

FORMACIONES CORALINAS DEL ÁREA DE SANTA MARTA: ESTADO Y
PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA

JOHANNA CAROLINA VEGA-SEQUEDA

UNIVERSIDAD JORGE TADEO LOZANO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
PROGRAMA DE BIOLOGÍA MARINA
SANTA MARTA

2006

FORMACIONES CORALINAS DEL ÁREA DE SANTA MARTA: ESTADO Y
PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA

JOHANNA CAROLINA VEGA-SEQUEDA

Trabajo de grado para optar al título de Biólogo Marino

Director

ALBERTO RODRÍGUEZ-RAMÍREZ

Biólogo Marino

Co-director

MARÍA CATALINA REYES-NIVIA

Biólogo

Asesor

JAIME GARZÓN-FERREIRA

Biólogo Marino M.Sc

UNIVERSIDAD JORGE TADEO LOZANO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
PROGRAMA DE BIOLOGÍA MARINA
SANTA MARTA

2006

Nota de aceptación

Firma del presidente de jurado

Firma del jurado

Firma del jurado

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó gracias al apoyo y recursos financieros del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras –INVEMAR- y al Instituto Colombiano para el Desarrollo de la Ciencia y la Tecnología –COLCIENCIAS- (proyecto N° 21-05-09-16826) en el marco del proyecto "Estado de las comunidades de peces arrecifales del área de Santa Marta: un soporte para el manejo del AMP Parque Nacional Natural Tayrona".

Agradezco, especialmente a Alberto Rodríguez, a Catalina Reyes y a Jaime Garzón por su apoyo y por brindarme valiosas enseñanzas y experiencias que me ayudaron no sólo a crecer como profesional sino también como persona.

Doy las gracias a mis compañeros Raúl Navas y Julián Olaya por toda su ayuda en el trabajo de campo, sus consejos y compañía durante todo este proceso; de igual manera agradezco a Fabián Cortés por su gran asesoría, a Eduardo Vilarete por toda su colaboración y a mis demás compañeros del INVEMAR y de la Universidad Jorge Tadeo Lozano que siempre estuvieron ahí para ayudarme.

A mi familia, mi mamá Olga Teresa, mis hermanos Edgar Manuel y Olga Lucia por brindarme ánimo, por su infinita paciencia, colaboración y apoyo incondicional para llegar a ser Bióloga Marina.

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN

1	AREA DE ESTUDIO	5
2	METODOLOGÍA	7
2.1	<i>Fase preliminar</i>	7
2.2	<i>Fase de campo</i>	9
2.2.1	<i>Composición y estructura</i>	9
2.2.2	<i>Enfermedades coralinas</i>	13
2.2.3	<i>Complejidad del sustrato</i>	13
2.3	<i>Tratamiento de la información</i>	15
2.3.1	<i>Composición coralina y cobertura de las principales categorías del sustrato</i>	15
2.3.2	<i>Complejidad del sustrato</i>	15
2.3.3	<i>Prevalencia de enfermedades y blanqueamiento</i>	16
2.3.4	<i>Análisis de clasificación</i>	16
2.3.5	<i>Análisis inverso</i>	17
2.3.6	<i>Relación entre la estructura y variables ambientales</i>	18
2.3.7	<i>Comparación del estado de las formaciones coralinas a nivel nacional, regional y global</i>	19
3	RESULTADOS	20
3.1	<i>Caracterización de las formaciones coralinas del área de Santa Marta</i>	20
3.1.1	<i>Composición y cobertura de las principales categorías del sustrato y especies de corales duros</i>	20
3.1.2	<i>Complejidad del sustrato</i>	22
3.1.3	<i>Prevalencia de enfermedades y blanqueamiento</i>	24

3.2	<i>Patrones de distribución espacial</i>	28
3.2.1	<i>Análisis de clasificación</i>	28
3.3	<i>Análisis inverso</i>	29
3.4	<i>Relación entre la estructura y variables ambientales</i>	30
4	DISCUSIÓN	35
4.1	<i>Caracterización de las formaciones coralinas del área de Santa Marta</i>	35
4.1.1	<i>Composición y cobertura de las principales categorías del sustrato y especies de corales duros</i>	35
4.1.2	<i>Complejidad del sustrato</i>	43
4.1.3	<i>Prevalencia de enfermedades y blanqueamiento</i>	44
4.2	<i>Patrones de distribución espacial</i>	48
4.3	<i>Relación entre la estructura y variables ambientales</i>	49
4.4	<i>Comparación del estado de las formaciones coralinas a nivel nacional, regional y global</i>	50
5	CONCLUSIONES	53
	RECOMENDACIONES	
	BIBLIOGRAFÍA	
	ANEXOS	

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Nombres y abreviaturas de las 20 estaciones de muestreo en el área de Santa Marta, indicando la exposición al oleaje y nivel de protección (si están dentro o fuera del PNNT)	9
Tabla 2. Descripción de las principales categorías del sustrato, teniendo en cuenta sus características y/o forma de crecimiento	14
Tabla 3. Cobertura (promedio de las cuatro bandas) por estación de las categorías principales del sustrato en el área de Santa Marta	23
Tabla 4. Valores de prevalencia promedio (n=4) por estación de las colonias con blanqueamiento y enfermas en el área de Santa Marta	26
Tabla 5. Porcentajes de prevalencia general promedio (n=20), error estándar ($S\bar{x}$) y porcentajes de prevalencia (n=4) por estación de las enfermedades coralinas en el área de Santa Marta	26
Tabla 6. Porcentajes de prevalencia promedio (n=20), error estándar (Sx) y porcentajes de prevalencia (n=4) por estación de las enfermedades coralinas y blanqueamiento por especie de coral en el área de Santa Marta.....	27
Tabla 7. Porcentajes de cobertura promedio y error estándar de las principales componentes del sustrato arrecifal, indicando en rectángulos las especies/categorías características de cada uno de los grupos formados en el análisis de clasificación (Figura 9)	31
Tabla 8. Porcentajes de cobertura promedio y error estándar de las especies coralinas, indicando en rectángulos las especies/categorías características de cada uno de los grupos formados en el análisis de clasificación (Figura 10)	32
Tabla 9. Resultados del método BIOENV mostrando a través de los valores de correlación de Spearman la relación entre las variables ambientales (empleando como medida de similaridad la distancia euclidiana normalizada) y la distribución espacial de las principales categorías del sustrato en las 20 estaciones de muestro (datos transformados con arcoseno)	33
Tabla 10. Resultados del método BIOENV mostrando a través de los valores de correlación de Spearman la relación entre las variables ambientales (empleando como medida de similaridad la distancia euclidiana normalizada) y la distribución espacial de las especies coralinas en las 20 estaciones de muestro (datos transformados con arcoseno)	34
Tabla 11. Lista de algunos valores de porcentajes de cobertura de corales duros y algas registrados para el área de Santa Marta	36

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa del área de Santa Marta indicando la ubicación de las estaciones de muestreo	8
Figura 2. Esquema del cabo de 10 m de longitud asegurado por uno de sus extremos con ayuda de puntillas metálicas	11
Figura 3. A. Diseño del cuadrante de 1x1 m empleado para obtener los valores de cobertura de las principales categorías del sustrato. B. Registro de datos y ubicación del cuadrante sobre el sustrato arrecifal	11
Figura 4. Diversidad acumulada de los 10 cuadrantes por cada transecto de las 20 estaciones de estudio para evaluar la representatividad del muestreo	12
Figura 5. Procedimiento para medir la complejidad del sustrato a través de una cadena liviana	14
Figura 6. Promedio y error estándar de la cobertura de las principales categorías del sustrato en el área de Santa Marta	21
Figura 7. Índice de rugosidad promedio (n=5) y error estándar por estación en el área de Santa Marta	22
Figura 8. Promedio y error estándar (n=20) de prevalencia de corales duros sanos (SAN), enfermos (ENF) y con blanqueamiento (BLA) presentes en el área de Santa Marta	24
Figura 9. Dendograma de clasificación mediante el índice de similaridad de Bray-Curtis (y la técnica UPMGA -datos transformados con arcoseno-) de la estructura de las formaciones coralinas de las 20 estaciones de muestreo del área de Santa Marta	28
Figura 10. Dendograma de clasificación mediante el índice de similaridad de Bray-Curtis (y la técnica UPMGA -datos transformados con arcoseno-) de las especies de corales duros de las 20 estaciones de muestreo del área de Santa Marta	29
Figura 11. Análisis de ordenación con la técnica de escalamiento multi-dimensional –MDS- (datos transformados con arcoseno) que relaciona la distribución espacial de las categorías del sustrato de las 20 estaciones de muestreo con las variables ambientales: A-Distancia a centros urbanos. B-Distancia a ríos. C-Exposición al oleaje. D-Actividad antrópica. E-Influencia de aguas continentales	33
Figura 12. Análisis de ordenación con la técnica de escalamiento multi-dimensional –MDS- (datos transformados con arcoseno) que relaciona la distribución espacial de las especies de coral en las 20 estaciones de muestreo con las variables ambientales: A-Distancia a centros urbanos. B-Distancia a ríos. C-Exposición al oleaje. D-Actividad antrópica. E-Influencia de aguas continentales	34

LISTA DE ANEXOS

Anexo A. Composición coralina identificada en las estaciones de muestreo del área de Santa Marta.

Anexo B. Porcentajes de cobertura promedio ($n=20$), error estándar (Sx) y porcentajes por estación ($n=4$) de las especies coralinas y demás categorías de los componentes principales del sustrato en el área de Santa Marta.

RESUMEN

En este trabajo se caracterizaron las formaciones arrecifales del área de Santa Marta en términos de la composición y abundancia de las categorías principales del sustrato (corales, algas, esponjas y otros) así como la prevalencia de enfermedades coralinas y la complejidad del sustrato. Además, se evaluaron los patrones de distribución espacial y se exploraron las relaciones con ciertas variables abióticas para explicar los patrones encontrados.

Las evaluaciones se realizaron en 20 formaciones coralinas del área de Santa Marta y del Parque Nacional Natural Tayrona (PNNT). El muestreo se llevó a cabo durante la época seca, entre los meses de abril y mayo de 2005. Para cuantificar la cobertura del bentos se utilizó el método de transecto en banda, rotando un cuadrante de 1 x 1 m a lo largo de 10 m (cuatro réplicas por estación). La complejidad se valoró desplegando una cadena sobre 10 m lineales (cinco réplicas por estación) y se calculó el índice de rugosidad. Las enfermedades coralinas fueron evaluadas sobre los mismos transectos del bentos (cuatro réplicas por estación), pero se examinaron todas las colonias presentes (mayores a 5 cm) en un área de 10 x 2 m.

Se registraron un total de 33 especies de corales duros. Las algas y los corales fueron los componentes de mayor cobertura en el área estudiada (59,1% y 29,5% respectivamente). Las especies de corales con coberturas más altas fueron *Colpophyllia natans*, *Diploria strigosa*, *Acropora palmata* y *Montastraea cavernosa* (7,5%, 6,7%, 4,0% y 3,8% respectivamente). A partir de la cobertura coralina, las estaciones que presentaron un mejor estado de conservación se encontraron en bahía Gayraca, Aguja, Chengue y Neguange. En contraste, las estaciones cercanas a los centros urbanos (Santa Marta y Rodadero) estuvieron dominadas por el componente algal. La prevalencia de enfermedades general fue de 3,1% mientras la del blanqueamiento fue del 0,4%. Se encontró que tanto la complejidad estructural como la prevalencia de enfermedades fueron significativamente diferentes entre estaciones (Kruskal-Wallis $p < 0,05$). La prueba de comparaciones múltiples (Student-Newman-Keuls) reveló que las estaciones caracterizadas por *A. palmata* fueron las que diferenciaron de las demás en cuanto a las variables mencionadas. Tablas de contingencia mostraron dependencia de las enfermedades a las estaciones expuestas al oleaje y ubicadas dentro del Parque ($p < 0,01$). Las enfermedades de mayor prevalencia fueron serratisis, plaga blanca y lunares oscuros (1,9%, 0,9% y 0,3% respectivamente). De las 11 especies afectadas por enfermedades, *C. natans* y *A. palmata* presentaron las mayores prevalencias. Análisis de clasificación basados en el índice de similaridad de Bray-Curtis mostraron que las estaciones tendieron a formar grupos según su ubicación dentro o fuera del Parque. Análisis inversos mostraron que no hay categorías exclusivas pero si categorías y/o especies de coral que caracterizaron los grupos. El análisis de BIOENV demostró que la influencia de aguas continentales y las actividades humanas son las variables que mejor explicarían la distribución espacial de las estaciones.

Los resultados de esta investigación muestran que si bien hay todavía arrecifes en buen estado (Gayraca, Chengue, Neguange y Aguja), la tendencia generalizada es que el componente predominante del sustrato sean las algas. Adicionalmente, se observó que las formaciones coralinas estudiadas se encuentran en un proceso de deterioro diferencial. Así, en los arrecifes próximos a la ciudad de Santa Marta, no se detectó una recuperación del componente coralino, sino que se registraron tendencias de disminución para éste y de incremento para las algas.

Palabras clave: Formaciones coralinas, estado, distribución espacial, Santa Marta, Tayrona.

INTRODUCCIÓN

Un arrecife coralino es un sistema de gran diversidad e importancia ecológica debido a las complejas interacciones que allí se desarrollan, además de que es un ecosistema de alta productividad (Díaz *et al.*, 1996) y que crea diversos ambientes que sirven de hábitat a una gran cantidad organismos. Asimismo, cambian el curso e intensidad de las corrientes, protegiendo a las costas de la erosión (Loya, 1972; Díaz *et al.*, 2000a). Dentro de los organismos hermatípicos (=formadores de arrecife) el grupo más representativo es el de los corales pétreos, con los órdenes Scleractina y Milleporina (Díaz *et al.*, 1996). Estos órdenes son los mayores contribuyentes en la construcción de arrecifes de coral, ya que alcanzan altas tasas de calcificación, debido a su asociación simbiótica con algas microscópicas conocidas como zooxantelas (Achtuv y Dubinsky, 1990).

Los arrecifes ofrecen variados servicios a la población costera y contribuyen a la salud de la biosfera (Buddemeier *et al.*, 2004a). Por ejemplo, los arrecifes soportan pesquerías y cerca de un 15% de la población mundial (0,5 billones) viven dentro de 100 km de ecosistemas arrecifales (*cf.* Hoegh-Guldberg, 1999; Buddemeier *et al.*, 2004a). El hombre aprovecha extensivamente los recursos arrecifales para alimentación, productos farmacéuticos, construcción, entre otros. Por su magnitud, belleza y atractivos, los lugares con arrecifes se han constituido en los destinos por excelencia para el turismo (Garzón-Ferreira, 1997; Buddemeier *et al.*, 2004a).

Los arrecifes son muy sensibles a cambios no muy pronunciados de su entorno (Zea, 1991), por lo que han sido catalogados como bioindicadores de cambios ambientales, locales y globales causados por impactos naturales y/o antropogénicos (Garzón-Ferreira, 1997). En los últimos años, se ha venido presentando un deterioro en los ambientes coralinos a escala mundial, el cual se ve incrementado por la interacción de factores de estrés antrópicos y climáticos (Buddemeier *et al.*, 2004a). Éste deterioro se ha observado no solo en zonas con

alta influencia antrópica, sino también en los arrecifes más aislados de estas intervenciones (Garzón-Ferreira, 1997). Desafortunadamente, las condiciones de deterioro mencionadas anteriormente, han sido observadas en los últimos 20 años, en casi todas las áreas arrecifales de Colombia, especialmente en el Caribe: San Andrés, las islas del Rosario, las islas de San Bernardo y la región de Santa Marta (Garzón-Ferreira y Kielman, 1994; Garzón-Ferreira, 1997). En esta última se han observado cambios en la composición coralina, mortandades masivas de organismo arrecifales, reducción en el número de especies de coral y cobertura coralina, entre otros (Werding y Sánchez, 1988; Garzón-Ferreira y Zea, 1992; Acosta, 1994; Garzón-Ferreira y Díaz, 2003). El mayor deterioro arrecifal se ha evidenciado en la desembocadura de ríos y en inmediaciones de la ciudad de Santa Marta y va disminuyendo en dirección nororiente, donde se ubica el Parque Nacional Natural Tayrona (PNNT), cuyas formaciones arrecifales se encuentran mejor conservadas (Acosta, 1994; Zea, 1994; Garzón-Ferreira *et al.*, 2000). La muerte de las especies coralinas de la región se encuentra además asociada a la acción de las anclas de los botes, la descarga continental en las cercanías de la ciudad, dragados, rellenos y a las actividades urbanas, turísticas, portuarias e industriales que contribuyen con esta crisis (Acosta, 1994).

A pesar que las formaciones coralinas del área de Santa Marta han sido descritas en diferentes documentos desde hace varios años atrás (Antonius, 1972; Werding y Sánchez, 1989; Garzón-Ferreira y Cano, 1991; Díaz *et al.*, 2000a), la ausencia de información actualizada a gran escala sobre el estado de sus arrecifes es una necesidad, ya que los trabajos que determinaron cambios negativos se realizaron alrededor de hace 10 años (Werding y Sánchez, 1988; Acosta, 1994; Zea, 1991, 1994) y no se tiene certeza si han ocurrido procesos de recuperación, mantenimiento o si la degradación ha continuado. Del mismo modo, es necesario investigar cómo influyen diversos factores naturales y antrópicos en la estructura del ecosistema, y de esta forma, buscar los mecanismos y estrategias para adoptar medidas que minimicen los impactos y así reducir el deterioro.

Para el área de Santa Marta se han realizado numerosos trabajos sobre el tema, de los cuales, aproximadamente, 29 son publicaciones científicas, 3 son libros y 20 trabajos de

grado, entre trabajos de pregrado, maestría y doctorado. Los antecedentes más recientes se derivan de las actividades desarrolladas en el marco de los programas Caribbean Coastal Marine Productivity -CARICOMP- y Sistema Nacional de Monitoreo de Arrecifes Coralinos en Colombia -SIMAC-, los cuales se implementaron en 1993 y 1998 respectivamente (Garzón-Ferreira, 2003). Rodríguez-Ramírez *et al.* (2006), Rodríguez-Ramírez *et al.* (2005) y Martínez y Acosta (2005) presentan los resultados del monitoreo en el área de Santa Marta y Parque Nacional Natural Tayrona (PNNT) y Rodríguez-Ramírez y Garzón-Ferreira (2003), describen que los arrecifes de la bahía de Chengue entre 1993 y 1999 no mostraron cambios importantes.

Por otro lado, se han desarrollado investigaciones que han valorado varios aspectos relacionados con agentes de mortalidad coralina y la dinámica en los arrecifes del área, entre los cuales se encuentran algunos desarrollados en el marco de trabajos de pregrado, maestría y doctorado y que han trascendido en publicaciones en revistas científicas: Garzón-Ferreira *et al.* (2004b) y Moreno-Bonilla y Valderrama (2002), determinan el estado de salud de las formaciones coralinas donde predominan los corales *Acropora cervicornis* y *A. palmata* en el PNNT. Gil-Agudelo y Garzón-Ferreira (2001), Garzón-Ferreira *et al.* (2001), Garcés (2000) y Gil-Agudelo (1998) proporcionan información relacionada con las enfermedades coralinas presentes en el PNNT y en general del Caribe colombiano. Pinzón *et al.* (1998a) y Zea y Duque-Tobón (1989) evaluaron el impacto del fenómeno de blanqueamiento en las formaciones coralinas en el área de Santa Marta. Por su parte, Reyes-Nivia *et al.* (2004), Santodomingo *et al.* (2001), Reyes-Nivia (2000) y Santodomingo (2000) describen el efecto de la depredación por peces sobre las especies coralinas presentes en el PNNT como un agente de deterioro coralino. Mejía-Niño y Garzón-Ferreira (2003), Aerts (2000), Aerts (1999), Vergara (1997) y Zea (1990) evalúan la interacción de los corales con otros organismos como algas y esponjas en el área de estudio.

Con base en lo anterior, el presente estudio estableció el estado de las formaciones coralinas del área de Santa Marta (incluyendo el Parque Tayrona) durante el primer período

del año 2005, mediante la evaluación de los componentes bentónicos (bióticos y abióticos), la complejidad arrecifal y la prevalencia de enfermedades coralinas de la zona. Además se identificó los patrones de variación espacial de las formaciones evaluadas y los potenciales factores que los explican, y se determinó en un contexto local, nacional (Caribe colombiano), regional (Gran Caribe) y mundial la condición de las formaciones arrecifales estudiadas.

Esta investigación se encuentra enmarcada dentro del proyecto: "Estado de las comunidades de peces arrecifales del área de Santa Marta: un soporte para el manejo del AMP Parque Nacional Natural Tayrona", desarrollado dentro de la línea de Organización y Dinámica de Ecosistemas (ODI) del programa Biodiversidad y Ecosistemas Marinos (BEM) del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (INVEMAR), con el apoyo financiero de dicha institución y COLCIENCIAS. Los resultados de este trabajo de grado contribuyeron de manera significativa al cumplimiento de los objetivos del proyecto en mención.

1 AREA DE ESTUDIO

El área costera de Santa Marta comprende toda la porción del departamento del Magdalena entre los puntos geográficos 11°15' - 11° 22' N y 73°57' - 74°12' W (Díaz *et al.*, 2000a) e incluye la Bahía del mismo nombre y el Parque Nacional Natural Tayrona -PNNT- (Figura 1). Se caracteriza por presentar una plataforma continental estrecha de costas rocosas y heterogéneas debido a la influencia de la Sierra Nevada de Santa Marta, lo que genera numerosas formaciones de acantilados, bahías, puntas, islotes y ensenadas cuyos costados occidentales están más expuestos a la acción de los vientos y el oleaje (Garzón-Ferreira y Cano, 1991; Díaz *et al.*, 2000a).

El clima del área de Santa Marta es estacional, influenciada por la presencia de los vientos Alisios del nororiente, presentándose de esta forma dos períodos lluviosos que alternan con dos períodos secos. Cuando adquieren fuerza los vientos Alisios, iniciándose la época seca (diciembre-abril y julio-agosto), las lluvias son nulas o escasas, y la época lluviosa se presenta en los meses restantes, donde los Alisios se debilitan y las lluvias son más frecuentes (Salzwedel y Müller, 1983).

Igualmente, las características hidrodinámicas están estrechamente relacionadas con los vientos Alisios que determinan el comportamiento ecológico de los sistemas marinos (Márquez, 1982). Durante la época de sequía, estos vientos producen un fenómeno local de surgencia que descende la temperatura del agua (20°-25°C), elevan la salinidad (hasta 38 UPS) y la intensidad del oleaje. En la época de lluvia cesa la surgencia llegando material orgánico e inorgánico proveniente de la Ciénaga Grande de Santa Marta y ríos aledaños a la región (Márquez, 1982; Salzwedel y Müller, 1983; Ramírez, 1983). El agua tiende a ser más cálida (27°-29°C), disminuye la salinidad (menor a 34 UPS) y la carga de sedimentos

es mayor incrementando la turbidez (Márquez, 1982; Salzwedel y Müller, 1983; Ramírez, 1983; Bula-Meyer, 1985; Garzón-Ferreira y Díaz, 2003).

Las formaciones coralinas del área son poco desarrolladas y su crecimiento es limitado por la descarga continental y el régimen estacional mencionado anteriormente (Antonius, 1972; Werding y Sánchez, 1988, 1989; Zea, 1993). Debido a esto, las formaciones coralinas de esta región no se encuentran tan desarrolladas como en otras áreas del mar Caribe, a pesar de que posee gran cantidad de fondos duros adecuados para su formación. Como consecuencia de esto, la cobertura coralina total en la zona es relativamente baja (Antonius, 1972). El ecosistema arrecifal se ha formado a lo largo de la línea costera rocosa, encontrándose además, parches de coral someros al interior de las bahías protegidas (Zea, 1991).

De acuerdo al tipo de sustrato y al espesor del andamiaje coralino Díaz *et al.* (2000a) divide las formaciones coralinas de la bahía de Santa Marta y el PNNT en dos tipos: la primera corresponde a la colonización parcial de biota hermatípica sobre bloque de rocas a partir de los 5-8 m de profundidad, y el segundo tipo son formaciones coralinas -que llegan hasta los 25-30 m de profundidad- edificadas sobre un sustrato rocoso más estable de cierto espesor en zonas menos expuestas al oleaje y formadas por corales hemisféricos tales como *Montastraea cavernosa*, *M. faveolata* y *Colpophyllia natans* principalmente.

