

ESQUEMAS DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL EN LA COMUNIDAD BENTÓNICA DE ARRECIFES CORALINOS CONTINENTALES Y OCEÁNICOS DEL CARIBE COLOMBIANO

por

Guillermo Díaz-Pulido^{1,2,*}, Juan Armando Sánchez^{1,3}, Sven Zea^{1,4},
Juan M. Díaz¹ & Jaime Garzón-Ferreira¹

Resumen

Díaz-Pulido, G., J.A. Sánchez, S. Zea, J.M. Díaz, & J. Garzón: Esquemas de distribución espacial en la comunidad bentónica de arrecifes coralinos continentales y oceánicos del Caribe Colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **28** (108): 337-347, 2004. ISSN: 0370-3908.

El Mar Caribe colombiano posee tanto arrecifes coralinos continentales costeros, como oceánicos. A partir de muestreos cuantitativos usando video-transectos de cadena, y análisis multivariados, se determinó que existen esquemas de variación espacial a pequeña (cientos de metros a unos pocos kilómetros) y a gran escala (decenas a cientos de kilómetros) en la composición y abundancia de organismos sésiles. Aunque estos arrecifes conforman una comunidad con las mismas especies de coral y otros organismos, en el sector continental existen exclusivamente las zonas arrecifales de *Siderastrea siderea* y *Agaricia tenuifolia*, y en el oceánico son particulares las terrazas prearrecifales y los arrecifes lagunares y periféricos de barlovento. Estas variaciones reflejan las diferentes historias geológicas, condiciones ambientales predominantes, frecuencia y duración de regímenes de perturbación, y estrategias de vida de especies preponderantes. Al interior de los sectores, la estructura de la comunidad parece estar gobernada por el grado de exposición al oleaje, la profundidad y la geomorfología. Las diferentes escalas en las que la comunidad responde al entorno deben ser tenidas en cuenta al tomar medidas de conservación y manejo en los arrecifes coralinos de Colombia.

¹ Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, INVEMAR, A.A. 1016, Santa Marta, Colombia.

² Universidad del Magdalena, Programa de Biología, A.A. 1122, Santa Marta, Colombia.

³ Department of Systematic Biology and Laboratories of Analytical Biology (NMNH), Smithsonian Institution, P.O. Box 37012, MRC-0163, Washington, D.C. 20013-7012, USA.

⁴ Departamento de Biología y Centro de Estudios en Ciencias del Mar - CECIMAR, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.

* Autor de correspondencia. Correo electrónico: guillermo.diaz@unimag.edu.co

Palabras clave: arrecifes coralinos, distribución espacial, corales, macroalgas, estructura de la comunidad, factores ambientales, Colombia.

Abstract

The Colombian Caribbean Sea presents both coastal continental and oceanic coral reef ecosystems. Based on quantitative sampling using video transects and multivariate analyses we found that there are small (hundreds of meters to few kilometers) and large scale (tens to hundreds of kilometers) spatial distribution patterns in the composition and abundance of sessile organisms. Despite these coral reefs constitute a single community with the same coral species and other organisms, *Siderastrea siderea* y *Agaricia tenuifolia* reef zones occur exclusively in the continental sector, meanwhile, fore-reef terraces and lagoonal and windward peripheral reefs are characteristic of the oceanic sector. These variations may reflect the different geologic histories, prevailing environmental conditions, frequency and intensity of disturbances, and life strategies of dominant species. Within sectors (i.e. continental and oceanic), coral reef community structure seems to be influenced by the intensity of wave exposure, water depth and reef geomorphology. The different spatial scales in which the community responds to the environment should be considered when conservation and management strategies are taken in coral reefs of Colombia.

Key words: coral reefs, spatial distribution, corals, macroalgae, community structure, environmental factors, Colombia.

Introducción

En el Caribe sudoccidental pueden distinguirse áreas geográficas con desarrollo significativo de arrecifes coralinos tanto en el sector costero continental como en el oceánico. Los arrecifes continentales son en su mayoría franjeantes o de plataforma, localizados principalmente en ensenadas y bahías, usualmente formando pequeños archipiélagos cerca de la costa (Wells, 1988). Los arrecifes oceánicos, ubicados a 700 km de distancia de la costa continental (aunque más cerca de Nicaragua), están conformados por complejos arrecifales, arrecifes de barrera, y atolones, y comprenden la mayor extensión de arrecifes coralinos de Colombia (Díaz *et al.*, 2000a). Las características geomorfológicas y descriptivas de los arrecifes continentales (Díaz *et al.*, 1996c; 2000b; López-Victoria & Díaz, 2000; Cendales *et al.*, 2002) y oceánicos (Geister, 1992; Díaz *et al.*, 1996a) del Caribe colombiano han sido bien documentadas. Sin embargo, la mayoría de los estudios cuantitativos del bentos son escasos y restringidos a pequeñas escalas espaciales (e.g., Zea, 1993; Solano, 1994; Díaz *et al.*, 1995; Sánchez, 1995; 1999; Díaz-Pulido & Díaz, 1997; Sánchez *et al.*, 1997; 1998). En el Caribe colombiano no se han explorado patrones geográficos de variación a mayor escala en la estructura del bentos arrecifal, con excepción de tratamientos sobre algunos de sus componentes (Zea, 2001).

Adicionalmente, los siete arrecifes coralinos incluidos en este estudio (Atolones de Banco Serrana, Banco

Roncador, Cayos Albuquerque y Cayos Courtown (=Bolívar); Golfo de Urabá; Isla Fuerte y Bajo Bushnell), quizás por su posición remota con respecto a los centros urbanos, no han sido estudiados cuantitativamente hasta al momento y se desconoce la estructura ecológica de la comunidad bentónica (aunque ver Valderrama & Zea, en prensa). Debido al deterioro que ha ocurrido en los arrecifes coralinos del Caribe en las últimas décadas (e.g., Hughes, 1994), es prioritario explorar los arrecifes coralinos más remotos con el fin de tener un testimonio de su estado actual, así como determinar zonas y hábitats arrecifales de alta diversidad y complejidad biológica para futuras áreas potenciales de conservación (e.g., Friedlander *et al.*, en prensa).

