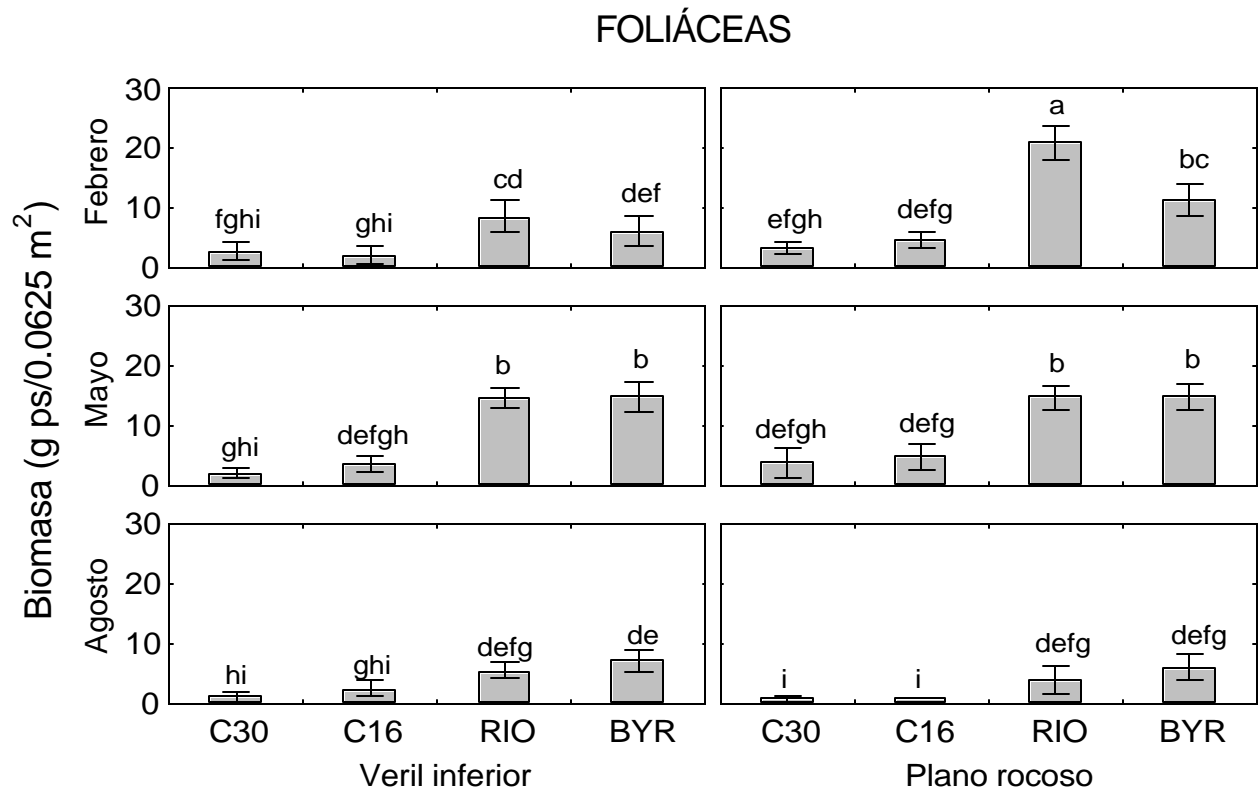


Figura 20. Variación en la biomasa (g ps: gramos de peso seco) de algas foliáceas para las combinaciones mes-sitio-biotopo. Se presenta la media y el intervalo de confianza del 95 %. Las letras iguales indican diferencias no significativas ($p < 0.05$) según el SNK.

