

VARIACIÓN ESPACIAL EN LOS PATRONES DE RECUPERACIÓN NATURAL DE LOS ARRECIFES DE CORAL SOMEROS URBANOS EN PUERTO RICO

Melanie C. González Figueroa, B.S.¹, & Edwin A. Hernández Delgado, Ph.D.²

Recibido 1 de julio de 2021 | Aceptado 22 de diciembre de 2021

Resumen - Los arrecifes de coral en Puerto Rico han mostrado una degradación crónica significativa debido a múltiples factores humanos y al cambio climático, con poca evidencia de recuperación. En este estudio, nos preguntamos cuál es el potencial de recuperación natural de los arrecifes bordeantes impactados por diferentes condiciones ambientales en la costa norte de Puerto Rico. Se esperaba que los arrecifes de coral poco profundos en las áreas geográficas más afectadas por múltiples eventos de perturbaciones naturales y el deterioro crónico en la calidad del agua tuvieran un menor potencial de recuperación natural que aquellos arrecifes menos impactados. Comparamos la densidad de corales reclutas (juveniles) en los arrecifes poco profundos en la zona metropolitana de San Juan impactados por eventos recurrentes de escorrentías contaminadas con aquellos de Vega Baja, y la Reserva Natural de Las Cabezas de San Juan y Playa El Convento, Fajardo. En cada localidad, utilizamos seis transectos réplicas de 10 m de extensión lineal colocados al azar, paralelos a la costa o al contorno de profundidad del arrecife. Observamos diferencias significativas a nivel regional y de localidad en la matriz multivariada de calidad del agua y en la estructura de la comunidad de los reclutas de corales. La concentración de oxígeno disuelto y de abrillantadores ópticos, y la turbidez explicaron la densidad y diversidad menor en la comunidad de reclutas de corales en los arrecifes metropolitanos. Esta información es vital para desarrollar un plan de restauración ecológica hacia la recuperación natural de los arrecifes de coral.

Palabras clave: abrillantadores ópticos, blanqueamiento, calidad de agua, cambio climático, corales, costas urbanas, oxígeno disuelto, perturbaciones, reclutamiento de corales, temperatura

Abstract - Coral reefs in Puerto Rico have shown significant chronic degradation due to multiple human factors and climate change, with little evidence of recovery. In this study, we questioned what is the potential for natural recovery of fringing reefs impacted by different environmental factors on the north coast of Puerto Rico. Shallow coral reefs affected by multiple natural disturbance events and chronic water quality degradation were expected to have lower potential for natural recovery than reefs less impacted. The density of coral recruits (juveniles) in the shallow reefs in the metropolitan area of San Juan impacted by recurrent

¹Estudiante subgraduada, Departamento de Ciencias Ambientales, Universidad de Puerto Rico; Actualmente: Estudiante Graduada, Programa de Desarrollo Sostenible, Glasgow Caledonian University, Londres, Inglaterra; Correo electrónico: melanie.gonzalez10@upr.edu;

²Catedrático Auxiliar, Programa Interdisciplinario y Departamento de Ciencias Ambientales, Universidad de Puerto Rico; Investigador Afiliado, Centro para la Ecología Tropical Aplicada y Conservación (CATEC), Laboratorio de Ecología Experimental Marina, UPRRP; Científico Principal, Sociedad Ambiente Marino, San Juan, PR. Correo electrónico: edwinhernandez@sampr.org

events of contaminated runoff was compared with those of Vega Baja, and Las Cabezas de San Juan Natural Reserve and Playa El Convento, Fajardo. In each locality, six replicate transects of 10 m in linear extension were randomly placed, parallel to the coast or to the depth contour of the reef. We observed significant regional and local differences in the multivariate water quality matrix and in the community structure of the coral recruits. The concentration of dissolved oxygen and optical brighteners, and water turbidity explained the lower density and diversity in the community of coral recruits on metropolitan reefs. This information is vital to developing an ecological restoration plan to enable the natural recovery of coral reefs.

Keywords: optical brighteners, bleaching, water quality, climate change, corals, urban shorelines, dissolved oxygen, disturbances, coral recruitment, temperature

Introduction

Los arrecifes de coral son vitales para el sustento de la biodiversidad, la productividad primaria, para la conservación de la resiliencia de las costas y el sustento de las comunidades humanas. El 25% de la biodiversidad marina depende de los arrecifes de coral para su subsistencia (USEPA, 2018). Los factores ambientales naturales, tanto abióticos como bióticos, juegan un papel importante en la determinación de la heterogeneidad espacial de las comunidades bentónicas de los arrecifes de coral (Tomascik, 1991). En el Caribe, los arrecifes de coral se han afectado a largo plazo debido a múltiples efectos humanos locales, el cambio climático y debido al impacto de diversos desastres naturales. Uno de los factores antropogénicos locales importantes ha sido el deterioro crónico en la calidad del agua. Una concentración excesiva de nutrientes puede conllevar una proliferación en el crecimiento de las algas, la pérdida de la cobertura viva de los corales, y cambios adversos en los ecosistemas de los arrecifes de coral (Cloern, 2001). De igual forma, el aumento a largo plazo en la temperatura del agua ha generado cambios en las comunidades microbianas de los arrecifes, que a su vez han generado brotes de enfermedades y mortandad de corales (Rosenberg, 2009). Además, el incremento en la frecuencia y en ocasiones en la severidad de los eventos ciclónicos han causado un incremento en la mortandad de los corales, debido a que causan una pérdida inmediata de la cobertura de los corales (Gardner et al., 2005). A largo plazo, estos factores contribuyen significativamente a una merma en el potencial de recuperación natural de los arrecifes de coral.

Se argumenta que la acción combinada de factores antropogénicos a escalas locales y climáticos regionales comprometen la capacidad de recuperación natural de los arrecifes de coral luego de eventos ciclónicos (Hughes et al., 2017, 2019). En este contexto, la *recuperación natural* puede definirse como el retorno de la estructura de la comunidad a su estado previo a una perturbación. Otra forma de definir la recuperación natural puede ser la habilidad del sistema recuperar al menos una porción

significativa de las funciones y servicios de los arrecifes, incluyendo el sostenimiento de la biodiversidad, la capacidad de crecimiento neto del arrecife (Adjeroud et al., 2018), y el rol de amortiguar el oleaje (Gouezo et al., 2019; Westmacott et al., 2000). El estudiar los factores asociados a la capacidad natural de recuperación de los arrecifes de coral luego de algún tipo de perturbación, nos permite entender la complejidad de las dinámicas espacio-temporales de estos sistemas. Esto permite desarrollar una base conceptual y cuantitativa para comprender la posible trayectoria futura de la estructura de la comunidad ante la degradación ambiental de la costa y el impacto del cambio climático.

El enriquecimiento de nutrientes antropogénicos provoca cambios adversos en la estructura y función en las comunidades de arrecifes de coral (Maragos, 1972, 1974, según se cita en Tomascik, 1991). Primeramente, la eutrofización costera sucede mediante la entrada de nutrientes disueltos altera el ciclo biogeoquímico y causa cambios en la comunidad marina. Las concentraciones altas de nutrientes pueden conducir a una incidencia mayor de enfermedades de los corales y alimentar el crecimiento de algas que compiten por el espacio (Roth et al., 2018). Como respuesta a los cambios en la concentración de nutrientes, ocurre un incremento en la biomasa de fitoplancton, producción primaria y la descomposición de la materia orgánica derivada del fitoplancton (Cloern, 2001). También las escorrentías que llegan al océano arrastran sedimentos que se depositan sobre el arrecife, causando la abrasión o la asfixia de las colonias o al menos bloquean la luz solar necesaria para su crecimiento (Hughes, 1994). Por ende, los organismos fotosintéticos se ven afectados, debido a que no reciben suficiente luz solar para llevar a cabo sus procesos fotoquímicos, lo que causa una disminución del oxígeno disuelto. El oxígeno actúa de forma directa e indirecta en los procesos fisiológicos en los corales, permitiendo diferentes funciones como la respiración, fotosíntesis y calcificación. Los arrecifes de coral tropicales se caracterizan por sostener fluctuaciones extremas de oxígeno y cambios en este podrían causar zonas muertas costeras, eventos de blanqueamientos severos y de mortandad. El incremento en la demanda de oxígeno en los arrecifes de coral se puede deber a el aumento en la temperatura superficial del agua y el exceso de materia orgánica y de nutrientes disueltos (Nelson, & Altieri, 2019). Estos factores influyen en la formación de zonas muertas o áreas de bajos niveles de oxígeno disuelto, lo que podría causar migración de la megafauna y/o mortalidad en masas (Nelson & Altieri, 2019). Cabe destacar que el estrés hipóxico es suficiente para inducir el blanqueamiento y podría causar la mortandad de los corales (Altieri et al., 2017). Ya existe evidencia amplia en Puerto Rico donde la eutrofización crónica (Bonkosky et al., 2009; Hernández-Delgado et al., 2010) o por eventos en pulsos recurrentes (Díaz-Ortega y Hernández-Delgado, 2014; Hernández-Delgado et al., 2017), en combinación con la turbidez y sedimentación (Hernández-Delgado y Rosado-Matías, 2017; Otaño-Cruz et al., 2017, 2019; Gómez-Andújar & Hernández-Delgado, 2020) pueden contribuir a la

