

# VARIACIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DE LA COMUNIDAD DE ALGAS EN EL ARRECIFE COSTERO DE BOCA DE CANASÍ, LA HABANA, CUBA

Abel Valdivia Acosta y Elena de la Guardia Llansó \*

Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana, calle 16 No. 114, Playa, CP 11300, Ciudad Habana, Cuba.

(\*) Autor correspondiente: [edelaguardia@cim.co.cu](mailto:edelaguardia@cim.co.cu)

## RESUMEN

Se realiza un estudio de las variaciones en espacio y tiempo del cubrimiento por algas en el arrecife al este de la desembocadura del río Canasí entre febrero y octubre del 2000. Tres estaciones paralelas a la costa, fueron ubicadas a diferente distancia del río y en la cresta del arrecife. Las algas se dividen en tres grupos funcionales (macroalgas, césped de algas y algas costrosas), se analiza además la cobertura de cianobacterias bentónicas. Existe una mayor cobertura por algas en la estación cercana a la desembocadura del río, debido a que el césped de algas retiene mayor cantidad de sedimentos que los otros grupos funcionales. Estos sedimentos, ricos en materia orgánica, favorecen el crecimiento de este grupo. Durante los meses de estudio no cambió el cubrimiento total por algas sin embargo, se observaron variaciones temporales en los grupos funcionales. El incremento de las macroalgas y cianobacterias, en los meses de mayores precipitaciones, puede estar asociado a un aumento en la entrada de nutrientes al ecosistema por escurrimientos terrestres debido al aumento de las precipitaciones. La aparición de algas filamentosas como *Ceramium*, *Cladophora* y *Gelidiella* en estos meses puede ser un indicio de estas afectaciones. Los géneros con mayor cobertura en espacio y tiempo fueron *Dictyota* y *Halimeda*, históricamente dominantes en este tipo de biotopo. Las algas costrosas no presentaron variaciones espacio temporales.

Palabras clave: macroalgas; variación espacial; variación temporal; ASW, Cuba.

## ABSTRACT

A study on spatial and temporal variations of algae cover in the coral reef east of Canasí's river mouth was carried out from February to October 2000. Three stations parallel to the coast, were located at different distances from the river and on the reef crest. Algae were separated in three functional groups (macroalgae, turf and crustose coralline algae) and also the benthic cyanobacter cover was analyzed. There is a greater algae cover in the stations close to the river mouth because turf has the characteristic to retain more sediments than the other functional group. These sediments, rich in organic matter, favour the growth of this group. The algae total cover did not change during the study however; temporal variations in the functional groups were detected. The increasing of macroalgae and cyanobacters, during the raining season, could be associated to an increase of the nutrients in the ecosystem caused by land runoffs due to greater precipitations. The occurrence of filamentous algae like *Ceramium*, *Cladophora* and *Gelidiella* on these months could be due to these. The genera with biggest cover were *Dictyota* and *Halimeda*, historically dominant in this kind of habitat. The crustose coralline algae did not present spatial and temporal variations.

Key words: macroalgae; spatial variations; temporal variations; ASW, Cuba.

La dispersión, y frecuentemente el aumento rápido del cubrimiento de algas en los arrecifes coralinos, especialmente en el Caribe, ha sido un tópico muy importante y controvertido durante las dos últimas décadas, dado que existe un gran desacuerdo dentro de la comunidad científica acerca de sus causas reales (Hughes *et al.* 1999; Szmant, 2001).

Está ampliamente reconocido que el blanqueamiento de coral es la causa directa de la mayor parte de la mortalidad coralina en los últimos años (Brown, 1997; Goreau *et al.*, 2000; Baker, 2001). Sin embargo, está poco claro cuanto del cambio en la dominancia por algas es el

resultado de la ocupación de espacios reales disponibles o de un incremento en su capacidad competitiva debido los impactos humanos como la eutrofización y la sobrepesca (Thacker *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2001).

Desde hace dos décadas varios estudios han demostrado que la morfología de las algas está frecuentemente relacionada con diversos rasgos funcionales que incluyen productividad, tasa de crecimiento, longevidad, resistencia al estrés físico, respiración, habilidad competitiva y susceptibilidad a herbívoros (Littler, 1980; Littler y Littler, 1980; Littler y Arnold, 1982). Sobre la base

de estas observaciones, las algas morfológicamente similares se han clasificado entre tres a ocho grupos funcionales polifiléticos, los cuales difieren en varias características ecológicas y responden diferencialmente a disturbios tales como herbivorismo, desecación y oleaje (Hay, 1994; Steneck y Dethier, 1994).