Los esquemas de distribución y abundancia de los organismos sésiles del bentos en un arrecife coralino son el reflejo de procesos históricos, de condiciones ambientales predominantes, requerimientos de sus nichos y la dinámica de sus poblaciones y de complejas relaciones ecológicas entre las especies coexistentes (Brown, 1995). Por tanto, cada especie tendrá una tolerancia de hábitat definida que es el conjunto de posibles 'hábitats' que cumplen con sus requerimientos y pueden ser colonizados (Hutchinson, 1978). Pero la especie estará presente o no en los hábitats potenciales, dependiendo de procesos ecológicos (e.g. reclutamiento, perturbaciones), que son gobernados en buena medida por el azar (Zea, 2001). Los esquemas de distribución y abundancia en el bentos en un arrecife coralino pueden ser estudiados al comparar

las áreas de cobertura del fondo de los diferentes organismos sésiles (=inmóviles), que generalmente son corales escleractíneos y milleporinos, algas de diversos tipos y otros invertebrados, que juntos pueden fácilmente sumar centenares de especies en el caso del mar Caribe. Algunas especies restringen su distribución a un estrecho ámbito ambiental, mientras que otras especies más generalistas se distribuyen a lo largo de varios hábitats, y suelen existir en mayor abundancia en unas condiciones intermedias a lo largo de un continuo ambiental (e.g. octocorales y corales negros [Sánchez *et al* 1997; 1998; Sánchez, 1999], esponjas [Zea, 1993; 2001], algas [Díaz-Pulido & Bula-Meyer, 1997; Díaz-Pulido & Díaz, 1997]).

Definir los esquemas de distribución de tantas especies podría ser una tarea difícil sin la ayuda de métodos numéricos multivariados que reduzcan a proporciones manejables la variación y complejidad de la distribución de especies en un arrecife coralino. El propósito del presente estudio fue determinar los esquemas de distribución espacial de la comunidad bentónica utilizando métodos multivariados, e identificar variaciones recurrentes entre áreas o complejos arrecifales (gran escala, regional) y al interior de ellas (menor escala, local).

La preferencia de hábitat de las especies sésiles se evaluó en diversos tipos de arrecifes coralinos tanto de la región oceánica como costera del mar Caribe de Colombia. Se incluyeron lugares de muy poco acceso al turismo, pocos afluentes con cargas contaminantes y una aparente buena conservación, excluyendo lugares con una larga historia de intervención humana (e.g. Islas del Rosario, Santa Marta, isla de San Andrés, etc.). El sector costero incluyó los arrecifes franjeantes del Urabá chocono, Isla Fuerte y Bajo Bushnell. El sector oceánico comprendió los atolones al norte y sur-sureste del archipiélago de San Andrés y Providencia, en el Caribe sudoccidental. Se quiso también relacionar los esquemas geográficos y de menor escala espacial con variables ambientales predominantes, e inferir sobre el control que éstas ejercen en la distribución de las comunidades. Esta información servirá de base para detectar cambios en el futuro del paisaje arrecifal debidos a impactos naturales y/o antropogénicos.

Materiales y Métodos

Se visitaron tres áreas arrecifales en el sur de la costa continental del Caribe colombiano (Golfo de Urabá, Isla Fuerte y Bajo Bushnell [septiembre-octubre 1995]), y cuatro atolones oceánicos ubicados en el Archipiélago de San Andrés y Providencia en el Caribe sudoccidental (Cayos Courtown [=Bolívar, mayo 1994], Cayos Albuquerque

[mayo-junio 1994], Banco Serrana [mayo-junio 1995], y Banco Roncador [junio 1995]) (Fig. 1). Detalles del clima y oceanografía del sector continental se encuentran en Díaz *et al.* (1996c; 2000b), y Cendales *et al.* (2002), y de la región oceánica en Geister (1992) y Díaz *et al.* (1995; 1996a,b). El área continental estudiada recibe la influencia de descargas de los ríos Sinú y Atrato, trayendo consigo un enturbiamiento estacional del agua, particularmente durante la época de lluvias (mayo-noviembre). Los arrecifes oceánicos, por su parte, tienen muy poca influencia de origen continental, reciben olas con un recorrido (alcançe o "fetch") de más de 2000 km que cubre el ancho entero del mar Caribe, y se ven esporádicamente afectados por el paso de huracanes (e.g. 1988-Joan).

Se establecieron en total 74 estaciones: 16 en los arrecifes continentales (Bushnell 2; Isla Fuerte 2; Urabá 12) y 58 en los oceánicos (Albuquerque 11; Courtown 14; Roncador 17; Serrana 16). Estas fueron distribuidas tratando de cubrir un amplio intervalo de zonas del arrecife coralino. Así, se ubicaron estaciones en bordes externos de terrazas prearrecifales, arrecifes periféricos de barlovento, parches lagunares y taludes, entre otros. En cada estación se evaluó la cobertura de los organismos sésiles mediante tomas en video sobre tres recorridos de cadena de 10 m de longitud (500 eslabones) dispuestos sobre el fondo, paralelos al contorno de profundidad y separados uno del otro por un par de metros (Sánchez, 1995). La cobertura de corales escleractíneos se determinó a nivel de especie, la de algas en lo posible a nivel de género o de grupos morfo-funcionales (v.gr. costrosas, céspedes y fron-



Figura 1. Ubicación de los arrecifes coralinos oceánicos y continentales colombianos en el Caribe sudoccidental. Los triángulos indican los sitios de muestreo.

dosas) y los demás organismos se registraron bajo grupos mayores (v.gr. esponjas, octocorales, otros invertebrados).

