

DINÁMICA DE LAS INTERACCIONES ALGA-CORAL EN DOS BAHÍAS DE LA REGIÓN DE SANTA MARTA (CARIBE COLOMBIANO) CON DISTINTO GRADO DE INFLUENCIA ANTROPOGÉNICA

Nazira Mejía-Niño y Jaime Garzón-Ferreira.

RESUMEN

Para contribuir al conocimiento del impacto potencial de las macroalgas sobre las comunidades coralinas se desarrolló el presente trabajo con el fin de evaluar la presencia y la dinámica de las interacciones alga-coral en colonias coralinas de dos bahías de la región de Santa Marta. Para este fin se establecieron dos estaciones en la Bahía de Chengue, ubicada dentro del Parque Nacional Natural Tayrona y alejada de los focos de influencia antropogénica, y dos en la Bahía de Santa Marta, adyacente a los impactos de la ciudad del mismo nombre. En cada estación se fijaron al azar tres transectos lineales y se seleccionaron en total 270 colonias de coral. Sobre las colonias se evaluaron mensualmente: los tipos de interacciones presentes con las algas a partir de cinco categorías dependientes de la distancia existente entre el alga y el coral, las categorías algales más frecuentes en la interacción y la dinámica de las interacciones a lo largo de los dos periodos climáticos. Se registró un total de 1956 interacciones de las cuales un 67% correspondió a la categoría contacto directo, el 22% a contacto indirecto, el 6% a cubrimiento y el 5% a la categoría no contacto. Así mismo el 58% de las interacciones se dio con algas cespitosas, 27% con algas frondosas y 15 % con algas incrustantes. Únicamente las interacciones con algas frondosas y cespitosas presentaron diferencias significativas entre las dos bahías. En Chengue se evidenció cierta estacionalidad para estos dos grupos y el predominio de cada uno dependió de la época climática, mientras que en Santa Marta durante todo el estudio dominaron las interacciones con los céspedes algales. Por otra parte, las categorías cubrimiento y contacto directo fueron las únicas que presentaron diferencias significativas entre bahías; aunque en ambas localidades predominaron las interacciones por contacto directo, en Chengue se observó un ligero incremento en los cubrimientos en el mes de diciembre, cuando a la vez se presentaron los mayores encuentros con algas frondosas. En Santa Marta, por el contrario, los cubrimientos estuvieron ausentes y las interacciones por contacto directo dominaron a lo largo del estudio. Al relacionar la categoría de interacción con el grupo algal se observó que las algas frondosas fueron el único grupo que cubrió el tejido vivo de las colonias coralinas.

PALABRAS CLAVES: Arrecifes coralinos, Algas, Interacciones, Santa Marta, Colombia, Caribe.

ABSTRACT

Dynamics of algae-coral interactions in two bays of the Santa Marta region (Colombian Caribbean) with a different degree of anthropogenic influence. As a contribution to understanding the potential impact of macroalgae on coral communities, this work evaluated the presence and dynamics of algae-coral interactions in two bays of the Santa Marta region. Two stations were sampled in Chengue Bay, located within the Tayrona Natural Park, and two other in the Santa Marta Bay which is adjacent to the city of Santa Marta. Three permanent 10 m belt transects were settled at each station, at which a total of 270 coral colonies were monitored monthly. Algae - coral interactions were recorded from each

colony based on five categories defined by the distance between the coral tissue and the algal mat. A total of 1956 interactions were recorded, 67% of which corresponded to direct contacts, 22% to indirect contacts, 6% to algae overgrowths and 5% to no contacts. Likewise, 58% of the interactions were with algal turfs, 27% with frondose algae, and 15% with crustose algae. There were significant differences between the two bays on the frequency of interactions only for algal turfs and frondose algae. Some seasonal changes were observed for these two groups in Chengue, while in Santa Marta the interactions were dominated all the time by algal turfs. Significant differences were recorded also between the two bays for algae overgrowth and direct contact categories. Although direct contacts were the most common at both locations, Chengue showed a light increase of overgrowths in December when interactions with frondose algae were highest. On the contrary, overgrowths were absent and direct contacts were more frequent in Santa Marta. Frondose algae was the only algal group found growing over live tissues of coral colonies.

KEY WORDS: Coral Reef, Algae, Interactions, Santa Marta, Colombia, Caribbean.

INTRODUCCIÓN

Las macroalgas son un componente importante en las comunidades de arrecifes coralinos ya que juegan un sobresaliente papel ecológico y ambiental en las áreas donde estos se desarrollan (McCook, 1996). Pero a la vez son los mayores competidores por espacio, luz y nutrientes con los corales; por eso se cree que están afectando la salud coralina de muchos arrecifes en el mundo, ya que algunas veces, principalmente cuando se reducen las tasas de herbivoría, son capaces de invadir a los corales y del encuentro entre estos dos grupos generalmente resultan ganando las algas (Hughes, 1994). Las macroalgas pueden afectar adversamente la sobrevivencia y distribución de los corales, mediante mecanismos de abrasión y apropiación del espacio (Chadwick, 1988; Hughes, 1989; Tanner, 1995). La capacidad de invasión de las algas en los arrecifes es tan fuerte que en muchos casos las colonias coralinas resultan sofocadas al ser recubiertas por algas vecinas o por movimientos en los márgenes del tejido vivo que afectan la retracción y expansión de los pólipos (Coyer *et al.*, 1993; Tanner, 1995), provocando también bajas tasas de reclutamiento coralino (Littler y Littler, 1988). El incremento algal se presenta por diversos factores que favorecen su desarrollo como: la disminución de herbívoros (Carpenter, 1986; Hughes, 1989, 1994; Hay, 1991), aumento de niveles de nutrientes (Tomasick y Sander, 1987), cambios climáticos estacionales y variaciones en el ambiente físico (Vuki y Price, 1994; Kaehler y Williams, 1998). Por lo tanto las variaciones estacionales de estos factores generan periodos favorables o desfavorables para el desarrollo de las macroalgas, observándose diferencias marcadas en diversidad y abundancia principalmente en épocas de afloramiento (Bula – Meyer, 1990; Ormond y Banaimoun, 1994; Vuki y Price, 1994).

Concretamente sobre la competencia entre corales y algas es poco lo que se ha investigado, a pesar de que este es un hecho que ocurre ampliamente en muchos arrecifes del mundo. Al respecto, Tanner (1995) afirma que existen diferentes tipos de interacciones entre corales escleractinios y macroalgas, como los encuentros naturales o contactos directos, cubrimientos y las interacciones alelopáticas que pueden afectar la supervivencia y desarrollo de los corales; anotando además que la cobertura coralina se encuentra influenciada por la presencia de las algas las cuales hacen que esta varíe notablemente. McCook *et al.* (2001) sugieren que existe una ligera evidencia de que cuando las algas ocupan el espacio de los corales es más una consecuencia y no una causa de la mortalidad coralina. En Colombia, Arenas (1999) evaluó el efecto de las algas bentónicas en colonias coralinas transplantadas en el arrecife de Isla Grande (Parque Nacional Natural Corales del Rosario), determinando

que ellas no afectaron la sobrevivencia de las colonias; sin embargo, las interacciones entre estos dos grupos produjeron pequeñas lesiones en los corales.

En el presente trabajo se evaluó la presencia de los diversos tipos de interacciones alga-coral en dos bahías de la región de Santa Marta (Caribe colombiano), en relación con las categorías de algas (grupos funcionales) y los cambios estacionales del área. Se tomó como característica diferencial entre las dos bahías el grado de deterioro ambiental ya que los corales son organismos vulnerables a los cambios ambientales incluyendo el impacto de las actividades humanas. Variables como la sedimentación y el aumento de nutrientes en aguas costeras ejercen un efecto negativo en el desarrollo coralino y a la vez este incremento puede favorecer a la proliferación de las algas las cuales como ya se ha mencionado son uno de los principales competidores con los corales. El desarrollo coralino de los arrecifes de la Bahía de Santa Marta, en contraste con la Bahía de Chengue, ha evidenciado signos de degradación progresiva y aún se carece de estudios que determinen exactamente si este hecho está influenciado por contaminación antropogénica o es causa de otros factores naturales.