La división propuesta por Steneck y Dethier (1994) en tres grupos generales: algas costrosas, césped de algas y macroalgas ha sido utilizado ventajosamente, en varias investigaciones, para entender cuales son los factores que conspiran en las alteraciones de la dinámica de las comunidades de algas en los arrecifes coralinos, sin tener que realizar un análisis exhaustivo de todas las especies presentes en la comunidad. En este trabajo se pretende evaluar la influencia de la descarga del río Canasí sobre las comunidades de algas al este de su desembocadura. Para esto se determinan las variaciones en espacio y tiempo del cubrimiento por grupos funcionales de algas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Descripción de la zona de estudio

La investigación se desarrolló en el arrecife costero del sublitoral Norte de La Habana, ubicado al Este de la desembocadura del Río Canasí (23°09' N, 81°46' O). Las formaciones arrecifales, se extienden paralelamente a la costa, en forma de pequeñas crestas a 3 metros de profundidad de 100 m de largo y 20 m de ancho aproximadamente, separadas por extensiones de arena. Se seleccionaron 3 estaciones de muestreo a diferente distancia de la desembocadura (Fig. 1). Cada estación se ubicó en la cresta del arrecife caracterizada por un fondo rocoso y predominio de corales escleractinios, esponjas y gorgonáceos.

El perfil batimétrico perpendicular a la costa es similar en las tres estaciones (Fig. 2).

**Estación 1:** Situada a 200 m al Este de la desembocadura del río, a unos 100 m de la costa. El sustrato es muy accidentado con grietas, oquedades e irregularidades.

**Estación 2:** Situada a 400 m al Este de la desembocadura del río, aproximadamente a 200 m de la costa. El sustrato es poco accidentado, más bien llano y sin oquedades.

**Estación 3:** Se ubica a 800 m de la desembocadura del río, a 100 m de la costa. El sustrato es más

accidentado que la estación anterior, aunque menos que la primera.



Fig. 1. Localización de las tres estaciones de muestreo al Este de la desembocadura del río Canasí, provincia La Habana.

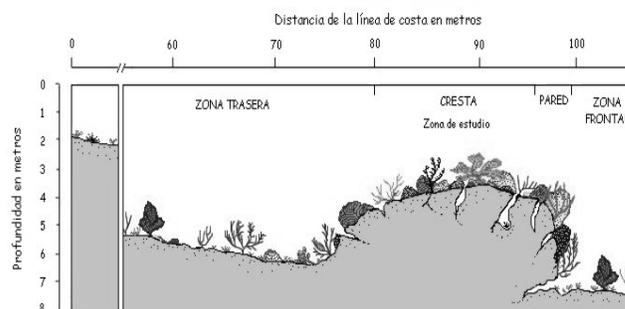


Fig. 2. Perfil batimétrico común para las tres estaciones, definidos en el arrecife de Canasí. Se muestra la zona de estudio correspondiente a la cresta del arrecife.

### Métodos de muestreo

Los muestreos se realizaron entre febrero y octubre del 2000, mediante buceo libre a una profundidad de 3 m en las 3 estaciones descritas.

El porcentaje de cobertura por algas se evaluó empleando el método de recorrido lineal definido por Loya (1972). Cada transecto con una longitud de 10 m se dividió cada 10 cm. El método consiste en medir los tramos de intersección, que corresponden a cada tipo de categoría que se analiza. El gremio de las algas se separó en tres grupos morfofuncionales generales modificado por Steneck y Dethier (1994):

**Macroalgas:** asociación de algas de más de 1 cm de altura anatómicamente complejas. Se incluyen formas foliosas, calcáreas articuladas, corticadas y correosas definidas por Littler y Littler (1980). Para su análisis se separan en géneros.

**Césped de algas:** asociación de algas pequeñas de menos de 1 cm de altura. Compuesta mayoritariamente por tres grupos funcionales como algas filamentosas, articuladas calcáreas y corticadas cilíndricas definidos por Steneck y Dethier (1994).

**Algas coralináceas costrosas:** asociación de algas calcificadas costrosas (ej: *Porolithon*, *Peyssonnelia*, *Lithophyllum*).

Se analizó además el cubrimiento de cianobacterias bentónicas.

### Variación espacial

En cada estación se procesaron 5 transectos, distribuidos aleatoriamente y paralelos a la línea de costa, para un total de 50 m. Todos fueron realizados en el mes de julio.

