



Sobrevivencia y respuestas fisiológicas de corales expuestos a elevada turbidez en el arrecife Varadero, Caribe colombiano

Survival and physiological responses of corals exposed to elevated turbidity in the Varadero reef, Colombian Caribbean

Tomás López-Londoño^{1*}, Kelly Gómez-Campo¹, Claudia T. Galindo-Martínez¹, Luis A. González-Guerrero¹, Sofía Roitman¹,

0000-0001-9486-7809

0000-0003-4560-111X

0000-0001-5238-3099

F. Joseph Pollock^{1,2}, Valeria Pizarro^{3,4}, Mateo López-Victoria⁵, Mónica Medina¹ y Roberto Iglesias-Prieto¹

0000-0001-5467-8499

0000-0002-0161-3074

0000-0002-7307-8680

0000-0001-8367-0293

1. Universidad Estatal de Pensilvania, Departamento de Biología, University Park, USA. txl40@psu.edu*, kjg27@psu.edu, czg30@psu.edu, lag37@psu.edu, sxr410@psu.edu, mum55@psu.edu, rzi3@psu.edu
2. The Nature Conservancy, Hawai'i and Palmyra Programs, Honolulu, USA. joseph.pollock@tnc.org
3. Fundación para la Investigación y Conservación Biológica Marina, Ecomares, Cali, Colombia
4. Perry Institute for Marine Science, Waitsfield, USA. vpizarro@perryinstitute.org
5. Pontificia Universidad Javeriana, Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Cali, Colombia. malov@javerianacali.edu.co

* Autor de correspondencia / Corresponding author:

RESUMEN

El deterioro de las propiedades ópticas del agua, o aumento de turbidez, debido a perturbaciones antropogénicas es un fenómeno generalizado en zonas costeras. Los efectos sobre el ambiente lumínico submarino y la fisiología de corales simbióticos, que dependen principalmente de la luz para sobrevivir y mantener elevada calcificación, han sido poco explorados. En este estudio se describen los efectos de la pluma del Canal del Dique sobre el ambiente lumínico, sobrevivencia y fisiología de corales en el arrecife Varadero. Se realizó un trasplante recíproco con fragmentos de *Orbicella faveolata* entre una zona somera en Varadero (3.5 m) y un sitio contrastante con aguas más claras a mayor profundidad (12 m) con intensidad de luz comparable. La columna de agua en Varadero se encontró fuertemente estratificada, favoreciendo el aislamiento del arrecife de la pluma. Corales trasplantados a Varadero mostraron mayor sobrevivencia posiblemente debido a reducción de estrés lumínico y mayor heterotrofia. Su fisiología indicó aclimatación a poca luz y limitado potencial autotrófico, evidenciando un riesgo para la sobrevivencia de corales a mayor profundidad. Los resultados indican que un mayor deterioro de las propiedades ópticas del agua en la bahía de Cartagena por perturbaciones antropogénicas en la cuenca del río Magdalena y en la zona costera pone en riesgo la prevalencia del arrecife Varadero.

PALABRAS CLAVE: Varadero, Canal del Dique, corales simbióticos, propiedades ópticas, trasplante recíproco.

ABSTRACT

The degradation of water optical properties, or increased turbidity, due to anthropogenic disturbances is a common phenomenon in coastal waters. The effects on the underwater light climate and the physiology of symbiotic corals, who largely depend on light to survive and maintain high calcification, have been relatively unexplored. This research describes the effects of the turbid plume of water from the Canal del Dique on the light climate, coral physiology and survival in Varadero reef. A reciprocal transplant experiment was conducted with fragments of *Orbicella faveolata* between a shallow area in Varadero (3.5 m) and a deeper reef area (12 m) with clear-water conditions, where total light exposure was comparable. The water column was strongly stratified in Varadero, which favors the isolation of the reef from the influence of the plume. Corals transplanted to Varadero had higher survivorship, potentially as a result of reduced light stress and increased heterotrophic nutrition. Their physiological traits suggest acclimation to low-light and limited autotrophic potential, which represents a risk for coral survival at greater depths. The results indicate that a further degradation of the water optical properties of the Cartagena Bay due to human disturbances in the Magdalena River basin and the coastal zone represents a threat to Varadero reef maintenance.

KEYWORDS: Varadero, Dique Channel, symbiotic corals, optical properties, reciprocal transplant.

DOI: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2023.52.1.1192>

Publicado por Invemar

Este es un manuscrito de acceso abierto bajo la licencia CC

Reconocimiento-No Comercial-Compartir Igual

Published by Invemar

This is an open Access article under the CC BY-NC-SA

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos afrontan un agudo proceso de degradación en todo el mundo como resultado de la interacción entre factores de estrés globales asociados al cambio climático (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Ainsworth *et al.*, 2016) y factores locales y regionales (Zaneveld *et al.*, 2016). Este proceso de degradación amenaza los numerosos bienes y servicios que el ecosistema brinda a las comunidades costeras derivados del turismo, pesca y protección costera (Spalding *et al.*, 2017). La degradación arrecifal es particularmente crítica en el Caribe, donde actualmente se ha perdido cerca de la mitad de la cobertura coralina viva y muchos arrecifes exhiben un cambio de dominancia de corales a macroalgas (Mumby *et al.*, 2007; Jackson *et al.*, 2014).

La degradación de la calidad del agua debido a perturbaciones antropogénicas puede tener graves consecuencias sobre los arrecifes coralinos, afectando negativamente las interacciones tróficas, la cobertura coralina y la susceptibilidad de corales a enfermedades y a eventos masivos de blanqueamiento (Rogers, 1990; Koop *et al.*, 2001; Sutherland *et al.*, 2010; Wagner *et al.*, 2010; Fabricius, 2011; Junjie *et al.*, 2014; Pollock *et al.*, 2014; Shantz y Burkepile, 2014; Vega Thurber *et al.*, 2014). La mayor parte de estudios realizados para comprender las consecuencias de la degradación de la calidad del agua sobre corales se han enfocado en los efectos del enriquecimiento de nutrientes, la sedimentación y la abrasión de partículas. Los efectos sobre el ambiente lumínico submarino y la relación de este último con la fisiología y ecología de corales han sido comparativamente menos explorados (Yentsch *et al.*, 2002; Anthony *et al.*, 2004; Canto *et al.*, 2021; López-Londoño *et al.*, 2021). Considerando el rol esencial de la luz como principal recurso energético para corales simbióticos, subsanar este vacío de conocimiento resulta fundamental para entender cómo los arrecifes coralinos responderán a futuras condiciones asociadas al cambio climático y al desarrollo costero.

Los corales en arrecifes coralinos están expuestos a un amplio rango de condiciones de luz, desde intensidades muy altas cerca de la superficie ($\sim 40 \text{ mol quanta m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ con picos máximos cercanos a $1500 \text{ } \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a medio día) hasta condiciones de poca luz con el incremento de profundidad ($\sim 1 \text{ mol quanta m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ con picos máximos cercanos a $50 \text{ } \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). A medida que la luz penetra en la columna de agua es absorbida y dispersada por el agua en sí misma y por material orgánico disuelto y partículas en suspensión, reduciendo su intensidad y cambiando su composición espectral (Kirk, 2011). La luz que llega al lecho marino determina las

INTRODUCTION

Coral reefs face acute deterioration worldwide as a result of the interaction between global stress factors associated to climate change (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Ainsworth *et al.*, 2016) and local and regional factors (Zaneveld *et al.*, 2016). This deterioration process threatens the many goods and services derived from tourism, fishing, and coastal protection provided by this ecosystem to coastal communities (Spalding *et al.*, 2017). Reef degradation is particularly critical in the Caribbean, where about half of the live coral cover has already been lost and there is a shift from coral to algae dominance in several reefs (Mumby *et al.*, 2007; Jackson *et al.*, 2014).

Water quality degradation due to anthropogenic perturbations can have severe consequences on coral reefs, negatively affecting trophic interactions, coral cover, and the susceptibility of corals to diseases and massive bleaching events (Rogers, 1990; Koop *et al.*, 2001; Sutherland *et al.*, 2010; Wagner *et al.*, 2010; Fabricius, 2011; Junjie *et al.*, 2014; Pollock *et al.*, 2014; Shantz and Burkepile, 2014; Vega Thurber *et al.*, 2014). Most studies aimed at better understanding the consequences of water quality degradation on corals have focused on the effects of nutrient enrichment, sedimentation, and particle abrasion. The effects on the underwater light environment and its relationship with coral physiology and ecology have been less explored in comparison (Yentsch *et al.*, 2002; Anthony *et al.*, 2004; Canto *et al.*, 2021; López-Londoño *et al.*, 2021). Considering the essential role of light as the main energetic resource for symbiotic corals, offsetting this knowledge gap is fundamental to better understand and predict how coral reefs will respond to future conditions associated to climate change and coastal development.

Coral reefs are exposed to a broad range of light conditions, from very high intensities close to the water surface ($\sim 40 \text{ mol quanta m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, with irradiance peaks close to $1500 \text{ } \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ at noon) to low-light conditions with increasing depth ($\sim 1 \text{ mol quanta m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, with irradiance peaks close to $50 \text{ } \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). As light penetrates into the water column, it is absorbed and dispersed by the water itself and by dissolved organic material and suspended particles, thereby reducing its intensity and changing its spectral composition (Kirk, 2011). The light that reaches the sea floor determines the primary productivity rates of benthic communities, as well as coral growth and calcification, playing an essential role in the energy balance of such communities (Falkowski *et al.*,

tasas de productividad primaria de comunidades bentónicas, así como el crecimiento y calcificación de corales, jugando un papel esencial en el balance energético de dichas comunidades (Falkowski *et al.*, 1984; Gattuso *et al.*, 2006; Colombo-Pallotta *et al.*, 2010). Adicionalmente, la disponibilidad de luz, junto con la temperatura y condiciones hidrodinámicas locales, es un factor determinante en los patrones de biodiversidad y estructura de comunidades coralinas (Kahng *et al.*, 2019; López-Londoño *et al.*, 2022). De esta forma, la cantidad de luz disponible, mediada por las propiedades ópticas del agua y la profundidad, es un factor fundamental en la ecología y fisiología de corales simbióticos.

El arrecife Varadero está ubicado hacia el sur del mar Caribe, cerca de la boca ubicada en el extremo sur de la bahía de Cartagena en Colombia. Este arrecife está expuesto a la pluma turbia del Canal del Dique, el cual es un brazo artificial del río Magdalena que descarga grandes cantidades de agua dulce con elevado contenido de sedimentos en la bahía de Cartagena (Restrepo *et al.*, 2018; Tasic *et al.*, 2019). La elevada turbidez asociada a la pluma limita la penetración de luz en la columna de agua, condicionando el arrecife a un ambiente de poca luz (López-Londoño *et al.*, 2021). A pesar de su proximidad a la ciudad de Cartagena y la exposición a la pluma turbia del Dique, partes del arrecife se encuentran en buena condición de salud en términos de cobertura coralina, principalmente hacia zonas someras (Pizarro *et al.*, 2017).

Por medio del presente estudio se buscó responder a las siguientes preguntas de investigación: 1) ¿Son las tasas de sobrevivencia de corales provenientes de Varadero diferentes a las de corales provenientes de sitios con aguas claras?, 2) ¿Pueden los corales de Varadero aclimatarse a condiciones de aguas claras, así como corales de aguas claras aclimatarse a las condiciones turbias de Varadero?, y 3) ¿Cómo es la variabilidad temporal en respuestas fisiológicas de corales de Varadero, relativa a la de corales de arrecifes con agua predominantemente clara? En publicaciones previas, se ha descrito la estructura y composición de la comunidad coralina en Varadero (Pizarro *et al.*, 2017), así como los efectos de las condiciones locales asociadas a las descargas continentales del Canal del Dique sobre la comunidad microbiana asociada a corales (Roitman *et al.*, 2020) y la fisiología y ecología de corales constructores de arrecife (López-Londoño *et al.*, 2021). Respondiendo a las preguntas anteriormente planteadas, se busca complementar y profundizar el conocimiento que se tiene de la comunidad arrecifal en el arrecife Varadero como insumo fundamental para priorizar estrategias de manejo y conservación de este arrecife y de otros arrecifes marginales expuestos a condiciones similares.

1984; Gattuso *et al.*, 2006; Colombo-Pallotta *et al.*, 2010). In addition, light availability, together with local temperature and hydrodynamic conditions, is a major driving force of biodiversity patterns and the structure of coral communities (Kahng *et al.*, 2019; López-Londoño *et al.*, 2022). In this way, the amount of available light, mediated by the water optical properties and depth, is a fundamental factor in symbiotic coral ecology and physiology.

The Varadero Reef is located in the southern end of the Caribbean Sea, close to the southern mouth of the Cartagena Bay in Colombia. This reef is exposed to the turbid plume of Canal del Dique, an artificial arm of the Magdalena River that discharges large amounts of freshwater with high sediment load into the Cartagena Bay (Restrepo *et al.*, 2018; Tasic *et al.*, 2019). The canal-caused turbidity limits light penetration into the water column, conditioning the reef to a low-light environment (López-Londoño *et al.*, 2021). Despite their proximity to the city of Cartagena and the Dique plume influence, some portions of the reef are in good condition in terms of coral cover, mostly toward shallow areas (Pizarro *et al.*, 2017). This study sought to answer the following research questions: 1) Are the survival rates of corals from Varadero different from those of corals from clear water sites? 2) Can corals originating in Varadero acclimate to clear-water conditions, and can corals originating in clear-water sites acclimate to the turbid conditions of Varadero? and 3) How is the temporal variation in physiological responses of corals from Varadero relative to that of corals from clear-water reefs? In previous studies, the structure and composition of the coral community in Varadero has been described (Pizarro *et al.*, 2017), as well as the effects of local conditions associated with the Canal del Dique continental discharges on coral microbiomes (Roitman *et al.*, 2020) and coral physiology and ecology (López-Londoño *et al.*, 2021). By answering the questions raised above, this study seeks to complement and deepen the current knowledge on the Varadero Reef coral community as an input for prioritizing management and conservation strategies for this reef and other marginal reefs exposed to similar conditions.

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño experimental

Para evaluar el efecto de la pluma turbia del Canal del Dique en la sobrevivencia y respuestas fisiológicas de corales hermatípicos (*i.e.*, constructores de arrecife), se realizó un trasplante recíproco con fragmentos de la especie *Orbicella faveolata* entre dos sitios con diferente grado de exposición a la pluma del Dique. El Canal del Dique es un brazo artificial del río Magdalena que descarga copiosas cantidades de agua dulce ($\sim 500 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) con elevada carga de sedimentos ($\sim 24\,000 \text{ t d}^{-1}$) en la bahía de Cartagena, los cuales han aumentado respectivamente cerca de 30 % y 50 % durante las últimas décadas (Restrepo *et al.*, 2016). Se escogió a *O. faveolata* como indicadora del efecto de la pluma turbia del Dique sobre los corales del arrecife Varadero debido al amplio conocimiento que se tiene sobre las respuestas fisiológicas de esta especie (Rowan *et al.*, 1997; Warner *et al.*, 2006; Colombo-Pallotta *et al.*, 2010; Kemp *et al.*, 2015; Scheufen *et al.*, 2017a, 2017b), su amplia distribución y dominancia en los arrecifes del Caribe siguiendo un patrón más o menos constante en el perfil vertical (Weil y Knowlton, 1994; Pandolfi y Budd, 2008), y la posibilidad de medir respuestas precisas de fotoaclimatación debido a su morfología plana a meso escala que evita la formación de gradientes lumínicos internos.