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio la comprenden la Bahía de Santa Marta y la Bahía de Chengue, ubicada dentro del Parque Nacional Natural Tayrona (Figura 1). En términos generales la región exhibe cuatro periodos climáticos durante el año, alternando épocas húmedas (septiembre a diciembre) con secas (diciembre – abril). Durante el periodo seco prevalecen los vientos Alisios, la precipitación es poca y se genera una surgencia caracterizada por la presencia de aguas claras con bajas temperaturas (21 - 26,4°C), altas salinidades (36,1 - 37,4), y mayor contenido de nutrientes. En la época húmeda prevalecen los vientos del sur-oeste, la precipitación es elevada (52% del total anual) y se presenta la contracorriente de Panamá con la cual arriban aguas ricas en nutrientes provenientes de la Ciénaga Grande de Santa Marta y ríos aledaños a la región. La temperatura del agua aumenta (27,4 y 28,6°C), disminuye la salinidad (35,1 y 36,4) y la carga de sedimentos se hace mayor incrementando así la turbidez (Ramirez, 1983; Bula- Meyer, 1985).

Bahía de Santa Marta

Se localiza entre los 11° 14' 15" a 11° 15' 30" latitud Norte y 74° 13' 12" a 74° 14' 30" longitud Oeste. Las aguas de la bahía constantemente están influenciadas por fuentes de contaminación antropogénica provenientes de varios focos como son la playa del Boquerón (aguas servidas de la ciudad), el Terminal Marítimo (desechos portuarios e industriales) y el río Manzanares (sedimentos y residuos domésticos), entre otros. Estas condiciones no parecen proporcionar un ambiente adecuado para que los arrecifes alcancen su óptimo desarrollo presentando en las últimas décadas poca cobertura y diversidad (Acosta, 1989; Werding y Sanchez, 1989).

Las dos estaciones de muestreo se localizan una hacia el costado occidental de la península de Punta de Betín (Figura 1) y la otra hacia el costado sur occidental del Islote El Morro. La cobertura coralina promedio oscila alrededor del 20,3% y 28%, respectivamente (Acosta, 1989). Entre las especies predominantes se encuentran *Porites astreoides*, *Diploria strigosa*, *D. clivosa*, *Montastraea annularis*, *M. cavernosa*, *Siderastrea siderea*, *S. radians*, *Stephanocoenia intersepta*, *Madracis decactis*, *Dichocoenia stokesii*,

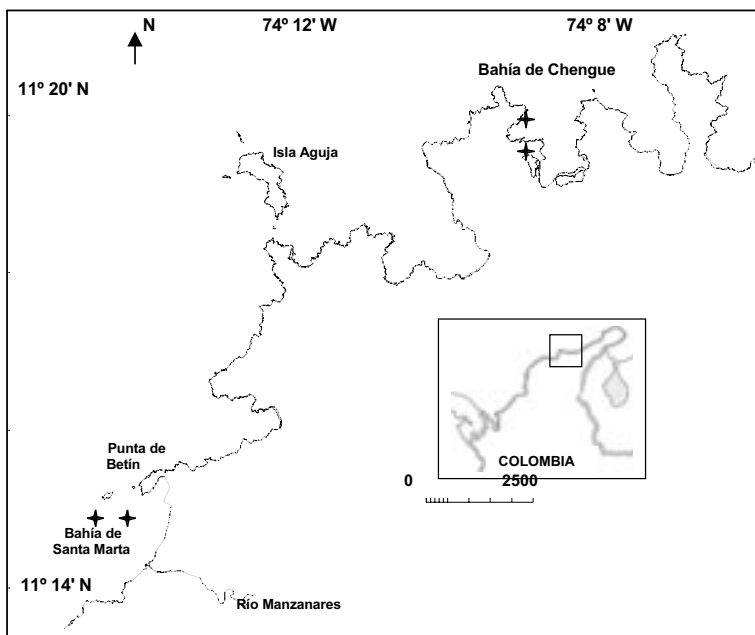


Figura 1. Área de estudio indicando las bahías de Santa Marta y Chengue con las estaciones de muestreo. Escala de la reglilla en metros.

Colpophyllia natans, *Agaricia agaricites*, *Favia fragum*, *Meandrina meandrites*, *Millepora complanata*, *M. squarrosa* y *M. alcornis* (Prahl y Erhardt, 1985). Sin embargo, la especie dominante en la zona es *M. cavernosa*, posiblemente por su gran tolerancia a factores tensores como sedimentación y baja intensidad lumínica (Acosta, 1989).

Bahía de Chengue

Ubicada dentro del Parque Nacional Natural Tayrona, aproximadamente a 14 km al este de Santa Marta. Su punto medio se ubica a los 11° 20' de latitud Norte y 74° 08' de longitud Oeste (Figura 1). En contraste con la Bahía de Santa Marta, se halla alejada de los focos de contaminación, no recibe descargas de aguas servidas ni aportes fluviales directos, y sus formaciones coralinas se encuentran en mejor estado de conservación (Solano, 1987; Garzón-Ferreira y Cano, 1991). Las dos estaciones se ubican hacia el costado oriental de la bahía (Figura 1) y en general dominan allí colonias masivas de especies como: *Siderastrea radians*, *Montastraea annularis*, *Diploria strigosa*, *D. clivosa*, *P. astreoides*, *Meandrina meandrites* y *Colpophyllia natans*, esta última incluso llega a formar parches monoespecíficos (Solano, 1987; Garzón-Ferreira y Cano 1991). Durante 1993 la cobertura de coral vivo alcanzó valores promedio de 26% y 42% en las estaciones (Garzón-Ferreira, 1998). Las algas son abundantes en todo el arrecife alcanzando coberturas entre el 48,2 y 52,7% en las estaciones (Rodríguez-Ramírez *et al.* 1998); no obstante su presencia varía según la época climática reinante, con una mayor abundancia en la época seca mayor y una disminución en la época húmeda. Entre los géneros

que predominan se encuentran *Dictyota*, *Padina*, *Lobophora*, *Halimeda* y *Sargassum* entre otros (Bula-Meyer, 1990; Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira, 1998).

MATERIALES Y MÉTODOS

En las dos bahías se seleccionaron cuatro estaciones entre los 9 y 12 metros de profundidad, en cada estación se fijaron al azar tres transectos permanentes de banda de 10 x 2 m paralelos a las isóbatas de profundidad. La incidencia de las interacciones alga-coral se evaluó mensualmente, durante un periodo de ocho meses (noviembre de 1998 a junio de 1999), sobre doscientas setenta (270) colonias de coral (Tabla 1), distribuidas dentro de los transectos señalados y en las cuales se tuvieron en cuenta los diferentes tipos de interacciones y la categoría algal predominante en los encuentros. En cada transecto se marcaron al azar colonias coralinas que presentaran algún tipo de interacción con un grupo algal. Sobre cada colonia marcada se identificó la especie de coral y en cada muestreo se registró la categoría algal interactuante y el tipo de interacción alga-coral. Los tipos de interacciones fueron identificados a partir de las siguientes categorías (adaptado de De Ruyter van Steveninck *et al.*, 1988; Aerts y van Soest, 1997):

A. CUBRIMIENTO: Invasión o crecimiento algal mayor de 5 mm desde el borde de la colonia hacia el tejido vivo del coral.

B. CONTACTO DIRECTO: Establecimiento del alga en la periferia o margen del tejido vivo del coral, la distancia entre el alga y el coral es de 0,0 mm.

C. CONTACTO INDIRECTO: Crecimiento algal cerca al margen del área viva del coral, la distancia entre alga y coral es menor a 30 mm. (Se considera contacto ya que algunas colonias poseen filamentos mesentéricos que pueden extenderse hasta esa longitud y ser empleados para su defensa).