Se realizó un análisis de clasificación (Bray-Curtis, UPGMA, transformación arcoseno) y otro de ordenación no paramétrica (Escalamiento Multidimensional no Métrico, MDS) con los datos de porcentaje de cobertura de las especies por estación, para discriminar grupos de estaciones con composición similar y determinar así esquemas espaciales de variación en la estructura de la comunidad (Field *et al.*, 1982). En este análisis se excluyeron especies raras (aquellas que no alcanzaron al menos 4% en alguna estación) y grupos generalistas sin carácter taxonómico, como céspedes algales, algas costrosas, otras algas frondosas, esponjas, octocorales y otros invertebrados. Para identificar las especies características de cada grupo de estaciones (aquellas cuyo mayor porcentaje de cobertura se encuentra en el grupo), se empleó el análisis inverso propuesto por Kaandorp (1986). Con el objeto de relacionar la estructura de la comunidad con variables ambientales, se correlacionaron las coordenadas de las estaciones en el mapa MDS, con la profundidad, grado de exposición al oleaje (determinada visualmente en una escala de 0 [no detectable] a 4 [alta]), densidad de peces herbívoros (estimada empleando el método de censos visuales estacionarios [Mejía & Garzón-Ferreira, 2000; datos almacenados en el Sistema de Información Geográfica de INVEMAR en Santa Marta]) y rugosidad del sustrato (índice de rugosidad: longitud de la cadena / longitud horizontal del transecto). Para ello se utilizó el método de correlaciones no paramétricas de rango de Spearman (Field *et al.*, 1982).

Resultados

El análisis de clasificación mostró que existen esquemas consistentes y recurrentes de variación en la abundancia y composición de especies en la comunidad sésil, a pequeña escala espacial (cientos de metros a unos pocos kilómetros) y a gran escala espacial (regional, decenas a centenares de kilómetros). A gran escala, las estaciones muestreadas en los arrecifes estudiados se segregaron en parte por áreas geográficas, formando grupos exclusivamente continentales (A, B, C y D), exclusivamente oceánicos (E, F y G) y uno mixto (H) (Fig. 2). Dentro de los arrecifes continentales se presentó también una segregación geográfica, agrupándose las estaciones del Golfo de Urabá separadamente de las del Bajo Bushnell e Isla Fuerte. En contraste, los arrecifes oceánicos no se agruparon por atolón, a pesar de estar separados hasta por cientos de kilómetros, exceptuando un grupo de estaciones ubicadas en la cresta del atolón Courtown (grupo G) que

se segregó del resto de las estaciones (Fig. 2). Sin embargo, esto se debió a que esta misma zona no pudo ser replicada en los demás atolones, por extremo oleaje durante las campañas de muestreo, y por ello este no se considera un esquema de variación a escala geográfica. Buena parte de las especies de coral y algunos grupos de algas estuvieron ampliamente distribuidos a lo largo de las áreas estudiadas (Tabla 1). Especies características (que concentran más del 70% de su abundancia relativa en un grupo dado de estaciones) de los arrecifes continentales fueron los corales *Agaricia tenuifolia* y *Siderastrea siderea* y las macroalgas *Amphiroa* spp. (Tabla 1). Las de los arrecifes oceánicos fueron el coral *Montastraea annularis* y las algas pardas *Sargassum* spp., *Turbinaria* spp. y *Lobophora variegata* (para el grupo F), además del hidrocoral *Millepora* spp. y el zoantídeo *Palythoa* spp. (para el grupo G) (Tabla 1).

Las correlaciones de Spearman entre las variables ambientales vs. las coordenadas de las estaciones en el mapa de ordenación indican que la profundidad (coeficiente de correlación de Spearman $R=-0.513$, $p<0.01$), el grado de exposición al oleaje ($R=0.51$, $p<0.01$) y rugosidad ($R=-0.56$, $p<0.01$) son las variables que mejor explican el arreglo de las estaciones en el espacio multidimensional, o sea, influyen en la distribución de los organismos sésiles.

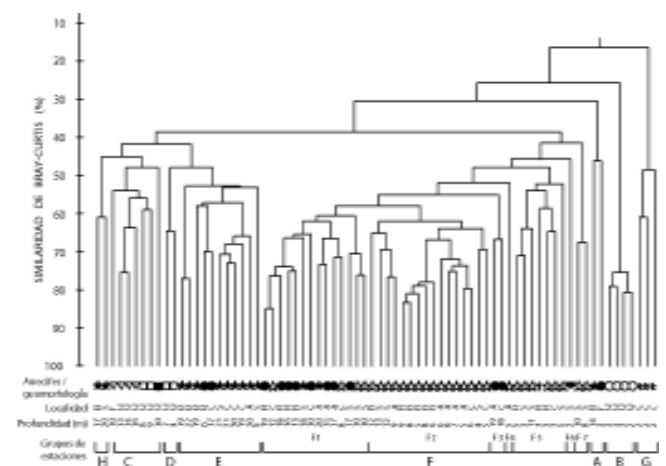


Figura 2. Dendrograma de clasificación de las 74 estaciones muestreadas en los arrecifes oceánicos (A: Cayos Albuquerque. C: Cayos Courtown. R: Banco Roncador. S: Banco Serrana) y continentales (B: Bajo Bushnell. F: Isla Fuerte. U: Golfo de Urabá) indicando los grupos de estaciones (A a H). Estrella negra: terrazas prearrecifales de barlovento. Círculo negro: terrazas prearrecifales de sotavento. Triángulo negro: corales mixtos. Rectángulo negro: arrecifes de *Agaricia*. Rectángulo: arrecifes de *Diploria*. Estrella: parches lagunares de *Montastraea*. Asterisco: arrecifes periféricos de sotavento. Símbolo de número: arrecifes periféricos de barlovento. Triángulo negro: parches lagunares de *Acropora palmata*. Círculo: arrecifes de *Siderastrea*.

Estas variables indican arreglos de distribución de especies a pequeña escala espacial y al interior de los arrecifes, aunque el mayor grado de exposición al oleaje de las zonas expuestas de los arrecifes oceánicos puede ser responsable en parte de los esquemas encontrados a escala geográfica. De otro lado, las densidades de peces herbívoros a nivel de géneros (*Acanthurus* spp., *Scarus* spp. y *Sparisoma* spp.) presentaron bajos coeficientes de correlación, en general menores a 0.4.