### Variación temporal:

En la estación 3, se ubicaron 5 transectos fijos que fueron muestreados por meses, desde febrero hasta octubre del 2000. Se analizaron las categorías definidas y la composición por géneros de las principales macroalgas. Para su clasificación se siguieron los criterios de Taylor (1967) y Littler y Littler (2000).

Se tomaron los datos de precipitaciones (mm) y temperatura promedio mensual del aire (°C), de los archivos del Instituto de Meteorología (Estación Casablanca), del año 2000. Debido a que no se dispone de la temperatura del agua se tomó la del aire como una aproximación a la primera, si se tiene en consideración una posible relación directamente proporcional entre estas medidas.

### Procesamiento de datos

Los datos de cubrimiento se transformaron a partir de la relación propuesta por Taylor (1961) según la metodología de Elliot (1971) para eliminar la correlación entre la media y la varianza. La evaluación estadística de los mismos, se justificó mediante un análisis de varianza (ANVA) unifactorial. La detección de diferencias entre pares de medias, se realizó por medio de una prueba de amplitud múltiple de Student Neuman-Keuls. Todas las pruebas se realizaron con un

nivel de significación de 0.05 y se ejecutaron con el programa STATISTICA versión 5.0 para WINDOWS.

## RESULTADOS

Según la relación de Taylor la transformación adecuada de los datos de cubrimiento para algas totales y por grupos funcionales fue  $\sqrt{x}$ .

### Variación espacial

En el mes muestreado la estación 1 presentó casi un 50 % de cubrimiento por algas. Las estaciones más alejadas de la desembocadura presentaron coberturas estadísticamente inferiores y similares entre sí (Fig. 3).

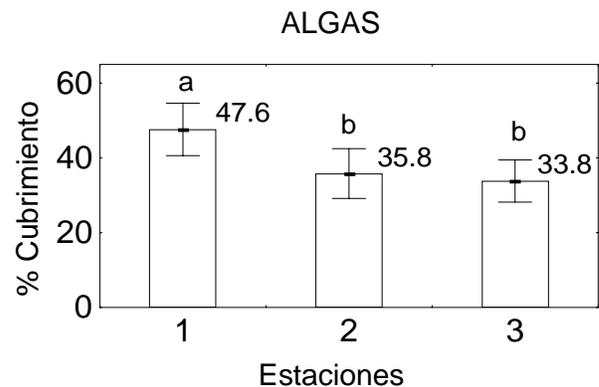


Fig. 3. Variación del porcentaje de cubrimiento de algas por estaciones en Julio del 2000 en el arrecife de Canasí. Se muestran las medias, el intervalo de confianza del 95 % y el resultado del SNK. Las letras diferentes indican diferencias significativas.

Las algas coralináceas costrosas presentan porcentajes de cobertura bajos en el arrecife, sin diferencias entre las estaciones (Fig. 4). La felpa de algas fue el grupo funcional dominante en el arrecife y en la estación 1. Los valores de las estaciones 2 y 3 son similares y menores. Las macroalgas fueron el segundo grupo morfofuncional más conspicuo en el arrecife y en la estación 2, mientras que en las estaciones 1 y 3 presentan valores estadísticamente similares.

Las cianobacterias fueron menos abundantes en la estación 2 y similares en el resto.

Los principales géneros identificados en las tres estaciones se muestran en la Tabla 1. Los géneros de macroalgas con mayor cobertura en el arrecife