El sitio Varadero (VAR) se encuentra dentro del arrecife con el mismo nombre, el cual tiene una extensión aproximada de 1 km^2 (Lopez-Victoria *et al.*, 2015; Pizarro *et al.*, 2017) y está ubicado cerca del estrecho de Bocachica, hacia el sur de la bahía de Cartagena ($10^\circ 18' 23.3'' \text{ N}$, $75^\circ 35' 08.0'' \text{ W}$) (Figura 1). El arrecife en general es altamente turbio debido a su cercanía (6 km al oriente) a la desembocadura del Canal del Dique en la bahía de Cartagena y a la influencia directa de su pluma, cuyos sólidos en suspensión están compuestos principalmente por limos y arcillas (Lonin *et al.*, 2004). La cobertura coralina en Varadero es baja por debajo de los 12 m (1-5 %). Por encima de esta profundidad, colonias masivas de algunas especies (*e.g.*, *Orbicella faveolata*) se vuelven gradualmente más abundantes, alcanzando la máxima cobertura coralina entre 3 y 8 m. La porción más somera del arrecife se encuentra en buenas condiciones en términos de cobertura de coral vivo (50-60 % a 6 m de profundidad) (Pizarro *et al.*, 2017).

El sitio Isla Grande norte (IGN) está ubicado 21 km al suroccidente de Varadero en el Parque Nacional Natural Corales del Rosario y San Bernardo (NNPCRSB) ($10^\circ 11' 12.1'' \text{ N}$, $75^\circ 44' 43.0'' \text{ W}$) sobre una red de arrecifes reticulados que en

MATERIALS AND METHODS

Experimental design

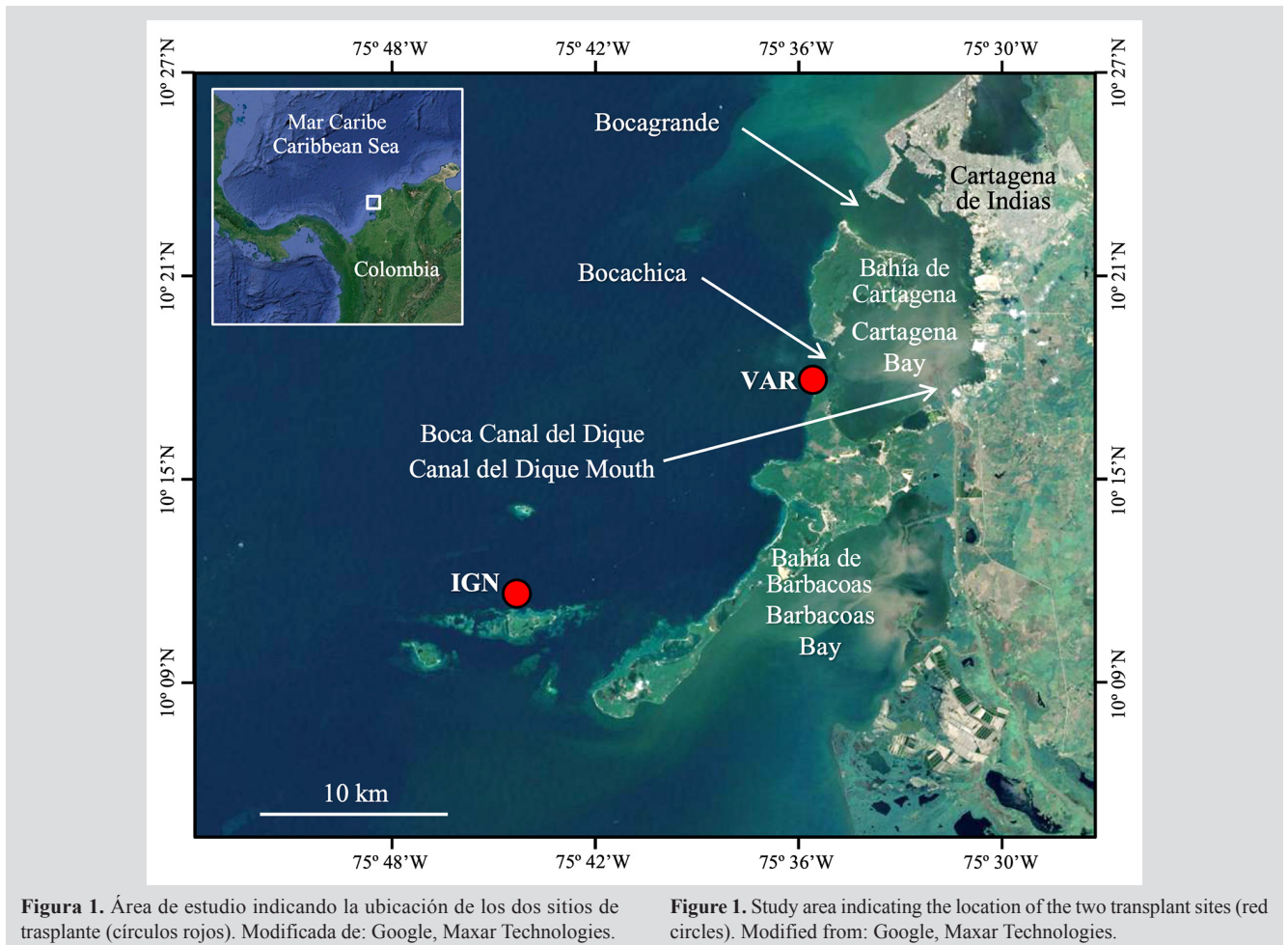
To assess the effect of the Canal del Dique turbid plume on the survival and physiological responses of hermatypic corals (*i.e.*, reef-builders), a reciprocal transplant with fragments of the species *Orbicella faveolata* was conducted between two sites with different levels of exposure to the Dique plume. The Canal del Dique is a man-made distributary channel of the Magdalena River that discharges copious amounts of freshwater ($\sim 500 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) with high sediment load ($\sim 24,000 \text{ t d}^{-1}$) into the Cartagena Bay, which have respectively increased by 30 and 50 % over the last decades (Restrepo *et al.*, 2016). The species *O. faveolata* was selected as indicator of the effect of perturbations produced by the plume on Varadero Reef corals due to the broad knowledge of physiological responses in this species (Rowan *et al.*, 1997; Warner *et al.*, 2006; Colombo-Pallotta *et al.*, 2010; Kemp *et al.*, 2015; Scheufen *et al.*, 2017a, 2017b), its wide distribution and dominance in Caribbean reefs following consistent vertical zonation patterns (Weil and Knowlton, 1994; Pandolfi and Budd, 2008), and the possibility of measuring reliable photoacclimation responses due to its flat morphology at meso-scale, which prevents the formation of internal light gradients.

The Varadero (VAR) site is within the reef of the same name, which has an approximate area of 1 km^2 (López-Victoria *et al.*, 2015; Pizarro *et al.*, 2017) and is located close to the Bocachica Strait toward the south of Cartagena Bay ($10^\circ 18' 23.3'' \text{ N}$, $75^\circ 35' 08.0'' \text{ W}$) (Figure 1). In general, the reef is highly turbid due to its closeness (6 km to the east) to the Canal del Dique mouth in the Cartagena Bay and the direct influence of its plume, whose suspended solids are mainly composed of silts and clays (Lonin *et al.*, 2004). Coral cover in Varadero Reef is low below 12 m (1-5 %). Above this depth, massive colonies of some species (*e.g.*, *Orbicella faveolata*) gradually become more abundant, reaching maximum coral cover between 3 and 8 m. The shallowest portion of the reef is in good conditions in terms of live coral cover (50-60 % at 6 m depth) (Pizarro *et al.*, 2017).

The site Isla Grande Norte (IGN) is located 21 km southwest of Varadero in the National Natural Park Corales del Rosario y San Bernardo (NNPCRSB) ($10^\circ 11' 12.1'' \text{ N}$, $75^\circ 44' 43.0'' \text{ W}$), within a network of reticulated reefs that encompasses one of the most developed coral reef areas in Colombia (Díaz *et al.*, 2000). The water in the vicinity

conjunto conforma una de las áreas coralinas más desarrolladas en Colombia (Díaz *et al.*, 2000). El agua alrededor de IGN es predominantemente clara debido a una menor influencia de la pluma del Dique comparado con VAR (Figura 1). Sin embargo, IGN así como el resto de los arrecifes en el NNPCRSB son ocasionalmente sometidos a estrés crónico por la pluma del Dique con una concentración de partículas en suspensión que excede $10 \text{ mg cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (valor de referencia o umbral para aguas arrecifales saludables) (Rogers, 1990; Henao-Castro, 2013; Restrepo *et al.*, 2016). El área coralina de la que hace parte IGN contiene terrazas de origen kárstico con porciones parcialmente emergidas y exuberante crecimiento coralino con colonias masivas que dominan en aguas poco profundas y morfologías incrustantes o costrosas dominando por debajo de los 12 m. Cabe resaltar que la cobertura de coral vivo en esta área coralina ha disminuido drásticamente durante las últimas décadas debido a perturbaciones de origen natural y antrópico, incluyendo la reducción de la calidad del agua asociada a las descargas continentales del Canal del Dique (Díaz *et al.*, 2000; Restrepo y Alvarado, 2011; Restrepo *et al.*, 2016).

of IGN is predominantly clear due to a lower influence of the Dique plume when compared to VAR (Figure 1). However, IGN, as the rest of the reefs within the NNPCRSB, is occasionally subjected to chronic stress by the Dique plume, with a concentration of suspended particles that can exceed $10 \text{ mg cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (reference or threshold value for healthy reef waters) (Rogers, 1990; Henao-Castro, 2013; Restrepo *et al.*, 2016). The coral reef area where IGN is located contains terraces of karstic origin with partially emerged portions and exuberant coral growth, with massive colonies dominating in shallow waters and encrusting or crustose morphologies dominating below 12 m. It is worth mentioning that live coral cover in this coral reef area has drastically decreased over the last decades due to natural and anthropic disturbances, including the reduction of water quality associated to the Canal del Dique continental discharges (Díaz *et al.*, 2000; Restrepo and Alvarado, 2011; Restrepo *et al.*, 2016).



La profundidad elegida para los trasplantes recíprocos fue 3.5 m en VAR y 12 m en IGN; ambas localidades expuestas a una irradiancia total similar como resultado de las propiedades ópticas locales del agua. Las profundidades se escogieron a partir de análisis preliminares del coeficiente de atenuación vertical de luz difusa en cada sitio (K_d), obtenidos luego de medir la variación en intensidad de luz en el gradiente de profundidad utilizando el sensor de luz corregido por coseno de un fluorómetro sumergible (Diving PAM, Walz). El K_d resulta de los efectos combinados de absorción y dispersión de luz asociados a la concentración de material orgánico disuelto y partículas en suspensión, siendo un buen indicador de las propiedades ópticas del agua en cada sitio (Kirk, 2011).

En octubre de 2016 se recolectaron en cada localidad tres fragmentos de aproximadamente 10 cm² de los bordes libres de 15 colonias saludables de la especie *O. faveolata* (N = 45). Las colonias donantes se escogieron aleatoriamente a una profundidad constante en cada sitio (3.5 m en VAR y 12 m en IGN). Los fragmentos se pegaron con masilla epóxica no-tóxica (Z-Spar A-788 epoxy) a acoples removibles de PVC (Figura 2a), los cuales fueron insertados en tubos de PVC anclados a un bloque de cemento ubicado a la misma profundidad que las colonias donantes (Figura 2b). Luego de un período de recuperación y aclimatación a las condiciones locales de dos semanas, un igual número de fragmentos ($n = 15$) fue trasplantado desde su sitio de

The depths selected for the reciprocal transplantation were 3.5 m in VAR and 12 m in IGN. Both sites were exposed to similar total irradiance as a result of the local optical properties of the water column. Depths were selected from preliminary analyses of the vertical attenuation coefficient for diffuse downwelling irradiance (K_d) at each site, which were obtained after measuring the light intensity variation across the depth gradient using the cosine-corrected PAR sensor of a submersible fluorometer (Diving PAM, Walz). The K_d results of the combined effects of light absorption and dispersion associated with the concentration of dissolved organic material and suspended particles, being a good indicator of the water optical properties at each site (Kirk, 2011).

In October 2016, three fragments of approximately 10 cm² were collected from the free edges of 15 healthy colonies of the species *O. faveolata* (N = 45) at each site. The donating colonies were randomly selected at a constant depth in each site (3.5 m in VAR and 12 m in IGN). Fragments were glued with non-toxic epoxy (Z-Spar A-788 epoxy) to removable PVC couplings (Figure 2a), which were inserted in PVC pipes anchored to a cement block located at the same depth of the donating colonies (Figure 2b). After a two-week recovery and acclimating period with regard to the local conditions, an even number of fragments ($n = 15$) was transplanted from its site of origin to the turbid (VAR) and clear-water (IGN) site (*i.e.*,

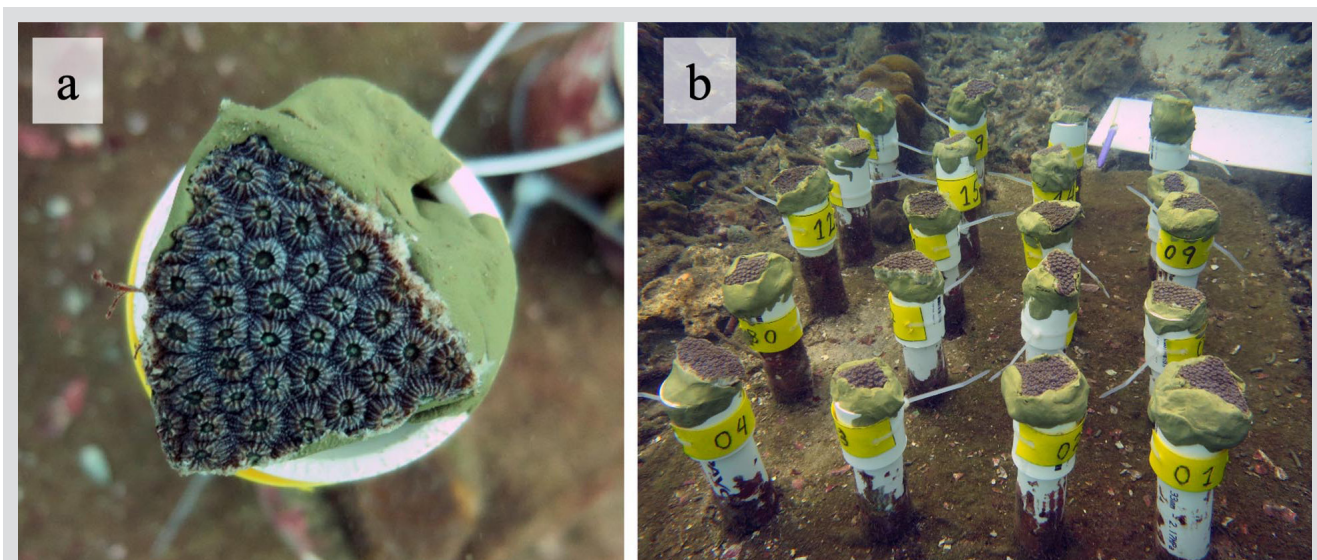


Figura 2. Fragmentos de corales utilizados en el experimento de trasplante. a) Fragmento pegado a un acople removible de PVC. b) Bloque de cemento donde se anclaron los acoples con corales (se utilizaron varios bloques similares para acomodar los 45 fragmentos obtenidos inicialmente en cada sitio).