En relación con la combinación entre profundidad y el grado de exposición al oleaje, a pequeña escala espacial, se formaron varios subgrupos de estaciones, tanto al interior de arrecifes continentales como oceánicos (Fig. 2). Entre los arrecifes continentales, en las áreas someras del Golfo de Urabá, que se encuentran expuestos a un fuerte oleaje con periodicidad estacional, se identificaron dos grupos de estaciones. El primero se desarrolla a 2 m de profundidad y estuvo dominado en un 50% por el coral *Siderastrea siderea* (grupo B, Tabla 1). En el segundo grupo (D), que involucra arrecifes someros de *Diploria*, a 5 m de profundidad, las macroalgas *Dictyota* spp. (24%) y *Amphiroa* spp. (10%) y el coral *Diploria strigosa* (12%)

son los elementos dominantes (Tabla 1). Entre los arrecifes continentales profundos, están por un lado los caracterizados por colonias de *Montastraea cavernosa* a 11 m de profundidad (grupo C: corales mixtos), y por otro los dominados por el coral *Agaricia tenuifolia* (grupo A, Tabla 1). Excepto en lo que atañe a diferencias en exposición al oleaje dadas por la profundidad, los arrecifes continentales no presentaron diferencias marcadas en composición y estructura en relación con el grado de exposición al oleaje, pero sí en cuanto a la rugosidad del sustrato, siendo los de *A. tenuifolia* bastante complejos en su estructura espacial y los de *D. strigosa* casi completamente planos (Tabla 2).

Dentro de los oceánicos se agruparon las estaciones de los arrecifes profundos (-17 m) y expuestos al oleaje de todos los atolones, que están constituidos por las terrazas prearrecifales de barlovento (grupo E), dominadas por macroalgas, algas costrosas y cespedes algales y con poca cobertura coralina (20 %, Tabla 1). Las terrazas prearrecifales de sotavento corresponden también a arrecifes profundos (grupo F1: -14 m y grupo F3: -18 m) pero están menos expuestas al oleaje y presentan mayor rugosidad

Tabla 2. Variables ambientales promedio (desviación estándar) por grupos de estaciones identificados en el dendrograma de la Fig. 2. Grupos de estaciones como en la Tabla 1. Grado de exposición al oleaje: escala de 0 (no detectable) a 4 (alta). Índice de rugosidad del sustrato: tiene un valor de 1 cuando el sustrato es completamente plano y aumenta conforme el sustrato se hace más rugoso.

GRUPOS DE ESTACIONES	NÚMERO DE ESTACIONES	VARIABLES						
		Profundidad (m)	Exposición al oleaje	Índice de rugosidad	Densidad de peces herbívoros (no.ind./150m-2)			
					<i>Acanthurus</i>	<i>Scarus</i>	<i>Sparisoma</i>	
Continental								
A	n=2	8.0 (7.8)	1.0 (0)	1.370 (0.163)	2.0 (2.1)	6.8 (6.7)	7.8 (2.5)	
B	n=4	2.3 (0.6)	1.8 (1.0)	1.148 (0.078)	15.4 (21.4)	6.3 (3.0)	3.5 (1.4)	
C	n=7	11.3 (3.0)	1.4 (0.5)	1.192 (0.042)	6.9 (9.2)	3.5 (2.1)	3.7 (1.5)	
D	n=2	5 (2.1)	1.5 (0.7)	1.099 (0.023)	3 (0.7)	4.3 (5.3)	3.5 (2.1)	
Oceánicos								
E	n=11	17.3 (5.2)	3.1 (0.8)	1.198 (0.068)	7.9 (9.1)	4.5 (2.5)	7.2 (3.2)	
F1	n=15	14.4 (3.8)	1.9 (1.0)	1.334 (0.108)	7.6 (6.7)	11.5 (18.9)	9 (2.5)	
F2	n=16	7.5 (2.7)	1 (0.8)	1.411 (0.105)	8.3 (14.3)	10.3 (8.3)	12.8 (5.9)	
F3	n=2	18.3 (0.4)	2 (1.4)	1.314 (0.037)	3 (2.8)	4.8 (2.5)	4.3 (1.8)	
F4	n=1	4.8	1	1.382	10.5	6	10	
F5	n=7	4.5 (2.9)	1.1 (0.7)	1.385 (0.141)	4.3 (2.6)	7.3 (3.4)	10.4 (5.3)	
F6	n=1	1.5	2	1.299	18	3.5	6.5	
F7	n=2	8.9 (1.6)	1.0 (0)	1.475 (0.036)	5.3 (1.8)	10.8 (3.9)	15.5 (0.7)	
G	n=3	1.7 (0.2)	4.0 (0)	1.207 (0.072)	42.2 (52.4)	3.3 (2.3)	7.2 (3.7)	
Mixto	H	n=2	18.6 (2.3)	2.5 (0.7)	1.251 (0.037)	2.8 (1.1)	5.5 (3.5)	7.5 (0)

que las de barlovento (Tabla 2); la composición del bentos fue similar a las de barlovento aunque presentan menor cobertura del coral *Diploria strigosa* y de esponjas y mayor cobertura del alga *Lobophora variegata* (Tabla 1). De otro lado, las terrazas de sotavento y los parches lagunares profundos y calmados de *Montastraea* spp. (-8 m, grupo F2) se segregaron por límites no muy bien definidos, ya que carecen de especies características y sólo cuando se combinan los grupos F1, F2 y F3, *Lobophora variegata* resulta ser la especie característica. Las terrazas prearrecifales de sotavento parecen ser una comunidad intermedia en composición entre las terrazas prearrecifales de barlovento y parches lagunares profundos de *Montastraea*.

En los arrecifes oceánicos someros (<5 m de profundidad) se distinguieron grupos de estaciones conformados por parches lagunares de *Montastraea* spp. protegidos del oleaje predominante (grupos F4 y F5), de lagunares de *Acropora palmata* más expuestos al oleaje (grupo F6) y de muy expuestos al oleaje como los periféricos de barlovento (grupo G). Los parches lagunares protegidos de *Montastraea* presentaron la mayor cobertura coralina (46%), especialmente de *M. faveolata* y *M. annularis*, (37%), y una menor cobertura de algas frondosas (Tabla 1). Los arrecifes periféricos de barlovento, que se segregaron claramente en el dendrograma (Fig. 2), reciben un fuerte impacto del oleaje (Tabla 2) y están dominados por organismos incrustantes como *Millepora* spp., *Palythoa* spp. y algas coralíneas costosas. La cobertura de algas frondosas en este grupo es una de las más bajas registradas en este estudio, tan sólo 12% (Tabla 1).