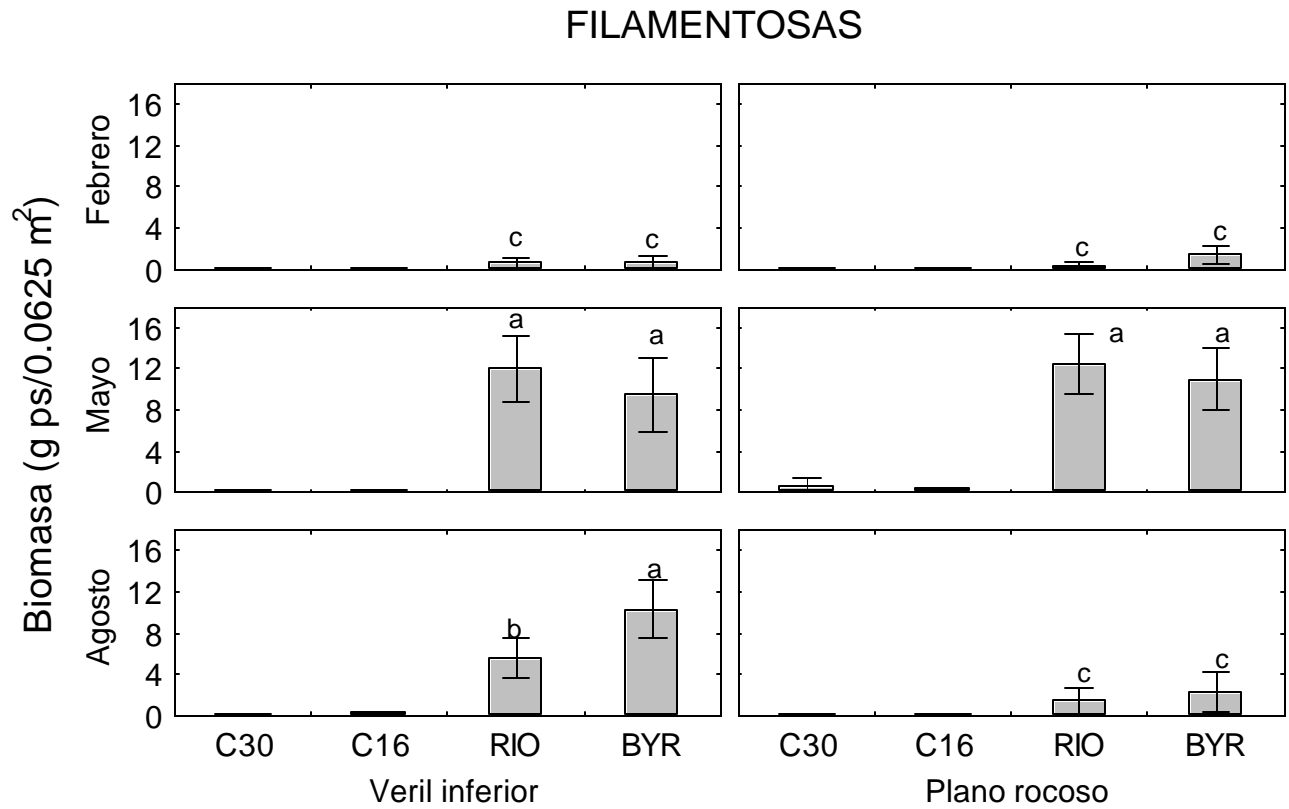


Figura 21. Variación en la biomasa (g ps: gramos de peso seco) de algas filamentosas para las combinaciones mes-sitio-biotopo. Se presenta la media y el intervalo de confianza del 95 %. Las letras iguales indican diferencias no significativas ($p < 0.05$) según el SNK.

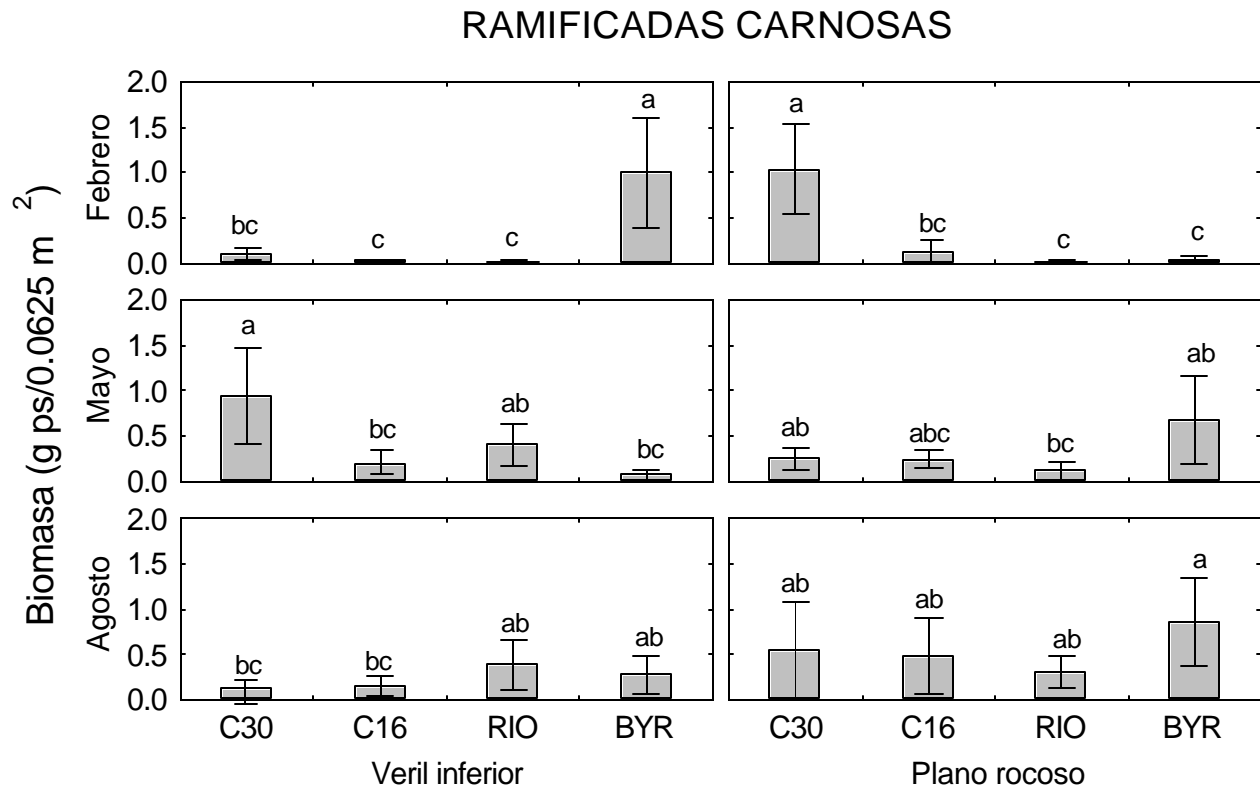


Figura 22. Variación en la biomasa (g ps: gramos de peso seco) de algas ramificadas carnosas para las combinaciones mes-sitio-biotopo. Se presenta la media y el intervalo de confianza del 95 %. Las letras iguales indican diferencias no significativas ($p < 0.05$) según el SNK.