degradación de los arrecifes de coral. Por ende, es necesario identificar cómo el oxígeno disuelto, junto a otras variables ambientales, puede ser un factor limitante crítico en los arrecifes de coral e indicar si la hipoxia puede representar una amenaza cada vez más significativa para los arrecifes de corales tropicales (Nelson & Altieri, 2019).

Los huracanes y las tormentas tropicales son las perturbaciones naturales más obvias y frecuentes que afectan las comunidades de los arrecifes (Gardner et al., 2005). La intensidad y frecuencia de los eventos ciclónicos, al igual que su área geográfica, influyen en la magnitud de los cambios observados en la cobertura de coral. Por eso, la cobertura de coral en las áreas geográficas impactadas por un huracán ha disminuido a un ritmo significativamente más rápido que en lugares no impactados (Gardner et al., 2005). La pérdida de la cobertura de coral suele ir acompañada de un aumento en la cobertura de algas bentónicas, una disminución de la biodiversidad y la complejidad del hábitat (Roth et al., 2018). En el caso de la costa norte de Puerto Rico, objeto de este estudio, el impacto también de los eventos de marejadas invernales afecta significativamente a los arrecifes de coral. Las olas y el movimiento del agua influyen significativamente en la estructura y distribución de los corales (Ferrario et al., 2014). Los corales más delicados son más vulnerables al daño de las olas que los corales más fuertes. Los impactos de los eventos ciclónicos en los arrecifes de coral pueden causar el desprendimiento de colonias y rompimiento de sus fragmentos (Gardner et al., 2005). Por eso, su potencial de recuperación después de una perturbación natural depende de cuán impactado termine el arrecife y cuáles fueron las especies mayormente afectadas. Además, muchos eventos ciclónicos o de marejadas invernales pueden causar daños a la heterogeneidad espacial del fondo causando un aplanamiento a largo plazo del arrecife (Alvarez-Filip et al., 2009). Esto puede reducir su capacidad de atenuar la energía del oleaje y reducir su rol de sostener la biodiversidad. Debido al impacto mecánico generalmente amplio causado por los huracanes, las áreas geográficas impactadas tienen un potencial natural de recuperación menor, en contraste a lugares que no han sido afectados.

Dadas las proyecciones de los impactos del cambio climático y del aumento en el nivel del mar, resulta vital comprender cuál es la capacidad natural de recuperación de los arrecifes de coral llanos adyacentes a la costa (Edmunds, 2019). El deterioro de los arrecifes puede ocurrir como respuesta a un tensor ambiental individual como un evento de blanqueamiento masivo, pero también puede ocurrir en respuesta a una combinación de diferentes tensores que actúan simultáneamente y en ocasiones sinérgicamente, para incrementar la mortalidad en los corales o para reducir el crecimiento y reproducción de los corales (Darling et al., 2010; Perry et al., 2013). Esta realidad hace que los entornos costeros metropolitanos se tornen más vulnerables ante el impacto futuro de huracanes, marejadas invernales y el aumento del nivel del mar, poniendo en riesgo la protección de la vida y de infraestructura vital. Ante estas realidades, resulta imperativo determinar

Todos estos arrecifes se localizan en la costa norte de Puerto Rico y se caracterizan por ser arrecifes bordeantes, adyacentes a la costa. En el trabajo de campo, nos limitamos a las zonas someras (<5 m de profundidad). Las costas se seleccionaron por tener diferenciación en las condiciones ecológicas de los arrecifes de coral, por sus localidades bajo diferentes condiciones de calidad de agua y otros parámetros ambientales (Sea Grant, 2010) y se caracterizan por su estado avanzado de degradación ecológica, la pérdida de corales vivos, y la reducción a largo plazo del relieve espacial. En estos sistemas, la cobertura de algas domina sobre la cobertura de los corales (Hernández-Delgado, no publicado). La única diferencia entre estos dos sistemas, es que dos arrecifes de la zona metropolitana (El Escambrón e Isla Verde) se expusieron durante el período del 28 de julio a aproximadamente el 8 de agosto 2020 a los efectos prolongados de una escorrentía severa asociada a las descargas de los sistemas de bombeos de aguas estancadas y de inundaciones de la zona de San Juan, como consecuencia del paso de la tormenta tropical Isaías el 27 de julio de 2020. Esta exposición causó la descarga de un volumen no determinado de escorrentías de aguas contaminadas y anóxicas a las costas metropolitanas, lo que tuvo como consecuencia una mortandad masiva de organismos en múltiples arrecifes de coral, incluyendo los corales cuerno de alce, *Acropora palmata*, así como múltiples especies de peces, erizos y otros invertebrados (Hernández-Delgado, & Rodríguez, 2020).

Diseño del estudio- Para establecer la comparación entre las comunidades de reclutas de corales en los arrecifes costeros metropolitanos y otros arrecifes no metropolitanos, estudiamos 10 localidades de arrecifes de coral: dos en la zona metropolitana, seis al este y dos al oeste de la zona de San Juan. En cada localidad, utilizamos seis transectos réplicas de 10 m de extensión lineal colocados al azar, paralelos a la costa o al contorno de profundidad del arrecife. Mediante fotografía digital de alta resolución, muestreamos 5 cuadrantes réplicas de 75 x 50 cm, no solapados, a 1, 3, 5, 7 y 9 m a lo largo de cada transecto. Por ende, del total de seis transectos por localidad, tomamos un total de 30 fotos por localidad. Por lo tanto, en cada uno de estos, cuantificamos todas las colonias de corales reclutas (<5 cm diámetro máximo). En cada arrecife, documentamos los siguientes parámetros de calidad de agua haciendo tres replicas: la transparencia horizontal del agua (m) mediante un disco Secchi, la turbidez medida en unidades nefelométricas de turbidez (NTU) utilizando un turbidímetro portátil (Lamote). La concentración de oxígeno disuelto se midió utilizando un sensor HOBO U26-001 (*Onset Computer*). La concentración de abrillantadores ópticos (OABs, por sus siglas en inglés), y de clorofila-a se midió utilizando un fluorómetro portátil (*Turner Designs*). Los datos de los arrecifes no metropolitanos los recolectamos entre agosto y diciembre de 2020 y los correspondientes a los arrecifes metropolitanos en agosto de 2020.