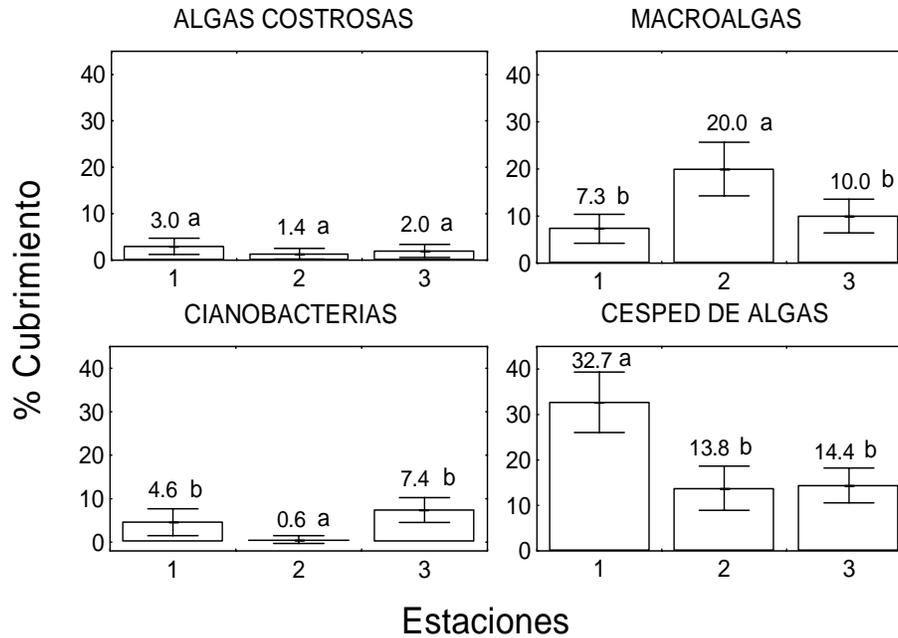


Fig. 4. Variación del porcentaje de cubrimiento de los grupos funcionales de algas y cianobacterias en Canasí por estaciones en el mes de julio del 2000. Se muestran las medias, el intervalo de confianza del 95 % y el resultado del SNK. Las letras diferentes indican diferencias significativas.

Tabla 1. Porcentaje de cobertura de los principales géneros de algas identificados por estaciones en el mes de julio del 2000 en el arrecife de Canasí.

GENERO	Estación 1	Estación 2	Estación 3
<i>Dictyota</i>	5.4	2.2	4.2
<i>Halimeda</i>	1.2	5.2	3.2
<i>Jania</i>		0.4	0.8
<i>Amphiroa</i>	0.2		
<i>Galaxaura</i>	0.2	1.6	0.8
<i>Styopodium</i>		8.6	0.6
<i>Caulerpa</i>	0.3	0.8	
<i>Cladophora</i>			0.4
<i>Anadyomene</i>		1.2	

fueron *Dictyota*, *Halimeda* y *Styopodium*. Las estaciones 1 y 3 están dominadas por *Dictyota*, mientras que la estación 2 presenta un cubrimiento relativamente mayor de *Halimeda* y *Styopodium*.

#### Variación temporal

El porcentaje de cubrimiento por algas no muestra diferencias significativas entre los meses y se mantiene alrededor de 35 % (Fig. 5).

Los grupos morfofuncionales presentan variaciones temporales (Fig. 6).

Las macroalgas presentan valores estadísticamente superiores en los meses de septiembre y octubre (alrededor del 20%) coincidiendo con los valores máximos de precipitaciones. El cubrimiento en el resto de los meses no presenta variaciones temporales significativas y se mantienen alrededor del 10% (Fig. 6).

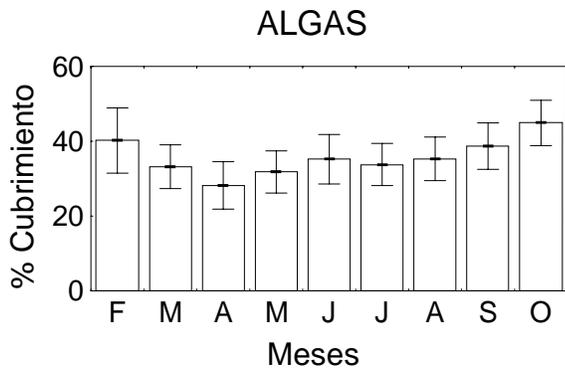


Fig. 5. Variación del porcentaje de cobertura por algas en la estación 3 durante los 9 meses de estudio en el año 2000 en Canasí. Se muestran las medias, el intervalo de confianza del 95 %. El análisis de variancias no detectó diferencias significativas ( $p > 0.05$ ).

El césped de algas muestra cierta tendencia a la disminución del cubrimiento, desde un 27% en el mes de febrero hasta valores de 7.6% en el mes de septiembre. Sin embargo, la prueba múltiple de comparación de medias no pudo separar claramente estos meses, de manera tal que no se puede afirmar dicho planteamiento (Fig. 6).

Las algas costrosas tampoco presentan variaciones temporales estadísticamente significativas durante el estudio (Fig. 6). El cubrimiento fue alrededor de un 2%.

Las cianobacterias bentónicas aparecen en julio, agosto y septiembre coincidiendo con los meses de mayores temperaturas promedio y precipitaciones (figura 4d). Los valores alcanzan aproximadamente un 10 % de cobertura del sustrato.

