

ECOLOGÍA DE LAS MACROALGAS DEL PLANO ARENOSO CONTIGUO AL TALUD DE LOS SISTEMAS CORALINOS CON ÉNFASIS EN EL CARIBE

por

Germán Bula-Meyer*

Resumen

Bula-Meyer, G.: Ecología de las macroalgas del plano arenoso contiguo al talud de los sistemas coralinos con énfasis en el Caribe. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **25**(97): 495-507, 2001. ISSN 0370-3908.

Los fondos plano-arenosos con fragmentos y piedras calcáreas formadas por acreción de coralináceas incrustantes, contiguos al talud de los sistemas coralinos del Atlántico, presentan una vegetación rica en especies. La mayoría de estas algas son excluidas del talud y partes someras del arrecife coralino por los peces e invertebrados herbívoros. Las más dominantes y carentes de defensas químicas para contrarrestar la predación, han desarrollado evolutivamente una gran habilidad competitiva por el espacio primario y la adaptación a niveles bajos de luz. La competencia por el espacio no parece jugar un papel importante en la estructuración de estas comunidades y más bien ello obedece a la disturbancia creada por un factor físico estacional, condición que explica el mantenimiento de la alta diversidad.

Palabras clave: Sistema coralino, planos arenosos, macroalgas, ecología, herbívoros, Caribe.

Abstract

The sand plain with cobbles and pebbles formed by the long-term accretion of calcareous red algae around pebbles, shell fragments, or calcareous nodules, contiguous to reef slope of the coralline systems at the Atlantic, are rich in species. Most of these algae are excluded from the reef slope and shallow parts of the reef coral by the herbivorous fish and invertebrates. The most dominant species lack chemical defenses to avoid predation, but evolutionarily, they have developed a competitive ability by the primary space and adaptability to low light levels. Competition for space does not seem to play an important role in structuring these subtidal communities, but to the

* Laboratorio de Biología, Universidad del Magdalena. A.A. 890, Santa Marta-Colombia.

cyclic disturbing conditions, generally a physical factor, which cause a reduction of the most dominant species, thus permitting coexistence with other less dominant species. This condition would explain the maintaining of a high species diversity.

Key words: Macroalgae, herbivorous, sand plain, coralline systems, physical disturbances, chemical defenses.

Introducción

Los fondos plano-arenosos con fragmentos y piedras calcáreas dispersas que se localizan contiguos al talud de los sistemas coralinos del Atlántico tropical (12-50 m de profundidad) (Fig. 1), se caracterizan por presentar una vegetación, tal vez la más rica en especies de todo el sistema. Sin embargo, ecológicamente es pobremente conocida. Es más, en el ámbito mundial, las dos únicas investigaciones conocidas son las de **Lieberman et al.** (1979) en Ghana y **Hay** (1981) en Panamá. En ambas localidades, las piedras calcáreas como el sustrato de las macroalgas son inestables estacionalmente por la turbulencia del agua. En planos arenosos con este tipo de sustrato pero relativamente estable, sólo se conocen los trabajos de **Bula-Meyer** (1989b, 1993) en el Caribe colombiano. Hasta hace poco, era un enigma el hecho de que en un medio donde el sustrato duro es un factor limitante, la riqueza de especies de macroalgas fuera de las más altas en los sistemas coralinos. Otra de las características es que las especies dominantes en estos fondos, rara vez son observadas en el talud o partes más someras del sistema coralino en donde el sustrato duro es abundante. **Hay** (1981) fue el primero en demostrar y más tarde **Bula-Meyer** (1987, 1993) que la mayoría de las especies del plano arenoso no están restringidas a esas partes más profundas del sistema coralino y que pueden vivir muy bien en aguas someras. Ellos también demostraron que estas especies son excluidas del talud y partes someras del sistema coralino por la presión del pastoreo ejercida por los herbívoros de este hábitat. De esto se concluye que los

peces y erizos herbívoros de las partes someras del talud coralino, al limitar las especies dominantes competitivas a áreas de refugio, son de importancia primaria en mantener una gran diversidad de especies entre hábitats, lo cual es característico de los sistemas coralinos del Caribe. Un ejemplo reciente fue la consecuencia catastrófica que trajo la mortandad masiva del erizo negro *Diadema antillarum* en todo el Caribe. La casi desaparición de este erizo por causas aún desconocidas, la cual se inició en el año de 1983 (**Lessios et al.**, 1984), permitió que el alga parda *Lobophora variegata*, una especie que estaba limitada a las partes profundas del talud coralino (20-50 m), invadiera y matara a muchos de los corales de las zonas someras del sistema coralino, como se observa especialmente en las islas del Rosario y de San Bernardo en Colombia. Los metabolitos secundarios que produce *L. variegata*, poseen una potente actividad antimicrobiana y citotóxica (**Paul & Hay**, 1986) y es probable que por esto, los peces herbívoros en general no la consuman, pero el erizo *D. antillarum* sí pastorea en ella (**Bula-Meyer**, 1989a).

El objetivo de este artículo es dar a conocer los resultados ecológicos que se han logrado hasta el momento en el Caribe colombiano con las praderas de macroalgas localizadas después del talud coralino y comparar éstos con los obtenidos en Panamá y Ghana.

Sitio de estudio y métodos

Las investigaciones comenzaron en 1984 y continúan hasta el presente. El sitio de estudio se localiza en la ensenada de Nenguanje, Parque Nacional Natural Tairona (PNNT), costa Caribe de Colombia (Fig. 2). La pradera de macroalgas presenta una extensión aprox. de 400 m² y se ubica a 23 m de profundidad en un plano arenoso con muchos fragmentos y piedras calcáreas relativamente estables como sustrato, originadas a largo plazo por acreción de coralináceas incrustantes. Esta pradera está separada por una franja arenosa de 60 m de ancho del pie del talud rocoso coralino que queda a 16 m de profundidad. Descripción de la pradera y de las condiciones físicas y oceanográficas del lugar están dadas en **Bula-Meyer** (1987, 1989b) y la metodología en **Bula-Meyer** (1987).