D. NO CONTACTO: Crecimiento algal entre 30 y 60 mm de distancia del margen del área viva del coral.

Tabla 1. Número de colonias de las especies coralinas monitoreadas para evaluar las interacciones alga-coral en las bahías de Chengue y Santa Marta durante el periodo de estudio (noviembre de 1998 a junio de 1999).

Especie de Coral	CHENGUE	SANTA MARTA	Total
<i>Agaricia agaricites</i>	0	2	2
<i>Colpophyllia natans</i>	34	1	35
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	7	0	7
<i>Diploria strigosa</i>	81	6	87
<i>Montastraea annularis</i>	19	0	19
<i>Montastraea cavernosa</i>	22	36	58
<i>Montastraea faveolata</i>	20	0	20
<i>Meandrina meandrites</i>	3	6	9
<i>Porites asteroides</i>	12	3	15
<i>Siderastrea siderea</i>	16	2	18
Total	214	56	270

Las categorías de algas se obtuvieron con base en la formación de grupos funcionales propuestos por Steneck y Dethier (1994), las cuales tienen en cuenta las características morfológicas y ecológicas de las especies como la resistencia a herbívoros y el ciclo de vida, entre otros. Se trabajó por grupos funcionales dado que las comunidades algales cuando son estudiadas a este nivel parecen ser mucho más predecibles que cuando son estudiadas a nivel de especie (Steneck y Dethier, 1994). Igualmente los efectos de las algas en los corales pueden ser evaluados efectivamente bajo este criterio (McCook *et al.*, 2001).

Las interacciones se cuantificaron, tabularon y graficaron por estación para los meses de muestreo en porcentajes relativos al total de interacciones presentes en cada mes. Las diferencias en las interacciones por categoría algal y por tipos de interacción entre las dos bahías y épocas climáticas se determinaron usando un análisis de varianza no paramétrico (Kruskal–Wallis) con un nivel de confianza del 95%. Los análisis paramétricos no fueron aplicados dado que los datos aún transformados ($\arcsen x^{1/2}$) no cumplieron con los supuestos de normalidad (prueba de Shapiro–Wilk) y homoscedasticidad (test de Bartlett's) (Sokal y Rohlf, 1979). En todos los análisis realizados en el estudio se observó que tanto los transectos como las dos estaciones de cada bahía no mostraron variabilidad alguna, por tanto en las ANOVAs acá presentadas se consideraron las bahías como estaciones y las estaciones como réplicas. Para establecer la relación existente entre tipo de interacción y categoría algal se agruparon y cuantificaron las interacciones para cada colonia de acuerdo con la asociación de un tipo de interacción y una categoría algal determinada, independientemente del tiempo de duración del mismo. La relación entre los tipos de interacción y las categorías algales se determinó a partir de tablas de contingencia con un Test de bondad de ajuste (χ^2) con un nivel de significancia del 95% (Sokal y Rohlf, 1979), probando la hipótesis (H_0) de que el tipo de interacción es independiente del grupo algal interactuante. Las pruebas estadísticas fueron realizadas usando el programa Statistica para windows versión 4,2.

RESULTADOS

Interacciones por categorías algales

En las 270 colonias de coral se observaron, a lo largo del periodo de estudio, 1956 interacciones con las tres categorías algales. Los porcentajes de interacciones por categorías algales mostraron diferencias importantes entre bahías (Figura 2). En Chengue la mayoría de las interacciones se presentaron con algas cespitosas ($45,01\% \pm 4,56$) y algas frondosas ($42,47\% \pm 4,91$) y en menor proporción con algas costrosas ($12,52\% \pm 2,74$). En la bahía de Santa Marta el mayor porcentaje promedio de interacciones fue solo con los céspedes algales ($87\% \pm 1,48$), al tanto que las algas frondosas solamente registraron una interacción ($0,36\% \pm 0,36$); en cambio las algas costrosas tuvieron una frecuencia semejante a la de Chengue ($12,64\% \pm 1,64$). La prueba de Kruskal–Wallis mostró que únicamente las interacciones con algas frondosas y cespitosas presentaron diferencias significativas entre las dos bahías (Tabla 2).

La dinámica de las interacciones por categorías algales mostró en Chengue un patrón variado a lo largo del periodo de estudio (Figura 2). Hacia finales de la época húmeda y comienzo de la seca (diciembre) se observó un incremento en las

Tabla 2. Resultados del ANOVA no paramétrico de Kruskal–Wallis para probar si existían diferencias en las interacciones por categoría algal y tipo de interacción entre bahías. g.l: grados de libertad, p: probabilidad. Para el análisis se usaron los promedios de las dos estaciones por localidad.

FUENTE	g.l	H	F	p
CATEGORÍAS ALGALES				
FRONDOSAS				
Bahías	1	7,26	3,84	0,0071
CESPITOSAS				
Bahías	1	6,86	3,84	0,0088
COSTROSAS				
Bahías	1	0,099	3,84	0,753
TIPOS DE INTERACCIÓN				
CUBRIMIENTOS				
Bahías	1	7,76	3,84	0,005
CONTACTOS DIRECTOS				
Bahías	1	5,77	3,84	0,016
CONTACTOS INDIRECTOS				
Bahías	1	0,88	3,84	0,347
NO CONTACTOS				
Bahías	1	1,85	3,84	0,173

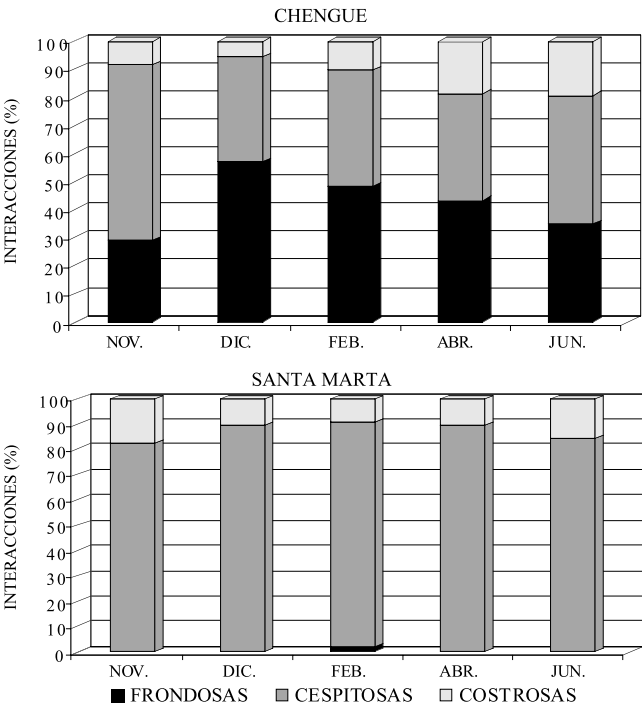


Figura 2. Porcentajes mensuales de interacciones por categorías algales en las bahías de Chengue y Santa Marta. Los porcentajes están dados a partir de los promedios de las dos estaciones por localidad

interacciones con algas frondosas (56,83%) manteniendo promedios altos en este periodo, mientras que durante la época de lluvias (noviembre) presentaron el valor mínimo (29,13%). Las algas cespitosas tuvieron un comportamiento inverso, presentándose así el mayor porcentaje de interacciones en noviembre (62,20%) y el menor valor en diciembre (37,41%). Las algas costrosas presentaron un patrón diferente, con un incremento progresivo en las interacciones alcanzando un porcentaje máximo en junio (19,35%). A pesar de esta aparente variación estacional, las interacciones por estos grupos algales en Chengue no presentaron diferencias estadísticamente significativas (prueba de Kruskal–Wallis) entre los dos periodos climáticos (Tabla 3). En la bahía de Santa Marta, por el contrario, no se observaron variaciones importantes a lo largo del estudio en la presencia de las categorías algales en las interacciones (Figura 2). Los céspedes algales oscilaron entre 82,46 y 89,47% alcanzando el valor máximo durante febrero y el mínimo en noviembre. Las costrosas entre 9,09 y 17,54 mientras que las frondosas no superaron el 1,82%. Las interacciones por grupos algales no presentaron diferencias significativas entre los dos periodos climáticos en Santa Marta (Tabla 3). Entre las especies presentes en las interacciones se destacan las pertenecientes al género *Dicyota* para el grupo de las algas frondosas en Chengue; y para las dos Bahías *Gelidium pusillum* dentro de los céspedes algales y el género *Peyssonnelia* entre las algas costrosas (Tabla 4). De otro lado especies coralinas como *Montastraea annularis*, *M. cavernosa*, *Siderastrea siderea*, *Colpophyllia natans* y *Porites asteroides* estuvieron más relacionadas con signos de deterioro asociado a las interacciones alga-coral, cabe resaltar que la especie *M. cavernosa* se caracterizó por presentar mejor capacidad de recuperación frente a la competencia con el alga.

