

Nota de Investigación/Research Note

Growth characteristics of skeletons of *Montastraea annularis* (Cnidaria: Scleractinia)
from the northwest coast of Cuba

Características del crecimiento de los esqueletos de *Montastraea annularis* (Cnidaria: Scleractinia)
de la costa noroccidental de Cuba

JP Carricart-Ganivet¹, P González-Díaz²

¹ El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, Av. Centenario Km 5.5, Apdo. Postal 424, Chetumal, Quintana Roo, 77000, México. E-mail: carricart@ecosur.mx

² Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana, Calle 16 # 114e/1ra y 3ra, Miramar, Playa, C.H., Cuba.

Abstract

Growth characteristics (extension rate, density, and calcification rate) were determined using annual growth bands in skeletons of the reef-building coral *Montastraea annularis*, collected at 10 m depth on the northwest coast of Cuba. X-radiography contact prints revealed that the high-density band is formed during the warmest months of the year. Growth characteristics obtained were within the range of values presented by other authors for *M. annularis* in reefs distributed throughout the Atlantic. The relationships among the measured growth characteristics were similar to those previously described by other authors. The relationship found between calcification rate and sea surface temperature gradient in the Caribbean suggests that populations of *M. annularis* on the northwest coast of Cuba are related to populations of this species from the Caribbean and not to those from the Gulf of Mexico.

Key words: calcification rate, Cuba, density, extension rate, proxy environmental records.

Resumen

Se determinaron las características del crecimiento (tasa de extensión, densidad y tasa de calcificación) utilizando las bandas de crecimiento anual de ejemplares del coral constructor de arrecifes *Montastraea annularis*, recolectados a 10 m de profundidad en la costa noroccidental de Cuba. Las bandas de alta densidad se formaron durante los meses más calidos del año. Las características del crecimiento obtenidas estuvieron dentro de los intervalos de valores estimados por otros autores para esta especie en arrecifes del Atlántico. Las relaciones observadas entre las características del crecimiento medidas fueron similares a las descritas previamente por otros autores. La relación observada entre la tasa de calcificación y el gradiente de temperatura del agua superficial en el Caribe sugiere que la población de *M. annularis* en la costa noroccidental de Cuba está relacionada con las poblaciones de esta especie del Caribe y no con las del Golfo de México.

Palabras clave: Cuba, densidad, tasa de calcificación, tasa de extensión, registros ambientales proxy.

Introduction

Knutson *et al.* (1972) discovered that the skeletons of some massive scleractinian corals display an annual growth pattern revealed in X-radiographs of skeletal slices removed from a growth axis as annual pairs of high and low density bands. Since high-resolution proxy climate records are poorly represented in tropical oceans, such banding has provided invaluable information about coral skeletal growth, growth rates, and the environmental conditions under which growth took place in these areas (e.g., Wórum *et al.* 2007, Horta-Puga and Carriquiry 2008). Annual growth characteristics that can be recovered from the density-banding pattern, i.e., skeletal density (g cm^{-3}), include annual extension rate (cm yr^{-1}) and annual calcification rate ($\text{g cm}^{-2} \text{yr}^{-1}$). Annual calcification rate is calculated by multiplying the annual-average skeletal

Introducción

Knutson *et al.* (1972) descubrieron que los esqueletos de algunos corales escleractínios masivos exhiben un patrón de crecimiento anual en forma de pares de bandas de alta y baja densidad, el cual se observa en radiografías tomadas a lajas de esqueleto coralino obtenidas del eje de crecimiento máximo. Como los registros existentes de proxy climáticos de alta resolución en los océanos tropicales son muy escasos, este bandeo ha proporcionado información muy valiosa acerca del crecimiento del esqueleto coralino, las tasas de crecimiento y las condiciones ambientales en las cuales tuvo lugar el crecimiento en estas zonas (e.g., Wórum *et al.* 2007, Horta-Puga y Carriquiry 2008). Las características del crecimiento anual obtenidas a partir del patrón de bandas de densidad, i.e., la densidad esquelética (g cm^{-3}), incluyen la tasa de extensión anual

density by its corresponding annual extension rate (Dodge and Brass 1984).

For the Atlantic tropical region, the massive corals of the genus *Montastraea* are considered the most important reef-builders (Goreau 1959, Weil and Knowlton 1994). This genus is distributed and represented in the West Atlantic by four extant species: *M. annularis*, *M. faveolata*, *M. franksi*, and *M. cavernosa* (Weil and Knowlton 1994, Cairns 1999). The growth characteristics of these species have been used to study local and global environmental changes (e.g., Druffel 1982, Dodge and Lang 1983). Nonetheless, there are still several localities in the West Atlantic where no research on *Montastraea* growth has been conducted.