Análisis de datos- Los patrones de variación espacial en la estructura multivariada de las variables ambientales se probaron utilizando un análisis permutacional de varianzas (PERMANOVA) de dos vías (Anderson et al., 2008), con los factores de *Región* (urbano, este, oeste) y *Arrecife* - anidado dentro de la localidad -, utilizando como réplicas las medidas en triplicados de cada parámetro. Los patrones se ilustraron utilizando una combinación gráfica basada en gráficas de cajas y en un análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés) de acuerdo a Clarke et al. (2014). Los patrones espaciales en la estructura de la comunidad de reclutas de corales se analizaron utilizando un análisis de PERMANOVA de dos vías similar al descrito arriba. Los datos se proyectaron utilizando un análisis de ordenación de coordenadas principales (PCO), según Anderson et al. (2008). Utilizamos diagramas de burbujas basado en el análisis de PCO para ilustrar los patrones de variación espacial en algunas especies de corales de interés. Para probar la hipótesis nula de la ausencia de correlación entre la estructura multivariada de la comunidad de reclutas con la estructura multivariada de la matriz de variables ambientales se utilizó un análisis de modelos lineares basados en la distancia (DISTLM) y un análisis de redundancia basado en la distancia (dbRDA) de acuerdo a Anderson et al. (2008), en los cuales se proyecta la influencia de las variaciones ambientales en la estructura de la comunidad. Todo análisis multivariado se llevó a cabo en el programa PRIMER-e (v.7.017) +PERMANOVA (v.1.0) (PRIMER-e, Quest Research Laboratory, Ltd., Auckland, NZ). (700 pal).

Resultados

Análisis de calidad de agua- Un análisis permutacional de varianzas (PERMANOVA) documentó una diferencia altamente significativa en la matriz combinada de los parámetros ambientales a nivel regional (Pseudo-F=14.796, $df = 2$, $p=0.0089$) y a nivel de localidad (Pseudo-F=20.6, $df = 7$, $p<0.0001$), mostrado en la Tabla 1. También, la prueba por pares (PAIR-WISE test) evidenció que hubo una variación significativa entre la región Metro y Este ($p=0.0369$). Observamos que las localidades IVE y ESC de la región Metro mostraron los niveles más altos de turbidez (IVE: 3.39 NTU y ESC: 1.94 NTU) (Figura 2a), así como la mayor concentración de clorofila-a (IVE: 1.96 $\mu\text{g/L}$ y ESC: 1.75 $\mu\text{g/L}$) (Figura 2b), y la mayor concentración de brillantadores ópticos (OABs) (IVE: 44.97 ppm y ESC: 34.83 ppm), ilustrado en la Figura 2c. Estas localidades también mostraron las concentraciones más bajas en oxígeno disuelto relativo a las demás (IVE: 5.88 mg/L y ESC: 6.16 mg/L), según observamos en la Figura 2d. Mientras que las localidades ECO y CSJ mostraron las concentraciones más altas en oxígeno disuelto (ECO-F: 8.81 mg/L , ECO-B: 7.92 mg/L , CSJ-F: 8.29 mg/L y CSJ-B: 8.08 mg/L). La transparencia horizontal resultó altamente variable, siendo mayor en las regiones este y oeste relativo a las localidades de la región de metro. Las localidades ECO-F, CSJ-B, CSJ-F mostraron los valores más altos con un promedio de 12 m, seguida de ECO-B y CVT-F-W, con 10 m, y CVT-B-W y CVT-F-E con 8 m (Figura 2e).

Tabla 1. Resumen del análisis permutacional de varianzas (PERMANOVA) de dos vías y del análisis de pares sobre la matriz multivariada de calidad del agua entre las regiones y las localidades de estudio

Fuente	Grados de libertad	SS	Pseudo-F	p
Región	2	114.3	14.80	0.0089
Localidad	7	27.0	20.60	<0.0001
Residual	20	3.75		
<i>Análisis de pares</i>			T	<i>P(perm)</i>
Metro vs. Oeste			4.58	0.3382
Metro vs. Este			4.62	0.0369
Oeste vs. Este			1.59	0.1717

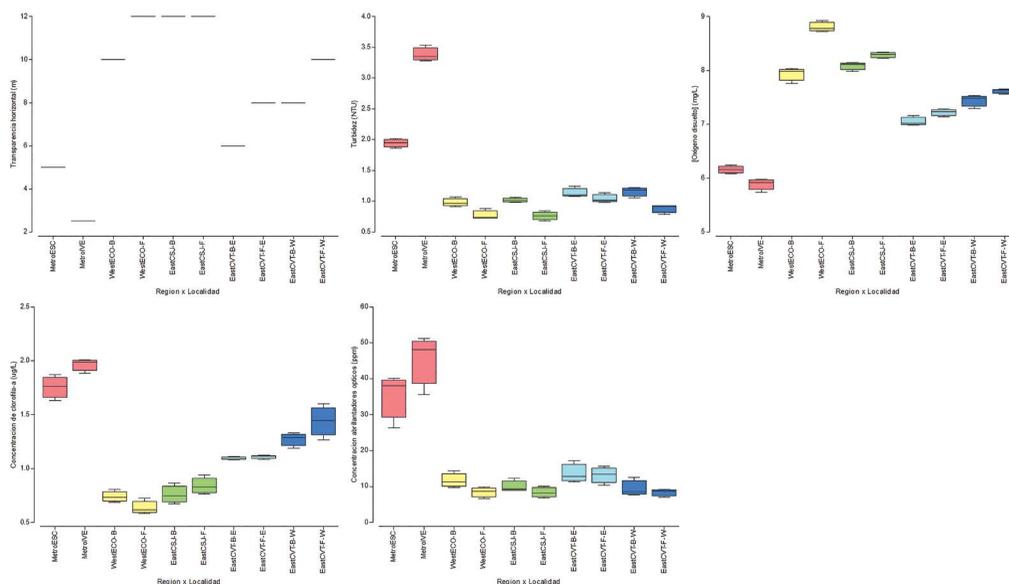


Figura 2. Diferencias en los promedios de cinco variables fisicoquímicas de calidad de aguas costeras por región (Este, Oeste, Metro) y por localidad: A) Transparencia horizontal (m); B) Turbidez (NTU); C) Concentración de oxígeno disuelto (mg/L); D) Concentración de clorofila-a (µg/L); y E) Concentración de abrillantadores ópticos (OABs) (ppm). Referirse a la Metodología para la descripción de los acrónimos.

Según el análisis de componentes principales (PCA), observamos un patrón de agrupación de las localidades que en su mayoría se agruparon por región y se explica por la variación espacial observada en las variables ambientales medidas (Figura 3). Las concentraciones de clorofila-a y OABs, y la turbidez fueron las que mejor explicaron las diferencias entre las localidades de la región metro (IVE y ESC) y el resto. Esta solución explica 95.9% de la variación espacial observada en la matriz global multivariada de la calidad del agua.

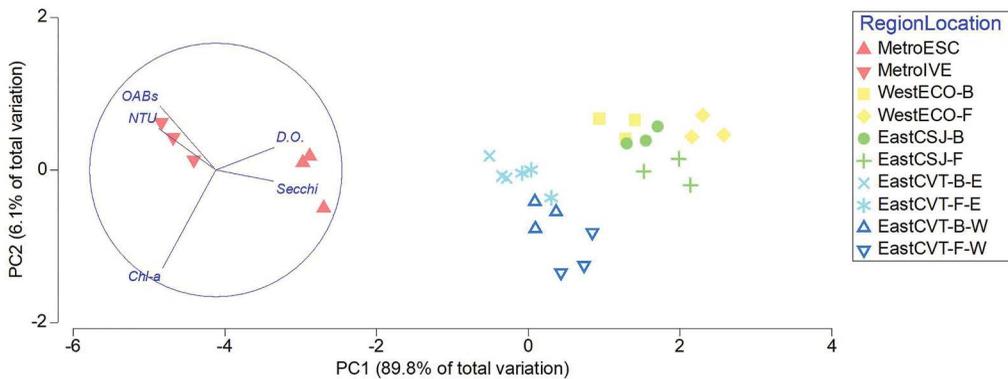


Figura 3. Análisis de componentes principales (PCA) basado en la distribución espacial de las variables ambientales entre cada región y localidad. Esta solución explica 95.9% de la variación espacial, el cual demuestra que la estructuración de la comunidad de reclutas está afectada por la variación en la calidad de agua, principalmente por los parámetros de turbidez y abrigantadores ópticos (OABs). Referirse a la Metodología para la descripción de los acrónimos.