Tabla 3. Resultados del ANOVA no paramétrico de Kruskal – Wallis para probar si existían diferencias en las interacciones de las categorías algales y tipos de interacción entre los dos periodos climáticos (época húmeda Vs época seca). g.l: grados de libertad, p: probabilidad. Para el análisis se usaron los promedios de las dos estaciones por localidad.

FUENTE	CHENGUE				SANTA MARTA			
	gl	H	F	p	gl	H	F	P
CATEGORÍAS ALGALES								
FRONDOSAS								
Tiempo	1	1,33	3,84	0,25	1	1,5	3,84	0,22
CESPITOSAS								
Tiempo	1	0,08	3,84	0,77	1	0,79	3,84	0,37
COSTROSAS								
Tiempo	1	0,0	3,84	1	1	2,19	3,84	0,14
TIPOS DE INTERACCIÓN								
CUBRIMIENTO								
Tiempo	1	0,75	3,84	0,39	-	-	-	-
CONTACTO DIRECTO								
Tiempo	1	0,08	3,84	0,77	1	0,33	3,84	0,56
CONTACTO INDIRECTO								
Tiempo	1	0,08	3,84	0,77	1	0,0	3,84	1,0
NO CONTACTO								
Tiempo	1	0,75	3,84	0,39	1	3,16	3,84	0,07

Tabla 4. Lista de especies de algas por categorías algales encontradas en las interacciones alga-coral de las colonias monitoreadas en las bahías de Chengue y Santa Marta durante el periodo de estudio (noviembre de 1998 a junio de 1999). (+ presencia); (-) ausencia.

ESPECIES DE ALGAS	CHENGUE	SANTA MARTA
Algas Frondosas		
<i>Amphiroa fragilisima</i>	+	- -
<i>Amphiroa tribulus</i>	+	- -
<i>Caulerpa sertularioides</i>	--	+
<i>Codium intertextum</i>	+	- -
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>	+	- -
<i>Dictyota bartayresiana</i>	+	- -
<i>Dictyota cervicornis</i>	+	- -
<i>Dictyota humifusa</i>	+	
<i>Dictyota pfaffii</i>	+	- -
<i>Galaxaura oblongata</i>	+	- -
<i>Martensia pavonia</i>	+	- -
<i>Ventricaria ventricosa</i>	+	- -
Algas Cespitosas		
<i>Coelothrix irregularis</i>	+	+
<i>Gelidiella acerosa</i>	+	+
<i>Gelidium pusillum</i>	+	+
<i>Jania sp</i>	+	+
<i>Wrangelia argus</i>	+	+
Algas Costrosas		
<i>Lithophyllum sp</i>	+	+
<i>Peyssonnelia sp</i>	+	+
<i>Titanoderma sp</i>	+	+

Tipos de Interacción

Las frecuencias de los tipos de interacciones no evidenciaron grandes diferencias entre bahías, predominando las mismas categorías a lo largo del estudio (Figura 3). En Chengue el mayor porcentaje promedio de las interacciones fue por la categoría Contacto Directo (65,38% $\pm$ 3,03), seguido por Contacto Indirecto (23,44% $\pm$ 0,95), Cubrimiento (6,65% $\pm$ 1,37) y No Contacto (4,53% $\pm$ 1,96). Igualmente en Santa Marta las categorías Contacto Directo y Contacto Indirecto fueron las predominantes (76,77% $\pm$ 1,92 y 21,83% $\pm$ 1,8 respectivamente) seguidas por No Contactos (1,40% $\pm$ 0,66); sin embargo, a diferencia de Chengue, no se observaron interacciones de tipo Cubrimiento. La prueba estadística de Kruskal – Wallis mostró que únicamente los tipos Cubrimiento y Contacto Directo tuvieron diferencias estadísticamente significativas entre las dos bahías, presentándose el Cubrimiento únicamente en Chengue y siendo el Contacto Direc-

to el tipo de interacción más frecuente en Santa Marta (Tabla 2), a pesar de que este último tipo de interacción fue el predominante en las dos estaciones.

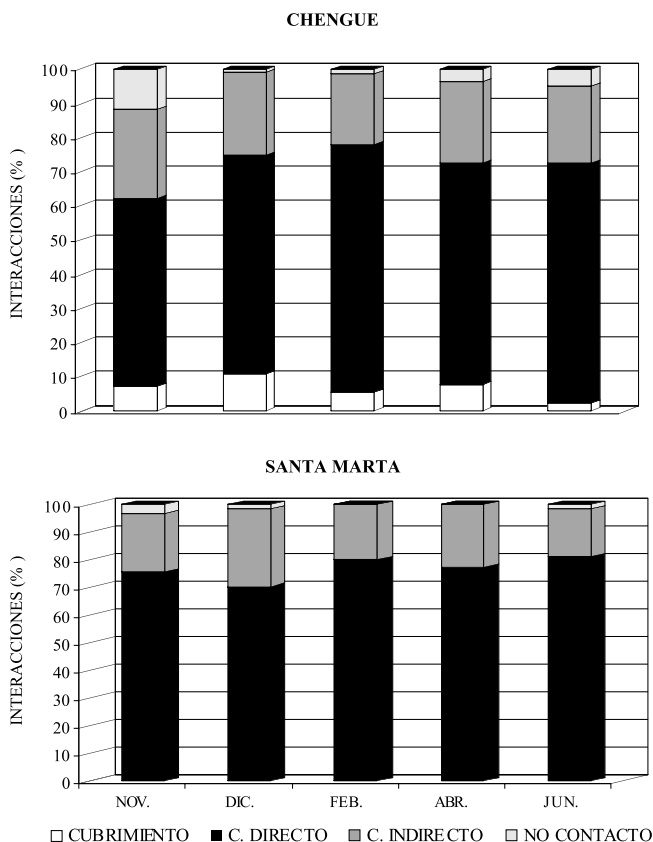


Figura 3. Porcentajes mensuales de tipos de interacción en las bahías de Chengue y Santa Marta. Los porcentajes están dados a partir de los promedios de las dos estaciones por localidad.

En general los tipos de interacción en las dos bahías mantuvieron una dinámica relativamente estable a lo largo del estudio; y no se presentaron diferencias significativas entre los dos periodos climáticos (Tabla 3). Sin embargo, en Chengue se evidenció un ligero incremento de Cubrimientos durante el mes de diciembre (10,79%) (Figura 3), coincidiendo con las mayores interacciones por algas frondosas (Figura 2); así mismo el menor porcentaje de esta categoría se presentó en junio (2,42%) correspondiendo también con una disminución de ese grupo algal. Las interacciones tipo Contacto Directo predominaron siempre en las dos bahías, aunque el intervalo de fluctuación fue más amplio en Chengue que en Santa Marta, con porcentajes mensuales que oscilaron entre 55,1% a 72,6% y 70,2% a 81,0% respectivamente (Figura 3). Los Contactos Indirectos se mantuvieron más estables en el tiempo, en Chengue representaron hasta el 25,98% de las interacciones y en Santa Marta no superaron el 28,07%. La categoría No Contacto se presentó más en la bahía de Chengue,

especialmente durante el mes de noviembre (11,81%); contrario a esto en los meses correspondientes a la época seca mostró una considerable disminución (0,72%); en Santa Marta este tipo de interacción fue ausente durante algunos meses y no superó el 3,51% (Figura 3).