Un factor determinante en la estructura de las formaciones coralinas en el área de Santa Marta es el grado de exposición al oleaje. La mayor parte del litoral es expuesto a un fuerte oleaje, de esta forma, la diversidad y abundancia de octocorales es mayor, mientras que la cobertura de corales pétreos es baja y la mayoría crecen en forma de costras, que sin embargo, puede alcanzar coberturas mayores al 80%, siendo *M. cavernosa* y *Diploria strigosa* las especies dominantes (Garzón-Ferreira y Cano, 1991; Díaz *et al.*, 2000a). En las zonas protegidas, la variedad de especies coralinas es mayor, predominando grandes colonias de forma masiva (Díaz *et al.*, 2000a).

2 METODOLOGÍA

2.1 Fase preliminar

Con el fin de localizar las formaciones coralinas más representativas del área de Santa Marta y el PNNT, se analizó la información cartográfica y de ecosistemas marinos de Garzón-Ferreira y Cano (1991) y Díaz *et al.* (2000a) y se escogieron preliminarmente 22 estaciones de muestreo. Las estaciones fueron visitadas para un reconocimiento visual, registro de coordenadas geográficas (GPS Garmin X-trex precisión 5 m) y profundidad (consola de buceo). Finalmente, para el desarrollo del estudio se eligieron 20 estaciones (Figura 1, Tabla 1) de acuerdo con las siguientes características: 1-presencia de corales duros y 2-profundidad media (hasta 12 m); además se procuró seleccionar estaciones tanto en zonas expuestas y no expuestas al oleaje, como estaciones con poca y alta influencia antropogénica, esto último relacionado con la distancia a centros urbanos y actividades de pesca y turismo (Tabla 1).

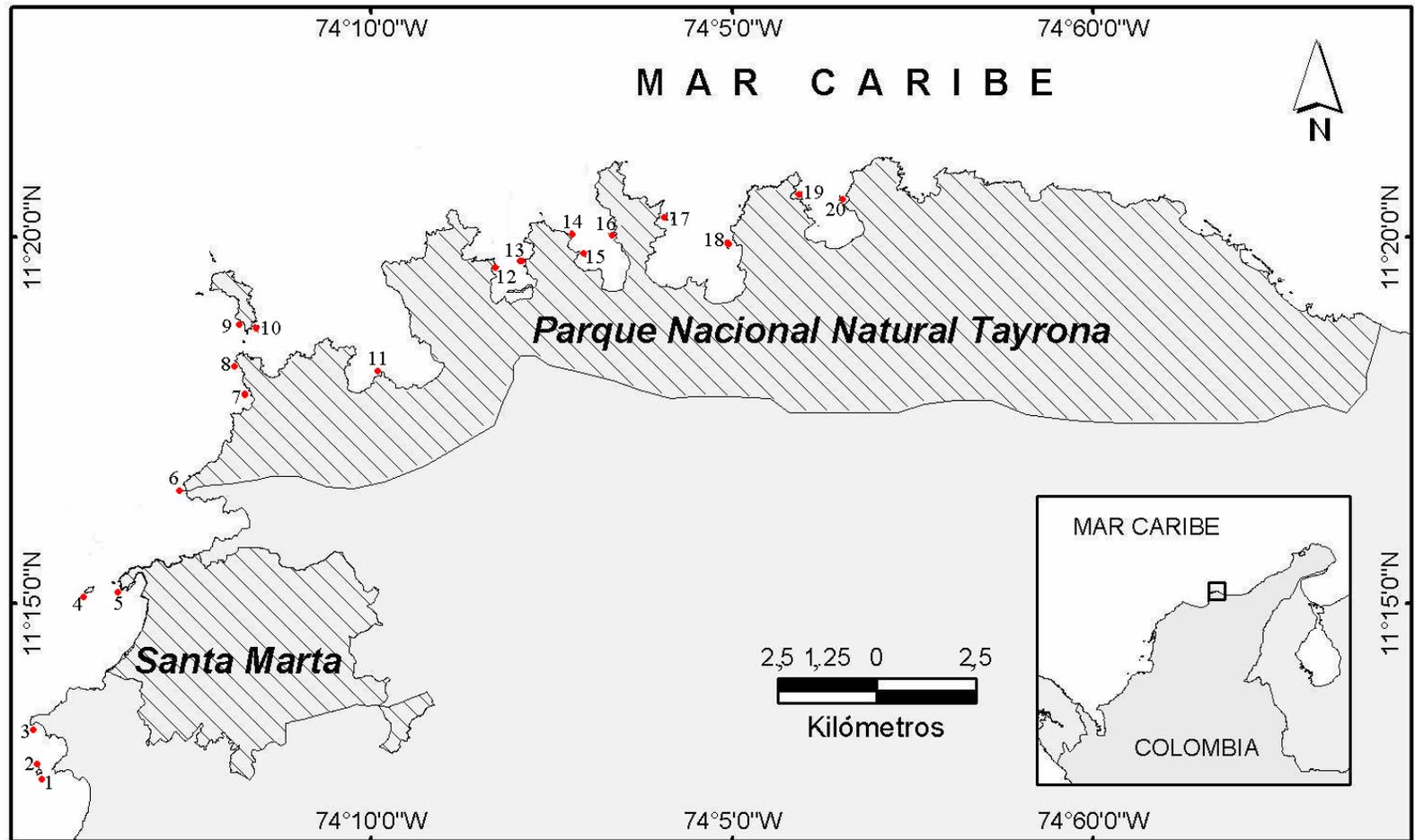


Figura 1. Mapa del área de Santa Marta indicando la ubicación de las estaciones de muestreo: 1-Morro Rodadero no expuesto, 2-Morro Rodadero expuesto, 3-Playa Blanca, 4-Morro Santa Marta, 5-Punta Betín, 6-Punta Venado, 7-Granate, 8-Granate Cantil, 9-Calichán, 10-Aguja expuesto, 11-Bahía Concha expuesto, 12-Chengue expuesto, 13-Chengue no expuesto, 14-Gayraca expuesto (a), 15-Gayraca expuesto (b), 16-Gayraca no expuesto, 17-Neguange expuesto, 18-Neguange Piedra del Ahogado, 19-Cinto expuesto, 20-Cinto no expuesto. Modificado de Rodríguez-Ramírez y Garzón-Ferreira (2003).

Tabla 1. Nombres y abreviaturas de las 20 estaciones de muestreo en el área de Santa Marta, indicando la exposición al oleaje y nivel de protección (si están dentro o fuera del PNNT).

No.	Estación	Abrev.	Exposición al oleaje	Nivel protección
1	Morro Rodadero	MR-E	Expuesto	Fuera
2	Morro Rodadero	MR-P	No expuesto	Fuera
3	Playa Blanca	BL-P	No expuesto	Fuera
4	Morro Santa Marta	SM-P	No expuesto	Fuera
5	Punta Betín	PB-P	No expuesto	Fuera
6	Punta Venado	PV-P	No expuesto	Fuera
7	Granate	GR-P	No expuesto	Fuera
8	Granate-Cantil	GC-P	No expuesto	Fuera
9	Calichán	CA-P	No expuesto	Fuera
10	Isla Aguja	AG-E	Expuesto	Fuera
11	Bahía Concha	CO-E	Expuesto	Fuera
12	Bahía Chengue –zona de <i>Acropora palmata</i> -	CH-E	Expuesto	Dentro
13	Bahía Chengue	CH-P	No expuesto	Dentro
14	Bahía Gayraca <i>a</i>	BG-Ea	Expuesto	Dentro
15	Bahía Gayraca <i>b</i> –zona de <i>A. palmata</i> -	BG-Eb	Expuesto	Dentro
16	Bahía Gayraca	BG-P	No expuesto	Dentro
17	Bahía Neguange	BN-E	Expuesto	Dentro
18	Bahía Neguange	BN-P	No expuesto	Dentro
19	Bahía Cinto	BC-E	Expuesto	Dentro
20	Bahía Cinto	BC-P	No expuesto	Dentro

2.2 Fase de campo

2.2.1 Composición y estructura

Para la caracterización estructural del sustrato arrecifal se utilizó el método de transecto en banda descrito por Chiappone y Sullivan (1994) con algunas modificaciones. Se examinó un área total de 800 m² y en cada estación se evaluaron cuatro bandas (réplicas) de 10 x 1 m cada una, para un total examinado de 10 m² por banda y de 40 m² por estación. Por banda se colocó un cabo de referencia de 10 m asegurado al comienzo y al final por puntillas, las cuales tuvieron cuerdas anudadas para identificar el número de la banda; por ejemplo, tres nudos corresponden a la banda tres (Figura 2). La información se registró con la ayuda de un cuadrante de 1 x 1 m dividido en 100 sub-cuadrantes de 10 x 10 cm (Figura 3). El cuadrante se deslizó 10 veces sobre el cabo guía para completar los 10 m². Mediante

el conteo de los sub-cuadrantes se determinó el porcentaje de cobertura de los componentes del sustrato arrecifal. Los corales duros fueron identificados hasta nivel de especie o género y los demás organismos hasta el nivel taxonómico más bajo posible. Para agilizar el registro de la información en campo, los componentes -excepto los corales- se agruparon en las categorías recomendadas por CARICOMP (2001) y se utilizaron abreviaturas (Tabla 2). Igualmente para anotar las especies de coral se utilizaron abreviaciones compuestas por la primera letra del género y por las tres primeras letras de la especie, así por ejemplo, para *Montastraea cavernosa* fue MCAV.

El método para evaluar la estructura arrecifal con base en cuadrantes ha sido ampliamente utilizado en varias investigaciones (Dodge *et al.*, 1982; Chou y Wong, 1985; Sullivan y Chiappone, 1992; Chiappone y Sullivan, 1994; Aerts y Soest, 1997; Morelock *et al.*, 2001; Parra-Velandia y Zea, 2003). De acuerdo con Loya (1972), este método ha sido empleado desde el año de 1918. A pesar de su subjetividad y poco uso en áreas con gran relieve, dicha técnica cubre una mayor proporción de la comunidad y consecuentemente brinda una medida confiable de la diversidad de especies (Scheer, 1974; Bythell *et al.*, 1992; Chiappone y Sullivan, 1994). Así mismo, es de fácil manipulación, económico y gracias a la división del mismo en cuadros de igual tamaño, es posible disminuir la subjetividad y obtener inmediatamente un porcentaje de abundancia de organismos sésiles. Al igual que Bythell *et al.* (1992) con curvas de riqueza de especies y este estudio junto al de Santodomingo (2000) con curvas de diversidad acumulada (Figura 4), se ha demostrado que 10 m de largo para la banda de cuadrantes es una medida ideal y representativa de la comunidad bentónica.

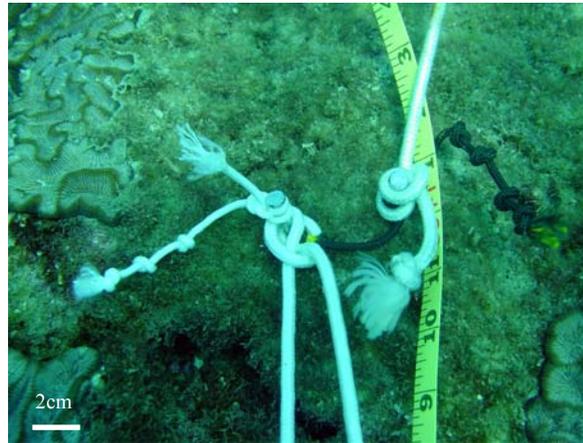


Figura 2. Esquema del cabo de 10 m de longitud asegurado por uno de sus extremos con ayuda de puntillas metálicas. Tomada por Rodríguez-Ramírez.

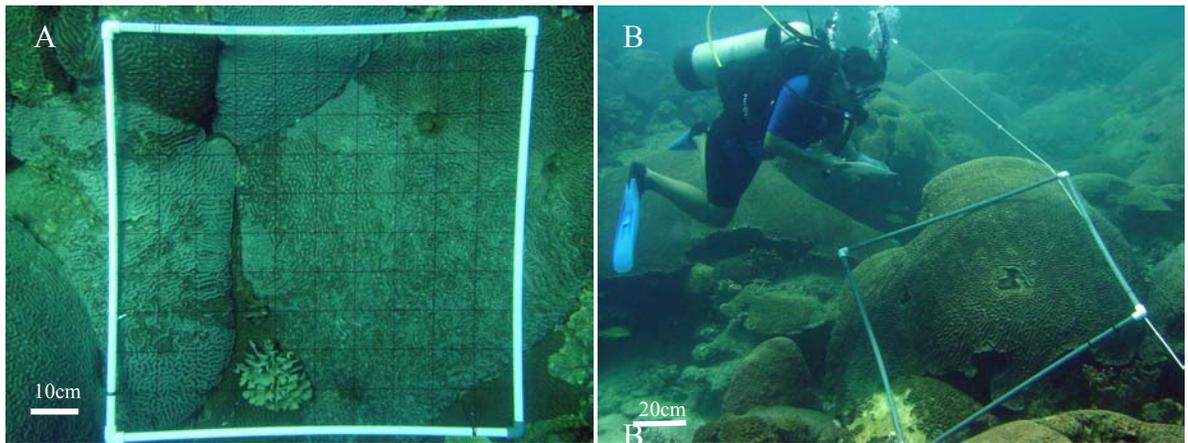


Figura 3. A. Diseño del cuadrante de 1x1 m empleado para obtener los valores de cobertura de las principales categorías del sustrato. B. Registro de datos y ubicación del cuadrante sobre el sustrato arrecifal. Tomada por Rodríguez-Ramírez.

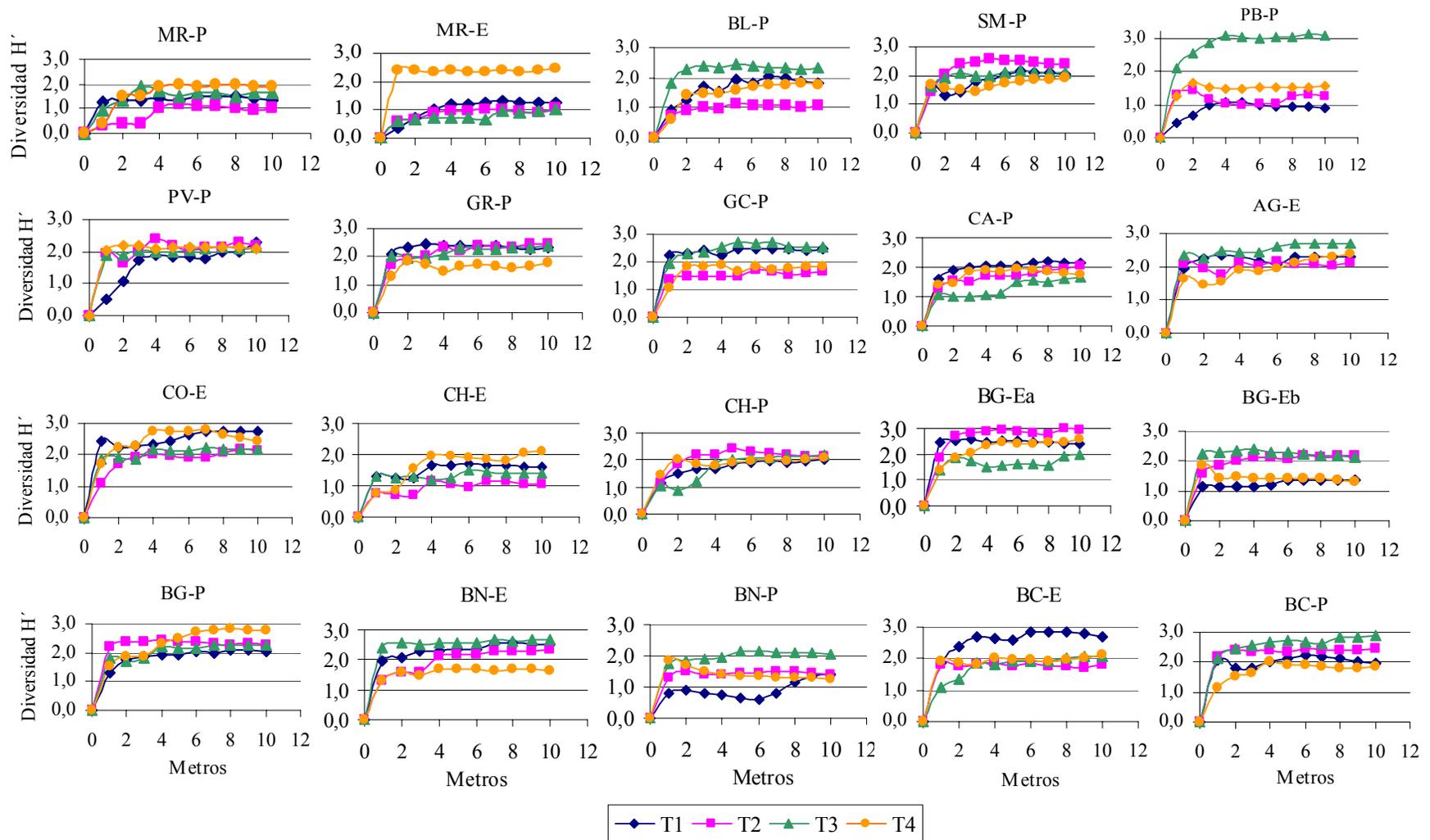


Figura 4. Diversidad acumulada de los 10 cuadrantes por cada transecto de las 20 estaciones de estudio para evaluar la representatividad del muestreo. T1 = Transecto 1. T2 = Transecto 2. T3 = Transecto 3. T4 = Transecto 4.

2.2.2 Enfermedades coralinas

Para establecer la prevalencia de enfermedades coralinas en cada estación, se utilizó el protocolo descrito en CARICOMP (2001) y Garzón-Ferreira *et al.* (2002) en un área total de 1600 m². La evaluación se realizó en cuatro bandas de 10 x 2 m y se emplearon los mismos cabos de referencia de la estructura arrecifal para estimar la longitud y se utilizó un tubo de PVC de 1 m de largo (marcado cada 10 cm) para el ancho de la banda. En cada una se contaron todas las colonias coralinas mayores a 5 cm, se anotó la especie y si estaba afectada por enfermedades o blanqueamiento. Las enfermedades consideradas fueron: banda negra, banda blanca, banda amarilla, banda roja, plaga blanca, serratisis ó *White pox* y lunares oscuros. Las características para su identificación en campo están descritas en Garzón-Ferreira *et al.* (2002) y Sutherland *et al.* (2004).

2.2.3 Complejidad del sustrato

Para determinar este atributo en cada estación, se desplegaron al azar cinco cadenas numeradas con eslabones pequeños (1,7 cm) que siguieron el contorno arrecifal (Figura 5). Esta técnica proporciona una medida precisa de la complejidad del sustrato (Bythell *et al.*, 1992), además está basada en el protocolo de CARICOMP (1994) y a su vez, ha sido empleada durante muchos años en varias zonas del Gran Caribe (CARICOMP, 1997; Rodríguez-Ramírez y Garzón-Ferreira, 2003) y por el Sistema Nacional de Monitoreo de Arrecifes Coralinos en Colombia (SIMAC), lo cual permite hacer comparaciones a gran escala.

Tabla 2. Descripción de las principales categorías del sustrato, teniendo en cuenta sus características y/o forma de crecimiento (modificado de CARICOMP, 2001 y Garzón-Ferreira *et al.*, 2002).

Categoría	División	Abrev.	Características
Algas	<i>Algas calcáreas</i>	CALG	Algas duras al tacto, muy común el género <i>Halimeda</i> .
	<i>Algas incrustantes</i>	EALG	Crecen adheridas al sustrato. Son de textura más o menos lisa.
	<i>Algas frondosas</i>	FALG	Algas blandas al tacto y sus frondas se encuentran a más de 1 cm por encima del sustrato.
	<i>Césped de algas</i>	TALG	Capa de apariencia frondosa o filamentosa que no sobrepasa 1 cm de altura.
Cianofíceas	<i>Algas verde-azules</i>	CYAN	Formas macroscópicas que forman masas ondulantes o delgadas películas y suaves al tacto.
Esponjas	<i>Esponjas incrustantes</i>	ENSP	Esponjas que toman la forma del sustrato.
	<i>Esponjas erectas</i>	ERSP	Esponjas que se proyectan por encima del fondo marino. Tienen forma de tubo o vaso.
Corales blandos	<i>Gorgonáceos</i>	GORG	Corales blandos que se proyectan por encima del sustrato y presentan pedúnculos de fijación.
	<i>Gorgonáceos incrustantes</i>	ENGR	Corales blandos que presentan crecimiento en forma de césped. Géneros comunes en el Caribe <i>Erythropodium</i> y <i>Briareum</i> .
	<i>Zoantideos</i>	ZOAN	Géneros comunes del Caribe <i>Zoanthus</i> y <i>Palythoa</i> .
	<i>Corallimorpharios</i>	CMOR	Especies del orden Corallimorpharia.
	<i>Anémonas</i>	ANEM	Organismos del orden Actinaria.
Otros	<i>Otros organismos sésiles</i>	OTHR	Se encuentran los demás organismos bentónicos como poliquetos, briozoos, entre otros.
Sustrato abiótico	<i>Arena</i>	SAND	Sedimento libre cuyas partículas poseen un diámetro menor a 4 mm.
	<i>Cascajo</i>	RUBB	Partículas cuyo diámetro está entre 4 mm y 30 cm.
	<i>Roca</i>	ROCK	Pavimento más o menos extenso. Sustrato arrecifal expuesto.
	<i>Coral recién muerto</i>	DECO	Colonia o parte de una colonia que han perdido recientemente el tejido coralino y no presenta invasión por algas.



Figura 5. Procedimiento para medir la complejidad del sustrato a través de una cadena liviana. Tomada por Garzón-Ferreira.

2.3 Tratamiento de la información

2.3.1 Composición coralina y cobertura de las principales categorías del sustrato

En primer lugar, todos los datos recopilados fueron digitalizados y almacenados en bases de datos y ordenados en matrices con ayuda del programa Microsoft Excel. Debido a que en los muestreos de estructura y de prevalencia de enfermedades se registraron todas las especies coralinas, esta información se integró para elaborar listados de las especies de corales duros presentes en cada estación y así se determinó la riqueza de corales (número de especies totales). Teniendo en cuenta que la unidad fundamental para los análisis fue la banda, se realizó una sumatoria de los porcentajes de cobertura de los diez cuadrantes de cada banda por especie coralina y demás categorías del sustrato (corales duros, algas, esponjas, sustrato abiótico, entre otros), y con base en esto se recalcularon los porcentajes por banda. Luego con las cuatro bandas se realizaron cálculos de estadística descriptiva (promedios, desviaciones y errores estándar), de esta manera quedaron caracterizadas preliminarmente en términos de estructura cada una de las estaciones.

2.3.2 Complejidad del sustrato

Para conocer la complejidad del sustrato arrecifal se empleó el índice de rugosidad (IR), el cual relaciona la longitud de la cadena y la longitud del transecto (CARICOMP, 1994; Aronson *et al.*, 1994)

$$IR = (\text{Tamaño eslabón (mm)} * \text{No. Eslabones}) / \text{Longitud transecto (mm)}$$

Posteriormente se promediaron los cinco IR (ver numeral 2.2.3) para caracterizar la complejidad del sustrato por estación. Además, para determinar diferencias entre estaciones en términos de la complejidad arrecifal, se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA) a 1

vía no paramétrico (Kruskal-Wallis)- y el test de comparaciones múltiples Student-Newman-Keuls.

2.3.3 Prevalencia de enfermedades y blanqueamiento

Para evaluar en cada estación las enfermedades y blanqueamiento se estimó su prevalencia, la cual se define como el número de casos de una enfermedad observados en una población en un tiempo determinado (*cf.* Sutherland *et al.*, 2004). Para cada banda se calculó: 1- prevalencia general de enfermedades y por tipo de enfermedad, 2- prevalencia general de blanqueamiento, y 3- prevalencia de enfermedades y blanqueamiento por especie de coral, como el porcentaje de colonias que presenten alguna enfermedad o signo de blanqueamiento del total de colonias examinadas en la banda. A partir de estos cálculos básicos, se caracterizó cada estación (promedio de las cuatro bandas, desviación y error) y se determinaron diferencias entre estaciones por medio de un ANOVA a 1 vía no paramétrico (Kruskal-Wallis)- y el test de tipo Tukey no paramétrico de comparaciones múltiples. Adicionalmente, para explorar si el número de colonias enfermas está relacionada con el grado de exposición al oleaje y el nivel de protección (dentro y fuera del PNNT), se realizaron pruebas de independencia (tablas de contingencia; X^2).