En los nueve meses estudiados se identificaron 14 géneros de macroalgas (Tabla 2). De febrero a mayo, con valores de precipitaciones menores que 52 mm mensuales, se identifican 8 géneros. En el resto de los meses con valores de precipitaciones de 75 mm a 257.2 mm mensuales aparecen 6 géneros más.

En los meses de Agosto y Octubre de mayores precipitaciones y altas temperaturas aparecen los géneros *Ceramium*, *Cladophora*, *Gelidiella*, *Herposiphonia* y *Chaetomorpha*. Todas con características filamentosas.

El género *Dictyota* aparece en casi todos los meses, con un pico máximo de abundancia en septiembre.

Este género es el que más contribuye al porcentaje de cobertura por macroalgas en casi todos los meses. Se pudo observar una sucesión de especies a través de los meses en este grupo.

El género *Halimeda* aparece en todos los meses, con valores superiores en los de mayores precipitaciones (de junio a octubre).

El género *Styopodium* solo aparecen de mayo a julio puede considerarse como el de mayor estacionalidad.

## DISCUSIÓN

La cobertura por algas en el arrecife de Canasí fue inferior a la registrada en otros del Caribe (Williams y Polunin, 2001). Es probable que exista una entrada de nutrientes significativa al ecosistema por parte del río, que se refleja en mayor medida cerca de la desembocadura por una mayor cobertura de algas con respecto a las otras estaciones. Un incremento en la entrada de nutrientes al ecosistema, junto con un aumento de los procesos de sedimentación, son algunas de las consecuencias de la actividad humana en áreas costeras tropicales y promueven directa e indirectamente el aumento del cubrimiento y el crecimiento de algas en los arrecifes costeros (Lapointe, 1999; Mc Clanahan *et al.*, 2001).

El incremento del cubrimiento en la estación 1 se debe fundamentalmente al césped de algas, el cual es capaz de retener o atrapar mayor cantidad de partículas de sedimento provenientes de la descarga del río, que los otros grupos morfofuncionales (Kendrick, 199; Aliroldi y Virgilio, 1998; Purcell, 2000). En el césped se acumula materia rica en fósforo orgánico necesaria para un óptimo crecimiento y por tanto se favorece más la proliferación de estas comunidades que el resto de los grupos (Purcell y Bellwood, 2001).

La abundancia de algas en el arrecife de Canasí también pudiera estar asociada a la ausencia del erizo negro *Diadema antillarum* y a la sobrepesca de especies controladoras de la producción primaria (observ. pers.). Para otros arrecifes del Caribe, la muerte o disminución de las poblaciones de herbívoros claves, ha traído consigo un deterioro prácticamente irreversible de los arrecifes coralinos (Liddell y Ohlhorst, 1987; Hughes, 1994). En condiciones de sobrepesca y entrada adicional