Numerous fringing and bank-barrier reefs border much of Cuba's 3200-km-long shelf margin, although over 50% are separated from the mainland by cays or by broad, shallow lagoons that contain many patch reefs (Lang *et al.* 1998, Alcolado *et al.* 2000); however, information on coral growth is lacking for this area of the Atlantic. The aim of this paper is to add information regarding skeletal extension, density, and calcification rate to the data bank on skeletal growth of the dominant Caribbean reef-building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander 1786), in two zones of the northwest coast of Cuba, and thus widen our range of observations of this kind for the Atlantic tropical region and increase our understanding of coral growth.

Material and methods

In January 2004, eleven colonies of *M. annularis*, all between 10 and 15 cm in height, were collected at 10 m depth from two reefs on the northwest coast of Cuba (fig. 1): one in the Guanahacabibes Gulf, off the Pinar del Río Province

(cm año⁻¹) y la tasa de calcificación anual (g cm⁻² año⁻¹). La tasa de calcificación anual se calcula multiplicando la densidad anual media del esqueleto por la tasa de extensión anual correspondiente (Dodge y Brass 1984).

Los corales masivos del género *Montastraea* se consideran los constructores arrecifales más importantes del Atlántico tropical (Goreau 1959, Weil y Knowlton 1994). Este género está representado en el Atlántico Occidental por cuatro especies vivientes: *M. annularis*, *M. faveolata*, *M. franksi* y *M. cavernosa* (Weil y Knowlton 1994, Cairns 1999). Las características del crecimiento de estas especies se han utilizado para estudiar cambios ambientales tanto locales como globales (e.g., Druffel 1982, Dodge and Lang 1983). Sin embargo, existen numerosas localidades en esta región en las que no se ha realizado investigación alguna sobre el crecimiento del género.

Una gran proporción de los 3200 km de costa de Cuba se encuentra bordeada por numerosos bancos arrecifales y arrecifes de franja, de los cuales alrededor del 50% se encuentra separado de tierra firme por cayos o lagunas someras que contienen arrecifes en forma de parches (Lang *et al.* 1998, Alcolado *et al.* 2000). Considerando que a la fecha no se ha realizado investigación alguna sobre el crecimiento coralino en esta zona del Atlántico, el propósito de este documento es añadir información acerca de la extensión esquelética, la densidad y la tasa de calcificación a los bancos de datos de crecimiento esquelético del coral constructor dominante *Montastraea annularis* (Ellis y Solander 1786) en dos zonas de la costa noroccidental de Cuba, con el fin de incrementar este tipo de observaciones en el Atlántico tropical y, en general, el conocimiento acerca del crecimiento coralino.

Materiales y métodos

En enero de 2004 se recolectaron 11 colonias de *M. annularis* de entre 10 y 15 cm de altura, a 10 m de profundidad, en dos arrecifes de la costa noroccidental de Cuba (fig. 1), uno en el Golfo de Guanahacabibes, frente a la Provincia de Pinar del Río (22°09'45" N, 84°46'37" W), y el otro al norte de la Bahía de La Habana (23°07'73" N, 82°25'24" W). Se midió la tasa de extensión (cm año⁻¹) con la técnica radiográfica convencional (Knutson *et al.* 1972). Posteriormente se cortaron lajas de 0.7 ± 0.1 cm de ancho, paralelas al eje de crecimiento máximo, con una sierra de roca. Las lajas se radiografiaron con una exposición de 38 kVp por 5 mAs (50 mA por 0.10 s), a 1 m de la fuente.

Se imprimieron positivos en blanco y negro de cada una de las radiografías, sobre los que se identificaron y midieron las bandas de crecimiento de mediados del verano de un año a mediados del verano del año siguiente (Hudson *et al.* 1976), siguiendo el eje de crecimiento máximo, utilizando un vernier digital (0.001 mm de precisión) (Carricart-Ganivet *et al.* 1994). Para medir la densidad (g cm⁻³), cada una de las bandas de crecimiento anual se cortó de la laja a lo largo del borde más reciente de la banda de alta densidad. La densidad se midió por triplicado en cada uno de los fragmentos obtenidos siguiendo

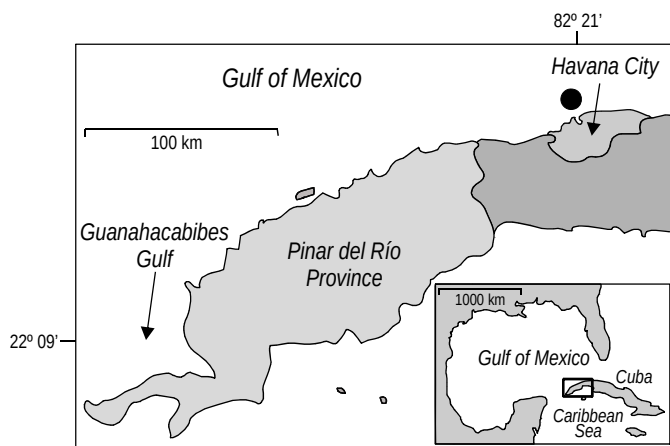


Figure 1. Location of sampling localities (●) off the northwest coast of Cuba: Guanahacabibes Gulf (GG), Pinar del Río Province, and north of Havana Bay, off Havana City.

