



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA  
SEDE CARIBE

CENTRO DE ESTUDIOS EN CIENCIAS DEL MAR - CECIMAR

# **Relación Espaciotemporal entre Macroalgas y Peces Herbívoros en un Arrecife Insular**

Martha Natalia Rincón Díaz

Universidad Nacional de Colombia- Sede Caribe  
San Andrés Isla  
Octubre de 2014

# Relación Espaciotemporal entre Macroalgas y Peces Herbívoros en un Arrecife Insular

Martha Natalia Rincón Díaz

Proyecto de tesis para optar al título de Magíster en Ciencias, Biología – Línea Biología  
Marina

Directora:

Adriana Santos-Martínez, Dra.

Profesora Asociada, Universidad Nacional de Colombia, Sede Caribe  
Instituto de Estudios Caribeños – Jardín Botánico

Codirector:

Sven Zea, *Ph. D.*

Profesor Titular, Universidad Nacional de Colombia, Sede Caribe  
Centro de Estudios en Ciencias del Mar

Universidad Nacional de Colombia- Sede Caribe

San Andrés Isla

Octubre de 2014

## Agradecimientos

Agradezco a la Universidad Nacional de Colombia, Sede Caribe y al CECIMAR por la financiación y apoyo en la realización del proyecto.

Agradezco mis padres, Martha y Guillermo y hermanos, Julieta y Alejandro, quienes siempre han venido apoyándome incondicionalmente en la realización de mis metas y propósitos profesionales.

Agradezco a mi profesora Adriana Santos Martínez por su apoyo, generosidad, enseñanzas y por darme la oportunidad de iniciar y culminar este proceso, muchísimas gracias profe.

Agradezco a la profesora Brigitte Gavio, por sus múltiples enseñanzas, por su gran aporte en el desarrollo de este trabajo, por su paciencia y su ímpetu investigador que solo motiva a llegar más allá. Agradezco a Jabner Hooker por su colaboración en el laboratorio.

Quiero agradecer especialmente a la profesora Paola Rodríguez quien constantemente estuvo ayudándome en el planeamiento y desarrollo de mi trabajo; agradezco también por su valioso aporte en el componente estadístico de la tesis. Muchas gracias profe. También quiero agradecer al profesor Amilcar Cupul Magaña quien colaboró ampliamente en el componente de peces del trabajo, al profesor Sven Zea por su aporte en el planteamiento y desarrollo del proyecto y a los profesores Robert Steneck y Peter Mumby por sus valiosos aportes y enseñanzas.

Agradezco a los biólogos Katherine Ontiveros y Alejandro Ariza, quienes me apoyaron en la fase de campo y escritura de la tesis. Asimismo agradezco a mis compañeros de la universidad y la maestría, especialmente a Andrés Felipe Melo, Sebastián Celis, Juan David González, Javier Torres, Sussi Martelo y Alexandra Rodríguez.

Agradezco a Manuel Angarita y Andrea Vargas de Landivers quienes me apoyaron amablemente en la toma de datos y fase de campo del proyecto. También a Nelson Ramos y Diversteam por el apoyo en campo.

Cabe mencionar las personas que hicieron de mi permanencia en la isla de San Andrés una experiencia única, inolvidable y gratificante; gracias a Franklin Brackman, Loria Corpus y su familia por hacerme sentir como en casa, a la familia Ramos Gallego quienes me acogieron como a una hija y siempre estuvieron pendientes de mi bienestar y agradezco especialmente a Francisco Ramos por su compañía, consejos, motivación, amor y apoyo incondicional.

# Resumen

La composición y abundancia de macroalgas en un ecosistema arrecifal puede variar a causa de patrones anuales debidos a cambios ambientales y al régimen de herbivoría. Con el propósito de identificar el rol de la herbivoría sobre la composición estacional de macroalgas, se realizaron comparaciones entre la variación en la herbivoría y de la composición de macroalgas en sustrato natural y en jaulas de exclusión de peces, experimento que tuvo una duración de seis meses comprendiendo la época de lluvia y sequía de dos sitios con formaciones coralinas en el occidente la isla de San Andrés, Caribe suroccidental. La variación estacional del ensamblaje de los grupos funcionales de macroalgas, se evaluó cada dos meses cuantificando *in situ* la cobertura de algas y colectando muestras representativas que luego fueron identificadas con el fin de obtener información sobre las especies de algas epífitas y su estacionalidad. La actividad de herbivoría por los diferentes grupos de peces se cuantificó por medio de video cuadrantes sin jaulas de exclusión. Para relacionar la variación encontrada con las épocas climáticas se realizaron mediciones continuas de temperatura, pH, salinidad y precipitación. Un total de 241 especies de macroalgas fueron identificadas en los dos sitios, la mayoría de las especies correspondieron a organismos epífitos del phylum Rhodophyta (73,37 % de las especies), que se encontraron creciendo sobre algas de mayor tamaño. La composición de algas varió respecto a la estación climática y a los sitios de muestreo. Respecto a la variación de grupos funcionales, no hubo una diferencia representativa entre las coberturas de los principales grupos: Algas costrosas coralinas, turf y macroalgas a lo largo del periodo de muestreo, pero sí en las especies filamentosas de pequeño tamaño. La actividad de herbivoría tuvo mayor influencia por parte de *Sparisoma aurofrenatum* y *Scarus taeniopteus* sobre los grupos de algas pertenecientes al género *Dictyota* spp., y la especie *Lobophora variegata*. La tasa de herbivoría no tuvo variaciones significativas a través del tiempo ni en los sitios de muestreo. Los nuevos hallazgos en composición de macroalgas marinas y las interacciones ecológicas que pudieron evaluarse, contribuyen al conocimiento y pueden aportar herramientas para el manejo adecuado de los ecosistemas coralinos de la Reserva de Biosfera *Seaflower*.

**Palabras clave: Macroalgas, estacionalidad, herbivoría, interacción, arrecifes de coral Reserva de Biosfera Seaflower.**

## Abstract

The composition and abundance of macroalgae in reef ecosystems may vary as result of seasonal patterns due to environmental changes and herbivory regimes. In order to identify the role of herbivory on the seasonal composition of macroalgae, comparisons of the variations in herbivory were performed, and the composition of macroalgae was tested in natural substrate and fish exclusion cages. Experiments were performed over six months (May-October), thus including both seasons in both sites of San Andrés island, in the western and the southwestern Caribbean. Herbivory activity was quantified through video-quadrats without exclusion cages. The seasonal variation in the assemblage of the functional groups of macroalgae was evaluated every two months and it was quantified *in situ* algal covering, and collecting representative samples that were later identified in order to obtain information on the species of epiphytic algae and its seasonality. To relate the variation found with climatic season, continuous measurements of temperature, pH, salinity and rainfall were performed. A total of 241 species of macroalgae were identified in both sites of the island, most species were epiphytic organisms of phylum Rhodophyta (69 % of species), which were found growing in larger algae. Algae composition varied respectively due to the season and sampling sites. Regarding the variation of functional groups, there was no representative difference between coverage of the main groups: Cystose coralline algae, macroalgae and turf, but there was a difference in the small filamentous species over the sampling period. The herbivory activity had greatest influence by *Sparisoma aurofrenatum* and *Scarus taeniopteus* on *Dictyota* spp., and *Lobophora variegata*. The rate of herbivory had no significant changes over time on sampling sites. The new findings in marine macroalgae composition and ecological interactions that were assessed contribute to our knowledge and might provide us tools for the proper management of coral ecosystems in *Seaflower* Biosphere Reserve.

**Keywords:** *Macroalgae, seasonality, herbivory, interaction, coral reefs Seaflower Biosphere Reserve.*

## Contenido

1. Introducción .....	1
2. Área de estudio.....	8
2.1 La Reserva de Biósfera Seaflower .....	8
2.2 Economía y problemáticas ambientales.....	10
2.3 Localidades de estudio .....	11
3. Materiales y Métodos.....	13
3.1 Cambio estacional de la comunidad de macroalgas arrecifales .....	13
3.2 Cambios en la comunidad de macroalgas por influencia de herbívoros en época de lluvia y sequía.....	14
3.3 Estimación de la herbivoría sobre los grupos funcionales de macroalgas.....	15
3.4 Complejidad topográfica de los sitios de muestreo .....	16
3.5 Variables ambientales.....	16
3.6 Análisis de datos.....	16
3.6.1 Composición y cobertura estacional de macroalgas:.....	16
3.6.2 Cobertura de grupos funcionales en tratamientos con y sin exclusión de herbívoros:.....	17
3.6.3 Actividad de herbivoría y comunidad de peces asociados.....	17
4. Resultados.....	20
4.1 Variación estacional en la comunidad de macroalgas arrecifales .....	20
4.1.1 Cobertura de grupos funcionales de macroalgas .....	24
4.2 Topografía local.....	27
4.3 Variables ambientales y cambio en la composición de macroalgas.....	27
4.4 Cambio en la cobertura de grupos funcionales de macroalgas en presencia y ausencia de herbívoros .....	31
4.4.1 Herbivoría y el rol estacional de los diferentes tipos de peces macro-herbívoros sobre los grupos funcionales de macroalgas .....	36
4.4.2 Tasa de herbivoría de peces.....	39
4.5 Composición y biomasa de peces herbívoros en los sitios de estudio.....	41
4.5.1 Biomasa de peces en actividad de forrajeo.....	41
4.5.2 Composición y biomasa de especies censadas .....	42
5. Discusión .....	45
5.1 Macroalgas: composición y estacionalidad.....	45
5.2 Dinámica de las macroalgas y su relación con la herbivoría.....	59

6. Conclusiones .....	68
7. Recomendaciones .....	71
Bibliografía.....	73
Anexo .....	87

# 1. Introducción

Los arrecifes de coral constituyen uno de los ecosistemas más importantes y valorados del planeta, además son considerados como una de las mayores fuentes de bienestar para la humanidad (Wells y Hanna 1992). Dentro de dichos ecosistemas, las macroalgas constituyen un amplio grupo de organismos autótrofos, que cumplen funciones importantes en éstos y otros ecosistemas acuáticos someros, ya que son la base de las redes tróficas, proveen hábitat para invertebrados, entre otros, a las especies de interés económico, participan en la construcción de arrecifes coralinos y junto con las microalgas son los productores primarios de los océanos (Gavio *et al.* 2013).

Las macroalgas varían en su estructura y composición, algunas exhiben formas costrosas, foliosas y filamentosas, con talos que presentan ramificaciones simples, mientras que existen otras con formas más complejas de gran tamaño, con estructuras especializadas para la captura de luz, procesos reproductivos y sistemas de anclaje al sustrato o de flotación (Díaz-Pulido y McCook 2008). Las macroalgas marinas referidas en este trabajo, son especies macroscópicas, algunas de > 5 cm de longitud y algunas estereoscópicas a microscópicas, epífitas de las más grandes, todas agrupadas en los phylum Cyanophyta (algas verde azules o cianobacterias), Rhodophyta (algas rojas), Heterokontophyta (algas pardas) y Chlorophyta (algas verdes), de acuerdo con la clasificación de van den Hoek *et al.* (1995).

En Colombia dentro de los estudios más representativos sobre composición de macroalgas en los ecosistemas costeros, están los realizados por Bula-Meyer (1998), quien registró un total de 472 especies de macroalgas para el Caribe colombiano y también dio a conocer un recuento actualizado de la historia de la taxonomía de algas en Colombia, donde se destacaron publicaciones importantes como las de: Taylor (1960); Schnetter y Schnetter (1967); Schnetter (1976, 1977 y 1978); Bula-Meyer (1982 y 1983); Kapraun *et al.* (1983); Hörnig *et al.* (1992); Díaz-Pulido y Bula-Meyer (1997); Littler y Littler (2000) y Bula-Meyer y Norris (2001). Luego se amplía la lista de especies por Díaz-Pulido y Díaz-Ruíz (2003), que incrementa la diversidad de especies en Colombia en 565 taxa de algas marinas bentónicas de regiones tanto oceánicas como costeras del país. Para el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina los trabajos más recientes que han aumentado considerablemente la lista de especies, incluyen los de Albis-Salas y

Gavio (2011), Ortiz y Gavio (2012), Reyes-Gómez, *et al.* (2013); Gavio *et al.* (2013) y Rincón-Díaz *et al.* (2014), entre otros.

El crecimiento, reproducción, distribución y abundancia de las macroalgas está influenciado por factores bióticos y abióticos. Dentro de los bióticos, la herbivoría y la competencia por recursos, pueden afectar tanto el crecimiento como la eficiencia reproductiva de las algas (Berner 1990). La herbivoría, ha sido catalogada como determinante en la diversidad, abundancia y composición de especies de macroalgas en las comunidades bentónicas de aguas poco profundas (Hay *et al.* 1988; van Alstyne 1989). Entre las variables que controlan la productividad neta de estas algas, están: densidad y composición del flujo de luz (Falkowski y Raven 1997; Franklin y Forster 1997); disponibilidad de nutrientes (Hanisak 1983); temperatura (Davison 1991); movimiento del agua (Wheeler 1988); competencia intra e interespecífica por espacio y recursos (Carpenter 1990; Creed *et al.* 1996); y tasas de herbivoría (Leonard *et al.* 1998; Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira 2002).

Corales y macroalgas compiten por espacio, y cuando los herbívoros no están presentes, puede darse un rápido crecimiento de macroalgas sobre esqueletos coralinos y alrededor de las colonias vivas, reduciendo la captación de luz y causando el declive de las formaciones coralinas (McCook *et al.* 2001). Los eventos de mortalidad coralina proveen de sustrato disponible para el establecimiento de las macroalgas, permitiendo su crecimiento en el espacio antes ocupado por los corales, dando origen a cambios funcionales y estructurales en los ecosistemas coralinos (Lessios *et al.* 1984; Brown 1997; Díaz *et al.* 2000), como se presentó a comienzos de los años 80, cuando los arrecifes del Caribe sufrieron extensa mortalidad coralina y sobrepesca de herbívoros, pasando a ser dominados por poblaciones de macroalgas (Lessios 1988; Knowlton 1992; Hughes 1994). Otro caso fue el presentado en los arrecifes a lo largo de la costa norte de Jamaica y en especial en Discovery Bay, que ha sido tomado como modelo de la decadencia de los arrecifes en la región Caribe durante las últimas décadas (Dudgeon *et al.* 2010). En esta área impactaron repetidos eventos de perturbación, incluyendo el aumento de coralívoros y enfermedades en corales a comienzos de 1980, la incidencia de una enfermedad regional que indujo la mortalidad masiva del herbívoro *Diadema antillarum* en 1983 – 1984 (Lessios 1988), el paso del Huracán Allen en 1985, y del Huracán Gilbert en 1988 y la ocurrencia de un alto número de eventos de blanqueamiento a finales de los años 80; la

cobertura coralina de los arrecifes de Jamaica tuvo una reducción de >40 a <10 % (Liddell y Ohlhorst 1992; Hughes 1994) las macroalgas pasaron a dominar los grupos funcionales del bentos, superando el 60 % de cobertura en muchos lugares. A pesar de haber documentado bien cada uno de estos eventos, varios especialistas en arrecifes coincidieron en que el declive arrecifal de Jamaica fue finalmente debido a la sobrepesca (Knowlton 1992; Hughes 1994; Nyström *et al.* 2000; Jackson *et al.* 2001), actividad que inicialmente agotó grandes depredadores, dando paso a la pesca masiva de herbívoros, eliminando los controladores de macroalgas (Knowlton 1992; Palumbi *et al.* 2008).

El enriquecimiento de nutrientes por causas antropogénicas, es otro de los factores a considerar en la degradación de los arrecifes (Bell 1992; Dubinsky y Stambler 1996; Lapointe 1997), ya que puede llegar a causar un cambio en el balance competitivo a favor de las macroalgas, más aún, cuando las densidades de herbívoros se reducen (McCook *et al.* 2001); generando un efecto sinérgico donde el incremento de nutrientes causa un efecto en el florecimiento de algas y a su vez, la previamente mencionada pérdida de herbívoros clave, influyen sobre la densidad de macroalgas (Sotka y Hay 2009). Es así como algunos autores sugieren que en el Caribe la protección de peces herbívoros puede permitir el control del crecimiento de macroalgas, evitando la pérdida de cobertura coralina (Mumby 2006).

En el Caribe colombiano, diferentes factores han contribuido al declive coralino durante los últimos años (Garzón-Ferreira y Díaz 2003; Navas *et al.* 2010). En algunos sitios como los arrecifes cercanos a la isla San Andrés se ha registrado una pérdida en la cobertura coralina total superior al 50 % y en las islas del Rosario, un decremento del 80 – 90 % del género *Acropora* spp., (Garzón-Ferreira y Kielman 1994; Garzón-Ferreira y Díaz 2003). En ambos casos, evaluaciones de la estructura de las comunidades coralinas han mostrado que las algas se han convertido en el componente biótico predominante en estas formaciones (Díaz- Pulido *et al.* 2004; Rodríguez-Ramírez *et al.* 2006, 2008; Gavio *et al.* 2013).

San Andrés, a pesar de ser el área geográfica en la que se encuentran las formaciones coralinas más extensas y desarrolladas de Colombia (Díaz *et al.* 2000), presenta en la actualidad uno de los menores porcentajes de cobertura coralina de las estaciones de profundidad intermedia del Sistema de Monitoreo de Arrecifes de Colombia – SIMAC,

pues se evidenció que el valor de cobertura de tejido coralino vivo obtenido fue el más bajo históricamente (~15%), encontrando además que dicho valor presenta una disminución mantenida en los últimos cuatro años de monitoreo (INVEMAR 2012). Estas condiciones pueden ser indicadores de una mayor perturbación en el sistema y de una degradación progresiva en las formaciones coralinas monitoreadas en el área de San Andrés (Navas *et al.* 2010). Adicionalmente, un análisis retrospectivo sugiere que el proceso de degradación en San Andrés fue evidente cuando se detectó un declive del 52 % del total del coral vivo, una pérdida casi total del gorgonaceo *Gorgonia ventalina* y del erizo *Diadema antillarum*, así como de otros organismos arrecifales comerciales tanto carnívoros como herbívoros, con una consecuente proliferación de algas, llegando a una cobertura estimada del 60-70 % de todo el sustrato duro arrecifal (Zea *et al.* 1998; Navas *et al.* 2010).

