

ESQUEMAS ESPACIALES DE ZONACIÓN ECOLÓGICA Y MORFOLOGÍA DE LAS LAGUNAS DE LOS ATOLONES Y COMPLEJOS ARRECIFALES DE UN ARCHIPIÉLAGO OCEÁNICO DEL CARIBE: SAN ANDRÉS Y PROVIDENCIA (COLOMBIA)

por

Juan Manuel Díaz M.¹

Resumen

Díaz M., J.M.: Esquemas espaciales de zonación ecológica y morfología de las lagunas de los atolones y complejos arrecifales de un archipiélago oceánico del Caribe: San Andrés y Providencia (Colombia). *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **29** (112): 357-369. 2005. ISSN 0370-3908.

Los atolones y complejos arrecifales oceánicos del Archipiélago de San Andrés y Providencia, en el Caribe sudoccidental, poseen cuencas lagunares semi-cerradas a semi-abiertas en las que se desarrollan diferentes hábitats bentónicos característicos. Ciertas zonas del fondo lagunar están cubiertas por sedimentos, a veces vegetados por algas y pastos marinos, y en otras por estructuras coralinas de varios tipos según la composición y dominancia de distintas especies de corales y la morfología y grado de desarrollo del andamiaje arrecifal. Este trabajo pretende determinar los esquemas de distribución espacial de los hábitats bentónicos de las lagunas a partir del análisis de los gradientes de los factores físicos más relevantes. Se establecieron tendencias en la presencia y abundancia de la mayoría de los hábitats en relación con el nivel de energía del oleaje, la profundidad y la presencia de islas. Ciertos tipos morfológicos de arrecifes están orientados en dirección preferencial y presentan un esquema de desarrollo espacial aparentemente en respuesta a la intensidad y dirección predominante de las corrientes y del oleaje.

Palabras clave: Lagunas arrecifales, arrecifes coralinos, zonación ecológica, geomorfología, San Andrés y Providencia, mar Caribe, Colombia.

¹ Instituto de Investigación en Recursos Biológicos "Alexander von Humboldt", Cra. 7 No. 35-20, Bogotá, D.C., Colombia. Correo electrónico: jmdiaz@humboldt.org.co

Abstract

The oceanic atolls and reef-complexes of the Archipelago of San Andrés and Providencia exhibit semi-enclosed to rather open lagoon basins, where various characteristic bottom habitats occur. Certain areas of the lagoon floor are covered by sediments, being in some settings vegetated by algae or seagrass, and other areas by coralline framework of different types according to the composition and dominance of coral species and to their morphology and level of reef development. This study seeks to determine the spatial distribution patterns of lagoon bottom habitats based on the analysis of gradients of most relevant physical factors. Patterns in the occurrence and abundance of most habitats became evident in relation with wave-energy level, water depth, and the occurrence of islands. Some morphological reef types are oriented in a preferential direction and show spatial arrangements of development that are presumably related to prevailing current speed and direction and wave exposure.

Key words: Reef lagoons, coral reefs, ecological zonation, geomorphology, San Andrés and Providencia, Caribbean Sea, Colombia.

Introducción

El archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina está localizado en el sector meridional del Alto de Nicaragua (Nicaragua Rise), en el Caribe occidental, y comprende dos islas oceánicas (San Andrés y Providencia, ésta incluyendo su vecina Santa Catalina) y una serie de atolones (Albuquerque, Courtown, Roncador, Quitasueño y Serrana) y bancos coralinos (Serranilla, Bajo Alicia, Bajo Nuevo) que se disponen alineados en dirección SSW-NNE (Fig. 1). El archipiélago ha sido recientemente declarado Reserva de la Biosfera (Seaflower Biosphere Reserve) por la UNESCO.

El contexto geológico-tectónico regional y otras evidencias sugieren que los atolones, islas y bancos coralinos del archipiélago tuvieron un origen común como volcanes en el Cenozoico temprano (cf. **Milliman & Supko**, 1968; **Geister**, 1975, 1993; **Geister & Díaz**, 1997 y en prensa). La subsidencia de los basamentos volcánicos y la acumulación simultánea de roca caliza arrecifal sobre las cimas poco profundas de los volcanes, desde el Cenozoico hasta el Cuaternario, condujeron a la formación de los bancos someros y atolones, siguiendo a grandes rasgos el modelo propuesto por **Darwin** (1951) en su teoría de la subsidencia para explicar el origen de los atolones.

A pesar de las obvias diferencias morfológicas que existen entre los complejos arrecifales que rodean las dos islas mayores, por un lado, y los atolones, por el otro, las estructuras sumergidas de todos ellos han sido moldeadas por los mismos procesos, lo que se refleja en una serie de rasgos geomorfológicos y ecológicos comunes (Fig.2) (ver también **Geister**, 1983; **Díaz et al.**, 1996, 2000; **Geister & Díaz**, en prensa): (a) Un arrecife periférico o de barrera

muy bien desarrollado en el costado de barlovento, (b) una amplia terraza pre-arrecifal ligeramente inclinada que se extiende mar afuera hasta unos 20 m de profundidad, seguida por un (c) talud escarpado que se precipita hacia profundidades abisales y cuya pendiente se ve interrumpida brevemente a 35-40 m de profundidad por un escalón o terraza; a sotavento del arrecife periférico o de barrera se extiende (d) la terraza lagunar, una amplia llanura sedimentaria muy somera, cuyo límite con la cuenca de la laguna es un pronunciado cantil de arena, que progresa hacia la cuenca a medida que se van acumulando escombros coralinos y arenas provenientes de la parte frontal del arrecife; (e) la cuenca lagunar es una depresión topográfica con profundidades hasta de 20 m, pero los arrecifes de parche que se desarrollan allí suelen levantarse varios metros, incluso hasta la superficie del agua. En el costado occidental, exceptuando una leve elevación topográfica, pocas veces se presentan arrecifes de rompiente a manera de (f) segmentos del arrecife periférico de sotavento, de manera que las lagunas son generalmente abiertas hacia el oeste. La (g) terraza pre-arrecifal y el (h) talud de sotavento muestran los mismos rasgos topográficos que la de barlovento, pero suelen tener mayor cobertura de sedimentos debido a que el transporte predominante es en sentido E-W y los sedimentos evacuados desde la laguna se depositan en este sector transitoriamente. Los principales moldeadores de la morfología actual de estas estructuras han sido las oscilaciones del nivel del mar en el Pleistoceno y los regímenes dominantes de acreción arrecifal en el Holoceno. Las primeras han quedado registradas en terrazas, escalones y muescas intermareales subaéreas y sumergidas que se observan generalizadamente en el archipiélago (cf. **Geister**, 1983; **Geister & Díaz**, 1997 y en prensa).