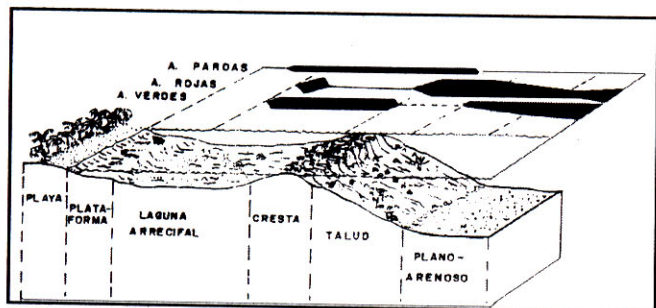


Figura 1. Distribución generalizada de las macroalgas verdes, pardas y rojas en un sistema coralino del Caribe (ver **Bula-Meyer**, 1995).

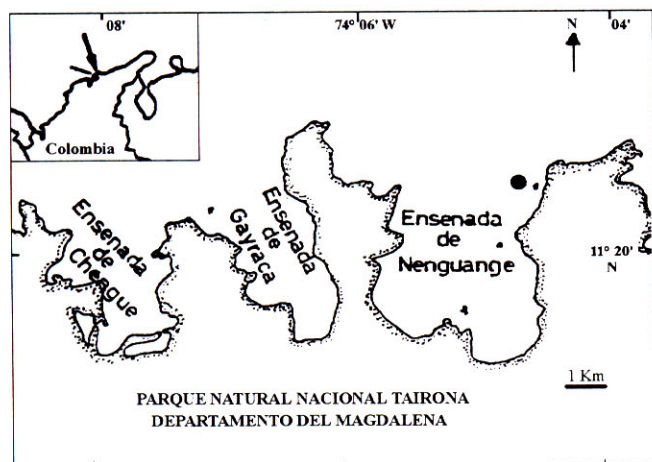


Figura 2. Sitio de estudio (=) y su localización en el Parque Nacional Tairona del Caribe colombiano.

Resultados

Las macroalgas del plano-arenoso y el sustrato primario

La naturaleza de los fragmentos y piedras calcáreas sugiere que ellos proveen una superficie relativamente estable por un tiempo indeterminado para el crecimiento de las macroalgas en el sitio de estudio. Anualmente muchas de estas coralináceas mueren por ser cubiertas por el sedimento circundante que las cubre debido a la turbulencia del agua de la estación seca (enero-abril) o de las corrientes de fondo que se presentan en la estación húmeda (septiembre-noviembre). De esta manera, cuando el sedimento es removido, hay nuevo sustrato para ser colonizado por algas y animales. En este hábitat, algunas especies no alcanzan a desarrollar su talla máxima. Por ejemplo, *Halymenia floresia* y *H. pseudofloresia* cuando crecen sobre fondos rocosos alcanzan hasta 80-90 cm de altura, mientras que en el sitio de estudio no crecen más de 30-40 cm de altura. Esto se atribuye a la relativa inestabilidad del sustrato que limita el crecimiento de la planta (obser. pers.).

De las 83 spp. registradas en los 27 marcos, 77 estuvieron presentes durante la estación seca o de surgencia y 61 spp. en la estación húmeda. Cincuenta y cinco spp. fueron comunes en ambos períodos climáticos (Tabla 1). Veinte y dos spp. que estuvieron presentes durante la estación seca no aparecieron en los muestreos de la estación húmeda (por lo menos macroscópicamente). El coeficiente de presencia -ausencia de Jaccard indicó una similitud de 66.3% en lo que a composición de especies se refiere.

Las macroalgas rojas forman el grupo más dominante y que representa el 80-85% del total de táxones (Panamá 40 spp. y Ghana 78 spp.) (Tabla 1). Aunque el fondo es arenoso, las especies psamofíticas son más bien escasas como en Panamá y Ghana. Respecto a longevidad del talo o su estacionalidad, las formas pseudoperennes y anuales durables (=anuales) representan el mayor porcentaje de las especies (esto es más de 70%) en todos los casos conocidos (Tabla 2).

No todas las especies del plano-arenoso están confinadas a este hábitat. De las 83 especies, 47 spp. (57%) están restringidas naturalmente a estos ambientes; 28 spp. (33%) han sido observadas en aguas someras y en el intermareal; a 8 spp. (10%) no se les pudo confirmar su presencia en aguas someras debido a su tamaño tan pequeño. Sin embargo, varias de las 47 spp. de este plano-arenoso demostraron no estar restringidas naturalmente a ese hábitat. Experimentos realizados en el campo, comprobaron que estas especies, en un medio libre de los herbívoros del talud, y en partes someras del arrecife, pueden fijarse en aguas someras (Bula-Meyer, 1993) y por lo tanto, éstas no estaban restringidas fisiológicamente a esas profundidades como se creía, sino que la mayoría se ajustan mejor a un régimen físico, típico de las partes someras del sistema coralino. Estos resultados corroboraron los de Hay (1981), quien por otros medios encontró que las algas que vivían entre los 11 y 14 m de profundidad, no mostraron ninguna fotoinhibición cuando fueron transplantadas a aguas someras. Además, crecieron muy bien y rápido cuando fueron excluidos los herbívoros.

Las 28 spp. naturalmente euribáticas, mostraron diferentes habilidades y adaptaciones para evadir a los herbívoros (Bula-Meyer, 1987) tales como ser resistentes en su estructura física, residir en grietas o cuevas de difícil acceso a los herbívoros, presentar un ciclo de vida heteromórfico, vivir en asociación con algas o animales tóxicos, producir sustancias alelopáticas, y ser de ocurrencia imprevisible. El costo energético de estas especies en poseer varias maneras de evitar el ataque de sus predadores en las partes someras del sistema coralino, puede resultar en la mayoría de las especies en una reducción en la habilidad competitiva en el ambiente inmediato. Esto pudo corroborarse al encontrar que por lo menos 24 especies de las 28 presentaban las más bajas coberturas de las especies del plano-arenoso (Fig. 3). Sin embargo, con las especies frondosas-erguidas y filamentosas más dominantes del plano-arenoso y que son restringidas naturalmente a estas condiciones, no ocurre lo mismo. Estas fueron rápidamente consumidas una vez fueron transplantadas al talud donde dominan los herbívoros (Bula-Meyer 1993).