Tanto en los arrecifes continentales como oceánicos las algas fueron el componente más abundante del bentos, con más de 50% de la dominancia del sustrato duro (Fig. 3). Las algas frondosas y los céspedes algales presentaron mayor cobertura en los arrecifes oceánicos que en los continentales, mientras que los corales presentaron mayor cobertura en las áreas continentales (aprox. 45%) con respecto a las oceánicas (30%) (Fig. 3). Las macroalgas más abundantes de los arrecifes continentales fueron *Dictyota* spp. (9%), *Amphiroa* spp. (9%) y *Halimeda* spp. (6%), mientras que las de los oceánicos fueron *Lobophora* spp. (12%), *Dictyota* spp. (9%) y *Halimeda* spp. (7%). Las especies de coral con el mayor porcentaje de cobertura en los arrecifes continentales fueron *Siderastrea siderea* (14%), *Montastraea cavernosa* (4%) y *Agaricia agaricites* (4%), mientras que en los oceánicas fueron *M. annularis* (8%), *M. faveolata* (5%) y *M. franksi* (4%). El número de especies de corales registrados en los perfiles fue el mismo en ambos sectores geográficos (30 especies).

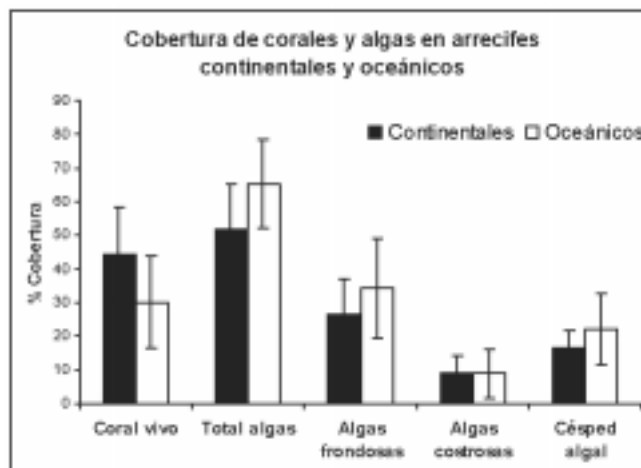


Figura 3. Porcentajes de cobertura coralina y grupos funcionales de algas relativos al sustrato duro (excluyendo arena) en arrecifes continentales y oceánicos. Valores son promedios (continentales: n=16; oceánicos: n=58) con barras de desviación estándar.

Discusión

El bentos de los arrecifes coralinos del Caribe colombiano, aunque se puede decir que comprende una comunidad con las mismas especies de coral y/o grupos funcionales de algas, presenta variaciones estructurales consistentes entre las áreas continentales/costeras y las oceánicas. Los arrecifes continentales albergan unidades de paisaje o hábitats o zonas arrecifales con composición de especies particulares, como por ejemplo los arrecifes de *Siderastrea siderea* y *Agaricia tenuifolia* en el Golfo de Urabá, que no están presentes en áreas oceánicas. Los arrecifes oceánicos contienen también unidades propias con composiciones particulares, como las de las terrazas prearrecifales, laguna y arrecifes periféricos de barlovento. Aunque la naturaleza descriptiva de este estudio no nos permite inferir las causas directas de dichas diferencias, éstas se pueden interpretar debido a diferentes historias geológicas, oceanografía del área, frecuencia y duración de regímenes de perturbación y estrés, y estrategias de vida de las especies en la comunidad.

Diferencias de origen geológico se manifiestan en particularidades geomorfológicas de cada área, creando por una parte ambientes muy expuestos al oleaje en los oceánicos y ambientes generalmente más protegidos en la costa colombiana. La geomorfología de los arrecifes oceánicos presenta cierta monotonía en cuanto a hábitats definidos para el desarrollo de comunidades bentónicas, que se repite a lo largo de todos los atolones (Díaz *et al.*, 1996a; 1996b). El arrecife periférico de barlovento, siem-

pre bordea las zonas de rompiente. La laguna con arrecifes de parche, tiene en el fondo arenas finas y diversos tipos de arrecifes de parche dominados por *Montastraea* spp. (ver revisión en **Díaz et al.**, 1997). Las barras arrecifales de sotavento y terrazas someras adyacentes, son una irregular reunión de terrazas de fondos duros y barras arenosas coronadas con arrecifes que se levantan casi hasta la superficie. La terraza de sotavento y su talud externo, son la continuación paulatina y de inclinación suave hacia sotavento de los fondos duros de la unidad anterior; su margen externo posee bastante desarrollo coralino y presenta un talud externo de pendiente muy fuerte y desde poca profundidad (12-15 m). A diferencia de estos ambientes, las áreas continentales están marcadas por eventos geológicos específicos de la plataforma continental como diapirismo (e.g. **Sánchez**, 1995) o por las caprichosas formas de bahías y otros procesos sedimentarios (ver revisión en **Vernette**, 1986; 1989). Esto hace que los arrecifes de la costa colombiana se salgan de la zonificación estándar comúnmente adjudicada al mar Caribe (e.g., Jamaica: **Goureau**, 1959; **Kinzie**, 1973; ver discusión en **Cendales et al.**, 2002).