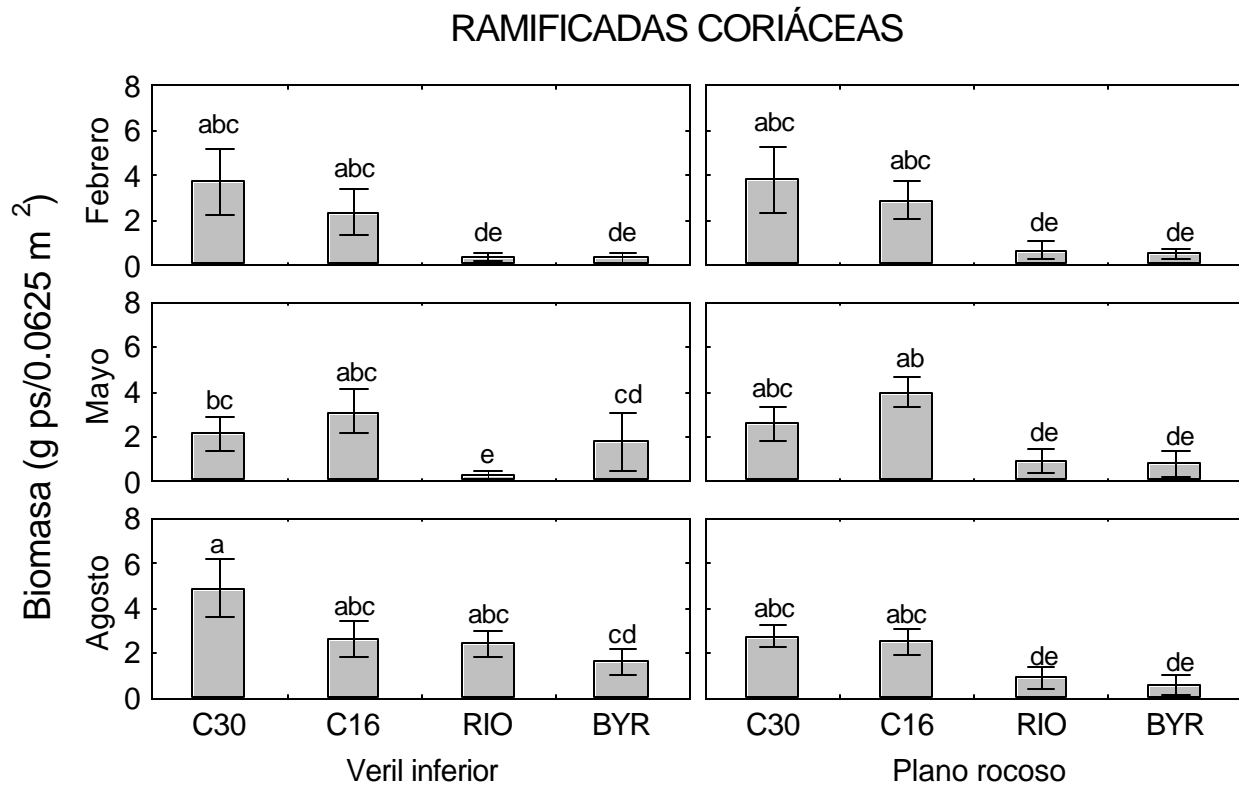


Figura 23. Variación en la biomasa (g ps: gramos de peso seco) de algas ramificadas coriáceas para las combinaciones mes-sitio-biotopo. Se presenta la media y el intervalo de confianza del 95 %. Las letras iguales indican diferencias no significativas ($p < 0.05$) según el SNK.