Tabla 1. Número total de taxones (83) encontrados en un plano arenoso a 23 m de profundidad en el Parque Nacional Natural Tairona. Especies sin asteriscos están restringidas a este hábitat; con un asterisco, viven además en las partes someras del sistema arrecifal; y con dos asteriscos, no se les pudo confirmar su presencia en las partes someras del sistema arrecifal. Frecuencia (F) y densidad (D) provenientes de 27 marcos (30x50 cm) para la estación seca (S) y húmeda (H) de 1985. Longevidad del talo (LT) está indicada para cada especie: efímeras (E), anuales durables (A), pseudoperennes (PS) y perennes (P).

TAXON	F		D		DC	LT
	S	H	S	H		
Chlorophyta						
<i>Bryopsis pennata</i> *	2	0	2	0	-2	PS
<i>Caulerpa mexicana</i>	0	1	0	1	1	PS
<i>Cladophora laetevirens</i>	3	0	4	0	-4	PS
<i>Cladophora pellucidoidea</i>	1	0	1	0	-1	PS
<i>Codium isthmocladum</i> *	1	1	1	1	0	A
<i>Codium taylori</i> *	1	0	1	0	-1	A
<i>Neomeris annulata</i> *	2	2	3	2	-1	PS
<i>Siphonocladus tropicus</i>	1	0	1	0	-1	A
<i>Udotea occidentalis</i>	5	2	6	4	-2	PS,P
Phaeophyta						
<i>Colpomenia sinuosa</i> *	0	2	0	2	2	E
<i>Dictyota pfaflii</i> *	4	2	4	2	-2	PS
<i>Dictyota menstrualis</i> *	2	3	2	3	1	PS
<i>Dictyota pulchella</i> *	0	11	0	20	20	PS
<i>Dictyopteris delicatula</i> *	7	16	8	32	24	PS
<i>Lobophora variegata</i> *	0	2	0	2	2	PS,P?
<i>Sargassum</i> sp.	0	2	0	3	3	PS?
Rhodophyta						
<i>Agardhiella subulata</i>	2	3	2	6	4	PS
<i>Aglaothamnion cordatum</i>	4	15	9	38	29	A?
<i>Amphiroa beauvoisii</i> *	7	8	8	9	1	P
<i>Antithamnion antillanum</i> **	1	0	1	0	-1	A?
<i>Antithamnionella breviramosa</i> **	5	4	13	7	-6	A?
<i>Antithamnionella flagellata</i> **-	1	0	1	0	-1	A?
<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Espórófito)	26	25	140	88	-52	PS

(Continuación Tabla 1)

<i>Botryocladia monoica</i>	6	3	9	3	-6	PS
<i>Botryocladia papenfussiana</i>	6	5	20	8	-12	PS
<i>Ceramium comptum**</i>	5	1	6	3	-3	A?
<i>Ceramium flaccidum**</i>	2	2	2	2	0	A?
<i>Ceramium leutzelburgii**</i>	3	1	5	1	-4	A?
<i>Champia salicornioides</i>	2	10	3	19	1	A
<i>Champia taironensis</i>	3	8	6	12	6	A
<i>Champicolax sarae</i>	1	0	1	0	-1	A
<i>Chondria platyramea</i>	13	19	26	82	56	P,PS
<i>Chrysiomenia enteromorpha</i>	3	0	3	0	-3	E
<i>Cottoniella filamentosa</i>	3	12	3	12	9	A
<i>Crouania attenuata*</i>	5	14	13	24	11	PS
<i>Dasya corymbifera</i>	4	15	7	42	35	PS
<i>Dasya mollis</i>	5	15	9	50	41	PS
<i>Dasya ocellata</i>	2	2	4	12	8	PS
<i>Dasya rigidula</i>	6	7	13	15	2	P?
<i>Dictyurus occidentalis*</i>	21	24	59	125	66	P,PS
<i>Diplothamnion jolyi</i>	1	0	1	0	-1	A?
<i>Dudresnaya bermudensis</i>	3	0	3	0	-3	E
<i>Dudresnaya crassa</i>	3	0	3	0	-3	E
Coralináceas incrustantes	24	27	195	151	-44	P
<i>Erythrotrichia carnea*</i>	5	3	9	6	-3	A
<i>Flahaultia tegetiformans</i>	1	1	1	2	1	PS
<i>Galaxaura marginata*</i>	1	0	1	0	-1	A
<i>Galaxaura obtusata</i>	2	0	2	0	-2	E
<i>Gelidium pusillum*</i>	1	0	4	0	-4	PS
<i>Gracilaria mammillaris*</i>	13	18	20	44	24	PS
<i>Griffithsia opuntioides</i>	0	1	0	1	1	A
<i>Griffithsia schousboei</i>	2	2	2	2	0	A
<i>Halodictyon mirabile</i>	3	1	4	1	-3	A?
<i>Haloplegma duperreyi</i>	4	8	21	62	41	PS

(Continuación Tabla 1)

<i>Halymenia pseudofloresia</i>	1	1	1	1	0	A
<i>Heterosiphonia crispella</i> var. <i>crispella</i> *	7	24	10	133	123	P?
<i>Heterosiphonia crispella</i> var. <i>laxa</i>	2	0	2	0	-2	A
<i>Hypnea spinella</i> *	12	22	13	36	23	PS
<i>Hypoglossum tenuifolium</i>	1	4	1	5	4	A
<i>Jania capillacea</i> *	7	8	11	9	-2	P
<i>Jania rubens</i> *	1	1	1	1	0	P
<i>Laurencia brongniartii</i>	11	19	19	96	77	PS
<i>Laurencia</i> sp.	27	27	164	132	-32	P,PS
<i>Lomentaria baileyana</i>	3	1	3	1	-2	PS
<i>Lomentaria corallicola</i>	3	1	4	1	-3	PS?
<i>Lophocladia trichoclados</i>	2	10	5	22	17	PS
<i>Martensia fragilis</i> *	1	0	1	0	-1	A
<i>Micropeuce mucronata</i>	2	2	2	2	0	PS
<i>Nitophyllum</i> sp.	1	1	1	1	0	PS
<i>Peyssonnelia conchicola</i>	6	21	7	34	27	P
<i>Peyssonnelia simulans</i>	6	10	8	11	3	P
<i>Plenosporium</i> sp.**	1	0	3	0	-3	A?
<i>Polysiphonia atlantica</i> **	5	2	7	2	-5	A?
<i>Polysiphonia denudata</i> *	4	11	6	20	14	A?
<i>Predaea tenuis</i>	2	0	2	0	-2	E
<i>Sarcodiotheca dichotoma</i>	6	0	7	0	-7	PS
<i>Sarcodiotheca divaricata</i>	15	7	26	10	-16	PS
<i>Scinaia complanata</i> var. <i>intermedia</i> *	3	0	4	0	-4	E
<i>Sebdenia flabellata</i>	2	0	2	0	-2	E,A
<i>Spyridia filamentosa</i> *	1	0	1	0	-1	A
<i>Stylonema alsidii</i> *	4	3	10	7	-3	A
<i>Wrangelia argus</i> *	3	5	6	15	9	PS
<i>Wrangelia penicillata</i> *	2	8	2	13	11	PS
Total			1019	1465	978	