Si bien, la actividad de herbivoría puede verse diezmada por las condiciones previamente mencionadas, también puede afectarse de forma directa e indirecta la abundancia y composición funcional de macroalgas y corales (Marques *et al.* 2006). La actividad de herbivoría por peces tiene un fuerte impacto en la distribución, abundancia y evolución de macroalgas tropicales, debido a su capacidad de generar desde 40.000 a 156.000 mordidas  $\text{m}^2 \cdot \text{día}^{-1}$ , y remover hasta el 100 % de la producción primaria diaria (Carpenter 1986; Hay 1991 y 1996). La presencia y distribución espacial de los herbívoros en los hábitats arrecifales puede depender, entre otros factores, de las complejas interacciones entre lugares cercanos que sirven como refugio, abundancia de depredadores, densidad de competidores por territorio, y el rol que cada grupo de herbívoros tenga para disponer de los diferentes recursos alimenticios presentes (Lewis 1986).

Los peces herbívoros que dominan los arrecifes de coral, incluyen los forrajeros (peces loros y cirujanos), los territoriales (principalmente damiselas, que defienden su territorio de los forrajeros) y los errantes (principalmente chopas) (Choat y Bellwood 1985; Bellwood 2003; Ceccarelli *et al.* 2005). Los efectos de estos diferentes grupos de peces pueden variar en el espacio y tiempo dependiendo de su abundancia relativa y la estabilidad de sus interacciones (Ceccarelli *et al.* 2011). Peces de las familias Acanthuridae y Scaridae son herbívoros pastoreadores predominantes en hábitats arrecifales, en términos de densidad poblacional y biomasa de algas consumidas (Earle 1972; Wanders 1977; Hay 1981; Hay *et al.* 1983; Hay 1984; Lewis y Wainwright 1985). Los peces loro (Scaridae),

juegan un papel importante en el mantenimiento de los arrecifes de coral desde la mortandad masiva de *D. antillarum*, ya que consumen las macroalgas que compiten por espacio con las diferentes especies de coral (Lewis 1986; Hughes 1994; Bellwood *et al.* 2004). No obstante investigaciones afirman que los arrecifes coralinos del Caribe se han vuelto más susceptibles a cambios en su estructura, siendo altamente sensibles a la abundancia de estos peces. A pesar de que presentan selectividad en el tipo de alga que consumen (Lewis 1985; Bellwood y Choat 1990; Bruggemann *et al.* 1994; Mumby *et al.* 2007), los loros han sido considerados los herbívoros más importantes en los arrecifes del Caribe (Carpenter 1986; Steneck 1994).

Por otro lado, los kyphosidos (chopas), son peces herbívoros de gran tamaño, diurnos y habitan en zonas rocosas de arrecifes tropicales (Randall 1967; Topp 1970). Estos peces pueden consumir grandes cantidades de algas y detrito, siendo por lo tanto importantes para que la biomasa retorne desde los principales productores hasta los más altos niveles de la red trófica (Ferreira y Joyeux 2004). Asimismo, son los principales herbívoros con características morfológicas y fisiológicas adecuadas para el consumo de algas, por la fermentación microbiana que pueden realizar en el intestino (Rimmer 1986; Clements y Choat 1997; Moran y Clements 2002).

Las algas, que son el componente principal de la dieta de las especies de peces anteriormente mencionadas, exhiben fluctuaciones estacionales relacionadas con sus ciclos de vida (Mumby 2009; Renken *et al.* 2010; Ferrari *et al.* 2012), y tales patrones pueden enfatizarse debido a fenómenos como el ciclo solar anual o cambios fuertes en las condiciones físicas del entorno ocasionados; por ejemplo, por procesos de surgencia, como el registrado en Santa Marta, donde se encontró que la abundancia de macroalgas, especialmente de *Dictyota* tuvo una significativa correlación inversa con la temperatura del agua y positiva con el incremento de nutrientes asociado a dicho evento (Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira 2002); o el registrado en el Mar Rojo, donde, la temperatura fue el factor fundamental que controló el ciclo estacional de la estructura y dinámica de la comunidad algal (Ateweberhan *et al.* 2005 y 2006).

Sin embargo, a pesar de la importancia sobre el conocimiento de la influencia de la herbivoría en la variación estacional de macroalgas, es poco lo que se conoce sobre este tema. Ferrari *et al.* (2012) registraron que la abundancia de *Dictyota* en un arrecife de

Belice varió con la estación mientras que la abundancia de algas del género *Lobophora*, las algas “turf” y *Halimeda*, variaron principalmente con la herbivoría. Cuando la herbivoría estuvo ausente, la abundancia de *Lobophora* y *Halimeda* fueron más susceptibles a las fluctuaciones estacionales. Por ejemplo, en los experimentos con jaulas de exclusión, *Lobophora* dominó durante el invierno, mientras que *Dictyota* fue la especie más abundante durante el verano y además pudo crecer y colonizar sustrato más rápido que otras especies bentónicas generándole una ventaja al género por su capacidad de reproducirse rápidamente por fragmentación (Herren *et al.* 2006), y también por el crecimiento ramificado que caracteriza a *Dictyota*, lo que permitió la colonización y proliferación por encima del potencial de crecimiento de otros competidores (Beach *et al.* 2006). Lo anterior, indica que existe entonces un ciclo estacional por parte de las algas, pero la abundancia de algunas también se ve controlada por la herbivoría; es así como la composición y abundancia de macroalgas está dada por una combinación entre las historias de vida de las especies (reclutamiento, fecundidad y crecimiento), y el efecto de los herbívoros en el espacio y tiempo. De esta forma, los autores sugieren que es pertinente que futuras investigaciones en este campo se realicen para explorar más a fondo la relación estacional entre macroalgas y herbívoros.

Cambios temporales en la estructura, composición y distribución del ensamblaje de algas han sido ampliamente estudiados en zonas templadas y subtropicales (Tsuda 1982; Carpenter 1986; Liddell y Ohlhorst 1986; Gunnarsson y Ingolfsson 1995; Steneck y Dethier 1994; Vuki y Price 1994; McCook *et al.* 1997; Rogers 1997; Schaffelke y Klumpp 1997; Kim *et al.* 1998; Nuñez-Lopez y Valdez 1998; Lirman y Biber 2000). Consecuente a estas investigaciones, estudios como los de Ballesteros (1991); Lirman (2000); Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira (2002); Ateweberhan *et al.* (2005 y 2006) y Lefevre y Bellwood (2010), han examinado los efectos relativos de herbivoría versus la nutrición por causas antropogénicas y naturales sobre la abundancia y estacionalidad de macroalgas. Sin embargo, las interacciones entre herbivoría y las fluctuaciones naturales estacionales de las macroalgas con relación a la temperatura y otras variables ambientales, no han sido bien investigadas.

El entendimiento de la relación espacio-temporal entre herbívoros y macroalgas puede ser importante para el establecimiento de programas de monitoreo y manejo en los arrecifes de coral de la isla de San Andrés, bajo criterios adecuados sobre los patrones

estacionales de la abundancia algal, su rol en la degradación de los arrecifes y el papel de los herbívoros en el control del crecimiento de estas comunidades. Por lo tanto, este trabajo analizó el rol de los herbívoros sobre los grupos funcionales de macroalgas, dependientes de la estacionalidad, en el ecosistema coralino en la isla de San Andrés, como una contribución para el manejo de áreas marinas protegidas, a través del conocimiento de la estructura y fluctuación anual de dos componentes bióticos que afectan directamente la función ecológica de los arrecifes.

## 2. Área de estudio

### 2.1 La Reserva de Biósfera Seaflower

El área de estudio pertenece a la isla oceánica de San Andrés (12°28'-12°36'N y 81°40'-81°44' W), que forma parte del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Caribe colombiano. La UNESCO le dio la nominación al Archipiélago como Reserva de Biosfera *Seaflower* en el año 2000 (CORALINA 2003), y desde 2005 esta isla hace parte de la sección sur de un Área Marina Protegida (AMP) establecida al interior de la Reserva.

La isla de San Andrés tiene una longitud de 12,6 Km y un ancho máximo de 3,17 km (Barriga *et al.* 1969). Está rodeada por una terraza submarina de 200-500 m de ancho, que en el lado occidental se extiende desde la costa y en el oriente y norte a partir del arrecife de barrera (Geister 1973). La isla se caracteriza por presentar un clima lluvioso, que se clasifica dentro de los climas de costa tropical de barlovento o litorales de vientos alisios (Díaz *et al.* 1995). La precipitación anual en la isla es de 1898 mm y presenta un régimen de lluvias monomodal, un periodo seco y un periodo lluvioso. El período seco se extiende entre los meses de enero y abril con valores mínimos en marzo, de 24 milímetros (mm) en promedio. Los meses secos en conjunto, aportan en promedio 10 % de las lluvias totales anuales. La temporada lluviosa comprende de mayo a diciembre, con los mayores volúmenes de precipitación en octubre, cuando en promedio se alcanzan 318 mm, que representa 17 % del total anual. Estos meses de lluvia aportan en conjunto 90 % de la lluvia total anual (Gonzáles y Hurtado 2012). Los vientos aumentan en la época seca, y en los meses más lluviosos que corresponden a octubre y noviembre (Castaño 2002).

Para este estudio, se tomó mayo dentro de la época seca ya que la precipitación registrada para el 2013, estuvo por debajo de 57 mm según registros tomados en la estación del IDEAM en la isla de San Andrés. El promedio de temperatura media anual de la isla es de 27,4 °C, con picos de 29 °C y 30 °C en mayo y junio. Las temperaturas más bajas fluctúan entre 25,5 °C y 26,0°C de diciembre a febrero (IDEAM 1995). Las mareas se caracterizan por ser semidiurnas y de poca intensidad (<50cm), reflejándose en zonas litorales y coralinas muy estrechas (Castaño 2002).

La reserva de Biosfera *Seaflower* posee ecosistemas estratégicos como las barreras coralinas que se ubican en el lado de barlovento de las islas habitadas y no habitadas, que forman ambientes lagunares constituidos por pastos marinos, y formaciones coralinas, los cuales crean ambientes de sedimentación propicios para el desarrollo de manglares (Herrón 2004). Estos ecosistemas de manglar, cumplen funciones importantes, ya que además de ser altamente productivos y diversos, interactúan dentro de los procesos de conectividad ecosistémica, fundamentales para el desarrollo de diferentes especies, tanto invertebrados como peces (Sierra-Rozo *et al.* 2010; Abril-Howard y Bolaños 2012).

Las islas de San Andrés, Providencia y Santa Catalina poseen los seis ecosistemas marinos tropicales costeros estratégicos: arrecifes de coral, pastos marinos, manglares, litorales rocosos, playas y fondos blandos. Los arrecifes de coral del Archipiélago, constituyen el 78 % del área total de los arrecifes del país, con una amplia variedad de fauna y flora, siendo el segundo sistema de arrecifes más grande en el hemisferio occidental, con cinco atolones, dos arrecifes de barrera, parches lagunares, arrecifes de franja y otras formaciones coralinas con más de 85 especies de coral y 100 de esponjas (Abril-Howard *et al.* 2012).

En el Archipiélago se han realizado diferentes estudios de composición y dinámica de los corales, incluyendo su origen geológico, clima, oceanografía y composición estructural. Entre los trabajos más destacados están: Geister (1973), Díaz *et al.* (1996), Geister y Díaz (1997), Sánchez *et al.* (1997), Zea *et al.* (1998), Pizarro (2002 a,b,c), Geister (2001), Pizarro (2003), Herrón (2004), Prada (2005), entre otros. También, se han desarrollado diversos trabajos sobre la riqueza íctica, como los de Fowler (1944), Bentuvia y Ríos (1970), Barriga *et al.* (1969), Mejía *et al.* (1998), Mejía y Garzón-Ferreira (2000), Reyes-Nivia *et al.* (2004), Bolaños (2006) y Rincón *et al.* (2013), entre otros, además de trabajos relacionados con especies ícticas e invertebrados de interés comercial: Santos-Martínez *et al.* (2003), Castro y Granadas (2004), Prada (2004), Castro (2005), Santos-Martínez *et al.* (2006), Santos *et al.* (2009), Castro *et al.* (2011), Sierra-Rozo y Santos-Martínez (2013), Santos-Martínez *et al.* (2013). Así mismo, se ha estudiado la comunidad de macroalgas marinas, en investigaciones citadas en el capítulo anterior.

## **2.2 Economía y problemáticas ambientales**

La economía del archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, pasó de ser importante en la explotación de productos primarios a concentrarse en el sector de servicios principalmente el turismo, que ha sido fundamental para el mantenimiento económico de las islas, no obstante la pesca no ha dejado de ser un sector de la economía tradicional (James y Castro 2012). Los recursos marinos de la isla son fuertemente extraídos por pescadores industriales, de algunas empresas del continente y por buques pesqueros registrados en Colombia continental, América Central y varias naciones del Caribe. La industria del turismo, la extensa oferta comercial y la sobrepoblación, son las principales fuentes de contaminación y sedimentación debido a inadecuada gestión de los residuos sólidos y líquidos (Mow 2006).

La alta densidad poblacional, especialmente en la isla de San Andrés, donde hay una mayor concentración de habitantes en el norte de la isla (alrededor de 7000 habitantes/Km<sup>2</sup>), más la población de turistas (Gavio *et al.* 2010), y las problemáticas de contaminación antropogénica, han dado como resultado una serie de presiones ambientales y sociales (Garay *et al.* 2002; Vivas-Aguas *et al.* 2012). Por ejemplo, la basura generada por los residentes y turistas es acumulada en un relleno sanitario, el cual rápidamente se acerca a su capacidad de carga máxima (Vivas-Aguas *et al.* 2012); además hay desechos que son acumulados ilegalmente a lo largo de las vías, en los manglares, playas y el mar. Por otro lado, el agua dulce de los acuíferos está siendo extraída a una tasa cercana a su capacidad de renovación; la mala disposición de aguas servidas, residuos sólidos de la población residente y turística; residuos de aceites e hidrocarburos; y las escorrentías difusas (presencia de fertilizantes y plaguicidas) han venido alterando las características de las aguas costeras y los ecosistemas marino-costeros asociados (Mow *et al.* 2001; Garay *et al.* 2002; Marín *et al.* 2005). Aunado a la sobrepesca, para suplir las demandas de la creciente población (Santos-Martínez *et al.* 2009).

La calidad de las aguas marino costeras cumplen un papel fundamental en el desarrollo humano de la isla tanto en el ámbito social como ambiental (Elmir *et al.* 2007). En el caso del Archipiélago son una base para el desarrollo de las actividades económicas y el bienestar de la población (Stewart *et al.* 2008). Sin embargo, esta calidad se ha visto

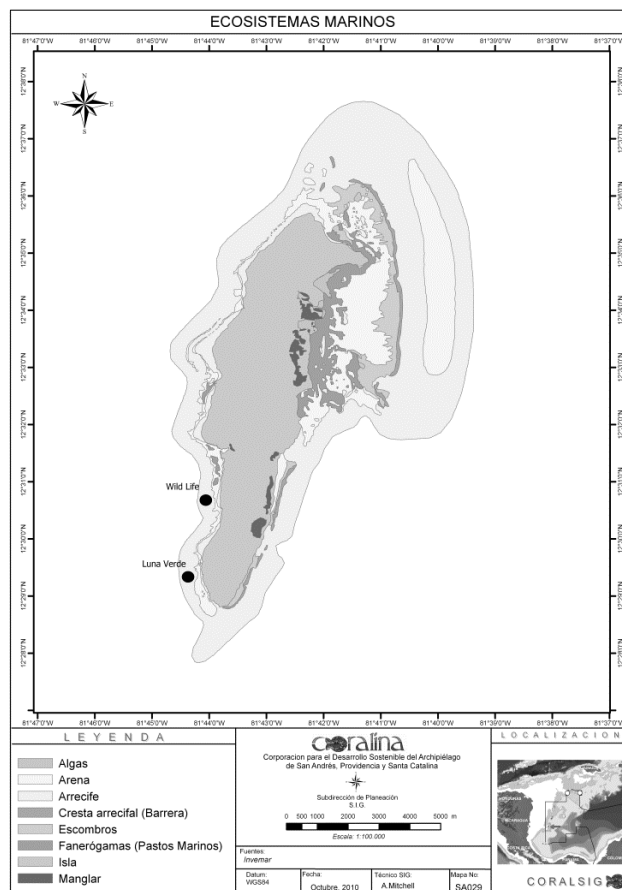
fuertemente vulnerada por las causas de contaminación anteriormente mencionadas, que pueden incrementar la contaminación sanitaria de estas aguas poniendo en riesgo la salud de los bañistas, disminuir el potencial de recreación de los sitios turísticos y propiciar, además, la degradación de los ecosistemas acuáticos asociados (Escobar 2002). La incidencia de coliformes fecales es también una problemática actual en varias zonas de la isla de San Andrés, según Gavio *et al.* (2010), los contaminantes de origen fecal sobrepasaron de forma considerable los límites permitidos en dos importantes sitios de la isla conocidos como Bahía Hooker (área de manglar) y la zona donde se ubica el emisario submarino (alcantarillado), sitios donde las bacterias patógenas estuvieron presentes en un alto número durante el análisis de calidad de aguas realizado desde el 2000 al 2005. Así mismo, sitios de importancia turística cercanos a playas altamente concurridas, también exhibieron altos valores de estos patógenos en ciertos periodos del estudio, evidenciando un problema de contaminación importante en las zonas costeras de la isla, situación que puede llegar a poner en riesgo la salud tanto de pobladores como de turistas.

De acuerdo con Vivas-Aguas *et al.* (2012), el sistema de alcantarillado de la isla está conformado por colectores de aguas servidas principales y secundarios, pero las aguas residuales, antes de ser vertidas, pasan por un tratamiento preliminar que remueve sólidos gruesos y posteriormente son impulsadas al emisario submarino, ubicado en el sector noroccidental de la isla conocido como “La rocosa”. En sitios que no están conectados a la red, el sistema de disposición de aguas servidas, emplea pozos sépticos, construidos con pobres requerimientos técnicos y escaso mantenimiento de los mismos, que aumentan los procesos de contaminación en acuíferos; también existe una porción de la población que usa letrinas para la disposición de las aguas servidas, lo que genera mayores problemas ambientales y de salud pública, entre otros.