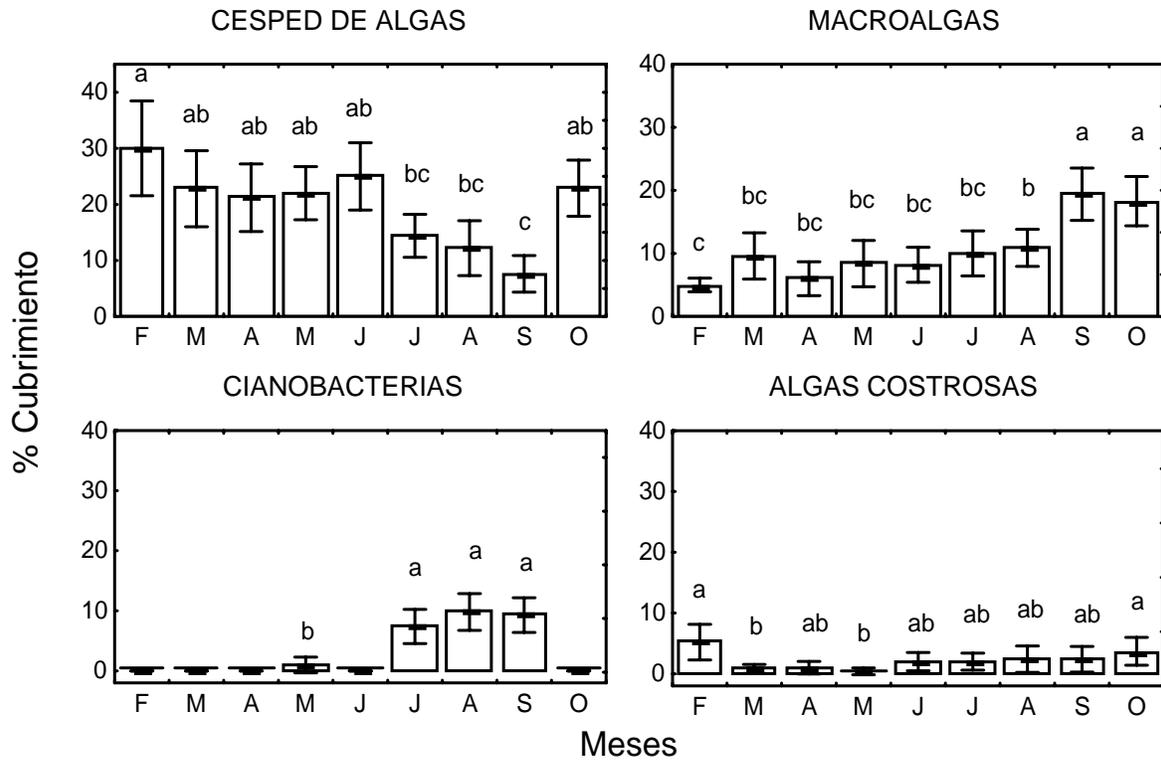


Fig. 6. Variación del porcentaje de cobertura del sustrato por algas en la estación 3 del arrecife de Canasí desde febrero a octubre del 2000. Las letras diferentes indican diferencias significativas según el SNK.

Tabla 2. Variación del porcentaje de cubrimiento del sustrato por algas desde febrero a octubre en la estación 3 durante el año 2000 en el arrecife de Canasí. Las variables temperatura y precipitaciones son tomadas de los datos de archivo del Instituto de Meteorología, estación de Casa Blanca del año 2000.

CATEGORIA	F	M	A	M	J	J	A	S	O
<i>Dictyota</i>		8.8	4.8	5.4	2.5	4.2	3.4	13.7	7.4
<i>Halimeda</i>	0.2	0.8	1.0	1.0	3.5	3.2	5.0	3.9	4.3
<i>Jania</i>			0.2	1.4	0.9	0.8	1.7	0.1	
<i>Amphiroa</i>				0.4	0.5	0.0	0.2	0.4	0.4
<i>Galaxaura</i>	0.2				0.4	0.8	0.5	1.3	0.7
<i>Styopodium</i>				0.2	0.4	0.6			
<i>Caulerpa</i>	0.2								0.2
<i>Ceramium</i>									1.0
<i>Cladophora</i>							0.4		
<i>Dasya</i>									0.6
Dictyopteris	4.4								
<i>Gelidiella</i>									3.5
<i>Gracilaria</i>							0.1		
<i>Valonia</i>									0.2
TEMPERATURA (°C)	22	23.9	24.3	26.3	26.7	27.9	27.7	27.1	25.4
PRECIPITACIONES (mm)	7.6	9.7	51.7	1.9	75.2	84.8	125.1	257.4	136.1

de nutrientes, el espacio disponible para el asentamiento de las larvas de corales es rápidamente colonizado por algas (Mc Clanahan *et al.*, 2001).

De esta forma, el arrecife pasa de una fase dominada por corales a otra dominada por algas.

Durante los nueve meses de estudio no cambió el cubrimiento del sustrato por algas; sin embargo, al analizar los grupos morfofuncionales se observaron algunas variaciones temporales. Esto es una observación importante que se debe tener en cuenta a la hora de organizar los muestreos. Como discuten Steneck y Dethier (1994) el análisis de los grupos morfofuncionales brinda una información más fácil de interpretar a la hora de estudiar las variaciones temporales que se producen en los arrecifes que el estudio de las algas como un todo.

La aparición de algas filamentosas como *Ceramium*, *Cladophora* y *Gelidiella* en determinadas épocas del año puede ser un indicio de estas afectaciones y han sido discutidas en varias investigaciones (Hughes *et al.* 1999, McCook, 1999). La dominancia de los géneros *Dictyota* y *Halimeda* durante todo el año y las variaciones en su abundancia debido a un incremento en nutrientes se ha encontrado en otros arrecifes de Cuba y del Caribe (Ogden y Ogden, 1998; Trelles *et al.*, 2001). Según este último, los géneros *Dictyota* y *Halimeda* se consideran anuales sin variaciones estacionales, aunque con generaciones en sucesión.