Figure 2. Coral fragments used in the transplant experiment. a) Fragment attached to a removable PVC coupling. b) Cement block where couplings with coral fragments were anchored (several blocks were used to place the 45 fragments initially obtained at each site).

origen al sitio turbio (VAR) y claro (IGN) (*i.e.*, VAR→VAR, VAR→IGN, IGN→IGN, IGN→VAR). Una serie de análisis fisiológicos se realizaron antes (T_1) y siete meses después del trasplante, en mayo de 2017 (T_2). Números variables de muestras para realizar dichos análisis fueron obtenidas a partir de 15 fragmentos en el T_1 y a partir de los fragmentos sobrevivientes en el T_2 en cada sitio (Tabla 1). Se cuantificó la tasa de sobrevivencia de corales en cada sitio en el T_2 a partir de inspecciones visuales de los fragmentos.

VAR→VAR, VAR→IGN, IGN→IGN, IGN→VAR). A series of physiological analyses were conducted before (T_1), and seven months after transplantation, in May 2017 (T_2). To conduct these analyses, a variable number of samples was obtained from 15 fragments in T_1 and from the surviving fragments in T_2 at each site (Table 1). The fragments were visually inspected in T_2 to quantify the survival rate of corals at each site.

Tabla 1. Parámetros fisiológicos evaluados en los fragmentos de corales de cada sitio de trasplante y tiempo de muestreo.

Table 1. Physiological parameters evaluated in coral fragments at each transplant site and sampling time.

Tiempo / Time	Origen / Origin	Parámetro / Parameter	Unidades / Units	VAR (3.5 m)			IGN (12 m)		
				Media / Mean	S.D.	n	Media / Mean	S.D.	n
T_1	VAR	Clorofila <i>a</i> / Chlorophyll <i>a</i>	$\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$	109.33	26.96	7	-	-	-
T_1	VAR	Absorptancia, <i>A</i> / Absorptance, <i>A</i>	Adimensional / Dimensionless (%)	0.81	0.04	5	-	-	-
T_1	VAR	Eficiencia absorción luz, a^* / Light absorption efficiency, a^*	$\text{m}^2 \cdot \text{mg Chla}^{-1}$	0.020	0.002	4	-	-	-
T_1	VAR	Eficiencia fotosintética, α / Photosynthetic efficiency, α	$\mu\text{mol O}_2 \cdot \mu\text{mol quanta}^{-1}$	0.029	0.009	5	-	-	-
T_1	VAR	Punto de compensación, E_c / Compensation point, E_c	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$	95.01	14.95	5	-	-	-
T_1	VAR	Punto de saturación, E_k / Saturation point, E_k	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$	323.93	39.29	5	-	-	-
T_1	VAR	Respiración, R_d / Respiration, R_d	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$	2.32	0.71	8	-	-	-
T_1	VAR	Fotosíntesis máxima, P_{max} / Maximum Photosynthesis, P_{max}	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$	5.60	1.58	8	-	-	-
T_1	IGN	Clorofila <i>a</i> / Chlorophyll <i>a</i>	$\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$	-	-	-	91.36	44.15	7
T_1	IGN	Absorptancia, <i>A</i> / Absorptance, <i>A</i>	Adimensional / Dimensionless (%)	-	-	-	0.91	0.03	5
T_1	IGN	Eficiencia absorción luz, a^* / Light absorption efficiency, a^*	$\text{m}^2 \cdot \text{mg Chla}^{-1}$	-	-	-	0.041	0.016	4
T_1	IGN	Eficiencia fotosintética, α / Photosynthetic efficiency, α	$\mu\text{mol O}_2 \cdot \mu\text{mol quanta}^{-1}$	-	-	-	0.032	0.007	5
T_1	IGN	Punto de compensación, E_c / Compensation point, E_c	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$	-	-	-	83.56	16.13	5
T_1	IGN	Punto de saturación, E_k / Saturation point, E_k	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$	-	-	-	296.71	38.69	5
T_1	IGN	Respiración, R_d / Respiration, R_d	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$	-	-	-	2.65	0.60	8
T_1	IGN	Fotosíntesis máxima, P_{max} / Maximum Photosynthesis, P_{max}	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$	-	-	-	6.79	1.33	8
T_2	VAR	Clorofila <i>a</i> / Chlorophyll <i>a</i>	$\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$	195.27	37.61	7	135.78	51.04	8
T_2	VAR	Absorptancia, <i>A</i> / Absorptance, <i>A</i>	Adimensional / Dimensionless (%)	0.87	0.02	8	0.85	0.05	8
T_2	VAR	Eficiencia absorción luz, a^* / Light absorption efficiency, a^*	$\text{m}^2 \cdot \text{mg Chla}^{-1}$	0.013	0.002	7	0.019	0.007	8
T_2	VAR	Eficiencia fotosintética, α / Photosynthetic efficiency, α	$\mu\text{mol O}_2 \cdot \mu\text{mol quanta}^{-1}$	0.039	0.006	8	0.044	0.007	5

Tiempo / Time	Origen / Origin	Parámetro / Parameter	Unidades / Units	VAR (3.5 m)			IGN (12 m)		
				Media / Mean	S.D.	n	Media / Mean	S.D.	n
T ₂	VAR	Punto de compensación, E_c / Compensation point, E_c	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	88.84	17.60	8	79.39	8.74	5
T ₂	VAR	Punto de saturación, E_k / Saturation point, E_k	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	217.88	26.60	8	214.79	32.85	5
T ₂	VAR	Respiración, R_d / Respiration, R_d	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	3.40	0.30	8	3.49	0.29	5
T ₂	VAR	Fotosíntesis máxima, P_{max} / Maximum Photosynthesis, P_{max}	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	5.04	1.16	8	5.99	1.11	5
T ₂	VAR	Máxima eficiencia fotoquímica, F_v / F_m / Maximum photochemical efficiency, F_v / F_m	Adimensional / Dimensionless (%)	0.622	0.013	15	0.638	0.006	9
T ₂	VAR	Eficiencia fotoquímica efectiva, $\Delta F / F_m$ / Effective photochemical efficiency, $\Delta F / F_m$	Adimensional / Dimensionless (%)	0.579	0.025	15	0.594	0.010	9
T ₂	VAR	Máxima presión excitación PSII, Q_m / Maximum excitation pressure PSII, Q_m	Adimensional / Dimensionless (%)	0.070	0.030	15	0.069	0.021	9
T ₂	IGN	Clorofila <i>a</i> / Chlorophyll <i>a</i>	$\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$	175.58	77.84	7	95.07	25.54	8
T ₂	IGN	Absorptancia, <i>A</i> / Absorptance, <i>A</i>	Adimensional / Dimensionless (%)	0.88	0.03	8	0.88	0.04	8
T ₂	IGN	Eficiencia absorción luz, a^* / Light absorption efficiency, a^*	$\text{m}^2 \cdot \text{mg Chla}^{-1}$	0.018	0.008	7	0.031	0.012	8
T ₂	IGN	Eficiencia fotosintética, α / Photosynthetic efficiency, α	$\mu\text{mol O}_2 \cdot \mu\text{mol quanta}^{-1}$	0.044	0.011	6	0.041	0.014	6
T ₂	IGN	Punto de compensación, E_c / Compensation point, E_c	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	83.79	12.50	6	88.11	15.20	6
T ₂	IGN	Punto de saturación, E_k / Saturation point, E_k	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	215.61	17.23	6	210.18	41.28	6
T ₂	IGN	Respiración, R_d / Respiration, R_d	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	3.65	0.97	6	3.43	0.62	6
T ₂	IGN	Fotosíntesis máxima, P_{max} / Maximum Photosynthesis, P_{max}	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	5.71	1.31	6	4.76	1.31	6
T ₂	IGN	Máxima eficiencia fotoquímica, F_v / F_m / Maximum photochemical efficiency, F_v / F_m	Adimensional / Dimensionless (%)	0.609	0.024	15	0.642	0.010	12
T ₂	IGN	Eficiencia fotoquímica efectiva, $\Delta F / F_m$ / Effective photochemical efficiency, $\Delta F / F_m$	Adimensional / Dimensionless (%)	0.564	0.043	15	0.589	0.024	12
T ₂	IGN	Máxima presión excitación PSII, Q_m / Maximum excitation pressure PSII, Q_m	Adimensional / Dimensionless (%)	0.074	0.041	15	0.083	0.030	12

Variables ambientales

Durante el experimento de trasplante se monitoreó la temperatura cada 30 min con registradores de temperatura automáticos (Hobo UA-002–64, Onset Computer Corporation) y la intensidad lumínica cada 10 min con sensores de luz corregidos por coseno (Odyssey PAR, Dataflow Systems). Los sensores de luz fueron previamente calibrados contra un sensor de luz corregido por coseno de referencia (LI-1400, Li-COR). Una serie de réplicas del K_d se tomaron en el T₁ y en el T₂ en VAR ($n = 26$ y $n = 23$) y en IGN ($n = 13$ y $n = 14$, respectivamente).

Environmental variables

During the transplant experiment, the temperature was monitored every 30 min with automatic temperature loggers (Hobo UA-002–64, Onset Computer Corporation), and the light intensity every 10 min with cosine-corrected light sensors (Odyssey PAR, Dataflow Systems). Light sensors were previously calibrated against a reference cosine-corrected light sensor (LI-1400, Li-COR). Replicates of K_d were obtained both in T₁ and T₂ at VAR ($n = 26$ and $n = 23$) and at IGN ($n = 13$ and $n = 14$, respectively).

Propiedades ópticas y estructurales del tejido coralino

El contenido de clorofila *a* (Chla) en corales se midió espectrofotométricamente con un espectrómetro modular (Flame-T-UV-VIS, Ocean Optics Inc.), utilizando las ecuaciones de Jeffrey y Humphrey (1975). Los pigmentos se extrajeron utilizando una mezcla de acetona / dimetilsulfóxido (95:5 vol / vol) (Iglesias-Prieto y Trench, 1994), a partir de muestras de tejido coralino previamente extraídas con una pistola de aire conectada a un tanque de buceo y homogeneizadas con un homogeneizador de tejido (Tissue-tearor, BioSpec Inc.).

La capacidad de absorción de luz del tejido coralino *in vivo* se estimó espectrofotométricamente utilizando un equipo modular (Flame-T-UV-VIS, Ocean Optics Inc.), siguiendo la metodología de Enríquez *et al.* (2005) y Vásquez-Elizondo *et al.* (2017). La porción del espectro lumínico reflejado, Reflectancia (*R*), se utilizó para calcular la fracción de luz incidente absorbida por el tejido coralino, Absorptancia (*A*), según la ecuación $A = 1 - R$; asumiendo que la transmisión de luz en el esqueleto coralino tiende a cero. El coeficiente específico de absorción de la Chla (a_{Chla}^*) se utilizó como descriptor de la eficiencia de absorción de luz de pigmentos fotosintéticos *in vivo*. Este parámetro se calculó siguiendo la metodología de Enríquez *et al.* (2005) a partir de la ecuación $a_{\text{Chla}}^* = (D_{675} / \rho) * \ln 10$; donde D_{675} es el valor de absorbancia estimada del tejido coralino a 675 nm, correspondiente al pico de absorción de la Chla, y ρ es el contenido de pigmento por área de tejido coralino proyectada (mg Chla m^{-2}).

Propiedades fotosintéticas de los corales

Se estimaron parámetros fotosintéticos a partir de curvas de fotosíntesis vs irradiancia (curvas PE). Las curvas PE se realizaron en condiciones controladas de laboratorio utilizando una cámara acrílica con cuatro compartimientos herméticos de ~600 ml cada uno, equipados con sensores ópticos de O₂ de alta sensibilidad (FireSting, Pyroscience GmbH). Las colonias de *O. faveolata* provenientes de cada sitio y tiempo de muestreo se expusieron de forma incremental a diez niveles de luz comprendidos entre 0 y ~1400 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con intervalos de 10 min, medidos previamente con el sensor de luz del Diving-PAM. La luz fue suministrada con cuatro lámparas LED regulables de 16W (UL PAR38, LED Wholesalers Inc) controladas en modo continuo con un software personalizado que permitía modular intensidad y tiempo de iluminación. El agua previamente filtrada (0.45 μm) utilizada en las incubaciones se mantuvo en agitación con agitadores magnéticos, a una temperatura constante de 28 °C con un termocirculador (Isotemp, Fisher Scientific) conectado

Optical and structural properties of the coral tissue

The chlorophyll *a* (Chla) content in corals was spectrophotometrically measured with a modular spectrometer (Flame-T-UV-VIS, Ocean Optics Inc.), using Jeffrey and Humphrey (1975) equations. Pigments were extracted using a mixture of acetone / dimethyl sulfoxide (95:5 vol / vol) (Iglesias-Prieto and Trench, 1994), from samples of coral tissue previously extracted with an air gun connected to a scuba tank and homogenized with a tissue homogenizer (Tissue-tearor, BioSpec Inc.).

The *in vivo* light absorption capacity of the coral tissue was measured using a modular spectrophotometer (Flame-T-UV-VIS, Ocean Optics Inc.), following Enríquez *et al.* (2005) and Vásquez-Elizondo *et al.* (2017). The portion of the light spectrum that was reflected (Reflectance, *R*), was used to calculate the fraction of incident light absorbed by the coral tissue (Absorptance, *A*), according to the equation $A = 1 - R$. This, while assuming that the light transmitted through the coral skeleton tends to zero. The Chla specific absorption coefficient (a_{Chla}^*) was used to characterize the light-absorption efficiency of *in vivo* photosynthetic pigments. This parameter was calculated according to Enríquez *et al.* (2005), using the equation $a_{\text{Chla}}^* = (D_{675} / \rho) * \ln 10$, where D_{675} is the estimated absorbance value of the coral tissue at 675 nm, corresponding to the absorption peak of Chla; and ρ is the pigment content per projected coral tissue area (mg Chla m^{-2}).

Coral photosynthetic properties

Photosynthetic parameters were obtained from photosynthesis vs. irradiance curves (PE curves). PE curves were determined in laboratory-controlled conditions using an acrylic chamber with four hermetic compartments of ~600 ml each, equipped with highly sensitive fiber-optical oxygen sensors (FireSting, Pyroscience GmbH). *Orbicella faveolata* corals from each site and sampling time were incrementally exposed to ten levels of irradiance between 0 and ~1400 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at 10 min intervals, previously measured with a Diving-PAM light sensor. Light was provided with four 16 W dimmable LED lamps (UL PAR38, LED Wholesalers Inc.) controlled in continuous mode with a custom-made software that allowed to modulate time and intensity of light exposure. Previously filtered sea water (0.45 μm) used in the incubations was maintained under constant agitation with magnetic stirrers and at a constant temperature of 28 °C with a thermocirculator (Isotemp, Fisher Scientific) connected to the acrylic chamber.

a la cámara de acrílico. La tasa de respiración (R_d) se calculó en oscuridad, a partir del consumo promedio de oxígeno antes y después de la exposición a los niveles de luz. La fotosíntesis máxima (P_{max}) se calculó a partir del promedio de producción de O_2 en intensidades de luz excediendo el punto de saturación (E_k). La eficiencia fotosintética (α) se calculó a partir de la pendiente de la fase lineal de la fotosíntesis a intensidades de luz sub-saturantes. El punto de compensación (E_c) correspondió a la intensidad de luz donde la tasa de fotosíntesis bruta igualó la respiración (Osinga *et al.*, 2012). Los parámetros fotosintéticos se normalizaron por unidad de área, calculada con la técnica del papel de aluminio (Marsh, 1970).