2.3.4 Análisis de clasificación

Mediante análisis multivariados (clasificación) se exploraron los patrones de distribución espacial de las formaciones arrecifales tanto de las principales categorías del sustrato como de las especies de corales duros. La matriz original para estos análisis se construyó de tal forma que las filas correspondieron a las especies coralinas o categorías principales (corales según formas de crecimiento, grupos funcionales de algas, esponjas según forma de crecimiento, sustrato abiótico) y las columnas correspondieron a las estaciones (promedio de las coberturas de las cuatro bandas en cada estación). Los datos fueron divididos por 100

-para obtener valores entre 0 y 1- y transformados con arcoseno de acuerdo a lo planteado por McCune y Grace (2002) y Zar (1996). Posteriormente se excluyeron los componentes que no alcanzaron el 4% de cobertura al menos en una estación. De esta forma, para este análisis se trabajó con 14 de las 22 categorías del sustrato y 22 de las 33 especies de coral. La matriz de similaridad se obtuvo a partir del coeficiente Bray-Curtis y el dendrograma resultante para la clasificación se construyó usando la técnica ligamiento promedio no ponderado. Empíricamente se ha demostrado que la técnica de ligamiento promedio origina una menor distorsión (mayor coeficiente cofenético) entre la matriz original y el dendrograma final (*cf.* Crisci y López, 1983) y ha demostrado ser apropiada para la delimitación de grupos en sitios con diferente estructura comunitaria (Clarke y Warwick, 1994). Para corroborar y complementar el resultado de la clasificación, se realizó un análisis de ordenación con la técnica de escalamiento multi-dimensional –MDS-. La combinación de ambas técnicas (clasificación y ordenación) proporciona mayor información y minimiza los efectos particulares de cada método (Clarke y Warwick, 2001; Crisci y López, 1983).

2.3.5 *Análisis inverso*

Para determinar cuáles especies coralinas o componentes del sustrato son las responsables del agrupamiento de las estaciones en los análisis de clasificación, se realizó un análisis inverso conforme a la metodología propuesta por Kaandorp (1986). Al interior de cada grupo se promedió la abundancia de las especies/categorías, posteriormente se calculó el porcentaje de cada especie/categoría en los grupos formados con relación al porcentaje total de la especies/categorías y se ordenó de mayor a menor dichos porcentajes por cada grupo, seleccionando como características aquellas que acumularon el mayor porcentaje de cobertura (al menos 70%). Por lo tanto, si no se cumple esta condición se considera una especie o componente ampliamente distribuido entre los grupos de la clasificación. Finalmente se reordenó la tabla de cobertura por grupos siguiendo el esquema del

dendograma del análisis de clasificación y se identificaron especies/categorías cuyos porcentajes sumados en cada grupo contribuyen con valores superiores al 70% y 90%.

2.3.6 Relación entre la estructura y variables ambientales

Con el fin de explorar posibles explicaciones a los esquemas espaciales encontrados, se graficó conjuntamente la información de variables ambientales y el MDS, de acuerdo con el método propuesto por Field *et al.* (1982). Las variables se superpusieron sobre el gráfico resultante de MDS, en donde cada estación tuvo un símbolo proporcional al valor de la variable, de este modo se pudieron apreciar visualmente posibles correlaciones. Las variables ambientales consideradas fueron: 1-Distancia a centros urbanos, 2- Distancia a ríos principales (río Gaira y río Manzanares), 3-Intensidad de actividades humanas (promedio de los valores de las actividades de pesca, tráfico de lanchas, buceo y sedimentos), 4-Grado de exposición al oleaje y 5-Influencia de las aguas continentales (teniendo en cuenta ríos y quebradas). Se utilizaron los valores numéricos para las dos primeras, mientras que para las tres últimas se obtuvieron valores en una escala jerárquica elaborada a partir de las observaciones de campo y revisión de información secundaria. Por ejemplo, la intensidad de las actividades humanas puede variar entre 0 (=nula intensidad) hasta 5 (=alta intensidad). Una vez realizado esto, a cada estación se le adjudicó el valor respectivo de cada variable. Para complementar esta técnica se utilizó el método BIOENV con el rango de Spearman (Clarke y Warwick, 2001). Previo a este análisis se realizó una correlación entre las variables ambientales para determinar si existía una alta correlación ($> 0,9$), en caso de que así fuera se eliminó una de las variables del análisis (para este caso, distancia a centros urbanos). De este modo, cada uno de los análisis de correlación contó con 20 parejas de datos (una pareja por estación). Además se construyó un gráfico X-Y entre todas las variables (draftsman plot) para determinar si alguna de ellas presentaba un sesgo y requería de alguna transformación.

2.3.7 Comparación del estado de las formaciones coralinas a nivel nacional, regional y global

Con el fin de determinar el estado actual de las formaciones coralinas del área de Santa Marta a nivel regional, nacional y global se contrastaron los resultados generales de la cobertura de las principales categorías (corales, algas, sustrato muerto) y de prevalencia de enfermedades con la información secundaria disponible comparable.

3 RESULTADOS

3.1 Caracterización de las formaciones coralinas del área de Santa Marta

3.1.1 Composición y cobertura de las principales categorías del sustrato y especies de corales duros

El promedio de todas las estaciones indicó para el área de Santa Marta que más de la mitad del sustrato ($59,1\% \pm 3,0$) está cubierto por el componente algal, seguido por los corales duros ($29,5\% \pm 3,5$) y el sustrato abiótico ($9,0\% \pm 1,5$). Por su parte, las coberturas de los corales blandos, cianofíceas y de otros organismos fueron las más bajas, cada una con valores menores al 1% (Figura 6). Al discriminar la información de las categorías de los componentes bentónicos de mayor abundancia, se encontró que el césped de algas alcanzó el mayor valor de cobertura del sustrato con un $50,9\% \pm 3,1$, seguido por las algas incrustantes, algas frondosas y calcáreas, con $4,0\% \pm 2,0$, $3,7\% \pm 2,0$ y $0,5\% \pm 0,2$ respectivamente (Anexo B). Con relación a los corales, las especies de mayor cobertura en el área fueron en su orden: *Colpophyllia natans* ($7,5\% \pm 2,7$), *Diploria strigosa* ($6,7\% \pm 2,1$), *Acropora palmata* ($4,0\% \pm 2,8$) y *Montastraea cavernosa* ($3,8\% \pm 1,0$); las especies restantes presentaron valores inferiores al 2% (Anexo B). Para el sustrato abiótico la arena ($8,7\% \pm 1,5$) obtuvo el mayor porcentaje, mientras los demás componentes que alcanzaron porcentajes de cobertura menores al 1%.

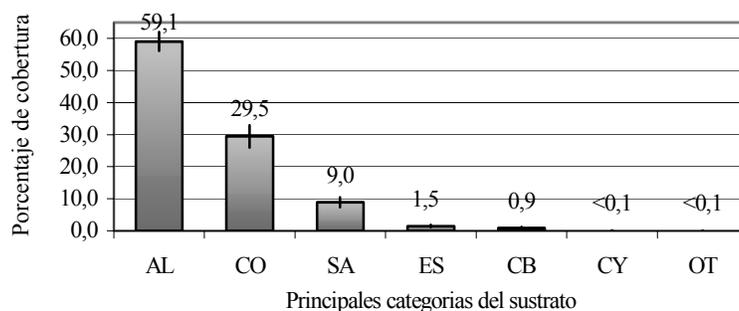


Figura 6. Promedio y error estándar de la cobertura de las principales categorías del sustrato en el área de Santa Marta. Para el cálculo se incluyeron todas las estaciones evaluadas n=20. AL = algas, CO = corales duros, SA = sustrato abiótico, ES = esponjas, CB = corales blandos, CY = cianofíceas y OT = otros organismos sésiles.

Al comparar entre estaciones (Tabla 3), se observa que la cobertura algal varió ampliamente entre las estaciones entre un $30,6\% \pm 11,0$ (estación AG-E) y $78,3\% \pm 3,0$ (estación PV-P). Por su parte, los valores de cobertura coralina fluctuaron notoriamente entre $4,0\% \pm 0,9$ (estación PB-P) y $62,0\% \pm 7,2$ (estación BG-Ea). La cobertura del sustrato abiótico alcanzó un valor mínimo de $0,6\% \pm 0,2$ (estación BN-P) y uno máximo de $25,0\% \pm 9,7$ (estación CA-P) y los porcentajes de cobertura de esponjas variaron entre $0,01\% \pm 0,003$ (estación CH-E) y $4,8\% \pm 0,5$ (estación PB-P).

Por otro lado, se registraron 33 especies coralinas agrupadas en 10 familias, siendo Faviidae la más numerosa con 10 especies, seguida por las familias Agariciidae y Mussidae con cuatro especies, Milleporidae y Poritidae con tres especies, Astrocoeniidae, Meandrinidae y Pocilloporidae con dos especies y las familias Acroporidae, Caryophylliidae y Siderastreidae con una sola especie. La riqueza de especies de corales presentes en el área de Santa Marta varió entre las 20 estaciones; por ejemplo en Chengue no expuesto (CH-P) y bahía Cinto expuesto (BC-E) se registró el mayor número de especies coralinas, cada una con 23 y la estación bahía Gayraca expuesta *b* (BG-Eb) – caracterizada por presentar una alta cobertura de *A. palmata*- obtuvo el menor valor con 10 especies (Anexo A).

En relación con las especies de coral que alcanzaron altos valores de cobertura, *C. natans* estuvo mayormente representada en Neguange (estación BN-P) con $48,1\% \pm 5,6$ y playa Blanca (BL-P) con $23,6\% \pm 5,5$, *D. strigosa* obtuvo los mayores valores en Isla Aguja (AG-E) y Gayraca (estación BG-Ea) con $35,8\% \pm 8,5$ y $30,2\% \pm 8,9$ respectivamente, y *M. cavernosa* registró su mayor cobertura en BG-Ea con $19,5\% \pm 1,2$ (Anexo B).

3.1.2 Complejidad del sustrato

En promedio para el área de Santa Marta la complejidad del sustrato fue de $1,8 \pm 0,03$. La estación que presentó el mayor índice de rugosidad fue BG-Eb con $2,2 \pm 0,08$ a diferencia de CA-P que alcanzó el valor más bajo con $1,6 \pm 0,04$ (Figura 7).

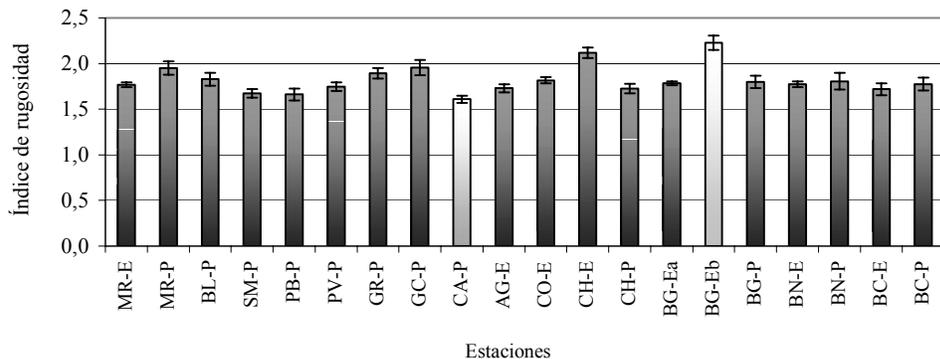


Figura 7. Índice de rugosidad promedio (n=5) y error estándar por estación en el área de Santa Marta MR-E = Morro Rodadero expuesto. BL-P = playa Blanca. SM-P= Morro Santa Marta. PB-P = punta Betín. PV-P = punta Venado. GR-P = Granate. GC-P = Granate Cantil. CA-P = Calichán. AG-E = Aguja expuesto. CO-E = bahía Concha expuesto. CH-E = Chengue expuesto. CH-P = Chengue protegido. BG-Ea = bahía Gayraca expuesto a. BG-Eb = bahía Gayraca expuesto b. BG-P = bahía Gayraca protegido. BN-E = bahía Neguange expuesto. BN-P = bahía Neguange protegido. BC-E = bahía cinto expuesto. BC-P = bahía Cinto protegido. Las barras de color claro indican las estaciones con el menor y mayor valor de índice de rugosidad.

De acuerdo a la prueba de Kruskal-Wallis, existen diferencias entre estaciones en términos de la complejidad arrecifal ($p < 0,05$), siendo las estaciones CH-E y BG-Eb significativamente diferentes a las demás (test de Student-Newman-Keuls de comparaciones múltiples).

Tabla 3. Cobertura (promedio de las cuatro bandas) y (error estándar) por estación de las categorías principales del sustrato en le área de Santa Marta. *MR-P* = Morro Rodadero protegido. *MR-E* = Morro Rodadero expuesto. *BL-P* = playa Blanca. *SM-P* = Morro Santa Marta. *PB-P* = punta Betín. *PV-P* = punta Venado. *GR-P* = Granate. *GC-P* = Granate Cantil. *CA-P* = Calichán. *AG-E* = Aguja expuesto. *CO-E* = bahía Concha expuesto. *CH-E* = Chengue expuesto. *CH-P* = Chengue protegido. *BG-Ea* = bahía Gayraca expuesto a. *BG-Eb* = bahía Gayraca expuesto b. *BG-P* = bahía Gayraca protegido. *BN-E* = bahía Neguange expuesto. *BN-P* = bahía Neguange protegido. *BC-E* = bahía cinto expuesto. *BC-P* = bahía Cinto protegido. Con respecto a las categorías generales CBLANDOS = corales blandos. CYAN = cianofíceas. OTROS = Otros organismos sésiles. SABIOT = sustrato abiótico. Los valores en negrilla representan los porcentajes más altos.

<i>CAT.GRAL</i>	<i>MR-P</i>	<i>MR-E</i>	<i>BL-P</i>	<i>MS-P</i>	<i>PB-P</i>	<i>PV-P</i>	<i>GR-P</i>	<i>GC-P</i>	<i>CA-P</i>	<i>AG-E</i>	<i>CO-E</i>	<i>CH-E</i>	<i>CH-P</i>	<i>BG-Ea</i>	<i>BG-Eb</i>	<i>BG-P</i>	<i>BN-E</i>	<i>BN-P</i>	<i>BC-E</i>	<i>BC-P</i>
ALGAS	65,9 (5,6)	77,4 (4,8)	56,3 (6,1)	55,3 (6,9)	76,6 (7,2)	78,3 (3,0)	60,2 (3,5)	67,2 (6,8)	61,3 (11,0)	30,6 (6,8)	58,9 (10,1)	44,3 (9,7)	52,5 (7,8)	32,4 (5,0)	61,3 (1,3)	62,9 (5,3)	65,6 (4,7)	44,0 (6,6)	67,4 (6,7)	63,6 (6,7)
CBLANDOS	0,2 (0,2)	3,1 (3,1)	0,7 (0,4)	5,1 (0,5)	0,6 (0,4)	2,1 (0,2)	0,3 (0,2)	0,1 (0,1)	0,11 (0,04)	1,7 (0,7)	1,7 (0,5)	0,1 (0,1)	0,1 (0,04)	0,06 (0,03)	0,6 (0,2)	0,3 (0,1)	0,07 (0,02)	0,03 (0,02)	0,6 (0,2)	0,2 (0,1)
CORAL	21,6 (2,7)	15,4 (3,0)	27,5 (6,8)	10,7 (4,0)	4,0 (0,9)	11,4 (0,5)	31,8 (3,0)	26,9 (3,5)	11,5 (4,7)	47,1 (5,1)	32,0 (3,3)	53,2 (11,6)	37,7 (10,3)	62,0 (7,2)	33,4 (3,7)	31,6 (2,5)	25,0 (3,3)	55,3 (4,5)	24,4 (1,3)	27,1 (5,7)
CYAN	0	0	0,04 (0,03)	0,02 (0,01)	0,04 (0,02)	0,08 (0,03)	0,003 (0,003)	0,1 (0,1)	0,2 (0,2)	0,02 (0,01)	0,01 (0,01)	0	0,1 (0,1)	0,1 (0,1)	0,001 (0,001)	0,02 (0,02)	0,04 (0,03)	0	0,01 (0,01)	0
ESPONJAS	2,4 (1,0)	3,1 (1,7)	4,3 (3,1)	4,4 (1,5)	4,8 (0,5)	1,2 (0,3)	1,0 (0,4)	0,9 (0,2)	1,8 (0,4)	1,3 (0,2)	1,1 (0,6)	0,003 (0,003)	0,06 (0,02)	0,4 (0,1)	0,1 (0,1)	0,6 (0,2)	1,1 (0,4)	0,10 (0,04)	1,1 (0,5)	0,1 (0,1)
OTROS	0,08 (0,04)	0,1 (0,1)	0,01 (0,01)	0,1 (0,1)	0,08 (0,05)	0	0,003 (0,003)	0	0,01 (0,01)	0,2 (0,1)	0,1 (0,1)	0,01 (0,01)	0,2 (0,1)	0	0,005 (0,004)	0	0,07 (0,05)	0,004 (0,004)	0,04 (0,01)	0
SABIOT	9,8 (5,5)	0,9 (0,8)	11,1 (4,8)	24,5 (6,4)	14,0 (7,9)	7,0 (3,2)	6,7 (2,0)	4,8 (0,3)	25,0 (9,7)	19,1 (8,0)	6,2 (3,9)	2,4 (2,4)	9,4 (5,1)	5,1 (2,2)	4,6 (3,8)	4,6 (3,6)	8,1 (4,0)	0,6 (0,2)	6,5 (5,4)	9,0 (3,3)

3.1.3 Prevalencia de enfermedades y blanqueamiento

Se muestrearon 10725 colonias de corales duros y el mayor valor de prevalencia se registró (promedio de todas las estaciones) para las colonias sanas con un 96,6% -10502 colonias- (Figura 8). La prevalencia de enfermedades coralinas no superó el 4% -190 colonias- y el blanqueamiento obtuvo un porcentaje promedio menor al 1% -33 colonias- (Figura 8).

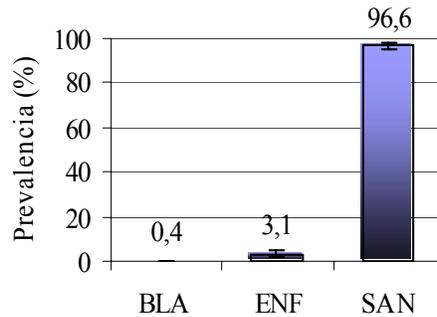


Figura 8. Promedio y error estándar (n=20) de prevalencia de corales duros sanos (SAN), enfermos (ENF) y con blanqueamiento (BLA) presentes en el área de Santa Marta.

De las 20 estaciones evaluadas, dos presentaron la totalidad de colonias sanas (AG-E y CH-P). La prevalencia de las enfermedades coralinas en general varió entre 25,0% \pm 6,8 (en CH-E) y 0,1% \pm 0,1 (en CO-E y BG-Ea) y el porcentaje de blanqueamiento registró una baja variación entre 1,6% \pm 1,0 (en MR-P) y 0,1% \pm 0,1 (en BG-Ea), tal como indica la Tabla 4. Se encontró que la prevalencia de las enfermedades es significativamente diferente ($p < 0,05$; Kruskal-Wallis) entre estaciones, principalmente en CH-E y BG-Eb según el test de Student-Newman-Keuls de comparaciones múltiples, mientras que la del blanqueamiento no mostró diferencias significativas ($p > 0,05$; de Kruskal-Wallis). Las tablas de contingencia mediante el estadístico X^2 indicaron que las condiciones evaluadas (colonias sanas y enfermas) mostraron dependencia en las estaciones ubicadas dentro del PNNT y las que son expuestas al oleaje (cada una con $gl = 1$; $p < 0,01$ de corrección de Yates).

La prevalencia promedio general (n=20) por enfermedades coralinas para los corales duros del área de Santa Marta se muestra en la Tabla 5. Se identificaron la banda negra (BN),

banda blanca (BB), banda amarilla (BA), plaga blanca (PB), lunares oscuros (ELO) y serratisis o *White pox* (WPx), de las cuales WPx, PB y ELO fueron las enfermedades con mayor prevalencia en el área con $1,9\% \pm 1,4$, $0,9\% \pm 0,6$ y $0,3\% \pm 0,1$ respectivamente. Los síndromes restantes obtuvieron porcentajes inferiores al 0,1%.

Las enfermedades coralinas estuvieron presentes –al menos una de ellas- en la mayoría de las estaciones (15), excepto en SM-P, PB-P, PV-P, AG-E y CH-P. La prevalencia de PB entre las estaciones obtuvo un máximo de $5,2\% \pm 2,4$ (en BN-P) y un mínimo de $0,1\% \pm 0,1$ (en CH-E y BG-Ea) (Tabla 5). Por su lado, la prevalencia de ELO varió levemente entre $1,6\% \pm 1,6$ (en BL-P y BG-Eb) y $0,2\% \pm 0,2$ (CA-P, BG-P y BC-P). La enfermedad WPx alcanzó la mayor prevalencia en CH-E ($24,9\% \pm 6,9$) y la menor en BG-Eb ($12,2\% \pm 2,5$). La BA se presentó únicamente en CO-E ($0,1\% \pm 0,1$), al igual que la BB en BG-Eb y BN en BN-P con porcentajes que no superan el 1% de prevalencia (Tabla 5).

En relación con las especies de corales duros, se encontraron 11 especies afectadas al menos por una enfermedad (Tabla 6). Los promedios generales de prevalencia (n=20) indicaron que *Acropora palmata* y *Colpophyllia natans* fueron los corales más afectados por las enfermedades con $1,9\% \pm 1,4$ y $0,6\% \pm 0,3$ respectivamente. El síndrome de PB afectó al mayor número de especies (nueve), mientras que las demás enfermedades afectaron sólo a una (Tabla 6). De esta forma, PB se halló principalmente en *C. natans* con un $0,6\% \pm 0,6$; WPx y BB afectaron únicamente al coral *A. palmata* con porcentajes menores al 2%; ELO se observó exclusivamente en *Siderastrea siderea* con una prevalencia del $0,3\% \pm 0,1$ y BN afectó a *Stephanocoenia intersepta* con una prevalencia menor al 0,1% al igual que BA en *Montastraea faveolata* (Tabla 6).

De acuerdo a la Tabla 6, PB fue el síndrome que afectó a un mayor número de especies, principalmente a *C. natans* en BN-P ($4,4\% \pm 1,7$) y MR-P ($4,1\% \pm 2,4$).

Tabla 4. Valores de prevalencia promedio (n=4) y (error estándar) por estación de las colonias con blanqueamiento y enfermas en el área de Santa Marta. *MR-E* = Morro Rodadero expuesto. *BL-P* = playa Blanca. *SM-P*= Morro Santa Marta. *PB-P* = punta Betín. *PV-P* = punta Venado. *GR-P* = Granate. *GC-P* = Granate Cantil. *CA-P* = Calichán. *AG-E* = Aguja expuesto. *CO-E* = bahía Concha expuesto. *CH-E* = Chengue expuesto. *CH-P* = Chengue protegido. *BG-Ea* = bahía Gayraca expuesto a. *BG-Eb* = bahía Gayraca expuesto b. *BG-P* = bahía Gayraca protegido. *BN-E* = bahía Neguange expuesto. *BN-P* = bahía Neguange protegido. *BC-E* = bahía cinto expuesto. *BC-P* = bahía Cinto protegido.

Condición	MR- P	MR- E	BL- P	SM- P	PB- P	PV- P	GR- P	GC- P	CA- P	AG- E	CO- E	CH- E	CH- P	BG- Ea	BG- Eb	BG- P	BN- E	BN- P	BC- E	BC- P
Blanqueamiento	1,6 (1,0)	0	0	0,4 (0,4)	0,3 (0,3)	0,3 (0,3)	0,6 (0,3)	0,5 (0,3)	0,2 (0,2)	0	0,2 (0,2)	0	0	0,1 (0,1)	1,5 (0,1)	0	0,9 (0,6)	0	0,7 (0,5)	0
Enfermas	5,0 (3,3)	0,8 (0,8)	4,1 (1,7)	0	0	0	0,8 (0,5)	1,2 (0,7)	0,9 (0,3)	0	0,1 (0,1)	25,0 (6,8)	0	0,1 (0,1)	15,1 (4,2)	0,2 (0,2)	1,1 (0,3)	5,9 (2,5)	0,6 (0,4)	0,4 (0,4)

Tabla 5. Porcentajes de prevalencia general promedio (n=20), error estándar (Sx) y porcentajes de prevalencia (n=4) (error estándar, n=4) por estación de las enfermedades coralinas en el área de Santa Marta. *MR-E* = Morro Rodadero expuesto. *BL-P* = playa Blanca. *SM-P*= Morro Santa Marta. *PB-P* = punta Betín. *PV-P* = punta Venado. *GR-P* = Granate. *GC-P* = Granate Cantil. *CA-P* = Calichán. *AG-E* = Aguja expuesto. *CO-E* = bahía Concha expuesto. *CH-E* = Chengue expuesto. *CH-P* = Chengue protegido. *BG-Ea* = bahía Gayraca expuesto a. *BG-Eb* = bahía Gayraca expuesto b. *BG-P* = bahía Gayraca protegido. *BN-E* = bahía Neguange expuesto. *BN-P* = bahía Neguange protegido. *BC-E* = bahía cinto expuesto. *BC-P* = bahía Cinto protegido. Con respecto a las enfermedades, BA = banda amarilla. BB = banda blanca. BN = banda negra. ELO = enfermedad de lunares oscuros. PB = plaga blanca. WPx = serratisis (*White pox*). Los valores en negrilla representan los porcentajes más altos.