Relación entre el tipo de interacción y la categoría algal

El monitoreo de las interacciones determinó que se presentó una asociación significativa entre los categorías algales y los tipos de interacción; es decir que existe una dependencia en la forma que interactúan las algas con los corales. En términos generales, independientemente de su permanencia en el tiempo, se identificaron en todas las colonias setecientos catorce (714) asociaciones entre tipo de interacción y categoría algal. Más de la mitad de estas asociaciones (56,86%) se establecieron con la categoría Contacto Directo presentando a la vez la mayoría de las interacciones a través del grupo de algas cespitosas, en una proporción menor con algas frondosas y finalmente con algas incrustantes. Casi una tercera parte de las asociaciones estuvieron representadas por la categoría Contacto Indirecto mientras que el menor porcentaje de estas se observó para la categoría No contacto, evidenciándose nuevamente el esquema de encuentros alga -coral descrito en la categoría Contacto Directo. Finalmente el cubrimiento algal sobre el tejido vivo del coral se presentó en un porcentaje bajo (10,64%) y a diferencia de las categorías anteriores se relacionó únicamente con las algas frondosas (Tabla 5 , Figura 4).

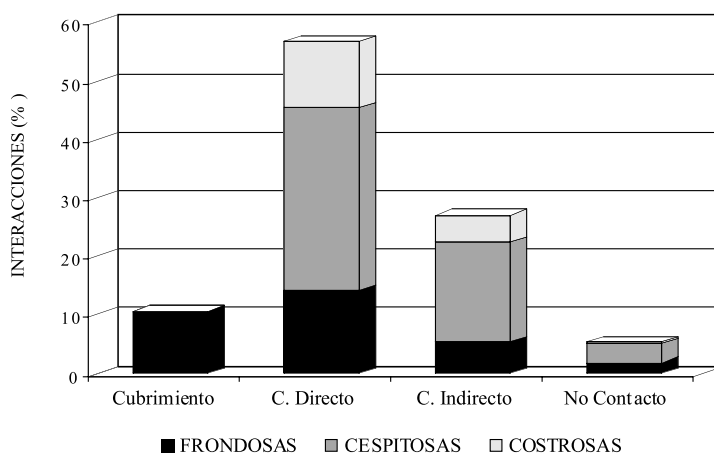


Figura 4. Porcentaje de interacciones alga-coral relacionando tipo de interacción y categoría algal. El porcentaje está dado con respecto al número total de asociaciones registradas en ambas localidades a lo largo del estudio.

Al realizar una prueba de bondad de ajuste (Test de χ^2) para evaluar la independencia de las interacciones entre categoría algal y tipo de interacción, se determinó que estas variables presentaron una asociación estadísticamente significativa ($P < 0,05$) (Tabla 6). Al comparar estas asociaciones entre bahías se observan algunas diferencias, ocasionadas básicamente por la ausencia de interacciones con algas frondosas en Santa Marta (Figura 5).

Tabla 5. Número de interacciones alga- coral en relación con la categoría de interacción y el grupo algal interactuante. Al lado de cada valor se muestra el porcentaje (%) de este con respecto al número total de asociaciones registradas a lo largo del estudio en ambas localidades.

Grupo Algal								
Categoría Interacción	Frondosas	%	Cespitosas	%	Costrosas	%	TOTAL	%
Cubrimiento	76	(10,6)	0	(0,0)	0	(0,0)	76	(10,6)
Contacto Directo	102	(14,3)	223	(31,2)	81	(11,3)	406	(56,9)
Contacto Indirecto	38	(5,3)	123	(17,2)	33	(4,6)	194	(27,8)
No Contacto	13	(1,8)	24	(3,4)	1	(0,1)	38	(5,3)
TOTAL	229	(32,1)	370	(51,8)	115	(16,1)	714	(100)

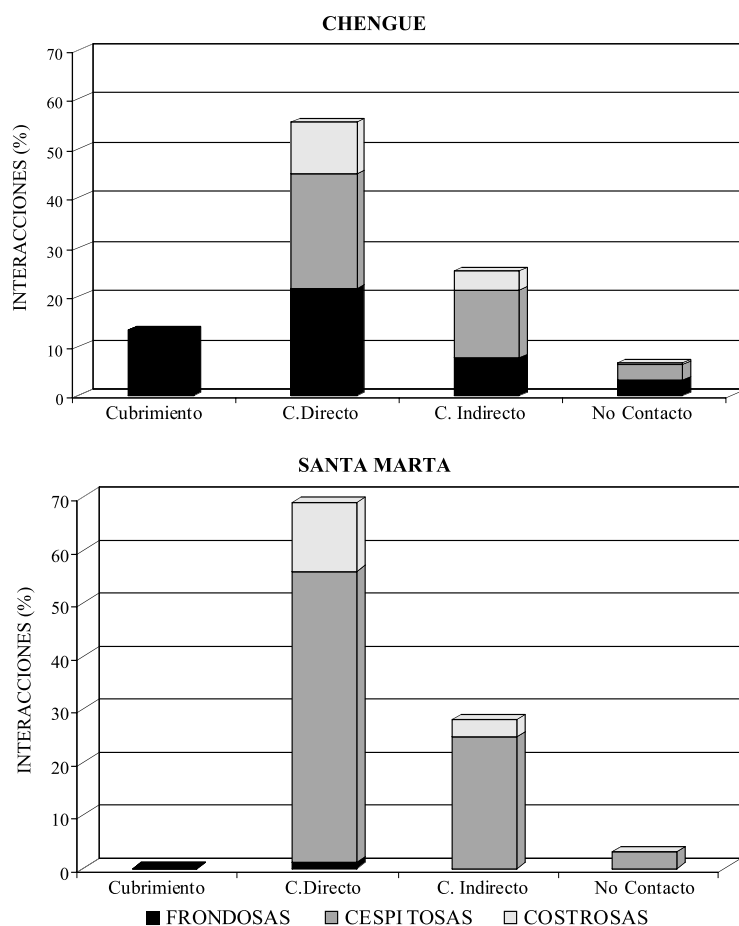


Figura 5. Porcentaje de interacciones alga-coral en relación con el tipo de interacción y la categoría algal, en las bahías de Chengue y Santa Marta. El porcentaje está dado con respecto al número total de asociaciones registradas a lo largo del estudio.

Tabla 6. Resultados de la prueba de bondad de ajuste χ^2 para probar la independencia entre los tipos de interacción y las categorías algales. g.l: grados de libertad, p: probabilidad; χ^2 valor chi cuadrado.

FUENTE	gl	χ^2	F	p	Coef. Conting.
FRONDOSAS					
Categorías	3	124,97	7,81	0,0001	0,46
CESPITOSAS					
Categorías	3	46,10	7,81	0,0001	0,46
COSTROSAS					
Categorías	3	20,35	7,81	0,0001	0,46

DISCUSIÓN

Interacciones por categoría algal

El monitoreo determinó diferencias significativas en los grupos algales interactuantes entre las dos localidades, no obstante los céspedes algales fueron en general los predominantes. Pese a esto, las algas frondosas (principalmente *Dictyota*) en Chengue interactuaron durante algunos meses en mayores porcentajes con respecto a las cespitosas, mientras que en Santa Marta sus interacciones fueron muy bajas; al tanto que las algas costrosas presentaron porcentajes bajos de encuentros en ambas localidades. Estas diferencias se pueden deber a que el crecimiento y la distribución espacial de estos grupos dependen en gran parte de factores como el tipo de sustrato (Schnetter, 1981), el pastoreo (Carpenter, 1986; Hughes, 1989, 1994; Hay, 1991) y otras variables ambientales (Schnetter, 1981; Tomasick y Sander, 1987; Vuki y Price, 1994; Kaehler y Williams, 1998) que determinan condiciones favorables para su desarrollo. Con base en esto es de entender que en Santa Marta, donde las condiciones ambientales son poco óptimas para el desarrollo macroalgal, predominen grupos más tolerantes a factores tensores como los céspedes algales y por ende sus interacciones sean más frecuentes.