La cantidad de seston y transparencia del agua son también dramáticamente diferentes entre las áreas oceánicas y continentales limitando y/o beneficiando ciertas especies. Aguas de baja transparencia, comunes en la costa continental colombiana, cambian la distribución vertical de las especies coralinas y permiten a especies de aguas generalmente profundas colonizar espacios relativamente someros, como ocurre en los arrecifes de *Siderastraea siderea* en el Golfo de Urabá. Se ha documentado que incluso organismos considerados de profundidad como corales negros y octocorales azooxantelados, pueden abundar en ambientes someros de los bancos de la plataforma continental (**Sánchez**, 1999). Estos organismos están también presentes en los arrecifes coralinos oceánicos del Caribe colombiano pero en los ambientes más profundos y taludes del arrecife (**Sánchez et al.**, 1998). Aunque el Caribe sur, incluida la costa colombiana, ha sido considerado como oligotrófico, se presenta la influencia constante de cerca de un 20% de la descarga mundial anual de aguas ribereñas (ríos Amazonas, Orinoco, Magdalena y Atrato) así como surgencias localizadas de aguas frías subsuperficiales debidas a la acción de los vientos (**Müller-Karger et al.**, 1989), cuyos efectos son más notables en las áreas costeras. Esta descarga y las surgencias generan una mayor oferta de alimento suspendido, la que hace que, por ejemplo, las esponjas tiendan a tener una mayor densidad y cobertura en arrecifes continentales que en arrecifes oceánicos (**Zea**, 2001; **Valderrama & Zea**, en prensa).

Estrategias de vida como el tipo de dispersión larval podrían tener también un efecto notorio en la distribución de las especies en conjunto con la geomorfología e hidrodinámica de los arrecifes de coral. Por ejemplo, especies de coral de crecimiento lento que liberan millones de larvas masivamente y de duración media como *Montastraea* spp. (v.gr. **Sánchez, et al.**, 1999), pueden mantener poblaciones homogéneas en los cuatro atolones oceánicos debido a una disponibilidad constante de larvas. Especies de crecimiento clonal rápido, vivíparas y con larvas de dispersión corta, como *Agaricia tenuifolia*, dominan arrecifes franjeantes conectados a lo largo de la costa. Adicionalmente, se ha sugerido que ciertas áreas del mar Caribe, particularmente la porción occidental de la costa colombiana, exhiben una exportación e importación cíclica de larvas de vida libre debido a la hidrodinámica de las masas superficiales en el Caribe sur (**Roberts**, 1997).

Diferentes regímenes de perturbación parecen afectar ambos sectores. Por ejemplo, los arrecifes oceánicos se ven influidos por el paso de huracanes, como el "Joan" que afectó en 1988 las comunidades de corales del archipiélago de San Andrés y Providencia (**Díaz et al.**, 1996b). Por otra parte, los arrecifes continentales no sufren el impacto directo de huracanes, aunque sí pueden ser afectados por las descargas generadas por las fuertes lluvias asociadas (e.g. Joan), o ser alcanzados por fuertes marejadas (e.g. Lenny, nov. 1999). De hecho, estos arrecifes están sometidos de forma más continua a gradientes de estrés dados por la influencia de ríos y aguas dulces de escorrentía, que producen descensos en la salinidad y enturbiamiento de las aguas, y por tanto posiblemente mayor sedimentación sobre el bentos arrecifal.

La profundidad y el grado de exposición al oleaje parecen ser los principales factores que controlan las variaciones en los esquemas espaciales de la comunidad arrecifal a pequeña escala (dentro de las áreas o complejos arrecifales). En general, las zonas arrecifales someras (< 5 m) tuvieron composiciones y abundancias de organismos diferentes a las encontradas en las zonas profundas (> 8 m), y las altamente expuestas al oleaje (i.e. arrecifes periféricos, grupo G) fueron diferentes de las ubicadas en zonas calmadas (arrecifes lagunares someros de *Montastraea*, grupo F5). **Geister** (1977) y **Graus & Macintyre** (1989) señalan que la profundidad, oleaje, luz y geomorfología son los principales factores que controlan los esquemas de zonación al interior de los arrecifes coralinos del Caribe y este modelo parece repetirse igualmente a lo largo de las áreas estudiadas. Los esquemas de zonación de los arrecifes, particularmente de los

oceánicos, con respecto de la profundidad y del oleaje se ajustan bien al encontrado en otras áreas caribeñas (e.g., Jamaica: **Goureau**, 1959). Aunque, como se mencionó anteriormente, existen también arrecifes costeros que parecen ser bastante particulares en cuanto a su estructura ecológica.

Las bajas correlaciones entre las densidades de peces herbívoros con la ordenación MDS sugieren que estos herbívoros juegan un papel secundario en la organización de la estructura de comunidad arrecifal. No obstante, al analizar por separado los esquemas de distribución espacial de las algas en los arrecifes lagunares de los atolones estudiados (**Díaz-Pulido & Díaz**, 1997) se encuentra que la densidad de peces cirujanos (*Acanthurus*) se relaciona con la zonación algal. Algunas de las zonas arrecifales presentes en los complejos arrecifales oceánicos (v.gr., las dominadas por *Acropora palmata* [grupo F6] y *Millepora-Palythoa*-algas coralíneas costrosas [grupo G]), se encuentran también en arrecifes continentales de otras localidades caribeñas (v.gr. islas del Rosario: **Sánchez**, 1995), por lo que es posible que esta relación también persista para las áreas continentales.

La alta cobertura algal registrada en las áreas estudiadas parece ser una situación generalizada en los arrecifes del Caribe (**Hughes**, 1994; **Shulman & Robertson**, 1996). **Hughes** (1994) encontró en los arrecifes coralinos de Jamaica una cobertura algal de más de 90% a 7 m de profundidad y tan solo un 3% de cobertura coralina. Se señala que esta alta abundancia algal es el resultado de una reducción importante en los niveles de herbivoría debidos a la mortandad masiva del erizo negro *Diadema antillarum* y a la sobrepesca de peces herbívoros, como loros (Scaridae) y cirujanos (Acanthuridae) (**Hughes**, 1994; **Shulman & Robertson**, 1996). En las áreas estudiadas se observaron muy pocos erizos *Diadema* (inclusive durante buceos nocturnos) y se ha indicado que las poblaciones del caracol de pala herbívoro *Strombus gigas* se encuentran sobreexplotadas (**Mora**, 1994). La mortandad coralina ocasionada por huracanes, enfermedades y blanqueamiento (**Shulman & Robertson**, 1996; **Zea et al.**, 1998) genera nuevo espacio disponible para la colonización algal (**Díaz-Pulido & McCook**, 2002) que, en conjunto con bajos niveles de herbivoría, parecen explicar su alta cobertura. La mayor cobertura algal y menor cobertura coralina en las áreas oceánicas, con respecto de las continentales, contrasta con lo registrado en la Gran Barrera de Coral de Australia, donde las macroalgas alcanzan los mayores valores de abundancia en los arrecifes costeros y son escasas en los arrecifes alejados de la costa (**McCook et al.**, 1997). Parecería razonable pensar que por la cerca-