### **2.3 Localidades de estudio**

El trabajo de campo se desarrolló en dos localidades al suroccidente (sotavento) de la isla: “Wild Life” (12°30'30.77" N; 81°43'45.53"W) y Luna Verde (12°29'7.63"N; 81°44'1.95"W) (Fig. 1). Este sector de la isla, se caracteriza por estar sobre una plataforma marina que se divide en tres terrazas disectadas, dos sumergidas y la otra

elevada sobre el nivel del mar. La terraza sumergida superior fue el sitio donde se realizaron los muestreos. La plataforma presenta una matriz calcárea cubierta por algas filamentosas, con presencia de corales blandos, octocorales, esponjas y colonias aisladas de corales duros. Seguido de ésta, existe una barrera de arena que separa la terraza somera de la segunda terraza sumergida (más profunda) en la cual se desarrolla un denso tapete coralino con alta diversidad de corales pétreos, octocorales, algas y esponjas, siendo esta la zona más diversa del complejo arrecifal (Díaz *et al.* 1996 y 2000).



**Figura 1.** Ubicación de las estaciones de muestreo (Luna Verde y Wild Life) en el sector suroccidental de la isla de San Andrés (CORALINA - INVEVAR 2010).

## 3. Materiales y Métodos

### 3.1 Cambio estacional de la comunidad de macroalgas arrecifales

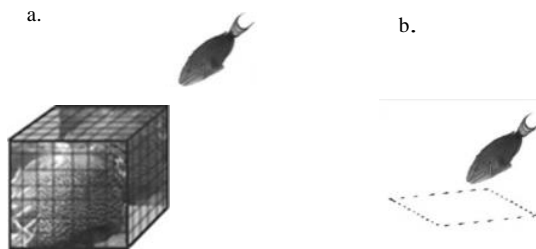
Con el fin de evaluar la variación estacional en los ensamblajes de macroalgas, se realizaron muestreos con una periodicidad bimensual (desde noviembre de 2012 a octubre de 2013) en cada estación y en tres transectos de línea de 25 m, paralelos a la costa, en áreas de tapete coralino y sitios con predominio de macroalgas a una profundidad no mayor a 14 m. En cada transecto se tomaron fotografías en cinco puntos, usando un cuadrante de 50 cm x 50 cm, que se ubicó a lo largo del transecto de forma aleatoria dentro de las porciones de 0 a 5 m, 5 a 10 m, y así sucesivamente hasta 20 a 25 m. Simultáneamente, se estimó *in situ* el área de cobertura de cada grupo funcional de macroalgas presente a lo largo del transecto en cada cuadrante. Se consideraron cinco diferentes categorías: algas frondosas carnosas, algas erectas calcáreas, algas césped “turf”, algas costrosas calcáreas o coralinas ACC y Cianobacterias, este método fue tomado y modificado de Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira (2002). En cada cuadrante se colectó una muestra representativa de algas, que se preservó en formalina al 4 % preparada con agua de mar, posteriormente las algas fueron identificadas en el laboratorio usando un microscopio óptico OLYMPUS BX51, algunas de éstas se foto documentaron usando una cámara digital Moticam 2.0. Las muestras fueron identificadas empleando bibliografía especializada: Bornet (1859), Børgesen (1930), Thivy y Lyengar (1963), Wynne (1986), Searles y Schneider (1989), Bula-Meyer (1997), Wynne (1998), Masuda *et al.* (2001), John, *et al.* (2004), Gavio y Fredericq (2005), Kuffner *et al.* (2006), Schneider y Lane (2007), Ballantine y Lozada (2008), Smith y Stanton (2008), Won *et al.* (2009), Lozada-Troche y Ballantine (2010), Albis-Salas y Gavio (2011), Wynne (2011), Gavio, Reyes-Gómez y Wynne (2013) y textos de consulta taxonómica básica como: Taylor (1960), Littler y Littler (2000), Dawes y Mathieson (2008), Littler *et al.* (2008).

### **3.2 Cambios en la comunidad de macroalgas por influencia de herbívoros en época de lluvia y sequía**

En cada localidad se ubicaron aleatoriamente 12 cuadrantes de 30 cm x 30 cm, divididos en dos tratamientos con seis réplicas cada uno. Habiendo tomado y modificado la metodología de Ferrari *et al.* (2012), se realizaron los siguientes tratamientos:

Tratamiento 1. Se ubicaron aleatoriamente seis jaulas de exclusión de herbívoros sobre esqueleto coralino cubierto de macroalgas. Cada jaula tenía una dimensión de 30 x 30 x 30 cm. Fueron elaboradas con tubos de PVC y malla de plástico de 2 cm<sup>2</sup> de poro (Fig. 2 a).

Tratamiento 2. Se colocaron cuadrantes fijos sin jaulas de exclusión permitiendo la acción directa de los herbívoros sobre las macroalgas presentes. El experimento tuvo una duración de siete meses tomando temporada de lluvia y temporada seca (Fig. 2b). Cabe resaltar que el diseño de tratamiento se estableció por primera vez en el sitio de estudio para febrero de 2013, pero debido a periodos de mal tiempo que se presentaron en marzo, las jaulas se desprendieron y algunas desaparecieron, por lo que se retomó dicho tratamiento a finales de abril y comienzos de mayo, mejorando la técnica de fijación de las jaulas.



**Figura 2.** Diseño de los tratamientos 1 (a) y 2 (b), para evaluar el cambio en la composición de grupos funcionales de macroalgas por influencia de herbívoros, en época de lluvia y sequía.

Las jaulas y los cuadrantes fueron limpiados cada dos semanas para evitar que la colonización de organismos sobre estas estructuras afectara el desarrollo de los experimentos. Semanalmente se tomaron fotografías de las áreas bajo las jaulas (tratamiento 1) y las áreas sin jaula (tratamiento 2), las cuales se usaron para determinar

el área de cobertura de grupos funcionales de macroalgas a lo largo del tiempo empleando el software Image J 1.47u.

Para esta investigación no fueron usadas jaulas control que generalmente se emplean para evaluar el efecto de la misma. Esto debido a que en estudios previos, se ha demostrado que los efectos de la introducción de jaulas en la composición de la biomasa y especies de algas a causa de la irradiación y en el flujo de agua son insignificantes (e.g., Hixon y Brostoff 1985; Smith *et al.* 2001; Vermeij *et al.* 2010). Asimismo, dada la corta duración del experimento y las eventualidades ambientales que obligaron a repetir la elaboración y fijación de las jaulas en el sustrato, se prescindió del uso de éstas.

### **3.3 Estimación de la herbivoría sobre los grupos funcionales de macroalgas**

Con el fin de determinar la influencia de los diferentes tipos de peces macro-herbívoros en la reducción o el mantenimiento del crecimiento de algas en el tratamiento 2, se realizaron filmaciones semanales tomando periódica y alternadamente dos de los cuadrantes del tratamiento 2, con el fin de obtener un total de 83 horas de filmación por un tiempo de siete meses iniciando en abril de 2013 y finalizando en octubre del mismo año.

En estas filmaciones se cuantificó el sustrato forrajeado a partir del número de mordidas por especie de herbívoro, su talla y clase de talla: de 0-10 cm, clase de talla I; de 11-20 cm, clase de talla II; de 21-30 cm, clase de talla 3 y de 31-40 cm, clase de talla IV. Con el propósito de establecer las diferencias en la herbivoría por parte de los peces, se calculó el número de mordidas por metro cuadrado por día para cada especie.

Se consideró la variación de la actividad de forrajeo de acuerdo con el cambio estacional y el cambio en la composición de herbívoros. Finalmente se realizaron censos visuales de peces en cada una de las localidades, uno durante la época seca y uno en la de lluvia (mayo y octubre de 2013 respectivamente) usando tres transectos de 50 m x 2 m, con el fin de conocer la proporción de herbívoros y su biomasa dentro de la comunidad de peces, de acuerdo con WWF (2006).

### **3.4 Complejidad topográfica de los sitios de muestreo**

Tomando y modificando la metodología propuesta por Risk (1972), sobre cada transecto ubicado previamente para el censo de peces, se dispuso una cadena de 10,8 m de larga siguiendo el contorno del fondo, con el fin de medir posteriormente su distancia lineal desde el principio hasta el final. Esta medición se tomó tres veces a lo largo de cada transecto con espacios de 5 m entre cada registro (WWF 2006). Esta medición se realizó solo una vez durante el tiempo de estudio en cada sitio.

### **3.5 Variables ambientales**

Durante el período de estudio, en las dos localidades se hicieron mediciones de profundidad y temperatura. En cada revisión de tratamientos, se tomaron muestras de agua que inmediatamente fueron llevadas al laboratorio para hacer mediciones de salinidad, pH y conductividad. La temperatura se registró *in situ* cada 30 minutos utilizando un sensor de temperatura HOBO Pro (UA- 001-64, Onset Computer Corporation, USA), que se mantuvo en cada localidad. Finalmente, se tomaron los datos de pluviosidad obtenidos de la estación meteorológica del IDEAM en San Andrés.

### **3.6 Análisis de datos**

**3.6.1 Composición y cobertura estacional de macroalgas:** Inicialmente se realizó un análisis descriptivo de la composición de especies y familias de algas, su frecuencia, porcentaje, estado reproductivo, localidad y época climática en la que fue encontrada. Se realizó un análisis de similitud de Jaccard ( $J'$ ) (Krebs 1989), comparando entre sitios y épocas climáticas. El esfuerzo de muestreo y los valores de la riqueza de especies fueron estimados con curvas de rarefacción basadas en el número de especies por cuadrante muestreado. La riqueza esperada fue estimada con Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2 con 10000 permutaciones usando Primer v6 (Clarke y Gorley 2006).

Se obtuvo el porcentaje de macroalgas agrupado por, algas erectas calcáreas, algas erectas frondosas, algas costrosas carnosas y turf, por estación climática y sitio de

muestreo. De acuerdo con la naturaleza de los datos, se calculó una prueba T-student ( $P > 0,05$ ), ó U de Mann-Whitney (Wilcoxon  $P > 0,05$ ), según el caso, para determinar si existían diferencias significativas entre los porcentajes de cobertura de macroalgas por grupos y por estación climática. Se usaron las mismas pruebas para determinar si existían diferencias entre la cobertura de los grupos funcionales y los sitios de muestreo.

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) y una matriz de correlación de Spearman, con el fin de relacionar las variables ambientales que se tomaron durante el tiempo de estudio, con el cambio en la cobertura de los principales géneros de macroalgas, en época de lluvia y sequía, de acuerdo con Baev y Penev (1995).

**3.6.2 Cobertura de grupos funcionales en tratamientos con y sin exclusión de herbívoros:** Las diferencias en cobertura final por grupo funcional entre los tratamientos con y sin exclusión de herbívoros se compararon mediante el análisis de varianza no paramétrico de Kruskal Wallis ( $H'$ ), ya que los datos no cumplían con los supuestos de normalidad. Se tomaron como factores: sitio, pareja de tratamiento (con jaula y sin jaula=bloque), mes de muestreo y como variable dependiente cobertura de cada grupo funcional. Como complemento, se realizó una prueba de Dunn *a posteriori* (Dunn 1961), de comparaciones múltiples. Asimismo, se realizó un análisis descriptivo del cambio del área de cobertura de los grupos funcionales en los cuadrantes con y sin jaula a partir de las fotografías tomadas.

**3.6.3 Actividad de herbivoría y comunidad de peces asociados:** Se realizó un análisis descriptivo de la composición de especies de peces, que fueron registradas en actividad de forrajeo en los cuadrantes del tratamiento dos, para ambos sitios. Se realizó una prueba de independencia de Chi-cuadrado entre las clases de tallas registradas de los peces que se encontraron forrajeando, y los sitios de muestreo. Así mismo, se realizó una Anova no paramétrica por rangos Kruskal Wallis ( $H'$ ), para determinar si existían diferencias estadísticamente significativas entre la talla del pez y el número de mordidas, previo a este análisis se comprobó la distribución no normal de los datos del número de mordidas; las diferencias se encontraron utilizando la prueba *a posteriori* de Dunn ( $p > 0,05$ ).

Para obtener la información de la tasa de herbivoría, se tomó el valor del número de mordidas para cada caso, se dividió por el área pastoreada y este resultado se dividió por el tiempo de actividad de forrajeo, obteniendo así el valor en número de mordidas por m<sup>2</sup>\*día. La diferencia entre la tasa de herbivoría en relación al tiempo, se halló utilizando un análisis de varianza de una vía (ANOVA P>0,05) para comparar por un lado, la tasa de herbivoría entre los nueve meses de muestreo y por otro lado la biomasa de peces forrajeros y los meses de muestreo.

$$Tasa\ de\ herbivoría = \frac{\# \text{ mordidas/area}}{\text{Tiempo (días)}}$$

Para obtener la estimación de los valores de biomasa por individuo y especie, se utilizaron por especie la regresión de longitud - peso y las constantes de crecimiento, obtenidas de la base de datos on line Fishbase (Froese y Pauly 2014); multiplicando la constante de crecimiento “a” por la talla del pez observado, elevado a la constante de crecimiento “b”.

$$Peso\ (g)\ cada\ pez = constante\ a * (talla)^{(constante\ b)}$$

Para la comparación de la tasa de herbivoría entre sitios, se realizó una prueba de U de Mann-Whitney (Wilcoxon P>0,05). Las comparaciones entre el número de mordidas de cada pez sobre el sustrato se realizaron usando un análisis de varianza no paramétrico, por rangos Kruskal Wallis (H'), P>0,05. Se realizó una prueba de t-Student (P>0,05) para comparar medias de los datos de Biomasa de peces forrajeros en cada sitio y para comparar cada mes, se realizó una prueba de ANOVA de comparación múltiple (P> 0,05).

Respecto a los datos obtenidos del censo de peces, se realizó un análisis de comparación de muestras independientes para determinar si existían diferencias significativas entre la biomasa de la composición de peces herbívoros para cada localidad, y otra prueba para comparar la biomasa por estación climática, en algunos casos se usó la prueba no paramétricas de U de Mann-Whitney (Wilcoxon), ya que las distribuciones de los datos de biomasa para todos los casos no cumplían los supuestos de normalidad. También se elaboró una correlación de Spearman (P>0,05), para relacionar la abundancia de peces herbívoros con el porcentaje de cobertura de macroalgas, la tasa de herbivoría y la cobertura de macroalgas. Para relacionar la tasa de herbivoría respecto a la biomasa de

peces forrajeros, se realizaron pruebas de correlación de Pearson ( $P > 0,05$ ). Usando el método propuesto por NEPA (2014), en donde se considera como el índice, la biomasa de los peces herbívoros y el indicador, el estado de salud arrecifal (Muy bueno, bueno, regular, pobre y crítico), se obtuvo el valor del indicador para cada sitio tomando los datos obtenidos en los censos realizados.

Finalmente para determinar la relación entre la complejidad topográfica y el ensamblaje de peces presentes, se tomaron los valores obtenidos de la distancia y la longitud de la cadena y se estimó la complejidad topográfica, empleando la siguiente ecuación (Arosón *et al.* 1994):

$$CT = 1 - (D/L)$$

Donde CT es el índice de complejidad vertical o topográfica, D es la distancia lineal medida sobre la cadena; y L es la longitud total de la cadena (10,8 m). Los valores del índice van de cero (complejidad nula) a uno (máxima complejidad). Se realizó una prueba de correlación de Pearson para cada sitio de muestreo y una prueba t- student para comparar los promedios de la complejidad topográfica de cada sitio.

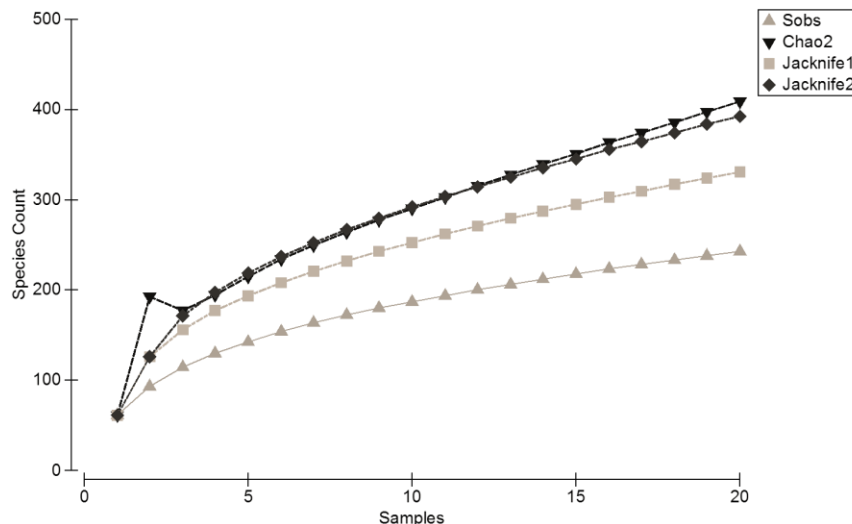
Para validar las pruebas de ANOVA utilizadas, se realizaron pruebas de bondad de ajuste para residuos, empleando la Prueba de Kolmogorov-Smirnov. Los análisis paramétricos y no paramétricos se hicieron con el programa Statgraphics *Centurion XV* (2006) y Sigmaplot V 11.0 (2008). Los análisis descriptivos se ejecutaron en Microsoft Excel (2010).

## 4. Resultados

### 4.1 Variación estacional en la comunidad de macroalgas arrecifales

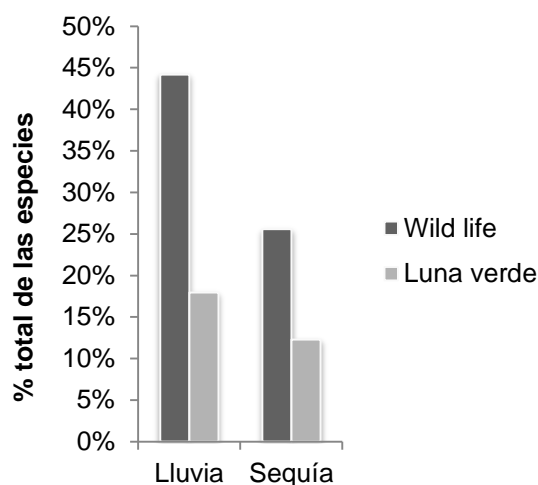
Se identificaron un total de 1746 especímenes de macroalgas, agrupados en 241 especies, 93 géneros y 40 familias. La mayoría de las especies identificadas correspondieron a algas de muy pequeño tamaño que se encontraban creciendo como epífitas de otras algas más grandes (ANEXO -Tabla 1). El phylum Rhodophyta fue el más representativo con el 73,37 % de las especies, seguido del phylum Chlorophyta 12,54 %, Heterokontophyta 8,65 % y Cyanophyta 5,44 %.