Este comportamiento fue observado en la Florida por Lirman (1999) quien encontró que las algas cespitosas interactúan más con los corales, seguidas por frondosas como *Dictyota* y *Halimeda*. Al respecto, Arenas (1999) registró en las Islas del Rosario asociaciones muy similares; planteando que *Gelidium pusillum* es la especie más representativa entre las filamentosas y *Peyssonnelia simulans* entre las costrosas; especies que en el presente trabajo también fueron observadas constantemente en las interacciones monitoreadas. A diferencia de este estudio, Arenas (1999) registra altos porcentajes de contactos por algas costrosas.

En este trabajo, a pesar de no haber diferencias significativas entre las interacciones por grupos algales en los dos periodos climáticos, se evidenció en Chengue un ligero incremento en la frecuencia de las interacciones con algas frondosas durante el periodo seco. Teniendo en cuenta la relación de las algas con las variables ambientales es de entender que los cambios estacionales de algunas variables generen periodos favora-

bles o no para el crecimiento y desarrollo particularmente de las macroalgas; presentándose así diferencias marcadas en diversidad y abundancia principalmente en épocas de afloramiento, como lo han documentado entre otros Ormond y Banaimoun (1994) en el sur de Yemen y Vuki y Price (1994) en la Gran Barrera Australiana. Específicamente para el área de Santa Marta, Bula – Meyer (1985, 1990) y Díaz – Pulido y Garzón – Ferreira (1998) evidenciaron que las macroalgas tienden a predominar en épocas de afloramiento, cuando desciende la temperatura del agua. Con base en este planteamiento se esperaría encontrar en el área de estudio durante el periodo seco una mayor frecuencia de interacciones por parte de las macroalgas.

Por otra parte se pudo presentar también una competencia aparente entre los grupos algales; ya que en algunos casos se observó sobre las colonias que se encontraban interactuando con un césped o un alga costrosa que cuando las condiciones favorecían a las macroalgas estas (específicamente *Dictyota*) se establecían en el espacio ocupado por los otros grupos, desarrollándose en mayores proporciones hasta el punto de dejarlos fuera de competencia. Conforme a esto se podría pensar que las algas frondosas pueden llegar a sofocar a los otros grupos algales y que de no ser por la estacionalidad que presentan en la zona sería el grupo más interactuante con los corales, así como ocurre en otros arrecifes del mundo.

Las algas frondosas parecen ser un fuerte competidor por espacio con los corales y otros grupos algales; sin embargo, en el área de estudio las condiciones físicas y ambientales influyen para que su presencia sea muy variable en el tiempo, lo que conlleva a que la incidencia de sus interacciones con los corales sea también variable y de esta manera no produzcan todo el tiempo un fuerte impacto en los mismos; aunque por otra parte esto favorecería a que los otros grupos algales interactúen más frecuentemente e influyan también en el desarrollo coralino. Al respecto, Prude y Edmunds (1999) evidencian que la mayoría de corales pequeños están en contacto con tapetes de algas y que estos tienen un fuerte potencial de impacto en la estructura y dinámica poblacional de comunidades arrecifales, llegando a afectar la supervivencia coralina por procesos indirectos en su metabolismo y crecimiento.

En términos generales las dos bahías se caracterizaron por presentar en el análisis de sus variables ambientales valores típicos de aguas oligotróficas, resaltando además que no hubo diferencias significativas entre las localidades. No obstante en la bahía de Santa Marta en general se registraron mayores valores comparados con la bahía de Chengue, este comportamiento es entendible si se tiene en cuenta la incidencia antropogénica del área. Así mismo explica la diferencia presentada en la estructura y dinámica de las comunidades estudiadas, de esta manera al finalizar el periodo de estudio se determinó que en general hubo una pérdida de espacio de los corales y a la vez una apropiación de este por parte de las algas; no obstante este hecho fue más evidente en la bahía de Santa Marta. Igualmente al evaluar la cobertura coralina de las dos bahías se observa que en Chengue la cobertura coralina se ha mantenido en altos porcentajes durante la última década, mientras que en Santa Marta se evidencia una reducción progresiva.

La pérdida de espacio por parte de los corales no fue un comportamiento estacional si no que de lo contrario fue incrementándose en el tiempo y paralelamente las algas fueron ocupando el espacio dejado, dando así un indicio de la superioridad competitiva de las algas. Pese a esto, es difícil afirmar que ellas estén provocando directamente

la disminución del tejido coralino. Al respecto Tanner (1995) afirma que las algas no desplazan activamente a los corales de las áreas que ellos ocupan, aunque algunas veces pueden llegar a prevenir su crecimiento en nuevos territorios.

Al correlacionar algunas variables ambientales evaluadas con la presencia de las interacciones, la dinámica y su efecto en el tejido coralino se observó que en algunos casos hubo unas correlaciones significativas, sin embargo las concentraciones de los nutrientes (nitrito, fosfato, silicato y amonio) se encontraron dentro de los valores promedio para este tipo de aguas sin evidenciar grandes fluctuaciones durante los dos periodos climáticos lo que permite establecer que estas variables no ejercieron algún efecto directo en la presencia de los grupos algales y menos aún en las interacciones de ellos con los corales.

Tipos de interacción y su relación con los grupos algales

En el presente estudio se observó que la mayoría de las veces las algas interactuaron con los corales por contacto directo con el tejido de la colonia, seguido por contacto indirecto, cubrimiento y no contacto. Es difícil determinar si las frecuencias de estas interacciones se enmarcan en un patrón normal, dada la carencia de estudios que planteen evidencias directas para establecer comparaciones. Sin embargo, en trabajos parecidos se han propuesto categorías similares como posibles formas de interacción entre corales y otros organismos sésiles. Aerts y Van Soest (1997) definieron cuatro categorías de encuentros entre corales y esponjas que incluyen desde el cubrimiento del tejido vivo hasta encuentros a 5 cm de distancia entre los dos grupos; estas medidas con base en que algunas colonias poseen filamentos mesentéricos que pueden extenderse hasta esa longitud y ser empleados para su defensa. De Ruyter van Steveninck *et al.* (1988) registraron cuatro categorías similares para la interacción entre corales y la macroalga *Lobophora variegata*, encontrando que cuando interactúan a distancias menores a 1 cm se reduce la tasa de crecimiento algal, esto posiblemente debido a que los corales desarrollan mecanismos de defensa que previenen el cubrimiento por esta alga. Ya que en el presente estudio no se realizaron experimentos manipulativos es imposible determinar si la baja frecuencia de los cubrimientos o las variaciones de las categorías de interacción se deben en parte a algún mecanismo físico o químico de defensa del coral.

Durante el monitoreo se presentó una asociación significativa entre los grupos funcionales de algas y las categorías de interacción; es decir, que existe una dependencia en la forma que interactúan las algas con los corales. Con base en esto y teniendo en cuenta que el grupo predominante fueron las cespitosas es lógico que las mayores frecuencias de cada categoría fueran con este grupo algal. Prude y Edmunds (1999) plantean que las interacciones entre estos dos grupos pueden ser frecuentes en colonias pequeñas y en muchos casos son independientes del porcentaje de cobertura del césped.