Tabla 2. Longevidad del talo de las 83 especies de macroalgas del sitio de estudio.

LONGEVIDAD DEL TALO	PORCENTAJE	TOTAL
Efímeras	9	Anuales: 40%
Anuales Duraderas	31	
Pseudoperennes	45	Perennes: 60%
Perennes	15	

Esto no indica que todas estas especies no tengan la capacidad de producir compuestos alelopáticos. Por ejemplo, el esporófito del alga roja *Asparagopsis taxiformis*, cuando fue transplantado del plano-arenoso al talud en el PNNT, fue rápidamente consumido por los peces herbívoros (Bula-Meyer, 1993); sin embargo, esta especie ha sido observada en Belize como evadida por estos predadores y probablemente por los productos tóxicos que se le encontraron como también al gametófito (ver Bula-Meyer, 1989a). En las islas Vírgenes el esporófito *A. taxiformis* fue hallado en una cantidad del 1% en el estómago de un erizo, de *D. antillarum* (Atkinson *et al.*, 1973). Resultados sobre casos como este, también fueron encontrados por Hay (1984) en el Caribe. Cuando él transplantó las macroalgas de un plano-arenoso a lugares sometidos a intenso pastoreo, la mayoría de las algas rojas carnosas fueron rápidamente consumidas. Esto parece indicar que las variaciones cuantitativas y cualitativas de estos aleloquímicos están estrechamente relacionadas con el hábitat de la planta. La producción de estos compuestos secundarios y su almacenamiento en los tejidos de la planta, implican un proceso energético intenso (Levin, 1976). Exceptuando las especies psamofílicas, es de esperarse que las algas dominantes que viven en el plano-arenoso, en donde el pastoreo es bajo o insignificante, especialmente en los últimos años que se ha reducido alarmantemente por la sobrepesca del caracol *Strombus gigas*, tengan bajas defensas químicas o carezcan de ellas.

Factores que estructuran a estas comunidades algales

Si bien las especies de este hábitat, especialmente las más dominantes, han desarrollado una gran habilidad competitiva por el espacio primario, competencia por este recurso no parece jugar un papel importante en estructurar a estas comunidades algales. Esto es reforzado por el hecho de que una reducción en la cobertura de las espe-

cies competitivamente dominantes durante el período desfavorable del año, como ocurrió en todos los casos conocidos, causaría a la luz de la teoría de la competencia, un aumento en el número de especies, lo que nunca sucedió. Aunque el sustrato duro es escaso en el plano arenoso, la cobertura vegetal nunca llega a cubrirlo todo y normalmente hay una parte considerable que está libre de algas todo el año (Fig. 3). En el caso de Ghana, Lieberman *et al.* (1979) atribuyó la baja competencia por el espacio a una perturbancia (remoción de biomasa) anual de carácter físico, la cual consiste en el rodamiento del sustrato como resultado de la fuerte turbulencia del agua producida por ciertos vientos de la estación húmeda. Según Lieberman *et al.*, esta perturbancia es la que permite una alta diversidad de la comunidad algal. También este parece ser el caso en el Caribe panameño, además del rodamiento de esos rodolitos durante la estación seca, la comunidad submareal (localizada entre 11 y 14 m de profundidad) queda en tinieblas por el grado de turbiedad que se presenta debido al alisio del NE (Hay, 1981). En el PNNT en la que estos rodolitos no sufren este impacto estacional a 23 m de profundidad, la perturbancia proviene cuando la temperatura sobrepasa los 26°C, como resultado de la declinación de la surgencia costera anual en mayo (Bula-Meyer, 1989b). Esta perturbancia produjo una reducción de la biomasa de 21 g/m² en marzo (mes de máxima producción) a 7.3 g/m² en octubre-noviembre (meses de mínima producción). Esta perturbancia de carácter físico es considerada aquí ubicuista y de carácter intermedio y no extrema de acuerdo con Connell (1978). Por lo tanto, la alta diversidad encontrada en este lugar, es debida al mantenimiento de un estado de preclímax en donde la competencia no es importante. Un caso algo similar es el de Ghana, pero en Panamá, como resultado del número de especies de macroalgas recolectadas (40 spp.), indicaría que la perturbancia es de un carácter más adverso.