nía a la costa, los arrecifes continentales caribeños reciben más aportes de nutrientes que las áreas oceánicas remotas. El aporte de nutrientes se ha sugerido como una de las causas del incremento en biomasa macroalgal en los arrecifes coralinos (**Lapointe**, 1997; ver discusión en **Díaz-Pulido & McCook**, 2003). Sin embargo, la alta abundancia algal en los arrecifes oceánicos no parece ser explicada por aportes de nutrientes debido a su ubicación distante de la costa, ni tampoco por diferencias en densidades de peces herbívoros, ya que estos últimos fueron en general más abundantes en los arrecifes oceánicos que en los continentales (Tabla 2). La marcada estacionalidad de las macroalgas arrecifales es también un factor que debe tenerse en cuenta (**Díaz-Pulido & Garzón-Ferreira**, 2002), sin embargo, la razón de la mayor abundancia de macroalgas en los arrecifes continentales no es clara y requiere de futuras investigaciones.

En síntesis, la variación en la estructura de la comunidad al interior de los arrecifes coralinos del Caribe sur parece estar controlada por la profundidad, exposición al oleaje y geomorfología. Pero a gran escala geográfica (complejos oceánicos vs. continentales), es influida por diferencias en la historia geológica, las condiciones ambientales predominantes y la geomorfología resultantes, que a su vez influyen en la presencia y abundancia de especies con historias de vida particulares. Tales diferencias deben ser tenidas en cuenta al tomar medidas de conservación y manejo en los arrecifes coralinos de Colombia, particularmente en los tipos de hábitats mas diversos y biológicamente complejos, los cuales difieren entre los sectores continental y oceánico.

Agradecimientos

Esta investigación fue financiada por el Instituto Colombiano para el Desarrollo de la Ciencia y Tecnología (Colciencias, Proyecto 2105-09-023-93). A César García por su ayuda en la lectura de video-perfiles y a Luz S. Mejía (INVEMAR) por suministrar gentilmente los datos de peces herbívoros y por su colaboración en el campo. Estamos muy agradecidos con Luz S. Mejía y la tripulación del B/I ANCON por su enorme ayuda en los muestreos de campo. Contribución 842 del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras –INVEMAR–, Colombia. El trabajo de S. Zea es la contribución 237 del Centro de Estudios en Ciencias del Mar –CECIMAR, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.

Bibliografía

Brown, J.H. 1995. Macroecology. The University of Chicago Press, Chicago and London.

- Cendales, M.H., S. Zea & J.M. Díaz.** 2002. Geomorfología y unidades ecológicas del complejo arrecifal de Islas del Rosario e Isla Barú (Mar Caribe, Colombia). *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **26**(101): 497-510.
- Díaz, J.M., J. Garzón-Ferreira & S. Zea.** 1995. Los arrecifes coralinos de la Isla de San Andrés, Colombia: estado actual y perspectivas para su conservación. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Álvarez Lleras, **7**: 1-150.
- _____, **G. Díaz-Pulido, J. Garzón-Ferreira, J. Geister, J.A. Sánchez & S. Zea.** 1996a. Atlas de los arrecifes coralinos del Caribe colombiano: I. Complejos arrecifales oceánicos. Invemar, Serie de Publicaciones Especiales, **2**: 1-83.
- Díaz, J.M., J.A. Sánchez, S. Zea & J. Garzón-Ferreira.** 1996b. Morphology and marine habitats of two southwestern Caribbean atolls. *Atoll Res. Bull.* **435**: 1-35
- _____, **G. Díaz-Pulido.** 1996c. Geomorfología y formaciones arrecifales recientes de Isla Fuerte y Bajo Bushnell, plataforma continental del Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, **25**: 87-105.
- _____, **J. Geister.** 1997. Development of Lagoonal reefs in oceanic complexes of the Southwestern Caribbean: geomorphology, structure and distribution. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, **1**: 779-784.
- Díaz, J.M., L.M. Barrios, M.H. Cendales, J. Garzón-Ferreira, J. Geister, M. López-Victoria, G.H. Ospina, F. Parra-Velandia, J. Pinzón, B. Vargas-Angel, F.A. Zapata & S. Zea.** 2000a. Areas Coralinas de Colombia. INVEMAR, Serie Publicaciones Especiales **5**, Santa Marta, 176 páginas.
- Díaz, J.M., G. Díaz-Pulido & J.A. Sánchez.** 2000b. Distribution and structure of the southernmost Caribbean coral reefs: Golfo de Urabá, Colombia. *Scientia Marina*, **64**(3): 327-336.
- Díaz-Pulido, G. & G. Bula-Meyer.** 1997. Marine algae from oceanic atolls in the Southwestern Caribbean (Albuquerque Cays, Courtown Cays, Serrana Bank, and Roncador Bank). *Atoll Res. Bull.*, **448**: 1-18.
- _____, **J.M. Díaz.** 1997. Algal assemblages in lagoonal reefs of Caribbean oceanic atolls. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, **1**: 827-832.
- _____, **J. Garzón-Ferreira.** 2002. Seasonality in algal assemblages on upwelling-influenced coral reefs in the Colombian Caribbean. *Bot. Mar.*, **45**: 284-292.
- _____, **L.J. McCook.** 2002. The fate of bleached corals: patterns and dynamics of algal recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **232**: 115-128.
- _____, **L.J. McCook.** 2003. Relative roles of herbivory and nutrients in the recruitment of coral reef seaweeds. *Ecology*, **84**(8): 2026-2033.
- Field, J.G., K.R. Clarke & R.M. Warwick.** 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **8**: 37-52.
- Friedlander A., J. Sladek-Nowlis, J.A. Sánchez, R. Appeldoorn, P. Usseglio, C. McCormick, S. Bejarano & A. Mitchell-Chui.** 2003. Designing effective marine protected areas in Seaflower biosphere reserve, Colombia, based on biological and sociological information. *Cons. Biol.*, **17**: 1769-1784.
- Geister, J.** 1977. The influence of wave exposure on the ecological zonation of Caribbean coral reefs. *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp.*, **1**: 23-29.
- _____. 1992. Modern reef development and Cenozoic evolution of an oceanic island/reef complex: Isla de Providencia (Western Caribbean Sea). *Facies*, **27**: 1-70.
- Goureau, T.F.** 1959. The ecology of Jamaican coral reef. I. Species composition and zonation. *Ecology*, **40**: 67-90.
- Graus, R.R. & I.G. Macintyre.** 1989. The zonation patterns of Caribbean coral reefs as controlled by wave and light energy input, bathymetric setting and reef morphology: computer simulation experiments. *Coral Reefs*, **8**: 9-18.
- Hughes, T.P.** 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, **265**: 1547-1551.
- Hutchinson, G.E.** 1978. An introduction to population biology. Yale University Press, New Haven and London.
- Kaandorp, J.A.** 1986. Rocky substrate communities of the infralittoral fringe of the Boulonnais coast, NW France: a quantitative survey. *Mar. Biol.*, **92**: 255-265.
- Kinzie, R. A.** 1973. The zonation of West Indian gorgonians. *Bull. Mar. Sci.*, **23**: 93-155.
- Lapointe, B.E.** 1997. Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and southeast Florida. *Limnol. Oceanogr.*, **42**: 1119-1131.
- López-Victoria, M. & J.M. Díaz.** 2000. Morfología y estructura de las formaciones coralinas del archipiélago de San Bernardo, Caribe colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **24**(91): 219-230.
- McCook, L.J., I.R. Price & D.W. Klumpp.** 1997. Macroalgae on the GBR: Causes or consequences, indicators or models of reef degradation? *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, **2**: 1851-1856.
- Mejía, L.S. & J. Garzón-Ferreira.** 2000. Estructura de comunidades de peces arrecifales en cuatro atolones del Archipiélago de San Andrés y Providencia (Caribe sur occidental). *Rev. Biol. Trop.*, **48**(4): 883-896.
- Mora, O.** 1994. Análisis de la pesquería del Caracol Pala (*Strombus gigas* L.) en Colombia. 137-144 pp. En: R.S. Appeldoorn y B. Rodríguez (eds.). Queen Conch Biology, fisheries and mariculture. Fundación Científica Los Roques, Caracas, Venezuela.
- Müller-Karger F. E., C. R. McClain, T. R. Fisher, W. E. Esaias & R. Varela.** 1989. Pigment distribution in the Caribbean Sea: observations from space. *Prog. Oceanogr.*, **23**: 23-64.
- Roberts, C. M.** 1997. Connectivity and management of Caribbean coral reefs. *Science*, **278**: 1454-1457.
- Sánchez, J.A.** 1995. Benthic communities and geomorphology of the Tesoro island coral reef, Colombian Caribbean. *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín*, **24**: 55-77.
- _____. 1999. Black coral-octocoral distribution patterns on a deep-water reef, Imelda bank, Caribbean Sea, Colombia. *Bull. Mar. Sci.*, **65**(1): 215-225.