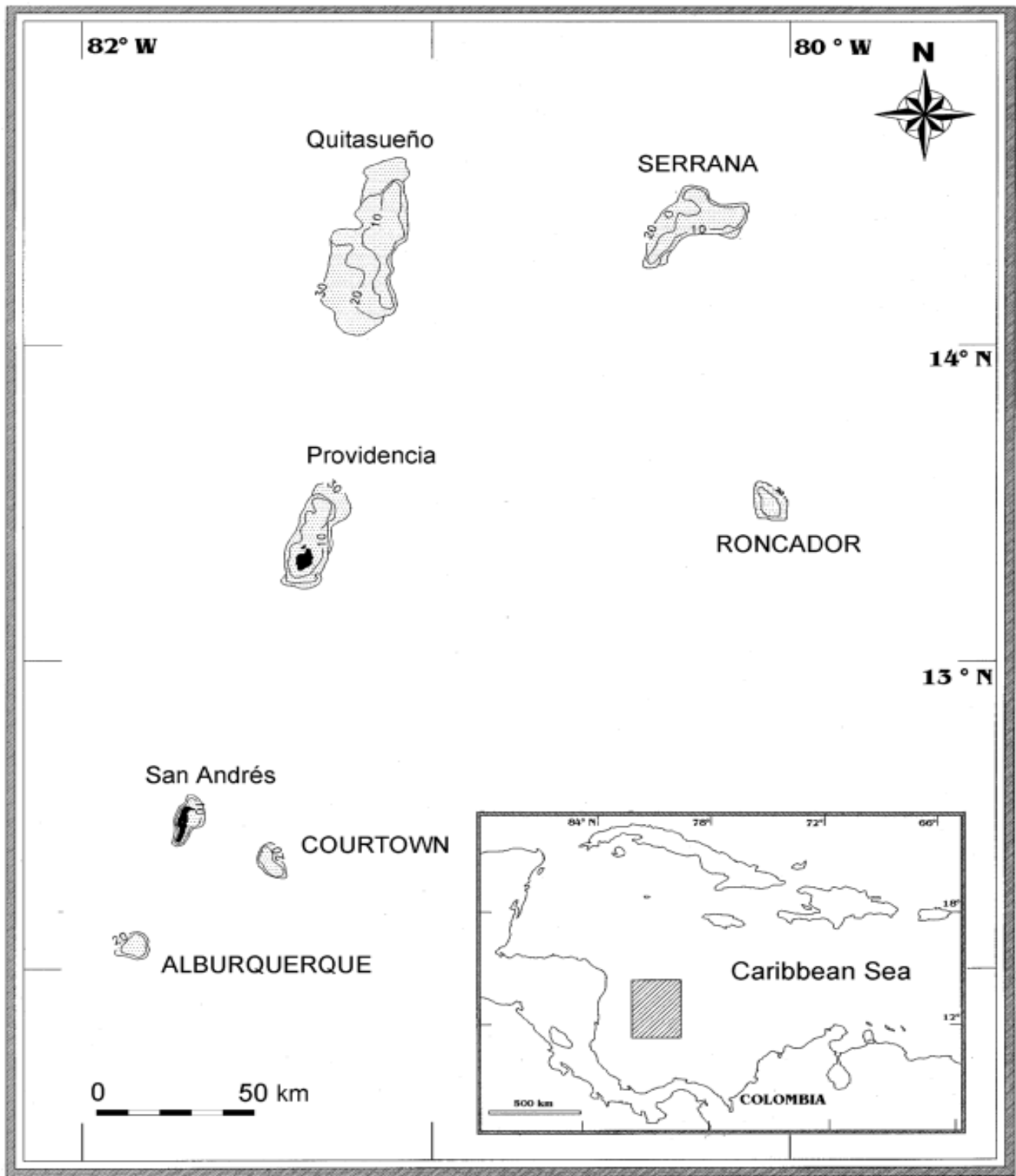


Figura 1. Localización del archipiélago de San Andrés y Providencia en el Caribe suroccidental.

La acreción arrecifal está controlada por la intensidad lumínica (dependiente, en este caso, primordialmente de la profundidad e inclinación del sustrato), por los regímenes hidrodinámicos y sedimentarios y por la topografía pleistocénica antecedente (cf. **Hubbard**, 1997). En cada complejo coralino y en cada atolón se distinguen entonces áreas de activo crecimiento arrecifal, áreas de acumulación de sedimentos y áreas en las que ninguno de estos procesos ocurre. El crecimiento de estructuras calcáreas mediado por organismos hermatípicos (corales y algas calcáreas incrustantes) es la característica más obvia de una facies arrecifal. Las variaciones en las facies se presentan en relación con la profundidad del agua, la exposición al oleaje y el efecto de la abrasión, lo cual encuentra expresión en la composición, distribución y formas de crecimiento de la biota hermatípica (**Geister**, 1977; **Hubbard**, 1988). Los factores que mayor influencia ejercen sobre la distribución de la biota hermatípica oceánica en el Caribe son la liberación de energía del oleaje predominante, proveniente del ENE, en los arrecifes de barlovento y la periodicidad de ocurrencia de huracanes y tormentas (**Adey & Burke**, 1977; **Geister**, 1977). De esa forma, las asociaciones de organismos hermatípicos sobre las crestas de los arrecifes reflejan la intensidad del oleaje predominante, dando lugar a un esquema característico de zonación arrecifal (Fig. 3), que fue reconocido por primera vez por **Geister** (1977).

Las lagunas de los complejos arrecifales y atolones del archipiélago son primordialmente áreas en las que se depositan gradualmente los sedimentos provenientes de la erosión de los arrecifes periféricos, al menos transito-

riamente (**Geister**, 1983; **Geister & Díaz**, en prensa). Sin embargo, también en las lagunas ocurren procesos de acreción arrecifal, que se expresan en el mayor o menor desarrollo de estructuras coralinas, generalmente en forma de arrecifes de parche. Por lo tanto, los fondos de las cuencas lagunares constan de llanuras sedimentarias, en algunos casos parcialmente vegetadas por macroalgas o pastos marinos, y de estructuras arrecifales constituidas por distintas asociaciones de corales y otros organismos (**Díaz et al.**, 1996; 2000). Los distintos tipos de arrecifes, tanto desde el punto de vista de las especies hermatípicas que los construyen como de su morfología, tienden a mostrar esquemas de desarrollo y distribución espacial en el interior de las lagunas que parecen responder principalmente a factores hidrodinámicos y geomorfológicos (**Díaz et al.**, 1997). En la presente contribución se analizan precisamente la composición, abundancia, arreglo espacial y morfología de los hábitats bentónicos de las lagunas de estos complejos arrecifales y atolones en relación con su tamaño, geometría, regímenes sedimentarios e hidrodinámicos y otros factores. Este análisis comparativo permitirá establecer esquemas comunes que ayuden a comprender la complejidad morfológica y ecológica de estas estructuras, así como los factores que la determinan.

Materiales y métodos

Este trabajo se basa en información obtenida conjuntamente por el autor y otros investigadores durante una serie de investigaciones llevadas a cabo en el archipiélago desde 1993 con el fin de cartografiar, caracterizar y

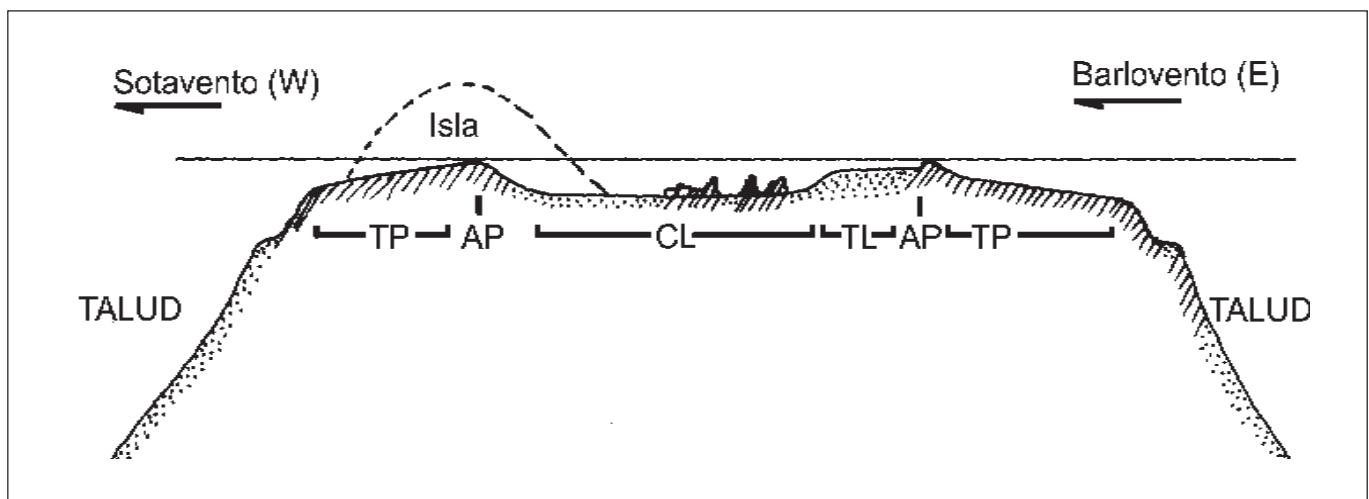


Figura 2. Perfil transversal típico del relieve en los complejos arrecifales y atolones del Archipiélago de San Andrés y Providencia. La presencia de una isla es opcional (San Andrés y Providencia); AP = Arrecife periférico o de barrera, CL = Cuenca lagunar,