Epifitismo y coexistencia entre macroalgas frondosas y coralináceas incrustantes

El epifitismo ha sido visto primariamente como una estrategia competitiva que facilita la invasión de áreas donde la mayoría del sustrato está ocupado por otros organismos (Hay, 1981; Hawkins & Harkin, 1985). Sin embargo, en el plano areno estudiado en Colombia, aunque el esporófito del alga roja *Asparagopsis taxiformis* fue la especie de mayor cobertura (Fig. 2 No 4), su epifitismo sobre *Laurencia* sp. no se atribuye a la escasez del sustrato primario, por lo que siempre hubo un excedente de éste (Fig. 2 No. 3) y aún más que la cobertura ocupada por esta especie filamentosa. El fuerte epifitismo

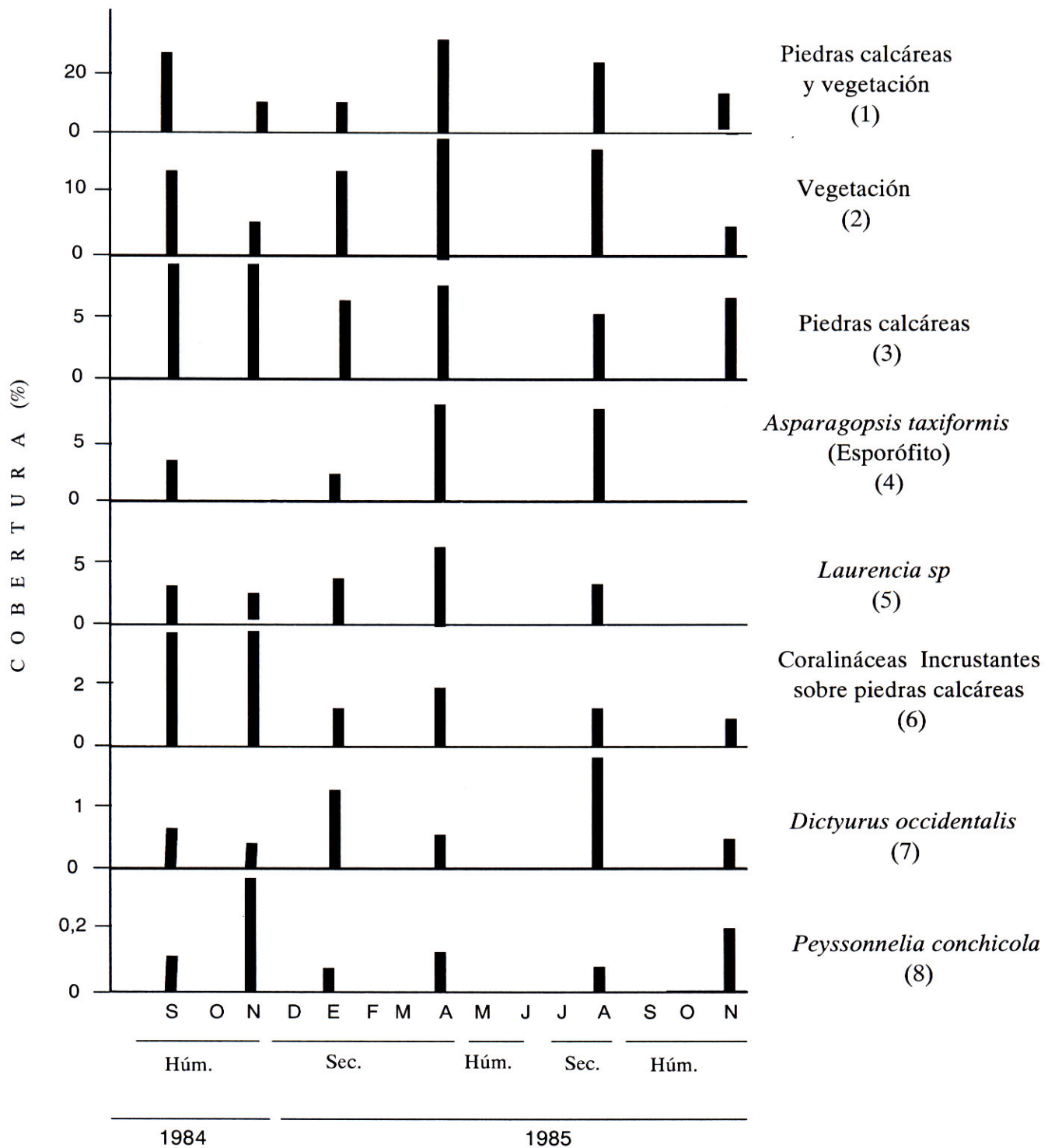
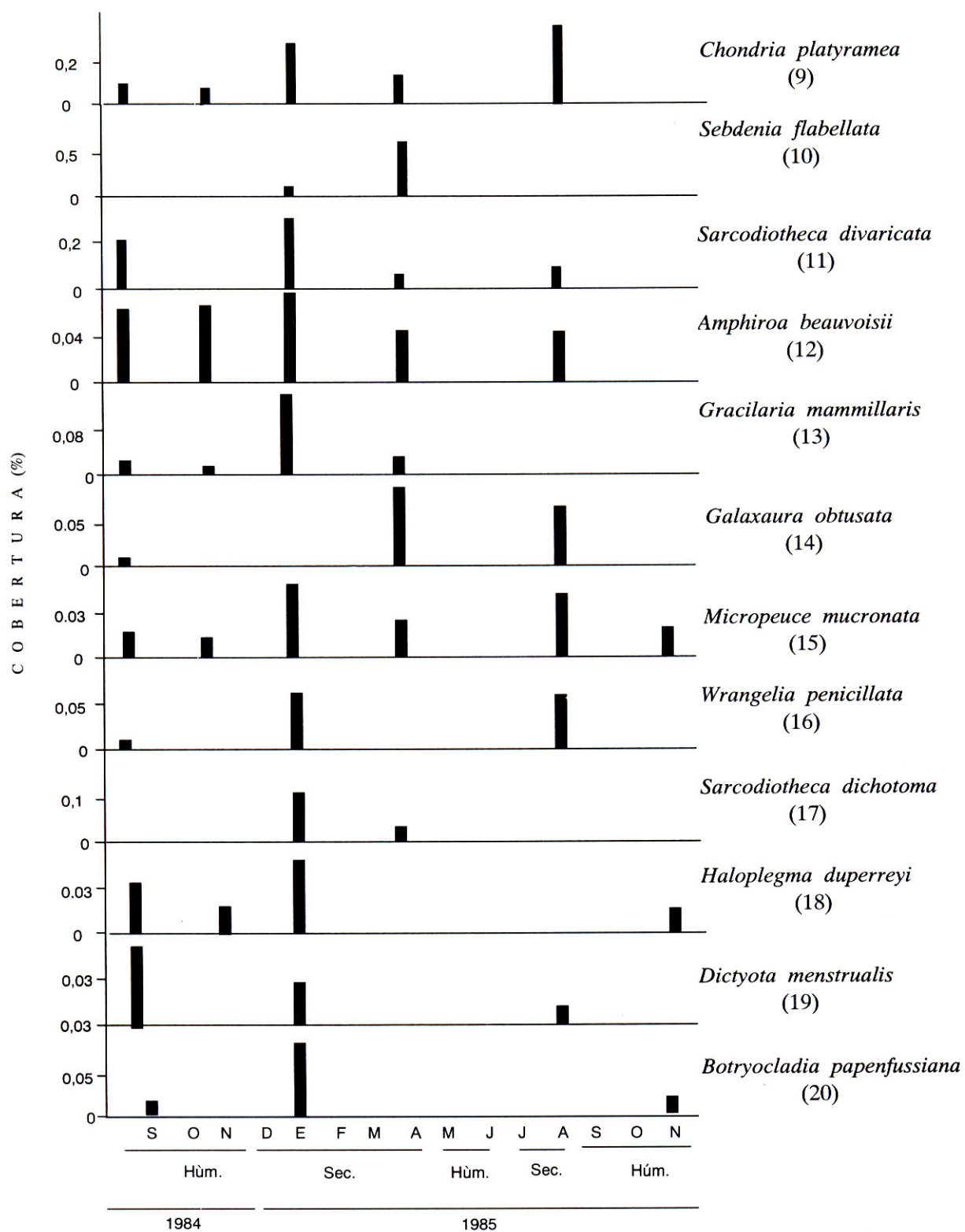
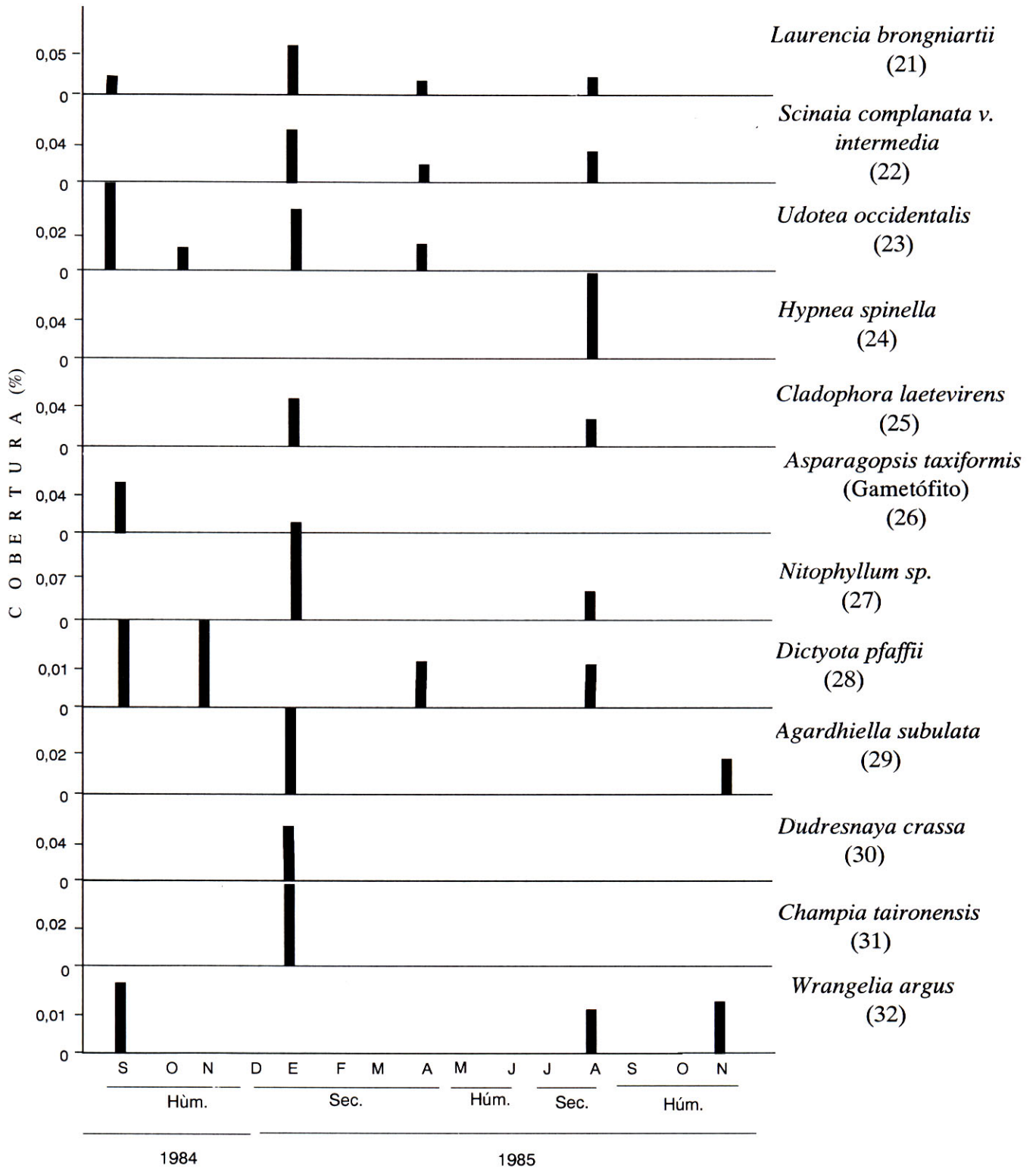