El esfuerzo de muestreo en ambos sitios, permitió registrar 50 % de las especies para el estimador Chao 2 y 70 % para Jackknife 1. Las curvas de acumulación no definen completamente una tendencia asintótica donde los estimadores alcanzan un nivel máximo de 400 especies (Fig. 3), es así como el valor de la riqueza observada (241 especies) no está cercano al valor esperado, indicando que aún puede seguir aumentando el número de especies si se maximiza el esfuerzo de muestreo.



**Figura 3.** Curvas de acumulación de especies. Sobs: riqueza observada; Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2: estimadores no paramétricos.

De las 241 especies determinadas, se identificaron 44 como nuevos registros para la Reserva de Biosfera *Seaflower*, 71 para el Caribe Colombiano y un registro (*Griffithsia capitata*) para el Atlántico occidental (ANEXO -Tabla 1). En cuanto a la composición estacional se encontró que la mayor riqueza de especies se registró durante la época de lluvia (62,12 % del total), en particular en Wild Life (44,8 %), mientras que la menor fue en época seca (37,87 % del total), siendo en Luna Verde el porcentaje más bajo (12,3 %), ver Fig. 4.



**Figura 4.** Porcentaje del total de especies identificadas agrupadas en época climática y sitio de muestreo.

A pesar de la corta distancia entre los dos sitios de muestreo (2 km a lo largo de la costa occidental) se encontró una baja similitud en composición de especies ( $J' = 0,47$ ), pero un número similar de especies registradas (188 en Wild Life y 171 en Luna Verde). También se registró una baja similitud de especies dentro y entre las épocas climáticas, para los dos sitios (Tabla 2).

**Tabla 2.** Especies compartidas y similitud en la composición de especies en los dos sitios. WL: Wild Life; LV: Luna Verde; S: época seca; LI: época de lluvia

**Similitud entre especies por época climática y por sitio**

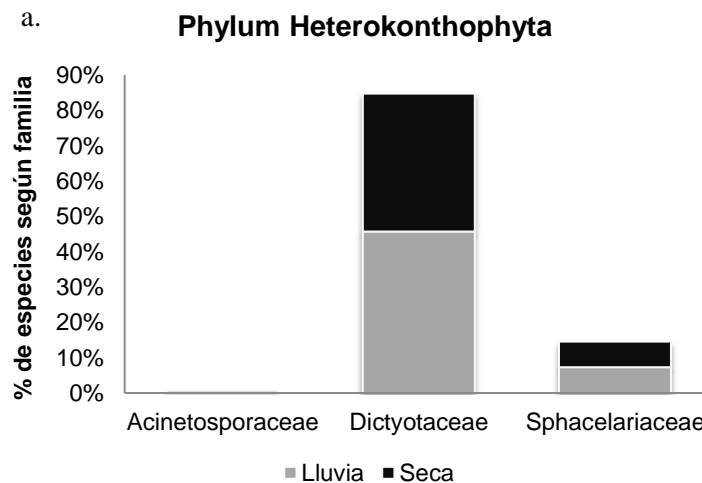
Sitios y época climática	WL-LV,S	WL-LV, LI	WL,LI-WL,S	LV,LI-LV,S
N° total de especies	95	149	152	75
N° de especies	19	38	58	16

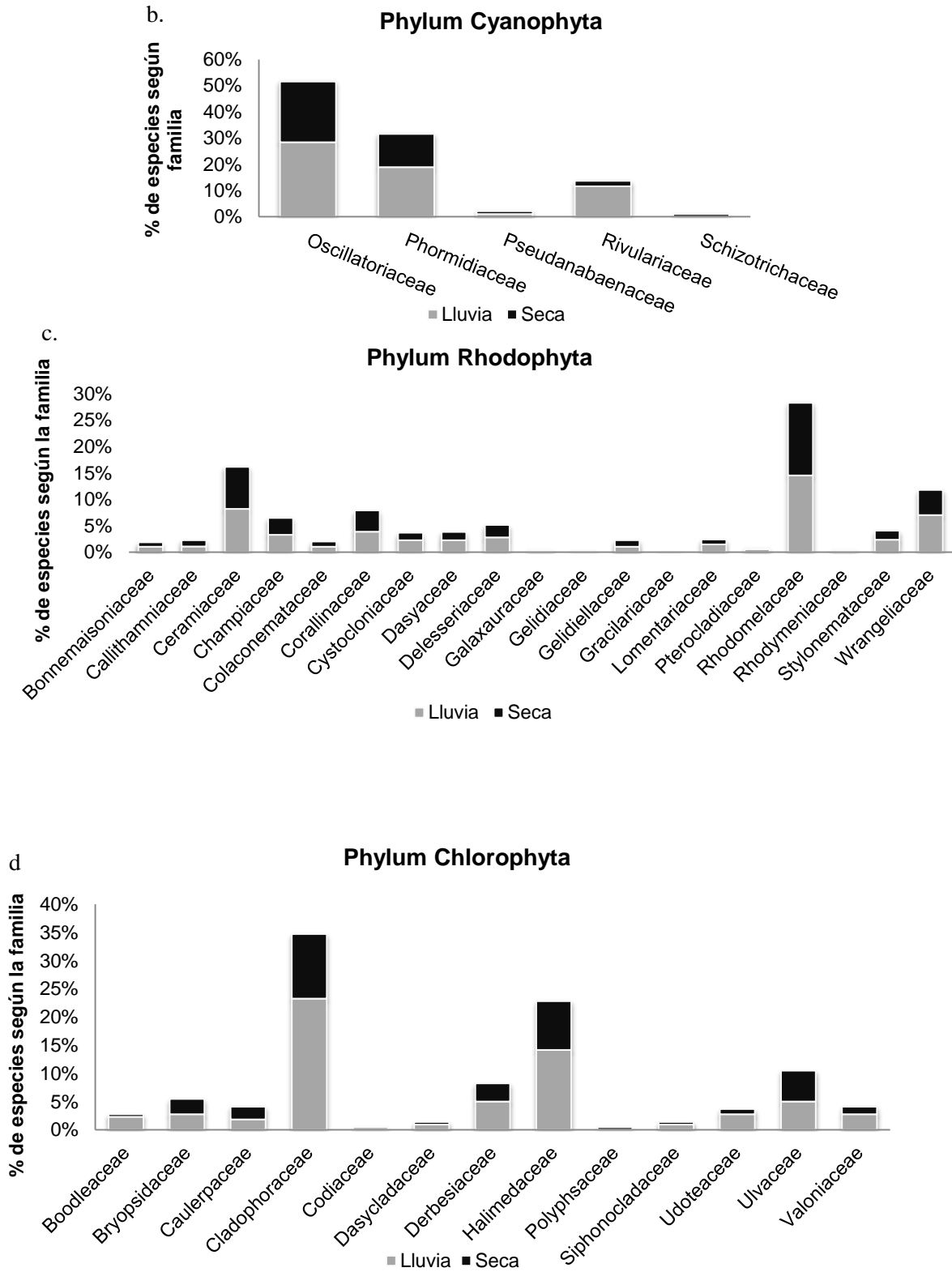
compartidas

Similitud Jaccard

	0,2	0,25	0,38	0,21

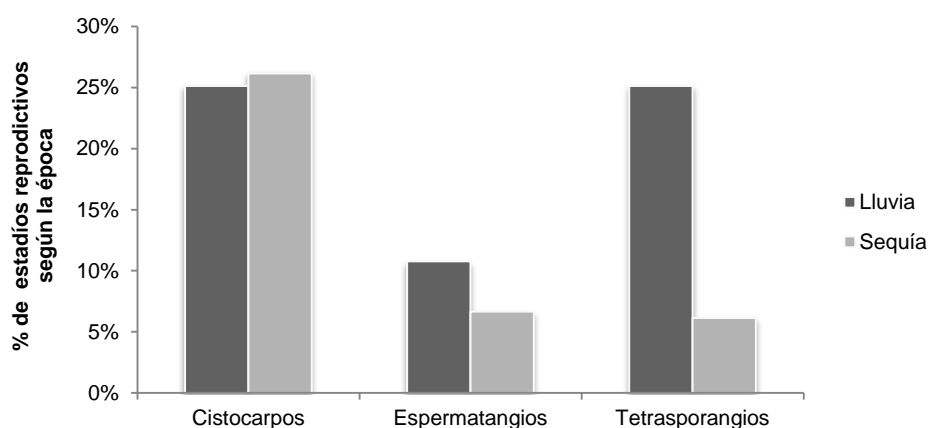
En las algas pardas (Heterokontophyta) la familia Dictyotaceae fue la más representativa, con 85 % de las especies. Para la época seca se sumó una familia más: Acinetosporaceae, con una representatividad del 1 % (Fig. 5a). En el grupo de las cianobacterias (Cyanophyta), las familias con mayor representatividad fueron Oscillatoriaceae, 52 % y Phormidiaceae, 31 %. La familia Rivulariaceae (14 %) tuvo una mayor representatividad durante la época de lluvia que en la época seca, contrario a Oscillatoriaceae, donde el número de especies fue mayor en época seca. La familia Schizotrichaceae se encontró únicamente en la época seca (Fig. 5b). El porcentaje de algas rojas (Rhodophyta) estuvo en su mayoría representado por la familia Rhodomelaceae (28 %), seguido de Ceramiaceae (16 %) y Wrangeliaceae (12 %). Gelidiellaceae y Gracilariaceae tuvieron representatividad únicamente en la época de lluvia (Fig. 5c). Para el caso de las algas verdes (Chlorophyta), la familia más representativa fue Cladophoraceae (35 %), seguida de Halimedaceae (22,84 %), Ulvaceae (11 %) y Derbesiaceae (8 %). La familia Codiaceae se encontró únicamente en época de lluvia y Polyphysaceae sólo en época seca (Fig. 5d).





**Figura 5.** Porcentaje de especies agrupadas por familia según el phylum al que pertenecen. a, Heterokontophyta; b, Cyanophyta; c, Rhodophyta y d, Chlorophyta.

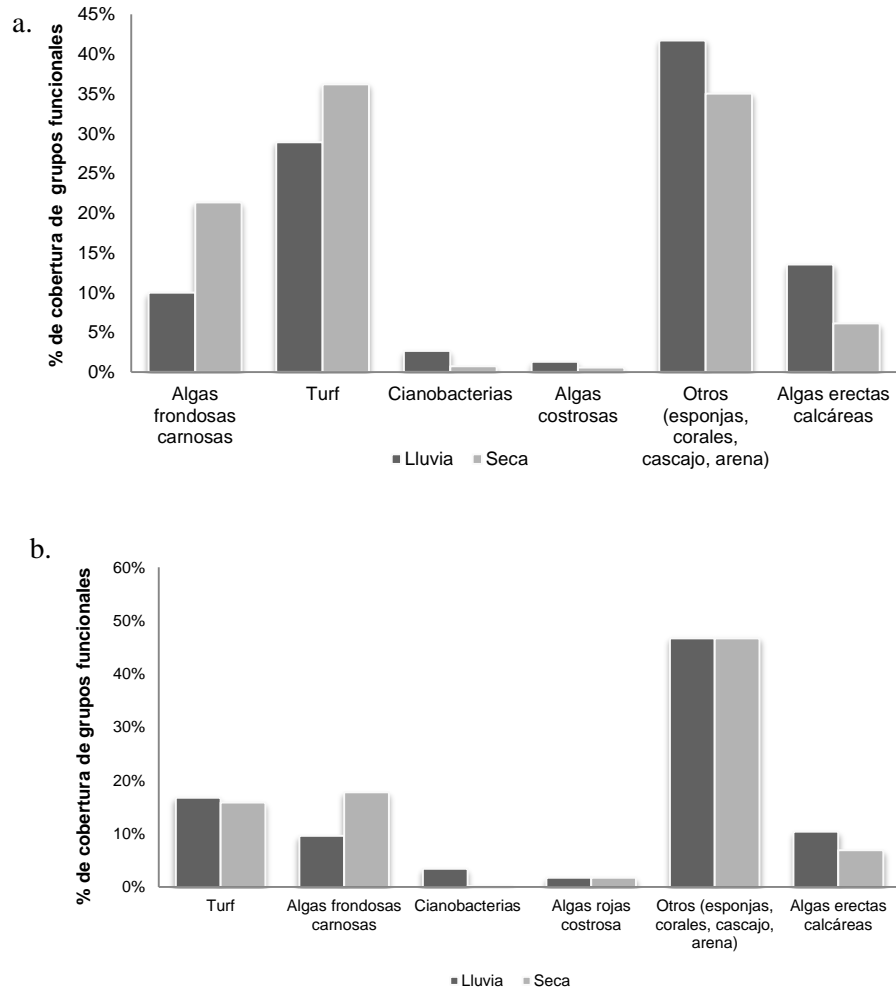
Debido a las características reproductivas de las algas rojas, se logró obtener información de los estadios reproductivos a través del tiempo de estudio, a diferencia de las verdes y pardas, donde la observación de estructuras reproductivas fue muy ocasional o nula en el caso de algunas especies. En Rhodophytas, se encontró que el porcentaje de presencia de cistocarpos en los especímenes observados fue mayor sobre los demás estadios para ambas épocas (25,13 % y 26,15 %). Algas con tetrasporangios tuvieron una representatividad de 25,12 % y 6,15 %, en época de lluvia y sequía respectivamente. Algas con espermatangios tuvieron una mayor representatividad en época de lluvia 10,76 %, que en sequía 6,66 % (Fig. 6).



**Figura 6.** Porcentaje de estadios reproductivos de las algas rojas (Rodophyta) en las diferentes épocas.

#### **4.1.1 Cobertura de grupos funcionales de macroalgas**

Para ambas épocas climáticas predominó la cobertura de turf, principalmente en la época seca de Luna Verde (36,20 %). La cobertura de algas frondosas carnosas tuvo mayor representatividad en época seca, siendo mayor en Luna Verde (21,33 %); la cobertura de algas erectas calcáreas dominó en época de lluvia siendo mayor en Luna Verde (13,53 %); y de cianobacterias registró un mayor porcentaje en época de lluvia, siendo mayor en Wild Life con un 3,46 %. (Fig. 7a y b). La cobertura de otros grupos, entre los que se encontraban corales, esponjas, arena y cascajo coralino, predominó en la época seca y de lluvia en Wild Life (46,7 %).



**Figura 7.** Porcentaje de cobertura de grupos funcionales de algas en cada sitio y época climática; a, Luna Verde; b, Wild Life.

Del porcentaje total de sustrato cuantificado *in situ* en cada estación climática, lo correspondiente al porcentaje de cobertura de macroalgas, turf, cianobacterias y algas costrosas calcáreas ACC, se describe en la tabla 3.

**Tabla 3.** Porcentaje y desviación estándar (%±DE) de la cobertura de grupos funcionales incluyendo en macroalgas las algas erectas calcáreas, erectas frondosas canosas y costrosas carnosas (*Lobophora variegata*).

Sitio	Grupo Funcional	% cobertura promedio en lluvia	% cobertura promedio en sequía
Luna Verde	Macroalgas	24,56 ±10,84	27,43±10,43
	Turf	24,82±17,07	36,2±16,31
	Cianobacterias	2,26±5,23	0,7±1,60
	Algas costrosas calcáreas	1,24±1,71	0,53±0,97
Wild Life	Macroalgas	23,18±10,84	26,06±11,14
	Turf	23,9±17,07	26,03±17,67
	Cianobacterias	2,19±5,23	0,45±1,28
	Algas costrosas calcáreas	1,38±1,71	1,15±1,72

Las pruebas de comparaciones de muestras independientes indicaron que para ningún caso se presentaron diferencias significativas en la cobertura de Macroalgas (U-test, P = 0,08), Turf (T-test, P = 0,30), Cianobacterias (U-test, P = 0,27) y algas costrosas coralinas (U-test, P = 0,06), según la época climática.

De acuerdo con la diferencia estacional en el porcentaje de cobertura de grupos funcionales, se encontró que para Wild Life la cobertura de algas frondosas calcáreas y algas frondosas carnosas tuvo diferencias significativas entre lluvia y sequía (U-test, P=0.00), mientras que la cobertura de Turf y la de algas costrosas, no mostraron diferencias para ambas épocas (U-test, P=0.55 y U-test, P=0.69 respectivamente). Respecto a los géneros más representativos, la cobertura de *Halimeda* spp., y *Dictyota* spp., mostraron variaciones significativas entre las dos épocas (U-test, P=0.00), mientras que para *Lobophora variegata* no se encontraron diferencias significativas en el cambio

del porcentaje de cobertura en lluvia y sequía (U-test,  $P=0.86$ ). Para el caso de Luna Verde, se encontraron diferencias significativas en todas las coberturas (U-test,  $P<0,05$ ), incluso al comparar los géneros *Halimeda*, *Dictyota*, y la especie *L. variegata*.

#### **4.2 Topografía local.**

Como complemento a los datos ambientales de las localidades, se tomaron los valores de complejidad topográfica, donde se obtuvo un valor promedio de 0,59 para Wild Life y 0,63 para Luna verde, estos valores demuestran una complejidad topográfica moderada para ambos sitios, siendo un poco mayor para Luna Verde ya que este sitio se caracterizó por presentar parches coralinos separados unos de otros, generando modificaciones topográficas importantes. Sin embargo, al comparar los valores de esta variable entre los sitios se encontró que no presentan diferencias significativas (T-test,  $P= 0,19$ ).