Figura 1. Localización de las zonas de muestreo (●) en la costa noroccidental de Cuba: Golfo de Guanahacabibes (GG), Provincia de Pinar del Río, y al norte de la Bahía de La Habana, frente a La Habana.

(22°09'45" N, 84°46'37" W), and the other north of Havana Bay (23°07'73" N, 82°25'24" W). Extension rate (cm yr⁻¹) was measured by conventional X-radiograph technique (Knutson *et al.* 1972). Following the main growth axis, slices were cut to a width of 0.7 ± 0.1 cm with a rock saw and X-radiographed. Exposures were at 38 kVp for 5 mAs (50 mA for 0.10 s). The source to subject distance was 1 m.

Annual bands were identified from mid-summer to next mid-summer (Hudson *et al.* 1976), and measurements were made along the main axis of skeleton growth with a digital caliper (0.001 mm precision), using b/w contact prints of the X-radiographs (Carricart-Ganivet *et al.* 1994). To measure density (g cm⁻³), each annual growth band was cut from the slab along the younger edge of the high-density annual growth band. Density was measured in triplicate on growth-band fragments for each annual growth band following the freezing method proposed by Carricart-Ganivet *et al.* (2000). Each fragment was submerged in distilled water for 24 h, to ensure complete water infiltration of all skeletal interstices, and then frozen while still submerged. Excess exterior ice was removed using a scalpel, with excision of part of the skeleton fragment when needed to ensure complete removal of exterior ice. Before thawing, each fragment was weighed on a 0.001-g precision balance. Each fragment was then oven-dried for 48 h at 80°C before being weighed again. Density of each annual growth band was calculated using the following formula:

$$d_b = W_d / ((W_d/d_{ar}) + ((W_f - W_d) / d_{ice}))$$

where d_b is the density of the annual growth band (g cm⁻³); W_d is the dry weight of the fragment (g); d_{ar} is the density of aragonite, 2.93 g cm⁻³ (Liley and Gambill 1986); W_f is the frozen weight of the fragment (g); and d_{ice} is the density of ice, 0.915 g cm⁻³ (Liley and Gambill 1986). Annual calcification rate (g cm⁻² yr⁻¹) was calculated by multiplying the density average of each annual growth band by its corresponding extension rate.

Two sea surface temperature (SST) data sets for the period 1991 to 2003, each one associated with each coral sampling locality (fig. 1), were obtained from the sea ice and SST (HadISST) data set of the Met Office Hadley Centre, United Kingdom (see Rayner *et al.* 2003).

Results

Contact prints were obtained with clear, unambiguous banding of eight specimens: six collected from reefs north of Havana Bay and two from reefs in the Guanahacabibes Gulf. The contact prints of all specimens showed their low-density annual growth band in their apex (fig. 2).

Values of skeletal extension, density, and calcification rate were obtained from 42 annual growth bands. The number of annual growth bands averaged 7 per specimen, and ranged from 3 to 13 for the eight specimens. No significant differences

el método de congelamiento propuesto por Carricart-Ganivet *et al.* (2000). Cada fragmento fue sumergido en agua destilada por 24 h para asegurar la infiltración en todos los intersticios del esqueleto y se congeló aún sumergido. El hielo sobresaliente de los bordes se retiró utilizando un bisturí; en caso necesario se cortó parte del esqueleto para asegurarse que todo el hielo excedente fuera eliminado. Posteriormente, cada uno de los fragmentos se pesó en una balanza analítica con una precisión de 0.001 g antes de su descongelamiento, y todos se secaron por 48 h en un horno a 80°C antes de pesarlos nuevamente. La densidad de cada banda de crecimiento se calculó usando la fórmula siguiente:

$$d_b = W_d / ((W_d/d_{ar}) + ((W_f - W_d) / d_{ice}))$$

donde d_b es la densidad de la banda de crecimiento (g cm⁻³); W_d es el peso seco del fragmento (g); d_{ar} es la densidad de la aragonita, 2.93 g cm⁻³ (Liley y Gambill 1986); W_f es el peso congelado del fragmento (g); y d_{ice} es la densidad del hielo, 0.915 g cm⁻³ (Liley y Gambill, 1986). La tasa anual de calcificación (g cm⁻² año⁻¹) se calculó multiplicando la densidad media de cada banda de crecimiento por la tasa de extensión correspondiente.

Se obtuvieron dos grupos de datos de temperatura superficial del agua (SST por su siglas en inglés), cada uno asociado con cada localidad de muestreo (fig. 1) para el periodo de 1991 a 2003, a partir del conjunto de datos HadISST del Met Office Hadley Centre, del Reino Unido (ver Rayner *et al.* 2003).

Resultados

Se obtuvieron impresiones fotográficas por contacto, de ocho de los ejemplares que presentaron un bandeo claro y sin ambigüedades: seis recolectados de arrecifes al norte de la Bahía de La Habana y dos de arrecifes del Golfo de Guanahacabibes. La banda de crecimiento de baja densidad se observó en el ápice de todos los especímenes (fig. 2).