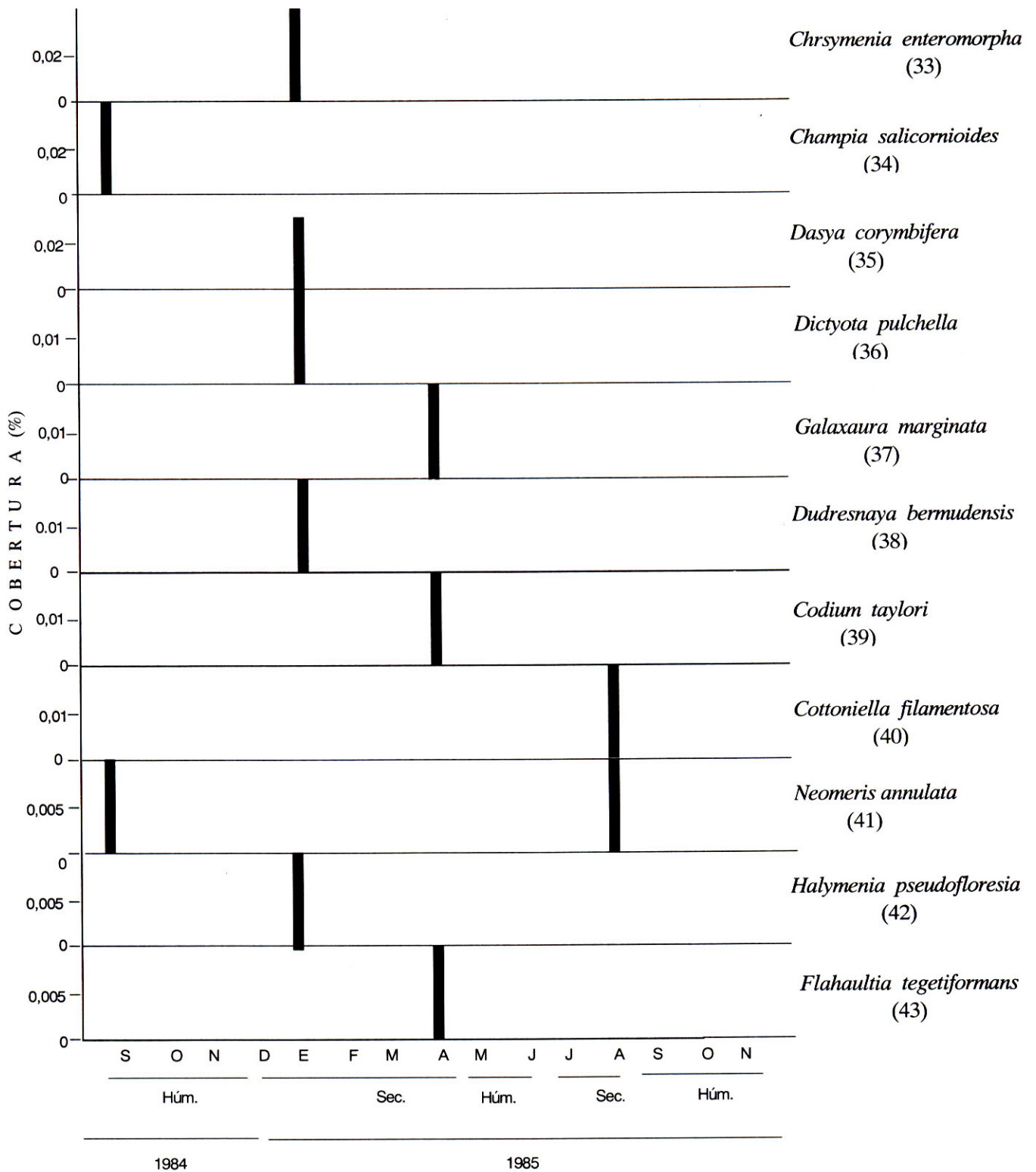
Figura 3. Valores de cobertura (%) que se dieron durante la estaciones seca y húmeda de las piedras calcáreas, vegetación total y para las primeras 40 especies de macroalgas ordenadas de mayor a menor. Las otras especies no fueron graficadas ya sea porque no estaban presentes en el momento de la toma de datos o porque su cobertura en los 27 cuadrantes fue mucho menos de 0.01%. Las especies fueron arregladas de acuerdo con los 6 datos obtenidos.