#### **4.3 Variables ambientales y cambio en la composición de macroalgas**

En la tabla 4 se presentan los promedios de las variables ambientales para cada sitio y época climática y en la tabla 5 las comparaciones con las coberturas resultantes de los principales géneros de macroalgas y la cobertura de turf. Para la época de lluvia, se observaron correlaciones bajas y moderadas para la mayoría de casos (Tabla 5). La cobertura de *Dictyota* tuvo una correlación negativa muy baja con pluviosidad y temperatura ( $r= -0,27$ ;  $p= 0,00$ ). *Halimeda* tuvo una correlación negativa muy baja con la el pH ( $r= -0,22$ ;  $p=0,02$ ) y una correlación positiva muy baja con pluviosidad ( $r=0,25$ ;  $p= 0,01$ ). Para *L. variegata* la correlación que presentó con profundidad que fue alta ( $r=0,71$ ;  $p= 0,0$ ). Las correlaciones que presentó con pluviosidad ( $r= 0,19$ ;  $p=0,03$ ) y temperatura ( $r=0,33$ ;  $p= 0,00$ ) fueron positivas. Para el caso de la cobertura de turf presentó una correlación negativa con la profundidad, ( $r=-0,45$ ;  $p=0,0$ ) y positiva baja con pluviosidad ( $r=0,29$ ;  $p=0,0$ ), salinidad ( $r=-0,24$ ;  $p=0,01$ ) y temperatura ( $r=-0,45$ ;  $p=0,00$ ).

**Tabla 4.** Promedio de las variables ambientales para casa sitio y época climática. LV: Luna Verde, WL: Wild Life.

Época-Sitio	Profundidad (m)	Temperatura °C	Salinidad	pH	Precipitación (mm)
Lluvia- LV	10,7	27,6	34,6	8,34	248,01
Seca - LV	10,7	27	35	8,42	47,3
Lluvia - WL	13,7	28,6	36	8,4	248,01
Seca - WL	13,7	27	37	8,5	47,3

**Tabla 5.** Correlación de Spearman entre variables ambientales y cobertura de géneros más representativos para la época de lluvia. CD, Cobertura de *Dictyota*; CH, Cobertura de *Halimeda*; CLb, Cobertura de *Lobophora variegata*

Variable	CD	CH	CLb	CT	Pf	pH	PI	Sa	T°
CD	1.0								
CH	0,03	1.0							
Valor P	0,72								
CLb	0,08	0,06	1.0						
Valor P	0,39	0,50							
Co	0,02	-0,15	-0,51						
Valor P	0,81	0,10	0						
CT	-0,23	-0,03	-0,35	1.0					
Valor P	0,01	0,77	0,00						
Pf	0,07	-0,09	0,71	-0,43	1.0				
Valor P	0,47	0,35	0	0					
pH	0,17	-0,22	-0,18	-0,03	0,15	1.0			
Valor P	0,06	0,02	0,05	0,71	0,10				
PI	-0,27	0,25	0,19	0,29	0,00	-0,76	1.0		
Valor P	0,00	0,01	0,03	0,00	0,96	0,00			
Sa	0,17	-0,18	0,11	-0,24	0,52	0,87	-0,57	1.0	
Valor P	0,06	0,05	0,25	0,01	0,00	0,00	0,00		
T°	-0,27	0,00	0,33	-0,45	0,51	-0,17	0,20	0,15	1.0

<b>Valor P</b>	<b>0,00</b>	<b>0,97</b>	<b>0,00</b>	<b>0,00</b>	<b>0,00</b>	<b>0,06</b>	<b>0,03</b>	<b>0,11</b>
----------------	-------------	-------------	-------------	-------------	-------------	-------------	-------------	-------------

En el ACP para la época de lluvia se usaron las tres primeras componentes que explicaron el 71,98 % de la variabilidad de los datos originales. El componente 1 mostró una relación positiva con la pluviosidad, la cobertura de *L. variegata* y la temperatura, mientras hubo una correlación negativa con pH y salinidad. El componente 2 mostró una correlación positiva con cobertura de turf y pluviosidad y negativa con profundidad, salinidad y temperatura. Estos datos corroboran lo obtenido en la correlación, evidenciándose también que la variabilidad de ciertos datos no se explica por el comportamiento de algunas variables en particular. El componente 3 mostró una correlación negativa representativa con cobertura de *Dictyota* y de *Halimeda*, las demás correlaciones fueron neutras (Fig. 8a).

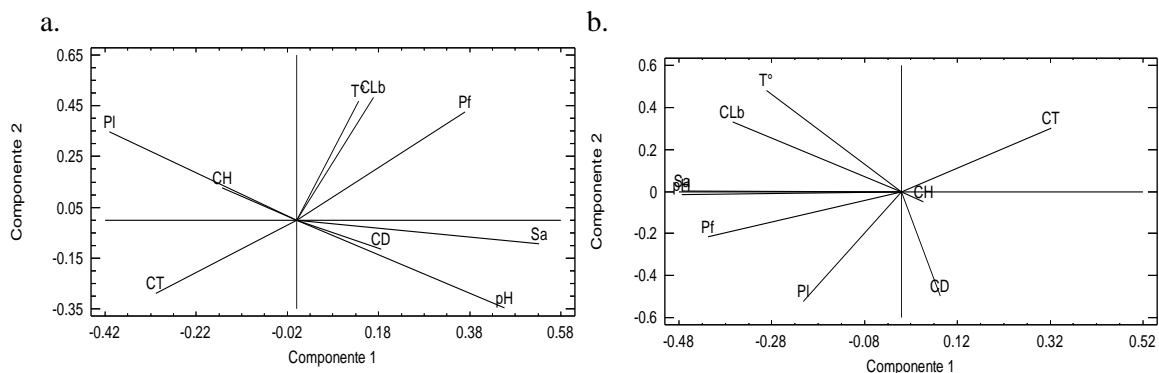
Las correlaciones para la época seca, variaron entre bajas, moderadas y altas (Tabla 6). En el caso de la cobertura de *Dictyota*, ésta tuvo una correlación moderada positiva con la pluviosidad ( $r=0,53$ ;  $p=0,0$ ) y moderada negativa con salinidad ( $r=-0,42$ ;  $p=0,0$ ) y temperatura ( $r=-0,63$ ;  $p=0,0$ ). La cobertura de *Halimeda* no mostró correlación significativa con ninguna variable ambiental. Para el caso de *L. variegata*, la cobertura tuvo una correlación positiva alta con pH ( $r=0,81$ ;  $p=0,0$ ), salinidad ( $r= 0,89$ ;  $p=0,0$ ) y temperatura ( $r= 0,77$ ;  $p=0,0$ ); también tuvo una correlación positiva moderada con profundidad ( $r= 0,60$ ;  $p=0$ ) y negativa baja con pluviosidad ( $r=-0,36$ ;  $p=0,01$ ). La cobertura de turf tuvo una correlación negativa moderada con pH ( $r=-0,60$ ;  $p=0,0$ ) y profundidad ( $r=-0,75$ ;  $p=0,0$ ) y una correlación negativa baja con salinidad( $r=-0,46$ ;  $p=0,0$ ).

**Tabla 6.** Correlación de Spearman entre variables ambientales y cobertura de géneros más representativos para la época de seca. CD, Cobertura de *Dictyota*; CH, Cobertura de *Halimeda*; CLb, Cobertura de *Lobophora variegata*

	CD	CH	CLb	CT	pH	PI	Pr	Sa	T°
<b>CD</b>	1.0								
<b>CH</b>	-0,06	1.0							
<b>Valor P</b>	<b>0,67</b>								
<b>CLb</b>	-0,41	-0,07	1.0						
<b>Valor P</b>	<b>0,00</b>	<b>0,59</b>							
<b>Co</b>	0,22	-0,02	-0,81						

<b>Valor P</b>	<b>0,08</b>	<b>0,87</b>	<b>0</b>						
<b>CT</b>	-0,28	0,01	-0,36	1.0					
<b>Valor P</b>	<b>0,03</b>	<b>0,94</b>	<b>0,01</b>						
<b>pH</b>	-0,22	0,02	0,81	-0,60	1.0				
<b>Valor P</b>	<b>0,08</b>	<b>0,87</b>	<b>0</b>	<b>0</b>					
<b>PI</b>	0,53	0,22	-0,36	-0,23	0	1.0			
<b>Valor P</b>	<b>0</b>	<b>0,09</b>	<b>0,01</b>	<b>0,08</b>	<b>1</b>				
<b>Pr</b>	0,04	0,01	0,60	-0,75	0,88	0,25	1.0		
<b>Valor P</b>	<b>0,74</b>	<b>0,96</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,05</b>			
<b>Sa</b>	-0,42	-0,02	0,89	-0,46	0,94	-0,32	0,72	1.0	
<b>Valor P</b>	<b>0,00</b>	<b>0,85</b>	<b>0</b>	<b>0,00</b>	<b>0</b>	<b>0,02</b>	<b>0,00</b>		
<b>T°</b>	-0,63	-0,10	0,77	-0,07	0,58	-0,77	0,25	0,82	1.0
<b>Valor P</b>	<b>0</b>	<b>0,46</b>	<b>0</b>	<b>0,60</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,05</b>	<b>0</b>	

En el ACP para la época seca, se usaron también las tres primeras componentes que explicaron 87,18 % de la variabilidad de los datos originales. El componente uno mostró una correlación positiva con cobertura de turf, mientras hubo correlación negativa con el pH, profundidad, salinidad y temperatura. El componente dos mostró una correlación positiva con la cobertura de *Dictyota*, pluviosidad y profundidad; y una correlación negativa con la cobertura de *L. variegata* y temperatura, como lo corrobora la correlación realizada previamente. El componente tres mostro una correlación positiva representativa de cobertura de *Halimeda*. Las demás correlaciones fueron neutras (Fig. 8b).



**Figura 8.** Análisis de componentes principales para las dos épocas climáticas. a. Lluvia; b, Sequía; Pf, Profundidad; T°, Temperatura; Sa, Salinidad; PI, Pluviosidad; pH; CH, cobertura de *Halimeda*.; CD, cobertura de *Dictyota*.; CT, Cobertura Turf; CLb, Cobertura *Lobophora variegata*.

#### 4.4 Cambio en la cobertura de grupos funcionales de macroalgas en presencia y ausencia de herbívoros

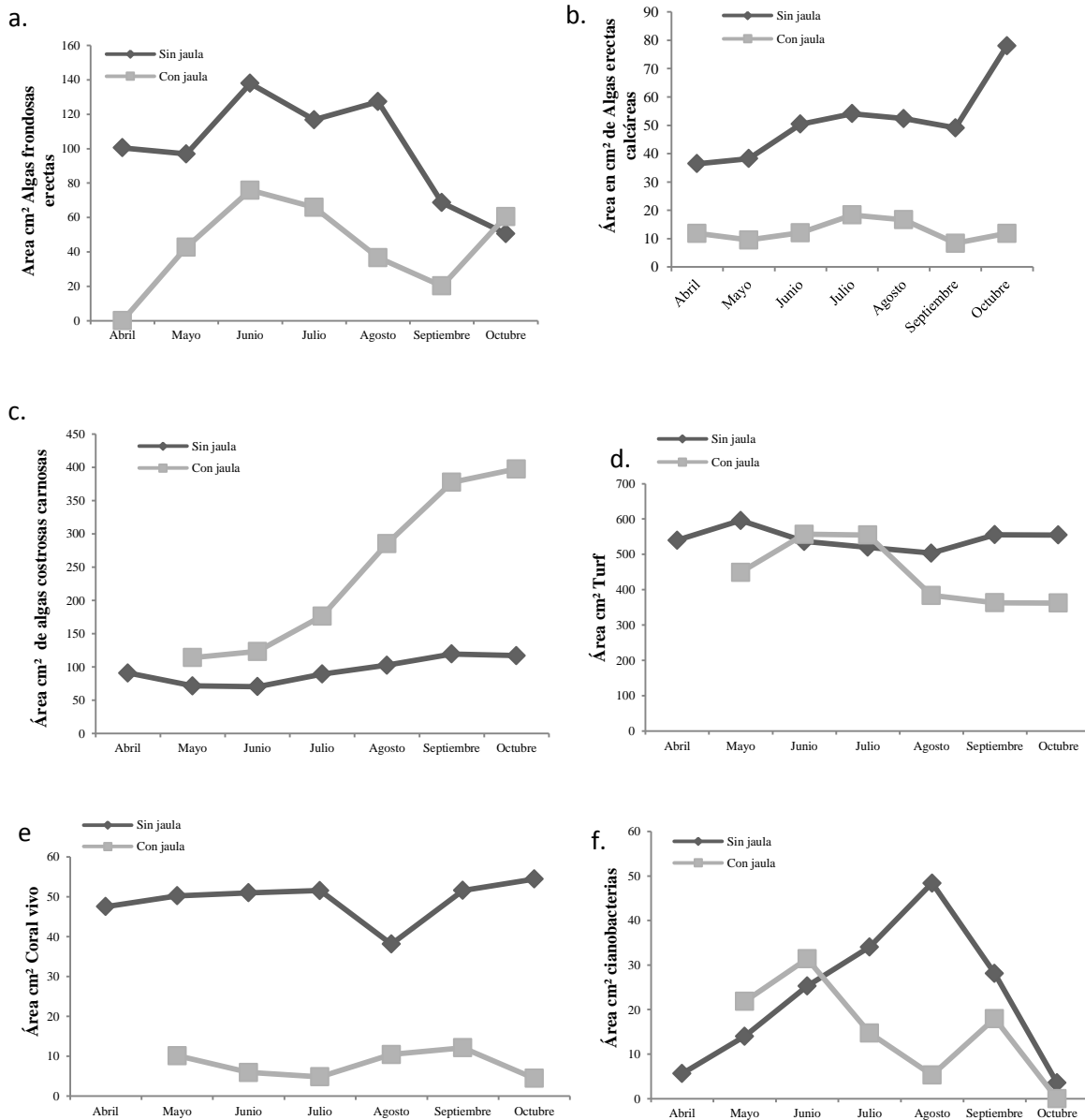
El cambio en el área que ocupaba cada grupo funcional dentro de los cuadrantes del tratamiento uno y dos tuvieron variaciones mensuales importantes, sin embargo son evidentes los cambios en los sustratos sometidos a exclusión a los que se dejaron libres. De los tratamientos con jaula y sin jaula, el análisis multivariado indicó que solo en el caso de la cobertura de turf (ANOVA,  $F=1,00$ ;  $P=0,42$ ), de las algas erectas calcáreas como el caso de *Halimeda* ( $H'=7,70$ ;  $P=0,26$ ) y la cobertura coralina ( $H'=1,61$ ;  $P=0,95$ ), no se presentaron diferencias en cuanto a la cobertura a través de los meses de muestreo, pero para todos los demás casos hay diferencias en cuanto a la cobertura del grupo funcional por tratamiento y sitio de muestreo (Tabla 7). Estas diferencias son importantes y se deben en principio a que las coberturas iniciales de los grupos funcionales no fueron las mismas para cada cuadrante, entonces es de esperarse que existan variaciones entre tratamientos y sitios. Ahora, el que no existan variaciones a lo largo de los meses de muestreo para la cobertura de turf, algas erectas calcáreas y cobertura de coral, indica que estos componentes se mantuvieron y no estuvieron fuertemente afectados por herbivoría o cambios estacionales.

Para la cobertura de algas frondosas erectas, *Dictyota* principalmente, se observó que las fluctuaciones a través de los meses fueron similares para tratamientos con o sin jaula con algunas pequeñas fluctuaciones en el caso de Wild Life (Fig. 9a). Estas variaciones pudieron ser debidas a la actividad de herbivoría sobre *Dictyota* pues en los datos registrados para los cuadrantes libres, esta alga parda fue la segunda que más eventos de forrajeo presentó (Tabla 9), no obstante es evidente que la influencia del efecto de herbivoría no fue determinante en el cambio de cobertura, mientras si lo fueron los cambios debidos al ambiente (Fig. 9 y 10a).

Para el caso de la cobertura de algas costrosas carnosas (*L. variegata*), se evidencia que en Wild Life (Fig. 9b), si hay una variación dependiente de la influencia de herbivoría, ya que, por un lado, se reduce la cobertura de ésta especie en los cuadrantes libres, mientras aumenta en las jaulas de exclusión además es el tercer sustrato que mayor número de mordidas recibió por parte de los herbívoros (Tabla 9). El hecho de no haberse

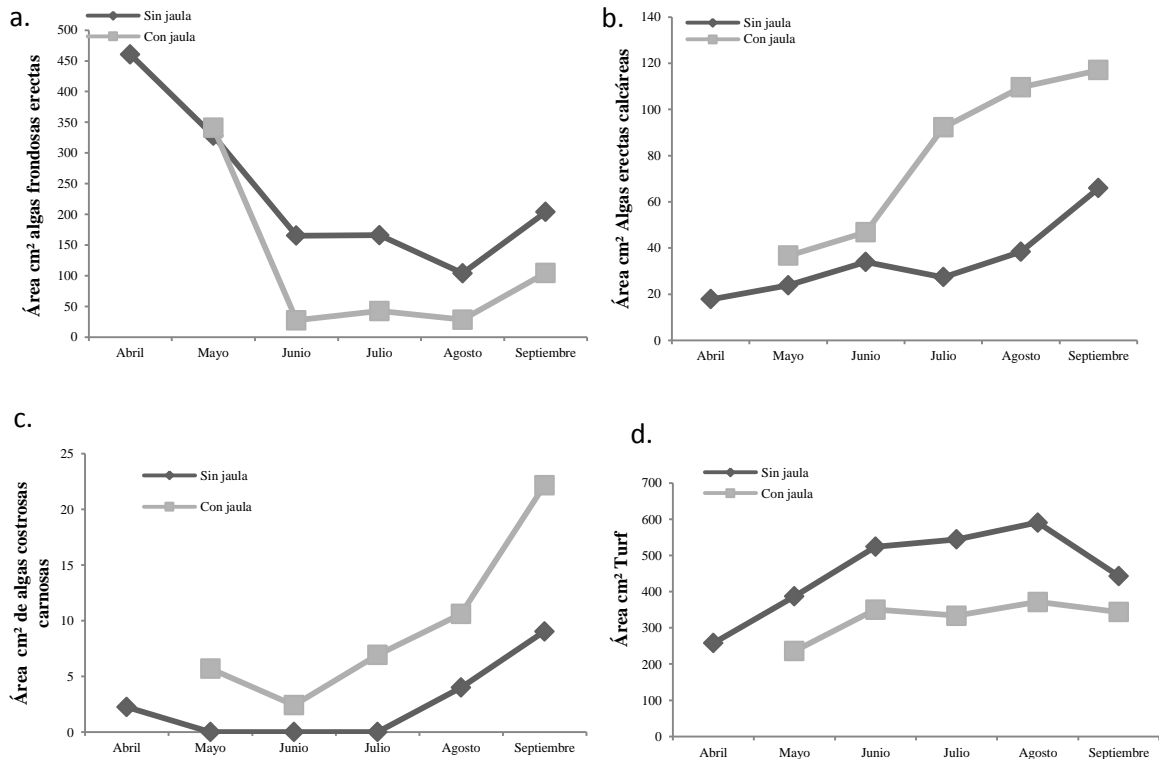
encontrado el mismo patrón en Luna Verde pudo ser debido a que la cobertura de ésta alga fue baja a diferencia de la cobertura en Wild Life (11,15 % en Wild Life y 1,33 % en Luna Verde).