Se realizaron mediciones de fluorescencia de Chla *in situ*, en días con poca nubosidad, utilizando un fluorómetro sumergible con pulso de amplitud modulada (Diving-PAM). La eficiencia fotoquímica efectiva del fotosistema II (PSII) ($\Delta F / F_m'$) se midió a mediodía, durante el pico de máxima intensidad lumínica, y la eficiencia fotoquímica máxima del PSII (F_v / F_m) se registró al atardecer. La máxima presión de excitación sobre el PSII (Q_m) se calculó según la ecuación: $Q_m = 1 - [(\Delta F / F_m') / (F_v / F_m)]$ (Iglesias-Prieto *et al.*, 2004). Los datos de fluorescencia de Chla sólo se estimaron al final del experimento de trasplante en los corales de *O. faveolata* sobrevivientes de cada sitio (T_2).

Análisis estadístico

Para responder a la pregunta: ¿son las tasas de sobrevivencia de corales de Varadero diferentes a las de corales de sitios con aguas claras?, se evaluaron las tasas de sobrevivencia de *O. faveolata* al final del experimento en cada sitio de trasplante, considerando el origen de los fragmentos coralinos. Adicionalmente, para estandarizar la ventaja de sobrevivencia de corales nativos de un sitio específico sobre corales provenientes del sitio opuesto, las diferencias en sobrevivencia se dividieron sobre el promedio en cada sitio de trasplante (Hereford, 2009). Por ejemplo, para comparar la sobrevivencia de corales nativos de VAR sobre los corales nativos de IGN trasplantados a IGN, se substrajo la proporción de corales sobrevivientes nativos de VAR de la proporción de corales sobrevivientes nativos de IGN y se dividió el producto por el promedio de sobrevivencia de sobrevivencia de corales provenientes de ambos sitios trasplantados a IGN.

Para responder a la pregunta: ¿pueden corales de Varadero aclimatarse a condiciones de aguas claras, así como corales de aguas claras aclimatarse a las condiciones turbias de Varadero?, se utilizaron únicamente los datos fisiológicos obtenidos al final del experimento de trasplante (T_2), teniendo en cuenta el lugar de procedencia de los fragmentos en cada

The respiration rate (R_d) was calculated in darkness from the mean oxygen consumption before and after light exposure during the PE curves. The maximum photosynthesis (P_{max}) was calculated from the average O_2 production at light intensities exceeding the saturation point (E_k). The photosynthetic efficiency (α) was calculated from the slope of the linear increase in photosynthesis at sub-saturating light intensities. The compensation point (E_c) was the light intensity where gross photosynthesis matched respiration (Osinga *et al.*, 2012). The photosynthetic parameters were normalized per unit area, which was calculated with the aluminium foil technique (Marsh, 1970).

Chla fluorescence measurements were performed *in situ* on low-cloudiness days, using an underwater pulse amplitude modulated fluorometer (diving-PAM). The photosystem II (PSII) effective photochemical efficiency ($\Delta F / F_m'$) was measured at noon during the time of peak irradiance, and the maximum photochemical efficiency of PSII (F_v / F_m) was recorded at dusk. The maximum excitation pressure over PSII (Q_m) was calculated as $Q_m = 1 - [(\Delta F / F_m') / (F_v / F_m)]$ (Iglesias-Prieto *et al.*, 2004). Chla fluorescence measurements were performed only at the end of the transplant experiment on surviving *O. faveolata* corals at each site (T_2).

Statistical analysis

To answer the question: Are the survival rates of corals from Varadero different from those of corals from clear-water sites?, the survival rates of *O. faveolata* were evaluated at the end of the experiment at each transplant site, considering the place of origin of the coral fragments. In addition, to standardize the survival advantage of native corals at a specific site over corals from the opposite site, the differences in survival were divided by the average survival at each transplant site (Hereford, 2009). For example, to compare the survival of native corals of VAR against native corals of IGN transplanted to IGN, the proportion of survivors native to VAR was subtracted from the proportion of survivors native to IGN, and the result was divided by the average survival of survival of corals originating from both sites transplanted to IGN.

To answer the question: Can corals originating in Varadero acclimate to clear-water conditions, and can corals originating in clear-water sites acclimate to the turbid conditions of Varadero?, only physiological data obtained at the end of the transplant experiment (T_2) were used, considering the site of origin of coral fragments at each transplant site. All data were tested for normality (Shapiro-

sitio de trasplante. Se examinó la normalidad (test de Shapiro-Wilks) y homogeneidad de varianza (test de Levene) con nivel de significancia (alfa) de 0.05 para determinar el tipo de estadística inferencial en cada una de las variables (Sheskin, 2003). En las variables cuyos sets de datos no cumplieron con los supuestos de estadística paramétrica ($Chla$, a_{Chla}^* , P_{max} , F_v / F_m , $\Delta F / F_m$, Q_m) se utilizó la prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis para evaluar el efecto del sitio de origen y de destino. En los sets de datos que cumplieron con los supuestos de estadística paramétrica (A , α , E_c , E_k , R_d) se utilizó un análisis de varianza de dos vías (ANOVA²) (Sheskin, 2003).

Con el fin de responder a la pregunta: ¿cómo es la variabilidad fisiológica temporal de corales en Varadero, relativa a la de corales provenientes de arrecifes con aguas claras?, se utilizaron los datos fisiológicos medidos en corales nativos de cada sitio al inicio (T_1) y al final del experimento de trasplante (T_2). Similar al análisis estadístico realizado para responder a la pregunta anterior, se utilizó la prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis en sets de datos que no cumplieron los supuestos ($Chla$ y a_{Chla}^*) y un ANOVA² en sets de datos que cumplieron los supuestos de estadística paramétrica (A , α , E_c , E_k , R_d , P_{max}).

Los K_d 's obtenidos en cada sitio y tiempo de muestreo se compararon utilizando la prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis. La temperatura media diaria y la cantidad de luz diaria integrada se compararon entre sitios utilizando la prueba no-paramétrica de Mann-Whitney, teniendo en cuenta que estas variables no cumplieron con los supuestos de estadística paramétrica (Sheskin, 2003). Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el entorno de programación R versión 3.6.1 (R Core Team, 2015).

RESULTADOS

Variabales ambientales

El coeficiente de atenuación vertical de luz difusa (K_d) osciló entre 0.26 y 0.80 m^{-1} en VAR y entre 0.15 y 0.20 m^{-1} en IGN. Los K_d estimados fueron significativamente superiores en VAR ($H_{(1)} = 51.55$, $p < 0.001$), donde además se registró un incremento significativo de K_d en T_2 ($0.51 \pm 0.13 m^{-1}$, promedio \pm D.E.) respecto al T_1 ($0.35 \pm 0.08 m^{-1}$) ($H_{(1)} = 5.59$, $p = 0.02$). En IGN los K_d fueron constantes en ambos tiempos de muestreo ($0.17 \pm 0.01 m^{-1}$ en T_1 y T_2) ($H_{(1)} = 1.85$, $p = 0.174$). Durante los dos tiempos de muestreo se detectó una fuerte estratificación de la columna de agua en VAR, caracterizada por una mayor atenuación de luz incidente producida por una capa de agua superficial de ~1m

Wilks test) and homogeneity of variance (Levene test) with a significance level (alpha) of 0.05 in order to determine the type of inferential statistics of each variable (Sheskin, 2003). For data sets that did not meet the assumptions of parametric statistics ($Chla$, a_{Chla}^* , P_{max} , F_v / F_m , $\Delta F / F_m$, Q_m), the non-parametric Kruskal-Wallis was used to evaluate the effect of the site of origin and destination. For data sets that meet the assumptions of parametric statistics (A , α , E_c , E_k , R_d), a two-way analysis of variance (ANOVA²) was used (Sheskin, 2003).

To answer the question How is the temporal variation in physiological responses of corals from Varadero relative to that of corals from clear-water reefs?, the physiological data obtained from native corals of each site at the beginning (T_1) and at the end (T_2) of the transplant experiment were used. Similar to the statistical procedure to answer the previous question, a non-parametric Kruskal-Wallis test was used in datasets that did not meet the assumptions ($Chla$ and a_{Chla}^*), as well as an ANOVA² in datasets that met the assumptions of parametric statistics (A , α , E_c , E_k , R_d , P_{max}).

K_d s obtained at each site and sampling time were compared using the non-parametric Kruskal-Wallis test. Between-sites differences in mean daily temperature and daily integrated irradiance were analysed using the Mann-Whitney non-parametric test, considering that these variables did not meet the assumptions of parametric statistics (Sheskin, 2003). Statistical analyses were conducted using the R programming environment, version 3.6.1 (R Core Team, 2015).

RESULTS

Environmental variables

The vertical attenuation coefficient for diffuse downwelling irradiance (K_d) varied between 0.26 and 0.80 m^{-1} in VAR and between 0.15 and 0.20 m^{-1} in IGN. The estimated K_d s were significantly higher in VAR ($H_{(1)} = 51.55$, $p < 0.001$), where a significant K_d increase was also registered in T_2 ($0.51 \pm 0.13 m^{-1}$, average \pm SD) relative to T_1 ($0.35 \pm 0.08 m^{-1}$) ($H_{(1)} = 5.59$, $p = 0.02$). In IGN, the K_d s were constant between sampling times ($0.17 \pm 0.01 m^{-1}$ in T_1 and T_2) ($H_{(1)} = 1.85$, $p = 0.174$). A strong stratification of the water column was detected in the two sampling times at VAR, characterized by an increased attenuation of incident light produced by a highly turbid surface water layer of ~1m. It was estimated that this surface layer attenuates up

de profundidad altamente turbia. Se estimó que la capa turbia superficial podía atenuar hasta el 90 % de luz incidente (Figura 3a). La irradiancia diaria integrada fue levemente inferior y más variable temporalmente en VAR (2.03 ± 1.32 mol quanta $m^{-2} d^{-1}$) que en IGN (2.17 ± 0.91 mol quanta $m^{-2} d^{-1}$) ($U = 40976$, $p < 0.001$) (Figura 3b). La temperatura promedio diaria fue similar en VAR e IGN (28.77 ± 1.06 °C y 28.62 ± 0.79 °C, respectivamente) ($U = 13244$, $p = 0.487$).

to 90 % of the incident light (Figure 3). The daily integrated irradiance was slightly lower and more temporally variable in VAR (2.03 ± 1.32 mol quanta $m^{-2} d^{-1}$) than in IGN (2.17 ± 0.91 mol quanta $m^{-2} d^{-1}$) ($U = 40976$, $p < 0.001$) (Figure 3b). The mean daily temperature was similar in VAR and IGN (28.77 ± 1.06 °C and 28.62 ± 0.79 °C, respectively) ($U = 13244$, $p = 0.487$).

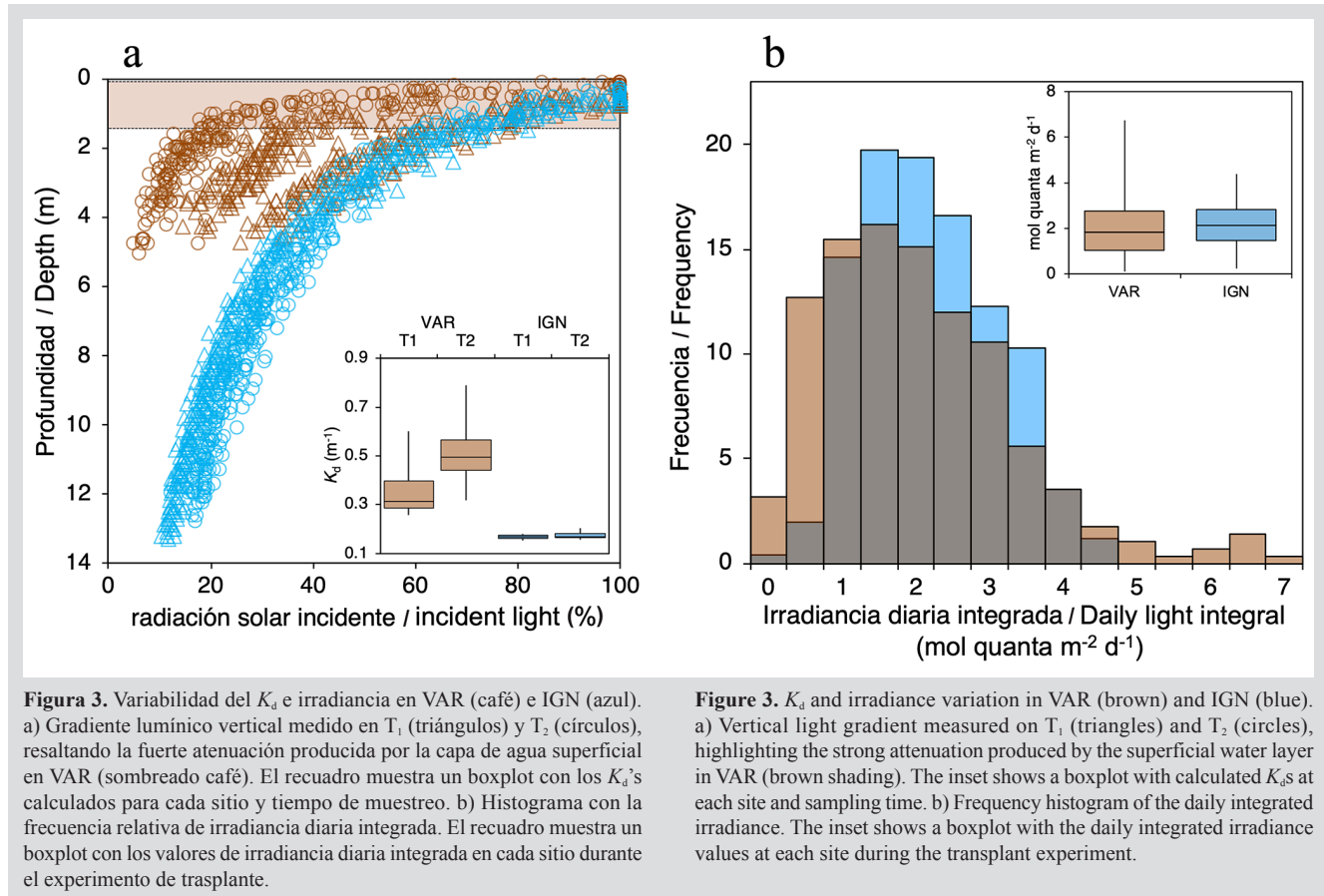


Figure 3. K_d and irradiance variation in VAR (brown) and IGN (blue). a) Vertical light gradient measured on T₁ (triangles) and T₂ (circles), highlighting the strong attenuation produced by the superficial water layer in VAR (brown shading). The inset shows a boxplot with calculated K_d 's at each site and sampling time. b) Frequency histogram of the daily integrated irradiance. The inset shows a boxplot with the daily integrated irradiance values at each site during the transplant experiment.

Sobrevivencia de corales

Tanto los corales nativos como los provenientes de IGN presentaron una sobrevivencia de 100 % en VAR. Lo anterior sugiere que los corales nativos de VAR no tuvieron ninguna ventaja de sobrevivencia respecto a los corales provenientes de IGN. En IGN, los corales nativos presentaron una sobrevivencia de 80 % mientras que los corales provenientes de VAR mostraron una sobrevivencia de 60 % (Figura 4). Se estimó que en IGN los corales nativos tuvieron una ventaja de sobrevivencia de 29 %, respecto a los provenientes de VAR.