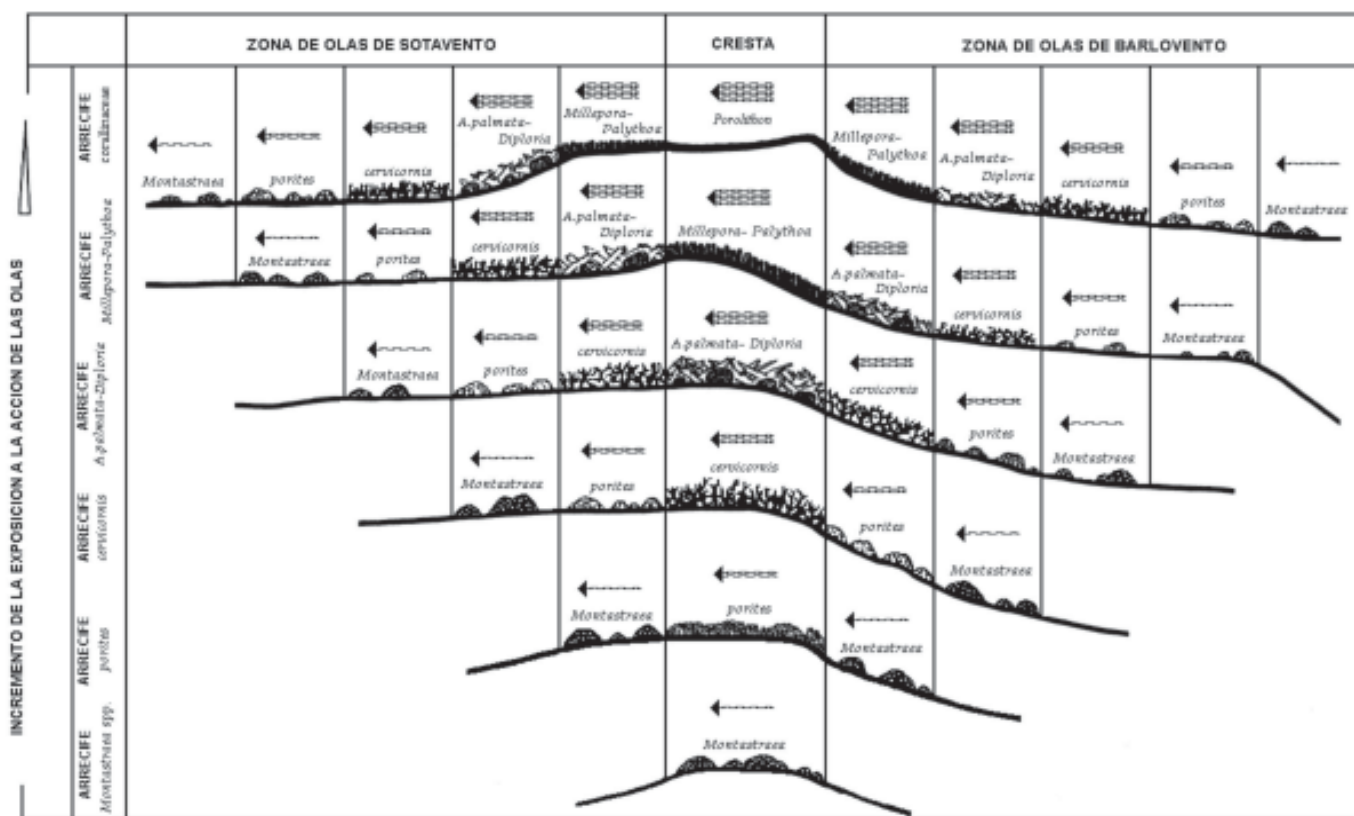


Figura 3. Esquema de zonación de los arrecifes coralinos oceánicos en el mar Caribe en función de los niveles de energía del oleaje (tomado de Díaz *et al.*, 2000, modificado de Geister, 1977).

evaluar el estado de conservación de los arrecifes coralinos (Díaz *et al.*, 1995, 1996a,b, 1997, 2000; Geister & Díaz, 1997; Sánchez *et al.*, 1997; Zea *et al.*, 1998) y praderas de pastos marinos (Díaz *et al.*, 2003) del archipiélago. Los complejos arrecifales de San Andrés y Providencia y los atolones o semi-atolones de Albuquerque, Courtown, Roncador, Serrana y Quitasueño son los objetos de estudio de este trabajo. Los bancos coralinos más septentrionales del archipiélago, Serranilla, Bajo Alicia y Bajo Nuevo no fueron incluidos por carecer de información suficiente. Además, se trata de estructuras relativamente profundas, aparentemente con escaso desarrollo arrecifal reciente y carentes de lagunas propiamente dichas o morfológicamente definidas (Geister & Díaz, en prensa).

La presencia y distribución de los hábitats, así como los rasgos topográficos y geomorfológicos y esquemas de refracción del oleaje fueron determinados preliminarmente mediante interpretación de fotografías aéreas pancromáticas obtenidas por el Instituto Geográfico “Agustín

Codazzi” en distintos años (entre 1950 y 1990) y a diferentes escalas (entre 1:21.000 y 1:60.000). La verificación en campo se realizó durante visitas y recorridos en embarcación a las distintas áreas (San Andrés: 1993, 1994, 1995, 1998 y 2001; Providencia: 1995, 1998 y 2001; Albuquerque: 1994; Courtown: 1994, 1996 y 1998; Roncador: 1995; Serrana: 1995; Quitasueño: 1998), utilizando equipo básico y autónomo de buceo y un GPS manual para el geoposicionamiento de los sitios de observación. Observaciones detalladas en 14 (Albuquerque) a 28 (Providencia) sitios representativos de los hábitats bentónicos de las lagunas fueron realizadas en cada área. Imágenes de satélite (SPOT y LANDSAT), cartas de navegación (Col. 201, 203, 204, 215, 416, 630, 631 del Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas de la Armada colombiana y 1334 del Almirantazgo Británico), fotografías aéreas a color tomadas durante sobrevuelos de observación (1995, 1996, 1998) y algunos trabajos previos (Milliman, 1969; Geister, 1975, 1983, 1992) suministraron información complementaria. Las lagunas de

cada complejo arrecifal y cada atolón fueron sectorizadas de acuerdo con los regímenes de oleaje prevaeciente, según una escala arbitraria (de 1 = muy calmo a 5 = muy turbulento). Las áreas absolutas y relativas ocupadas por las lagunas y los distintos hábitats y tipos de arrecifes fueron determinados a partir de las áreas de los polígonos de cada cobertura en los mapas digitalizados en un sistema de información geográfica (ArcView®).

La clasificación y zonación ecológicas de los arrecifes lagunares se realizó de acuerdo con el esquema de Geister (1977), según el cual las asociaciones en la cresta de los arrecifes están dominadas por organismos hermatípicos característicos en relación con el grado de exposición al oleaje. De mayor a menor exposición, éstas son (ver también Fig. 3): 1) Algas rojas incrustantes (*Porolithon pachydermum*); 2) coral de fuego (*Millepora complanata*) y zoantídeos coloniales (*Palythoa* sp.); 3) coral cuerno de alce (*Acropora palmata*) y coral cerebro (*Diplora sfragosa*); 4) coral cuerno de venado (*Acropora cervicornis*); 5) coral de dedos (*Porites porites*); 6) corales masivos del género *Montastraea*. Otros tipos de hábitat presentes fueron reconocidos siguiendo la clasificación de unidades ecológicas o de paisaje sumergidos en áreas de ambientes coralinos (Díaz *et al.*, 2000). La terminología y clasificación ecológica y geomorfológica de los arrecifes varían considerablemente entre los distintos autores, pero los términos empleados en este trabajo para referirse a los tipos de arrecifes y otros hábitats se basan en la nomenclatura empleada por Geister (1983) & Díaz *et al.* (2000).