A pesar de conformar un césped de no más de 2 centímetros de altura, esta comunidad presenta variaciones muy marcadas en la morfología de los talos de las especies que la integran (Hay, 1981). Según Steneck y Dethier (1994) los individuos que lo forman se pueden subdividir en tres grupos morfofuncionales fundamentales: filamentosas, calcáreas articuladas y corticadas. Por tanto, las variaciones de este grupo en respuesta a las condiciones ambientales en el tiempo, estarán sujetas a un desarrollo diferencial y cambio de dominancia de un grupo morfofuncional con respecto a otro (Airoldi, 2001). Debido a esto, la disminución del cubrimiento por césped de algas en los meses de mayores precipitaciones puede estar asociada a un crecimiento rápido de algas filamentosas dentro de esta comunidad y que posteriormente van a pertenecer al grupo de las macroalgas para dejar de formar parte del césped.

Las algas costrosas en este estudio no varían a corto plazo con un supuesto incremento en la

entrada de nutrientes al ecosistema. La respuesta de este grupo a las alteraciones ambientales se hace más lenta debido a que la tasa de crecimiento es mucho menor, comparado con otros grupos como las algas filamentosas (Fabricius y De'ath, 2001). Las cianobacterias en cambio, aparecen solo en los meses de verano influenciados posiblemente por un aumento de temperatura. Resultados similares fueron registrados por Cowell y Botts (1994) en los cayos de la Florida y por Navarro y col., (2000) en el Mar Caribe. El incremento de cianobacterias afecta la estética de estos ecosistemas y se ha planteado una relación directa entre ellas y la aparición de enfermedades (Antonius, 1981).

## CONCLUSIONES

Las variaciones espaciales en la cobertura de algas en el arrecife de Canasí pueden responder principalmente a una entrada de nutrientes y sedimentos al ecosistema por parte del río. Esto se refleja en mayor medida cerca de la desembocadura debido a un incremento en el cubrimiento de algas principalmente por el césped de algas. Este grupo tiene la capacidad de (18) atrapar gran cantidad de sedimentos y de esta forma obtiene los requerimientos nutricionales necesarios para un crecimiento diferencial.

La estabilidad en el cubrimiento de algas en la estación más alejada a la desembocadura, está enmascarada por variaciones temporales de los grupos funcionales definidos. El incremento de cianobacterias en los meses de verano puede responder un aumento de la temperatura en este tiempo. Los escurrimientos terrestres en época de máximas precipitaciones conllevan a una entrada adicional de nutrientes que se refleja en un crecimiento de algas filamentosas pertenecientes al grupo de macroalgas y césped de algas.

## REFERENCIAS

- Airoldi, L. y M. Virgilio (1998): Responses of turf forming algae to spatial variations in the deposition of sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 165: 271-282.
- Airoldi, L. (2001): Distribution and morphological variation of low-shore algal turfs. *Marine Biology*, 138: 1233-1239.
- Antonius, A. (1981): Coral Reef Pathology: A review. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium*, Manila, vol. 2: 3-6.