Enfermedad	MR-P	MR-E	BL-P	SM-P	PB-P	PV-P	GR-P	GC-P	CA-P	AG-E	CO-E	CH-E	CH-P	BG-Ea	BG-Eb	BG-P	BN-E	BN-P	BC-E	BC-P	Prom	Sx
BA										0,1 (0,1)											0,01	0,01
BB															0,9 (0,6)						0,1	0,1
BN																		0,7 (0,7)			0,04	0,04
ELO			1,6 (1,6)					0,3 (0,3)	0,2 (0,2)						1,6 (1,6)	0,2 (0,2)	0,5 (0,2)		0,6 (0,4)	0,2 (0,2)	0,3	0,1
PB	5,0 (3,3)	0,8 (0,8)	2,5 (1,9)				0,8 (0,5)	0,9 (0,5)	0,7 (0,3)						0,3 (0,3)	0,1 (0,1)		0,6 (0,3)	5,2 (2,4)	0,2 (0,2)	0,9	0,4
WPx																					1,9	1,4

Tabla 6. Porcentajes de prevalencia promedio (n=20), error estándar (Sx) y porcentajes de prevalencia (n=4) por estación de las enfermedades coralinas y blanqueamiento por especie de coral en el área de Santa Marta. *MR-E* = Morro Rodadero expuesto. *BL-P* = playa Blanca. *SM-P* = Morro Santa Marta. *PB-P* = punta Betín. *PV-P* = punta Venado. *GR-P* = Granate. *GC-P* = Granate Cantil. *CA-P* = Calichán. *AG-E* = Aguja expuesto. *CO-E* = bahía Concha expuesto. *CH-E* = Chengue expuesto. *CH-P* = Chengue protegido. *BG-Ea* = bahía Gayraca expuesto a. *BG-Eb* = bahía Gayraca expuesto b. *BG-P* = bahía Gayraca protegido. *BN-E* = bahía Neguange expuesto. *BN-P* = bahía Neguange protegido. *BC-E* = bahía cinto expuesto. *BC-P* = bahía Cinto protegido. BLA = blanqueamiento. Con respecto a las enfermedades, BA = banda amarilla. BB = banda blanca. BN = banda negra. ELO = enfermedad de lunares oscuros. PB = plaga blanca. WPx = serratisosis (*White pox*). Las abreviaturas de las especies de coral están compuestas por la primera letra del género y por las tres primeras letras de la especie. Los valores en negrilla representan los porcentajes más altos.

Especie	Condición	MR-P	MR-E	BL-P	SM-P	PB-P	PV-P	GR-P	GC-P	CA-P	AG-E	CO-E	CH-E	CH-P	BG-Ea	BG-Eb	BG-P	BN-E	BN-P	BC-E	BC-P	Prom	Sx
AAGA	BLA						0,3															0,01	0,01
APAL	BB															0,9						0,1	0,1
	WPx												24,9			12,2						1,9	1,4
ATEN	PB																		0,8			0,04	0,04
CNAT	PB	4,1		2,5				0,3											4,4			0,6	0,3
	BLA	0,9																				0,046	0,002
DSTO	BLA					0,3																0,01	0,01
DSTR	PB								0,6	0,3			0,1	0	0,1	0,3		0,6				0,1	0,04
	BLA											0,2			0,1							0,01	0,01
LCUC	PB							0,2													0,2	0,02	0,02
MCAV	BLA									0,2												0,01	0,01
MDEC	PB	0,9																				0,1	0,1
MFAV	BA											0,1										0,01	0,01
	PB									0,1												0,01	0,01-
MFRA	PB							0,2	0,3													0,03	0,02
	BLA								0,3													0,02	0,02
PAST	BLA	0,7																				0,03	0,03
SINT	BN																		0,7			0,04	0,04
SMIC	PB				0,4					0,2												0,01	0,01
	BLA																					0,02	0,02
SSID	ELO			1,6					0,3	0,2						1,6	0,2	0,5		0,6	0,2	0,3	0,1
	PB		0,8																			0,04	0,04
	BLA							0,6	0,2							1,5		0,9			0,7	0,2	0,1

3.2 Patrones de distribución espacial

3.2.1 Análisis de clasificación

En términos de composición y cobertura de las principales categorías del sustrato, el análisis de clasificación mostró que la mayoría las estaciones tendieron a agruparse por nivel de protección (dentro y fuera del PNNT), formándose tres grupos principales a un nivel de similaridad del 72%. Los grupos A y C reunieron las estaciones ubicadas dentro del PNNT -alejadas de los centros urbanos-, con algunas excepciones en el grupo C, en el cual se ubicaron estaciones de transición entre Santa Marta y el Parque (sectores de la Aguja, Granate y Punta Venado). Cabe mencionar que la formación del grupo A está en gran parte influenciada por el nivel de exposición al oleaje. El grupo B reunió la mayoría de estaciones que se encuentran en las inmediaciones de la bahía de Santa Marta y el Rodadero, las cuales presentan mayor influencia antrópica (Figura 9).

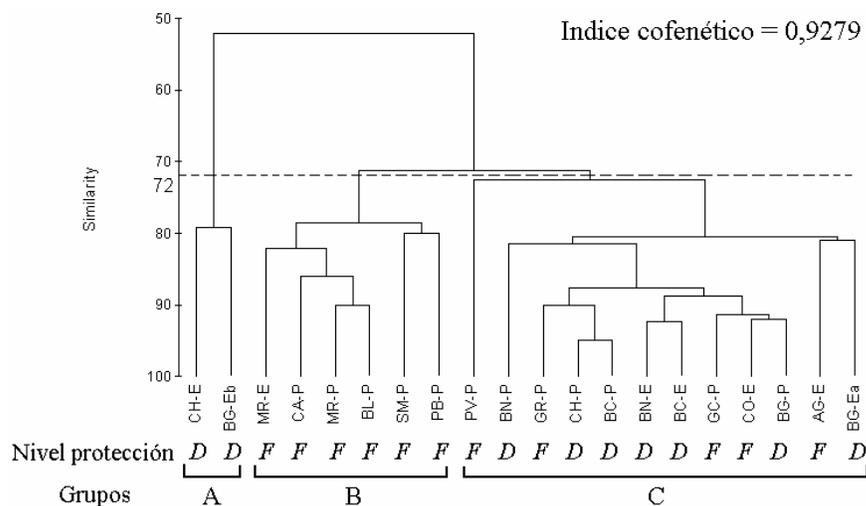


Figura 9. Dendrograma de clasificación mediante el índice de similaridad de Bray-Curtis (y la técnica UPMGA -datos transformados con arcoseno-) de la estructura de las formaciones coralinas de las 20 estaciones de muestreo del área de Santa Marta, indicando los grupos de las estaciones (A – C) a un nivel de similaridad del 72%. *MR-P* = Morro Rodadero protegido. *MR-E* = Morro Rodadero expuesto. *BL-P* = playa Blanca. *SM-P* = Morro Santa Marta. *PB-P* = punta Betín. *PV-P* = punta Venado. *GR-P* = Granate. *GC-P* = Granate Cantil. *CA-P* = Calichán. *AG-E* = Aguja expuesto. *CO-E* = bahía Concha expuesto. *CH-E* = Chengue expuesto. *CH-P* = Chengue protegido. *BG-Ea* = bahía Gayraca expuesto a. *BG-Eb* = bahía Gayraca expuesto b. *BG-P* = bahía Gayraca protegido. *BN-E* = bahía Neguange expuesto. *BN-P* = bahía Neguange protegido. *BC-E* = bahía cinto expuesto. *BC-P* = bahía Cinto protegido. La letra *D* corresponde a las estaciones ubicadas dentro del PNNT y *F* las que se encuentran fuera del Parque.

Igualmente, al discriminar por las especies de coral, el análisis de clasificación mostró que la mayoría de estaciones se agruparon de acuerdo al nivel de protección (dentro y fuera del PNNT), formándose cuatro grupos principales a un nivel de similaridad del 55%. Los grupos A y C reunieron las estaciones dentro del Parque –lejos de los centros urbanos-, con algunas excepciones en el grupo C (sectores de la Aguja y Granate). Los grupos B y D agruparon las estaciones ubicadas fuera del Parque y que presentan mayor actividad antrópica, excepto por algunas estaciones dentro del grupo B (Figura 10).

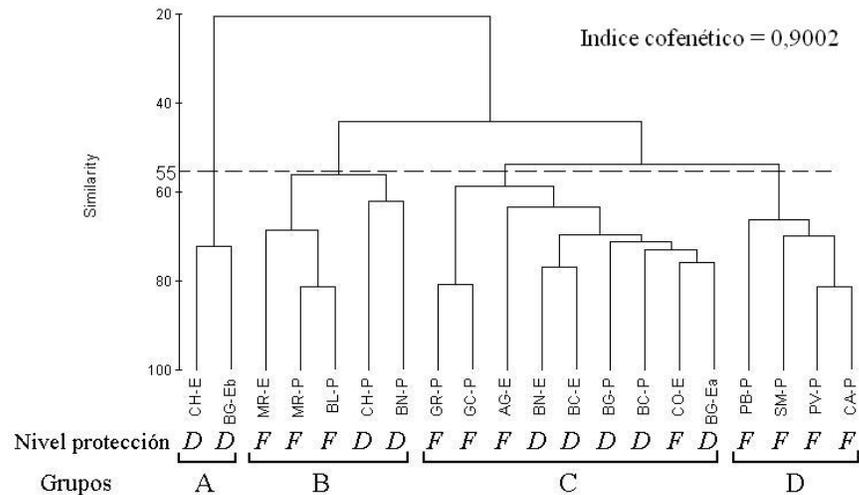


Figura 10. Dendrograma de clasificación mediante el índice de similaridad de Bray-Curtis (y la técnica UPMGA -datos transformados con arcoseno-) de las especies de corales duros de las 20 estaciones de muestreo del área de Santa Marta, indicando los grupos de las estaciones (A – D) a un nivel de similaridad del 55%. *MR-P* = Morro Rodadero protegido. *MR-E* = Morro Rodadero expuesto. *BL-P* = playa Blanca. *SM-P* = Morro Santa Marta. *PB-P* = punta Betín. *PV-P* = punta Venado. *GR-P* = Granate. *GC-P* = Granate Cantil. *CA-P* = Calichán. *AG-E* = Aguja expuesto. *CO-E* = bahía Concha expuesto. *CH-E* = Chengue expuesto. *CH-P* = Chengue protegido. *BG-Ea* = bahía Gayraca expuesto a. *BG-Eb* = bahía Gayraca expuesto b. *BG-P* = bahía Gayraca protegido. *BN-E* = bahía Neguange expuesto. *BN-P* = bahía Neguange protegido. *BC-E* = bahía cinto expuesto. *BC-P* = bahía Cinto protegido. La letra *D* corresponde a las estaciones ubicadas dentro del PNNT y *F* las que se encuentran fuera del Parque

3.3 Análisis inverso

Categorías del sustrato. Se observó que dentro de los grupos no existen categorías exclusivas y que una tercera parte de éstas conforman la asociación A-B-C: algas incrustantes, corales foliáceos, césped de algas, arena y gorgonáceos (Tabla 7). Para la asociación B-C el análisis no identificó categorías que unieran a estos grupos. Con relación

a las categorías características (que obtuvieron un porcentaje acumulado mayor al 70%), para el grupo A se identificaron los corales ramificados y algas calcáreas, para el grupo B las esponjas incrustantes, esponjas erectas y gorgonáceos incrustantes, y para el grupo C los corales masivos, *Millepora* spp., cascajo y las algas frondosas.

Especies de coral. El análisis mostró (Tabla 8) que *Madracis mirabilis* y *Diploria clivosa* fueron especies exclusivas de los grupos B y C, respectivamente. Por otro lado, una cuarta parte de los corales conforman la asociación A-B-C-D: *Siderastrea siderea*, *Porites asteroides*, *Agaricia* sp. y *Millepora alcicornis*. Para la asociación A-B la conformó la especie *Agaricia tenuifolia*. Para la asociación B-C-D *Montastraea faveolata*, *M. annularis*, *Dichocoenis stokersi* y *Madracis decactis*. Para la asociación B-C *Agaricia agaricites* y para la asociación D-C *Stephanocoenia intercepta*. Con relación a las categorías características (que obtuvieron un porcentaje acumulado mayor al 70%), para el grupo A se identificaron *Acropora palmata* y *Millepora complanata*, para el grupo B *Colpophyllia natans* y *Stephanocoenia michelinii*, para el grupo C *Diploria labyrinthiformis*, *D. strigosa* *Montastraea franksi*, y *M. cavernosa* y para el grupo D *Meandrina meandrites*.

3.4 Relación entre la estructura y variables ambientales

Se encontró que la influencia de aguas continentales es la variable que parece estar más relacionada con la distribución de las estaciones de muestreo tanto para las categorías del sustrato como para las especies de coral (Figura 11E, Figura 12E). El método de BIOENV corroboró cuantitativamente lo anterior para las categorías del sustrato, ya que la influencia de aguas continentales obtuvo el valor más alto de correlación ($R = 0,37$, Tabla 9) con la matriz de similaridad biológica; la combinación de la actividad antrópica e influencia de aguas continentales obtuvo el segundo valor mayor de correlación ($R = 0,33$). En relación a las especies coralinas, el método BIOENV mostró que la combinación la actividad antrópica e influencia de aguas continentales tuvo la mayor correlación ($R = 0,28$, Tabla 10) con la

matriz biológica, seguido de la influencia de aguas continentales ($R = 0,27$). De acuerdo a lo anterior, la influencia de aguas continentales y la actividad antrópica son las variables que mejor podrían explicar la distribución espacial de las 20 formaciones arrecifales del área de Santa Marta (Tabla 9, Tabla 10).

Tabla 7. Porcentajes de cobertura promedio y error estándar de los principales componentes del sustrato arrecifal, indicando en rectángulos las categorías características de cada uno de los grupos formados en el análisis de clasificación (Figura 9). Dentro de los recuadros se encuentran subrayadas las categorías características de los grupos A, B y C, las cuales acumulan porcentajes de cobertura superior al 70%. Entre paréntesis se indican las categorías con una frecuencia de ocurrencia mayor al 70%. * =indica las categorías cuyos porcentajes acumulados alcanzan valores iguales o superiores al 70%. ** = categorías que contribuyen con un porcentaje mayor al 90%.

<i>CATEGORIAS</i>	<i>Grupo A</i>	<i>Grupo B</i>	<i>Grupo C</i>
<i>Número de estaciones</i>	<i>n = 2</i>	<i>n = 6</i>	<i>n = 12</i>
Césped de algas	(40,2 ± 12,8)	(61,8 ± 4,1)**	(47,7 ± 3,9)**
Corales foliáceos	(0,3 ± 0,2)	(0,3 ± 0,1)**	(0,4 ± 0,1)**
Algas incrustantes	(9,3 ± 3,6)*	(2,3 ± 0,1)	(4,2 ± 0,7)*
Arena	(3,3 ± 0,9)	(14,1 ± 3,8)**	(6,9 ± 1,1)**
Gorgonáceos	0,01 ± 0,01	0,8 ± 0,8**	(0,4 ± 0,2)**
Corales masivos	(2,3 ± 0,4)	(14,7 ± 3,5)	(32,8 ± 4,0)*
Cascajo	0,2 ± 0,2	0,1 ± 0,1	0,3 ± 0,2*
Algas frondosas	-	1,4 ± 0,9	(5,5 ± 3,3)*
<i>Millepora</i> spp.	(1,6 ± 1,5)	0,1 ± 0,1	(1,0 ± 0,3)*
Esponjas incrustantes	(0,05 ± 0,04)	(2,4 ± 0,4)*	(0,5 ± 0,1)
Esponjas erectas	-	(1,1 ± 0,3)*	(0,2 ± 0,1)
Gorgonáceos incrustantes	0,01 ± 0,01	(0,8 ± 0,5)*	0,1 ± 0,1
Algas calcáreas	(3,3 ± 0,6)*	0,010 ± 0,004	(0,2 ± 0,1)
Corales ramificados	(39,1 ± 11,1)**	0,01 ± 0,01	(0,1 ± 0,1)

Tabla 8. Porcentajes de cobertura promedio y error estándar de las especies coralinas, indicando en rectángulos las especies características de cada uno de los grupos formados en el análisis de clasificación (Figura 10). Dentro de los recuadros se encuentran subrayadas las especies características de los grupos A, B, C y D, las cuales acumulan porcentajes de cobertura superior al 70%. Entre paréntesis se indican las especies con una frecuencia de ocurrencia mayor al 70%. * =indica las especies cuyos porcentajes acumulados alcanzan valores iguales o superiores al 70%. ** = especies que contribuyen con un porcentaje mayor al 90%. Por ejemplo, la suma del porcentaje acumulado de *S. siderea* en los grupos A y C es superior al 70%, si se le suma el porcentaje del grupo D acumulan un valor mayor al 90%.

ESPECIES DE CORAL	Grupo A	Grupo B	Grupo C	Grupo D
Número de estaciones	n = 2	n = 5	n = 9	n = 4
<i>Siderastrea siderea</i>	(1,1 ± 0,3)*	(0,3 ± 0,1)	(1,4 ± 0,6)*	(0,3 ± 0,1)**
<i>Porites astreoides</i>	(0,2 ± 0,2)	(0,2 ± 0,1)*	(0,7 ± 0,1)	(0,3 ± 0,1)*
<i>Agaricia</i> sp.	(0,03 ± 0,01)	(0,2 ± 0,1)*	(0,08 ± 0,02)**	(0,3 ± 0,1)*
<i>Millepora alcicornis</i>	0,01 ± 0,01	0,1 ± 0,1**	(0,6 ± 0,2)*	(0,2 ± 0,1)*
<i>Agaricia tenuifolia</i>	(0,2 ± 0,2)	0,3 ± 0,2	-	-
<i>Montastraea faveolata</i>	-	2,6 ± 2,0**	(1,7 ± 0,7)**	0,1 ± 0,1
<i>Montastraea annularis</i>	-	0,2 ± 0,2**	(0,2 ± 0,1)**	0,02 ± 0,02
<i>Dichocoenia stokersi</i>	-	0,04 ± 0,03*	0,03 ± 0,01	(0,05 ± 0,03)*
<i>Madracis decactis</i>	-	(0,11 ± 0,03)	0,2 ± 0,1*	(0,14 ± 0,03)*
<i>Agaricia agaricites</i>	-	0,1 ± 0,1	0,06 ± 0,03	-
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	-	-	0,2 ± 0,1	(0,08 ± 0,02)
<i>Meandrina meandrites</i>	-	0,09 ± 0,04	0,5 ± 0,1	(1,9 ± 1,1)*
<i>Diploria clivosa</i>	-	-	0,1 ± 0,1	-
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	-	0,1 ± 0,1	(1,8 ± 0,8)**	0,04 ± 0,02
<i>Diploria strigosa</i>	0,9 ± 0,5	1,2 ± 0,5	(12,5 ± 4,0)*	9,9 ± 1,1
<i>Montastraea franksi</i>	-	0,3 ± 0,2	(3,3 ± 2,0)*	0,3 ± 0,3
<i>Montastraea cavernosa</i>	0,004 ± 0,004	0,9 ± 0,2	(6,9 ± 1,8)*	2,2 ± 0,3
<i>Madracis mirabilis</i>	-	0,1 ± 0,1	-	-
<i>Colpophyllia natans</i>	0,1 ± 0,1	(24,1 ± 6,3)*	3,2 ± 0,8	0,2 ± 0,2
<i>Stephanocoenia michelinii</i>	-	(0,3 ± 0,2)*	0,04 ± 0,01	0,05 ± 0,01
<i>Millepora complanata</i>	(1,6 ± 1,5)*	0,2 ± 0,1	0,5 ± 0,3	0,02 ± 0,02
<i>Acropora palmata</i>	(39,1 ± 11,1)**	-	0,1 ± 0,1	-

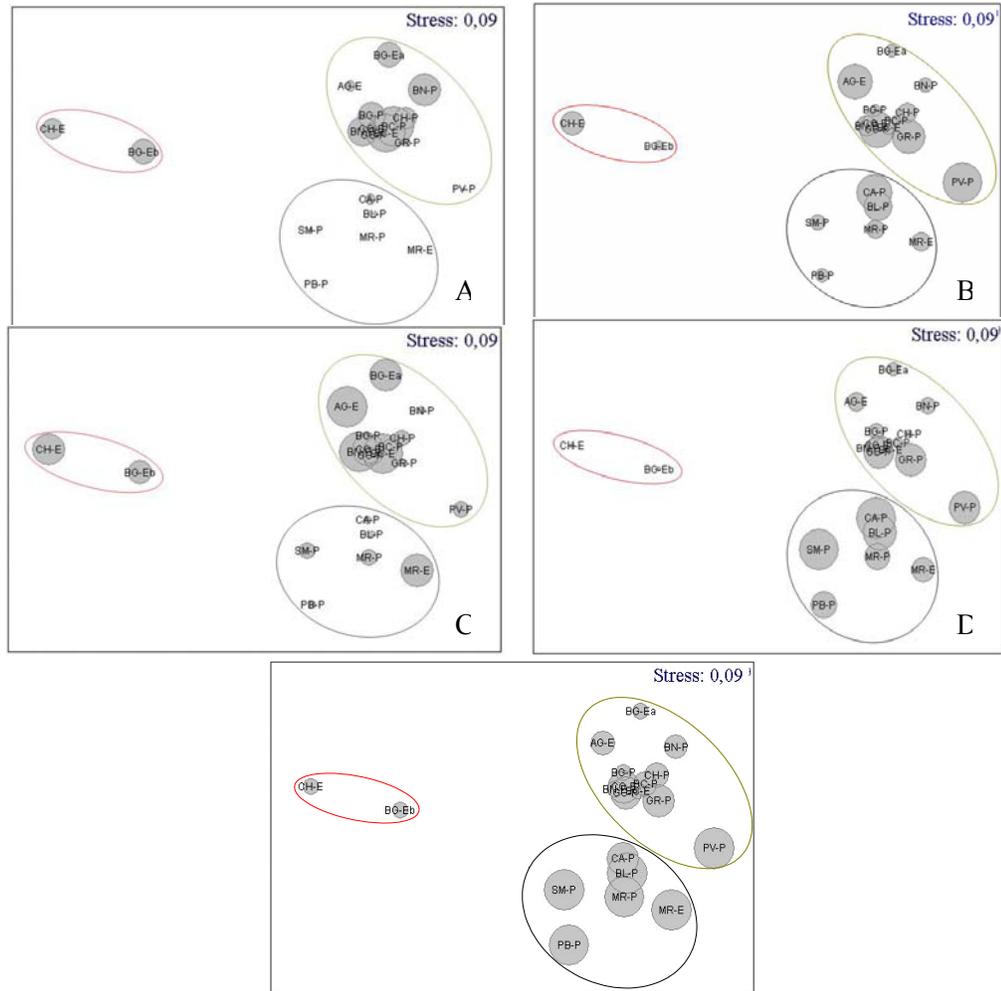


Figura 11. Análisis de ordenación con la técnica de escalamiento multi-dimensional –MDS- (datos transformados con arseno) que relaciona la distribución espacial de las categorías del sustrato en las 20 estaciones de muestreo con las variables ambientales: A-Distancia a centros urbanos. B-Distancia a ríos. C-Exposición al oleaje. D-Actividad antrópica. E-Influencia de aguas continentales. Los círculos indican los grupos de estaciones: Grupo A = Rojo. Grupo B = Verde. Grupo C = Negro.