Resultados

En la figura 4 se ilustra esquemáticamente la morfología general de los siete complejos arrecifales. La extensión, geometría y tamaño proporcional de las lagunas con respecto al área total ocupada por el complejo arrecifal son muy variables. La mayor extensión lagunar corresponde al banco Serrana, con 237,1 km², que además equivale a casi el 74% del total de todo el atolón, y la laguna más pequeña es la del atolón Courtown, con 6,1 de 10 km² (12% de la extensión total de la plataforma insular). Altorrelieves alargados, en su mayoría de origen arrecifal (arrecifes de cinta o “barreras” internas), que se elevan casi hasta la superficie del agua en las lagunas de San Andrés, Providencia, Serrana y Quitasueño subdividen la cuenca en dos (San Andrés, Quitasueño) o tres (Providencia, Serrana) porciones o sub-cuencas semi-abiertas a cerradas. Las características más sobresalientes de las lagunas, incluyendo la extensión que ocupan los distintos tipos de hábitats bentónicos en cada una de ellas y los

niveles de energía del oleaje en sus aguas superficiales, se muestran en la tabla 1.

Las lagunas de San Andrés y Providencia, por poseer islas adyacentes de tamaño considerable, no sólo son parcialmente más cerradas, sino que reciben la influencia terrestre de aguas de escorrentía, sedimentos y nutrientes orgánicos, especialmente en las partes más meridionales de las cuencas. En términos generales, aparte de las sub-cuencas internas de Serrana y Quitasueño, y parcialmente las cuencas de San Andrés y Roncador, la cuenca mejor definida es la de Albuquerque. Los márgenes occidentales de la sub-cuenca occidental de Serrana y de toda la cuenca de Quitasueño son poco discernibles, excepto por unos cuantos segmentos del arrecife periférico que afloran a la superficie.

Los niveles de energía del oleaje en el interior de las lagunas, en función de la rugosidad de las aguas superficiales (Fig. 5), determina el grado de turbulencia o de exposición al oleaje de las crestas arrecifales y de los

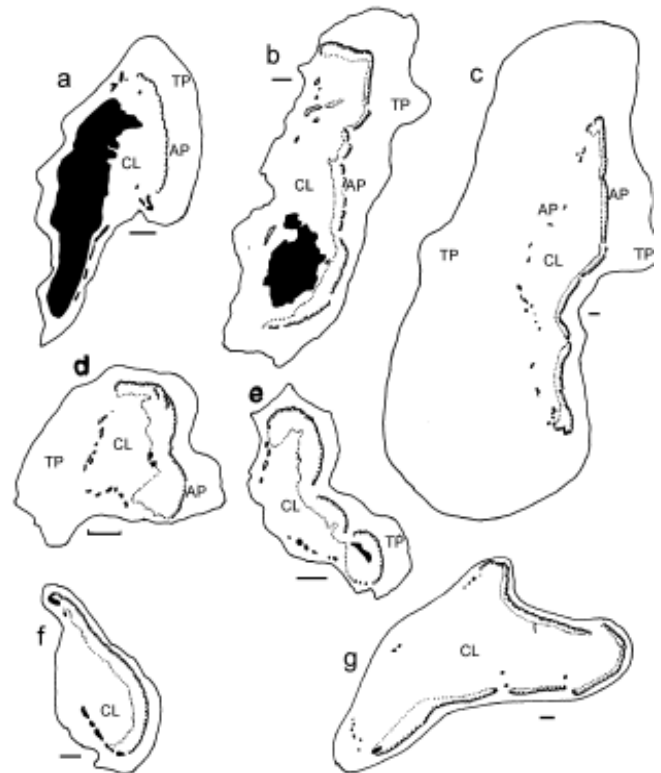


Figura 4. Diseño geométrico y configuración básica de los complejos arrecifales del Archipiélago de San Andrés y Providencia: a. San Andrés, b. Providencia, c. Quitasueño, d. Albuquerque, e. Courtown (o Bolívar), f. Roncador, g. Serrana; AP = Arrecife periférico o de barrera, CL = Cuenca lagunar, TP = Terraza pre-arrecifal y talud externo de la plataforma; la línea de escala gráfica equivale a 1500 m.

Tabla 1. Características más sobresalientes de las lagunas arrecifales, incluyendo la extensión que ocupan los distintos tipos de hábitat bentónicos en cada una de ellas y el rango de niveles de energía del oleaje en sus aguas superficiales; el área ocupada por las cuencas lagunares y los hábitats se expresan en km². En las casillas de atributos no cuantificado con números, - = ausente, * = escaso, ** = frecuente, *** = común, **** = abundante.

	S. Andrés	Provid.	Albuq.	Courtown	Roncador	Serrana	Quitás.
Área del complejo arrecifal	97,5	285,2	63,8	50,3	50,1	321,4	1.320
Área de la cuenca lagunar	8,8	85,4	9,6	6,1	17,4	237,1	146,0
Tipo de cuencas (A=abierta, SA=semi-abierta, SC=semi-cerrada, C=cerrada)	SA, SC	A, SA, SC	SC	SA	SA	SC, C, A	A,C
Profundidad promedio de las cuencas (metros)	10	11	12	10	12	12	11
Niveles de exposición al oleaje	1 -4	1 - 5	1 - 4	1 - 4	1 - 3	1 - 5	1 - 5
Fondos de arena bioturbados	2,1	46	5,1	2,5	10,5	65	106
Fondos de arena no bioturbados	2,8	6,2	1,3	1,5	1,5	69	11
Fondos de escombros coralinos grandes	1	6,6	0,6	0,6	0,7	66	5
Fondos vegetados por algas	0,3	0,2	0	0	0	17,3	0
Fondos vegetados por pastos marinos	2,1	16	<0,1	0,1	0	0	<0,1
Fondos con rodolitos	0	0	0	0	0	0	0,2
Arrecifes <i>palmata -strigosa</i>	0,3	3,9	0,2	0,1	0,2	2,9	4,3
Arrecifes <i>cervicornis</i>	0,1	0,8	0,1	0,1	0,1	0,3	0,2
Arrecifes <i>porites</i>	0,1	0	0	0	0	0	0
Arrecifes <i>Montastraea</i>	0,1	6,7	2,1	1,4	4,5	11,5	19,2
Área relativa ocupada por arrecifes (%)	7	13,5	23	28,5	33	6	17
Arrecifes aglomerados	**	***	*	*	****	**	***
Mini-atolones	-	*	*	-	-	*	*
Arrecifes reticulares	-	**	***	***	*****	*****	*****
Pináculos	-	***	-	*	*	-	-
Arrecifes de cinta	-	-	**	-	-	*	**
“Barreras” internas	-	**	-	-	-	**	-
Arrecifes de borde costero	*	***	-	-	-	-	-

distintos tipos de hábitat allí presentes. En general, a pesar de estar relativamente abierta hacia el occidente, la laguna de Roncador posee las aguas más calmas. En cambio, el oleaje en las lagunas de Providencia y Serrana alcanza niveles de energía relativamente altos, excepto en sus respectivas sub-cuencas. En la laguna de Quitásueño se presenta un amplio gradiente de niveles de energía, concentrándose los mínimos en la zona subcentral.