Análisis total de reclutas de corales -Documentamos una diferencia significativa en la estructura comunitaria de los reclutas de corales a nivel regional (Pseudo-F=3.49; df=2; p=0.0429), al igual que a nivel de la localidad (Pseudo-F=12.03; df=7; p<0.0001), según observamos en la Tabla 2. La abundancia de reclutas totales de corales fue altamente variable entre las regiones y las localidades, en donde observamos un patrón aparente que diferencia a las regiones este, oeste y metro (Figura 4), aunque su variación resultó no significativa (Tabla 2). De todas las localidades, la abundancia mayor de reclutas de corales se observó en cuatro localidades: ECO-F, seguido de CSJ-B, CVT-F-W y ECO-B. La diferencia entre todas las combinaciones de localidades resultó significativa (p<0.0500). Por tal razón, el promedio más sobresaliente fueron las localidades ECO-F (13/m²) y CSJ-B (9.66/m²); mientras que ESC y IVE (metro) demostraron tener el menor total de reclutas de corales (ESC: 0.83/m² y IVE: 0.47/m²).

Tabla 2. Resumen del análisis permutacional de varianzas (PERMANOVA) de dos vías y del análisis de pares sobre la matriz multivariada de la estructura de la comunidad de los reclutas entre las regiones y las localidades de estudio.

Fuente	Grados de libertad	SS	Pseudo-F	p
Región	2	78017	3.49	0.0429
Localidad	7	77928	12.03	<0.0001
Residual	300	277610		
<i>Análisis de pares</i>			T	<i>P(perm)</i>
Metro vs. Oeste			2.50	0.3328
Metro vs. Este			1.50	0.1093
Oeste vs. Este			1.82	0.0683
<i>Análisis de pares</i>			T	<i>P(perm)</i>
Metro vs. Oeste			2.50	0.3328
Metro vs. Este			1.50	0.1093
Oeste vs. Este			1.82	0.0683

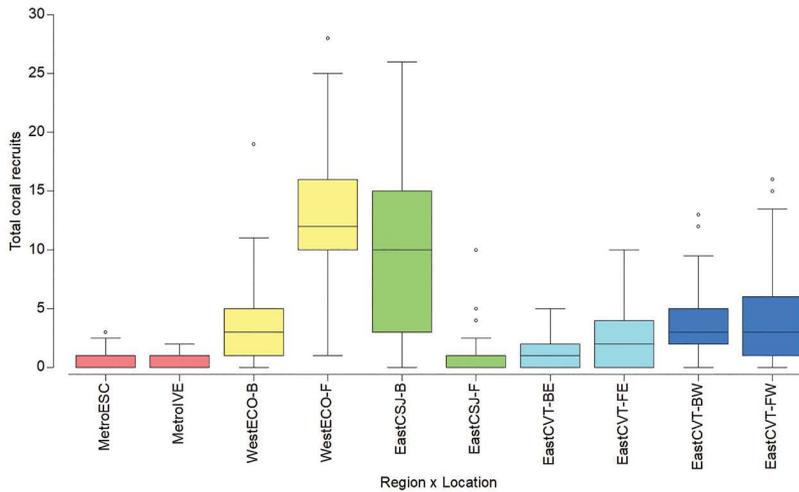


Figura 4. Análisis de diagrama de caja sobre la distribución total de colonias reclutas de corales a nivel de región y de localidad. Referirse a la Metodología para la descripción de los acrónimos.

De acuerdo con la distribución total de colonias de reclutas de corales, el análisis de escalas multi-dimensionales no métrico (nMDS) produjo cuatro agrupaciones organizadas según la densidad de corales totales (Figura 5). La localidad IVE evidenció ser la que menos abundancia tenía, mientras que las localidades ECO-F y CSJ-B demostraron tener la mayor abundancia total de colonias de reclutas de corales, particularmente, en ECO-F que mostró la mayor abundancia de *Acropora palmata*.

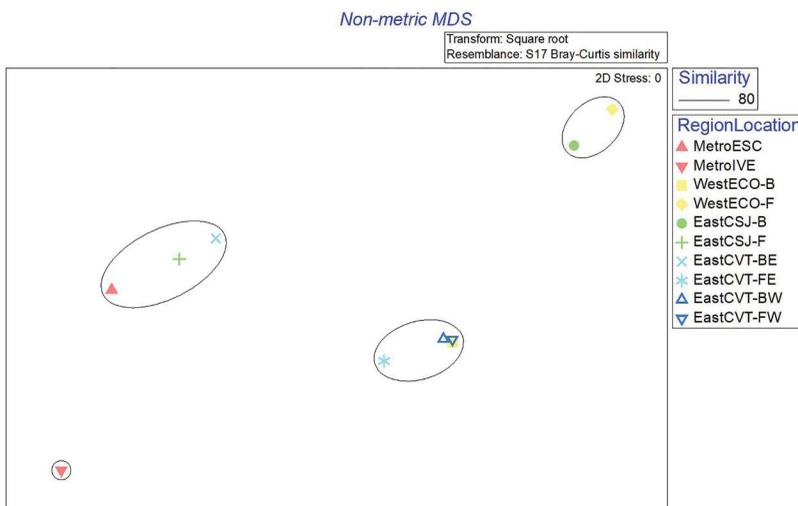


Figura 5. Análisis de escalas multi-dimensionales no métrico (nMDS) basado en la distribución total de colonias reclutas de corales a nivel de región y de localidad. Nivel de estrés=0.0. Referirse a la Metodología para la descripción de los acrónimos.

Variación en la estructura de la comunidad de los reclutas de corales – Según el análisis de ordenación de coordenadas principales (PCO), distinguimos cuatro patrones de agrupación de las localidades que en su mayoría se agruparon por región (Figura 6). *Siderastrea radians* y *Porites furcata* explicaron mayormente la variación espacial en la estructura de la comunidad en el trasarrecife de CVT-BE y en el frontón de CVT-FE. Mientras, *S. siderea* y *P. porites* explicaron mayormente la variación espacial en la estructura de la comunidad en el trasarrecife de ECO-B y en el de CSJ-B. *Porites astreoides*, *Pseudodiploria strigosa*, *Millepora complanata* y *Acropora palmata* explicaron mayormente la estructura de la comunidad en el frontón de ECO-F. El frontón de CVT-FW lo explicó mejor *P. astreoides*. El frontón de CSJ-F lo explicaron mejor la dominancia de los octocorales *Gorgonia ventalina* y *Eunicea* spp. Finalmente, la dominancia del gorgonio incrustante *Erythropodium caribbeaeorum* explicó mejor la variación en los arrecifes metropolitanos en IVE y ESC. Esta solución explicó el 65.3% de la variabilidad espacial observada.

Cuando evaluamos la distribución de los reclutas de corales de especies individuales por localidad mediante un diagrama de burbujas basado en el análisis PCO, encontramos que diferentes especies tenían patrones variables de distribución a través de las localidades estudiadas. *Siderastrea radians* mostró su abundancia más alta en CSJ-B, mientras que en ESC y en IVE (metro) se obtuvo los de menor abundancia (Figura 7a). *Siderastrea radians* es una especie indicadora de esta localidad, por lo que explica la agrupación de las localidades CVT-BE, CVT-FE y CVT-BW. *Porites astreoides* se encontró en mayor abundancia en ECO-F, seguido de CSJ-B y CVT-F-W, CVT-F-E y CVT-B-W (Este) que mostraron tener una densidad similar de esta especie (Figura 7b). De igual forma, *P. astreoides* es una especie indicadora de localidad, lo que explica la agrupación generada por las localidades ECO-F, CSJ-B y CVT-FW. *Porites porites* presentó mayor abundancia en CSJ-B y CVT-B-W, seguido de CVT-B-E y CVT-F-W (Figura 7c). *Acropora palmata* es una especie indicadora de la región al oeste de la zona metro, por tal razón, solamente se encontró en mayor abundancia en ECO-F, seguido de ECO-B (Figura 7d).