Tabla 9. Resultados del método BIOENV mostrando a través de los valores de correlación de Spearman la relación entre las variables ambientales (empleando como medida de similitud la distancia euclidiana normalizada) y la distribución espacial de las 20 estaciones de muestreo (datos transformados con arseno). 1-Distancia a ríos. 2-Exposición al oleaje. 3-Actividad antrópica. 4-Influencia de aguas continentales.

<i>Variable ambiental</i>	<i>Correlación</i>
4	0,373
3, 4	0,334
1, 3, 4	0,262
2, 3, 4	0,252
3	0,248
1, 4	0,234
2, 4	0,212

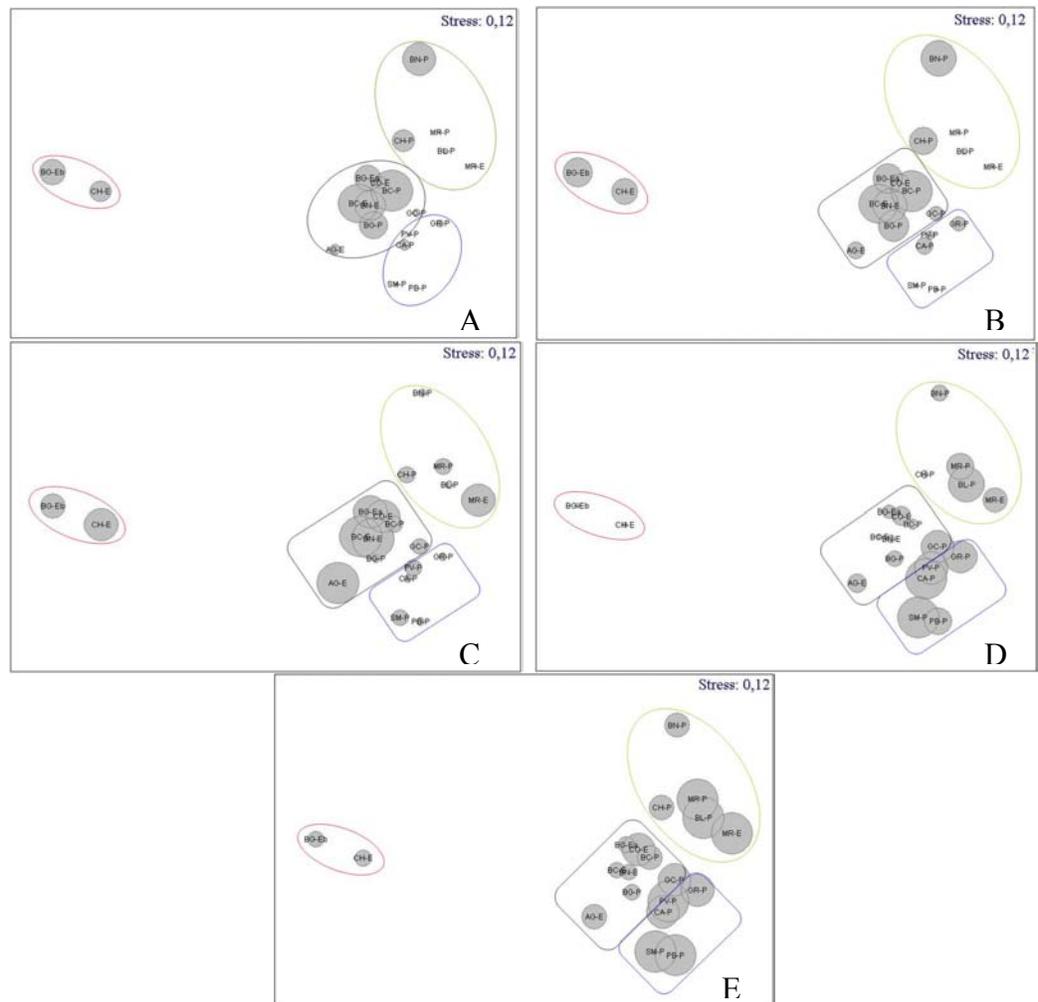


Figura 12. Análisis de ordenación con la técnica de escalamiento multi-dimensional –MDS- (datos transformados con arseno) que relaciona la distribución espacial de las especies coralinas en las 20 estaciones de muestreo con las variables ambientales: A-Distancia a centros urbanos. B-Distancia a ríos. C-Exposición al oleaje. D-Actividad antrópica. E-Influencia de aguas continentales. Los círculos indican los grupos de estaciones: Grupo A = Rojo. Grupo B = Verde. Grupo C = Negro. D = Azul.

Tabla 10. Resultados del método BIOENV mostrando a través de los valores de correlación de Spearman la relación entre las variables ambientales (empleando como medida de similitud la distancia euclidiana normalizada) y la distribución espacial de las especies coralinas en las 20 estaciones de muestreo (datos transformados con arseno). 1- Distancia a ríos. 2-Exposición al oleaje. 3-Actividad antrópica. 4-Influencia de aguas continentales.

<i>Variable ambiental</i>	<i>Correlación</i>
3, 4	0,275
4	0,270
1, 3, 4	0,265
2, 3, 4	0,254
1, 2, 3, 4	0,253
1, 3	0,238
3	0,226

4 DISCUSIÓN

4.1 *Caracterización de las formaciones coralinas del área de Santa Marta*

4.1.1 *Composición y cobertura de las principales categorías del sustrato y especies de corales duros*

Los arrecifes de coral oceánicos y continentales del Caribe colombiano se encuentran amenazados debido a que son frecuentemente sometidos a perturbaciones naturales y antropogénicas (Garzón-Ferreira, 1997; Díaz *et al.*, 2000a). En las tres últimas décadas, las formaciones coralinas de Santa Marta han sufrido modificaciones estructurales (Garzón-Ferreira y Díaz, 2003), que trajeron como consecuencia una evidente reducción de la cobertura coralina y el incremento de las algas (Garzón-Ferreira *et al.*, 2004a). Es importante estimar los cambios en la cobertura coralina, ya que se ha reconocido que como uno de los atributos más comunes para describir el estado de un arrecife e identificar el declive de las comunidades coralinas (Birkeland, 1997; Hughes y Tanner, 2000; Linton y Fisher, 2004; Garzón-Ferreira *et al.*, 2005).

De acuerdo a los datos de cobertura obtenidos, las algas y los corales duros son las categorías bentónicas de mayor importancia actualmente en el área de Santa Marta (Figura 6). Este esquema coincide con los resultados de varias evaluaciones realizadas en el mediano y corto plazo (Garzón-Ferreira *et al.*, 2000; Rodríguez-Ramírez y Garzón-Ferreira, 2003; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2005) y sugiere que estos componentes bentónicos son predominantes en el área en los últimos años. No obstante, las algas se mantienen como la categoría más conspicua del sustrato con un promedio (59,1%, Figura 6) dentro del rango documentado por varios autores (entre 46 y 60%; ver Tabla 11). Según esto, no existiría un notable aumento reciente de este componente sobre el sustrato arrecifal, a pesar de que este grupo sésil ha incrementado ligeramente su cobertura en los últimos años en algunas de las

Tabla 11. Lista de algunos valores de porcentajes de cobertura de corales duros y algas registrados para el área de Santa Marta. *STM* = Santa Marta. *PBT* = Punta Betín. *MSM* = Morro Santa Marta. *GRA* = Granate. *AGU* = Isla Aguja. *CHE* = Chengue. *GAY* = Gayraca. CO = Corales. AL = Algas. * = valor promedio de todas las estaciones de muestreo (n=20). ** = A. valores tomados en un intervalo de 1 – 29 m de profundidad. B. valores tomados en un intervalo de 5 – 20 m de profundidad.

Fuente	STM		PBT		MSM		GRA		AGU		CHE		GAY		Promedio	
	CO	AL	CO	AL												
Liddell y Ohlhosrt (1988)	28,0	-													28,0	-
Zea (1993)					30,0	54,1									30,0	54,1
Acosta (1994)			19,0	-	26,0	-	37,0	-			39,5	-	49,4	-	34,2	-
Zea (1994)			20,8	55,3					34,9	56,3			44,7	46,1	33,5	52,6
Díaz <i>et al.</i> (2000a)															37,3	-
Garzón-Ferreira <i>et al.</i> (2000)	13,6	57,8									35,9	47,2			24,8	52,5
Garzón-Ferreira y Díaz (2003)															30,0	50,0-60,0
Garzón-Ferreira y Rodríguez-Ramírez (2003)											34,5	46,6			34,5	46,6
Martínez y Acosta (2005)** ^A			14,3	-	15,3	-	20,2	-					27,0	-	19,2	-
Rodríguez-Ramírez <i>et al.</i> (2005)** ^B	10,1	51,5					34,4	39,5			31,5	44,6	43,5	38,2	29,9	43,5
Este estudio			4,0	76,6	10,7	55,3	31,8	60,2	47,1	30,6	37,7	52,5	62,0	32,4	29,5*	59,1*

bahías del PNNT (Garzón-Ferreira *et al.*, 2000; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2005). De cualquier forma, la dominancia de las algas refleja en parte el deterioro coralino y puede ser clave en los procesos de recuperación de la cobertura de coral, debido a que colonizan rápidamente espacios disponibles originados por mortalidad coralina, son fuertes competidoras de los corales (McCook *et al.*, 2001; Buddemeier *et al.*, 2004a; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2005) e impiden el crecimiento de corales adultos y el asentamiento de nuevos reclutas (Garzón-Ferreira *et al.*, 2000; Rogers y Miller, 2006).

De otra parte, considerando que la presencia de algas se debe interpretar como una consecuencia mas no como una causa de mortalidad coralina (McCook *et al.*, 2001; Mejía-Niño y Garzón-Ferreira, 2003) aquí, es claro que el proceso de deterioro arrecifal del área ha llevado a que el principal componente de la estructura actual en los arrecifes de Santa Marta sean las algas. Sumado a lo anterior y teniendo en cuenta que los factores de estrés coralino presentes en el área de estudio -reducción de herbívoros, contaminación, sedimentación, depredación, pesca con dinamita, enfermedades coralinas (Díaz *et al.*, 2000a)- pueden favorecer el desarrollo algal (Carpenter, 1986; Hollock *et al.*, 1993; McCook, 1999), se presume que la predominancia de las algas se mantenga en el tiempo.

El césped de algas fue el componente más abundante dentro del grupo de las algas tanto en el área del estudio (50,9%, Anexo B; máx = 74,1% y mín = 24,4%) como en el resto del Caribe colombiano, según lo muestran los resultados de varias investigaciones (Zea, 1994; Mejía-Niño y Garzón-Ferreira, 2003; Rodríguez-Ramírez y Garzón-Ferreira, 2003; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2006). Algunos factores que pueden influir en su dominancia son: 1-la reducción de la herbivoría, principalmente por peces y por el erizo *Diadema antillarum*, quienes regulan sus poblaciones en otros arrecifes del Caribe (Morrison, 1988; Hughes, 1994), 2-la presencia de los peces damisela que favorecen su crecimiento (Santodomingo *et al.*, 2001; Ceccarelli *et al.*, 2001; Ceccarelli *et al.*, 2005, Garzón-Ferreira *et al.*, 2005), y 3- las fuentes de sedimentación de origen terrestre que fomentan su desarrollo sobre otros grupos algales (Birkeland, 1977; Nughes y Roberts, 2003; *cf.* Sousa *et al.*, 1981). Aunque con la información tomada no se puede establecer la importancia de

estos factores en el área de estudio, hay que mencionar que los céspedes son indicadores indirectos de mortalidad coralina porque colonizan rápidamente la superficie del coral. Teniendo en cuenta esto, se sugiere que las estaciones PB-P y MR-E han sufrido una mayor pérdida de cobertura y CH-E y BG-Ea una menor. De otro lado, con base en la estrecha relación entre los céspedes y los conceptos de mortalidad usualmente empleados -actual o reciente- (Díaz *et al.*, 1995; Kramer y Lang, 2003), la presencia de céspedes podría reflejar cambios en la estructura de la comunidad, mientras que el proceso de colonización de éstos podría ser un factor determinante de relaciones intra e interespecíficas (competencia, posibilidad de reclutamiento, bioerosión, entre otros) o de estructuración de los arrecifes. Por ejemplo, su predominio influye en el desarrollo coralino al afectar el metabolismo y el crecimiento de corales juveniles (*cf.* Mejía-Niño y Garzón-Ferreira, 2003). Cabe destacar que la categoría de los céspedes de algas fue la más abundante en PB-P (Anexo B), lo cual coincide con los resultados de Mejía-Niño y Garzón-Ferreira (2003), quienes aducen que en la bahía de Santa Marta es de esperarse que predomine esta categoría ya que las condiciones ambientales son poco óptimas para el desarrollo de otros grupos como las macroalgas.

A nivel de estaciones, el componente algal varió ampliamente su cobertura y alcanzó valores más altos en las estaciones cercanas a los centros urbanos como Punta Venado, Punta Betín y Morro Rodadero (PV-P, PB-P y MR-E). En contraste, los valores más bajos se asociaron con estaciones de mayor exposición al oleaje y/o lejanas a centros urbanos como en la Aguja (AG-E), Gayraca (BG-Ea), Neguange (BN-P) y Chengue (CH-E). Aunque en la distribución y abundancia de las algas intervienen diversos factores tales como los niveles de herbivoría (Carpenter, 1986; Steneck, 1988; Hay, 1991; Hughes, 1994), tipo de sustrato (Schnetter, 1981), dinámica del agua (Connor y Adey, 1977; Adey *et al.*, 1977), habilidades competitivas entre algas y corales (McCook *et al.*, 2001), este patrón sugiere que la mayor presencia de algas se relaciona con los arrecifes más vulnerables a las actividades humanas, quizás como consecuencia del detrimento de los corales. En relación con esto, McCook *et al.* (2001) argumentan que el reemplazo de corales por algas indica mortalidad coralina debida a perturbaciones externas.

Por otro lado, se esperaba que las algas frondosas obtuvieran un valor más alto de cobertura, debido a que en época seca –momento en que se realizó el muestreo-, las condiciones oceanográficas –principalmente bajas temperaturas- favorecen el incremento en su cobertura (Bula-Meyer, 1989; Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira, 2002). No obstante, considerando que los muestreos abarcaron un periodo de transición entre la época seca mayor y lluviosa menor (abril-mayo; *cf.* Franco, 2005) y que en el año 2005 los registros de temperatura no fueron los típicos de la época de surgencia porque estuvieron por encima de 26°C (datos SIMAC sin publicar), se presume que las poblaciones de algas frondosas no fueron muestreadas durante sus picos máximos de abundancia, sino cuando ya habían iniciado su proceso de disminución de cobertura. Al respecto, Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira (2002) registraron que las algas frondosas en el área del PNNT varían su abundancia a lo largo del año y son más abundantes en febrero y agosto, pero en abril no exhiben valores altos. También, hay que tener en cuenta que la dinámica de nutrientes afecta el crecimiento de este grupo bentónico, sin embargo de acuerdo con Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira (2002) ha sido poco investigada en el PNNT.

En relación al componente coralino, aunque Garzón-Ferreira y Cano (1991) señalan que las formaciones coralinas del área fueron muy afectadas en los 20 años precedentes a su estudio, al parecer recientemente no ha habido un cambio drástico en la cobertura coralina porque el valor promedio encontrado en este trabajo (29,5%) es similar a los registrados por Díaz *et al.*, (2000a) y Garzón-Ferreira y Díaz (2003) a fines de los años noventa (entre 30,0 -37,3%). De todas formas, hay que tener en cuenta que la presente investigación examinó un mayor número de estaciones (20), tanto cerca como lejos de los centros urbanos, por lo tanto la cobertura promedio estimada en este trabajo puede acercarse más a la realidad. De otra parte, se podría mencionar que las formaciones coralinas del área se encuentran en un continuo proceso de amenaza y que el deterioro se refleja más a nivel de bahías –como se mencionará más adelante- que en el área en general (ver Tabla 11). Evidencia de esto es la tendencia de reducción coralina registrada para algunos arrecifes en varios trabajos (Werding y Sánchez, 1988; Garzón-Ferreira y Cano, 1991; Zea, 1994; Garzón-Ferreira *et al.*, 2000; Martínez y Acosta, 2005) y la variabilidad encontrada en esta investigación

(Tabla 11). Adicionalmente si se considera que el efecto conjunto de tensores naturales y antropogénicos pueden exceder la capacidad de resistencia de las especies coralinas, disminuir su cobertura y diversidad (Birkeland, 1997; Buddemeier *et al.*, 2004a; Burke y Maidens, 2004), es muy probable que la recuperación de los corales y la supervivencia de sus organismos asociados (peces, moluscos, crustáceos, entre otros) se haya visto comprometida en los últimos años en el área de Santa Marta.

El porcentaje de cobertura coralina en las estaciones cercanas a la ciudad de Santa Marta contrasta con las registradas hacia el nororiente en el PNNT (ver Tabla 3), donde en la mayoría de estaciones (desde AG-E hacia el nororiente) se excede la cobertura promedio de 29,5%. Esto coincide con lo descrito por Acosta (1994) y Zea (1994) quienes señalan un gradiente de mejor desarrollo coralino hacia el Tayrona, el cual pudo formarse naturalmente, sin embargo, las actividades humanas alrededor de la ciudad de Santa Marta lo han acentuado (Zea, 1991). En este gradiente se destaca la formación coralina de BG-Ea, la cual tiene la mayor cobertura de coral (62,0%) dentro del área y una de las menores de algas (32,4%). Estos resultados son acordes con los de Garzón-Ferreira y Cano (1991) y Rodríguez-Ramírez *et al.* (2005), quienes catalogan esta formación como una zona saludable y notable por su alta abundancia coralina. Por consiguiente, este lugar debe ser tenido en cuenta para fines de conservación dentro del PNNT. Por su parte, la cobertura coralina en CH-P (37,7%) fue similar a la encontrada por Rodríguez-Ramírez y Garzón-Ferreira (2003) y Rodríguez-Ramírez *et al.* (2005), la cual se ha mantenido alrededor del 30% desde 1993 y según estos mismos autores, se trata de un arrecife en buen estado.

Contrario a todo lo anterior, la comunidad coralina de Punta Betín (PB-P) se encuentra en un nivel crítico de deterioro por su baja cobertura de coral (4%) y la alta cobertura de algas (76,6%). Al respecto los resultados de Rodríguez-Ramírez *et al.* (2005) también muestran que es la zona con la más baja cobertura de coral del área. La comparación de información indicaría una significativa y progresiva mortandad de corales en Punta Betín, ya que para inicios de los años noventa Acosta (1994) y Zea (1994) encontraron que los corales duros cubrían aproximadamente el 20% del sustrato (Tabla 11). Esta disminución se relaciona

con la cercanía a la ciudad de Santa Marta y por ende con diversas y constantes fuentes de perturbación humana tales como sedimentación, la actividad del puerto, entre otros. Si bien es difícil establecer el papel de cada uno de las fuentes en el deterioro, sí es posible vislumbrar que de continuar en los actuales niveles, la consecuencia será una destrucción total de esta formación arrecifal en el corto plazo. Esta predicción se basa en los antecedentes del área, en el conocimiento de que cuando los factores de tensión coralina persisten o se intensifican, se reduce el reclutamiento larval (*Acropora* Biological Review Team, 2005), y que a la fecha no se ha documentado una recuperación al estado inicial de cobertura coralina en arrecifes del Caribe. Más aún cuando la recuperación de un arrecife puede ser más viable si la mortalidad coralina fue causada por un factor agudo (por ejemplo un huracán) que por uno crónico (caso Santa Marta), debido a que las condiciones “normales” retornarían rápidamente en el primer caso (Rogers y Miller, 2006).

El número total de especies (33) de corales duros encontradas fue inferior al registrado para el Caribe colombiano (60-70; Prahly y Erhardt, 1985; Díaz *et al.*, 2000a) y para el área de Santa Marta (53; Prahly y Erhardt, 1985). No obstante, esto no debe ser interpretado como una pérdida en la riqueza, puesto que la metodología del trabajo no fue diseñada para el realizar un inventario o listado de especies de corales duros. También se hace énfasis en que el muestreo estuvo restringido a los primeros 12 m, lo cual excluyó otros hábitats y formaciones coralinas. En consecuencia, no es posible establecer si el proceso de deterioro del área ha involucrado pérdidas en la riqueza de corales y se hace necesario desarrollar investigaciones para responder a este interrogante.

El mayor porcentaje de cobertura encontrado fue para *Colpophyllia natans*, *Diploria strigosa*, *Montastraea cavernosa* y *Acropora palmata*. Se ha reconocido que las tres primeras especies mencionadas poseen eficientes mecanismos de remoción de sedimentos mediante el incremento en las secreciones de mucus (Bak y Elgershuizen, 1976). Además, estos géneros son los más agresivos a la hora de ocupar espacio (Nughes *et al.*, 2004). Por ejemplo, las especies del género *Diploria* pueden crecer en forma de costras para resistir las fuerzas hidrodinámicas y la baja energía lumínica (*cf.* Pinzón *et al.*, 1998b), por lo tanto fue

posible encontrarlas en muchas de las estaciones del área. También Garzón-Ferreira y Cano (1991) añaden que *D. strigosa* domina generalmente en ambientes expuestos al oleaje. Por su parte *M. cavernosa* es considerada como una especie abundante y apta para vivir en aguas turbias y de alta sedimentación (Loya, 1976; Zea, 1991; Meesters *et al.*, 1992). Entre tanto, *Acropora palmata* es predominante en ambientes someros con alta intensidad del oleaje (Goreau y Goreau, 1973; Werding y Sánchez, 1989; Hubbard, 1997; Garzón-Ferreira y Díaz, 2002), en consecuencia, su cobertura fue importante en las estaciones con estas características en las formaciones coralinas estudiadas (CH-E y BG-Eb). Dado que *A. palmata* presenta una condición de especie en peligro en Colombia y en el Caribe en general (Ardila *et al.*, 2002; Bruckner, 2002a) y que se encontraron poblaciones con buena cobertura en el PNNT, se ratifican las recomendaciones de Garzón-Ferreira *et al.* (2004b), en el sentido de preservarlas como fuentes de recuperación natural, restauración y de incluirlas en los programas de monitoreo.

Las esponjas por su parte presentaron un gradiente inverso al mencionado anteriormente para los corales (ver Tabla 3). La mayor cobertura se encontró en PB-P (estación de menor cobertura de coral), lo que concuerda con los resultados de Zea (1991, 1994). Así mismo, este autor señala que las esponjas en Santa Marta alcanzan su óptimo desarrollo en ambientes donde las condiciones son adversas para el desarrollo coralino. En PB-P existe un incremento de materia orgánica en suspensión, turbidez, mayores tasas de sedimentación y baja iluminación, lo cual favorece el crecimiento de estos organismos de hábitos filtradores (Zea, 1994). Esto explicaría en buena parte la mayor cobertura de esponjas en las estaciones cercanas a Santa Marta y las menores coberturas en las estaciones del PNNT (alejadas de las condiciones referidas).

Si bien es generalmente reconocido que la mayoría de los arrecifes coralinos han mostrado una transición a arrecifes dominados por algas y no por corales (Done, 1992; Hughes, 1994), en el PNNT existen arrecifes que se alejan de dicha estructura -AG-E, CH-E, BG-Ea y BN-P- (ver Tabla 3). Por lo tanto, se debe tener especial atención en el manejo, protección y conservación de estos sitios. En contraste para los arrecifes cercanos a Santa

Marta, el panorama no es el mejor porque considerar un proceso de recuperación es utópico dada su cercanía a las fuentes de perturbación antrópica como la actividad portuaria, contaminación, pesca, turismo y descargas continentales. Este último según Garzón-Ferreira y Díaz, (2003) puede ser el agente más importante de estrés en los arrecifes de las costas continentales. Varios autores señalan que bajo esta situación se limita la fijación de las larvas, los procesos de reclutamiento, el desarrollo coralino y la regeneración de tejidos (Meesters *et al.*, 1992; Pinzón *et al.*, 1998b; Fabricius, 2005; Wilkinson, 2006). Adicionalmente, si se tiene en cuenta que en las zonas aledañas a Santa Marta las algas son competidoras de los corales (Mejía-Niño y Garzón-Ferreira, 2003), en condiciones menos favorables para estos últimos, es de esperarse que se terminen imponiendo las algas. En relación con eso se ha determinado que durante la degradación arrecifal, se facilita el recubrimiento de los corales por parte de las algas, gracias a su capacidad de invadir y colonizar nuevos sustratos (Díaz-Pulido y McCook, 2002; Nughes y Roberts, 2003).