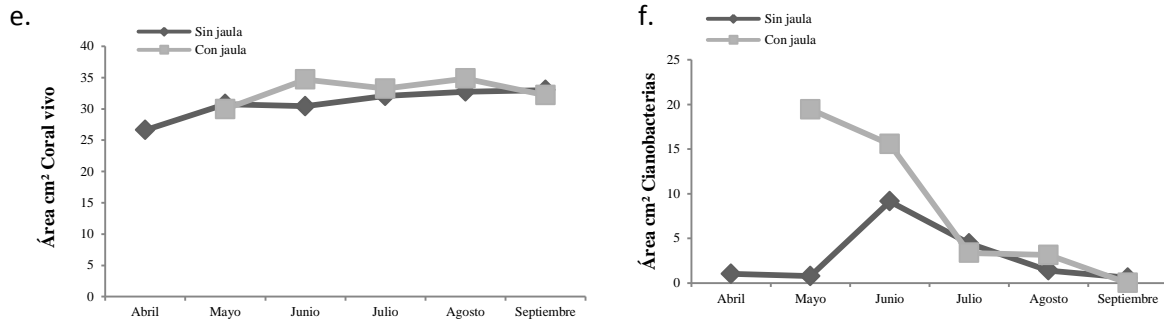
Para el caso de la cobertura de cianobacterias, en Wild Life se observó que en el sustrato sin jaula inicialmente aumentó hasta un máximo pico en el mes de junio, luego disminuyó hasta el último mes de muestreo, en el caso de la cobertura sometida a una jaula de exclusión, ésta presentó variaciones mensuales presentando un pico en junio que luego descendió en agosto y volvió a subir levemente en septiembre (Fig. 9f). Para Luna Verde se presentaron reducciones en cobertura significativos a partir de junio (Fig. 10f).



**Figura 9.** Cambio en el área de cobertura de los grupos funcionales de macroalgas, cianobacterias y corales, en Wild Life, comparando cuadrantes libres y jaulas de exclusión de peces herbívoros. a, algas frondosas erectas; b, algas erectas calcárea; c, algas costrosas carnosas; d, Turf; e, coral vivo; f, cianobacterias.

El ANOVA multifactorial realizado para cada grupo funcional, tratamiento, sitio y mes de muestreo (Tabla 7), corroboró los datos de las variaciones mensuales evidentes que se presentaron para cada grupo funcional en cada sitio. Así mismo, en la columna del test de Dunn, se muestran las combinaciones de los meses en los que se presentó ésta diferencia; las combinaciones que no se registraron, corresponden a aquellas donde la variación fue tan grande que estadísticamente no fue posible compararlas.





**Figura 10.** Cambio en el área de cobertura de los grupos funcionales de macroalgas, cianobacterias y corales, en Luna Verde, comparando cuadrantes libres y jaulas de exclusión de peces herbívoros. a, algas frondosas erectas; b, algas erectas calcárea; c, algas costrosas carnosas; d, Turf; e, coral vivo; f, cianobacterias.

De acuerdo a la comparación entre tratamientos, hubo diferencias significativas para todos los casos en la cobertura de grupos funcionales (Tabla 7), al comparar ésta, en tratamientos con jaula y sin jaula de exclusión de herbívoros ( $H'$ ;  $P < 0,05$ ). Del mismo modo, hubo diferencias significativas al comparar la cobertura de los grupos funcionales entre Wild Life y Luna Verde ( $H'$ ;  $P < 0,05$ ).

**Tabla 7.** Análisis de varianza de cada grupo funcional y cobertura coralina por cada factor: mes, tratamiento y sitio.

Factor	Normalidad	Anova / Kruskal Wallis	Test de Dunn		
			Comparación	Diferencia de rangos	$P < 0,05$
<b>CIANOBACTERIAS</b>					
Mes (abril – octubre)	( $P < 0,05$ )	( $P = 0,00$ )	Junio vs Octubre *	64,609	No
Tratamiento (con jaula y sin jaula)	( $P < 0,05$ )	( $P = 0,02$ )	Sin Jaula vs Con Jaula	18,976	Si
Sitio (Luna Verde y Wild Life)	( $P < 0,05$ )	( $P = < 0,00$ )	Wild Life vs Luna Verde	42,790	Si
<b>ALGAS COSTROSAS CARNOSAS</b>					
Mes (abril – octubre)	( $P < 0,05$ )	( $P = < 0,00$ )	Octubre vs Junio Octubre vs Abril Octubre vs Julio Octubre vs Mayo Octubre vs Agosto	120,633 106,167 96,083 95,800 84,073	Si Si Si Si Si

			Octubre vs Septiembre	71,200	No
			Septiembre vs Junio	49,433	Si
			Septiembre vs Abril	34,966	No
			Agosto vs Junio	36,561	No
			*		
<b>Tratamiento (con jaula y sin jaula)</b>	(P < 0,05)	(P = 0,00)	Con jaula vs Sin jaula	28,357	Si
<b>Sitio (Luna Verde y Wild Life)</b>	(P < 0,05)	(P = <0,00)	Wild Life vs Luna Verde	128,110	Si
<b>ALGAS ERECTAS CALCÁREAS</b>					
<b>Mes (abril – octubre)</b>	(P < 0,05)	(P = 0,26)			
<b>Tratamiento (con jaula y sin jaula)</b>	(P < 0,05)	(P = 0,00)	Sin jaula vs Con Jaula	26,944	Si
<b>Sitio (Luna Verde y Wild Life)</b>	(P < 0,05)	(P = 0,00)	Wild Life vs Luna Verde	28,316	Si
<b>ALGAS ERECTAS FRONDOSAS</b>					
<b>Mes (abril – octubre)</b>	(P < 0,05)	(P = 0,00)	Abril vs Agosto	88,817	Si
			Abril vs Junio	78,108	Si
			Abril vs Julio	71,125	No
			Mayo vs Agosto	43,501	No
			*		
<b>Tratamiento (con jaula y sin jaula)</b>	(P < 0,05)	(P = <0,00)	Sin Jaula vs Con Jaula	74,533	Si
<b>Sitio (Luna Verde y Wild Life)</b>	(P < 0,05)	(P = <0,00)	Wild Life vs Luna Verde	37,663	Si
<b>TURF</b>					
<b>Mes (abril – octubre)</b>	(P = 0,05)	(P = 0,42)			
			<b>Prueba de igualdad de varianza:</b>		
			(P = 0,46)		
<b>Tratamiento (con jaula y sin jaula)</b>	(P = 0,78)	(P = <0,00)	Sin Jaula vs Con Jaula	56,959	Si
			<b>Prueba de igualdad de varianza:</b>		
			(P < 0,05)		
<b>Sitio (Luna Verde y Wild Life)</b>	(P = 0,31)	(P = <0,00)	Wild Life vs Luna Verde	40,334	Si
			<b>Prueba de igualdad de varianza:</b>		
			(P < 0,05)		
<b>CORAL</b>					
<b>Mes (abril – octubre)</b>	(P < 0,05)	(P = 0,95)			
<b>Tratamiento (con jaula y sin jaula)</b>	(P < 0,05)	(P = <0,00)	Sin Jaula vs Con Jaula	56,921	Si

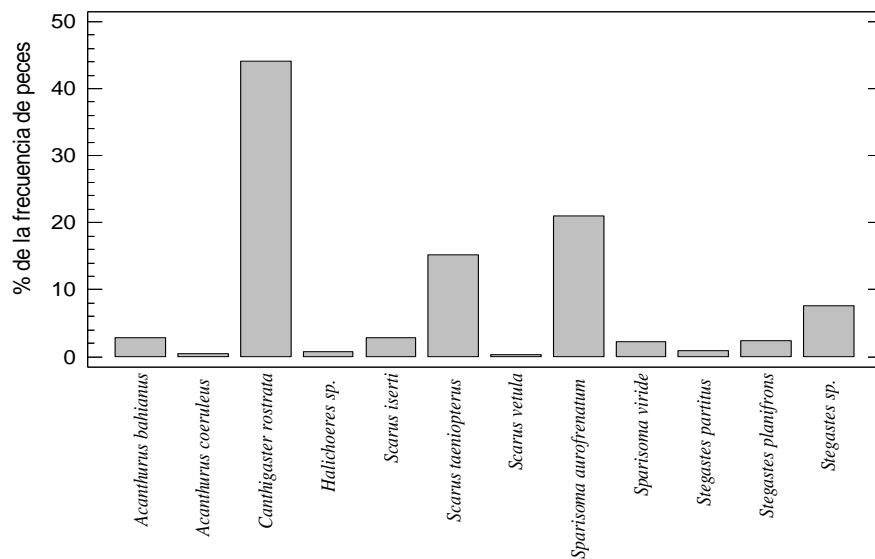
Sitio (Luna Verde y Wild Life)	(P < 0,05)	(P = 0,01)	Wild Life vs Luna Verde	22,101	Si
--------------------------------	------------	------------	-------------------------	--------	----

\*Variación muy grande entre las comparaciones a realizar

#### 4.4.1 Herbivoría y el rol estacional de los diferentes tipos de peces macroherbívoros sobre los grupos funcionales de macroalgas

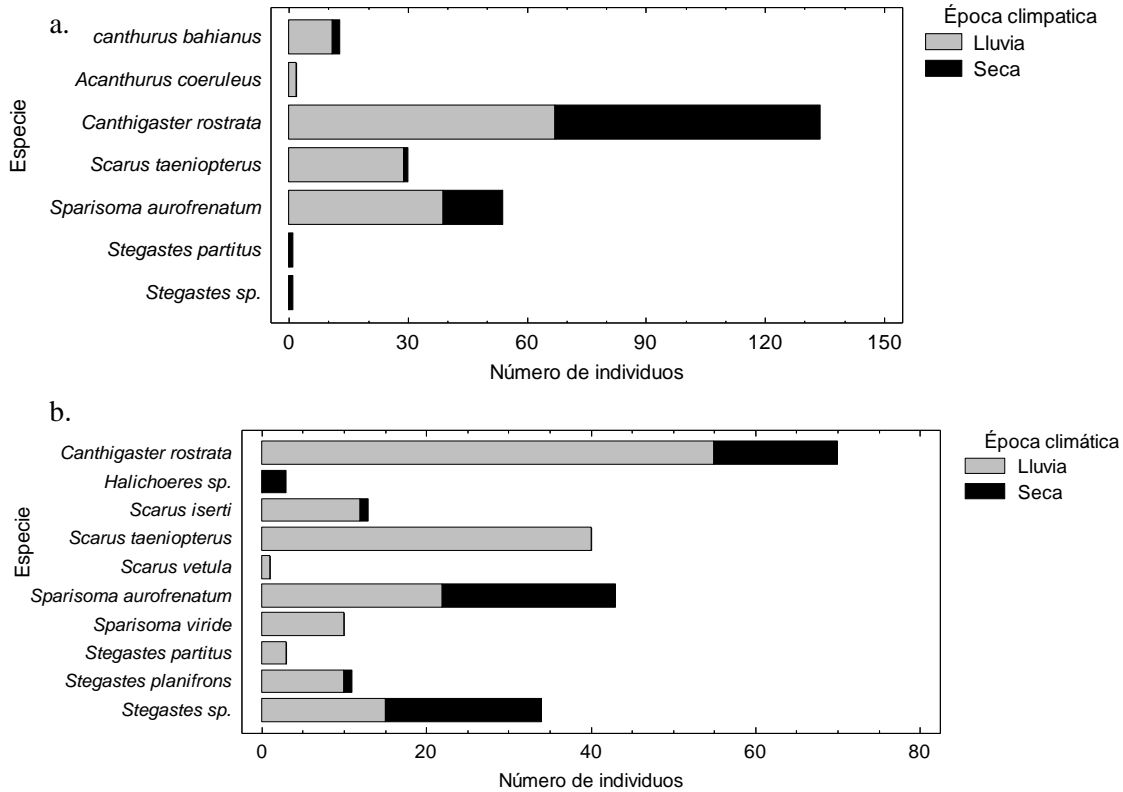
Se analizaron en total 83,33 horas de video; 41,66 horas para cada sitio, obtenidas de los video-cuadrantes establecidos en el Tratamiento dos. Se registraron en total 463 peces realizando actividad de forrajeo.

En Luna Verde, se determinó un total de siete especies, agrupadas en cinco géneros. Para Wild Life un total de diez especies, agrupadas en cinco géneros, uno de ellos *Halichoeres* sp., caracterizado por alimentarse principalmente de invertebrados (Randall 1967). Del total de las especies registrada forrajeando, las más frecuentes fueron *Canthigaster rostrata* con 44,12 % de frecuencia de actividad de forrajeo, seguida de *Sparisoma aurofrenatum* (20,99 %) y *Scarus taeniopterus* (15,12 %) (Fig. 11).



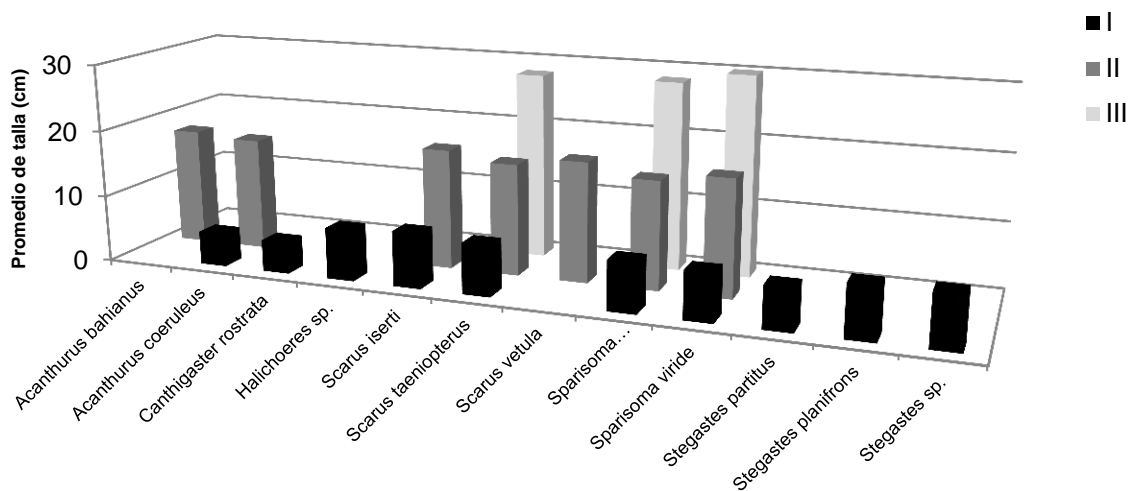
**Figura 11.** Porcentaje de la frecuencia de especies que se observaron forrajeando los cuadrantes del tratamiento 2.

Para la época de lluvia y seca, se encontró relación con la frecuencia de individuos de las especies registradas ( $X^2 = 0,00$ ). Por lo tanto, el valor observado de especie para un caso en particular está relacionado con su valor en la estación climática (Fig. 12)



**Figura 12.** Total de especies y número de individuos registrados forrajeando en los cuadrantes del tratamiento 2. a, especies registradas en Luna Verde y b, especies registradas en Wild Life.

De las especies de peces identificadas, se registraron tres clases de tallas: talla I (1-10 cm), talla II (11-20 cm) y talla III (21-30 cm). Para el caso de *Sparisoma aurofrenatum*, *Scarus taeniopterus* y *Sparisoma viride*, se reportaron clases de talla I, II y III (Fig. 13). No se encontró relación de dependencia entre las clases de tallas registradas y los dos sitios de muestreo ( $X^2= 0,13$ ). Se determinó que hay diferencias significativas entre la talla del pez y el número de mordidas ( $H'= 7,54$ ;  $P=0,02$ ), encontrando que las tallas I y II muestran diferencias significativas con respecto a las demás (Dunn's,  $P<0,05$ ).



**Figura 13.** Distribución de las clases de talla respecto a la talla real observada para las especies registradas en actividad de forrajeo

Se encontraron diferencias significativas entre el total de número de mordidas y los sitios de muestreo ( $H' = 6,87$ ;  $P = 0,00$ ); así como entre el número de mordidas y el sitio-estación climática ( $H' = 9,97$ ;  $P = 0,01$ ) indicado que son diferentes las medianas de cada grupo de datos. Cabe resaltar que los valores observados de forrajeo, tuvieron mayor representatividad en la época de lluvia (Tabla 8).

**Tabla 8.** Promedio del número de mordidas por sitio y época climática.

Época- sitio	Valores observados	Promedio número de mordidas por pez
Lluvia-Luna Verde	147	3,68 ± 4,33
Lluvia-Wild Life	167	4,67 ± 5,97
Seca-Luna Verde	87	3,73 ± 3,48
Seca-Wild life	60	3,55 ± 4,19
<b>Total</b>	<b>461</b>	<b>4,03 ± 4,85</b>

Los valores de la frecuencia de mordidas estuvieron representados por la especie *C. rostrata*, donde el mayor número de mordidas se registró sobre turf, seguido por *S. taeniopterus* y *S. aurofrenatum* sobre el mismo sustrato. El segundo sustrato sobre el que más se observó actividad de forrajero fue sobre *Dictyota* spp., donde la mayor cantidad de mordidas fueron propiciadas por *S. aurofrenatum*, seguido de *C. rostrata*. En tercer lugar está la especie *L. variegata*, que estuvo en su mayoría pastoreada por *S. aurofrenatum*, seguida de *C. rostrata*. En cuarto lugar, el sustrato forrajado fueron algas del género *Halimeda*, que también estuvo pastoreado por *S. aurofrenatum* en primer lugar y *C. rostrata* en segundo lugar. Por último, el sustrato Coral, solo se observó un evento de forrajeo por la especie *C. rostrata* (Tabla 9). Asimismo, se encontró que además de la talla, la especie genera diferencias en el número de mordidas (ANOVA,  $F= 4,20$ ;  $P= 0,01$ ), evidenciando que estos factores tuvieron un efecto estadísticamente significativo sobre la variable mordidas, contrario a el factor sustrato (ANOVA,  $F= 2.01$ ;  $P= 0,09$ ).