(Continuación Figura 3)



(Continuación Figura 3)



(Continuación Figura 3)

de *A. taxiformis* puede ser visto como un mecanismo de protección que evita que su fino talo filamentosos y extremadamente delicado sea sepultado por la deposición de sedimento que ocurre durante la estación húmeda o por la abrasión que produce la arena en el período seco del año (Bula-Meyer, 1987). De esta manera el esporófito de *A. taxiformis* viviendo sobre *Laurencia* sp., una especie perenne-pseudoperenne, garantiza su existencia en el plano arenoso.

La coexistencia entre coralináceas incrustantes y macroalgas frondosas es rara debido a que normalmente las últimas terminan matando a las primeras (van den Hoek, 1969; Littler & Littler, 1984; obser. pers.). Según el paradigma de dominancia-relativa de Littler & Littler (1984), las algas coralináceas incrustantes son consideradas como pobres competidoras y solamente deberían prevalecer en áreas disturbadas persistentemente, ya sea por un moderado a intenso pastoreo o por un oleaje fuerte y raspante. En el plano arenoso del PNNT, la coexistencia entre las algas frondosas-erguidas como *Laurencia* sp. (asociada con *A. taxiformis*) y *Dictyurus occidentalis* con las coralináceas incrustantes (ver coberturas Fig. 2 No 4-7) no se debió a las razones anteriores por lo que en ese lugar no hay pastoreo moderado ni intenso y tampoco un oleaje fuerte. Una de las razones para explicar esta coexistencia podría ser la reducción en la cobertura de las macroalgas frondosas por el aumento de la temperatura como causa de la declinación de la surgencia en la estación húmeda y la otra razón podría atribuirse a la discontinuidad del sustrato. Más sin embargo, la mortalidad de las coralináceas incrustantes es alta (Fig. 2 No. 6). Se plantea la hipótesis de que la deposición de sedimento fino, el cual es transportado por las corrientes de fondo de la estación húmeda, es la principal causa de esta mortalidad.