Coral survival

Survival rates of both native corals and those originating from IGN were 100 % in VAR. The above suggests that native corals of VAR had no survival advantage with respect to corals originating from IGN. In IGN, the survival rate of native corals was 80 %, while the survival rate of corals originating from VAR was 60 % (Figure 4). It was estimated that, in IGN, native corals had a 29 % survival advantage with respect to corals originating in VAR.

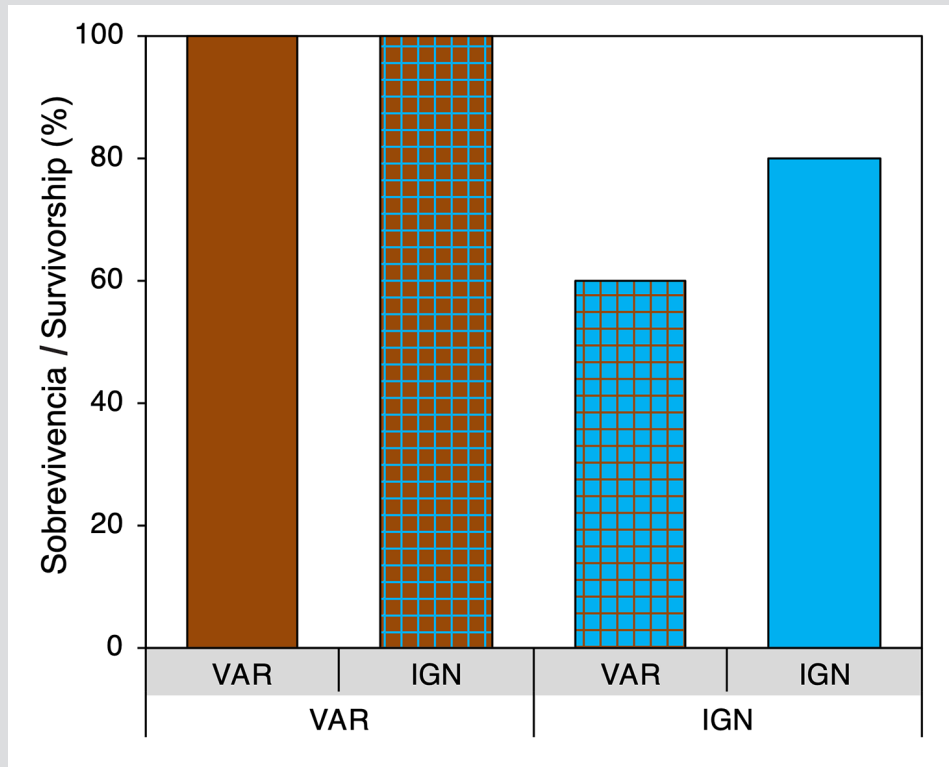


Figura 4. Sobrevivencia de corales en cada sitio de trasplante de acuerdo con su lugar de procedencia. Colores sólidos indican corales nativos y colores con cuadrícula indican corales provenientes del sitio opuesto. El texto sombreado indica el lugar de procedencia de los fragmentos sobrevivientes.

Figure 4. Coral survival at each transplant site according to the site of origin. Solid colors indicate native corals and colors with grids indicated corals originating from the opposite site. Shaded text indicates the site of origin of surviving fragments.

Propiedades ópticas y estructurales del tejido coralino

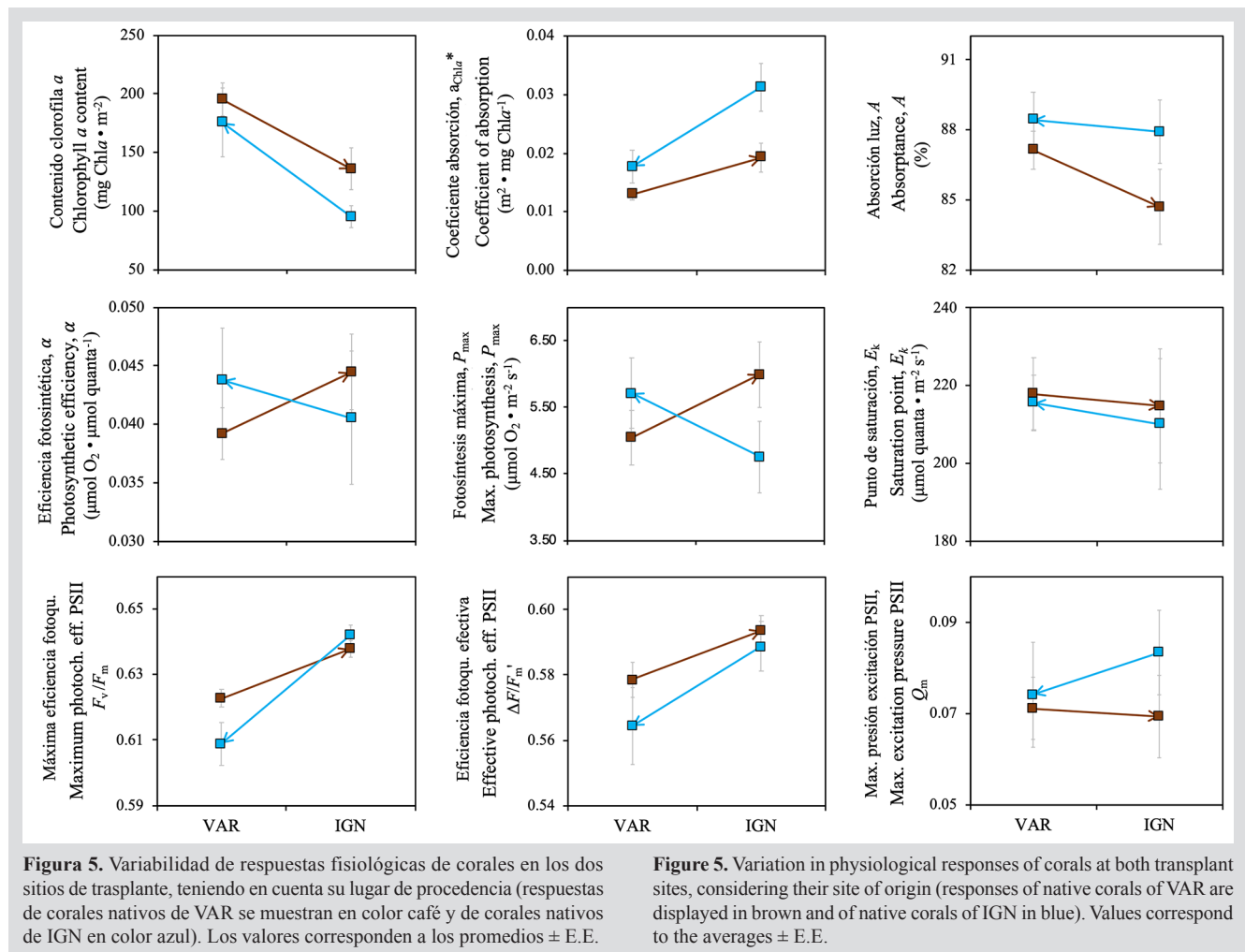
El contenido de clorofila varió entre 109.33 ± 26.96 y 195.27 ± 37.61 mg Chla m^{-2} en corales trasplantados a VAR y entre 91.36 ± 44.15 y 135.78 ± 51.04 mg Chla m^{-2} en corales trasplantados a IGN (Tabla 1). Los corales trasplantados a VAR tuvieron mayor contenido de clorofila que los corales trasplantados a IGN ($H_{(1)} = 8.23$, $p = 0.004$) (Figura 5), diferencia que incluso aumentó en el T_2 de muestreo ($H_{(1)} = 5.29$, $p = 0.021$) (Figura 6). No se observó un efecto significativo del sitio de origen sobre el contenido de clorofila en corales trasplantados a cada sitio ($H_{(1)} = 2.96$, $p = 0.085$). El coeficiente específico de absorción de la Chla (a_{Chla}^*) varió entre 0.013 ± 0.002 y 0.020 ± 0.002 m^2 mg Chla $^{-1}$, y entre 0.019 ± 0.007 y 0.041 ± 0.016 m^2 mg Chla $^{-1}$ en corales trasplantados a VAR e IGN, respectivamente (Tabla 1). Las diferencias en a_{Chla}^* indican que los corales trasplantados a IGN fueron más eficientes en absorción de luz por unidad de pigmento que los trasplantados a VAR ($H_{(1)} = 8.22$, $p = 0.004$) y que esta diferencia pudo estar relacionada con el lugar de procedencia de los trasplantes ($H_{(1)} = 4.05$, $p = 0.044$) (Figura 5). Adicionalmente, la reducción de a_{Chla}^* en el T_2 de

Optical and structural properties of coral tissue

The chlorophyll content varied between 109.33 ± 26.96 and 195.27 ± 37.61 mg Chla m^{-2} in corals transplanted to VAR and between 91.36 ± 44.15 and 135.78 ± 51.04 mg Chla m^{-2} in corals transplanted to IGN ($H_{(1)} = 8.23$, $p = 0.004$) (Table 1). Corals transplanted to VAR had higher chlorophyll content than corals transplanted to IGN ($H_{(1)} = 8.23$, $p = 0.004$) (Figure 5). This difference even increased in T_2 ($H_{(1)} = 5.29$, $p = 0.021$) (Figure 6). No significant effect of the site of origin was observed on the chlorophyll content of corals at each transplant site ($H_{(1)} = 2.96$, $p = 0.085$). The Chla specific absorption coefficient (a_{Chla}^*) varied between 0.013 ± 0.002 and 0.020 ± 0.002 m^2 mg Chla $^{-1}$, and between 0.019 ± 0.007 and 0.041 ± 0.016 m^2 mg Chla $^{-1}$ in corals transplanted to VAR and IGN, respectively (Table 1). Differences in a_{Chla}^* indicate that corals transplanted to IGN were more efficient at collecting light per unit of pigment than corals transplanted to VAR ($H_{(1)} = 8.22$, $p = 0.004$) and that this difference was related to the site of origin of transplants ($H_{(1)} = 4.05$, $p = 0.044$) (Figure 5). Additionally, the reduction of a_{Chla}^* in

muestreo en corales de ambos sitios ($H_{(1)} = 4.00$, $p = 0.045$) (Figura 6), indica que la eficiencia de absorción de luz fue variable temporalmente. La absorción de luz del tejido coralino *in vivo*, Absorptancia (A), varió entre 81 y 88 % en VAR y entre 85 y 91 % en IGN (Tabla 1). No se observaron diferencias significativas en A entre sitios de muestreo al final del experimento de trasplante ($F_{(1,29)} = 1.34$, $p = 0.256$) (Figura 5), ni entre tiempos de muestreo en cada sitio ($F_{(1,26)} = 0.14$, $p = 0.706$).

corals from both transplant sites detected in T_2 ($H_{(1)} = 4.00$, $p = 0.045$) (Figure 6) indicates that the light absorption efficiency was temporally variable. Light absorption in *in vivo* coral tissue, Absorptance (A), varied between 81 and 88 % in VAR and between 85 and 91 % in IGN (Table 1). No significant differences were observed in A between sites at the end of the transplant experiment ($F_{(1,29)} = 1.34$, $p = 0.256$) (Figure 5), nor between sampling times at each site ($F_{(1,26)} = 0.14$, $p = 0.706$).



Propiedades fotosintéticas de los corales trasplantados

Los parámetros fotosintéticos derivados de las curvas PE tuvieron similares rangos de variación en los corales trasplantados a ambos sitios (Figura 5) y no se detectaron diferencias significativas en la eficiencia fotosintética, α ($F_{(1,22)} = 0.08$, $p = 0.773$), punto de compensación, E_c ($F_{(1,22)} = 0.18$, $p = 0.672$), punto de saturación, E_k ($F_{(1,22)} = 0.15$, $p = 0.701$), fotosíntesis máxima, P_{max} ($H_{(1)} = 0.002$, $p = 0.956$)

Photosynthetic properties of transplanted corals

Photosynthetic parameters derived from PE curves showed similar variation among corals at both transplant sites (Figure 5), and no significant differences were detected in the photosynthetic efficiency, α ($F_{(1,22)} = 0.08$, $p = 0.773$), compensation point E_c ($F_{(1,22)} = 0.18$, $p = 0.672$), saturation point E_k ($F_{(1,22)} = 0.15$, $p = 0.701$), maximum photosynthesis P_{max} ($H_{(1)} = 0.002$, $p = 0.956$), and respiration

y tasas de respiración, R_d ($F_{(1,22)} = 0.04$, $p = 0.833$). En el T_2 de muestreo, se observó un aumento significativo en α ($F_{(1,24)} = 7.38$, $p = 0.012$) y R_d ($F_{(1,27)} = 20.59$, $p < 0.001$) respecto a T_1 , así como una reducción en E_k ($F_{(1,24)} = 46.58$, $p < 0.001$) y P_{max} ($F_{(1,27)} = 5.94$, $p = 0.022$) en ambos sitios de trasplante (Figura 6). Algunos de los parámetros derivados de la fluorescencia de Chla, evaluados únicamente al final del experimento de trasplante, evidenciaron claras diferencias entre sitios (Figura 5). La máxima eficiencia fotoquímica del PSII registrada al atardecer (F_v / F_m) ($H_{(1)} = 24.15$, $p < 0.001$) y la eficiencia fotoquímica efectiva del PSII registrada a mediodía ($\Delta F / F_m'$) ($H_{(1)} = 5.91$, $p = 0.015$) fueron significativamente mayores en corales trasplantados a IGN. El rango de variación de Q_m fue similar en ambos sitios ($H_{(1)} = 1.27$, $p = 0.259$) (Figura 5, Tabla 1).

rates R_d ($F_{(1,22)} = 0.04$, $p = 0.833$). A significant increase in α ($F_{(1,24)} = 7.38$, $p = 0.012$) and R_d ($F_{(1,27)} = 20.59$, $p < 0.001$) was observed in T_2 relative to T_1 , as well as a decrease in E_k ($F_{(1,24)} = 46.58$, $p < 0.001$) and P_{max} ($F_{(1,27)} = 5.94$, $p = 0.022$) at both transplant sites (Figure 6). Some parameters derived from Chla fluorescence, which were only evaluated at the end of the transplant experiment, evidenced clear differences between sites (Figure 5). The maximum photochemical efficiency of PSII recorded at dusk (F_v / F_m) ($H_{(1)} = 24.15$, $p < 0.001$) and the effective photochemical efficiency recorded at noon ($\Delta F / F_m'$) ($H_{(1)} = 5.91$, $p = 0.015$) were significantly higher in corals transplanted to IGN. The range of Q_m variation was similar at both sites ($H_{(1)} = 1.27$, $p = 0.259$) (Figure 5, Table 1).