- Baker, A.C. (2001): Ecosystems: Reef corals bleach to survive change. *Nature* 411, 765-766.
- Brown, B.E. (1997): Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reefs* 16: S129-S138.
- Cowell, B.C. and P.S. Botts (1994): Factors influencing the distribution, abundance and growth of *Lyngbia wallei* in central Florida, *Aquat. Bot.* 49: 1-17.
- Elliot, J.M. (1971): Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Fresh Water Biological association, Scientific Publication* (25):144 pp.
- Fabricius, K. and G. De'ath (2001): Environmental factors associated with the spatial distribution of crustose coralline algae on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 19 (4): 303-309.
- Goreau, T.J., T. McClanahan, R. Hayes and A. Strong (2000): Conservation of coral reefs after 1998 global bleaching event. *Cons. Biol.* 14: 5-15.
- Hay, M.E. (1981): The functional morphology of turf forming sea-weeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology*, 62: 739-750.
- Hay, M.E. (1994): Species as noise in community ecology: do sea-weeds block our view of the kelp forest? *Trens. Ecol. Evol.* 9: 414-416.
- Hughes T.P., A.M. Szmant, R. Steneck, R. Carpenter y S. Miller (1999): Algal Blooms on coral reefs: what are the causes? *Limnol. Oceanogr* 44: 1583-1586.
- Hughes, T. P. (1994): Catastrophes, phase shifts, and large scale degradation of a Caribbean Coral Reef. *Science*, 265: 1547-1551.
- Kendrick, G.A. (1991): Recruitment of coralline crusts and filamentous turf-algae in the Galapagos archipelago: effects of simulated scour, erosion and accretion: *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 147: 47-63.
- Lapointe, B.E. (1999): Simultaneous top-down and bottom-up forces control macroalgal blooms on coral reefs (Reply to the comment by Hughes et al.) *Limnol Oceanogr* 44: 1586-1592.
- Liddell, W.D. and S.L. Ohlhorst (1987): Patterns of reef community structure north Jamaica. *Bull. Mar. Sci.*, 40(2): 311-329.
- Littler, D.S. and M.M. Littler (2000): *Caribbean Reef Plants*. OffShore Graphics, Inc., Washington, D.C., USA, 542 pp.
- Littler, M.M. (1980): Morphological form and photosynthetic performances of marine macroalgae: test of a functional/form hypothesis. *Bot. Mar.* 22:161-165.
- Littler, M.M. and D.S. Littler (1980): The evolution of thallus form survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *Am. Nat.* 116: 25-44.
- Littler, M.M. and K.E. Arnold (1982): Primary productivity of marine macroalgal functional-form groups from southwestern North America. *J. Phycol.* 18: 307-311.
- Loya, Y. (1972): Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea. *Mar. Biol.*, 13(2): 100-123.
- McClanahan, T.R., M. McField, M. Huitric, K. Bergman, E. Sala, M. Nystrom, I. Nordemar, T. Elfving and N.A. Muthiga (2001): Responses of algae, corals and fish to the reduction of macroalgae in fished and unfished patch reefs of Glovers Reef Atoll, Belize. *Coral Reefs*, 19(4): 367-379.
- McCook, L.J. (1999): Macroalgae, nutrients, and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the GBR. *Coral Reefs* 18: 357-367.
- Navarro, A., J.E. Corredor, J. Morell and R.A. Anmstrong (2000): Distribution of the cyanophyte *Trichodesmium* (Oscillatoriaceae) in the eastern Caribbean Sea: influence of the Orinoco River. *Rev. Biol. Trop.*, 48(1):115-124.
- Ogden, J.C. y N.B. Ogden (1998): Reconnaissance Survey of the Coral Reef and Associate Ecosystems of Cayo Cochinos, Honduras. *Rev. Biol. Trop.*, 46(4): 67-74.
- Purcell, S.W. (2000). Association of epilithic algae with sediment distribution on a windward reef in the northern great barrier reef, Australia. *Bull. Mar. Sci.*, 66(1): 199-214.
- Purcell, S.W. and D.R. Bellwood (2001): Spatial patterns of epilithic algal and detrital resources on a windward coral reef. *Coral Reefs*, 20: 117-125.

Smith, J.E., C.M. Smith and C.L. Hunter (2001): An experimental analysis of the effects of herbivory and nutrient enrichment on benthic community dynamics on a Hawaiian reef. *Coral Reefs*, 19 (4): 332-342.

Steneck, R.S. and M.N. Dethier (1994): A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69:476-498.

Szmant, A.M. (2001): Introduction to the special issue of Coral Reefs on "Coral Reef Algal Community Dynamics". Why are coral reefs worldwide becoming overgrown by algae? "Algae, algae everywhere, and nowhere a bite to eat!". *Coral Reefs*, 19 (4): 299-302.

Taylor, L.R. (1961): Aggregation, variance and the mean. *Nature*, 189 (4766): 732-735.

Taylor, W.R. (1967). Marine algae of the eastern tropical and subtropical coast of the Americas.

University of Michigan Studies Scientific Series, volume XXI, USA. 870 pp.

Thacker, R.W., D.W. Ginsburg, V.J. Paul (2001): Effects of herbivore exclusion and nutrient enrichment on coral reef macroalgae and cyanobacteria. *Coral Reefs*, 19 (4): 318-331.

Trelles, J., A.M. Suárez y E. Guardia (2001): Macroalgas dominantes de Playa Herradura plataforma noroccidental de Cuba: Caulerpales y Dictyotales. *Rev. Invest. Mar.*, 22(1): 1-6.

Williams, I.D. and N.V.C. Polunin (2001): Large-scale associations between macroalgal cover and grazer biomass on mid-depth reefs in the Caribbean. *Coral Reefs*, 19(4): 358-366.

Aceptado: 2 de mayo del 2004