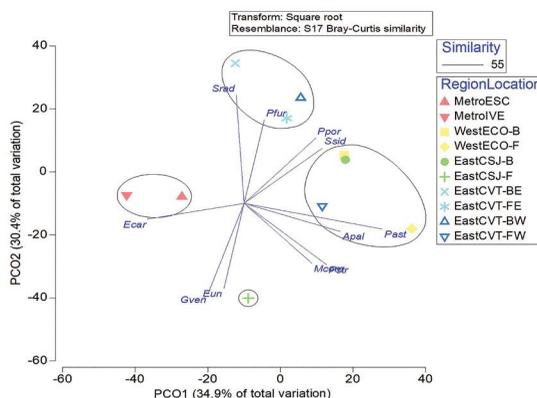


Figura 6. Análisis de coordenadas principales (PCO) basado en la estructura de la comunidad de las colonias reclutas de corales a nivel de región y de localidad. Esta solución explica el 65.3% de la variabilidad espacial observada. Vectores basados en un valor de $R=0.6$. Referirse a la Metodología para la descripción de los acrónimos.

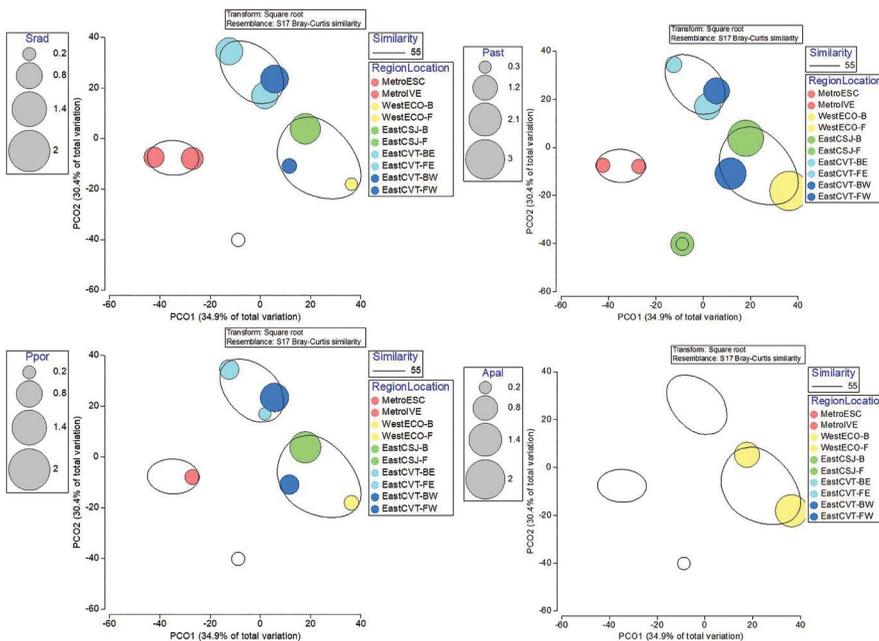


Figura 7. Diagrama de burbujas basado en un análisis de coordenadas principales (PCO) sobre la distribución total de colonias reclutas a nivel de región (Este, Oeste, Metro) y por localidad: A) *Siderastrea radians*; B) *Porites astreoides*; C) *Porites porites*; y D) *Acropora palmata*. Referirse a la Metodología para la descripción de los acrónimos.

Relación entre la calidad de agua y la estructura de la comunidad de los reclutas de corales- El análisis de modelos lineares basados en la distancia (DISTLM) demostró que la concentración de oxígeno disuelto ($p=0.0065$; Proporción=0.5663) y la transparencia horizontal del agua ($p=0.0047$; Proporción=0.5522) fueron las dos variables ambientales que mejor explicaron la variación espacial en la estructura de la comunidad de los reclutas de corales entre las localidades, mientras que la turbidez y la clorofila-a explicaron menos de la variación (Tabla 3). De todas formas, todas las variables ambientales resultaron tener influencias significativas en la estructuración de las comunidades de reclutas, por ende, en la capacidad natural de recuperación de los arrecifes de coral luego de perturbaciones ambientales naturales o humanas.

Tabla 3. Resumen del análisis de modelos lineares basados en la distancia (DISTLM) para determinar la influencia de la calidad del agua en la estructura de la comunidad de reclutas de corales.

Variable	SS	Pseudo-F	p	Proporción
Transparencia horizontal (m)	2891.2	9.87	0.0047	0.5522
Turbidez (NTU)	2371.0	6.62	0.0143	0.4529
[Oxígeno disuelto] (mg/L)	2964.6	10.44	0.0065	0.5663
Clorofila-a (µg/L)	2398.9	6.77	0.0237	0.4582
[OABs] ppm	2696.2	8.49	0.0091	0.5150

El análisis de redundancia basado en la distancia (dbRDA) de la estructura de la comunidad de reclutas de corales, en función de la variación espacial en la calidad del agua evidenció que el ordenamiento espacial de la comunidad de reclutas guarda una relación directa con la dinámica de la calidad del agua (Figura 8). Las localidades CSJ-B y ECO-F demostraron tener las aguas más transparentes y mayor concentración de oxígeno disuelto, mientras que IVE y ESC (metro) resultaron ser las localidades con menor transparencia, mayor turbidez, y mayores concentraciones de abrillantadores ópticos (OABs) y de clorofila-a. Esta solución explicó el 99.6% de la variación ajustada (“fitted”) y el 69.6% de la variación total.

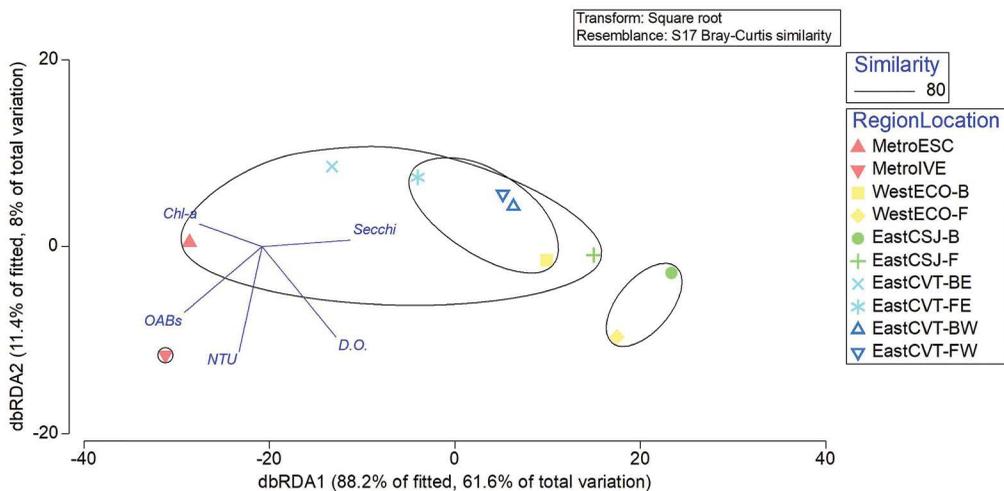


Figura 9. Análisis de redundancia basado en la distancia (dbRDA) del impacto de las variables ambientales sobre la variación espacial en la estructura de la comunidad de los reclutas de corales en cada región y localidad. Esta solución explica el 99.6% de la variación “fitted” y el 69.6% de la variación total. Referirse a la Metodología para la descripción de los acrónimos.