La profundidad promedio del fondo arenoso es muy similar en todas las lagunas, alrededor de 11 m, y amplias zonas del fondo lagunar tienen literalmente la misma profundidad en todas ellas. No obstante, localmente se presentan profundidades superiores a 20 m localmente en Roncador y Serrana. La laguna de Albuquerque posee dos niveles batimétricos bien definidos (a 9 y 15

m), separados conspicuamente por un arrecife de cinta que recorre toda la laguna de sur a norte. Ambos niveles se distinguen claramente desde el aire por su diferente tonalidad de azul (Fig. 6).

Los fondos arenosos desnudos o cubiertos por escombros coralinos ocupan las mayores extensiones de las cuencas lagunares en todos los complejos. Una parte de ellos, particularmente las zonas más profundas o las áreas someras de aguas muy calmas, consiste en arenas finas o lodos biodetríticos con un alto grado de bioturbación, causada principalmente por crustáceos (*Callianasa* sp.) y erizos irregulares (*Meoma ventricosa*). Las arenas más gruesas, por el contrario, cubren los fondos en zonas relativamente turbulentas o cercanas a los arrecifes con rompiente, y constituyen el hábitat preferencial del caracol pala (*Strombus gigas*) y algunos bivalvos (*Tellina* spp.).

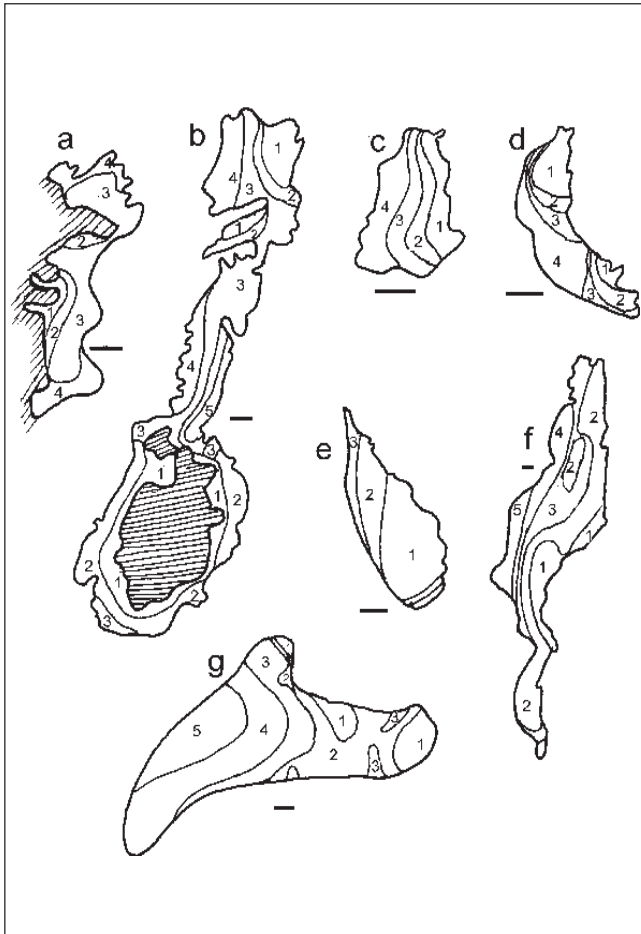


Figura 5. Distribución predominante de los niveles de energía del oleaje (1 = muy bajo a 5 = muy alto) en las lagunas de los complejos arrecifales y atolones del archipiélago de San Andrés y Providencia (determinados a partir de fotografías aéreas y observaciones en campo); la escala gráfica equivale a 1500 m.

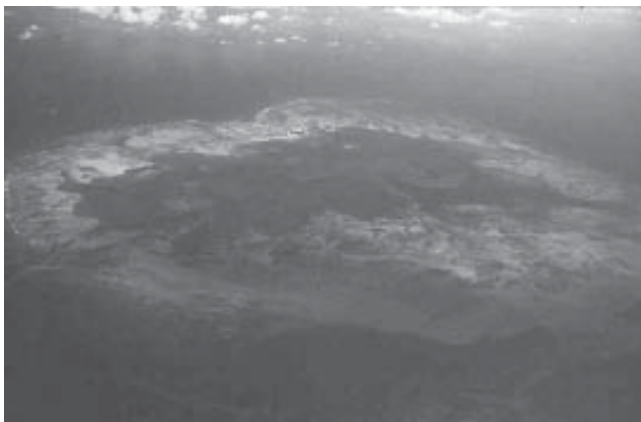


Figura 6. Panorámica aérea del atolón de Albuquerque; los dos tonos predominantes de gris en la cuenca lagunar denotan dos niveles de profundidad del fondo separados por un arrecife de cinta.

Otra proporción significativa de los fondos (6% en Serrana hasta 33% en Roncador) está ocupada por formaciones coralinas arrecifales, distribuidas más o menos irregularmente (Fig. 7). En su morfología, estos arrecifes son de diferentes tipos (ver Geister, 1983): aglomerados (parches coralinos), miniatolones, pináculos, reticulares, de cinta y “barreras” internas. Sin embargo, no todos ellos están presentes en todos los complejos arrecifales. Unos pocos mini-atolones se encuentran solamente en Providencia, Albuquerque y Serrana, y los pináculos se hallan dispersos en la pobremente definida zona de transición entre la cuenca lagunar y el tramo subcentral de la barrera coralina en Providencia. En Providencia y Serrana, arrecifes alargados, rectilíneos y muy someros forman “barreras” internas que dividen la laguna en cuencas, mientras que arrecifes de cinta meandriformes y profundos recorren buena parte de la cuenca lagunar en Albuquerque. Los parches coralinos o arrecifes aglomerados y los arrecifes reticulares son los más frecuentes y abundantes. Estos últimos consisten en crestas arrecifales angostas y alargadas que se funden entre sí para formar una red regular poligonal de arrecifes. Cada tramo de la red alcanza varias decenas de metros a lo ancho y se eleva algunos metros por encima del fondo arenoso. Las redes están interconectadas y cubren muchas hectáreas del fondo lagunar, que suele mantenerse a unos 10m de profundidad. Este diseño característico en forma de panal es bien visible desde el aire (Fig. 8). Cada segmento de la red encierra una micro-laguna, que forma una trampa de sedimentos muy efectiva. Los arrecifes reticulares muestran una clara tendencia a concentrarse en las zonas más calmas de las lagunas o en las sub-cuencas más cerradas, llegando a ocupar hasta casi el 50% del fondo en esas áreas. Los arrecifes aglomerados, por su parte, tienen un contorno irregular y generalmente se encuentran a mayor profundidad, pero muestran una orientación preferencial en el sentido del oleaje y del flujo de la corriente.

La gran mayoría de los arrecifes lagunares (incluyendo casi la totalidad de los aglomerados y reticulares) son del tipo *Montastraea*, constituidos principalmente por *M. annularis*, *M. faveolata* y *M. franksi*, especies que en conjunto representan probablemente más del 90% de la cobertura coralina de los arrecifes por debajo de 4 m de profundidad. Los arrecifes del tipo *palmata-strigosa* forman las crestas con rompiente de algunas de las “barreras” internas o de los mini-atolones en zonas expuestas a niveles de energía de oleaje relativamente altos. Los escasos arrecifes del tipo *cervicornis* tienden a formar crestas casi emergentes en zonas relativamente calmas o se hallan a unos pocos metros de profundidad en zonas más expuestas. Uno de los arrecifes de cinta de Quitasueño, que encier-