Se obtuvieron valores de extensión esquelética, densidad y tasa de calcificación de 42 bandas de crecimiento anual. El número de bandas en promedio por espécimen fue de 7, variando de 3 a 13 en los ocho especímenes. No se observaron diferencias significativas en los tres parámetros de crecimiento entre las dos localidades de muestreo (prueba *t* para muestras independientes, $P > 0.05$ en ambos casos). El promedio de la tasa de extensión esquelética resultó de 0.76 cm año⁻¹ con un mínimo de 0.38 cm año⁻¹ y un máximo de 1.24 cm año⁻¹. La densidad media fue de 1.65 g cm⁻³, con un mínimo y máximo de 1.36 y 2.08 g cm⁻³, respectivamente. La tasa media de calcificación fue de 1.26 g cm⁻² año⁻¹, y tuvo una variación de 0.65 a 1.91 g cm⁻² año⁻¹.

No se observaron relaciones entre densidad y tasa de extensión, ni entre densidad y tasa de calcificación (fig. 3a, b). Los parámetros de crecimiento con mayor variabilidad fueron las tasas de extensión y de calcificación, con un coeficiente de variación de 15.7% y 19.3%, respectivamente. La densidad tuvo un coeficiente de variación de 6.6%.



Figure 2. X-radiograph positive of *Montastraea annularis* from a reef north of Havana Bay.

Figura 2. Positivo de una radiografía de *Montastraea annularis* de un arrecife al norte de la Bahía de La Habana.

were computed for the three growth parameters between the two coral sampling localities (*t*-test for independent samples, $P > 0.05$ in both cases). Average skeletal extension rate was 0.76 cm yr^{-1} , and ranged from 0.38 to 1.24 cm yr^{-1} . Mean density was 1.65 g cm^{-3} , with a minimum and maximum of 1.36 and 2.08 g cm^{-3} , respectively. Average calcification rate was $1.26 \text{ g cm}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, and ranged from 0.65 to $1.91 \text{ g cm}^{-2} \text{ yr}^{-1}$.

No relationships were observed between extension rate and density, and between density and calcification rate (fig. 3a, b);

Finalmente, la tasa de calcificación media obtenida en ambas localidades de recolecta se ajustó a la relación de este parámetro y al gradiente ambiental de temperatura del agua superficial del Caribe observado por Carricart-Ganivet (2004) (fig. 4).

Discusión

Varios autores han asociado la formación de bandas de alta densidad en las especies de *Montastraea* en el Atlántico tropical con mayores temperaturas del agua superficial (e.g., Hudson 1981; Dodge y Brass 1984; Carricart-Ganivet *et al.* 1994, 2000; Cruz-Piñón *et al.* 2003; Carricart-Ganivet 2007). Barnes y Lough (1996) hicieron notar que existen contradicciones entre las fechas de formación de las bandas de baja y alta densidad publicadas, de manera que existen trabajos que registran la formación de la banda de alta densidad durante el verano y otros que aseguran lo contrario.

Sin embargo, para las especies de *Montastraea*, Carricart-Ganivet (2007) y Dávalos-Dehullu *et al.* (2008) demostraron que la calcificación se incrementa durante los meses más cálidos del año, dando como resultado estructuras más gruesas y esqueletos más densos que los construidos durante los meses más fríos. En consecuencia y tomando en consideración que todos los especímenes utilizados en el presente trabajo se recolectaron en enero y que en todos los contactos impresos la banda de baja densidad se observa en el ápice de la laja, es razonable pensar que en la costa noroccidental de Cuba, al igual que en otros arrecifes del Atlántico, *M. annularis* deposita su banda anual de alta densidad durante los meses más cálidos del año.

Los valores obtenidos de los tres parámetros se encuentran dentro del intervalo de valores reportado por otros autores para *M. annularis* en arrecifes del Océano Atlántico (tabla 1), y esta variabilidad observada puede explicarse en términos de la