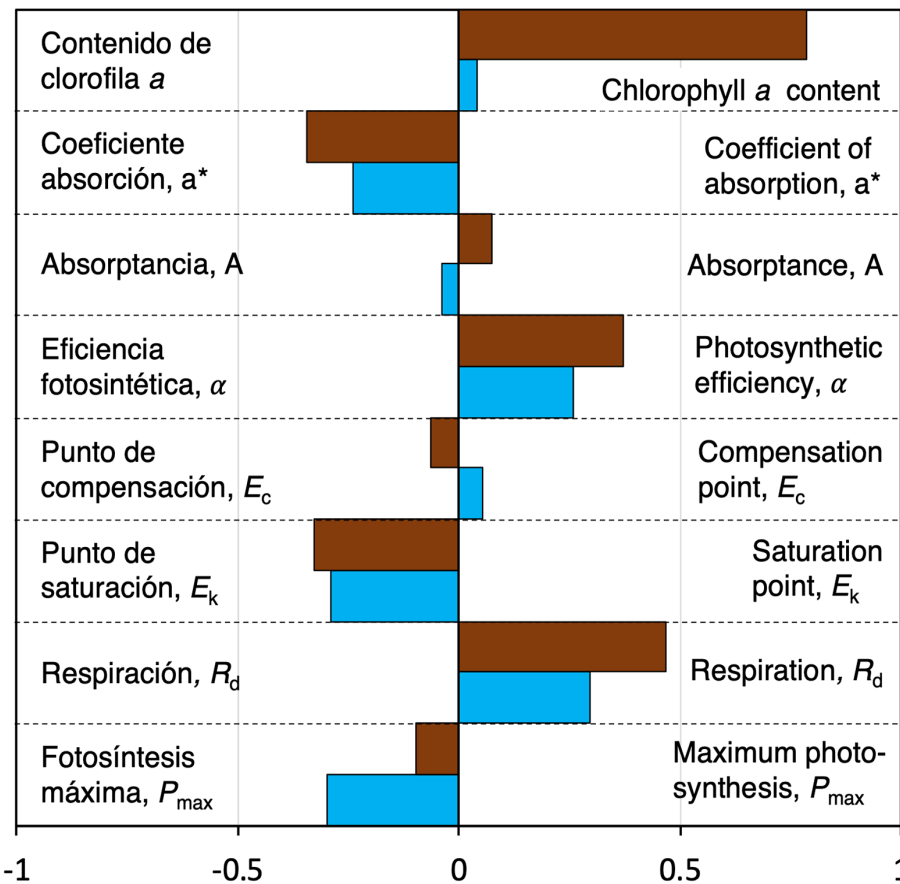


Figura 6. Variación temporal de respuestas fisiológicas de corales en los dos sitios de trasplante (VAR en café e IGN en azul). Los cambios son relativos a los valores obtenidos en el T_1 .

Figure 6. Temporal variation of physiological responses in corals from both transplant sites (VAR in brown and IGN in blue). Changes are relative to the values obtained in T_1 .

DISCUSIÓN

Atenuación de luz por la pluma turbia del Dique

La fuerte estratificación de la columna de agua observada en Varadero, también registrada en estudios previos (Pizarro *et al.*, 2017; López-Londoño *et al.*, 2021), resulta de la presencia de dos capas de agua con diferentes propiedades (*e.g.*, salinidad y temperatura), asociadas al flujo continuo de aguas dulces del Canal del Dique en la superficie y a una capa de agua oceánica subsuperficial más densa (Lonin *et al.*, 2004). Los sedimentos provenientes de la pluma turbia del Dique, principalmente limos y arcillas, tienden a quedar atrapados en la capa de agua superficial, menos densa que las aguas oceánicas subsuperficiales, donde hay suficiente turbulencia para mantenerlos suspendidos (Lonin *et al.*, 2004). Adicionalmente, la presencia de La Escollera (rompeolas sumergido) en la boca norte de la bahía de Cartagena (Bocagrande), actúa como pared que limita el flujo de aguas oceánicas densas hacia el interior de la bahía, favoreciendo el empuje continuo del agua turbia superficial hacia fuera de la bahía (Molares y Mestres, 2012). La estratificación vertical, junto con el flujo continuo de la capa turbia superficial parecen favorecer el aislamiento del arrecife Varadero de la influencia directa de las aguas dulces del Canal del Dique. Sin embargo, tal estratificación tiene un impacto crítico en la disponibilidad de energía lumínica para los corales ya que sólo la capa turbia superficial puede atenuar cerca del 90 % de la radiación solar incidente. El K_d de IGN, aunque no mostró una importante variación temporal, si fue notablemente superior al registrado en otros arrecifes de aguas claras (*e.g.*, 0.06 en Curacao: Vermeij y Bak, 2002), indicando mayor atenuación vertical de luz potencialmente asociada con las descargas de agua del Canal. Lo anterior destaca la influencia de la pluma turbia del Dique a una distancia considerable de su desembocadura, condición que puede estar relacionada con el deterioro generalizado de los arrecifes coralinos en el PNNCRSB (Restrepo *et al.*, 2006; Restrepo y Alvarado, 2011).

Las condiciones en Varadero favorecen la sobrevivencia de corales en áreas someras

Aunque las condiciones en Varadero son típicamente consideradas sub-óptimas para el desarrollo coralino (*e.g.*, elevada turbidez, poca disponibilidad de luz y alta sedimentación) (Kleypas *et al.*, 1999; Weber *et al.*, 2012), los fragmentos de coral de la especie indicadora *O. faveolata* trasplantados a este sitio evidenciaron las menores tasas de mortalidad (0 %), independiente de su lugar de procedencia. Este resultado sugiere que la elevada sobrevivencia de corales

DISCUSSION

Light attenuation by the Dique's turbid plume

The strong stratification of the water column observed in Varadero, also recorded in previous studies (Pizarro *et al.*, 2017; López-Londoño *et al.*, 2021), results from the presence of two water masses with different properties (*e.g.*, salinity and temperature), associated with the continuous flow of the freshwater plume from the Canal del Dique at the surface and a subsurface layer of denser oceanic waters (Lonin *et al.*, 2004). Sediments from the Dique turbid plume, mainly silts and clays, tend to remain in the surface layer where turbulence is enough to keep them suspended (Lonin *et al.*, 2004). Moreover, the presence of La Escollera (submerged breakwater) in the northern mouth of the Cartagena Bay (Bocagrande) acts as a wall that prevents the inflow of denser oceanic waters into the bay, favoring the continuous push of turbid surface water out of the bay (Molares y Mestres, 2012). The vertical stratification, together with continuous flow of the turbid surface layer, seems to favor the isolation of the Varadero Reef from the direct influence of Canal del Dique freshwater discharges. However, such stratification has a critical impact on light energy availability for corals, as only the turbid surface layer attenuates up to 90 % of the incident solar radiation. Although the K_d in IGN did not show an important temporal variation, it was remarkably superior to the K_d 's recorded in other clear-water reefs (*e.g.*, 0.06 in Curaçao: Vermeij and Bak, 2002), indicating a greater degree of light attenuation in the water column, potentially associated with the Canal del Dique freshwater discharges. The above highlights the potential influence of the Dique turbid plume extending to a considerable distance from its mouth, a condition that can be related to the generalized degradation of coral reefs within the NNPCRSB (Restrepo *et al.*, 2006; Restrepo and Alvarado, 2011).

Varadero Reef conditions favor coral survival in shallow waters

Although environmental conditions in Varadero are typically considered sub-optimal for coral development (*e.g.*, high turbidity, little light availability, and high sedimentation) (Kleypas *et al.*, 1999; Weber *et al.*, 2012), coral fragments of the indicator species *O. faveolata* transplanted to this site evidenced the lowest mortality (0 %), regardless of the site of origin. This result suggests that the higher survival of corals in VAR relative to that of corals transplanted to IGN does not appear to be related

en VAR comparada con la de los trasplantados a IGN, parece no estar relacionada con algún rasgo adaptativo de corales nativos de Varadero y que son las condiciones ambientales locales las que determinan diferencias en las tasas de sobrevivencia. La elevada sobrevivencia de corales en VAR puede obedecer a la interacción de dos factores: 1) reducción del estrés lumínico sobre la maquinaria fotosintética de las algas simbiotas (zooxantelas) como resultado del efecto atenuador de luz de la pluma turbia del Dique, lo cual puede conducir a un aumento en la cantidad de energía derivada de la fotosíntesis disponible para el coral en zonas someras del arrecife (Fisher *et al.*, 2019; López-Londoño *et al.*, 2022); y 2) acceso a nutrientes y energía por heterotrofia, compensando la poca disponibilidad de luz y el limitado potencial autotrófico (Anthony y Fabricius, 2000; Hoogenboom *et al.*, 2010; Fabricius, 2011).

Es probable que la mayor mortalidad de corales en IGN, la cual es consistente con el deterioro generalizado de los arrecifes coralinos en todo el PNNCRSB (Díaz *et al.*, 2000; Restrepo y Alvarado, 2011; Restrepo *et al.*, 2016), esté relacionada con una limitada disponibilidad de material orgánico que pueda ser utilizado por los corales como fuente nutritiva para compensar la baja fotosíntesis (Anthony y Fabricius, 2000; Hoogenboom *et al.*, 2010), haciéndolos más sensibles a perturbaciones de origen natural y antrópico prevalentes en el área (Restrepo y Alvarado, 2011). Diferencias en procesos hidrodinámicos asociados a la pluma del Dique entre los dos sitios de trasplante también pudieron influenciar las tasas de mortalidad observadas. A medida que la pluma se aleja de la boca del Canal esta pierde velocidad, lo cual puede favorecer la deposición de sedimentos y flóculos en corales de IGN. El requerimiento energético para la remoción activa de dichos sedimentos pudo ser un factor de estrés adicional asociado a la mortalidad de corales observada en este sitio (Anthony y Fabricius, 2000; Junjie *et al.*, 2014).

Se ha propuesto que el beneficio potencial de la reducción del estrés lumínico puede ser responsable de una menor incidencia de blanqueamiento coralino en arrecifes turbios durante eventos de estrés térmico (van Woesik *et al.*, 2012; Morgan *et al.*, 2017). Sin embargo, es necesario destacar que este potencial beneficio está limitado a la zona más somera del arrecife y que, con el incremento de la profundidad, la carencia de energía derivada de la fotosíntesis, sumada a las demandas energéticas para la remoción activa de sedimentos (Anthony y Fabricius, 2000; Junjie *et al.*, 2014), pueden afectar negativamente el balance energético y la sobrevivencia de corales. Aunque el presente estudio no evaluó las tasas de

with any adaptive traits of Varadero-native corals, but to local environmental conditions. The high survival of corals in VAR may result from the interaction of two factors: 1) reduction of light stress over the photosynthetic machinery of the symbiotic algae (zooxanthellae) as a result of the light attenuating effect of the Dique turbid plume, which can lead to an increase in the amount of photosynthetic usable energy available for coral hosts in shallow environments (Fisher *et al.*, 2019; López-Londoño *et al.*, 2022); and 2) access to nutrients and energy through heterotrophy, compensating the reduced light availability and autotrophic potential (Anthony and Fabricius, 2000; Hoogenboom *et al.*, 2010; Fabricius, 2011).

The higher coral mortality rates at IGN, which is consistent with the generalized degradation of coral reefs in the NNPCRSB (Díaz *et al.*, 2000; Restrepo and Alvarado, 2011; Restrepo *et al.*, 2016), may be related to a reduced availability of organic material that could be used by the corals as a source of nutrition in order to compensate for the low photosynthesis (Anthony and Fabricius, 2000; Hoogenboom *et al.*, 2010), making them more susceptible to natural and anthropogenic disturbances prevalent in this area (Restrepo and Alvarado, 2011). Differences in hydrodynamic processes linked to the Dique plume between transplant sites could have also influenced the observed mortality rates. As the plume moves away from the Canal mouth, it reduces its speed, which may favor the deposition of sediments and flocs on corals from IGN. The energy required for actively removing such sediments may have been an additional stress factor associated with the coral mortality observed at this site (Anthony and Fabricius, 2000; Junjie *et al.*, 2014).

It has been proposed that the potential benefit of light stress reduction may be responsible for a lower incidence in coral bleaching in turbid reefs during thermal-stress events (van Woesik *et al.*, 2012; Morgan *et al.*, 2017). However, it is necessary to highlight that this potential benefit is limited to the shallower portion of the reef and that, with increasing depth, the lack of energy derived from photosynthesis, added to the energy demands for active sediment rejection (Anthony and Fabricius, 2000; Junjie *et al.*, 2014), may negatively affect the energy balance and survival of corals. Although this study did not assess coral survival rates across depths, previous studies have demonstrated an increase in the partial mortality of coral colonies with increasing depth in Varadero, potentially associated with the acute limitation of light

sobrevivencia coralina a diferentes profundidades, estudios previos han demostrado un aumento en la mortalidad parcial de colonias coralinas con el incremento de la profundidad en Varadero, potencialmente asociado con la limitación aguda de luz y energía fotosintética (López-Londoño *et al.*, 2021). La evidencia disponible indica que un potencial efecto benéfico de la pluma turbia del Dique sobre los corales de Varadero está limitado únicamente a la zona más somera del arrecife. Adicionalmente, dada la relación intrínseca entre la cantidad de luz disponible y el proceso de calcificación en corales (Colombo-Pallotta *et al.*, 2010), la carencia de luz por el efecto atenuador de la pluma turbia del Dique compromete potencialmente la capacidad de las especies de coral constructoras de arrecife, como *O. faveolata*, para secretar carbonato de calcio a una tasa suficiente para mantener el crecimiento y la complejidad estructural del arrecife a largo plazo.

Corales nativos y foráneos se aclimatan de forma similar a las condiciones locales en Varadero

Los parámetros fisiológicos evaluados indicaron que los corales desarrollan fenotipos aclimatados a poca luz, similares en ambos sitios a pesar de las diferencias de profundidad. Lo anterior destaca la importancia de considerar las propiedades ópticas del agua a nivel local y no sólo la profundidad en estudios de aclimatación y fisiología de corales. Análisis comparativos de los parámetros fotosintéticos derivados de las curvas PE, los cuales son fuertemente afectados por factores ambientales locales (principalmente luz y temperatura), indicaron que los parámetros tienen un comportamiento similar en ambos sitios y, por ende, que los corales tenían un potencial fotosintético similar. La máxima presión de excitación sobre el PSII (Q_m) indicó que en ambos sitios la mayoría de los centros de reacción del PSII de las algas simbiotas permanecen abiertos (*i.e.*, valores cercanos a 0), incluso a mediodía, cuando los corales están expuestos a máxima irradiancia (Iglesias-Prieto *et al.*, 2004).

Estos valores sugieren que las tasas fotosintéticas de los simbiotas están limitadas por luz y que la contribución energética derivada de la fotosíntesis al metabolismo de los corales es mínima en los dos sitios de trasplante. Los valores de F_v / F_m , sin embargo, indicaron que los simbiotas de corales en IGN tienen mayor eficiencia para convertir energía lumínica en energía química y que los corales de VAR tienen una mayor proporción de PSII inactivos y mayor capacidad para disipar el exceso de energía absorbida por el aparato fotosintético (Hoegh-Guldberg y Jones, 1999; Warner *et al.*, 2002). Tal diferencia puede ser el resultado de la exposición ocasional a mayores niveles de luz en VAR, aunque estudios

and photosynthetically-derived energy (López-Londoño *et al.*, 2021). Available evidence indicates that a potential beneficial effect of the turbid plume of Dique on Varadero Reef corals is limited only to the shallowest portion of the reef. Moreover, given the intrinsic relationship between light intensity and coral calcification (Colombo-Pallotta *et al.*, 2010), the decreased light availability due to the attenuation effect of the Dique turbid plume potentially impairs the ability of reef-building corals such as *O. faveolata* to secrete calcium carbonate at a rate sufficient to maintain reef growth and structural complexity in the long term.