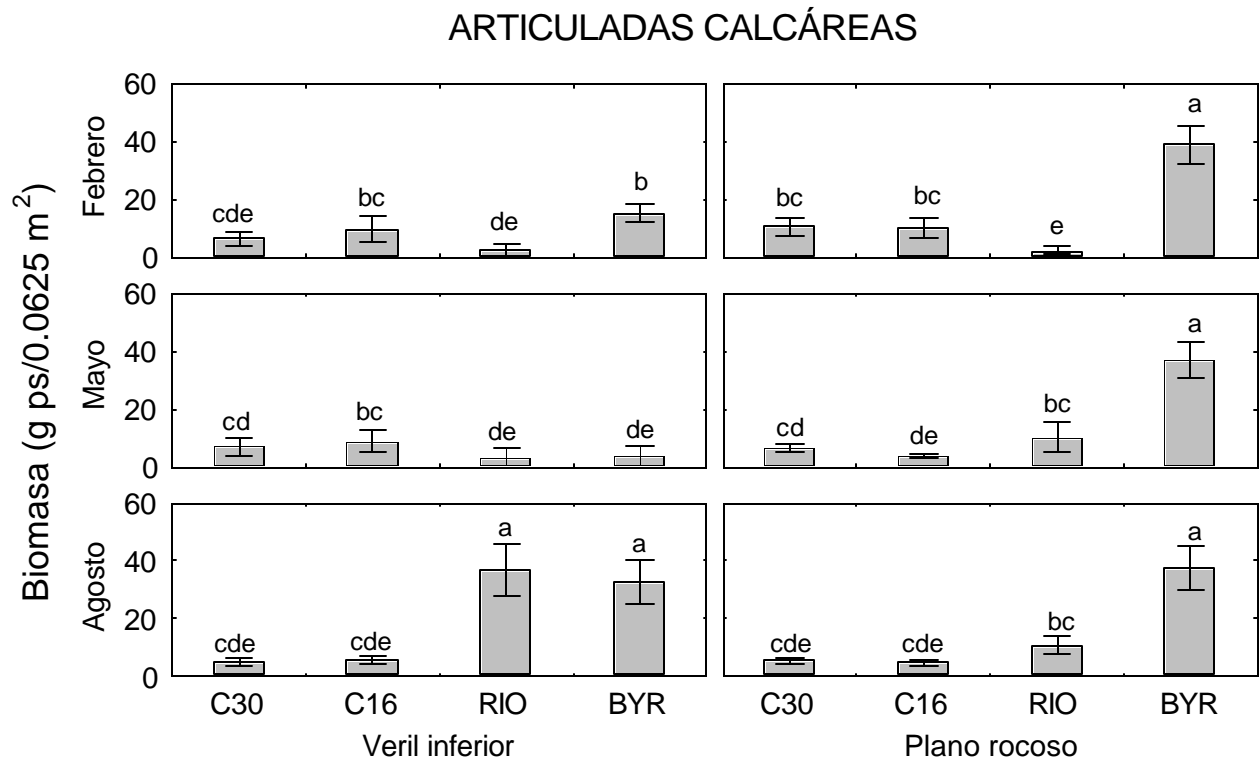


Figura 24. Variación en la biomasa (g ps: gramos de peso seco) de algas calcáreas articuladas para las combinaciones mes-sitio-biotopo. Se presenta la media y el intervalo de confianza del 95 %. Las letras iguales indican diferencias no significativas ($p < 0.05$) según el SNK.