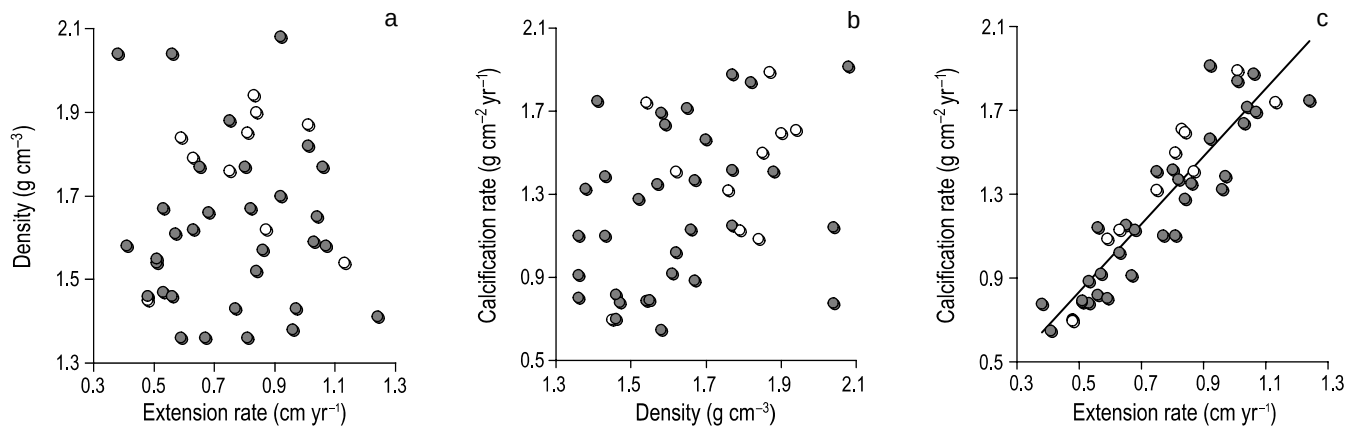


Figure 3. Relationships between the three growth variables in *Montastraea annularis* from the northwest coast of Cuba: (a) density vs. extension rate, (b) calcification rate vs. density, and (c) calcification rate vs. extension rate. Fitted line is given by: calcification rate = $1.62 \text{ extension rate} + 0.03$ ($r^2 = 0.84$, $P < 0.0001$). (●) Reefs off Havana Bay, (○) reefs of the Guanahacabibes Gulf.

Figura 3. Relaciones entre las tres variables de crecimiento de *Montastraea annularis* en la costa noroccidental de Cuba: (a) Densidad vs. tasa de extensión, (b) tasa de calcificación vs. densidad, y (c) tasa de calcificación vs. tasa de extensión. La curva de ajuste está dada por: tasa de calcificación = $1.62 \text{ tasa de extensión} + 0.03$ ($r^2 = 0.84$, $P < 0.0001$). (●) Arrecifes frente a la Bahía de La Habana, (○) arrecifes del Golfo de Guanahacabibes.

however, extension rate and calcification rate presented a significant positive correlation (fig. 3c). Extension rate and calcification rate were the more variable growth parameters, with a coefficient of variation of 15.7% and 19.3%, respectively, while density presented a coefficient of variation of 6.6%.

Finally, the mean calcification rate obtained for both collection sites fitted the relationship of this growth parameter and the environmental gradient of SST observed by Carricart-Ganivet (2004) for the Caribbean (fig. 4).

Discussion

The formation of high-density bands in *Montastraea* species has been linked to warmer SST by several authors throughout the tropical Atlantic (e.g., Hudson 1981; Dodge and Brass 1984; Carricart-Ganivet *et al.* 1994, 2000; Cruz-Piñón *et al.* 2003; Carricart-Ganivet 2007). Barnes and Lough (1996) noted that published works on the timing of annual low and high density bands present contradictions, with some studies reporting that high density bands are formed during summer and others claiming the opposite.

Nonetheless, for *Montastraea* species, Carricart-Ganivet (2007) and Dávalos-Dehullu *et al.* (2008) showed that increased calcification during the warmest months of the year results in thicker structures and denser skeletons than during the coldest months. Thus, since all specimens studied herein were collected in January and all contact prints showed the low-density annual growth band in the apex of the slice, it is reasonable to think that *M. annularis*, as in other Atlantic reefs, also develops its high-density annual growth band during the warmest months of the year on the northwest coast of Cuba.

The values of the three parameters reported here are within the range of values presented by other authors for *M. annularis* in reefs distributed throughout the Atlantic Ocean (table 1), and this range of values can be explained mostly in terms of the different environmental conditions involved in coral growth, such as temperature, depth, water turbidity, sedimentation rate, and nutrient and wave exposure, which represent most of the tolerance range of the species (Carricart-Ganivet 2007). Also, earlier reports on coral growth of *M. annularis* did not consider that this species has been determined to be a complex of sibling species (Knowlton *et al.* 1992, Weil and Knowlton 1994).

The relationships between the three growth parameters observed here (fig. 3) are similar to those previously described for *M. annularis* growing within a single reef (see Dodge and Brass 1984, Carricart-Ganivet *et al.* 2000, Carricart-Ganivet and Merino 2001, Carricart-Ganivet 2004). The strong positive relationship between extension rate and calcification rate (fig. 3c), based on the regression of annual growth values for the two reefs (years of high extension are years of high calcification and years of low extension are years of low calcification), indicates that variations in calcification rate are more closely linked to variations in extension rate than to variations in density. That density was the most conservative growth

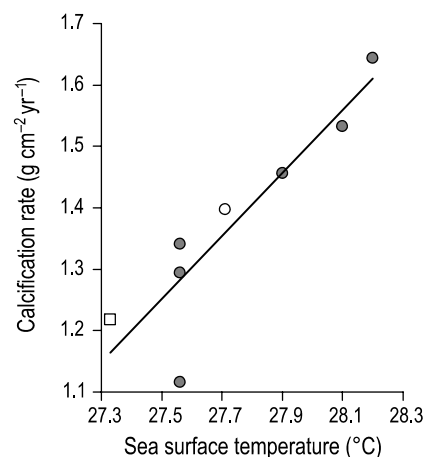


Figure 4. Calcification rate in *Montastraea annularis* as a function of the mean annual sea surface temperature (SST) in the Caribbean. (●) Calcification rates from Carricart-Ganivet (2004). Mean calcification rates from the reefs north of Havana Bay (□) and of the Guanahacabibes Gulf (○). Fitted line is given by: calcification rate = 0.51 SST – 12.85 ($r^2 = 0.82$, $P < 0.002$).