Native and foreign corals acclimate in a similar way to local conditions in Varadero

The physiological assessments indicated that corals develop phenotypes acclimated to low light, similar in both sites despite the differences in depth. This highlights the importance of considering the local optical properties of the water column –not only depth– in acclimation and physiological studies involving corals. Comparative analyses of photosynthetic parameters derived from PE curves, which are strongly affected by local environmental factors (mainly light and temperature), showed that these parameters behave similarly at both sites, thereby indicating that corals had similar photosynthetic potential. The maximum excitation pressure over PSII (Q_m) indicated that most of PSII reaction centers of symbiont algae in corals at both sites remain open (*i.e.*, values close to 0), even at noon, when corals are exposed to daily peaks in irradiance (Iglesias-Prieto *et al.*, 2004).

This suggests that the photosynthetic rates of algal symbionts are light-limited, and that the energetic contribution derived from photosynthesis to coral metabolism is low at both transplant sites. The values of F_v / F_m , however, indicated that coral symbionts at IGN have a higher efficiency to convert sunlight into chemical energy, and that corals from VAR have an increased fraction of photo-inactive PSII reaction centers and greater capacity to dissipate the excessive energy absorbed by the photosynthetic apparatus (Hoegh-Guldberg and Jones, 1999; Warner *et al.*, 2002). Such differences can be the result of the occasional exposure to high irradiance in VAR, although previous studies have also suggested that such events are not long enough to induce important changes in the PSII activity (López-Londoño *et al.*, 2021).

Coral chlorophyll content was one of the physiological parameters that had higher variation

previos también han sugerido que tales eventos no son suficientemente prolongados para inducir cambios drásticos en la actividad del PSII (López-Londoño *et al.*, 2021).

La concentración de clorofila fue uno de los parámetros fisiológicos que mostró mayor variación entre sitios. Los corales en VAR llegaron a tener más del doble de contenido de pigmentos fotosintéticos que los corales en IGN, lo que conllevó a una reducción importante en la eficiencia de absorción de luz (a_{Chla^*}) debido al efecto de auto-sombreado de los pigmentos (Scheufen *et al.*, 2017a). Estos resultados indican que los corales de VAR son menos eficientes en absorción de luz por unidad de pigmento que los corales de IGN. Es posible especular que el enriquecimiento de nutrientes que existe en la bahía de Cartagena debido a las descargas del Dique (Tosic *et al.*, 2019), se extiende hasta Varadero, afectando el metabolismo de los corales en este arrecife. Es bien sabido que el enriquecimiento de nutrientes puede afectar el metabolismo de corales simbióticos, lo cual puede resultar en aumento de la densidad de algas simbióticas y/o en el contenido celular de pigmentos fotosintéticos (Dubinsky *et al.*, 1990; Shantz y Burkepile, 2014), condiciones que, a su vez, pueden afectar el desempeño fotosintético del coral.

La ausencia de diferencias importantes en los parámetros fotosintéticos derivados de las curvas PE indican que los corales en ambos sitios tienen un potencial fotosintético similar y que la energía solar absorbida es utilizada con una eficiencia similar en la fotosíntesis de las algas. Lo anterior sugiere que tanto los corales de VAR como los de IGN tienen un potencial de aclimatación similar a las condiciones ambientales prevalentes de cada sitio, y que el potencial enriquecimiento de nutrientes asociado a las descargas del Dique en Varadero parece no tener un impacto negativo en la fisiología de corales. Es importante resaltar que el presente estudio se realizó comparando corales de dos profundidades diferentes en VAR e IGN, donde la exposición a luz solar era similar debido a las propiedades ópticas locales del agua. Se espera que el potencial de aclimatación y sobrevivencia de corales cambien si se comparan sitios con diferente exposición a la luz solar. Por ejemplo, un trasplante de corales de VAR hacia IGN a una misma profundidad de 3 m, podría exponer los corales a un estrés lumínico agudo considerando que la intensidad de luz en IGN es cerca de tres veces superior a la de VAR a esta profundidad, afectando potencialmente la capacidad de aclimatación y sobrevivencia de corales trasplantados. Lo anterior resalta la importancia de considerar las propiedades ópticas del agua y el ambiente lumínico locales en experimentos y proyectos que involucren trasplantes de corales.

between sites. Corals from VAR had more than twice the photosynthetic pigment content than corals from IGN, which inevitably led to important reductions in light absorption efficiency (a_{Chla^*}) due to pigment self-shading (Scheufen *et al.*, 2017a). These results indicate that corals from VAR are less efficient at absorbing light per unit of pigment than corals from IGN. It can be speculated that the ample nutrient in the Cartagena Bay, as a result of Dique discharges (Tosic *et al.*, 2019), extends into Varadero and affects the metabolism of corals within this reef. It is well known that nutrient enrichment can affect symbiotic coral metabolism, leading to an increase in symbiotic algae density and/or cellular pigment content (Dubinsky *et al.*, 1990; Shantz y Burkepile, 2014), conditions that, in turn, can affect the coral holobiont photosynthetic performance.

The absence of important differences in the photosynthetic parameters derived from PE curves indicate that corals at both sites have similar photosynthetic potential, and that the solar energy absorbed is used with similar efficiency in algal photosynthesis. The above suggests that corals from both VAR and IGN have a similar acclimation potential to prevailing environmental conditions at each site, and that the potential nutrient enrichment associated with Dique discharges in Varadero does not appear to have a negative impact on coral physiology. It is important to highlight that this study was conducted by comparing corals from two different depths at VAR and IGN, where total light exposure was similar due to the local optical properties of the water. Coral acclimation potential and survival are expected to change when comparing sites with contrasting sunlight exposure. For example, a transplant from VAR to IGN at a same depth of 3 m, could expose corals to acute light stress, considering that light intensity in IGN is expected to be about three times that of VAR at this depth, potentially affecting the acclimation capacity and survival of coral transplants. The above highlights the importance of considering local water optical properties and light climate in experiments and projects involving coral transplantation.

The Dique plume's influence on coral physiology is temporally variable

The results of this research indicate that the effect of the Dique turbid plume on the water optical properties in VAR is temporally variable, being stronger towards the end of the transplant experiment (May of 2017), when the highest K_d values were recorded. In IGN, the K_d s were consistently low during the two sampling periods, suggesting a reduced effect, although constant, of the Dique plume on local water

El efecto de la pluma del Dique en la fisiología de corales es variable temporalmente

Resultados de esta investigación indican que el efecto de la pluma turbia del Dique en las propiedades ópticas del agua en VAR es variable temporalmente, siendo más drástico hacia el final del experimento de trasplante (mayo de 2017) cuando se presentaron los mayores valores de K_d . En IGN, el K_d fue consistentemente bajo en los dos momentos de muestreo, lo cual sugiere un efecto reducido, aunque constante, de la pluma del Dique sobre las propiedades ópticas del agua. La variación temporal del efecto de la pluma sobre las propiedades ópticas del agua en VAR puede resultar de cambios en la hidrodinámica local y en la cantidad de descargas del Dique, determinadas principalmente por patrones estacionales locales y regionales (Lonin *et al.*, 2004; Restrepo *et al.*, 2006; Tosic *et al.*, 2019). Los resultados obtenidos indican que la variación temporal del contenido de clorofila eficiencia de absorción de luz en corales de Varadero, puede ser principalmente atribuida a la dinámica estacional de la pluma del Dique, considerando el efecto significativo del sitio de trasplante en los modelos estadísticos. Estos efectos fisiológicos asociados a la dinámica temporal de la pluma parecen resultar de cambios en la concentración de nutrientes en la columna de agua. Por su parte, la variabilidad temporal de parámetros fotosintéticos de los corales puede ser principalmente atribuida a la variación climática estacional prevalente en toda el área de estudio, considerando que el patrón de variación fue similar en ambos sitios de trasplante (efecto significativo de la variable tiempo en los modelos).

CONCLUSIONES

La fuerte estratificación de la columna de agua en Varadero ayuda a aislar el arrecife de la influencia directa de las aguas turbias asociadas a las descargas del Canal del Dique. La capa turbia superficial tiene un efecto atenuador extraordinario sobre la luz solar incidente, limitando la cantidad de energía fotosintética disponible para corales constructores de arrecife, como *O. faveolata*. La elevada sobrevivencia de corales en Varadero puede estar relacionada con el efecto sinérgico de reducción de estrés lumínico y nutrición complementaria por heterotrofia; sin embargo, tal efecto está restringido a las zonas someras del arrecife. Diferencias en los patrones de circulación de las aguas del Dique pueden estar relacionadas con mayores tasas de mortalidad coralina en áreas arrecifales aledañas a Varadero. Los corales en zonas someras de Varadero desarrollan fenotipos aclimatados a poca luz similares a los de corales

optical properties. The temporal variation of the plume effect on the water properties in VAR may arise from changes in the plume hydrodynamics and the amount of Dique freshwater discharges into the Cartagena Bay, conditions that are mostly shaped by local and regional seasonal patterns (Lonin *et al.*, 2004; Restrepo *et al.*, 2006; Tosic *et al.*, 2019). Our findings indicate that the temporal variation of chlorophyll content and light absorption efficiency in corals from Varadero, can be mostly attributed to the seasonal dynamics of the Dique plume, considering the significant effect of the transplant site in the statistical models. These physiological effects associated with the temporal dynamics of the plume seem to be driven by changes in the concentration of nutrients in the water column. The temporal variation of photosynthetic parameters in corals, on the other hand, can be mostly attributed to the seasonal variation of environmental conditions prevalent in the whole study area, considering that the pattern of variation of these parameters was similar at both transplant sites (there was a significant effect of the time variable on the statistical models).

CONCLUSIONS

The strong stratification of the water column in Varadero helps to isolate the reef from the direct influence of the turbid freshwater discharges from the Canal del Dique. The turbid surface layer has an extraordinary attenuating effect on the incident sunlight, limiting the amount of photosynthetic usable energy for reef-building corals such as *O. faveolata*. The high survival of corals in Varadero is likely to be related to the synergistic effect of light stress reduction and complementary nutrition through heterotrophy. However, such effect is restricted to the shallower portions of the reef. Differences in the Dique plume circulation patterns may be related to higher coral mortality in reef areas adjacent to Varadero. Corals in shallow areas in Varadero develop phenotypes acclimated to low light comparable to those of corals found at greater depths in clear-water reefs. Physiological parameters indicate strong light limitation and limited autotrophic potential, which represents a risk for coral survival with increasing depth and decreasing light availability. Chlorophyll content was the most sensitive coral structural trait influenced by the Dique discharges. The increase in the Dique freshwater discharges into the Cartagena Bay, together with maritime infrastructure works involving dredging operations, can further compromise the water quality, as well as the light energy availability for reef-building corals, and, ultimately, their capacity to maintain



que se encuentran a mayor profundidad en arrecifes de aguas claras. Los parámetros fisiológicos indican fuerte limitación por luz y escaso potencial autotrófico, lo que representa un riesgo para la sobrevivencia de corales a medida que aumenta la profundidad y se reduce la disponibilidad de luz. El contenido de clorofila fue el rasgo estructural del tejido coralino más sensible a las aguas del Dique. El incremento de descargas del Dique y obras de infraestructura marítima que involucren operaciones de dragado comprometen aún más la calidad del agua, así como la disponibilidad de luz para corales constructores de arrecife y su capacidad para mantener el arrecife Varadero. Políticas efectivas que busquen mejorar las propiedades ópticas del agua deben ser un objetivo prioritario para la conservación de Varadero, así como de los bienes y servicios que el ecosistema brinda a comunidades costeras.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por becas NSF OCE 1642311 y NSF OCE 1442206 y becas SSRI e IEE de la Universidad Estatal de Pennsylvania (PSU). Se agradece a Gabriel Navas, Adriana Bermúdez y Darío Méndez de la Universidad de Cartagena, así como a Jaime Rojas y Rafael Vieira del Oceanario-CEINER por el apoyo logístico y técnico. Al personal del PNNCSB, en particular a Esteban Zarza, por el constante apoyo a proyectos de investigación realizados en el parque. A Andrew Shantz de la Universidad Estatal de Florida, las tiendas de buceo Cartagena Divers y Scuba Cartagena, y la familia Avendaño de la isla Barú por el apoyo en campo. A Miguel A. Gómez-Reali de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por el diseño del sistema de luces utilizado en las curvas PE. A Mitzy Porras de PSU por las recomendaciones en el análisis de datos. La investigación se realizó bajo el Permiso Marco de Recolecta otorgado por la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales (ANLA) mediante resolución No. 0546 del 29 de mayo 2014 en el marco del proyecto “Evaluación integral del efecto histórico del Canal del Dique sobre las formaciones coralinas someras de la plataforma continental del Caribe colombiano”, ID 7426 del sistema de información de proyectos de investigación (SIAP) de la Pontificia Universidad Javeriana.

the Varadero reef. Effective policies seeking to improve the water optical properties should be a priority objective to preserve Varadero, as well as the ecosystem goods and services that benefit coastal communities.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was funded by scholarships NSF OCE 1642311 and NSF OCE 1442206 and SSRI and IEE from the Pennsylvania State University (PSU). We would like to extend our gratitude to Gabriel Navas, Adriana Bermúdez, and Darío Méndez from Universidad de Cartagena, and Jaime Rojas and Rafael Vieira from Oceanario-CEINER for their logistical and technical support. To the NNPCRSB staff, in particular to Esteban Zarza, for his constant support to research projects within the park. To Andrew Shantz from Florida State University, the dive shops Cartagena Divers and Scuba Cartagena, and the Avendaño family in Barú Island for their support during field work. To Miguel A. Gómez-Reali from National Autonomous University of México (UNAM) for the design of the light system used in the PE curves. To Mitzy Porras from PSU for her recommendations on data analysis. The research was carried out under permit Marco de Recolecta, granted by the National Authority of Environmental Licenses (ANLA) resolution No. 0546, dated 29 May 2014, within the framework of project Integral evaluation of the historical effect of Canal del Dique on the shallow coral formations of the Colombian Caribbean’s continental shelf, ID 7426 of the research projects information system (SIAP) of Pontificia Universidad Javeriana.