**Tabla 9.** Número de mordidas total y según la especie y el sustrato

Especie/Sustrato	Coral	<i>Dictyota</i>	<i>Halimeda</i>	<i>Lobophora variegata</i>	Turf	Total por Fila
<i>Acanthurus bahianus</i>	0	5	1	0	7	13
<i>Acanthurus coeruleus</i>	0	2	0	0	0	2
<i>Canthigaster rostrata</i>	1	24	5	8	166	204
<i>Halichoeres sp.</i>	0	1	0	0	2	3
<i>Scarus iserti</i>	0	1	0	2	10	13
<i>Scarus taeniopterus</i>	0	8	1	4	57	70
<i>Scarus vetula</i>	0	0	0	0	1	1
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	0	27	15	10	45	97
<i>Sparisoma viride</i>	0	0	1	0	9	10
<i>Stegastes partitus</i>	0	0	0	0	4	4
<i>Stegastes planifrons</i>	0	0	0	0	11	11
<i>Stegastes sp.</i>	0	2	0	0	33	35
<b>Total</b>	1	70	23	24	345	463

#### 4.4.2 Tasa de herbivoría de peces

La mayor tasa de herbivoría se registró para julio en la localidad de Luna Verde, seguida por febrero en el mismo lugar. Los valores más bajos, se registraron para mayo en Wild

Life y en abril en el mismo sitio (Tabla 10). Sin embargo, se encontró que no hay una diferencia significativa entre la tasa de herbivoría y los nueve meses en los que se realizó el muestreo (ANOVA,  $F=0,62$ ;  $P=0,74$ ). Asimismo, tampoco se encontraron diferencias entre sitios y tasa de herbivoría (U-test=-3,5;  $P=0,75$ ). El tipo de sustrato forrajado por los peces estuvo en su mayoría representado por mordidas sobre sustrato "Turf", principalmente por la especie *C. rostrata*. Sin embargo, independientemente del sustrato, la cantidad de mordidas por pez por evento de forrajeo fue similar (ANOVA,  $F=0,62$ ;  $P = 0,47$ ).

**Tabla 10.** Tasa de herbivoría por mes muestreado y por sitio. LV: Luna Verde; WL, Wild

Life	
Tasa de herbivoría # mordidas	
/m <sup>2</sup> /dia <sup>-1</sup>	
Mes-Sitio	Día activo
Feb_LV	3310,19
Feb_WL	1319,44
Mar_WL	1725,33
Abr_LV	898,81
Abr_WL	293,31
May_LV	339,51
May_WL	157,92
Jun_LV	371,29
Jun_WL	1690,82
Jul_LV	5964,05
Jul_WL	429,89
Ag_LV	1783,52
Ag_WL	937,5
Sp_LV	894,31
Sp_WL	3233,97
Oc_WL	3119,31

## 4.5 Composición y biomasa de peces herbívoros en los sitios de estudio

### 4.5.1 Biomasa de peces en actividad de forrajeo

A partir de los valores de la talla, se obtuvo la biomasa de peces por metro cuadrado por sitio y estación climática (Tabla 11). La variación en la biomasa de peces que se observaron forrajeando en los cuadrantes, por sitio de muestreo, no presentó variación significativa ( $t = 1,03$ ;  $P = 0,31$ ); así mismo, no se encontró variación significativa en la biomasa de peces por mes de muestreo (ANOVA,  $F = 0,68$ ;  $P = 0,69$ ). Como era de esperarse, la correlación de Pearson para relacionar biomasa con tasa de herbivoría, mostró una correlación positiva  $r = 0,74$  y el coeficiente fue significativo ( $P = 0,02$ ) para la biomasa y tasa de herbivoría en Wild Life, para el caso de Luna verde, también mostró una correlación positiva ( $r = 0,87$  y  $P = 0,00$ ).

**Tabla 11.** Biomasa total y por metro cuadrado  $m^2$  de las especies registradas forrajeando en los cuadrantes por mes y sitio de muestreo, LV: Luna Verde; WL, Wild Life.

Mes-Sitio	Total peces	Biomasa gramos totales	Biomasa $g/m^2$
Feb_LV	33	940,61	5225,61
Feb_WL	21	412,82	2293,44
Mar_WL	23	792,68	4403,78
Ab_LV	30	217,8	806,67
Ab_WL	5	25,48	141,56
My_LV	24	1064,48	2956,89
MY_WL	11	1193,92	3316,44
Jun_LV	27	1907,78	7065,85
Jun_WL	37	512,33	1423,14
Jul_LV	26	4717,69	52418,78
Jul_WL	5	121,74	676,33
Ag_LV	54	2760,11	10222,63
Ag_WL	26	848,16	4712
Sp_LV	41	640,72	2464,31
Sp_WL	79	2062,16	7637,63

<b>Oc_WL</b>	21	3553,88	19743,78
--------------	----	---------	----------

#### 4.5.2 Composición y biomasa de especies censadas

Para la época seca (mayo de 2013) en la localidad de Luna Verde, se identificó un total de 37 especies, agrupadas en 28 géneros y 17 familias. En Wild Life, se registraron 39 especies agrupadas en 26 géneros y 17 familias. Se obtuvo que la mayor riqueza de especies correspondió la familia Pomacentridae (11,84 % en Wild Life y 10,53 % en Luna Verde), seguido de Scaridae (7,89 % en Wild Life y 5,26 % en Luna Verde) y las que tuvieron menos representatividad fueron Carangidae y Apogonidae (1,32 % en Wild Life y 0% en Luna Verde), Kyphosidae y Sparidae (1,32 % en Luna Verde y 0 % en Wild Life) (Fig. 14a). Para la época de lluvia (octubre 2013) en la localidad de Luna Verde, se identificó un total de 27 especies de peces, agrupadas en 20 géneros y 16 familias. En Wild Life, se identificaron 35 especies, agrupadas en 27 géneros y 17 familias. La mayor riqueza de especies se obtuvo para la familia Serranidae (8,06 % para Wild Life y 4,84 % en Luna Verde), seguido de Pomacentridae (6,45 % en Wild Life y 4,30 % Luna Verde), Labridae (4,84 % en Wild Life y 6,45 % en Luna Verde) y Acanthuridae (4,84 % Wild Life y 4,84 % en Luna Verde) (Fig. 14b).

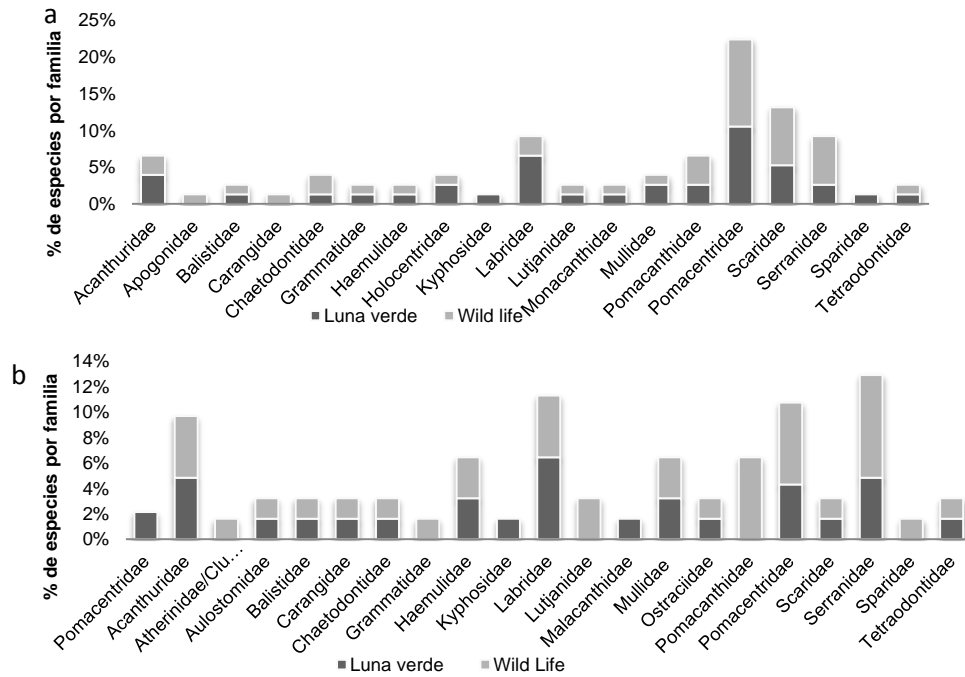
**Tabla 12.** Biomasa promedio de peces herbívoros registrada en los dos sitios de muestreo para cada estación climática. Los indicadores descritos por NEPA (2014) describen el estado de los arrecifes según los índices de biota.

<b>Sitio-Fecha</b>	<b>Biomasa bruta (g /100m<sup>2</sup>)</b>	<b>Indicador</b>
<b>Wild Life – Mayo</b>	1766,77 ± 987,04	Pobre
<b>Wild Life - Octubre</b>	448,34 ± 38,14	Critico
<b>Luna Verde - Mayo</b>	4095,55 ± 783,62	Bueno
<b>Luna Verde - Octubre</b>	3595,48 ± 1348,81	Moderado

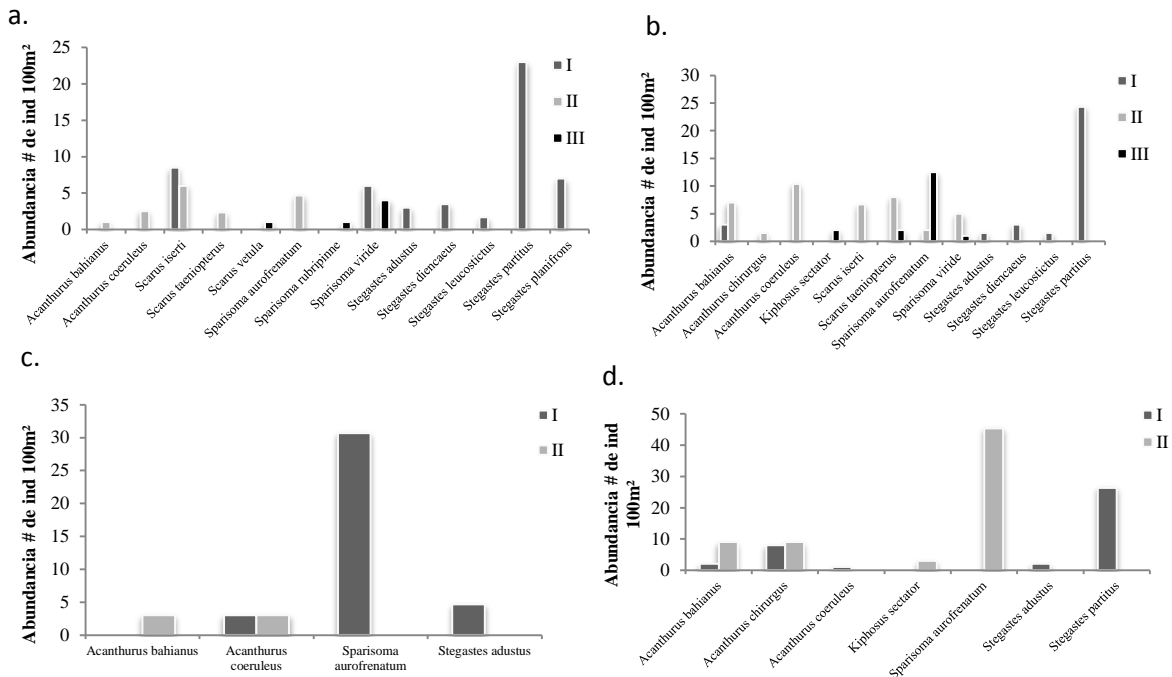
Respecto a las especies de peces herbívoros, en las que se incluyeron las familias Scaridae, Acanthuridae, Kyphosidae y las especies del género *Stegastes*; siete especies (25,92 %) fueron reportadas en el censo realizado en octubre en Luna Verde y cinco

especies (14,28 %) en Wild Life. Para mayo, se reportaron 12 especies de herbívoros en Luna Verde (32,43 %) y 13 en Wild Life (33,33 %).

Se encontró que existen diferencias significativas de la biomasa de peces por sitio ( $H' = 3,96$ ;  $P = 0,04$ ) para la época de lluvia, pero no para la época seca ( $H' = 0,19$ ;  $P = 0,65$ ). En cuanto a la biomasa de peces herbívoros, se encontró una mayor biomasa para la época seca (mayo) en Luna Verde ( $4095,55 \text{ g}/100\text{m}^2$ ), y una menor biomasa para la época de lluvia (octubre) en Wild Life con un valor de  $448,34 \text{ g}/100\text{m}^2$  (Tabla 12). Así mismo, los indicadores del estado del índice biótico dan una clasificación al estado de la biomasa en determinado arrecife de coral, para este caso, el arrecife de Wild Life muestran que los valores de biomasa para peces herbívoros son pobres y en Luna Verde llegaron a ser de moderados a buenos.



**Figura 14.** Porcentaje del total de la riqueza de especies por familia, para cada sitio y época climática. a, censo realizado en mayo. b, censo realizado en octubre



**Figura 15.** Promedio de la abundancia por clase de talla de los peces herbívoros registrados en los censos. a, Luna Verde-seca; b, Wild Life-seca; c, Wild Life-Lluvia; d, Luna Verde-lluvia.

Al comparar la biomasa de herbívoros por estación climática se encontró que no hay diferencias en ninguno de los sitios Luna Verde (U-test=-57,5; P=0,18) y Wild Life (U-test=-30,0; P=0,38). En cuanto a la comparación dentro de los sitios, no se encontraron diferencias en las medianas de la biomasa para la época de lluvia (U-test = -4,0; P=0,87) y sequía (U-test= -92,5; P=0,13). Con respecto a las tallas, se encontró que las clases de talla I y II son las más abundantes, mientras que la clase de talla III, donde se incluyen peces de 21-30 cm, es muy escasa y solo se presentó en la época seca (Fig. 15).

Por último, las correlaciones de Spearman realizadas para relacionar la abundancia de peces herbívoros con el porcentaje de cobertura de macroalgas, la tasa de herbivoría y la cobertura de macroalgas, indicaron tanto para época de lluvia como para época de sequía, que no hubo una correlación significativa ( $r = -0,18$ ;  $p = 0,2$ ) y ( $r = -0,17$ ;  $p = 0,17$ ); ( $r = 0,2$ ;  $p = 0,5$ ). Así mismo, la correlación entre complejidad topográfica y abundancia de peces en Wild Life resultó no significativa ( $r = -0,09$ ;  $p = 0,72$ ), contrario a la correlación entre la misma variable y Luna Verde, que resultó ser negativa pero significativa ( $r = -0,66$ ;  $P = 0,01$ ).

## 5. Discusión

### 5.1 Macroalgas: composición y estacionalidad

Históricamente en el estudio de la composición de macroalgas del Caribe colombiano, la lista de nuevos registros ha venido aumentando a medida que investigadores han abarcado tanto nuevas áreas marinas del país como ecosistemas que, respecto al estudio e investigación en ficología, habían sido poco explorados. La riqueza de especies de macroalgas que se registraron para Colombia y el hallazgo de una nueva especie para el Atlántico occidental en el área de San Andrés isla, es un reflejo de la alta diversidad de flora marina que albergan los ecosistemas marino costeros del Archipiélago.

Lo anterior se sustenta con lo planteado por Díaz-Pulido y Díaz Ruíz (2003), donde revelaron aun sin conocerse los hallazgos más recientes, que la flora del Caribe colombiano incluye casi la mitad de las especies conocidas en el Atlántico occidental tropical y subtropical, que abarca desde Carolina del Norte hasta Brasil. Es así como puede afirmarse que el Caribe colombiano es altamente diverso, más aún, si se considera que constituye menos del 5 % (16000 km) de la línea de costa que inicia en Carolina del Norte y va hasta el sur de Brasil (incluyendo las islas del Caribe, 38000 km) (Díaz-Pulido y Díaz Ruíz 2003).

Los ecosistemas marinos tropicales están entre los más diversos del planeta; sin embargo, mientras que grupos como invertebrados han recibido gran atención en muestreos de diversidad que se han realizado en el pasado, las macroalgas han sido poco reconocidas dentro de los estudios (Mejia *et al.* 2012). Algunos trabajos que han evaluado los patrones de diversidad de macroalgas a través de los gradientes latitudinales, han llegado a conclusiones contradictorias, encontrando alta diversidad de especies a bajas y medias latitudes y el decrecimiento de diversidad a latitudes aún más bajas (e.g., Pielou 1977; Santelices y Marquet 1998). Los estudios de Konar *et al.* (2010) confirmaron la tendencia común de una alta diversidad de especies a latitudes medias comparada con latitudes bajas en el hemisferio norte. Pero hasta hace poco, fueron considerados como los “hot spots” de macroalgas asociadas a arrecifes de coral en el

Caribe, la piedra de diamante en Martinica y Cayo Pelicanos en Belice (Mejla *et al.* 2012). Así mismo, en una expedición realizada en el Banco de Saba en el Caribe Oriental Littler *et al.* (2010) colectaron entre 150 y 200 especies de algas que correspondieron a 17 diferentes sitios de buceo.