Figura 4. Tasa de calcificación de *Montastraea annularis* en función de la media anual de la temperatura del agua de mar superficial (SST) en el Caribe. (●) Datos de Carricart-Ganivet (2004). Tasas medias de calcificación de los arrecifes al norte la Bahía de La Habana (□) y del Golfo de Guanahacabibes (○). La curva de ajuste está dada por: tasa de calcificación = 0.51 SST – 12.85 ($r^2 = 0.82$, $P < 0.002$).

variabilidad en las condiciones ambientales relacionadas con el crecimiento coralino, como temperatura, profundidad, turbidez, tasa de sedimentación, nutrientes y exposición al oleaje, lo que representa en gran medida el rango de tolerancia de las especies (Carricart-Ganivet 2007). Además, algunos de los trabajos previos sobre el crecimiento de *M. annularis* no consideraron que esta especie en realidad pertenece a un complejo de especies hermanas (Knowlton *et al.* 1992, Weil y Knowlton 1994).

Las relaciones observadas entre los tres parámetros de crecimiento (fig. 3) son similares a las descritas previamente para *M. annularis* cuando crece en un solo arrecife (ver Dodge y Brass 1984, Carricart-Ganivet *et al.* 2000, Carricart-Ganivet y Merino 2001, Carricart-Ganivet 2004). En la curva de regresión de los valores de crecimiento anual en los dos arrecifes (fig. 3c) se observa una fuerte relación positiva entre las tasas de extensión y de calcificación (los años con una extensión alta son los años de alta calcificación y viceversa), lo que indica que las variaciones en la tasa de calcificación están más estrechamente relacionadas con las variaciones en la tasa de extensión que con las variaciones en la densidad. El que la densidad resultara el parámetro de crecimiento más conservador indica que esta correlación puede ser resultado de la forma en la que se calculó la tasa de calcificación, es decir, como el producto de un parámetro muy variable (tasa de extensión) y un parámetro poco variable (densidad). Adicionalmente, dado que las especies de *Montastraea* incrementan su calcificación para construir esqueletos más densos, y la calcificación se

Table 1. Extension rate, density, and calcification rate of *Montastraea annularis* from several localities in the tropical Atlantic. Maximum and minimum values of each growth parameter in parentheses.

Tabla 1. Tasa de extensión, densidad y tasa de calcificación de *Montastraea annularis* para varias localidades del Atlántico tropical. Máximos y mínimos de cada parámetro entre paréntesis.

Reference	Locality	Depth (m)	N	Extension rate (cm)	Density (g cm ⁻³)	Calcification rate (g cm ⁻² yr ⁻¹)
Baker and Weber (1975)	St. Croix, Virgin Islands	4.5–18	60	0.91 (0.65–1.04)	1.73 (1.60–1.82)	1.57 (1.18–1.76)
Dustan (1975)	Discovery Bay, Jamaica	8–24	–	0.38 (0.17–0.67)	1.71 (1.39–1.94)	0.65*
Graus and Macintyre (1982)	Carrie Bow Cay, Belize	1–25	–	0.76 (0.63–0.93)	1.80 (1.55–1.99)	1.35*
Dodge and Brass (1984)	St. Croix, US Virgin Islands	3–8	607	0.98 (0.61–1.44)	1.28 (0.78–1.63)	1.23 (0.77–1.58)
Carricart-Ganivet <i>et al.</i> (2000)	Mexican Caribbean	1.5–10	125	0.87 (0.55–1.54)	1.74 (1.30–2.10)	1.50 (0.91–2.80)
Carricart-Ganivet and Merino (2001)	Southern Gulf of Mexico	10	237	0.87 (0.44–1.37)	1.61 (1.17–2.29)	1.39 (0.73–2.32)
This study	Northwest coast of Cuba	10	42	0.76 (0.38–1.24)	1.65 (1.36–2.08)	1.26 (0.65–1.91)

* Calcification rate calculated from extension rate and density data.

parameter indicates that this correlation may arise from the way calcification rate was calculated, i.e., as the product of a high variable parameter (extension rate) and a low variable parameter (density). Moreover, since *Montastraea* species increase calcification to construct denser skeletons, and calcification rate increases with SST (Carricart-Ganivet 2004), this relationship is possible only within a single reef, with small variations in SST.