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Ainsworth, T.D., S.F. Heron, J.C. Ortiz, P.J. Mumby, A. Grech, D. Ogawa, C.M. Eakin and W. Leggat. 2016. Climate change disables coral bleaching protection on the Great Barrier Reef. *Science*, 352: 338-342.
- Anthony, K.R.N. and K.E. Fabricius. 2000. Shifting roles of heterotrophy and autotrophy in coral energetics under varying turbidity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 252: 221-253.
- Anthony, K.R.N., P.V. Ridd, A.R. Orpin, P. Larcombe and J. Lough. 2004. Temporal variation of light availability in coastal benthic habitats: effects of clouds, turbidity, and tides. *Limnol. Oceanogr.*, 49: 2201-2211. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.6.2201>
- Canto, M.M., K.E. Fabricius, M. Logan, S. Lewis, L.I.W. McKinna and B.J. Robson. 2021. A benthic light index of water quality in the Great Barrier Reef, Australia. *Mar. Pollut. Bull.*, 169: 112539. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112539>
- Colombo-Pallotta, M.F., A. Rodríguez-Román and R. Iglesias-Prieto. 2010. Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glycerol. *Coral Reefs*, 29: 899-907.
- Díaz, J.M., L.M. Barrios, J. Garzón-Ferreira, J. Geister, M. López-Victoria, G.H. Ospina, F. Parra-Velandia, J. Pinzón, B. Vargas-Ángel, F.A. Zapata y S. Zea. 2000. Áreas coralinas de Colombia. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras. Santa Marta. 175 p.
- Dubinsky, Z., N. Stambler, M. Benzion, L.R. McCloskey, L. Muscatine and P.G. Falkowski. 1990. The effect of external nutrient resources on the optical-properties and photosynthetic efficiency of *Stylophora-Pistillata*. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 239: 231-246. <https://doi.org/10.1098/rspb.1990.0015>
- Enríquez, S., E.R. Méndez and R. Iglesias-Prieto. 2005. Multiple scattering on coral skeletons enhances light absorption by symbiotic algae. *Limnol. Oceanogr.*, 50: 1025-1032. <https://doi.org/10.4319/lo.2005.50.4.1025>
- Fabricius, K.E. 2011. Factors determining the resilience of coral reefs to eutrophication: a review and conceptual model. 493-505. En: Dubinsky, Z. and N. Stambler (Eds.). *Coral Reefs: An ecosystem in transition*. Springer Netherlands. Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4_28
- Falkowski, P.G., Z. Dubinsky, L. Muscatine and J.W. Porter. 1984. Light and the bioenergetics of a symbiotic coral. *Bioscience*, 34: 705-709. <https://doi.org/10.2307/1309663>
- Fisher, R., P. Bessell-Browne and R. Jones. 2019. Synergistic and antagonistic impacts of suspended sediments and thermal stress on corals. *Nat. Comm.*, 10: 2346.
- Gattuso, J.P., B. Gentili, C.M. Duarte, J.A. Kleypas, J.J. Middelburg and D. Antoine. 2006. Light availability in the coastal ocean: impact on the distribution of benthic photosynthetic organisms and their contribution to primary production. *Biogeosciences*, 3: 489-513. <https://doi.org/10.5194/bg-3-489-2006>
- Henao-Castro, A. 2013. Efectos de los aportes del Canal del Dique sobre el reclutamiento de especies de coral en los arrecifes del archipiélago Nuestra Señora del Rosario, área marina protegida. Tesis Magister Ciencias Marinas, Univ. Jorge Tadeo Lozano, Bogotá D.C. 125 p.
- Hereford, J. 2009. A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. *Am. Nat.*, 173: 579-588.
- Hoegh-Guldberg, O. and R.J. Jones. 1999. Photoinhibition and photoprotection in symbiotic dinoflagellates from reef-building corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 183: 73-86. <https://doi.org/10.3354/meps183073>
- Hoegh-Guldberg, O., P.J. Mumby, A.J. Hooten, R.S. Steneck, P. Greenfield, E. Gomez, C.D. Harvell, P.F. Sale, A.J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C.M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R.H. Bradbury, A. Dubi and M.E. Hatzitolos. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318: 1737-1742.
- Hoogenboom, M., R. Rodolfo-Metalpa and C. Ferrier-Pagès. 2010. Co-variation between autotrophy and heterotrophy in the Mediterranean coral *Cladocora caespitosa*. *J. Exp. Biol.*, 213: 2399-2409.
- Iglesias-Prieto, R. and R.K. Trench. 1994. Acclimation and adaptation to irradiance in symbiotic dinoflagellates .1. Responses of the photosynthetic unit to changes in photon flux-density. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 113: 163-175. <https://doi.org/10.3354/meps113163>
- Iglesias-Prieto, R., V.H. Beltrán, T.C. LaJeunesse, H. Reyes-Bonilla and P.E. Thomé. 2004. Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 271: 1757-1763. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2757>
- Jackson, J., M. Donovan, K. Cramer and V. Lam. 2014. Status and trends of Caribbean coral reefs: 1970-2012. Global Coral Reef Monitoring Network, IUCN. Switzerland. 304 p.
- Jeffrey, S.W. and G.F. Humphrey. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher-plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanz.*, 167: 191-194.
- Junjie, R.K., N.K. Browne, P.L.A. Erfemeijer and P.A. Todd. 2014. Impacts of sediments on coral energetics: partitioning the effects of turbidity and settling particles. *PLoS ONE*, 9: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107195>
- Kahng, S.E., D. Akkaynak, T. Shlesinger, E.J. Hochberg, J. Wiedenmann, R. Tamir and D. Tchernov. 2019. Light, temperature, photosynthesis, heterotrophy, and the lower depth limits of mesophotic coral ecosystems: 801-828. In: Loya, Y., K.A. Puglise and T.C.L. Bridge (Eds.) *Mesophotic coral ecosystems*. Springer. Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_42



- Kemp, D.W., D.J. Thornhill, R.D. Rotjan, R. Iglesias-Prieto, W.K. Fitt and G.W. Schmidt. 2015. Spatially distinct and regionally endemic *Symbiodinium* assemblages in the threatened Caribbean reef-building coral *Orbicella faveolata*. *Coral Reefs*, 34: 535-547. <https://doi.org/10.1007/s00338-015-1277-z>
- Kirk, J.T.O. 2011. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press. New York. 649 p.
- Kleypas, J.A., J.W. McManus and L.A.B. Meñez. 1999. Environmental limits to coral reef development: where do we draw the line? *Amer. Zool.*, 39: 146-159. <https://doi.org/10.1093/icb/39.1.146>
- Koop, K., D. Booth, A. Broadbent, J. Brodie, D. Bucher, D. Capone, J. Coll, W. Dennison, M. Erdmann, P. Harrison, O. Hoegh-Guldberg, P. Hutchings, G.B. Jones, A.W.D. Larkum, J. O'Neil, A. Steven, E. Tentori, S. Ward, J. Williamson and D. Yellowlees. 2001. ENCORE: The effect of nutrient enrichment on coral reefs. Synthesis of results and conclusions. *Mar. Pollut. Bull.*, 42: 91-120.
- Lonin, S., C. Parra, C. Andrade e Y. Thomas. 2004. Patrones de la pluma turbia del canal del Dique en la bahía de Cartagena. *Bol. Cient. CIOH*, 22: 77-89.
- López-Londoño, T., C.T. Galindo-Martínez, K. Gómez-Campo, L.A. González-Guerrero, S. Roitman, F.J. Pollock, V. Pizarro, M. López-Victoria, M. Medina and R. Iglesias-Prieto. 2021. Physiological and ecological consequences of the water optical properties degradation on reef corals. *Coral Reefs*, 40: 1243-1256. <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02133-7>
- López-Londoño, T., K. Gómez-Campo, X. Hernández-Pech, S. Enríquez and R. Iglesias-Prieto. 2022. Photosynthetic usable energy explains vertical patterns of biodiversity in zooxanthellate corals. *Sci. Rep.*, 12: 20821. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-25094-5>
- Lopez-Victoria, M., M. Rodríguez-Moreno and F.A. Zapata. 2015. A paradoxical reef from Varadero, Cartagena Bay, Colombia. *Coral Reefs*, 34: 231.
- Marsh, J.A. 1970. Primary productivity of reef-building calcareous red algae. *Ecology*, 51: 255-263. <https://doi.org/10.2307/1933661>
- Molares, R. and M. Mestres. 2012. Effects of fluctuating river discharge on the water exchange mechanism of a semi-enclosed micro-tidal bay: Cartagena Bay, Colombia. *Bol. Cient. CIOH*, 30: 53-74.
- Morgan, K.M., C.T. Perry, J.A. Johnson and S.G. Smithers. 2017. Nearshore turbid-zone corals exhibit high bleaching tolerance on the Great Barrier Reef following the 2016 ocean warming event. *Front. Mar. Sci.*, 4: 224.
- Mumby, P.J., A. Hastings and H.J. Edwards. 2007. Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature*, 450: 98-101. <https://doi.org/10.1038/nature06252>
- Osinga, R., R. Iglesias-Prieto and S. Enríquez. 2012. Measuring photosynthesis in symbiotic invertebrates: a review of methodologies, rates and processes: 229-256. In: Najafpour, M. (Ed.). *Applied photosynthesis*. InTech.
- Pandolfi, J.M. and A.F. Budd. 2008. Morphology and ecological zonation of Caribbean reef corals: the *Montastraea 'annularis'* species complex. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 369: 89-102.
- Pizarro, V., S.C. Rodríguez, M. López-Victoria, F.A. Zapata, S. Zea, C.T. Galindo-Martínez, R. Iglesias-Prieto, J. Pollock and M. Medina. 2017. Unraveling the structure and composition of Varadero Reef, an improbable and imperiled coral reef in the Colombian Caribbean. *PeerJ*, 5: <https://doi.org/10.7717/peerj.4119>
- Pollock, F.J., J.B. Lamb, S.N. Field, S.F. Heron, B. Schaffelke, G. Shedrawi, D.G. Bourne and B.L. Willis. 2014. Sediment and turbidity associated with offshore dredging increase coral disease prevalence on nearby reefs. *PLoS ONE*, 9: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102498>
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Restrepo, J.D. and E.M. Alvarado. 2011. Assessing major environmental issues in the Caribbean and Pacific coasts of Colombia, South America: an overview of fluvial fluxes, coral reef degradation, and mangrove ecosystems impacted by river diversion: 289-314. In: Wolanski, E. and D.S. McLusky (Eds.) *Treatise on estuarine and coastal science*. Elsevier
- Restrepo, J.D., P. Zapata, J.A. Díaz, J. Garzón-Ferreira and C.B. García. 2006. Fluvial fluxes into the Caribbean Sea and their impact on coastal ecosystems: The Magdalena River, Colombia. *Glob. Planet. Change*, 50: 33-49.
- Restrepo, J.D., E. Park, S. Aquino and E.M. Latrubesse. 2016. Coral reefs chronically exposed to river sediment plumes in the southwestern Caribbean: Rosario Islands, Colombia. *Sci. Total Environ.*, 553: 316-329. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.02.140>
- Restrepo, J.D., R. Escobar and M. Tosic. 2018. Fluvial fluxes from the Magdalena River into Cartagena Bay, Caribbean Colombia: Trends, future scenarios, and connections with upstream human impacts. *Geomorphology*, 302: 92-105. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geomorph.2016.11.007>
- Rogers, C.S. 1990. Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 62: 185-202.
- Roitman, S., T. López-Londoño, F.J. Pollock, K.B. Ritchie, C.T. Galindo-Martínez, K. Gómez-Campo, L.A. González-Guerrero, V. Pizarro, M. López-Victoria, R. Iglesias-Prieto and M. Medina. 2020. Surviving marginalized reefs: assessing the implications of the microbiome on coral physiology and survivorship. *Coral Reefs*, 39: 795-807. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01951-5>
- Rowan, R., N. Knowlton, A. Baker and J. Jara. 1997. Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral bleaching. *Nature*, 388: 265-269. <https://doi.org/10.1038/40843>
- Scheufen, T., R. Iglesias-Prieto and S. Enríquez. 2017a. Changes in the number of symbionts and *Symbiodinium* cell pigmentation modulate differentially coral light absorption and photosynthetic performance. *Front Mar Sci*, 4: 309. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00309>

- Scheufen, T., W.E. Kramer, R. Iglesias-Prieto and S. Enríquez. 2017b. Seasonal variation modulates coral sensibility to heat-stress and explains annual changes in coral productivity. *Sci. Rep.*, 7: 4937. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-04927-8>
- Shantz, A.A. and D.E. Burkepille. 2014. Context-dependent effects of nutrient loading on the coral-algal mutualism. *Ecology*, 95: 1995-2005. <https://doi.org/10.1890/13-1407.1>
- Sheskin, D.J. 2003. Handbook of parametric and nonparametric statistical procedures. Chapman and Hall/CRC.
- Spalding, M., L. Burke, S.A. Wood, J. Ashpole, J. Hutchison and P. Ermgassen. 2017. Mapping the global value and distribution of coral reef tourism. *Mar. Pol.*, 82: 104-113. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2017.05.014>
- Sutherland, K.P., J.W. Porter, J.W. Turner, B.J. Thomas, E.E. Looney, T.P. Luna, M.K. Meyers, J.C. Futch and E.K. Lipp. 2010. Human sewage identified as likely source of white pox disease of the threatened Caribbean elkhorn coral, *Acropora palmata*. *Environ. Microbiol.*, 12: 1122-1131. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2010.02152.x>
- Tosic, M., J.D. Restrepo, S. Lonin, A. Izquierdo and F. Martins. 2019. Water and sediment quality in Cartagena Bay, Colombia: seasonal variability and potential impacts of pollution. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 216: 187-203.
- van Woesik, R., P. Houk, A.L. Isechal, J.W. Idechong, S. Victor and Y. Golbuu. 2012. Climate-change refugia in the sheltered bays of Palau: analogs of future reefs. *Ecol. Evol.*, 2: 2474-2484.
- Vásquez-Elizondo, R.M., L. Legaria-Moreno, M.A. Pérez-Castro, W.E. Kramer, T. Scheufen, R. Iglesias-Prieto and S. Enríquez. 2017. Absorbance determinations on multicellular tissues. *Photosynth. Res.*, 132: 311-324. <https://doi.org/10.1007/s11120-017-0395-6>
- Vega Thurber, R.L., D.E. Burkepille, C. Fuchs, A.A. Shantz, R. McMinds and J.R. Zaneveld. 2014. Chronic nutrient enrichment increases prevalence and severity of coral disease and bleaching. *Glob. Chang. Biol.*, 20: 544-554.
- Vermeij, M.J.A. and R.P.M. Bak. 2002. How are coral populations structured by light? Marine light regimes and the distribution of *Madracis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 233: 105-116. <https://doi.org/10.3354/meps233105>
- Wagner, D.E., P. Kramer and R. van Woesik. 2010. Species composition, habitat, and water quality influence coral bleaching in southern Florida. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 408: 65-78.
- Warner, M.E., G.C. Chilcoat, F.K. McFarland and W.K. Fitt. 2002. Seasonal fluctuations in the photosynthetic capacity of photosystem II in symbiotic dinoflagellates in the Caribbean reef-building coral *Montastraea*. *Mar. Biol.*, 141: 31-38. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0807-8>
- Warner, M.E., T.C. LaJeunesse, J.D. Robison and R.M. Thur. 2006. The ecological distribution and comparative photobiology of symbiotic dinoflagellates from reef corals in Belize: potential implications for coral bleaching. *Limnol. Oceanogr.*, 51: 1887-1897. <https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.4.1887>
- Weber, M., D. de Beer, C. Lott, L. Polerecky, K. Kohls, R.M.M. Abed, T.G. Ferdelman and K.E. Fabricius. 2012. Mechanisms of damage to corals exposed to sedimentation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 109: <https://doi.org/10.1073/pnas.1100715109>
- Weil, E. and N. Knowlton. 1994. A multi-character analysis of the Caribbean coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander, 1786) and its two sibling species, *M. faveolata* (Ellis and Solander, 1786) and *M. franksi* (Gregory, 1895). *Bull. Mar. Sci.*, 55: 151-175.
- Yentsch, C.S., C.M. Yentsch, J.J. Cullen, B. Lapointe, D.A. Phinney and S.W. Yentsch. 2002. Sunlight and water transparency: cornerstones in coral research. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 268: 171-183.
- Zaneveld, J.R., D.E. Burkepille, A.A. Shantz, C.E. Pritchard, R. McMinds, J.P. Payet, R. Welsh, A.M.S. Correa, N.P. Lemoine, S. Rosales, C. Fuchs, J.A. Maynard and R.V. Thurber. 2016. Overfishing and nutrient pollution interact with temperature to disrupt coral reefs down to microbial scales. *Nat. Commun.*, 7: 11833. <https://doi.org/10.1038/ncomms11833>

RECIBIDO / RECEIVED: 13/10/2021

ACEPTADO / ACCEPTED: 22/09/2022