Discusión

Los resultados apoyan la hipótesis del estudio de que los arrecifes de coral poco profundos en las costas metropolitanas más afectadas por múltiples eventos de perturbaciones naturales y el deterioro crónico en la calidad del agua tendrán un menor potencial de recuperación natural que aquellos arrecifes menos impactados por el deterioro de la calidad del agua. Nuestros hallazgos evidenciaron que los arrecifes en áreas geográficas de mayor deterioro en la calidad del agua en las costas urbanas de San Juan presentaban condiciones con un deterioro ambiental acelerado y una abundancia menor de reclutas de corales. De igual forma, las localidades más afectadas evidenciaron un potencial menor de recuperación natural luego de perturbaciones ambientales, ya que la condición de los arrecifes someros de la zona metropolitana de San Juan se afectó significativamente por el evento masivo de mortalidad de corales registrado posterior al impacto de la tormenta tropical Isaías

el 28 de julio de 2020. Los patrones espaciales en la estructura multivariada de las variables ambientales sugieren que la ubicación de la fuente de contaminación y el grado de circulación superficial del agua (ej. corrientes superficiales y oleaje) son factores importantes para determinar la condición del arrecife y la distribución espacial de las especies presentes. La degradación de la calidad del agua es una preocupación en los hábitats costeros tropicales poco profundos, debido a la acumulación de sedimentos, nutrientes disueltos en concentraciones altas y contaminantes (Lapointe et al., 1992; Díaz-Ortega y Hernández-Delgado, 2014). El exceso de nutrientes, por consecuencia de factores como el uso de fertilizantes o por descargas sanitarias y pluviales, puede llevar a la proliferación de las macroalgas que obstruyen la luz solar, así como contribuyen al crecimiento de microorganismos como bacterias y hongos que pueden acelerar el consumo del oxígeno disuelto en el mar necesario para la respiración de los corales (Nelson & Altieri, 2019), o pueden ser patógenos para estos (Kuffner et al., 2006). También, el efecto de la sedimentación, proveniente del desarrollo costero o de las escorrentías de aguas pluviales urbanas se consideran entre los principales factores de estrés para los corales, ya que su depósito en los arrecifes puede asfixiar a los corales e interferir con su capacidad de alimentarse, desarrollarse y reproducirse (Babcock, 1991). Así mismo, un factor para considerar, son los eventos recurrentes de blanqueamiento que han experimentado los arrecifes del Caribe debido al incremento crónico en la temperatura superficial del agua. De igual forma, la abundancia de los corales se ha visto afectada adicionalmente debido a los impactos estocásticos (agudos) por los Huracanes Irma y María en 2017, al igual que por el impacto de la tormenta tropical Isaías el 28 de julio de 2020.

Los análisis demostraron que se ha alterado la estructura de la comunidad de corales a escalas espaciales mayores (ej. a nivel de localidad y regional), posiblemente como consecuencia de los factores ambientales principales, ya sea a causa de la degradación crónica de la calidad del agua o por el impacto acumulativo a largo plazo de los huracanes. Fue evidente la relación intrínseca que existe entre la calidad del agua y la salud de un arrecife de coral como evidencia la región metropolitana de San Juan y Carolina, ya que se obtuvieron los parámetros de calidad de agua más comprometidos en esa región. La pobre calidad del agua pudiera explicar el deterioro en el que se encontraron los arrecifes como IVE y ESC, donde se documentó una menor transparencia horizontal del agua, mayor turbidez, y concentraciones más altas de clorofila-a y de abrillantadores ópticos. Estas son localidades afectadas recurrentemente por escorrentías fluviales, desagües de aguas no tratadas, entre otros. Estos datos sugieren que las localidades más adyacentes a las zonas urbanas evidenciaron la mayor degradación ambiental y un potencial menor de recuperación natural posterior a cualquier tipo de perturbación. En relación a los arrecifes de coral metropolitanos, se encontró que ESC tenía mayor abundancia de corales juveniles

y adultos, en comparación con los arrecifes de coral de IVE. No obstante, el arrecife de ECO-F se encontraba en mejores condiciones. Encontramos la especie *Acropora palmata* fue únicamente encontrada en esta localidad. Esto se puede deber a que la deposición de sedimentos puede ser mínima en hábitats de alta energía como los arrecifes de Vega Baja (Díaz-Ortega y Hernández-Delgado, 2014). Sin embargo, las comunidades de los arrecifes de coral de Vega Baja han sido también impactadas de manera inequívoca y severa por una combinación de fuentes ilegales puntuales y no puntuales de contaminación de aguas residuales sin tratar, por pulsos recurrentes de escorrentía de aguas pluviales turbias, cargadas de nutrientes y sedimentos que ponen en alto riesgo la persistencia de esta especie actualmente clasificada como amenazada bajo la Ley Federal de Especies en Peligro de Extinción (Díaz-Ortega y Hernández-Delgado, 2014). Su amplia dominancia en dicha localidad convierte a sus arrecifes de coral en lugares de extraordinario valor para conservación de dicha especie a nivel de todo el Caribe.

Por otro lado, se esperaba que los arrecifes de la región este en la costa de Fajardo se encontraran en mejores condiciones. No obstante, se encontró que los arrecifes en CSJ estaban en mejor condición que los de CVT. CSJ presentó mayor diversidad de corales juveniles, mientras que el arrecife en CVT estaba mayormente cubierto de macroalgas. Las comunidades bentónicas afectadas por escorrentías cargadas de nutrientes y sedimento continuamente han evidenciado una dominancia por las macroalgas, un incremento en la cobertura de corales muertos y una disminución en la diversidad de especies (Hernandez-Delgado et al., 2017). Sin embargo, es evidente que cualquier arrecife de coral que tenga una degradación ambiental crónica significativa debido al deterioro en la calidad de agua, ya sea mediante el impacto recurrente de pulsos de escorrentías, el paso de huracanes o el cambio climático, tendrá como consecuencia una degradación crónica e irreversible al perderse los corales y por ende disminuirá su potencial natural de recuperación. Esto puede tener consecuencias adversas en el sostenimiento de las funciones ecológicas de los arrecifes de coral como lo son el amortiguar la energía del oleaje, el crecimiento neto del arrecife y el sostenimiento de la biodiversidad. Estas tendencias de degradación arrecifal, combinadas con el deterioro en la calidad del agua, ya se han documentado en el pasado en diversos estudios en Puerto Rico (Bonkosky et al., 2009; Hernández-Delgado et al., 2006, 2010, 2017; Ramos-Scharrón et al., 2012, 2015; Díaz-Ortega y Hernández-Delgado, 2014; Hernández-Delgado y Rosado-Matías, 2017; Otaño-Cruz et al., 2017, 2019). La prevalencia de los problemas en el manejo apropiado del suelo y de las escorrentías urbanas pueden ser uno de los obstáculos más significativos para la capacidad natural de recuperación de los arrecifes de coral. La situación se agrava aún más con los impactos en la pérdida de corales que ya ha tenido la enfermedad de pérdida de tejido en los corales pétreos en Puerto Rico (Weil et al., 2019; Williams et al., 2021), lo que anticipa una reducción

adicional potencialmente significativa en la capacidad de recuperación natural en los arrecifes de coral adyacentes a la costa. Esto puede tener implicaciones a largo plazo en el contexto de la capacidad natural de los arrecifes de coral llanos de proteger la vida y la infraestructura costera contra el impacto del incremento en el nivel del mar y de los eventos de oleaje extremo en el futuro.

Resulta imperativo la implementación de un plan integrado de manejo de cuencas hidrográficas, del manejo de las escorrentías urbanas y del manejo de los sistemas de bombeo de aguas pluviales en la zona metropolitana de San Juan. El evento de descargas de aguas de inundación del 28 de julio de 2020 tras el paso de la tormenta tropical Isaías resultó en un impacto adverso estocástico significativo a los arrecifes de coral metropolitanos con consecuencias adversas en la capacidad de recuperación natural que permanecen aún poco comprendidas. Es esencial que ante el cuadro de deterioro ambiental de muchos de los arrecifes someros bordeantes de las costas urbanas se considere la implementación de un programa de rehabilitación ecológica para poder acelerar el crecimiento coralino y el éxito de su recuperación.

Limitaciones

La limitación principal de este estudio fue el período corto de tiempo de muestreo y el número limitado de localidades visitadas. Se requiere la implementación de un programa de monitoreo detallado de la dinámica de reclutamiento de corales para comprender a largo plazo cuál es la situación de los arrecifes de coral llanos en las costas de Puerto Rico a lo largo de gradientes ambientales de calidad de agua. Además, este esfuerzo amerita el aumento en el número de localidades réplicas por cada región, así como expandir el ámbito geográfico del área de estudio. Estos esfuerzos a mayor escala espacial y temporal son elementos que actualmente se encuentran bajo investigación por nuestro equipo de trabajo.