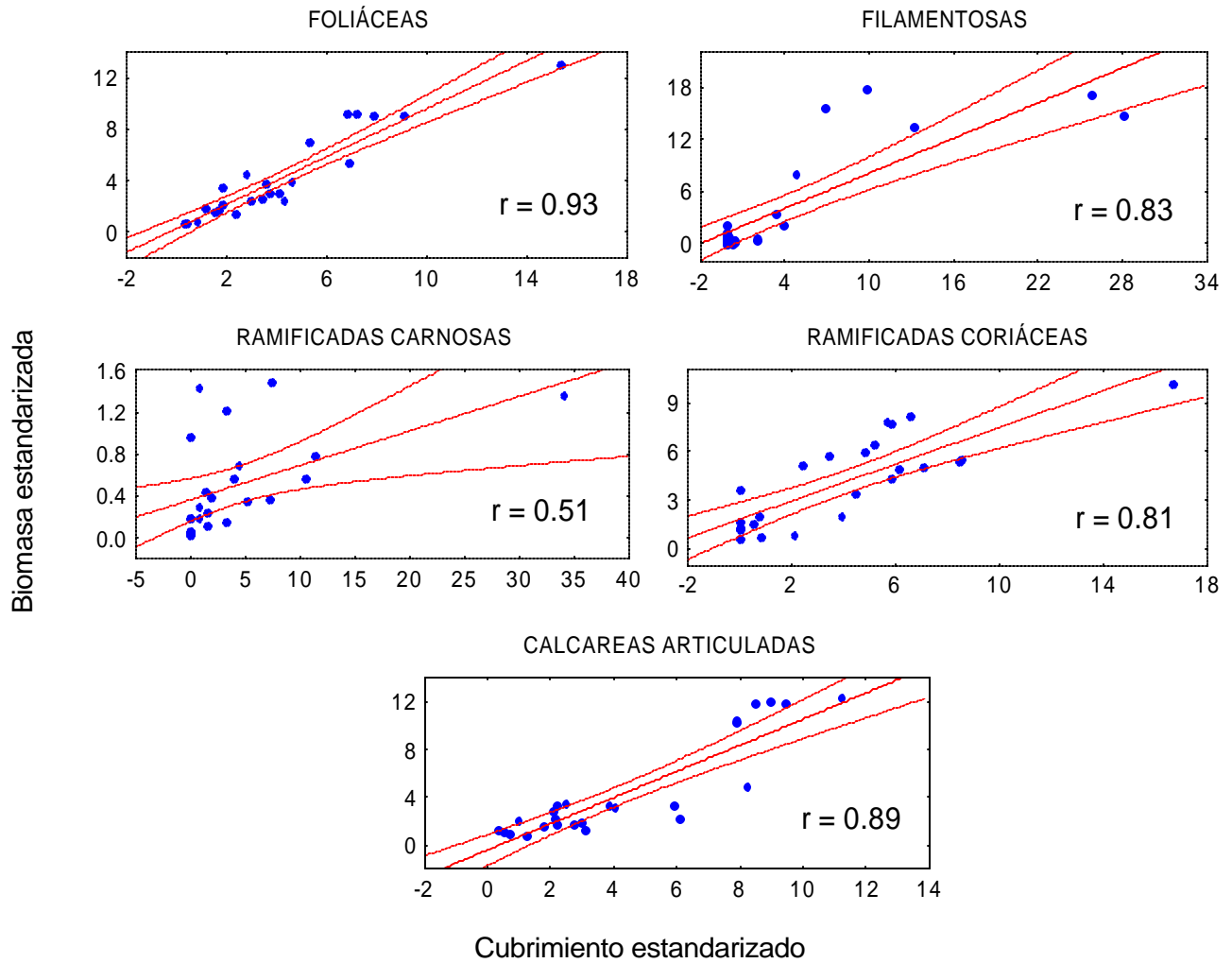


Figura 25. Relación entre el cubrimiento y la biomasa por grupos morfofuncionales. Se representan con línea continua las curvas de regresión teóricas y con líneas discontinuas las curvas del intervalo de confianza del 95 %. Los valores de los coeficientes de correlación para cada uno de los grupos se muestran dentro de cada gráfico. La estandarización de los ejes se realizó calculando el porcentaje de cada valor respecto al total de su grupo.

Tabla 1. Análisis para la transformación de los datos de altura del dosel y cubrimiento para varios grupos morfofuncionales según la Ley de Potencia de Taylor. r : coeficiente de correlación entre la media y la varianza, a y b : parámetros que definen la relación de potencia, T : valor de la transformación, r_T : coeficiente de correlación de los datos transformados. La probabilidad asociada al valor de r siempre dio significativa y para r_T no significativa para $p < 0.05$.

	r	a	b	T	r_T
Altura del dosel	0.56	-1.39	1.59	0.20	-0.09
Algas totales	0.91	0.03	1.60	0.20	0.21
Algas foliáceas	0.61	0.97	1.21	0.39	-0.11
Algas ramificadas coriáceas	0.90	0.15	1.49	0.26	0.04
Algas articuladas calcáreas	0.87	0.88	1.25	0.38	-0.23
Algas costrosas coralinas	0.92	0.02	1.65	0.18	0.20
Césped de algas	0.58	0.82	1.31	0.35	-0.22

Tabla 2. Resultados del análisis de varianza tri-factorial realizado a partir de la altura promedio del dosel de algas por estaciones. Los datos originales fueron transformados según $X^{0.21}$.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	P	
Mes (M)	2	0.860	67.83	<0.001	*
Sitio (S)	3	1.719	134.78	<0.001	*
Biotopo (B)	1	0.522	40.92	<0.001	*
M x S	6	0.623	4.88	<0.001	*
M x B	2	0.143	11.17	<0.001	*
S x B	3	0.132	1.03	0.377	ns
M x S x B	6	0.296	2.32	0.032	*
Error	336	0.013			

Tabla 3. Resultados del análisis de varianza tri-factorial realizado a partir del porcentaje de cubrimiento general de algas. Los datos originales fueron transformados según $X^{0.5}$.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	P	
Mes (M)	2	406.503	4.03	0.186	ns
Sitio (S)	3	520.248	5.16	0.002	ns
Biotopo (B)	1	2112.178	20.95	<0.001	*
M x S	6	660.107	6.55	<0.001	*
M x B	2	1353.586	13.43	<0.001	*
S x B	3	943.970	9.36	<0.001	*
M x S x B	6	774.323	7.68	<0.001	*
Error	336	100.817			

Tabla 4. Resultados del análisis de varianza tri-factorial realizado a partir del porcentaje de cubrimiento de las algas foliáceas. Los datos originales fueron transformados según $X^{0.40}$.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	P	
Mes (M)	2	74.143	125.88	<0.001	*
Sitio (S)	3	72.755	123.53	<0.001	*
Biotopo (B)	1	4.840	8.21	0.004	*
M x S	6	5.581	9.47	<0.001	*
M x B	2	12.292	20.87	<0.001	*
S x B	3	2.853	4.85	0.003	*
M x S x B	6	3.552	6.03	<0.001	*
Error	336	0.597			

Tabla 5. Resultados del análisis de varianza tri-factorial realizado a partir del porcentaje de cubrimiento de las algas ramificadas coriáceas. Los datos originales fueron transformados según $X^{0.26}$.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	P	
Mes (M)	2	6.336	31.07	<0.001	*
Sitio (S)	3	55.553	272.41	<0.001	*
Biotopo (B)	1	9.238	45.30	<0.001	*
M x S	6	1.836	9.00	<0.001	*
M x B	2	17.972	88.13	<0.001	*
S x B	3	2.306	11.307	<0.001	*
M x S x B	6	2.520	12.35	<0.001	*
Error	336	0.204			

Tabla 6. Resultados del análisis de varianza tri-factorial realizado a partir del porcentaje de cubrimiento de las algas articuladas calcáreas. Los datos originales fueron transformados según $X^{0.38}$.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	P	
Mes (M)	2	10.839	18.94	<0.001	*
Sitio (S)	3	31.231	54.55	<0.001	*
Biotopo (B)	1	30.008	52.41	<0.001	*
M x S	6	16.773	29.29	<0.001	*
M x B	2	38.425	67.12	<0.001	*
S x B	3	8.965	15.66	<0.001	*
M x S x B	6	5.749	10.04	<0.001	*
Error	336	0.572			

Tabla 7. Resultados del análisis de varianza tri-factorial realizado a partir del porcentaje de cubrimiento de césped de algas. Los datos originales fueron transformados según $X^{0.35}$