La baja frecuencia de los recubrimientos en Chengue y su ausencia en las colonias monitoreadas de Santa Marta se deben a que los cubrimientos sobre el tejido coralino solo se presentaron con algas frondosas y específicamente del género *Dictyota*. Contrario a esto algunos autores han planteado que los otros grupos algales también son capaces de recubrir el tejido vivo del coral; al respecto, Arenas (1999) encontró que los creci-

mientos sobre el tejido vivo aparte de ser provocados en gran parte por macroalgas (*Dictyota humifusa*) también pueden producirse por algas costrosas (*Peyssonnelia*) y formadoras de céspedes algales (*Ceramium* y *Spirulina*). Así mismo, Antonius (1999) registra cubrimientos por parte del alga coralinácea *Pneophyllum conicum* sobre colonias de los géneros *Favia* y *Porites*; Keats *et al.* (1997) también encontraron esta especie sobrecreciendo y matando corales, especialmente de taxa con pólipos pequeños. En este trabajo se observaron estos grupos sobre el margen del tejido vivo del coral, pero ninguno de ellos presentó un cubrimiento mayor a 5 mm, por lo que no se les catalogó como cubrimientos.

Al tener en cuenta las variaciones estacionales de las algas (principalmente frondosas), así como las asociaciones observadas entre la categoría de interacción y el grupo algal, es de esperar que sus encuentros con los corales varíen entre los dos periodos climáticos. De esta manera se entiende que en la época en que se incrementan las interacciones por frondosas también predominen los cubrimientos sobre el tejido coralino y viceversa; no obstante, a pesar del incremento de las interacciones por algas frondosas en épocas de afloramiento, los cubrimientos observados no representaron en general un gran porcentaje con respecto al total de las interacciones. En otras áreas del caribe, donde la presencia de las macroalgas es más constante en el tiempo, se observa alta frecuencia de este grupo recubriendo el tejido vivo del coral, como por ejemplo en arrecifes del Parque Nacional Corales del Rosario y el Archipiélago de San Andrés y Providencia, como lo han descrito de manera cualitativa en algunos estudios al referirse al estado de deterioro coralino (Alvarado *et al.*, 1986; Díaz *et al.*, 1993; Díaz *et al.*, 1996; Arenas, 1999)

Es importante resaltar que las algas, principalmente las frondosas, no siempre llegaron a cubrir a los corales o en algunos casos el cubrimiento era temporal y el alga simplemente podía permanecer en contacto directo con el tejido de la colonia, o desplazarse un poco del margen y permitir que otro grupo entrara en contacto con el coral. Al respecto, Tanner (1995) plantea que el recubrimiento de las macroalgas produce un fuerte impacto en los ensamblajes de corales, pero cuando no recubren el tejido coralino ellos pueden entrar en contacto con otras algas comunes en márgenes cercanos, como *Peyssonnelia sp.* El simple contacto directo produce efectos de abrasión o cepillado por parte del talo en el tejido vivo del coral, provocando así que el coral permanezca con el tejido retraído continuamente; esta situación es aprovechada por algas filamentosas e incrustantes para cubrir a los corales (Coyer *et al.*, 1993; Tanner, 1995).

Al considerar la pérdida de tejido coralino con los tipos de interacción se observó que los cubrimientos se encontraron más asociados con este hecho y teniendo en cuenta que este tipo de interacción tan solo se presenta con algas frondosas se puede pensar que cuando el tejido coralino es recubierto por un alga el efecto puede llegar a ser tan fuerte que en la mayoría de los casos este tejido muere. Por otra parte es difícil entender que cuando el alga no se encuentra en contacto directo con la colonia también produzca pérdida de tejido. Esta pérdida de tejido observada aún cuando no hay contacto directo entre el alga y el coral puede deberse a mecanismos que esté empleando el alga para su defensa que afectaron directamente el crecimiento o el desarrollo del coral, pero que por diseño del estudio no fueron detectados durante el mismo. De otro modo tienen

do en cuenta el comportamiento estacional que exhibieron algunas algas, podría suponerse también que a pesar de que los cubrimientos eran transitorios el efecto que llegaron a producir fue tan fuerte que pese a que este encuentro no estuviera presente o fuera reemplazado por otra categoría, el coral no estuvo en capacidad de recuperarse perdiendo así el tejido que fue lesionado.

CONCLUSIONES

El monitoreo de las interacciones alga–coral determinó diferencias significativas en las categorías algales interactuantes entre las dos bahías: en Chengue los céspedes algales fueron los dominantes con un porcentaje promedio de 45,01%, seguidos por las algas frondosas (42,47%) y las costrosas (12,52%); mientras que en Santa Marta el 87% de las interacciones fueron con los céspedes algales.

El comportamiento de los grupos funcionales en las interacciones mostró en Chengue un patrón variado a lo largo del estudio. En el periodo húmedo predominaron las interacciones con algas cespitosas con un porcentaje máximo de 62,20%, mientras que en la época seca disminuyeron (37,41%) y a la vez se presentó un ligero incremento de las interacciones con algas frondosas (de 29,13% a 56,83%); las algas costrosas mantuvieron los porcentajes más bajos de interacción durante los dos periodos climáticos no superando el 18,66% de las interacciones.

En Chengue los grupos funcionales de algas al parecer presentan algún tipo de competencia entre sí que influye para que la presencia de las interacciones de uno esté condicionada por la aparición de otro grupo; cuando predominan las algas frondosas estas tienden a desplazar a las cespitosas y costrosas de las interacciones con corales. Sin embargo, en el área de estudio las condiciones físicas y ambientales influyen directamente para que la presencia de las frondosas sea muy variable en el tiempo, lo que conlleva a que sus interacciones con los corales sufran también variaciones temporales.

El monitoreo de las interacciones determinó que la mayoría de las veces las algas interactuaron con los corales por contacto directo (67,27%), seguido por contacto indirecto (22,49%), cubrimiento (6,58%) y no contacto (2,74%); presentándose diferencias significativas entre las dos bahías únicamente para las categorías cubrimiento y contacto directo. Conforme a esto, en Chengue el 65,38% estuvo representado por las interacciones por contacto directo y tan solo un 6,65% por cubrimientos, mientras que en Santa Marta el 76,77% de las interacciones fueron por contacto directo y no se presentaron cubrimientos. Entre periodos climáticos no se evidenciaron diferencias estadísticamente significativas para ninguna de las dos bahías.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado gracias al apoyo del INVEMAR y COLCIENCIAS–BID (proy. 2105–09–327–97) bajo el marco del proyecto “Sistema de monitoreo para los ambientes arrecifales en Colombia y evaluación de agentes de mortalidad coralina”. De manera especial a Maria Fernanda Gil por la colaboración en la formulación de este estudio y en el trabajo de campo, a Sven Zea y Juan Laverde por la orientación en el tratamiento de los datos.