As the northwest coast of Cuba is geographically considered part of the Gulf of Mexico, the fact that the mean calcification rate obtained for both collection localities fits the relationship between this growth parameter and the environmental gradient of SST observed by Carricart-Ganivet (2004) for the Caribbean (fig. 4) was unexpected. This result suggests that the populations of *M. annularis* on the northwest coast of Cuba are related to populations from the Caribbean region, instead of to populations from the Gulf of Mexico, and can be explained only in terms of poor larval connectivity and genetic isolation. Carricart-Ganivet (2004) found two separated relationships between calcification rate and SST, one for the Gulf of Mexico and another for the Caribbean. Based on the oceanographic conditions and upwelling off the northern part of the Yucatán Peninsula (Merino 1997; Zavala *et al.* 2002, 2003), this author proposed that populations of *M. annularis* from the Gulf of Mexico are probably genetically isolated from those from the Caribbean, with poor larval connectivity as observed for other coral species (Jordán-Dahlgren 1992, 2002).

incrementa con la SST (Carricart-Ganivet 2004), esta relación sólo es posible en un mismo arrecife, con pequeñas variaciones de SST.

El hecho de que la tasa media de calcificación obtenida en ambas localidades se ajuste a la relación de este parámetro de crecimiento con el gradiente ambiental de SST observado en el Caribe por Carricart-Ganivet (2004) fue inesperado, ya que la costa noroccidental de Cuba se considera geográficamente como parte del Golfo de México. Este resultado sugiere que las poblaciones de *M. annularis* en la costa noroccidental de Cuba tienen mayor relación con las del Caribe que con las del Golfo de México, lo que sólo puede explicarse en términos de un pobre transporte de larvas y de aislamiento genético. Carricart-Ganivet (2004) encontró dos relaciones separadas entre tasa de calcificación y SST en el Golfo de México y el Caribe. Con base en las condiciones oceanográficas y las surgencias en la zona norte de la Península de Yucatán (Merino 1997; Zavala *et al.* 2002, 2003), este autor sugirió que las poblaciones de *M. annularis* del Golfo de México y del Caribe podrían estar aisladas genéticamente y tener una conectividad de larvas muy pobre como se ha observado en otras especies de corales (Jordán-Dahlgren 1992, 2002).

Agradecimientos

Esta investigación contó con el apoyo de fondos del CONACyT (proyecto U48757-F). Los comentarios de un revisor anónimo mejoraron sustancialmente este manuscrito.

Acknowledgements

This research was supported by grants from CONACYT (project U48757-F). The comments of one anonymous reviewer notably improved the manuscript. We thank I Rodríguez-Mauri and C Varela (Marine Research Centre, Havana University) for their assistance with field collections. AU Beltrán-Torres and FG Pool-Jiménez (ECOSUR) helped with laboratory work, H Bahena-Basave (ECOSUR) made the contact prints of the X-radiographs, and D Guggenheim (Harte Research Institute) sponsored part of the field work.