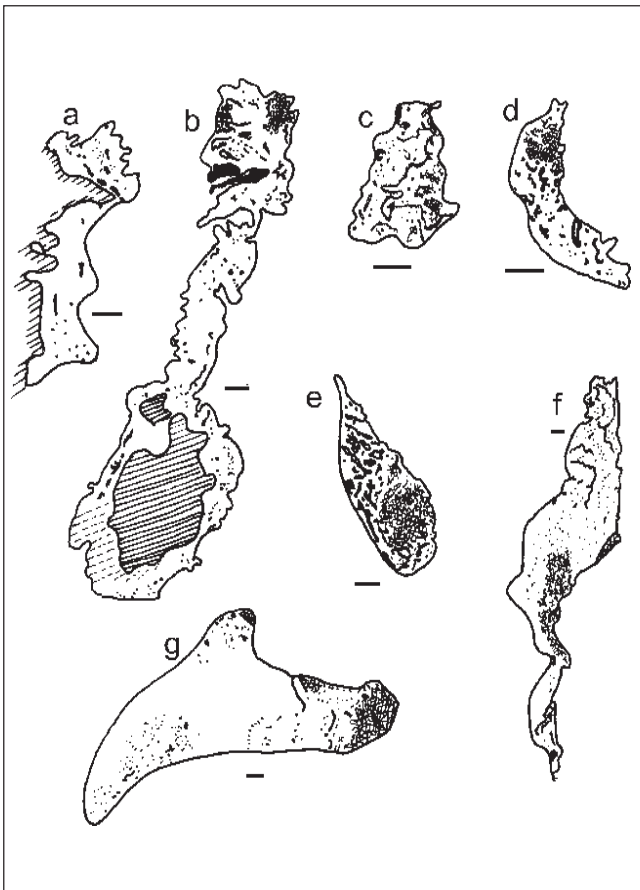


Figura 7. Las cuencas lagunares de los complejos arrecifales del Archipiélago de San Andrés y Providencia mostrando la distribución de las formaciones de coral en su interior; **a.** San Andrés, **b.** Providencia, **c.** Albuquerque, **d.** Courtown (o Bolívar), **e.** Roncador, **f.** Quitasueño, **g.** Serrana; la escala gráfica equivale a 1500 m.



Figura 8. Panorámica aérea de una porción del sector sub-central de la laguna de Quitasueño; se aprecia el patrón reticulado de los arrecifes sobre el fondo de arena adyacente; al fondo, una parte de la terraza lagunar y del arrecife periférico de barlovento.

rra completamente una pequeña sub-cuenca, esta cubierto por rodolitos, nódulos redondeados de varios decímetros de diámetro, formados por algas calcáreas incrustantes. Una situación similar no se encuentra en los demás complejos arrecifales del archipiélago. Igualmente extraordinaria es la presencia de arrecifes del tipo *porites* en la laguna de San Andrés, que en los otros complejos sólo se aprecian aisladamente en ambientes por fuera de las cuencas lagunares, especialmente en la terraza lagunar.

Sólo una proporción pequeña de los fondos de las lagunas suele estar significativamente vegetado por macroalgas, que en su mayoría son calcáreas rizofíticas verdes (*Penicillus* spp., *Ripocephalus* sp., *Halimeda* spp.). Una excepción son los extensos campos de algas pardas carnosas (*Lobophora* sp.) que cubren buena parte de los fondos arenosos en la zona central de la laguna de Serrana. De otra parte, los pastos marinos (principalmente *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme*) forman amplias praderas solamente en los fondos lagunares adyacentes a las islas de San Andrés y Providencia, donde usualmente se entremezclan con algas.

Discusión

Aunque el origen geológico de los siete complejos arrecifales y atolones estudiados es presumiblemente el mismo, la evolución geológica ulterior de los complejos arrecifales de San Andrés y Providencia ha sido en parte muy distinta entre ellos y con respecto a la de los atolones o semi-atolones de Albuquerque, Courtown, Roncador, Serrana y Quitasueño (Geister, 1982; 1993; Geister & Díaz, en prensa). Sin embargo, dada su localización y relativa cercanía, todos ellos han estado sometidos a los mismos factores que han moldeado sus rasgos morfológicos y a las mismas condiciones que determinan la composición y estructura de las comunidades biológicas. Ello se refleja en esquemas relativamente bien definidos de diseño espacial y topográfico, como la presencia de terrazas, arrecifes periféricos de rompiente, taludes pronunciados y cuencas lagunares. Así, a pesar de las diferencias de tamaño y diseño geométrico entre los siete complejos arrecifales, todos ellos poseen cuencas lagunares más o menos definidas, y en ellas se presentan una serie de hábitats bentónicos característicos, cada uno de ellos alojando una comunidad biológica particular. Aunque algunos de los hábitats no se encuentran en todas las lagunas y otros son exclusivos de alguna de ellas en particular, y además sus cantidades relativas, proporciones y arreglo espacial varían entre las diferentes cuencas, su localización y disposición al interior de ellas, así como su forma y estructura, revelan esquemas consistentes.

Todas las cuencas lagunares están protegidas a barlovento por un arrecife de rompiente, donde las grandes olas oceánicas descargan la mayor parte de su energía. Sin embargo, el grado de protección de esa barrera depende de si es continua o presenta una o más brechas que permiten el ingreso de mayor energía a las lagunas; depende también de si su trazado es rectilíneo, convexo o cóncavo y de si posee segmentos protectores en el costado de sotavento o existen masas emergidas de tierra, permitiendo en mayor o menor grado el ingreso de olas grandes a la laguna por difracción en los extremos del arrecife. De otra parte, el grado de aislamiento de las cuencas o sub-cuencas por altorrelieves del fondo o áreas emergidas y su tamaño determinan en gran medida el nivel de energía dentro de las mismas. Por lo tanto, como se vio (Fig. 5), cada laguna muestra un esquema particular de distribución de niveles de energía de oleaje en su interior.

Como es sabido (Geister, 1977, 1982; Díaz *et al.*, 1996a, 2000), el nivel de energía determina decididamente la composición biótica y estructura de los arrecifes coralinos en función de la profundidad. La composición coralina de la mayoría de las estructuras arrecifales estudiadas tiene un claro énfasis en las especies del género *Montastraea*, reflejando la predominancia de niveles de energía muy bajos. Las crestas de estos arrecifes generalmente se mantienen por debajo de 4 m de profundidad, por lo que su presencia persiste aún en zonas donde el nivel de energía en superficie es incluso intermedio. En los lugares de muy baja energía y donde las crestas se elevan hasta 1-2 m por debajo de la superficie, se establece preferentemente *Acropora cervicornis* (arrecifes tipo *cervicornis*), pero en la actualidad sus setos están en gran proporción muertos o colapsados, debido al impacto causado por una serie de afecciones epidémicas en el transcurso de las últimas décadas (Zea *et al.*, 1998; Díaz *et al.*, 2000). En lugares de media a alta exposición al oleaje, estas crestas están compuestas por setos de *A. palmata* y grandes colonias masivas de *Diploria strigosa* (arrecifes tipo *strigosa-palmata*), como es generalmente el caso de los mini-atolones y “barreras” internas.

Los arrecifes tipo *porites*, cuyo nivel de energía se sitúa supuestamente entre los arrecifes de tipo *Montastraea* y *cervicornis* (Geister, 1977, 1982; Díaz *et al.*, 2000), y cuya presencia generalizada era de esperarse, se encuentran únicamente en la laguna de San Andrés. Esta “anomalía” hace sospechar la existencia de otros factores distintos a la energía del oleaje y la profundidad que controlen adicionalmente la distribución de esta especie. Littler *et al.* (1989) opinan que la intensidad del “pastoreo” por parte de peces loro (Scaridae) puede ejercer ma-

yor influencia que los factores físicos en los esquemas de zonación de las especies de *Porites* en el Caribe. Wallace & Schafersman (1977) han sugerido también la posibilidad de que los arrecifes tipo *porites* representen un estado temprano de la sucesión de especies en los arrecifes de parche del Caribe. Aunque no hacen parte de las formaciones arrecifales coralinas, los fondos duros formados por rodolitos de algas incrustantes son también una unidad “anómala”, característica de ciertos arrecifes de cinta únicamente en Quitasueño. La estructura basal de estos arrecifes parece haber sido construida por corales escleractinios, probablemente *A. cervicornis*, cuyos setos quizás fueron colapsados y destruidos por los efectos de uno o más huracanes y posteriormente recubiertos por las algas. El tamaño y la forma de estos rodolitos se semejan mucho a los descritos por Gischler & Pisera (1999) en los arrecifes de Belice.