- _____, **S. Zea & J.M. Díaz**. 1997. Gorgonian communities of two contrasting environments from oceanic Caribbean atolls. *Bull. Mar. Sci.*, **61** (2): 61-72.
- _____, **J.M. Díaz & S. Zea**. 1998. Octocoral and black coral distribution patterns on the barrier reef-complex of Providencia island, Southwestern Caribbean. *Carib. J. Sci.*, **34** (3-4): 250-264.
- _____, **E.M. Alvarado, M.F. Gil, O. Arenas, H. Charry & R.P. Garcia**. 1999. Synchronous mass spawning of *Montastraea annularis* (Ellis & Solander) and *M. faveolata* (Ellis & Solander) (Faviidae: Scleractinia) at Rosario islands, Caribbean coast of Colombia. *Bull. Mar. Sci.*, **65** (3): 873-879.
- Shulman, M.J. & D.R. Robertson**. 1996. Changes in the coral reefs of San Blas, Caribbean Panama: 1983 to 1990. *Coral Reefs*, **15**: 231-236.
- Solano, O.D.** 1994. Corales, formaciones arrecifales y blanqueamiento de 1987 en Bahía Portete (Guajira, Colombia). *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín*, **23**: 149-163.
- Valderrama, D.F. & S. Zea**. 2003. Esquemas de distribución de esponjas arrecifales (Porifera) del noroccidente del golfo de Urabá, Caribe sur, Colombia. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, **32**: 37-56.
- Vernette, G.** 1986. Le plate-forme continentale Caraïbe du Colombie. Importance du diapirisme argileux sur le morphologie, et la sedimentation. Thèse doctorale. Mem. del Inst. Geol. Bassin d'Aquitaine, **20**: 1-387.
- _____. 1989. Impact du diapirisme argileux sur les recifs de la plate-forme colombienne des Caraïbes. *Bull. Inst. Geol. Bassin. d'Aquitaine, Bordeaux*, **45**: 97-105.
- Wells, S.** 1988. *Coral Reefs of the World. Volume 1: Atlantic and eastern Pacific. UNEP Regional Seas Directories and Bibliographies.* IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U.K./UNEP, Nairobi, Kenya.
- Zea, S.** 1993. Cover of sponges and other sessile organisms in rocky and coral reef habitats of Santa Marta, Colombian Caribbean Sea. *Carib. J. Sci.*, **29**: 75-88.
- _____. 2001. Patterns of sponge (Porifera, Demospongiae) distribution in remote, oceanic reef complexes of the southwestern Caribbean. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **25** (97): 579-592.
- _____, **J. Geister, J. Garzón-Ferreira & J.M. Díaz**. 1998. Biotic changes in the reef complex of San Andrés Island (Southwestern Caribbean Sea, Colombia) occurring over nearly three decades. *Atoll Res. Bull.*, 456: 1-30.

Recibido el 4 de abril de 2003.

Aceptado para su publicación el 22 de octubre de 2003.