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	P	
Mes (M)	2	1.103	1.66	0.191	ns
Sitio (S)	3	33.735	50.81	<0.001	*
Biotopo (B)	1	0.009	0.01	0.903	ns
M x S	6	4.564	6.87	<0.001	*
M x B	2	40.867	61.55	<0.001	*
S x B	3	18.253	27.49	<0.001	*
M x S x B	6	5.250	7.91	<0.001	*
Error	336	0.664			

Tabla 8. Resultados del análisis de varianza tri-factorial realizado a partir del porcentaje de cubrimiento de las algas costosas coralinas. Los datos originales fueron transformados según $X^{0.18}$

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	P	
Mes (M)	2	6.552	24.79	<0.001	*
Sitio (S)	3	6.040	22.85	<0.001	*
Biotopo (B)	1	0.067	0.25	0.616	ns
M x S	6	1.469	5.56	<0.001	*
M x B	2	1.384	5.24	0.006	*
S x B	3	0.848	3.21	0.023	*
M x S x B	6	3.059	11.57	<0.001	*
Error	336	0.264			

Tabla 9. Análisis para la transformación de los datos de biomasa para varios grupos funcionales según la Ley de Potencia de Taylor. r: coeficiente de correlación entre la media y la varianza, a y b: parámetros que definen la relación de potencia, T: valor de la transformación, r_T : coeficiente de correlación de los datos transformados. La probabilidad asociada al valor de r siempre dio significativa y para r_T no significativa para $p < 0.05$.

	r	a	b	T	r_T
Algas totales	0.91	-0.94	1.61	0.20	-0.25
Algas foliáceas	0.65	0.84	0.81	0.59	-0.18
Algas filamentosas	0.95	0.43	1.43	0.29	-0.03
Algas ramificadas corticadas	0.92	0.14	1.76	0.12	-0.30
Algas ramificadas coriáceas	0.70	-0.34	1.14	0.43	-0.17
Algas articuladas calcáreas	0.91	0.49	1.28	0.36	-0.14

Tabla 10. Resultados del análisis de varianza tri-factorial realizado a partir de la biomasa total de algas. Los datos originales fueron transformados según $X^{0.20}$.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	P	
Mes (M)	2	0.114	6.19	0.002	*
Sitio (S)	3	3.331	180.12	<0.001	*
Biotopo (B)	1	0.249	13.46	<0.001	*
M x S	6	0.211	11.42	<0.001	*
M x B	2	0.806	43.56	<0.001	*
S x B	3	0.185	9.99	<0.001	*
M x S x B	6	0.108	5.84	<0.001	*
Error	264	0.018			

Tabla 11. Resultados del análisis de varianza tri-factorial realizado a partir de la biomasa de algas foliáceas. Los datos originales fueron transformados según $X^{0.60}$.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	P	
Mes (M)	2	70.132	78.21	<0.001	*
Sitio (S)	3	130.923	146.01	<0.001	*
Biotopo (B)	1	7.414	8.27	0.004	*
M x S	6	6.923	7.72	<0.001	*
M x B	2	21.277	23.73	<0.001	*
S x B	3	0.975	1.09	0.355	ns
M x S x B	6	2.791	3.11	0.006	*
Error	264	0.897			

Tabla 12. Resultados del análisis de varianza tri-factorial realizado a partir de la biomasa de algas filamentosas. Los datos originales fueron transformados según $X^{0.60}$.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	P	
Mes (M)	2	20.728	80.08	<0.001	*
Sitio (S)	1	0.511	1.97	0.162	ns
Biotopo (B)	1	3.368	13.01	<0.001	*
M x S	2	0.855	3.30	0.039	*
M x B	2	5.505	21.27	<0.001	*
S x B	1	0.271	1.04	0.309	ns
M x S x B	2	0.227	0.88	0.419	ns
Error	132	0.259			

Tabla 13. Resultados del análisis de varianza tri-factorial realizado a partir de la biomasa de algas ramificadas carnosas. Los datos originales fueron transformados según $X^{0.12}$.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	P	
Mes (M)	2	1.026	9.82	<0.001	*
Sitio (S)	3	0.494	4.73	0.003	*
Biotopo (B)	1	0.635	6.08	0.014	*
M x S	6	0.684	6.55	<0.001	*
M x B	2	0.328	3.15	0.045	*
S x B	3	0.853	8.17	<0.001	*
M x S x B	6	0.759	7.27	<0.001	*
Error	264	0.104			

Tabla 14. Resultados del análisis de varianza tri-factorial realizado a partir de la biomasa de algas ramificadas coriáceas. Los datos originales fueron transformados según $X^{0.43}$.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	P	
Mes (M)	2	1.174	6.50	0.002	*
Sitio (S)	3	15.091	83.63	<0.001	*
Biotopo (B)	1	0.198	1.09	0.296	ns
M x S	6	0.887	4.91	<0.001	*
M x B	2	2.184	12.10	<0.001	*
S x B	3	0.458	2.53	0.057	ns
M x S x B	6	0.355	1.97	0.070	ns
Error	264	0.013			

Tabla 15. Resultados del análisis de varianza tri-factorial realizado a partir de la biomasa de algas articuladas calcáreas. Los datos originales fueron transformados según $X^{0.36}$.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	P	
Mes (M)	2	7.144	27.33	<0.001	*
Sitio (S)	3	22.406	85.70	<0.001	*
Biotopo (B)	1	5.545	21.21	<0.001	*
M x S	6	6.549	25.05	<0.001	*
M x B	2	6.116	23.39	<0.001	*
S x B	3	7.296	27.91	<0.001	*
M x S x B	6	2.828	10.81	<0.001	*
Error	264	0.261			

10. ANEXOS

Anexo 1. Lista sistemática de las especies de algas identificadas en la zona durante la temporada de estudio. Las especies con * son nuevos registros para Cuba.