Conclusiones y aplicaciones futuras

Podemos concluir que los arrecifes someros adyacentes a la costa de la zona metropolitana de San Juan y Carolina se encuentran más deteriorados que los arrecifes no metropolitanos y con menor potencial de recuperación natural luego de cualquier tipo de perturbación ambiental. Entre los arrecifes de la zona metropolitana, el que está en peor condición es el de la Reserva Natural del Arrecife Isla Verde, seguido de Playa El Escambrón. El arrecife de Vega Baja estuvo en mejores condiciones que los otros arrecifes del área metropolitana o inclusive los de la zona de Fajardo. Los factores importantes que pudieran generar un declive en la abundancia de los reclutas de corales lo son: la calidad del agua, el cambio climático y las perturbaciones locales de origen humano. Las localidades donde los arrecifes llanos se encontraron mayormente afectados presentaron baja transparencia horizontal del agua, alta turbidez y las concentraciones mayores de clorofila-*a*, y de

abrillantadores ópticos, lo que indica un posible declive crónico en la calidad del agua. De igual forma, lo fueron las localidades que se afectaron por la descarga a la costa de aguas no tratadas a través de sistemas de bombeo de manejo de inundaciones en la zona metropolitana debido al impacto de la tormenta tropical Isaías el 28 de julio de 2020.

Debido a estos escenarios, nuestra predicción es que a largo plazo las costas adyacentes a estas localidades, particularmente las costas urbanas, serán más vulnerables y estarán comprometidas ante los impactos potenciales del cambio climático y del aumento en el nivel del mar porque se ha perdido paulatinamente la capacidad natural de regeneración. Por tanto, es importante cualquier tipo actividad de conservación y de rehabilitación ecológica para prevenir que se sigan degradando los arrecifes, para facilitar la recuperación poblacional de los corales, aumentar la capacidad de acreción de los arrecifes someros de la costa, y para contribuir a largo plazo a recuperar la capacidad de atenuación de la energía del oleaje. Solo mediante la recuperación asistida de estos arrecifes de coral puede ser posible la restauración de sus múltiples funciones ecológicas, servicios y beneficios, así como la recuperación de su persistencia y resiliencia. Eso incluye la necesidad de implementar estrategias más agresivas y efectivas de conservación, de restauración ecológica y de participación comunitaria que faciliten los procesos de recuperación asistida. Para esto, es crítico que se identifique la crisis de los arrecifes de coral como una emergencia ecológica ambiental de carácter nacional y así aprovechar el Fondo Estatal de Emergencias de Puerto Rico para facilitar parte de la recuperación necesaria. Dicha recuperación es posible, pero amerita acciones de manejo inmediatas y la integración de esfuerzos de múltiples sectores de la sociedad para que la misma sea efectiva.

Agradecimientos

Este proyecto fue posible gracias al apoyo logístico de la Sociedad Ambiente Marino y del Departamento de Ciencias Ambientales, de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad de Puerto Rico. Agradecemos la co-mentoría y dirección de la Dra. Elvia Meléndez Ackerman, el Dr. Gabriel Moreno, Rayza Hernández y Molly Ramsey durante la ejecución del proyecto. Este trabajo constituye la tesina de Bachillerato en el Departamento de Ciencias Ambientales de Melanie C. González Figueroa. Agradecemos los aportes de los revisores anónimos que mejoraron significativamente el manuscrito. Este trabajo representa otra aportación de la Sociedad Ambiente Marino en colaboración con el Centro para la Ecología Tropical Aplicada y Conservación de la Universidad de Puerto Rico, Recinto de Río Piedras.

Literatura citada

- Adjeroud, M., Kayal, M., Iborra-Cantonnet, C., Vercelloni, J., Bosserelle, P., Liao, V., Chancerelle, Y., Claudet, J., & Penin, L. (2018). Recovery of coral assemblages despite acute and recurrent disturbances on a South Central Pacific reef. *Scientific Reports*, 8(1), 8-9680, <http://doi.org/10.1038/s41598-018-27891-3>
- Altieri, A. H., Harrison, S. B., Seemann, J., Collin, R., Diaz, R. J., & Knowlton, N. (2017). Tropical dead zones and mass mortalities on coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(14), 3660-3665. <https://doi.org/10.1073/pnas.1621517114>
- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Côté, I. M., & Watkinson, A. W. (2009). Flattening of Caribbean coral reefs: Region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B*, 276, <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0339>
- Anderson M. J., Gorley R. N. & Clarke K. R. (2008). *Permanova+ For Primer: Guide to Software and Statistical Methods*. PRIMER-E: Plymouth, UK
- Babcock R, D. P. (1991). Effects of sedimentation on settlement of *Acropora millepora*. *Coral Reefs*, 9, 205-208. <https://doi.org/10.1007/BF00290423>
- Bonkosky, M., Hernández-Delgado, E. A., Sandoz, B., Robledo, I. E., Norat-Ramírez, J., & Mattei, H. (2009). Detection of spatial fluctuations of non-point source fecal pollution in coral reef surrounding waters in southwestern Puerto Rico using PCR-based assays. *Marine Pollution Bulletin*, 58(1), 45 -54. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.09.008>
- Clarke, K. R., Gorley, R. N., Somerfield, P. J., & Warwick, R. M. (2014). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 3rd edition. PRIMER-E: Plymouth, UK.
- Cloern, J. E. (2001). Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication model. *Marine Ecology Progress Series*, 210, 223 -253. <http://dx.doi.org/doi:10.3354/meps210223>
- Darling, E. S., McClanahan, T. R., & Côté, I. M. (2010). Combined effects of two stressors on Kenyan coral reefs are additive or antagonistic, not synergistic. *Conservation Letters*, 3, 122-130. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2009.00089.x>
- Díaz-Ortega, G. & Hernández-Delgado, E. A. (2014). Land-based source pollution in a climate of change: A roadblock to the conservation and recovery of Elkhorn

- coral *Acropora palmata* (Lamarck 1816). *Natural Resources*, 5(10), 561-581. <http://dx.doi.org/10.4236/nr.2014.510050>
- Edmunds, P.J. (2019). The demography of hurricane effects on two coral populations differing in dynamics. *Ecosphere*, 10(9), 1-18. <http://doi.org/10.1002/ecs2.2836>
- Ferrario, F., Beck, M. W., Storlazzi, C. D., Micheli, F., Shepard, C. C., & Airoidi, L. (2014). The effectiveness of coral reefs for coastal hazard risk reduction and adaptation. *Nature Communications*, 5, 1-9. <https://doi.org/10.1038/ncomms4794>
- Environmental Protection Agency. (2018). Información básica sobre los arrecifes de coral. EPA. <https://espanol.epa.gov/espanol/informacion-basica-sobre-los-arrecifes-de-coral>
- Gardner, T. A., Côté, I. M., Gill, J. A., Grant, A., Watkinson, A. R., Ecology, S., Jan, N., & Watkinson, A. R. (2005). Hurricanes and Caribbean coral reefs: Impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. *Ecology*, 86(1), 174 -184. <https://doi.org/10.1890/04-0141>
- Google. (2021). Map showing location of Vega Baja, Reserva Marina Arrecife de Isla Verde, Reserva Natural Cabezas de San Juan y Playa El Convento. https://earth.google.com/web/search/Las+Cabezas+De+San+Juan+National+Park,+Fajardo/@18.41196662,-66.04701743,6.30167825a,199235.18404193d,30y,0h,0t,0r/data=CigijGokCQstjejQI_jNAERrHn5eHbTFAGWQ_MV6jKVDAlVHTifn9VDAMicKJQojCiExcWx0YUo2TU5DSmxnVkJZ0ZzBOaXd5WU1rOTltcWthZTI
- Gouezo, M., Golbuu, Y., Fabricius, K., Olsudong, D., Mereb, G., Nestor, V., Wolanski, E., Harrison, P., & Doropoulos, C. (2019). Drivers of recovery and reassembly of coral reef communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1897). <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2908>
- Hernández-Delgado, E. A., Medina-Muñiz, J. L., Mattei, H., & Norat-Ramírez, J. (2017). Unsustainable land use, sediment-laden runoff, and chronic raw sewage offset the benefits of coral reef ecosystems in a no-take marine protected area. *Environmental Management and Sustainable Development*, 6(2), 292-333. <Http://Www.Macrothink.Org/Journal/Index.Php/Emsd/Article/View/10687>
- Hernández-Delgado, E. A., & Rosado-Matías, B. J. (2017). Long-lasting impacts of beach renourishment on nearshore urban coral reefs: A glimpse on future