References

- Alcolado PM, Claro R, Martínez-Daranas B, Menéndez-Macías G, García-Parrado P, Cantelar-Ramos K, Espinosa-Sáez J, del Valle-García R, Martínez-Iglesias JC, Neff T. 2000. Estado general de los arrecifes coralinos de Cuba y propuestas de manejo ambiental. Informe Final del Proyecto. Instituto de Oceanología, La Habana.
- Baker PA, Weber JN. 1975. Coral growth rate: Variation with depth. *Earth Planet. Sci. Lett.* 27: 57–61.
- Barnes DJ, Lough JM. 1996. Coral skeletons: Storage and recovery of environmental information. *Global Change Biol.* 2: 569–582.
- Cairns SD. 1999. Species richness of recent Scleractinia. *Atoll Res. Bull.* 59: 1–46.
- Carricart-Ganivet JP. 2004. Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 302: 249–260.
- Carricart-Ganivet JP. 2007. Annual density banding in massive coral skeletons: Result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity? *Mar. Biol.* 153: 1–5.
- Carricart-Ganivet JP, Merino M. 2001. Growth responses of the reef building coral *Montastraea annularis* along a gradient of continental influence in the southern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 68: 133–146.
- Carricart-Ganivet JP, Horta-Puga G, Ruiz-Zárate MA, Ruiz-Zárate E. 1994. Tasas retrospectivas de crecimiento del coral hermatípico *Montastraea annularis* (Scleractinia: Faviidae) en arrecifes al sur del Golfo de México. *Rev. Biol. Trop.* 42: 517–523.
- Carricart-Ganivet JP, Beltrán-Torres AU, Merino M, Ruiz-Zárate MA. 2000. Skeletal extension, density and calcification rate of the reef building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) in the Mexican Caribbean. *Bull. Mar. Sci.* 66: 215–224.
- Cruz-Piñón G, Carricart-Ganivet JP, Espinoza-Avalos J. 2003. Monthly skeletal extension rates of the hermatypic corals *Montastraea annularis* and *Montastraea faveolata*: Biological and environmental controls. *Mar. Biol.* 143: 491–500.
- Dávalos-Dehullu E, Hernández-Arana H, Carricart-Ganivet JP. 2008. On the causes of density banding in skeletons of corals of the genus *Montastraea*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 365: 142–147.
- Dodge RE, Lang JC. 1983. Environmental correlates of hermatypic coral (*Montastraea annularis*) growth on the East Flower Gardens Bank, northwest Gulf of Mexico. *Limnol. Oceanogr.* 28: 228–240.
- Dodge RE, Brass GW. 1984. Skeletal extension, density and calcification of the reef coral, *Montastraea annularis*: St. Croix, US Virgin Islands. *Bull. Mar. Sci.* 34: 288–307.
- Druffel EM. 1982. Banded corals: Changes in oceanic carbon-14 during the Little Ice Age. *Science* 218: 13–19.
- Dustan P. 1975. Growth and form in the reef building coral *Montastraea annularis*. *Mar. Biol.* 33: 101–107.
- Goreau TF. 1959. The ecology of Jamaican coral reefs. I. Species composition and zonation. *Ecology* 40: 67–90.
- Agradecemos a I Rodríguez-Mauri y a C Varela (Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana) por su asistencia en las colectas. AU Beltrán-Torres y FG Pool-Jiménez (ECOSUR) auxiliaron con el trabajo de laboratorio, H Bahena-Basave (ECOSUR) realizó la impresión de los contactos y D Guggenheim (Harte Research Institute) patrocinó parte del trabajo de campo.
- Graus RR, Macintyre IG. 1982. Variation in growth forms of the reef coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander): A quantitative evaluation of growth response to light distribution using computer simulation. In: Rutzler K, Macintyre IG (eds.), *The Atlantic Barrier Reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize*. Scientific Reports I, Smithsonian Contributions to the Marine Sciences, No. 12, Smithsonian Institution Press, Washington DC, pp. 441–464.
- Horta-Puga G, Carriquiry JD. 2008. Growth of the hermatypic *Montastraea cavernosa* in the Veracruz Reef System. *Cienc. Mar.* 34: 107–112.
- Hudson JH. 1981. Growth rates in *Montastraea annularis*: A record of environmental change in Key Largo Coral Reef Marine Sanctuary, Florida. *Bull. Mar. Sci.* 31: 444–459.
- Hudson JH, Shinn EA, Halley RB, Lidz B. 1976. Sclerochronology: A tool for interpreting past environments. *Geology* 4: 361–364.
- Jordán-Dahlgren E. 1992. Recolonization patterns of *Acropora palmata* in a marginal environment. *Bull. Mar. Sci.* 51: 104–117.
- Jordán-Dahlgren E. 2002. Gorgonian distribution patterns in coral reef environments of the Gulf of Mexico: Evidence of sporadic ecological connectivity? *Coral Reefs* 21: 205–215.
- Knowlton N, Weil E, Weigt LA, Guzmán HM. 1992. Sibling species in *Montastraea annularis*, coral bleaching and the coral climate record. *Science* 255: 330–333.
- Knutson DW, Buddemeier RW, Smith SV. 1972. Coral chronometers: Seasonal growth bands in reef corals. *Science* 177: 270–272.
- Lang J, Alcolado P, Carricart-Ganivet JP, Chiappone M, Curran A, Dustan P, Gaudian G, Gerales F, Gittings S, Smith R, Tunnell JW, Wiener J. 1998. Status of coral reefs in the northern areas of the wider Caribbean. In: Wilkinson C (ed.), *Status of Coral Reefs of the World: 1998*. Australian Institute of Marine Science, Townsville, pp. 123–134.
- Liley PE, Gambill WR. 1986. Sección 3. Datos de Física y Química. In: Perry RH, Chilton CH (eds.), *Manual del Ingeniero Químico*. Vol. 1. Quinta edición (segunda edición en español). McGraw-Hill, México DF.
- Merino M. 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: Hydrographic evidence. *J. Mar. Res.* 13: 101–121.
- Rayner NA, Parker DE, Horton EB, Folland CK, Alexander LV, Rowell DP, Kent EC, Kaplan A. 2003. Global analyses of sea surface temperature, sea ice, and night marine air temperature since the late nineteenth century. *J. Geophys. Res.* 108: 4407, doi:10.1029/2002JD002670.
- Weil E, Knowlton N. 1994. 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.
- Wórum FP, Carricart-Ganivet JP, Benson L, Golicher D. 2007. Simulation and observations of annual density banding in skeletons of *Montastraea* (Cnidaria: Scleractinia) growing under thermal stress associated with ocean warming. *Limnol. Oceanogr.* 52: 2317–2323.
- Zavala-Hidalgo J, Parés-Sierra A, Ochoa J. 2002. Seasonal variability of the temperature and heat fluxes in the Gulf of Mexico. *Atmósfera* 15: 81–104.

Zavala-Hidalgo J, Morey SL, O'Brien JJ. 2003. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *J. Geophys. Res.* 108(C12): 3389, doi:10.1029/2003JC001879.

*Recibido en abril de 2008;
aceptado en marzo de 2009.*