RHODOPHYTA

CORALLINALES

CORALLINACEAE

- Lithothamnion occidentale* (Foslie) Foslie
- Mesophyllum floridanum* (Foslie) Wynne
- Hydrolithon farinosum* (Lamouroux) Penrose & Chamberlain
- Neogoniolithon strictum* (Foslie) Setchell & Mason
- Haliptilon cubense* (Montagne ex Kützing) Garbary & Johansen
- Haliptilon subulatum* (Ellis & Solander) Johansen
- Jania adhaerens* Lamouroux
- Jania capillacea* Harvey
- Jania pumila* Lamouroux
- Jania rubens* (Linnaeus) Lamouroux
- Amphiroa beauvoisii* Lamouroux
- Amphiroa fragilissima* (Linnaeus) Lamouroux
- Amphiroa rigida* Lamouroux
- Amphiroa tribulus* (Ellis & Solander) Lamouroux

GELIDIALES

GELIDIACEAE

- Gelidium americanum* (Taylor) Santelices
- Pterocladia capillacea* (Gmelin) Santelices & Hommersand

GELIDIELLACEAE

- Gelidiella acerosa* (Forsskål) J. Feldman & Hamel
- Gelidiella pannosa* (J. Feldman) J. Feldman & Hamel
- Gelidiella setacea* (J. Feldman) J. Feldman & Hamel

Gelidiella sp

NEMALIALES

GALAXAURACEAE

Galaxaura marginata (Ellis & Solander) Lamouroux

Galaxaura obtusata (Ellis & Solander) Lamouroux

Galaxaura rugosa (Ellis & Solander) Lamouroux

Tricleocarpa cylindrica (Ellis & Solander) Huisman & Borowitzka

GIGARTINALES

HYPNEACEAE

Hypnea spinella (C. Agardh) Kützing

WURDEMANNIACEAE

Wurdemannia miniata (Sprengel) Feldman & Hamel

CRYPTONEMIALES

HALYMENIACEAE

Cryptonemia sp.

Halymenia sp.

GRACILARIALES

GRACILARIACEAE

Gracilaria domingensis (Kützing) Sonder ex Dickie

Gracilaria mammillaris (Montagne) Howe

Gracilaria tikvahiae McLachlan *

CHAMPIACEAE

Champia parvula (C. Agardh) Harvey

Champia salicornoides Harvey

LOMENTARIACEAE

Gelidiopsis intricata (C. Agardh) Vickers

Gelidiopsis planicaulis (Taylor) Taylor

Gelidiopsis sp

RHODYMENIACEAE

Botryocladia spinulifera Taylor y Abbott

Coelothix irregularis (Harvey) Børgesen

CERAMIALES

CERAMIACEAE

- Aglaothamnion cordatum* (Børgesen) Feldman-Mazoyer
Aglaothamnion halliae (Collins) Aponte Ballantine & Norris
Aglaothamnion herveyi (Howe) Aponte Ballantine & Norris
Antithamnion Iherminieri (P. & H. Crouan) Bornet
Antithamnion sp.
Ceramium brevizonatum Petersen
Ceramium cimbricum Petersen
Ceramium corniculatum Montagne
Ceramium cruciatum Collins & Hervey
Ceramium flaccidum (Kützing) Ardisone
Ceramium nitens (C. Agardh) J. Agardh
Ceramium rubrum C. Agardh
Griffithsia globulifera Harvey ex Kützing
Lejolisia exposita Schneider & Searles *
Pleonosporium caribaeum (Børgesen) R. Norris
Seirospora occidentalis Børgesen
Wrangelia argus (Montagne) Montagne

DASYACEAE

- Dasya rigidula* (Kützing) Ardisone
Dasya punicea (Meneghini) Meneghini
Heterosiphonia crispella (C. Agardh) Wynne
Heterosiphonia gibbesii (Harvey) Falkenberg
Thuretia bornetii Vickers *

DELESSERIACEAE

- Hypoglossum hypoglossoides* (Stackhouse) Collins & Hervey
Martensia pavonia (J. Agardh) J. Agardh
Nitophyllum punctatum (Stackhouse) Greville *
Nitophyllum wilkinsoniae Collins & Hervey *

RHODOMELACEAE

- Acanthophora spicifera* (Vahl) Børgesen

Bryothamnion seaforthii (Turner) Kützing
Bryothamnion triquetrum (Gmelin) Howe
Chondria capillaris (Hudson) Wynne
Herposiphonia pecten-veneris (Harvey) Falkenberg
Herposiphonia secunda (C. Agardh) Ambronn
Laurencia chondrioides Børgesen
Laurencia intricata Lamouroux
Polysiphonia atlantica Kapraun & Norris
Polysiphonia gorgoniae Harvey
Polysiphonia havanensis Montagne
Polysiphonia scopolorum Harvey
Polysiphonia sphaerocarpa Børgesen
Polysiphonia sp.
Wrightiella blodgettii (Harvey) F. Schmitz *