4.1.2 Complejidad del sustrato

La rugosidad promedio del área de Santa Marta ($1,8 \pm 0,03$; máx = 2,2 y mín = 1,6) indica que las formaciones coralinas presentan una complejidad media-alta, al estar cerca al límite superior del rango de variación registrado para el Gran Caribe que se encuentra entre 2,1 (Barbados) y 1,1 (México) (CARICOMP, 1997). Las estaciones CH-E y BG-Eb fueron significativamente diferentes al resto de estaciones ya que presentaron la mayor complejidad del sustrato arrecifal por la dominancia del coral *A. palmata*. Por el contrario, CA-P presentó la menor complejidad ya que posee un alto porcentaje de cobertura de sustrato abiótico –principalmente arena (Anexo B)- lo que reduce el índice de rugosidad. Para el caso de PB-P, la escasa presencia de corales podría explicar el bajo valor de la rugosidad. En adición a lo anterior se deben considerar los procesos erosivos de los arrecifes que pueden afectar la rugosidad, ya que Hollock *et al.* (1993) y Ceccarelli *et al.* (2001) afirman que cuando las algas y esponjas comienzan a reemplazar al coral, el arrecife

comienza a erosionarse y este podría ser el caso de PB-P, donde estos organismos son representativos.

Para el área de Santa Marta y en general para Colombia son escasos los antecedentes sobre la evaluación de la complejidad del sustrato arrecifal. En consecuencia esta información es un punto de referencia para posteriores investigaciones. Aunque no se le ha dado mucha importancia a la estimación de este atributo a nivel local, tener datos sobre la complejidad puede ser importante a la hora de determinar cambios en el andamiaje arrecifal, ya que esta variable puede ser un indicador de cambios estructurales del arrecife asociados a fuertes perturbaciones físicas (Aronson *et al.*, 1994). De otro lado, si se considera que hábitats como los de *A. palmata* cuya estructura ramificada genera mayor complejidad y por lo tanto hábitats y refugios para peces y otros organismos (Szmant, 1997; Garzón-Ferreira *et al.*, 2004b; Weil, 2004; *Acropora* Biological Review Team, 2005), sería interesante para el área de Santa Marta explorar si dichos ambientes u otros con alta complejidad (como los arrecifes rocosos) están favoreciendo la diversidad y abundancia de organismos.

4.1.3 Prevalencia de enfermedades y blanqueamiento

Las enfermedades coralinas y el blanqueamiento han reducido notablemente las poblaciones de varias especies de corales duros en el Caribe (Glynn, 1993; Garzón-Ferreira, 1997; Hoegh-Guldberg, 1999; Green y Bruckner, 2000; Nughes, 2002; Weil, 2004, Jokiel, 2004; Sotka y Thacker, 2005). Las prevalencias generales de enfermedades y blanqueamiento registradas en este estudio (<4%, Figura 8) se pueden considerar bajas cuando se comparan con otras evaluaciones (Weil *et al.*, 2000; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2005; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2006;), sugiriendo que estos factores de deterioro jugarían un papel secundario en el área de estudio. Pero a nivel de estaciones se observó que pueden tener un rol más determinante en la pérdida de cobertura coralina. Las estaciones CH-E y BG-Eb fueron significativamente diferentes al resto de estaciones al presentar una alta prevalencia de enfermedades (25,0% y 15,1% respectivamente), especialmente de

serratioxis o *White pox* (WPx) en *Acropora palmata*. La alta prevalencia de esta enfermedad y sus implicaciones se discute más adelante.

Los nulos o bajos valores de prevalencia en la mayoría de las estaciones podrían estar asociados a varios factores como por ejemplo: 1- la alta capacidad del sistema inmune del huésped contra las enfermedades, 2- la disminución de la capacidad de dispersión de los patógenos y/o su grado de virulencia y 3- condiciones medioambientales como corrientes y la temperatura del agua (Weil *et al.*, 2000; Bruckner, 2002b; Sutherland *et al.*, 2004). Sin embargo como se desconoce la etiología de la mayoría de enfermedades (Sutherland *et al.*, 2004), es difícil establecer con certeza una explicación a esta información. Para el área de estudio la estacionalidad sería un factor a considerar, ya que Gil-Agudelo y Garzón-Ferreira (2001) encontraron asociación entre incremento de la temperatura y la prevalencia de lunares oscuros. Así mismo, varios autores señalan que las temperaturas cálidas están relacionadas con el incremento de la prevalencia de enfermedades (Harvell *et al.*, 1999; Sutherland *et al.*, 2004; *Acropora* Biological Review Team, 2005). Debido a que este estudio se realizó en la época seca cuando la temperatura del agua disminuye (Rodríguez-Ramírez y Garzón-Ferreira, 2003; Franco, 2005), serían razonables los bajos porcentajes de prevalencia obtenidos.

Por otro lado, considerando que generalmente la prevalencia de enfermedades está vinculada a actividades humanas específicas (Harvell, 1999; *cf.* Green y Bruckner, 2000; Porter *et al.*, 2001; Sutherland *et al.*, 2004; Kaczmarzky *et al.*, 2005), se esperaba mayor representación de enfermedades en las formaciones coralinas de Santa Marta. Por el contrario las tablas de contingencia mostraron que la presencia de enfermedades fue dependiente de las zonas expuestas al oleaje y de menor perturbación antrópica (estaciones localizadas dentro del PNNT). Se debe explicar entonces que este resultado fue influenciado principalmente por el alto número de colonias de *A. palmata* con WPx (1,9%, n = 119 colonias en total) en CH-E y BG-Eb, estaciones ubicadas dentro del PNNT y expuestas al oleaje. Este hecho se explica porque esta enfermedad es específica de *A. palmata* (Patterson *et al.*, 2002; Sutherland *et al.*, 2004).

Los diferentes tipos de enfermedades observados y especies afectadas en este estudio ya habían sido reportados para la zona (Díaz *et al.*, 2000a; Garzón-Ferreira *et al.*, 2001; Garzón-Ferreira *et al.*, 2002). Plaga blanca (PB) y lunares oscuros (ELO), después de WPx, son las enfermedades que presentan mayores valores de prevalencia en el área de Santa Marta, acorde con lo señalado por Garzón-Ferreira *et al.* (2004c), Rodríguez-Ramírez *et al.* (2005) y Rodríguez-Ramírez *et al.* (2006). PB fue la enfermedad que afectó el mayor número de especies coralinas en el área de Santa Marta, lo cual no es extraño porque según varios trabajos este síndrome se encuentra ampliamente distribuido en otras áreas del Caribe y ataca a gran número de especies de corales escleractíneos (Díaz *et al.*, 2000a; Weil *et al.*, 2000; Garzón-Ferreira *et al.*, 2001; Bruckner, 2002b, Weil, 2004; Sutherland *et al.*, 2004; Rogers y Miller, 2006; Bruckner y Bruckner, 2006). No obstante, en esta investigación PB fue especialmente prevalente en ciertas estaciones (BN-P y MR-P) y sobre *C. natans*, por lo cual al parecer esta especie es más susceptible a dicha enfermedad. Además, si el agente causante de esta enfermedad es un patógeno, PB podría ser muy contagiosa (Bythell *et al.*, 2004), y más aún cuando la densidad coralina es alta (Richardson *et al.*, 1998). De esta forma se explicarían los valores de prevalencia de esta enfermedad en las estaciones referidas, ya que allí se encontraron las mayores densidades de *C. natans*. Así mismo, en los parches dominados por *A. palmata* se explicaría la alta prevalencia de WPx, puesto que es una enfermedad muy contagiosa y que afecta exclusivamente dicha especie (Patterson *et al.*, 2002; Sutherland *et al.*, 2004). Todo lo anterior conduce a pensar que en ocasiones puede ser más determinante la susceptibilidad de las especies que las condiciones medio ambientales para la prevalencia de enfermedades.

Considerando las consecuencias documentadas para los corales relacionadas con las enfermedades, es de especial interés hacer un seguimiento a las formaciones de *A. palmata* en el PNNT. Esta especie sufrió una mortandad masiva atribuida principalmente a BB en la década de los ochenta que redujo notablemente sus poblaciones en Colombia y demás regiones del Caribe (Garzón-Ferreira y Kielman, 1994; Porter *et al.*, 2001; Patterson *et al.*, 2002; Díaz *et al.*, 2000; Garzón-Ferreira y Díaz, 2003; Sutherland *et al.*, 2004; *Acropora* Biological Review Team, 2005). En la actualidad ha mostrado una leve mejoría, pero su

condición sigue siendo difícil en el área de Santa Marta (Garzón-Ferreira y Díaz, 2002; Garzón-Ferreira *et al.*, 2004b). En consecuencia, la alta prevalencia de WPx sobre este acropórido señala una posible proliferación de la enfermedad que amenazaría su estado de salud y recuperación.

Actualmente, las enfermedades coralinas pueden no estar teniendo un rol importante en la pérdida de cobertura y la degradación arrecifal en el área, sin embargo, su amplia distribución entre las estaciones y el número de especies de corales formadoras de arrecifes afectadas (*C. natans*, *A. palmata*, *S. siderea*, entre otras), son un peligro potencial para las formaciones arrecifales de Santa Marta. Sin embargo, cabe mencionar que Edmunds (1991) afirma que en ocasiones las enfermedades pueden regular las poblaciones de corales, porque favorecen la colonización de nuevos reclutas en los espacios que quedan disponibles cuando muere el tejido. La prevalencia de las enfermedades en el área de Santa Marta puede estar relacionada con el deterioro de las condiciones ambientales, no obstante, hace falta información y más estudios sobre la dinámica de las enfermedades en estas formaciones coralinas para establecer los posibles factores que facilitan su ocurrencia, distribución y transmisión.

En cuanto al blanqueamiento, no se encontraron diferencias significativas entre las estaciones. Sin embargo, en la mayoría de estaciones relativamente cercanas a Santa Marta se observaron colonias blanqueadas (Tabla 4). Como durante la época de muestreo aun no se había iniciado el fenómeno de blanqueamiento registrado para el 2005 en el área de estudio (Gil-Agudelo *et al.*, en prensa), estos signos de blanqueamiento debieron estar relacionados con factores que producen estrés, como la turbidez del agua y sedimentación (Zea, 1991; Garzón-Ferreira y Díaz, 2003; Jokiel, 2004). De todas formas se debe mencionar que en la región de Santa Marta el fenómeno de blanqueamiento del 2005 se inició retrasadamente (octubre) con respecto a otras áreas del Caribe colombiano (junio) y no fue de tanta intensidad (Díaz-Pulido *et al.*, 2005). Lo anterior podría estar relacionado con la hipótesis adaptativa del blanqueamiento (Buddemeier y Fautin, 1993), la cual plantea que este es un proceso de aclimatación para adoptar tipos de zooxantelas más resistentes a

las nuevas condiciones ambientales (Rowan *et al.*, 1997; Baker, 2001; Buddemeier *et al.*, 2004a; Buddemeier *et al.*, 2004b).

4.2 Patrones de distribución espacial

Generalmente la distribución espacial de los organismos arrecifales está condicionada por diversos factores (Pinzón *et al.*, 1998b; Díaz-Pulido *et al.*, 2004), pero de acuerdo con los análisis de clasificación (por categorías del sustrato y especies coralinas), en este estudio las estaciones se agruparon en general de acuerdo al nivel de protección. Aunque esta separación no es una evidencia directa de la efectividad del Parque en la conservación, si refleja que de las condiciones para desarrollo de los corales han sido mejores dentro del Parque. Así, los componentes que explican los grupos (ver Tabla 7 y 8) podrían estar afectados por la frecuencia y duración de los factores de perturbación.

Teniendo en cuenta los resultados de los análisis inversos elaborados con las categorías principales y especies de coral, se podría decir que los componentes característicos del primero reflejan mejor las asociaciones o formaciones coralinas presentes en el área de estudio. Así por ejemplo, en el análisis por categorías el grupo B (que reúne las estaciones cercanas a la ciudad de Santa Marta) lo caracterizan las esponjas y gorgonáceos. Pero en el análisis por especies el grupo D (que reúne la mayoría de las estaciones cercanas a la ciudad de Santa Marta) es caracterizado solo por la especie de coral *Meandrina meandrites*. De esta forma, parece más apropiado involucrar en este tipo de análisis los diferentes componentes betónicos para obtener una aproximación más real de los componentes que explican las agrupaciones.

De todas formas independientemente de la perspectiva que sea utilizada para hallar los patrones de distribución y los componentes que los explican, se sugiere que en la región de Santa Marta los arrecifes se pueden distribuir en dos grandes grupos: 1-aquellos más deteriorados, con altas coberturas de algas y bajas coberturas coralinas, y ubicados fuera del

PNNT (cerca de las fuentes de estrés) y 2-aquellos con mejor estado de conservación, caracterizados por un mosaico de hábitats con mejor representación de corales y localizados dentro del PNNT o en los límites de transición entre el Parque y los centros urbanos. Este esquema modifica en parte el concepto del gradiente propuesto por Zea (1994) y Acosta (1994) de incremento coralino hacia el Parque, porque identifica que al interior del PNNT lo que se puede apreciar es una variedad de coberturas coralinas.

4.3 *Relación entre la estructura y variables ambientales*

Considerando que la investigación no desarrolló experimentos para determinar relaciones de causalidad entre la estructura arrecifal y las variables ambientales, sino que acudió a información secundaria y análisis exploratorios, los aspectos mencionados en adelante deben ser interpretados como sugerencias preliminares.

De acuerdo con los análisis realizados, la influencia de aguas continentales y las actividades humanas son las variables que explicaría mejor los esquemas espaciales de las comunidades arrecifales en el área de Santa Marta (ver sección 3.4). Igualmente, Antonius (1972), Erhardt y Werding (1975), Prahl y Erhardt (1985) indican que las descargas continentales es uno de los factores limitantes del óptimo desarrollo de las formaciones coralinas junto con la turbidez, el desarrollo urbano y la surgencia. Además las descargas continentales son uno de los principales agentes contaminantes en las zonas costeras del Gran Caribe y que determinan la dinámica y salud de las formaciones coralinas a nivel mundial (*cf.* Fabricius, 2005; Kaczmarzsky *et al.*, 2005). De esta forma, dicha variable representa un importante factor de estrés para las comunidades coralinas del área, en particular las que se encuentran en las inmediaciones de los centros urbanos y por consiguiente fuera del área marina protegida del PNNT. Para las estaciones del área de El Rodadero y Santa Marta, las descargas de los ríos Gaira y Manzanares y el antiguo emisario (ubicado en el costado occidental de Taganga), serían responsables en mayor parte del deterioro coralino. Así mismo se le puede atribuir la presencia de organismos tales como las esponjas, ya que estos

han aumentado su cobertura cerca de la ciudad de Santa Marta (Zea, 1991), quizás como consecuencia de una mayor disponibilidad de nutrientes. En relación con esto, Zea, (2001) encontró que en San Andrés las esponjas se benefician cuando hay una mayor oferta de alimento en suspensión.

En contraste, las estaciones dentro del Parque registraron dentro de sus componentes característicos diferentes especies de coral (Tabla 7). Si bien se ha determinado que la influencia continental puede llegar hasta las bahías del Parque Tayrona (*cf.* Rodríguez-Ramírez y Garzón-Ferreira, 2003), la mayor distancia que existe a las fuentes de descarga continental posiblemente ha favorecido el mantenimiento de sus comunidades coralinas. Lo interesante es que al interior del Parque no hay un gradiente como tal en términos de cobertura de coral. De lo anterior se puede aducir que la configuración de la costa, así como la variación en la exposición de las bahías a las corrientes, han contribuido a que se encuentren diferentes estados de conservación para las formaciones coralinas dentro del Parque.

4.4 Comparación del estado de las formaciones coralinas a nivel nacional, regional y global

De acuerdo con la evaluación de Díaz *et al.* (2000a), Colombia posee cerca de 2900 km² de áreas coralinas distribuidas en aproximadamente 26 áreas principales. De éstas, solo es pertinente hacer un paralelo con las formaciones del Urabá Chocoano, debido a que son arrecifes de franja altamente influenciados por descargas continentales. Al comparar la información obtenida por el SIMAC para el Urabá (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2005, 2006), se encuentra que las formaciones coralinas del área de Santa Marta tendrían un menor grado de conservación, ya que en el Urabá en el año 2003 se registra una mayor cobertura de coral (43,5% contra 29,5%), una menor cobertura de algas (41,9% contra 59,1%) y de prevalencia de enfermedades (0,7% contra 3,1%). No obstante, es importante mencionar que en el área de Urabá a diferencia del resto del Caribe colombiano, la especie de coral

Siderastrea siderea domina los arrecifes de las zonas someras con altas coberturas (Díaz *et al.*, 2000a y b), lo cual influencia la cobertura promedio para esta área. A nivel de la unidad coralina mejor representada (corales mixtos), ambas áreas se podrían considerar similares, ya que tienen coberturas promedio de corales alrededor del 30%. Sin embargo, los rangos de variación de los máximos y mínimos indican que el área de Santa Marta presenta mayor variabilidad (Urabá mín =32,0% y máx= 38,6; Santa Marta mín = 4,0% y máx = 62,0%). Lo anterior se puede interpretar como una evidencia de que en el área de estudio la fuerte influencia de factores de perturbación ha generado estados de conservación altamente contrastantes.

En cuanto al paralelo a nivel regional (en el Gran Caribe), se aclara que se obviaron las diferencias derivadas de los métodos de evaluación en campo y no se tuvo en cuenta el tipo de unidad arrecifal. De este modo, la comparación e interpretación se limita a los valores de cobertura de las principales categorías y niveles de prevalencia de enfermedades. Los resultados de Kramer (2003) muestran que las coberturas de las categorías de algas (48% césped de algas, 29% algas incrustantes y 23% algas frondosas) superan en general las registradas en Santa Marta (50,9% césped de algas, 4,0% algas incrustantes y 3,7% algas frondosas). Entre tanto, la cobertura promedio de coral de 25,8% (mín = 2,5% en Costa Rica y máx = 57,8% en Flower Gardens, USA; n = 20) y la prevalencia de enfermedades de 4,9% (mín= 0% en Flower Gardens y máx = 17,7% en Andros), son semejantes a los valores registrados para Santa Marta (Coral: promedio = 29,5%; mín = 4,0% y máx = 62,0%; enfermedades: promedio = 3,1%, mín = 0,1% y máx = 25,0%). De acuerdo con esto y considerando los rangos de variación de máximos y mínimos, las formaciones coralinas del área de Santa Marta reflejan un estado de conservación generalizado para el contexto regional, es decir, sitios deteriorados, aceptables y en buen estado.

A nivel mundial, se ha reconocido que los arrecifes han sufrido un serio proceso de degradación en las últimas tres décadas, y se estima que para el 2030 un 60% de los arrecifes del mundo estarán gravemente afectados (Wilkinson, 2002). Entre los principales signos de deterioro se tienen la reducción progresiva de la cobertura coralina viva y el paso

a la dominancia de las algas (Done, 1992; Hallock *et al.*, 1993; ver Ginsburg, 1994; Hughes, 1994; ver Birkeland, 1997; Garzón-Ferreira, 1997; McClanahan y Mutinga, 1998; ver Szmant, 2002). En Colombia se ha estimado que la cobertura coralina se ha reducido entre un 20 a 30% en los últimos 20 años (Garzón-Ferreira y Kielman, 1994). Lamentablemente en este escenario, los arrecifes evaluados de la región de Santa Marta encajan, ya que los resultados de esta investigación revelan reducciones de la cobertura de coral y una predominancia de las algas.

Pese a los numerosos trabajos realizados en el área (ver introducción) y con excepción del realizado hace 15 años por Garzón-Ferreira y Cano (1991), solo con esta investigación se pudo establecer en una escala espacial amplia, el estado actual de las formaciones coralinas del área de Santa Marta. La realidad es que a pesar de existir un área marina protegida (PNNT), las fuentes de perturbación han conllevado a que los arrecifes presenten diferentes estados de conservación. No obstante la tendencia general es que las formaciones coralinas estén dominadas por algas. Aparte de este esquema, afortunadamente se encuentran unos pocos lugares, que ameritan ser protegidos de manera especial, ya que se constituyen en reservorios para el mantenimiento de las comunidades coralinas del área. Para los demás sitios y de persistir las presiones actuales, el futuro es incierto, puesto que no se encontraron evidencias de recuperación.

5 CONCLUSIONES

- Para el área de Santa Marta los componentes más representativos de los arrecifes son las algas y corales, sin embargo la tendencia general es que predominen las algas. De este modo, las coberturas promedio actuales de corales y algas son de 29,5% y 59,1% respectivamente.
- Los valores de máximos y mínimos para las coberturas de corales y algas variaron ampliamente (coral mín = 4,0% y máx = 62,0%; algas min = 30,6% y máx = 78,3%), por consiguiente es posible encontrar arrecifes con estados de conservación altamente contrastantes en el área de estudio.
- La rugosidad promedio de los arrecifes evaluados del área de Santa Marta (promedio =1,8; máx = 2,2 y mín = 1,6) indica que las formaciones coralinas presentan una complejidad media-alta en un contexto regional. Se destacaron las estaciones de CH-E y BG-Eb por su elevada complejidad estructural (diferencias significativas con las demás), resultante de la dominancia del coral *A. palmata*.
- Se identificaron seis enfermedades en el área de estudio, la banda negra (BN), banda blanca (BB), banda amarilla (BA), plaga blanca (PB), lunares oscuros (ELO) y serratiosis o *White pox* (WPx), de las cuales WPx, PB y ELO fueron las enfermedades con mayor prevalencia en el área (1,9%, 0,9% y 0,3%, respectivamente).
- La prevalencia promedio de enfermedades para el área de estudio fue baja (3,1%) por lo que no parece ser determinante en la dinámica actual de los arrecifes estudiados. Sin embargo y a diferencia de la mayoría de estaciones, en las formaciones de *Acropora palmata* (CH-E y BG-Eb diferencias significativas con las demás) se registró la

proliferación de WPx (24,9% en Chengue y 12,2 % Gayraca). Este hecho es potencialmente peligroso para el mantenimiento y recuperación de esta especie y su biodiversidad asociada dentro del PNNT.

- La plaga blanca fue la enfermedad de más amplia distribución en el área (12 estaciones) y la que afectó un mayor número de especies coralinas (nueve). De éstas, *Colpophyllia natans* mostró ser la de mayor susceptibilidad a ser infectada, pues alcanzó valores de prevalencia de hasta 4,4% (Neguange). En consecuencia esta enfermedad puede representar un riesgo para las formaciones coralinas del área y en particular para la especie referida.
- La prevalencia de enfermedades mostró dependencia de las zonas expuestas al oleaje y alejadas de los centros urbanos, no obstante este resultado estuvo influenciado por la alta prevalencia de *White pox* (WPx) en *A. palmata*. De este modo, para la prevalencia de enfermedades puede ser más determinante la susceptibilidad de las especies que las condiciones medio ambientales del área de estudio.
- La prevalencia de blanqueamiento fue baja (promedio = 0,4%; máx = 1,6% y mín = 0%) y no se encontraron diferencias entre las estaciones examinadas. Los signos de blanqueamiento encontrados no se relacionaron con el fenómeno de blanqueamiento coralino registrado para el 2005 a lo largo del gran Caribe.
- Las formaciones coralinas muestreadas se agruparon espacialmente en varios grupos de acuerdo con las categorías o especies características. Sin embargo, se pueden considerar sólo dos grupos principales en términos espaciales y de conservación: 1-aquellas ubicados fuera del PNNT (cerca de las fuentes de estrés) y más deterioradas (caracterizados por altas coberturas de algas y bajas coberturas coralinas) y 2-aquellas localizadas dentro del PNNT o en los límites de transición entre éste y los centros urbanos, con mejor estado de conservación (caracterizadas por un mosaico de habitas con mejor representación de corales). De esta manera se modifica el concepto del

gradiente de incremento coralino hacia el Parque, porque se identificó que al interior del PNNT lo que se aprecia es una variedad de coberturas coralinas.

- A nivel exploratorio, la influencia de aguas continentales y las actividades humanas son las variables que mejor explican la distribución espacial de las formaciones arrecifales de Santa Marta. En este sentido las descargas de los ríos Gaira y Manzanares y el antiguo emisario, serían responsables en mayor parte del deterioro coralino y de la presencia de organismos tales como las esponjas en las formaciones coralinas ubicadas en las inmediaciones de los centros urbanos (Rodadero y Santa Marta).
- Las formaciones evaluadas del área de Santa Marta reflejan la condición de los arrecifes a nivel nacional, regional y global. Esto significa que si bien hay arrecifes todavía en buen estado (Gayraca, Aguja, Chengue, Neguange), la tendencia generalizada es que el componente predominante del sustrato sean las algas.
- Los resultados de esta investigación indican que las formaciones coralinas estudiadas se encuentran en un proceso de deterioro diferencial y no generalizado. Esto fue evidente en los arrecifes próximos a la ciudad de Santa Marta, puesto que no se detectó una recuperación del componente coralino, sino que se registraron tendencias de disminución para éste y de incremento para las algas.