- impacts of shoreline erosion, sea level rise and climate change. *Annals of Marine Biology Research*, 4(1), 1021. <https://www.jscimedcentral.com/MarineBiology/marinebiology-4-1021.pdf>
- Hernández-Delgado, E. A., Rosado-Matías, B. J., & Sabat, A. M. (2006). Management failures and coral decline threaten fish functional groups recovery patterns in the Luis Peña Channel No-Take Natural Reserve, Culebra Island, PR. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 57, 577-605. http://aquaticcommons.org/13898/1/gcfi_57-41.pdf
- Hernández-Delgado, E. A., Sandoz, B., Bonkosky, M., Mattei, H., & Norat, J. (2010). Impacts of non-point source sewage pollution in Elkhorn coral, *Acropora palmata* (Lamarck), assemblages of the southwestern Puerto Rico shelf. *Proceedings of the 11th International Coral Reefs Symposium*, 747-751. https://nsuworks.nova.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1000&context=occ_icrs
- Hernández-Delgado, E. A., Rodríguez, J., & Murcia Eslava, J. D. (2020). *The fresh face of death: Preliminary assessment of a massive coral and invertebrate mortality event at El Escambrón Beach, San Juan, Puerto Rico - August 2020*. Report submitted to the Department of Natural and Environmental Resources and to the San Juan Bay Estuary Program. Sociedad Ambiente Marino, San Juan, PR 51 pp.
- Hughes, T. P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265, 1547-1551. <https://doi.org/10.1126/science.265.5178.1547>
- Hughes, T. P., Barnes, M. L., Bellwood, D. R., Cinner, J. E., Cumming, G. S., Jackson, J. B. C., Kleypas, J., van de Leemput, I. A., Lough, J. M., Morrison, T. H., Palumbi, S. R., van Nes, E. H., & Scheffer, M. (2017). Coral reefs in the Anthropocene. *Nature*, 546, 82-90. <https://doi.org/10.1038/nature22901>
- Hughes, T. P., Kerry, J. T., Baird, A. H., Connolly, S. R., Chase, T. J., Dietzel, A., Hill, T., Hoey, A. S., Hoogenboom, M. O., Jacobson, M., Kerswell, A., Madin, J. S., Mieog, A., Paley, A. S., Pratchett, M. S., Torda, G., & Woods, R. M. (2019). Global warming impairs stock-recruitment dynamics of corals. *Nature*, 568, 387-390. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1081-y>
- Kuffner, I. R., Walters, L. J., Becerro, M. A., Paul, V. J., Williams, R. R., & Beach, K. S. (2006). Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Marine Ecology Progress Series*, 323, 107-117. <https://doi.org/10.3354/meps323107>

- Lapointe, B. E., Littler, M. M., & Littler, D. S. (1992). Modification of Benthic Community Structure by Natural Eutrophication: The Belize Barrier Reef. *Proceedings of the 7th International Coral Reef Symposium, 1*, 323-334. <https://repository.si.edu/bitstream/handle/10088/2569/Littler1993a.pdf>
- Nelson, H. R., & Altieri, A. H. (2019). Oxygen: the universal currency on coral reefs. *Coral Reefs, 38*(2), 177 -198. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01765-0>
- Otaño-Cruz, A., Montañez-Acuña, A. A., Benson, E., Cuevas, E. P, Ortiz, J., & Hernández-Delgado, E. A. (2019). Response of near-shore coral reefs benthic communities to changes of sedimentation dynamics and environmental conditions. *Frontiers in Marine Science 6*. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00551>
- Otaño-Cruz, A., Montañez-Acuña, A. A., Torres-López, V. I., Hernández-Figueroa, E. M., & Hernández-Delgado, E. A. (2017). Effects of changing weather, oceanographic conditions, and land uses on spatio-temporal variation of sedimentation dynamics along near-shore coral reefs. *Frontiers in Marine Science, 4*, 249, 1-17. <http://dx.doi.org/10.3389/fmars.2017.00249>
- Perry, C. T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Smithers, S. G., Edinger, E. N., Steneck, R. S., & Mumby, P. J. (2013). Caribbean-wide decline in carbonate production threatens coral reef growth. *Nature Communications, 4*, 1402-1407. <http://doi.org/10.1038/ncomms2409>
- Ramos-Scharrón, C. E., Amador, J. M., & Hernández-Delgado, E. A. (2012). An interdisciplinary erosion mitigation approach for coral reef protection - A case study from the Eastern Caribbean. 127-160. In, A. Cruzado (Ed.), *Marine Ecosystems*, Intech Publications, Rijeka, Croatia. ISBN: 978-953-51-0176-5. <http://doi.org/10.5772/35709>
- Ramos-Scharrón, C., Torres-Pulliza, D., & Hernández-Delgado, E. A. (2015). Watershed- and island-scale land cover changes in Puerto Rico (1930s-2004) and their potential effects on coral reef ecosystems. *Science of the Total Environment 506-507*:241-251. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969714015988>
- Riegl, B., & Piller, W. E. (2003). Possible refugia for reefs in times of environmental stress. *International Journal of Earth Sciences, 92*(4), 520 -531. <https://doi.org/10.1007/s00531-003-0328-9>

- Rosenberg, E., Kushmaro, A., Kramarsky-Winter, E., Banin, E., & Loya, Y. (2009). The role of microorganisms in coral bleaching. *ISME Journal*, 3(2), 139 -146. <https://doi.org/10.1038/ismej.2008.104>
- Roth, F., Saalman, F., Thomson, T., Coker, D. J., Villalobos, R., Jones, B. H., Wild, C., & Carvalho, S. (2018). Coral reef degradation affects the potential for reef recovery after disturbance. *Marine Environmental Research*, 142, 48-58. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.09.022>
- Sea Grant UPR. (2010). Los arrecifes de coral. Recuperado de: <https://seagrantpr.org/arrecifes/>.
- Tomascik, T. (1991). Settlement patterns of Caribbean scleractinian corals on artificial substrata along a eutrophication gradient, Barbados, West Indies. *Marine Ecology Progress Series*, 77(2 -3), 261 -269. https://www.researchgate.net/profile/Tomas-tom-Tomascik/publication/250215314_Settlement_patterns_of_Caribbean_scleractinian_corals_on_artificial_substrata_along_a_eutrophication_gradient_Barbados_West_Indies/links/0c96052ab736ac1c79000000/Settlement-patterns-of-Caribbean-scleractinian-corals-on-artificial-substrata-along-a-eutrophication-gradient-Barbados-West-Indies.pdf
- Veron, J. E. N., Hoegh-Guldberg, O., Lenton, T. M., Lough, J. M., Obura, D. O., Pearce-Kelly, P., Sheppard, C. R. C., Spalding, M., Stafford-Smith, M. G., & Rogers, A. D. (2009). The coral reef crisis: The critical importance of <350 ppm CO₂. *Marine Pollution Bulletin*, 58(10), 1428 -1436. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.09.009>
- Weil, E., Hernández-Delgado, E. A., González, M., Williams, S., Suleimán-Ramos, S., Figuerola, M., & Metz-Estrella, T. (2019). Spread of the new coral disease “SCTLD” into the Caribbean: implications for Puerto Rico. *Reef Encounter*, 34(1):38-43. <http://coralreefs.org/wp-content/uploads/2020/01/REEF-ENCOUNTER-Dec-2019-hi-res.pdf>
- Williams, S. M., Garcia-Sais, J., & Sabater-Clavell, J. (2021). Prevalence of stony coral tissue loss disease at El Seco, a mesophotic reef system off Vieques Island, Puerto Rico. *Frontiers in Marine Science*, 8, 668669. doi.10.3389/fmars.2021.668669