PHAEOPHYTA

ECTOCARPALES

ECTOCARPACEAE

Ectocarpus variabilis Vickers

SCYTOSIPHONALES

SCYTOSIPHONACEAE

Colpomenia sinuosa (Mertens ex Roth) Derbes & Solier

Rosenvingea sanctae-crucis Børgesen

DICTYOTALES

DICTYOTACEAE

Dictyopteris delicatula Lamouroux

Dictyopteris jamaicensis Taylor

Dictyopteris justii Lamouroux

Dictyopteris plagiogramma (Montagne) Vickers

Dictyopteris polypodioides (De Candolle) Lamouroux

Dictyota bartayresiana Lamouroux
Dictyota caribaea Hörnig & Schnetter
Dictyota cervicornis Kützing
Dictyota menstrualis (Hoyt) Schnetter Hörnig & Weber-Peukert
Dictyota mertensii (Martius) Kützing
Dictyota pinnatifida Kützing
Dictyota pulchella Hörnig & Schnetter
Lobophora variegata (Lamouroux) Womersley ex Oliveira
Padina gymnospora (Kützing) Sonder
Padina pavonica (Linnaeus) Thivy in Taylor
Padina sanctae-crucis Børgesen
Styopodium zonale (Lamouroux) Papenfuss

FUCALES

SARGASSACEAE

Sargassum acinarium (Linnaeus) Setchell
Sargassum bermudense Grunow
Sargassum cymosum C. Agardh
Sargassum furcatum Kützing
Sargassum hystrix J. Agardh
Sargassum hystrix var. *buxifolium* Chauvin in J. Agardh
Sargassum hystrix var. *spinulosum* (Kützing) Grunow
Sargassum vulgare C. Agardh

CHLOROPHYTA

ULVALES

ULVACEAE

Ulva intestinalis Linnaeus

CLADOPHORALES

ANADYOMENACEAE

Anadyomene lacerata Littler & Littler

Anadyomene stellata (Wulfen) C. Agardh

CLADOPHORACEAE

Chaetomorpha clavata Kützing

Cladophora catenata (Linnaeus) Kützing

Cladophora crystallina (Roth) Kützing

Cladophora submarina Collins

SIPHONOCLADACEAE

Cladophoropsis macromeres Taylor

Cladophoropsis membranacea (C.Agardh) Børgesen

Ventricaria ventricosa (C.Agardh) Olsen & West

Valonia macrophysa Kützing

Valonia utricularis (Roth) C. Agardh

BRYOPSIDALES

BRYOPSIDACEAE

Bryopsis pennata Lamouroux

CODIACEAE

Codium isthmocladum Vickers

UDOTEACEAE

Avrainvillea nigricans Decaisne

Halimeda lacrimosa Howe

Halimeda opuntia (Linnaeus) Lamouroux

Halimeda opuntia f. *triloba* (Decaisne) J. Agardh

Halimeda tuna (Ellis & Solander) Lamouroux

Udotea looensis Littler & Littler

Udotea occidentalis A. & E. Gepp

DASYCLADALES

DASYCLADACEAE

Neomeris annulata Dickie

Acetabularia crenulata Lamouroux

CYANOBACTERIA

OSCILLATORIALES

OSCILLATORIACEAE

Lyngbya majuscula (Dillwyn) Harvey

Lyngbya sp.

Anexo 2. Códigos de estaciones y especies utilizados en el análisis de correspondencia corregido. La primera letra de las estaciones corresponde al mes (F: febrero, M: mayo, A: agosto); las tres siguientes el sitio (C30: calle 30, C16: calle 16, RIO: rio, BYR: boya roja) y la última el biotopo (V: veril inferior, P: plano rocoso).

Estaciones	Código	Especies	Código
AC30P	1	<i>Gelidiella acerosa</i>	A
AC16P	2	<i>Sargassum acinarium</i>	B
AC30V	3	<i>Halimeda tuna</i>	C
MC30P	4	<i>Amphiroa tribulus</i>	D
FC16P	5	<i>Galaxaura rugosa</i>	E
FC30P	6	<i>Lobophora variegata</i>	F
AC16V	7	<i>Sargassum hystrix</i>	G
MC16P	8	<i>Amphiroa rigida</i>	H
FC30V	9	<i>Dictyota cervicornis</i>	I
MC30V	10	<i>Galaxaura marginata</i>	J
FC16V	11	<i>Champia salicornoides</i>	K
MC16V	12	<i>Jania adhaerens</i>	L
FRIOV	13	<i>Hypnea spinella</i>	M
FRIOP	14	<i>Amphiroa fragilissima</i>	N
ARIOP	15	<i>Galaxaura obtusata</i>	O
FBYRP	16	<i>Haliptilon cubense</i>	P
ARIOV	17	<i>Dictyopteris delicatula</i>	Q
FBYRV	18	<i>Dictyota bartayresiana</i>	R
MRIOV	19	<i>Ceramium cibricum</i>	S
ABYRV	20	<i>Gracilaria mamilaris</i>	T
MRIOP	21	<i>Dictyopteris justii</i>	U
ABYRP	22	<i>Ceramium nitens</i>	V
MBYRP	23		
MBYRV	24		