RECOMENDACIONES

- Realizar investigaciones de tipo experimental con el fin de definir específicamente los factores medioambientales, naturales o antrópicos (contaminantes, sedimentación) que han contribuido al deterioro arrecifal, y así proponer o buscar los mecanismos para mitigarlos. Así mismo, evaluar los aspectos que involucran la resiliencia de estos arrecifes, tales como la habilidad de sus corales para resistir a fenómenos de tipo global como el blanqueamiento o mecanismos que median la reproducción y recuperación (reclutamiento e interacciones algas-corales).
- Evaluar el papel de la complejidad estructural de hábitats como los de *A. palamta* u otros presentes con alta complejidad (como los arrecifes rocosos), para determinar si dichos hábitats están favoreciendo la diversidad y abundancia de organismos y recursos arrecifales.
- Implementar dentro del SIMAC, el monitoreo de los hábitats que presentaron alta prevalencia de WPx y PB, de manera que se pueda establecer el rol de estas enfermedades en la pérdida de la cobertura coralina.
- Desarrollar e implementar un plan de manejo para el Parque Nacional Natural Tayrona que conlleve a la conservación de sus formaciones arrecifales, con áreas de acceso restringido o *No Take*, en particular para las formaciones de Gayraca, Aguja, Chengue y Neguange, dado su buen estado de conservación y su posible papel de reservorios para el mantenimiento de la biodiversidad y recursos arrecifales.

BIBLIOGRAFÍA

ACHITUV, Y. y DUBINSKY, Z. Evolution and zoogeography of coral reefs En: Dubinsky, Z (Ed). Coral reefs: Ecosystems of the world. Vol. 25. Elsevier Science B.V. Amsterdam. 1990; p. 1-8.

ACOSTA, L. Contamination gradient and its effect on the coral community structure in the Santa Marta area, Colombian Caribbean En: Global Aspects of Coral Reefs: Health, Hazards and History, 1993. University of Miami. 1994; p. 233-239.

ACROPORA BIOLOGICAL REVIEW TEAM. 2005. Atlantic *Acropora* Status Review Document. Report to National Marine Fisheries Service, Southeast Regional Office. 2005; 152 p.

ADEY, W., ADEY, P., BURKE, R. y KAUFAM, L. The Holocene reef systems of eastern Martinique, French West Indies En: Atoll. Res. Bull. 1977. No. 218; p. 1-40.

AERTS, L. Dynamics behind standoff interactions in three reef sponge species and the coral *Montastraea cavernosa* En: Marine Ecology. 2000. Vol. 21. No. 3-4; 191 p.

_____. Sponge-coral interactions on Caribbean reefs. The Netherlands. 1999; 157 p. Tesis (Ph.D). Universidad de Amsterdam.

_____. y SOEST, R. Quantification of sponge/coral interactions in a physically stressed reef community, NE Colombia En: Mar. Ecol. Prog. Ser. 1997. Vol. 148; p. 125-134.

ANTONIUS, A. Occurrence and distribution of stony corals (Anthozoa and Hydrozoa) in the vicinity of Santa Marta, Colombia. En: Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient. 1972. Vol. 6; p. 89-103.

ARDILA, N., NAVAS, G. y REYES, J. Libro rojo de invertebrados marinos de Colombia. INVEMAR. Ministerio del Medio Ambiente. La serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Bogotá. 2002; 180 p.

ARONSON, R., EDMUNS, P., PRECHT, W., SWANSON, D. y LEVITAN, D. Large-scale, long-term monitoring of Caribbean coral reefs: simple, quick, inexpensive techniques En: Atoll. Res. Bull. 1994. Vol. 421; 19 p.

BAK, R. y ELGERSHUIZEN, J. Patterns of oil-sediment rejection in corals En: Mar. Sci. 1976. Vol. 37; p. 105-113

BAKER, A. Reef corals bleach to survive change En: Nature. 2001. Vol. 411; p. 765-766.

BIRKELAND, C. Life and death of coral reefs. Chapman & Hall. New York. 1997; 536 p.

BIRKELAND, C. The importance of rate of biomass accumulation in early successional stages of benthic communities to the survival of coral recruits En: Proceedings of the 3th International Coral Reef Symposium. 1977. Vol. 1; p. 15-21.

BRUCKNER, A. Proceedings of the Caribbean *Acropora* Workshop: Potential applications of the U.S. endangered species act as conservation strategy. NOAA Tech. Mem. NMFS-OPR-24. Silver Spring. U.S.A. 2002a; 184 p.

BRUCKNER, A. Priorities for Effective Management of Coral Diseases. NOAA Technical Memorandum NMFS-OPR-22. 2002b; 53 p.

_____. y BRUCKNER, R. Consequences of yellow band disease (YBD) on *Montastraea annularis* (species complex) populations on remote reefs off Mona Island, Puerto Rico En: Dis. Aquat. Org. 2006. Vol. 69; p. 67-73.

BUDDEMEIER, R., KLEYPAS, J. y ARONSON, R. Coral reefs and global climate change: Potential contributions of climate change to stresses on coral reef ecosystems. Pew Center on Global Climate Change. Arlington. 2004a; 44 p.

_____. BAKER, A., FAUTIN, D. y JACOBS, J. The adaptive hypothesis of bleaching En: Rosenberg, E. y Loya, Y. (Eds). Coral health and disease. Springer. Alemania. 2004b; p. 427-444.

_____. y FAUTIN, D. Coral bleaching as an adaptive mechanism En: Bioscience. 1993. Vol. 43. No. 5; p. 320-326.

BULA-MEYER, G. Altas temperaturas estacionales del agua como condición disturbadora de las macroalgas del Parque Nacional Tayrona, Caribe colombiano: una hipótesis En: An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín. 1989. Vol. 19-20: p. 9-21.

_____. Un núcleo de surgencia en el Caribe colombiano detectado en correlación con las macroalgas. Boletín Ecotrópica. 1985. Vol. 12; p. 2-26.

BURKE, L. y MAIDENS, J. Reefs at risk in the Caribbean. World Resources Institute. Washington, D.C. 2004; 80 p.

BYTHELL, J., PANTOS, O y RICHARDSON, L. White plague, white band and other “white” diseases En: Rosenberg, E. y Loya, Y. (Eds). Coral health and disease. Springer. Alemania. 2004; p.351-365.

BYTHELL, J., BYTHELL, M. y GLADFELTER, E. Coral reef community structure assessment based on planar and three-dimensional area cover: a comparison of techniques En: Ecological Studies of Bluck Island Reef National Monument, St. Croix, U.S. Virgin Island: a quantitative assessment of selected components of the coral reefs ecosystem and establishment of long-term monitoring sites. Parte II. Capítulo 3. U.S. Department of the Interior, Nacional Park Service Island Resources Foundation West Indies Laboratory. 1992; p. 29-39.

CAIRNS, S., HOEKSEMA, B. y LAND, J. Appendix: List of extant stony corals En: Atoll. Research Bulletin. 1999. No. 459; p. 13-46.

CARICOMP. Methods manual levels 1 and 2: Manual of methods for mapping and monitoring of physical and biological parameters in the coastal zone of the Caribbean. CARICOMP Data Management Center. Universidad West Indies. Jamaica. 2001; 85 p.

_____. CARICOMP monitoring of coral reefs En: Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium. 1997. Vol. 1; p. 651-656.

_____. Methods manual levels 1: Manual of methods for mapping and monitoring of physical and biological parameters in the coastal zone of the Caribbean. CARICOMP Data Management Center. Universidad West Indies. Jamaica. 1994; 54 p.

CARPENTER, R. Partitioning herbivory and its effects on coral reefs algal communities En: Ecological Monographs. 1986. Vol. 56. No. 4; 345-363.

CECCARELLI, D., JONES, G. y McCOOK, L. Effects of territorial damselfish on an algal-dominated coastal coral reef En: Coral Reefs. 2005. Vol. 24. No. 4; p. 606-620.

_____, _____ y _____. Territorial damselfishes as determinants of the structure of benthic communities on coral reefs En: Oceanogr. Mar. Biol. 2001. Vol. 39; p. 355-389.

CHIAPPONE, M. y SULLIVAN, M. Ecological structure and dynamics of nearshore hard-bottom communities in the Florida Keys En: Bull. Mar. Sci. 1994. Vol. 54. No. 3; p. 747-756.

CHOU, L. y WONG, F. Reef community structure of Palau Salu (Singapore) En: Proceeding of the fifth Internacional Coral Reef Congress. Tahiti. 1985. Vol. 6; p. 285-290.

CLARKE, K. y GORLEY, R. Primer v5: User manual/Tutorial. Natural Environmental Research Council, Plymouth Marine Laboratory. Inglaterra. 2001; 91 p.

_____. y WARWICK, R. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environmental Research Council, Plymouth Marine Laboratory. Inglaterra, 2001; 144 p.

_____. y _____. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environmental Research Council, UK. 1994; 144 p.

CONNOR, J. y ADEY, W. The benthic algal composition, standing crop, and productivity of a Caribbean algal ridge En: Atoll. Res. Bull. 1977. No. 211; p. 1-15.

CRISCI, J. y LÓPEZ, M. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. OEA, Serie de Biología. Monografía No. 26. 1983; 132 p.

DÍAZ, J., BARRIOS, L., CENDALES, M., GARZÓN-FERREIRA, J., GEISTER, J., LOPEZ-VICTORIA, M., OSPINA, G., PARRA-VELANDIA, F., PINZÓN, J., VARGAS-ANGEL, B., ZAPATA, F. y ZEA, S. Áreas coralinas de Colombia. INVEMAR. 2000a. Serie de publicaciones especiales. No. 5. Santa Marta; 175 p.

_____, DÍAZ-PULIDO, G. y SÁNCHEZ, J. Distribution and structure of the southernmost Caribbean coral reefs: Golfo de Urabá, Colombia En: Scientia Marina. 2000b. Vol. 64. No. 3; p. 327-336.

_____, DÍAZ-PULIDO, G., GARZÓN-FERREIRA, J., GEISTER, J., SÁNCHEZ, J. y ZEA, S. Atlas de los arrecifes coralinos del Caribe colombiano: I. complejos arrecifales oceánicos. INVEMAR. 1996. Serie de publicaciones especiales No. 2. Santa Marta; 83 p.

_____, GARZÓN-FERREIRA, J. y ZEA, S. Los arrecifes coralinos de la Isla de San Andrés, Colombia: estado actual y perspectivas para su conservación. Acad. Colomb. Cien. Exac. Fís. Nat., Colección Jorge Álvarez Lleras. 1995. No. 7. Santafé de Bogotá. 150 p.

DÍAZ-PULIDO, G., RODRÍGUEZ-RAMÍREZ, A. y VENERA-PONTÓN, D. A global information systems on coral reefs: bleaching observations. 2005. [En línea]. Disponible en Internet:http://www.reefbase.org/threats/thr_bleaching.asp?changearea=true&Region=0&display=bleaching

_____, SÁNCHEZ, J., ZEA, S., DÍAZ, J. y GARZÓN-FERREIRA, J. Esquemas de distribución espacial en la comunidad bentónica de arrecifes coralinos continentales y oceánicos del Caribe colombiano En: Rev. Acad. Colomb. Cienc. 2004. Vol. 24. No. 108; p. 337-347.

_____ y McCOOK, L. The fate of bleached corals: patterns and dynamics of algal recruitment En: Mar. Ecol. Prog. Ser. 2002. Vol. 232; p. 115-128.

_____ y GARZÓN-FERREIRA, J. Seasonality in algal assemblages on upwelling-influenced coral reefs in the Colombian Caribbean En: Botanica Marina. 2002. Vol. 45; p. 284-292.

DODGE, R., LOGAN, A. y ANTONIUS, A. Quantitative reef assessment studies in Bermuda: a comparison of method and preliminary results En: Bull. Mar. Sci. 1982. Vol. 32. No. 3; p. 745-760.

DONE, T. Phase shifts in coral communities and their ecological significance En: Hydrobiologia. 1992. No. 247; p. 121-132.

EDMUNDS, P. Extent and effect of black band disease on Caribbean reef Islands En: Coral Reefs. 1991. Vol. 10; p. 161-165.

_____. Long-term dynamics of coral reefs in St. John, US Virgin Islands En: Coral Reefs. 2002. Vol. 21; p. 357-367.

ERHARDT, H. y WERDING, B. Los corales (Anthozoa e Hidrozoa) de la bahía de Santa Marta, Colombia En: Boletín Museo del Mar. 1975. No. 7; p. 3-50.

FABRICIUS, K. Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis En: Marine Pollution Bulletin. 2005 Vol. 50; p. 125–146.

FIELD, J., CLARKE, K. y WARWICK, R. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns En: Mar. Ecol. Prog. Ser. 1982. Vol. 8; p. 37-52.

FRANCO, A. Oceanografía de la ensenada de Gaira –El Rodadero, más que un centro turístico en el Caribe colombiano. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Santa Marta. 2005; 58 p.

GARCÉS, A. Desarrollo de la enfermedad de lunares oscuros en los corales pétreos *Montastraea annularis* y *Siderastrea siderea* en la bahía de Gayraca, Caribe colombiano. Santa Marta, 2000. 101 p. Trabajo de grado (Biólogo Marino). Universidad Jorge Tadeo Lozano.

GARZÓN-FERREIRA, J. The development of reef monitoring in Colombia in support of resource management. En: Proceedings of ITMEMS-2, Manila, Filipinas. [En línea]. 2003; p. 1-10. Disponible en Internet: http://www.icriforum.org/itmems/Confirmed_presentations.html

_____. Arrecifes coralinos: ¿Un tesoro camino a la extinción? En: Ciencia y tecnología. 1997. Vol.15. No.1; p. 11-19.

_____, ZEA, S. y DÍAZ, J. Incidence of partial mortality and other health indicators in hard-coral communities of four southwestern Caribbean atolls En: Bull. Mar. Sci. 2005. Vol. 76. No. 1; p. 105-122.

_____, CORTÉS, J., CROQUER, A., GUZMÁN, H., LEO, Z. y RODRÍGUEZ-RAMÍREZ, A. Southern tropical America: coral reef status and consolidation as GCRMN regional node En: Wilkinson, C. (Ed) Status of coral reefs of the world: 2004. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Queensland, Australia. 2004a. Vol. 2; p. 509-522.

_____, MORENO-BONILLA, M. y VALDERRAMA, J. Condición actual de las formaciones coralinas de *Acropora palmata* y *A. cervicornis* en el Parque Nacional Natural Tayrona (Colombia) En: Bol. Inv. Mar. Cost. 2004b. No. 33; p. 117-136.

_____, RODRÍGUEZ-RAMÍREZ, A., BEJARANO-CHAVARRO, S., NAVAS-CAMACHO, R., REYES-NIVIA, M., HERRÓN, P., ZAPATA., F., ROJAS, J. y CAUCALÍ, O. Estado de los arrecifes coralinos en Colombia En: Informe del estado de los ambientes marinos y costeros en Colombia: año 2003. INVEMAR. 2004c. Serie de publicaciones periódicas. No 8. p. 77-135.

_____. y DÍAZ, J. The Caribbean coral reefs of Colombia En: Cortés, J. (Ed): Latin American Coral Reefs. Elsevier Science B.V., Ámsterdam. 2003; p. 275-301.

_____. y _____. Status of acroporid populations in Colombia En: Bruckner, A. (Ed) Proceedings of the Caribbean *Acropora* Workshop: Potential applications of the U.S. endangered species act as conservation strategy. NOAA Tech. Mem. NMFS-OPR-24. Silver Spring. U.S.A. 2002; p. 135-136.

_____, REYES-NIVIA, M. y RODRÍGUEZ-RAMIREZ, A. Manual de Métodos del SIMAC: Sistema Nacional de Monitoreo de Arrecifes Coralinos en Colombia. INVEMAR. Santa Marta. 2002; 102 p.

_____, GIL-AGUDELO, D., BARRIOS, L. y ZEA, S. Stony coral diseases observed in southwestern Caribbean reefs En: Hydrobiología. 2001. Vol. 460; p. 65-69.

_____, GIL-AGUDELO, D., MARÍN, B., MEJÍA-NIÑO, N., RODRÍGUEZ-RAMIREZ, A. y ROJAS-RUIZ, J. Evaluación preliminar de algunos indicadores de contaminación de origen terrestre en áreas coralinas de la región de Santa Marta, Caribe colombiano: informe de resultados. INVEMAR. Santa Marta. 2000; 55 p.

_____ y KIELMAN, M. Extensive mortality of corals in the Colombian Caribbean during the last two decades En: Global aspects of corals reefs: health, hazards and history. University of Miami. 1994; p. 247-253.

_____ y S. ZEA. A mass mortality of *Gorgonia ventalina* (Cnidaria: Gorgoniidae) in the Santa Marta area, Caribbean coast of Colombia En: Bull. Mar. Sci. 1992. Vol. 50. No. 3; p. 522-526.

_____ y CANO, M. Tipos, distribución, extensión y estado de conservación de los ecosistemas marinos del Parque Nacional Natural Tayrona. FEN COLOMBIA (Fondo para la Protección del Medio Ambiente). Santa Marta. 1991; 82 p.

GIL-AGUDELO, D. Características, incidencia y distribución de la enfermedad de los “lunares oscuros” en corales pétreos del Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano. Santa Marta. 1998; 114 p. Trabajo de grado (Biólogo Marino). Universidad Jorge Tadeo Lozano.

_____, GARZÓN-FERREIRA, J., RODRÍGUEZ-RAMÍREZ, A., REYES-NIVIA, M., NAVAS-CAMACHO, R., VENERA-PONTÓN, D., DÍAZ-PULIDO, G., SÁNCHEZ, J., HURTADO, M. y OROZCO, C. Blanqueamiento coralino en Colombia durante el año 2005 En: Informe del estado de los ambientes marinos y costeros en Colombia: Año 2005. INVEMAR. Serie Publicaciones Periódicas 8. Santa Marta, En prensa.

_____. y GARZÓN-FERREIRA, J. Spatial and seasonal variation of dark spots disease in coral communities of the Santa Marta area (colombian Caribbean) En: Bull. Mar. Sci. 2001. Vol. 69. No. 2; p. 619-629.

GINSBURG, R. Proceedings of the Colloquium on Global Aspect of Coral Reefs. Health, Hazards and History. RSMAS. University of Miami. Miami. 1994; 420 p.

GLYNN, P. Coral reef bleaching: ecological perspectives En: Coral Reefs. 1993. Vol. 12. No.1; p. 1-17.

GOREAU, T. y GOREAU, N. The ecology of Jamaican coral reefs: II. Geomorphology, zonation and sedimentary phases En: Bull. Mar. Sci. 1973. Vol. 23. No. 2, p. 339-464.

GREEN, E. y BRUCKNER, A. The significance of coral disease epizootiology of coral reef conservation En: Biological Conservation. 2000. Vol. 96; p. 347-361.

HARRISON, P. y WALLACE, C. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals En: Dubinsky, Z. (Ed) Ecosystems of the World, 25. Coral Reefs. Elsevier Science Publishing Company, Inc. Amsterdam. The Netherlands. 1990; p. 133-207.

HAY, M. Fish-seaweed interactions on coral reefs: effects of herbivorous fishes and adaptations of their prey En: Sale, P (Ed) The ecology of fishes on coral reefs. Academic Press, Inc. San Diego, California. 1991; p. 96-119.

HARVELL, C., KIM, K., BURKHOLDER, J., COLWELL, R., EPSTEIN, P., GRIMES, D., HOFMANN, E., LIPP, E., OSTERHAUS, A., OVERSTREET, R., PORTER, J., SMITH, G. y VASTA, G. Emerging marine disease – climate links and anthropogenic factors En: Science. 1999. Vol. 285; p. 1505-1510.

HOEGH-GULDBERG, O. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs En: Mar. Freshwater Res. 1999. Vol. 50; p. 839-866.

HOLLOCK, P., MÜLLER-KARGER, F. y HALAS, J. Coral reef decline En: National Geographic Research and Exploration. 1993. Vol. 9. No. 3; p. 358-378.

HUBBARD, D. Reefs as dynamic systems En: Birkeland, C. (Ed) Life and death of coral reefs. Chapman & Hall. New York. 1997; p. 43-67.

HUGHES, T. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. En: Science. 1994. Vol. 265; p. 1547-1551.

_____. y TANNER, J. Recruitment failure, life histories, and long-term decline of Caribbean corals En: Ecology. 2000. Vol. 81. No. 8; p. 2250-2263.

JOKIEL, P. Temperature stress and coral bleaching En: Rosenberg, E. y Loya, Y. (Eds). Coral health and disease. Springer. Alemania. 2004; p.401-425.

KAANDORP, J. Rocky substrate communities of the infralittoral fringe of the Boulonnais coast, NW France: a quantitative survey En: Mar. Biol. 1986. Vol. 92; p. 255-265.

KACZMARSKY, L., DRAUD, M. y WILLIAMS, E. Is there a relationship between proximity to sewage effluent and the prevalence of coral disease? En: Caribbean Journal of Science. 2005. Vol. 41. No. 1; p. 124-137.

KRAMER, P. Synthesis of coral reef health indicators for the Western Atlantic: results of the AGRRA program (1997-2000) En: Lang, J. (Ed). Status of coral reefs in the Western Atlantic: results of initial surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) program. Atoll. Research Bulletin. 2003. No. 496; p. 1-58.

_____. y LANG, J. The Atlantic Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) protocols: former version 2.2 En: Lang, J. (Ed). Status of coral reefs in the Western Atlantic: results of initial surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) program. Atoll. Research Bulletin. 2003. No. 496; p. 611-618.

LIDDELL, W. y OHLHORST, S. Comparison of Western Atlantic coral reef communities En: Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium. 1988. Vol. 3; p. 281-286.

LINTON, D. y FISHER, T. CARICOMP - Caribbean coastal marine productivity program: 1993-2003. CARICOMP. 2004; 91 p.

LOYA, Y. Effects of water turbidity and sedimentation on the community structure of Puerto Rican Corals En: Bull. Mar. Sci. 1976. Vol. 26. No. 4; p. 450-466.

_____. Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea En: Marine Biology. 1972. Vol. 13. No. 2; p. 100-123.

MÁRQUEZ, G. Los sistemas ecológicos marinos del sector adyacente a Santa Marta, Caribe colombiano I: generalidades En: Ecol. Trop. 1982. Vol. 2. No. 1; p. 5-13.

MARTÍNEZ, S. y ACOSTA, A. Cambio temporal en la estructura de la comunidad coralina del área de Santa Marta – Parque Nacional Natural Tayrona (Caribe colombiano) En: Bol. Invest. Mar. Cost. 2005. Vol. 34; p. 161-191.

McCOOK, L. Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef En: Coral Reefs. 1999. Vol. 18. No. 4; p. 357-367.

_____, JOMPA, J. y DÍAZ-PULIDO, G. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms En: Coral Reefs. 2001. Vol. 19; p. 400-417.

McCLANAHAN, T. y MUTINGA, N. An ecological shift in a remote coral atoll of Belize over 25 years En: Environmental Conservation. 1998. Vol. 25. No. 2; p. 122–130.

McCUNE, B. y GRACE, J. Analysis of ecological communities. MjM Software Design. U.S.A. 2002; 300 p.

MEESTERS, E., BOS, A. y GAST, G. Effects of sedimentation and lesion position on coral tissue regeneration En: Proceedings of the 7th International Coral Reef Symposium. 1992. Vol. 2; p. 671-678.

MEJÍA-NIÑO, N. y GARZÓN-FERREIRA, J. Dinámica de las interacciones alga-coral en dos bahías de la región de Santa Marta (Caribe colombiano) con distinto grado de influencia antropogénica En: Bol. Inv. Mar. Cost. 2003. No. 32; p. 243-261.

MORELOCK, J., RAMÍREZ, R., BRUCKNER A. y CARLO, M. Status of coral reefs, Southwest Puerto Rico En: Caribbean Journal of Science Special Publication. 2001. No. 4; 57 p.

MORENO-BONILLA, M. y VALDERRAMA, J. Estado actual y crecimiento de las especies coralinas *Acropora palmata* y *Acropora cervicornis* en el Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano. Santa Marta, 2002. 49 p. Trabajo de Grado (Biólogo Marino). Universidad Jorge Tadeo Lozano. Facultad de Biología Marina.