Influencia humana en los sistemas coralinos del Caribe

Los sistemas coralinos son de una gran longevidad geológica. Estos han venido desarrollándose bajo condiciones ambientales relativamente estables, las cuales han permitido durante su evolución una extraordinaria especiación en animales y plantas altamente especializados con intrincadas interrelaciones entre los organismos y el medio. Se considera hoy día un axioma que una declinación en la intensidad del herbivorismo y/o aumento en los niveles de los nutrientes, trae como consecuencia un dominio de las macroalgas, que según el caso pueden ser las microfilamentosas o las frondosas o coralináceas (Littler & Littler, 1984; Adey, 1998). Muchos de los sis-

temas coralinos del Caribe, especialmente los cercanos al continente, están sufriendo el impacto de altos niveles de nutrientes en asociación con la deposición de sedimentos provenientes de las descargas de los ríos. Estos altos niveles de nutrientes producen florecimientos de microalgas que junto con los sedimentos afectan la transparencia del agua, limitando de esta manera la producción fotosintética y el crecimiento de los corales. Por otro lado, se ha demostrado que ciertos niveles de fosfatos pueden inhibir la calcificación en los corales (ver Littler & Littler, 1988). Las descargas fluviales, muchas veces ricas en compuestos amoniacales antropogénicos, se acentúan cada vez como resultado del mal manejo económico que el ser humano viene dándole a la tierra, ya sea por medio de las deforestaciones ribereñas o por la construcción de canales que ponen en comunicación nuevas áreas marinas con ríos de gran caudal. Esta situación ha sido la causa básica de la mortandad masiva de corales por lo menos en los sistemas coralinos continentales de las islas del Rosario, islas de San Bernardo e Isla Fuerte en Colombia (Bula-Meyer, 2001). Más de las dos terceras partes del área coralina de estas islas están destruidas. Esta mortandad se aceleró con la casi desaparición de dos herbívoros muy importantes del sistema, el erizo negro *D. antillarum*, por causas desconocidas y el caracol de pala *Strombus gigas*, por sobrepesca en la década de los 80. Los altos niveles de nutrientes junto con la ausencia de estos herbívoros, permitieron la invasión de las macroalgas frondosas como: *Caulerpa racemosa*, *Halimeda opuntia*, *Lobophora variegata* y *Dictyota* spp. entre las más dominantes (Bula-Meyer, 2001). Estas algas junto con las esponjas, comienzan a ser los nuevos soberanos de unos sistemas que en años anteriores fueron uno de los paisajes marinos más hermosos del Caribe colombiano y un recurso invaluable para la humanidad.

A pesar de las innumerables investigaciones en los sistemas coralinos, la influencia humana continúa sobre estos ambientes, a una velocidad que sobrepasa la de nuestro entendimiento de los cambios ecológicos que se están dando en el lugar. De ahí, que sea difícil conservar lo que no entendemos.

Agradecimientos

A Colciencias por la financiación de estas investigaciones; a la Universidad del Magdalena por darme el tiempo necesario para desarrollar este trabajo; a la doctora L. Botero por brindarme muchas horas de ayuda en el campo; al doctor M. M. Littler por sus valiosas discusiones; y a Martha Díaz por la elaboración del documento.

Referencias

- Adey, W.H.** 1998. Coral reefs: algal structured and mediated ecosystems in shallow turbulent, alkaline waters. *J. Phycol.* **34**: 393-406.
- Atkinson, C.S., S. Hopley., L. Mendelsohn & S. Yacowitz.** 1973. Food studies on *Diadema antillarum* on a patch reef, St. Croix, U.S. Virgin Islands. In Ogden JC, Abbott DP, Abbott IA (eds), *Studies on the activity and food of the Echinoid Diadema antillarum Philippi on a West Indian patch reef West Indies Laboratory, Spec. Publ., St. Croix, U.S. Virgin Islands* **9**: 65-80.
- Bula-Meyer, G.** 1987. Taxonomic and ecologic studies of a subtidal sand plain macroalgal community in the Colombian Caribbean. Ph.D. Tesis. University of Delaware, Newark, USA. 189 p.
- _____. 1989a Micro-macroalgas marinas alelopáticas: biología, toxinas y significado ecofisiológico (revisión). *Rev. Ing. Pesq., (edic. especial), Santa Marta* **9**: 1-110.
- _____. 1989b Altas temperaturas estacionales del agua como condición disturbadora de las macroalgas del Parque Nacional Tairona, Caribe colombiano: una hipótesis. *An. Inst. Inv. Mar. Punta Betín* **19-20**: 9-21.
- _____. 1993. Están las algas marinas tropicales de los planos arenosos profundos fisiológicamente restringidas a estos habitats continuos al talud arrecifal. *Mem. VIII Sem. Nac. Cien. Tecn. Mar* 196-205.
- _____. 1995. Macroalgas de la Isla de Gorgona (Pacífico colombiano) con nuevos registros y una explicación a la baja diversidad y biomasa. En Pinto, P. (Ed.), *La Isla de Gorgona: nuevos estudios biológicos. Biblioteca J.J. Triana*, **11**: 23-45.
- _____. 2001. Perturbación biológica extrema en los sistemas coralinos del Caribe. *Rev. Acad. Colom. Cien. Exactas, Fís. Y Nat.* (en prensa).
- Connell, J.H.** 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**: 1302-1310.
- Hawkins, S.J. & E. Harkin.** 1985. Preliminary canopy removal experiments in algal dominated communities low on the shore and in the shallow subtidal on the Isle Man. *Bot. Marina* **28**: 223-230.
- Hay, M.E.** 1981. Herbivory, algal distribution, and the maintenance of between-habitat diversity on a tropical fringing reef. *Am. Nat.* **118**: 520-540.
- _____. 1984. Predictable spatial escapes from herbivory: how do these affect the evolution of herbivore resistance in tropical marine communities? *Oecología (Berlín)* **64**: 396-407.
- Hoek, C. van den.** 1969. Algal vegetation-types along the open coast of Curacao, Netherlands Antilles. *Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser. C.* **72**: 537-577.
- Lessios, HA., D.R. Robertson & J.D. Cubit.** 1984. Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science* **266**: 335-337.
- Levin, D.A.** 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **7**: 121-159.
- Lieberman, M., D.M. John & D. Lieberman.** 1979. Ecology of subtidal algae on seasonally devastated cobble substrates off Ghana. *Ecology* **60**: 1151-1161.
- Littler, M.M. & D.S. Littler.** 1984. Models of tropical reefs biogenesis: The contribution of algae (Ed. by F.E. Round) *Prog. Phycol. Res. (Biopress Bristol)* **3**: 323-364.
- _____. 1988. Structure and role of algae in tropical reef communities. In Lembi CA, Waaland JR (eds), *Algae and Human Affairs Cambridge University Press* 29-56.
- Paul, V.J. & M.E. Hay.** 1986. Seaweed susceptibility to herbivory: chemical and morphological correlates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **33**: 255-264.