BIBLIOGRAFÍA

- Acosta, L. A. 1989. Composición y estructura de la comunidad de corales hermatípicos en tres zonas representativas de la región de Santa Marta (Punta de Betín, Isla Morro Grande y ensenada Granate, Mar Caribe, Colombia). Tesis pregrado Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional, Bogotá, 242 p.
- Aerts, L. A y R. W. Van Soest. 1997. Quantification of sponge / coral interactions in a physically stressed reef community, N.E. Colombia. Mar. Ecol. Prog. Ser. ,148: 125 -134.
- Alvarado, E. M; F. Duque; L. Florez y R. Ramírez. 1986. Evaluación cualitativa de los arrecifes coralinos de las Islas del Rosario (Cartagena, Colombia). Bol. Ecotrópica.,15:1-30.
- Antonius, A. 1999. The destructive side of Rhodophyta, Corallinaceae: *Pneophyllum conicum* killing reef - corals in Mauritius. International Conference on Scientific Aspects of Coral Reef Assessment, Monitoring and Restoration, NCRI, Nova Southeastern Univ., Dania, USA: 114.
- Arenas, O. 1999. Efecto de las algas bentónicas en la sobrevivencia de las colonias transplantadas en las Islas del Rosario, Caribe Colombiano. Tesis pregrado Biología Marina, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, 65 p.
- Blanco, J. 1988. Las variaciones ambientales estacionales en las aguas costeras y su importancia para la pesca en la región de Santa Marta, Caribe Colombiano. Tesis M.Sc. Biología Marina, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional, Bogotá, 50 p.
- Bula - Meyer, G. 1985. Un núcleo nuevo de surgencia en el Caribe Colombiano detectado en correlación con las distribuciones de las macroalgas. Bol. Ecotrópica, 12: 3 - 25.
- _____. 1990. Altas temperaturas estacionales del agua como condición disturbadora de las macroalgas del Parque Nacional Tayrona, Caribe Colombiano: una hipótesis. An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín, 9: 10 - 20.
- Carpenter, R. C. 1986. Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. Ecol. Monogr., 56: 345 - 363.
- Chadwick, N. E. 1988. Competition and locomotion in a free- living fungiid coral. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 123: 189 - 200.
- Coyer, J; R. Ambrose; J. Engle y J. Carroll. 1993. Interactions between corals and algae on a temperate zone rocky reef: mediation by sea urchins. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 167: 21 - 37.
- De Ruyter Van Steveninck E. D; L. L. Van Mulekom and A. M. Breeman. 1988. Growth inhibition of *Lobophora variegata* (Lamouroux) Womersley by Scleractinian corals. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 115: 169 - 178.
- Denley, E. J. and P. K. Dayton. 1985. Competition among macroalgae. Chap.25, 511-529. In: Littler M. M. y D. S. Littler (ed). Handbook of phycological methods, Vol.4. Ecological field methods: macroalgae. Cambridge, Univ. Press.
- Díaz, J.M; Garzón-Ferreira y S. Zea. 1993. Los arrecifes coralinos de la Isla de San Andrés, Colombia: estado actual y perspectivas para su conservación. Acad. Col. Cien. Exac. Fis. Nat., Colec. Jorge Alvarez Lleras 7:150 p.
- _____. G. Díaz - Pulido; J. Garzón - Ferreira; J. Geister; J. A. Sánchez y S. Zea. 1996. Atlas de los arrecifes coralinos del caribe Colombiano. Complejos Arrecifales Oceánicos. INVEMAR, Santa Marta, Serie de publicaciones especiales, 2: 83 p.
- Díaz - Pulido, G. y J. Garzón - Ferreira. 1998. Seasonal variation of algal cover in rocky - coral reefs of the Tayrona Park, Colombian. Caribbean. Am. Zool.,37 (5): 35a.
- Garzón-Ferreira, J. 1998. Bahía de Chengue, Parque Natural Tayrona, Colombia: 115-125. En Kjerfve, B.(ed): CARICOMP- Caribbean Coral Reef, Seagrass and Mangrove Sites. UNESCO, Paris.
- _____. y M. Cano. 1991. Tipos, distribución extensión y estado de conservación de los ecosistemas marinos costeros del Parque Natural Nacional Tayrona. Concurso Nacional de Ecología "Enrique Perez Arbelaez", Fondo para la Protección del Medio Ambiente, FEN: Colombia, Bogotá, 82 p.
- Hay, M. 1991. Fish - seaweed interactions on coral reefs: effects of herbivorous fishes and adaptations of their prey: 96 -119. In P. Sale (ed.): The ecology of fishes on coral reefs. Academic Press, San Diego.
- Hughes,T. P. 1989. Community structure and diversity of coral reefs. The role of history. Ecology, 70:275 - 279.

- _____. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large - scale degradation of a Caribbean Coral Reef. *Science*, 265: 1547 - 1551.
- Kaehler, S. y G. A. Williams. 1998. Early development of algal assemblages under different regimes of physical and biotic factors on a seasonal tropical rocky shore. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 172: 61 - 71.
- Keats, D. W; Y. M. Chamberlain and M. Baba. 1997. *Pneophyllum conicum* (Dawson) comb. Nov. (Rhodophyta, Corallinaceae), a widespread Indo-Pacific Non-Geniculate Coralline alga that overgrows and kills live Coral. *Botánica Marina*, 40: 263 - 279.
- Lewis, S. M. 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecol. Monogr.*, 56: 183 -200.
- Lirman, D. 1999. Competition for space between corals and macroalgae in Florida: From conceptual to simulation models. International Conference on Scientific Aspects of Coral Reef Assessment, Monitoring and Restoration, NCRI, Nova Southeastern Univ., Dania, USA: 126.
- Littler, M. y D. Littler. 1988. Structure and role of algae in tropical reef communities: 29 - 56. In Lembi, C. A. y J. R. Waaland. (Ed.): *Algae and human affairs*. Cambridge University Press.
- McCook, L. J. 1996. Effects of herbivores and water quality on *Sargassum* distribution on the Central Great Barrier Reef: cross - shelf transplants. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 139: 179 -92.
- _____, J. Jompa and G. Díaz-Pulido. 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*, 19(4): 400 - 417.
- Ormond, R. F y J. A. Banaimoum. 1994. Ecology of intertidal macroalgal assemblages on the Hadramout coast of Southern Yemen an area of seasonal upwelling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 105: 105 - 120.
- Prahl, H. Von y H. Erhardt. 1985. Colombia: corales y arrecifes coralinos. FEN Colombia, Bogotá, 295 p.
- Prude, T. M. y P. J. Edmunds. 1999. Interacciones between small scleractinian corals and algal turf: consequences for coral physiology. International Conference on Scientific Aspects of Coral Reef Assessment, Monitoring and Restoration, NCRI, Nova Southeastern Univ., Dania, USA: 158.
- Ramirez, G. 1983. Características físico-químicas de la Bahía de Santa Marta (Agosto de 1980 - Julio de 1981). *An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín*, 13: 111 - 121.
- Schnetter, R. 1981. Aspectos de la distribución regional de las algas marinas en la costa atlántica de Colombia. *Rev. Acad. Col. Cienc. Exac. Fis. Nat.*, 15(57): 63-74.
- Sokal, R. R y F. J. Rohlf. 1981. *Biometry*. WH Freeman and company, New York. 887p.
- Solano, O. 1987. Estructura y diversidad de la comunidad de corales hermatípicos en la Bahía de Changué (Parque Nacional Tayrona). Tesis M. Sc. Biología Marina, Facultad de Ciencias, Univ. Nacional, Bogotá, 111 p.
- Steneck, R. S y M. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal - dominated communities. *Oikos*, 69: 476 - 498.
- Tanner, J. E. 1995. Competition between scleractinian corals and macroalgae: An experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 190: 151 -168.
- Tomascik, L. y F. Sander. 1987. Effects of eutrophication on reef - building corals. III. Reproduction of the reef building coral *Porites porites*. *Mar. Biol.*, 94: 77 - 94.
- Vuki, V. C y I. R. Price. 1994. Seasonal changes in the *Sargassum* populations on a fringing coral reef, Magnetic Island, Great Barrier Reef region, Australia. *Aquatic Botany*, 48: 153- 166.
- Werding, B. y H. Sánchez. 1989. The coral formations and their distributional pattern along a wave exposure gradient in the area of Santa Marta, Colombia. *Medio Ambiente*, 10 (2): 61 - 68.

FECHA DE RECEPCIÓN: 20/11/01

FECHA DE ACEPTACIÓN: 13/08/03

DIRECCIÓN DE LOS AUTORES

Departamento de Ciencias Marinas, Universidad de Puerto Rico, Recinto Universitario de Mayagüez. Mayagüez P.R. 00681-9262. E-mail nazira_mejia@yahoo.com , nmejia@cima.uprm.edu (N.M.N.). Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (INVEMAR), Zona Portuaria (A. Aéreo 1016), Santa Marta, Colombia. E-mail: jgarzon@invemar.org.co (J.G.F.).