Como era de esperarse, teniendo en cuenta que las cuencas lagunares son esencialmente ambientes de depositación y acumulación de sedimentos originados en los arrecifes periféricos, la mayoría de los fondos de las lagunas están cubiertos por arenas biodetríticas. Sin embargo, es evidente que la mayoría de los granos que componen estas arenas no tiene un origen coralino, sino que se trata principalmente de hojuelas o sus fragmentos de algas verdes calcáreas del género *Halimeda*. Estas algas son muy abundantes en algunas de las lagunas, tanto en los arrecifes como en las praderas de pastos marinos e incluso formando praderas algales con otras especies rizofíticas, por lo que seguramente gran parte de estos sedimentos son originados dentro de las lagunas. Se ha estimado que *Halimeda* puede aportar más del 80% a la producción de carbonatos en los arrecifes de coral del Caribe (Hillis, 1997). Los fondos de sedimentos bioturbados se localizan claramente en las áreas más profundas de las lagunas o también en zonas someras pero con niveles de energía de oleaje muy bajos. Por el contrario, los fondos cubiertos por arenas de grano más grueso, incluso hasta más de 12 m de profundidad, predominan en las áreas más expuestas de las lagunas.

Las praderas de pastos marinos son ambientes exclusivos de las zonas lagunares aledañas a islas o cayos de cierto tamaño, en ambientes poco a medianamente expuestos a la acción del oleaje. Ello sugiere claramente que el desarrollo de las praderas depende, de alguna manera, de la cercanía de ma-

sas emergidas de tierra. Los pastos marinos, como plantas superiores que son, adquieren del suelo gran parte de los nutrientes requeridos para su metabolismo, especial-

mente nitrógeno y fósforo (Phillips & Meñez, 1988), los cuales en buena parte seguramente son aportados por las aguas de escorrentía que lavan los suelos de las islas. Es probable que tales nutrientes estén en cantidades muy limitadas en los sedimentos lagunares alejados de las islas, por lo que no son aptos como suelo para el desarrollo de las fanerógamas. La presencia de pastos marinos tiene consecuencias muy importantes para la comunidad biótica bentónica. Se ha demostrado que la fauna asociada a este tipo de hábitats es de dos a 25 veces más diversa y abundante que la de los fondos de arena circundantes (Orth *et al.*, 1984; ver también Díaz *et al.*, 2003).

En suma, resulta evidente que la presencia, abundancia y distribución espacial de los distintos hábitats bentónicos dentro de las cuencas lagunares son controlados por una serie de factores, siendo el nivel de energía del oleaje, combinado con la profundidad, el más importante para el caso de los tipos de arrecifes y la zonación coralina, algo ya ampliamente documentado (Adey & Burke, 1977; Geister, 1977, 1983, 1992; Wallace & Schafersman, 1977; Díaz *et al.*, 1997). Estos factores, pero también la presencia de masas emergidas de cierto tamaño y la ocurrencia de grandes perturbaciones ambientales como los huracanes, cuyos efectos parecen ser más drásticos y frecuentes en los atolones más septentrionales del archipiélago (Geister, 1993; Díaz *et al.*, 1997), son los principales responsables de la configuración ecológica actual de las lagunas. De esta forma, es posible concebir un modelo predictivo acerca de los tipos de hábitat bentónicos presentes en las lagunas arrecifales del archipiélago bajo una combinación particular de tales factores. Dicho modelo es fácilmente entendible mediante una clave dicotómica que conduce a la identificación "taxonómica" de los principales hábitats bentónicos de las lagunas arrecifales del archipiélago y muy probablemente de otros complejos arrecifales en el Caribe:

- 1a. Fondo cubierto por sedimento 2
- 1b. Fondo coralino (arrecife) 7
- 2a. Nivel de energía del oleaje alto a muy alto (4-5) 3
- 2b. Nivel de energía del oleaje muy bajo a medio (1-3) 5
- 3a. Profundidad del agua entre <1 y 5 m 4
- 3b. Profundidad del agua mayor a 5 m 6
- 4a. Con isla adyacente **Playa y fondo arenoso**
- 4b. Sin isla adyacente **Fondo de arena no bioturbado**

- 5a. Profundidad del agua entre <1 y 3 m
..... **Fondo arenoso bioturbado con algas**
- 5b. Profundidad del agua mayor a 3 m
..... **Fondo arenoso-lodoso bioturbado**
- 6a. Con isla adyacente **Pradera de pastos marinos**
- 6b. Sin isla adyacente
..... **Fondo arenoso con o sin algas**
- 7a. Nivel de energía del oleaje medio a muy alto (3-5) 8
- 7b. Nivel de energía del oleaje muy bajo a bajo (1-2) 9
- 8a. Profundidad de agua entre 0 y 4 m 10
- 8b. Profundidad del agua mayor a 4 m 11
- 9a. Cresta del arrecife con rompiente
..... **arrecife tipo *cervicornis***
- 9b. Cresta del arrecife sin rompiente
..... **arrecife tipo *Montastraea***
- 10a. Cresta del arrecife con rompiente
..... **arrecife tipo *strigosa-palmata***
- 10b. Cresta del arrecife sin rompiente
..... **arrecife tipo *cervicornis* (o *porites*)**
- 11a. Profundidad del agua entre 4 y 6 m
..... **arrecife tipo *cervicornis***
- 11b. Profundidad del agua mayor a 6 m
..... **arrecife tipo *Montastraea***

En cuanto a la morfología de los arrecifes, no es del todo evidente una gradación de los distintos tipos morfológicos a lo largo de los principales gradientes físicos, por lo que no es posible reconstruir una posible secuencia evolutiva de su desarrollo. Sin embargo, algunos de los tipos morfológicos de arrecifes mejor representados en las lagunas, como los aglomerados y los reticulares, sí muestran esquemas de distribución espacial definidos, que parecen estar también relacionados con las características fisiográficas e hidrográficas. La forma alargada de los arrecifes aglomerados en una dirección preferencial parece indicar la importancia de la intensidad y dirección del oleaje y las corrientes como factores que controlan la morfología arrecifal. Brown & Dune (1980) sugirieron que incluso corrientes y oleajes de poca intensidad pero constantes pueden determinar la orientación y forma alargada de los arrecifes de parche. Roberts & Murray (1983) & Díaz *et al.* (1997) también han resaltado el papel que juegan el

oleaje y sus esquemas de refracción en la orientación preferencial de los arrecifes. La disposición preferencial de los arrecifes de cinta en sentido transversal a la corriente y al oleaje predominante en las lagunas estudiadas es seguramente también una consecuencia de estos factores.

Los arrecifes reticulares están claramente más desarrollados en las áreas de mínima turbulencia, como lo muestra la situación de las sub-cuencas semi-cerradas de Serrana y el área sub-central de Quitasueño. Ello, sin embargo, no descarta la posibilidad de que el patrón reticulado de desarrollo de estos arrecifes pueda estar condicionado por la topografía kárstica de las calizas del Pleistoceno que subyacen el fondo de las lagunas. El patrón reticulado de ciertas estructuras coralinas en los arrecifes de Belice está efectivamente controlado por una topografía kárstica precedente (Macintyre *et al.*, 2000).

Toda la configuración actual de los arrecifes lagunares del archipiélago se ha desarrollado durante el Holoceno, y tales arrecifes se han levantado desde un nivel basal que probablemente se sitúa cerca de la profundidad máxima actual de las lagunas (aproximadamente 25 m). Es imposible inferir los rasgos topográficos heredados del relieve del Pleistoceno de la topografía actual de las lagunas, pero es muy posible que una parte de los arrecifes se haya desarrollado sobre las cimas de arrecifes pleistocénicos, como es el caso de formaciones coralinas actuales en La Florida (Shinn *et al.*, 1977) y Belice (Halley *et al.*, 1977; McIntyre *et al.*, 2000). De otra parte, teniendo en cuenta que el tiempo transcurrido desde que la topografía pleistocénica fue inundada por el nivel marino actual es geológicamente bastante corto, la acreción arrecifal reciente ha sido modesta (Geister, 1983), como lo demuestra el hecho de que sólo unos pocos de los arrecifes lagunares se elevan actualmente hasta la superficie del agua.