MORRISON, D. Comparing fish and urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities En: Ecology. 1988. Vol. 69. No. 5; p. 1367-1382.

NUGHES, M. Impact of coral disease outbreak on coral communities in St. Lucia: What and how much has been lost? En: Mar. Ecol. Prog. Ser. 2002. Vol. 229; p. 61-71.

_____, DELVOYE, L. y BAK, R. Coral defense against macroalgae: differential effects of mesenterial filaments on the green alga *Halimeda opuntia* En: Mar. Ecol. Prog. Ser. 2004. Vol. 278; p. 103-114.

_____. y ROBERTS, C. Coral mortality and interaction with algae in relation to sedimentation En: Coral Reefs. 2003. Vol. 22; p. 507-516.

PARRA-VELANDIA, F. y ZEA, S. Comparación de la abundancia y distribución de algunas características de las esponjas del género *Ircina* (Porifera: Demospongiae) en dos localidades contrastantes del área de Santa Marta En: Bol. Invest. Mar. Cost. 2003. No. 32; p. 75-91.

PATTERSON, K., PORTER, J., RITCHIE, K., POLSON, S., MUELLER, E., PETERS, E., SANTAVY, D. y SMITH, G. The etiology of white pox, a lethal disease of the Caribbean elkhorn coral, *Acropora palmata* En: PNAS. 2002. Vol. 99. No. 13; p. 8725–8730.

PINZÓN, J., PERDOMO, A., SOLANO, O. y NAVAS, G. Blanqueamiento coralino de 1995 en la región de Santa Marta, Caribe colombiano En: Caribbean Journal of Science. 1998a. Vol. 34. No. 3-4; p. 330-333.

_____, _____. y DÍAZ, J. Isla Fuerte, una formación coralina saludable en el área de influencia de la pluma del río Magdalena, plataforma continental del Caribe colombiano En: Bol. Invest. Mar. Cost. 1998b. Vol. 27; p. 21-37.

PORTER, J., DUSTAN, P., JAAP, W., PATTERSON, K., KOSMYNIN, V., MEIER, O., PATTERSON, M. y PARSONS, M. Patterns of spread of coral disease in the Florida Keys En: Hydrobiologia. 2001. Vol. 460; p. 1-24.

PRAHL, V. y ERHARDT, H. Colombia: corales y arrecifes coralinos, FEN COLOMBIA (Fondo para la protección del Medio Ambiente "José Celestino Mutis"). Bogotá. 1985; 295 p.

RAMÍREZ, G. Características fisicoquímicas de la bahía de Santa Marta (agosto 1980-julio 1981) En: An. Inst. Inv. Mar. Punta Betín. 1983. No. 13; p. 111-121.

REYES-NIVIA, M. Evaluación del efecto de la depredación por peces como agente de mortalidad coralina en arrecifes del Caribe colombiano. Santiago de Cali. 2000; 153 p. Trabajo de grado (Biólogo). Universidad del Valle.

_____, GARZÓN-FERREIRA, J. y RODRÍGUEZ-RAMÍREZ, A. Depredación del coral vivo por peces en el Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano En: Rev. Biol. Trop. 2004. Vol. 52. No. 4; p. 883-895.

RICHARDSON, L., GOLDBERG, W., CARLTON, R. y HALAS, J. Coral disease outbreak in the Florida Keys: plague type II En: Rev. Biol. Trop. 1998. Vol. 46. Supl. 5; p. 187-198.

RODRÍGUEZ-RAMÍREZ, A., REYES-NIVIA, M., R. NAVAS-CAMACHO, R., BEJARANO S., GARZÓN-FERREIRA, J. y ZAPATA, F. Status of the coral reefs of

Colombia in 2003 En: Proceedings 10th International Coral Reef Symposium. Japan. 2006; p. 976-981.

_____, GARZÓN-FERRREIRA, J., BEJARANO-CHAVARRO, S., NAVAS-CAMACHO, R., REYES-NIVIA M., DUQUE, G., OROZCO, C., ZAPATA, F. y HERRERA, O. Estado de los arrecifes coralinos en Colombia En: Informe del estado de los ambientes marinos y costeros en Colombia: año 2004. INVEMAR. 2005. Serie de publicaciones periódicas. No 8; p. 77-114.

_____. y GARZÓN-FERRREIRA, J. Monitoreo de arrecifes coralinos, pastos marinos y manglares en la bahía de Chengue (Caribe colombiano): 1993-1999. INVEMAR. Santa Marta. 2003. Serie de publicaciones especiales No. 8; 170 p.

ROGERS, C. y MILLER, J. Permanent 'phase shifts' or reversible declines in coral cover? Lack of recovery of two coral reefs in St. John, US Virgins Islands En: Mar. Ecol. Prog. Ser. 2006. Vol. 306; p. 103-114.

ROWAN, R., KNOWLTON, N., BAKER, A. y JARA, J. Landscape ecology of algal symbiont communities explains variation in episodes of coral bleaching En: Nature. 1997. Vol. 388; p. 265-269.

SALZWEDEL, H. y MÜLLER, K. A summary of meteorological data for the Bay of Santa Marta, Colombian Caribbean En: An. Inst. Inv. Mar. Punta Betín. 1983. No. 13; p. 67-83.

SANTODOMINGO, N. Efecto de la territorialidad del pez *Stegastes planifrons* (Pomacentridae) en formaciones coralinas del Parque Nacional Natural Tayrona (Caribe colombiano) Bogotá. 2000; 112 p. Trabajo de grado (Biólogo) Universidad Nacional de Colombia.

_____, RODRÍGUEZ-RAMÍREZ, A. y GARZÓN-FERREIRA, J. Territorios del pez *Stegastes planifrons* en formaciones coralinas Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano: un panorama general En: Bol. Inv. Mar. Cost. 2001. No. 31; p. 65-84.

SCHEER, G. Investigation of coral reefs at Rasdu Atoll in the Maldives with the quadrat method according to phytosociology En: Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium. Great Barrier Reef Committee. Brisbane. Australia. 1974. Vol.2; p.655-670.

SCHNETTER, R. Aspectos de la distribución regional de las algas marinas de la costa Atlántica de Colombia En: Rev. Acad. Col. Cienc. Exac. Fís. Nat. 1981. Vol. 15. No. 57; p. 63-74.

SOTKA, E. y THACKER, W. Do some corals like it hot? En: Trends Ecol. Evol. 2005. Vol. 20 No. 2; p. 59-62.

STENECK, R. Herbivory on coral reefs: a synthesis En: Proceedings of 6th International Coral Reef Symposium. 1988. Vol. 1; p. 37-49.

SOUSA, W., SCHROETER, S. y GAINES, S. Latitudinal variation in intertidal algal community structure: the influence of grazing and vegetative propagation En: Oecologia. 1981. Vol. 48; p. 297-307.

SULLIVAN, K. y CHIAPPONE, M. A comparison of belt quadrat and species presence/absence sampling of stony coral (Scleractinia and Milleporina) and sponges for evaluating species patterning on patch of the central Bahamas En: Bull. Mar. Sci. 1992. Vol. 50. No. 3; p. 464-488.

SUTHERLAND, K., PORTER, J. y TORRES, C. Diseases and immunity in Caribbean and Indo-Pacific zooxanthellate corals En: Mar. Ecol. Prog. Ser. 2004. Vol. 266; p. 273-302.

SZMANT, A. Nutrient enrichment on coral reefs: Is it a major cause of coral reef decline? En: Estuaries. 2002. Vol. 25. No. 4b; p.743-766.

_____. Nutrient effects on coral reefs: a hypothesis on the importance of topographic and trophic complexity to reef nutrient dynamics En: Proceedings of 8th International Coral Reef Symposium. 1997. Vol. 2; p. 1527-1532.

VERGARA, J. Efectos del coral de fuego *Millepora* spp. (Milleporina: Hidrozoa) y las grietas de las rocas sobre la distribución de especies en un tapete de algas en el Morro Gaira, Caribe colombiano. Santa Marta. 1997; 68 p. Trabajo de grado (Biólogo Marino). Universidad Jorge Tadeo Lozano.

WEIL, E. Coral reef diseases in the wider Caribbean En: Rosenberg, E. y Loya, Y. (Eds). Coral health and disease. Springer. Alemania. 2004; p. 35-68.

_____, URREIZTIETA, I. y GARZÓN-FERREIRA, J. Geographic variability in the incidence of coral and octocoral diseases in the wider Caribbean En: Proceedings of 9th International Coral Reef Symposium. 2000. Vol. 2; p. 1231-1238.

WERDING, B. y SÁNCHEZ, H. The coral formations and their distributional pattern along a wave exposure gradient in the area Santa Marta, Colombia En: Medio Ambiente. 1989. Vol. 10. No. 2; p. 61-68.

_____. y _____. Deterioro observado en las formaciones coralinas de la bahía de Santa Marta, Colombia. En: An. Inst Inv. Mar. Punta Betín. 1988. Vol. 18; p. 9-16.

WILKINSON, C. Earthquakes, tsunamis and other stresses to coral reefs and coastal resources En: Wilkinson, C., Souter, D. y Goldberg, J. (Eds) Status of Coral Reefs in Tsunami Affected Countries: 2005. Australian Institute of Marine Science. Townsville, Queensland. 2006; p. 31-42.

_____. Status of Coral Reefs of the World: 2002. GCRMN Report, Australian Institute of Marine Science (AIMS). Townsville. 2002; 378 p.

ZAR, J. Biostatistical analysis. 3^a ed. Prentice-Hall. New Jersey. 1996; 662 p.

ZEA, S. Patterns of sponge (Porifera, Demospongiae) distribution in remote, oceanic reef complexes of the Southwestern Caribbean En: Rev. Acad. Colomb. Cienc. 2001. Vol. 25 No. 97; p. 579-592.

_____. Patterns of coral and sponge abundance in stressed coral reefs at Santa Marta, Colombian Caribbean En: Soest, R., van Kempen y Bracekman, J. (Eds) Sponge in time and space. Balkema. Rotterdam. 1994; p. 257-264.

_____. Cover sponge and other sessile organism in rocky and coral reef habitats of Santa Marta, Colombian Caribbean Sea En: Caribbean Journal of Science. 1993. Vol. 29. No. 1-2; p. 75-88.

_____. Establecimiento de estaciones base para monitorear el efecto de condiciones naturales y de origen humano en comunidades coralinas de Santa Marta y Parque Nacional Natural Tayrona. Informe Final. INVEMAR. Santa Marta. 1991. 62 p.

_____. Distribution, cover and recruitment of demosponges (Porifera, Demospongiae) in rocky and reefal habitats of Santa Marta, Colombian Caribbean. U.S.A. 1990; 154 p. Tesis (Ph.D). University Texas, Austin.

_____. y DUQUE-TOBÓN, F. Bleaching of reef organisms in the Santa Marta Region, Colombia En: Trianea (Act. Cient. Teen., INDERENA). 1989. No. 3; p. 37-51.

Anexo A. Composición coralina identificada en las estaciones de muestreo del área de Santa Marta. *MR-P* = Morro Rodadero protegido. *MR-E* = Morro Rodadero expuesto. *BL-P* = playa Blanca. *SM-P* = Morro Santa Marta. *PB-P* = punta Betín. *PV-P* = punta Venado. *GR-P* = Granate. *GC-P* = Granate Cantil. *CA-P* = Calichán. *AG-E* = Aguja expuesto. *CO-E* = bahía Concha expuesto. *CH-E* = Chengue expuesto. *CH-P* = Chengue protegido. *BG-Ea* = bahía Gayraca expuesto a. *BG-Eb* = bahía Gayraca expuesto b. *BG-P* = bahía Gayraca protegido. *BN-E* = bahía Neguange expuesto. *BN-P* = bahía Neguange protegido. *BC-E* = bahía cinto expuesto. *BC-P* = bahía Cinto protegido. Su ubicación sistemática fue basada en Cairns *et al.* (1999) y Prahly y Erhardt (1985).

FAMILIA	ESPECIE	MR-P	MR-E	BL-P	SM-P	PB-P	PV-P	GR-P	GC-P	CA-P	AG-E	CO-E	CH-E	CH-P	BG-Ea	BG-Eb	BG-P	BN-E	BN-P	BC-E	BC-P	
Milleporidae	<i>Millepora alcornis</i>				✓	✓	✓		✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Millepora complanata</i>				✓	✓	✓		✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Millepora</i> sp.																				✓	
Acroporidae	<i>Acropora palmata</i>										✓	✓	✓			✓					✓	
Agariciidae	<i>Agaricia agaricites</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓		✓	✓	✓	✓	✓		✓	✓	
	<i>Agaricia</i> sp.		✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Agaricia tenuifolia</i>												✓	✓		✓			✓			
	<i>Helioseris cucullata</i>	✓	✓	✓	✓		✓	✓	✓	✓		✓	✓	✓	✓			✓	✓	✓	✓	✓
Astrocoeniidae	<i>Stephanocoenia intersepta</i>		✓		✓	✓	✓	✓	✓	✓		✓								✓	✓	✓
	<i>Stephanocoenia michelinii</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓		✓	✓		✓	✓	✓	✓	✓	✓
Caryophylliidae	<i>Eusmilia fastigiata</i>		✓				✓		✓					✓								
Faviidae	<i>Colpophyllia natans</i>	✓	✓	✓			✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓		✓	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Diploria clivosa</i>																		✓		✓	
	<i>Diploria labyrinthiformis</i>						✓		✓	✓	✓	✓		✓	✓		✓	✓	✓	✓	✓	✓

Continuación del Anexo A

FAMILIA	ESPECIE	MR-P	MR-E	BL-P	SM-P	PB-P	PV-P	GR-P	GC-P	CA-P	AG-E	CO-E	CH-E	CH-P	BG-Ea	BG-Eb	BG-P	BN-E	BN-P	BC-E	BC-P
Faviidae	<i>Diploria strigosa</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Favia fragum</i>		✓								✓		✓			✓					
	<i>Manicina areolata</i>													✓							
	<i>Montastraea annularis</i>						✓				✓	✓		✓	✓		✓	✓		✓	✓
	<i>Montastraea cavernosa</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓		✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Montastraea faveolata</i>	✓			✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓		✓	✓		✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Montastraea franksi</i>		✓	✓			✓	✓	✓	✓	✓	✓		✓	✓		✓	✓	✓	✓	✓
Meandrinidae	<i>Dichocoenia stokesi</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓		✓		✓	✓		✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Meandrina meandrites</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓		✓	✓	✓	✓	✓
Mussidae	<i>Musa angulosa</i>							✓		✓											
	<i>Mycetophyllia ferox</i>													✓			✓		✓		✓
	<i>Mycetophyllia</i> sp.	✓					✓	✓		✓		✓			✓						
	<i>Scolymia</i> sp.	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓							✓				
Pocilloporidae	<i>Madracis decactis</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓		✓		✓	✓		✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Madracis mirailis</i>		✓											✓					✓		
Poritidae	<i>Porites astreoides</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
	<i>Porites colonensis</i>						✓													✓	
	<i>Porites porites</i>		✓				✓	✓	✓			✓									✓
Siderastreidae	<i>Siderastrea siderea</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Total especies	33	14	19	14	16	16	24	19	21	21	17	22	13	23	19	10	19	19	20	23	21

Anexo B. Porcentajes de cobertura promedio (n=20), error estándar (Sx) y porcentajes por estación (n=4) de las especies coralinas y demás categorías de los componentes principales del sustrato en el área de Santa Marta. *MR-P* = Morro Rodadero protegido. *MR-E* = Morro Rodadero expuesto. *BL-P* = playa Blanca. *SM-P* = Morro Santa Marta. *PB-P* = punta Betín. *PV-P* = punta Venado. *GR-P* = Granate. *GC-P* = Granate Cantil. *CA-P* = Calichán. *AG-E* = Aguja expuesto. *CO-E* = bahía Concha expuesto. *CH-E* = Chengue expuesto. *CH-P* = Chengue protegido. *BG-Ea* = bahía Gayraca expuesto a. *BG-Eb* = bahía Gayraca expuesto b. *BG-P* = bahía Gayraca protegido. *BN-E* = bahía Neguange expuesto. *BN-P* = bahía Neguange protegido. *BC-E* = bahía cinto expuesto. *BC-P* = bahía Cinto protegido. *Sx* = error estándar. Los valores en negrilla representan los porcentajes más altos.

<i>Categoría</i>	<i>MR-P</i>	<i>MR-E</i>	<i>BL-P</i>	<i>SM-P</i>	<i>PB-P</i>	<i>PV-P</i>	<i>GR-P</i>	<i>GC-P</i>	<i>CA-P</i>	<i>AG-E</i>	<i>CO-E</i>	<i>CH-E</i>	<i>CH-P</i>	<i>BG-Ea</i>	<i>BG-Eb</i>	<i>BG-P</i>	<i>BN-E</i>	<i>BN-P</i>	<i>BC-E</i>	<i>BC-P</i>	<i>Prom</i>	<i>Sx</i>
AAGA	0,1	0,3								0,2	0,04		0,2			0,01	0,2		0,04		0,06	0,02
AGA SP		0,4	0,3	0,4	0,1	0,3	0,1	0,2	0,2	0,05		0,04	0,5	0,1	0,01	0,1	0,1	0,03	0,1	0,03	0,15	0,03
APAL											0,6	50,2			28,0				0,2		3,9	2,8
ATEN												0,1	0,1		0,4			1,2			0,1	0,1
CNAT	18,0	11,5	23,6			0,9	2,0	4,2		0,2	7,6	0,2	19,0	5,8		1,1	4,4	48,1	1,5	2,1	7,5	2,7
DCLI																			0,7		0,04	0,04
DLAB						0,1		0,01	0,1	0,9	2,7		0,2	1,5		7,8	1,7	0,02	0,8	0,7	0,8	0,4
DSTO		0,2		0,01	0,1	0,03	0,01	0,03			0,1		0,01				0,02	0,01	0,1	0,1	0,03	0,01
DSTR	1,8	0,01	1,6	2,5	0,6	4,6	5,8	7,4	5,4	35,8	9,1	1,4	2,6	30,2	0,4	9,4	8,1	0,1	4,2	2,8	6,7	2,1
EFAS		0,04				0,02															0,003	0,002
FFRA		0,01								0,01		0,01			0,1						0,005	0,004
LCUC	0,02		0,05	0,02		0,02	0,02	0,02	0,02		0,1	0,01	0,1	<0,1			0,1	0,04	0,1	0,2	0,03	0,01
MARE														<0,1							0,0001	0,0001
MALC				0,2	0,3	0,1			0,1	2,4	0,4	0,03	0,5	0,7		0,5	0,7	0,2	0,3	0,7	0,4	0,1
MALI							0,1														0,003	0,003
MANGU							0,3														0,01	0,01
MANN						0,1				0,1	0,1		1,2	0,5		0,7	0,1		0,2	0,1	0,2	0,1
MCAV	0,8	1,2	1,5	1,8	1,6	2,5	1,4	4,7	2,8	3,7	7,6	0,01	0,8	19,5		6,2	2,9	0,1	5,9	10,0	3,8	1,0
MCOM				0,1						0,1	0,1	0,05	0,6	0,1	3,1	0,1	1,6	0,3	2,0	0,2	0,4	0,2
MDEC	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,2		0,2		0,1	0,1		0,1	0,6	0,1	0,1	0,2	0,1	<0,1
MFAV	0,04					0,01	1,5	0,8	0,4	0,1	2,2		10,3	1,7		0,4	0,01	2,8	1,7	6,6	1,4	0,6
MFER																		0,2		0,3	0,03	0,02
MFRA		0,6	0,01		0,003	1,1	17,9	7,0	0,2	0,02	0,04		0,9	0,2		3,6	0,3	0,04	0,1	0,8	1,6	0,9
MILL SP																			0,2		0,01	0,01
MYCET						0,1															0,003	0,003
MMEA	0,01	0,2	0,1	5,0	0,3	1,0	0,3	1,0	1,1	0,1	0,5		0,1	0,3		0,6	0,6	0,05	0,6	0,2	0,6	0,2

Continuación Anexo B

<i>Categoría</i>	<i>MR-P</i>	<i>MR-E</i>	<i>BL-P</i>	<i>SM-P</i>	<i>PB-P</i>	<i>PV-P</i>	<i>GR-P</i>	<i>GC-P</i>	<i>CA-P</i>	<i>AG-E</i>	<i>CO-E</i>	<i>CH-E</i>	<i>CH-P</i>	<i>BG-Ea</i>	<i>BG-Eb</i>	<i>BG-P</i>	<i>BN-E</i>	<i>BN-P</i>	<i>BC-E</i>	<i>BC-P</i>	<i>Prom</i>	<i>Sx</i>
MMIR													0,1					0,5			0,03	0,02
PAST	0,1	0,1	0,2	0,3	0,2	0,1	0,4	0,6	0,5	0,7	0,5	0,3	0,3	1,1	0,1	0,5	0,7	0,4	0,5	1,3	0,4	0,1
PCOL						0,02															0,001	0,001
PPOR		0,1				0,01	0,04	0,02												0,3	0,02	0,01
SCOL		0,01	0,02	0,01	0,003	0,01	0,03	0,04													0,007	0,003
SINT				0,03	0,1	0,1	1,1	0,3	0,1		0,01									0,1	0,1	0,1
SMIC	0,1	0,3	0,1	0,03	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,02				0,02		0,02	0,02	1,0	0,1	0,003	0,1	0,1
SSID	0,7	0,3	0,1	0,2	0,5	0,3	0,2	0,4	0,3	2,8	0,2	0,8	0,1	0,2	1,3	0,3	2,9	0,1	5,0	0,3	0,8	0,3
DECO	0,1	0,04					0,03		0,01			0,01	0,03		0,1			0,4	0,03		0,03	0,02
ROCK	0,1		0,1				0,04	0,03	0,1									0,1			0,01	0,01
RUBB	0,4				0,03	0,2		0,02	0,1	2,1				0,03	0,4	0,1	0,3		0,7		0,2	0,1
SAND	9,3	0,9	11,1	24,5	14,0	6,8	6,8	4,7	24,8	16,9	6,2	2,4	9,4	5,0	4,2	4,5	7,9	0,2	5,8	9,0	8,7	1,5
OTHR	0,1	0,1	0,01	0,1	0,1		0,003		0,01	0,2	0,1	0,01	0,1	0,03	0,01		0,1	0,004	0,04		0,04	0,01
ENSP	1,6	2,9	3,2	3,2	2,2	0,8	0,2	0,8	1,1	0,9	0,6	0,003	0,1	0,3	0,1	0,4	1,0	0,1	0,8	0,1	1,0	0,2
ERSP	0,8	0,2	1,0	1,2	2,6	0,3	0,8	0,1	0,7	0,4	0,6			0,1		0,2	0,04	0,03	0,2	0,01	0,5	0,1
ANEM			0,02	0,1	0,05	0,1	0,05	0,1	0,03	0,01	0,02		0,1	0,01	0,05	0,02	0,02	0,02	0,05	0,1	0,04	0,01
CMOR						0,01	0,01				0,1						0,03			0,04	0,006	0,003
ENGR	0,2	3,1	0,7	0,3	0,5	0,01	0,2	0,03		0,04	0,8			0,01	0,1				0,02	0,04	0,3	0,2
GORG	0,01			4,6		2,0	0,1		0,1	1,6	0,9		0,1	0,1	0,03	0,2	0,02	0,003	0,1	0,1	0,5	0,3
PALYTHOA				0,04	0,02					0,03		0,1			0,5		0,01		0,4		0,05	0,03
ZOANTHUS																			0,1		0,003	0,003
CYAN			0,04	0,01	0,04	0,1	0,003	0,1	0,2	0,02	0,01		0,1	0,1	0,001	0,02	0,04		0,01		0,04	0,01
CALG	0,003		0,02		0,01	0,1	0,1	0,3	0,02	0,04	0,2	3,9	0,01	0,02	2,7	0,7	0,8	0,1	0,04	0,1	0,5	0,2
EALG	0,1	0,7	0,9	6,0	2,5	2,0	0,7	5,8	3,4	6,1	5,3	13,0	1,2	4,8	5,7	8,1	6,0	1,8	2,5	4,1	4,0	0,7
FALG T	0,2	4,9	0,2			40,7	8,1	0,8	3,0	0,1	1,0		3,8	0,5		2,6	1,0	0,01	1,9	6,0	3,7	2,0
TALG	65,6	71,7	55,2	49,3	74,1	35,6	51,5	60,2	55,0	24,4	52,4	27,4	47,5	27,1	53,0	51,6	57,9	42,0	62,9	53,6	50,9	3,1