Agradecimientos

Este trabajo no habría sido posible sin la ayuda y colaboración de numerosas personas e instituciones, a las cuales quiero expresar mis sinceros agradecimientos. Los colegas y amigos L.M. Barrios, J. Garzón-Ferreira, G. Díaz-Pulido, M. López-Victoria, J.A. Sánchez, y S. Zea (Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR, Santa Marta, Colombia) participaron en las expediciones realizadas en 1993, 1994, 1995 y/o 1998 y aportaron valiosas ideas. Mi especial agradecimiento a J. Geister (Universidad de Berna, Suiza) por compartir su experiencia en el campo y por sus sugerencias y aportes sobre la geomorfología arrecifal. A la tripulación del B/I Ancón, especialmente a su capitán, J.E. Polo, por su incondicio-

nal ayuda y colaboración a bordo. Las actividades que nutrieron el presente trabajo contaron con la generosa ayuda y financiación de INVEMAR, COLCIENCIAS, CORALINA, Universidad Nacional de Colombia y Ministerio Suizo de Relaciones Exteriores.

Bibliografía

- Adey, W.H. & R.B. Burke. 1977. Holocene bioherms (algal ridges and bank-barrier reefs) of the eastern Caribbean. *Geol. Soc. Amer. Bull.* **87**: 95-109.
- Brown, B.E. & R.P. Dunne. 1980. Environmental controls of patch ref. growth and development. *Mar. Biol.* **51**: 381-388.
- Darwin, C. 1851. The structure and distribution of coral reefs. (Reprinted by University of California Press, Berkeley & Los Angeles 1962, 214 pp., 5 figs., 3 pls.).
- Díaz, J. M., J. Garzón-Ferreira & S. Zea. 1995. Los Arrecifes Coralinos de la Isla de San Andrés, Caribe Colombiano: Estado Actual y Perspectivas para su Conservación. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección "Jorge Álvarez LLeras" **7**, Bogotá, 147 p.
- _____, 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, Publ. Esp. **2**, 83 p.
- _____, J. A. Sánchez, S. Zea & J. Garzón. 1996b. Morphology and marine habitats of two southwestern Caribbean atolls: Albuquerque and Courtown. *Atoll Res. Bull.* **435**: 1-33.
- _____, J.A. Sánchez & J. Geister. 1977. Development of lagoonal reefs in oceanic reef-complexes of the southwestern Caribbean. *Proc. 8th Coral reef Symp. Panama* **1**: 779-784.
- _____, L. M. Barrios, M. H. Cendales, J. Garzón-Ferreira, J. Geister, M. López-Victoria, G. H. Ospina, F. Parra-Velandia, J. Pinzón, B. Vargas-Ángel, F. Zapata & S. Zea. 2000. Áreas coralinas de Colombia. INVEMAR, Publ. Esp. **5**, 176 p.
- _____, L.M. Barrios & D.I. Gómez-López. 2003. Las praderas de pastos marinos en el Caribe colombiano: Distribución y estructura de un ecosistema estratégico. INVEMAR, Publ. Esp. **10**, 145 p.
- Díaz-Pulido, G. & J.M. Díaz. 1997. Algal assemblages in lagoonal reefs of Caribbean oceanic atolls. *Proc. 8th Coral reef Symp., Panama* **1**: 827-832.
- Geister, J. 1975. Riffbau und geologische Entwicklungsgeschichte der Insel san Andrés (westliches Karibisches Meer, Kolumbien). *Stutt. Beitr. Naturk. (Geol., Paläont.)* **15**: 1-203.
- _____. 1977. The influence of wave exposure on the ecological zonation of Caribbean coral reefs. *Proc. 3th Int. Coral Reefs Symp. Miami* **1**: 23-29.
- _____. 1983. Holozäne westindische Korallenriffe: Geomorphologie, Ökologie und Fazies. *Facies* **9**: 173-284.
- _____. 1992. Modern reef development and Cenozoic evolution of an oceanic island/reef complex: Isla de Providencia (Western caribbean Sea). *Facies* **27**: 1-70.

- _____ & **J.M. Díaz** 1997. A field guide to the oceanic barrier reefs and atolls of the southwestern Caribbean (Archipelago of San Andres and Providencia, Colombia). Proc. 8th Int. Coral Reefs Symp. Panama **1**: 235-262.
- _____. En prensa. Reef environments and geology of an oceanic archipelago: San Andrés, Old providence and sta. Catalina (Caribbean Sea, Colombia). Ingeominas, Bogotá.
- Gischler, E. & A. Pisera.** 1999: Shallow water rhodoliths from Belize reefs. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **214/1-2**: 71-93.
- Halley, R., E.A. Shinn, J.H. Hudson & B. Lidz.** 1977. Recent and relict topography of Boo Bee Patch Reef, Florida. Proc. 3th Int. Coral reefs Symp. Miami **2**: 29-35.
- Hillis, L.** 1997. Coralgal reefs from a calcareous green alga perspective, and first carbonate budget. Proc. 8th Int. Coral reef Symp. Panama **1**: 761-766.
- Hubbard, D.K.** 1988. Controls of modern and fossil reef development: common ground for biological and geological research. Proc. 6th Int. Coral reefs Symp. **1**: 243-252.
- _____. 1997. Reefs as dynamic systems. Cap. 3 en Ch. Birkeland (Ed.), Life and death of coral reefs, Chapman & Hall, New York, pp. 43-67.
- Littler, M.M., P.R. taylos & D.S. Littler.** 1989. Complex interactions in the control of coral zonation on a Caribbean reef flat. *Oecologia* **80**: 331-340.
- Macintyre, I.G., W. F. Precht, & R. B. Aronson.** 2000. Origin of the Pelican Cays ponds, Belize. *Atoll Res. Bull.* **466**: 1-11.
- Milliman, J.D.** 1969. Four southwestern Caribbean atolls: Courtown Cays, Albuquerque Cays, Roncador Bank and Serrana Bank. *Atoll Res. Bull.* **129**: 1-22.
- _____ & **P.R. Supko.** 1968. On the geology of san Andrés Island, western Caribbean. *Geol. En Mijnbouw.* **47**: 102-105.
- Orth, R., K. Heck & J. Montfrans.** 1984. Faunal communities in seagrass beds: A review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships. *Estuaries* **7** (4a): 339-350.
- Roberts, H.H. & S.P. Murray.** 1983. Controls on reef development and the terrigenous-carbonate interface on a shallow shelf, Nicaragua (Central America). *Coral Reefs* **2**: 71-80.
- Phillips, R.C & E.G. Meñez.** 1988. Seagrasses. *Smiths. Contrib. Mar. Sci.* **34**: 1-89.
- Sánchez, J.A., J.M. Díaz & S. Zea.** 1997. Gorgonian communities in two contrasting environments on oceanic atolls of the southwestern Caribbean. *Bull. Mar. Sci.* **61**(2): 453-465.
- Shinn, E.A., J.H. Hudson, R.B. Halley & B. Lidz.** 1977. Topographical control and accumulation rate of dome Holocene coral reefs; South Florida and Dry Tortugas. Proc. 3th Int. Coral Reef Symp. Miami **2**: 1-7.
- Wallace, R.J. & S.D. Schafersman.** 1977. Patch-reef ecology and sedimentology of Glovers Reef Atoll, Belize. En: reefs and related carbonates-ecology and sedimentology. *Amer. Ass. Petrol. Geol. Studies in Geology* **4**: 37-52.
- Zea, S., 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 31 de agosto de 2004.

Aceptado para su publicación el 31 de enero de 2005.