Hallazgos como los mencionados anteriormente, más la alta diversidad de especies encontrada para este trabajo (241 especies en solo dos sitios), y los trabajos realizados por Albis-Salas y Gavio (2011), Ortiz y Gavio (2012), Reyes-Gómez *et al.* (2013); Gavio *et al.* (2013) y Rincón-Díaz *et al.* (2014), cuestionan las antiguas afirmaciones que consideraban las zonas de bajas latitudes como poco ricas en especies de algas. Las zonas tropicales de bajas latitudes y en especial, el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, pueden contener un alto número de especies de macroalgas en sus ecosistemas, aun no conocidas, en su gran mayoría epífitas, que en teoría son el grupo que más especies alberga y que en efecto, son las que potencialmente aportan mayores datos de riqueza observada. A pesar del esfuerzo de muestreo que se tuvo, aun no se alcanzaron los valores de riqueza esperada. Esta alta diversidad de especies encontradas como epífitas, correspondió a algas de muy pequeño tamaño, a diferencia de las registradas para otras regiones del Caribe, condición por la que son ampliamente subestimadas dentro de los monitoreos que se realizan en las zonas arrecifales de la isla, aun así su papel en los arrecifes de coral es importante; quizá el considerarlas dentro de los monitoreos sea útil a la hora de evaluar la salud y el estado de los mismos.

Como se ha venido presentando a escala global, las algas rojas (Rhodophyta) contienen la mayor diversidad en número de especies, estando en segundo lugar las algas verdes (Chlorophyta) y luego las algas pardas (Heterokonthophyta). Así como se presentó en este estudio, donde las algas rojas tuvieron el mayor porcentaje (73,37 % de las especies), siendo la familia Rhodomelaceae la más representativa con 44 especies seguida de la familia Ceramiaceae con 36 especies y la familia Wrangelaceae con 17 especies. Este mismo patrón de diversidad ha sido observado en el Atlántico oriental tropical y subtropical (Villaça *et al.* 2010). Según registros recientes, se indica que existen aproximadamente 500 géneros y 6000 especies de algas rojas. Según Womersley (1994) existen alrededor de 4100 especies y para Woelkerling (1990) hay alrededor de 10000, de éstas el 95 % de las especies son marinas (Díaz-Pulido y Díaz-Ruiz 2003).

El éxito en la composición de las algas rojas, puede deberse a diversos factores que le permiten a las Rhodophytas una mayor radiación adaptativa, donde puede incluirse la capacidad que tienen de adaptarse a diferentes profundidades por presentar diferentes proporciones de pigmentos fotosintéticos (Mohamed y Borik 2012). Esto debido a que contienen el genoma de plastidios más rico que se ha conocido, y han sido consideradas como un antiguo linaje de importancia ecológica que desempeña un papel importante en la historia de la evolución de la fotosíntesis en las células eucariotas. Aun así el conocimiento sobre la importancia de ese genoma ha sido poco estudiado (Janouškovec *et al.* 2013).

Las características reproductivas de las algas rojas, permitieron durante el muestreo evidenciar los diferentes estadios en los que se encontraban los epífitos principalmente. Para esta investigación, se encontraron talos con cistocarpos, con tetrasporangios y con espermatangios, pero la proporción de los hallazgos fue diferente. Para la época de lluvia, cistocarpos y tetrasporangios dominaron sobre los demás estadios siendo un poco mayor la proporción de cistocarpos. Varios investigadores, han registrado que la forma tetrasporofítica predomina sobre frondas gametofíticas en las poblaciones naturales de algas rojas (Akatsuka, 1986; Santelices, 1988; Santos y Duarte, 1996). Eventos derivados de corrientes y movimiento de las olas, pueden definir ese estado reproductivo de las algas (Prathep *et al.* 2009).

Según investigaciones llevadas a cabo por Akatsuka (1986), Santelices (1988), Servière - Zaragoza y Scrosati (2002) la presencia de un alto número de talos con tetrasporangios más que con cistocarpos y sólo pocos talos masculinos fueron evidenciados para la familia Gelidaceae. Para Prathep *et al.* (2009), la presencia de cistocarpos estuvo influenciada por la exposición a las olas, ya que el mayor movimiento del agua podría aumentar el éxito de la fecundación mediante la mejora de la capacidad de los espermatangios inmóviles al encuentro con el tricógino del carpogonio. Sin embargo, para este estudio las algas no estuvieron expuestas a oleaje como tal, sino procesos de corrientes locales por la profundidad a la que se encontraban, situación que pudo determinar el carácter reproductivo de los epífitos.

En algunas especies, fueron halladas las tres estructuras reproductivas a lo largo del muestreo, estas fueron; *Griffithsia capitata* (registro nuevo para el Atlántico occidental),

*Dasya rigidula*, *Hypoglossum simulans*, *Herposiphonia bipinnata*, *Herposiphonia parca*, *Neosiphonia cf. sertularioides*, *Neosiphonia gorgoniae*, *Neosiphonia sphaerocarpa* y *Polysiphonia howei*, esta última se encontró principalmente epífita de *Lobophora variegata*, como también lo reportó Ficke *et al.* (2011). A pesar que de manera general la presencia de cistocarpos dominó sobre los demás estadíos, es posible que las especies mencionadas no exhiban ningún patrón estacional reproductivo y durante todo el año puedan encontrarse las tres formas reproductivas características de las algas rojas. Los resultados obtenidos abren interrogantes sobre la fenología reproductiva de las algas rojas epífitas en el Archipiélago, y su relación con la influencia de corrientes, profundidad y exposición al oleaje.

La distribución de las especies de epífitos puede variar ampliamente y no necesariamente son específicos de una localidad o profundidad determinada. Por ejemplo, Ortíz y Gavio (2012) registraron un total de 80 taxa, en su mayoría del phylum Rhodophyta. Las especies fueron colectadas cerca a la costa, fragmentos que se encontraban a la deriva o varados en las playas, aun así la riqueza de especies fue alta y representativa. De las especies registradas para ese trabajo y la actual investigación se comparte un total de 21 especies que corresponde al 12,86 %. Esta comparación resulta interesante pues indica que las especies, principalmente los epífitos pueden distribuirse ampliamente y que los cambios en la composición y distribución de las macroalgas hospederas pueden estar asociados a cambios en dichos organismos epífitos asociados. No obstante, los organismos epífitos presentes en los arrecifes de coral y demás ecosistemas costeros han sido poco estudiado hasta ahora (Fricke *et al.* 2011) aun así, las macroalgas macroscópicas representan un sustrato ideal para el establecimiento y crecimiento de epífitos, proporcionando un espacio aprovechable y rico en compuestos orgánicos (Lane y Kubanek 2008).

Si se toma la comparación entre las dos localidades donde se realizó el muestreo (Luna Verde y Wild Life), también se encuentra que, a pesar que varias de las especies fueron compartidas entre ambas, no existió un alto nivel de similaridad aun considerando las características compartidas de ambos sitios, en cuanto a ubicación, profundidad y condiciones ambientales; esto, también se le atribuye a lo anteriormente mencionado.

A pesar que en el caso de la investigación realizada por Ortíz y Gavio (2012) no se tuviera certeza del origen de las especies halladas, ellos encontraron dos especies del género *Centroceras* (*C.gasparrinii* y *C.micracanthum*), que también habían sido registradas por Won *et al.* (2009) en diferentes regiones del Caribe y fueron registradas para este trabajo. La presencia de varias de las especies de epífitos, que componen también las formaciones de turf, en diferentes muestreos realizados en tiempo y espacio, revelan entonces que la vegetación de algas pequeñas filamentosas en arrecifes de coral someros y ecosistemas costeros, tiene una crecimiento y colonización rápidos, alcanzando una alta diversidad en poco tiempo (Fricke *et al.* 2011), independiente del hábitat donde se encuentren.

Investigaciones realizadas por Wanders (1977) y el más reciente (Fricke *et al.* 2011), donde evaluaron el proceso de sucesión de turf, compuesto principalmente por algas filamentosas que crecen como epífitas de otras más grandes, obtuvieron que los hallazgos en sucesión fueron similares para ambos estudios, pues se observó un patrón similar en ambas investigaciones que se realizaron en el mismo sitio. La secuencia de crecimiento de algas filamentosas de pequeño tamaño que reportaron, puede representar la sucesión típica temprana en los arrecifes poco profundos de esa región, patrón que podría diversificarse a toda la región Caribe, incluyendo por supuesto el área de estudio correspondiente a este trabajo. Fricke *et al.* (2011) observaron que curiosamente este patrón no parece verse afectado por la pérdida de la cobertura de coral y el aumento de la biomasa de algas observado durante los últimos 30 años, que autores como Bak *et al.* (2005), Hoegh-Guldberg *et al.* (2007), Mumby y Steneck (2008) y Díaz-Pulido *et al.* (2009) han documentado.

La presencia de una alta riqueza de especies en su mayoría epífitas tanto en Luna Verde como el Wild Life, sobre algas de mayor tamaño como *L. variegata*, *Halimeda opuntia*, *H. tuna*. *H copiosa*, y las especies del género *Dictyota*, independientemente de la época climática, confirma entonces que los factores que afectan la vegetación temprana en los arrecifes de coral, continúan funcionando o no se ven alterados por el cambio del ambiente, por ejemplo, los cambios en la presión del pastoreo, la disponibilidad de nutrientes, temperatura y régimen de luz (Fricke *et al.* 2011). Así mismo, la cobertura de turf que se compone principalmente de éstas algas filamentosas, se mantuvo estable y no varió considerablemente a través del tiempo de muestreo.

Investigaciones adelantadas en Brasil, más exactamente en Atol das Rocas, en el Atlántico sur occidental, revelan que existe similitud de especies de macroalgas entre Brasil y el Caribe que puede atribuirse a una fuente del Indo pacífico que existe en común, pero la difusión de las especies, se llevó a cabo a través de los procesos oceanográficos y geológicos independientes (Villaça *et al.* 2010). De las 143 especies registradas en Atol das Rocas por Villaça *et al.* (2010), se comparten 27 con el presente trabajo que corresponde a un 11,20 % de las especies registradas, hecho que concuerda con lo anteriormente mencionado. A pesar de no ser un porcentaje alto, es interesante evidenciar que existen especies compartidas aunque se trate de sitios muy distantes.

Villaça *et al.* (2010) afirmaron junto con autores como Littler y Littler (2000) y Figueiredo *et al.* (2008) que la riqueza en flora del arrecife de Atol das Rocas es baja comparada a la del Caribe. Este hecho lo atribuyeron a que los arrecifes brasileños están aún poco estudiados y adicional a esto, han estado expuestos a perturbaciones desconocidas en comparación con otras regiones. Para el caso de Atol das Rocas, los autores postularon que en los hábitats intermareales predominan condiciones físicas adversas, tales como periodos de desecación prolongados e intensa radiación solar a la que está sometido el arrecife somero (ocho horas durante los ciclos de marea semidiurna), lo que en efecto puede contribuir a la reducción de los índices de riqueza, contrario a lo que sucede en el Caribe. Así mismo, le dan otras explicaciones a la baja riqueza florística y es el aislamiento de éste arrecife de atolón (260 km al noreste de la ciudad brasilera de Natal) y su diminuto tamaño (perímetro de 7 km).

Van der Hoek (1987), postuló que el bajo número de especies de flora de algunas islas del Atlántico puede ser el reflejo de las dificultades del establecimiento de algas marinas provenientes de áreas donantes y también la relación espacio – área. Por otro lado, MacArthur y Wilson (1963) formularon una teoría clásica, en la que afirmaron que el arrecife de Atol das Rocas puede tener menos especies que la parte continental e islas más grandes, pues la tasa de inmigración es baja y la de extinción es mayor en islas pequeñas lejanas. En el caso de la isla de San Andrés, el hecho de encontrarse en el Caribe, presentar un área de 27 km<sup>2</sup>, una cercanía continental de 191 km al este de Nicaragua, esto, sumado a las condiciones geológicas y ecológicas propias de la isla, le

confiere la capacidad de albergar un mayor número de especies de flora marina en sus zonas costeras.

La estacionalidad en la composición de algas para el Caribe colombiano empezó a ser percibida en los estudios de Díaz- Pulido y Garzón-Ferreira (2002) y Díaz Pulido y Díaz Ruiz (2003), al reportar que en el sector de Santa Marta, especialmente en el Parque Nacional Natural Tayrona (PNNT), una de las localidades más diversas del Atlántico tropical, presentó la mayor diversidad de especies registradas para el Caribe colombiano (372). Las causas de esta alta diversidad la atribuyeron inicialmente a que la colecta pudo haber sido más intensa en ese sector que en los demás sectores del país, sin embargo también afirmaron que el PNNT se caracteriza por presentar gran variedad de ecosistemas, que combinado con características oceanográficas particulares (tal como estacionalidad en los procesos de surgencia y escorrentía), propician condiciones favorables para un punto de alta diversidad de macroalgas (Schnetter 1981; Bula-Meyer 2001).

Aun así, las investigaciones más recientes realizadas para el Archipiélago de San Andrés, indican una alta y representativa diversidad de especies reflejada en los últimos registros. Para el 2003 se determinó un total de 201 especies de macroalgas. Desde el año 2011 al 2014, se incluyeron 37 más en publicaciones realizadas por Albis-Salas y Gavio (2011), Ortiz y Gavio (2012), Gavio *et al.* (2013), Rincón-Díaz *et al.* (2014). Adicional, existen 33 nuevos reportes en publicaciones que están en prensa, exhibiendo un total de 241 especies para el Archipiélago (B Gavio, comunicación personal, junio de 2014). Sumando los nuevos registros obtenidos en esta investigación (114), se aumentó en 42,06 % el número de especies para el Archipiélago llegando a 385. Para el caso del Caribe colombiano, el aporte fue de 12,56 % llegando a 671 especies, previo a esta investigación se registraban 601. Esto demuestra que no solo el componente estacional que exhibe el PNNT, puede ser la clave de una alta diversidad, pues en cada nueva investigación realizada para el Archipiélago la constante es el hallazgo de nuevos registros, tanto para las islas que conforman el Archipiélago como para el Caribe colombiano y en algunos casos para el Atlántico occidental.

Los cambios en la composición de macroalgas que se percibieron, se atribuyen a fluctuaciones de las variables ambientales como temperatura, salinidad y profundidad principalmente, así como interacciones bióticas. En ambos sitio, se encontró una alta

dominancia de algas turfs que es una constante en la cobertura de grupos funcionales para el Caribe, como también se vio el dominio de la cobertura de *Dictyota*. Aun así, la similitud de especies entre los sitios fue baja, otro factor importante al considerar la alta riqueza de especies para el Archipiélago. En el PNNT, por ejemplo Díaz- Pulido y Garzón-Ferreira (2002), hallaron que en dos sitios de estudio, separados por 500 m, hubo una similitud de especies de macroalgas del 70 %. En este caso, a pesar de la corta distancia entre Luna Verde y Wild Life que es de 2000 m, no se evidenció una alta similitud de composición de especies ni entre épocas climáticas ni entre sitios ( $J' < 0,3$ ).

Además de no haber similitud entre sitios, tampoco se encontraron variaciones significativas entre la composición de los grupos de algas frondosas erectas calcáreas, algas erectas carnosas y algas costrosas carnosas como el caso de *L. variegata*; variación de turf, variación de cianobacterias y de algas costrosas coralinas. Comparado a lo registrado para el PNNT, donde la cobertura de turf dominó con un 43 % en la época de lluvia y se redujo la cobertura de macroalgas a  $>20$  %. En este estudio, la cobertura de turf dominó en época de sequía con 36,2 % en Luna Verde y 26,03 % en Wild Life, y la cobertura de macroalgas fue menor (27,93 % en Luna Verde y 26,06 % en Wild Life) sin embargo, no alcanza los valores registrados para PNNT para la época de lluvia.

Ateweberhan *et al.* (2006) obtuvo incrementos de la cobertura de turf en verano, en arrecifes someros, decreciendo ésta cobertura con la profundidad debido al movimiento de los herbívoros desde arrecifes someros a zonas más profundas, impulsados posiblemente por las altas temperaturas y también por el aumento del riesgo de depredación, debido a la reducción de la complejidad del hábitat en verano. Para este estudio, las variaciones en profundidad de un sitio a otro no fueron muy relevantes, así mismo la complejidad topográfica no tuvo diferencias significativas, mostrando entonces condiciones similares en cuanto a la distribución y actividad de herbivoría por parte de los peces.

En el PNNT, resaltaron que para la época de surgencia, que corresponde a los meses de sequía (agosto y febrero), las macroalgas dominaron en cobertura con un 44 %. Para el caso de la isla de San Andrés, la variación anual en cobertura de macroalgas no presentó diferencias estacionales, siendo el porcentaje un poco mayor para la época seca que para la de lluvia (24,56 % y 23,18 % en estación de lluvia en Luna Verde y Wild Life; 27,93 % y

26,06 %, estación seca en Luna Verde y Wild Life), este mismo patrón fue observado en un arrecife del norte de la Florida, en donde la cobertura de macroalgas y corales se incrementa de enero a julio, favorecido por las condiciones de temperatura y luz (Lirman y Biber 2000).

El máximo porcentaje de cobertura de algas observado en el arrecife de Florida fue de 56,7 %, época en la que muchos corales fueron cubiertos por macroalgas. Para el caso de la isla de San Andrés, el 53,50 % fue la cobertura de macroalgas que correspondió a ambos sitios en época seca. Además similares resultados se encontraron en la misma estación climática, ya que *Dictyota* dominó sobre los demás géneros representativos, después de la cobertura de turf, con un promedio de cobertura de 19,05 %. En Florida, *Dictyota* alcanzó el 40 % de cobertura. Las algas pueden tener diferentes respuestas fisiológicas con base a las diferencias en condiciones a nivel de micro-escala (Hurd *et al.* 2014), por lo que las variaciones estacionales entre localidades, así como los procesos de surgencia pueden marcar las diferencias en cobertura de macroalgas y turf.

En términos de diferencia entre grupos funcionales donde ya se separan las macroalgas en grupos más específicos: algas frondosas calcáreas, algas frondosas carnosas y algas costrosas carnosas, sí se presentaron diferencias. Por ejemplo, en el caso de la cobertura de algas frondosas calcáreas donde se encuentran: *Halimeda*, *Udotea*, *Rhipocephalus* y *Amphiroa*; se encontraron diferencias para ambas estaciones y sitios de muestreo, al igual que en el caso de las algas frondosas carnosas como *Dictyota*. Los únicos casos donde no se observaron diferencias, fueron en el caso de la cobertura de turf y de algas costrosas calcáreas. Aquí las diferencias se dieron más a escala local. Esto se ve representado por las variaciones que existieron en cuanto a la composición de especies que no fue la misma para ambas épocas, ya que de las 241 especies identificadas, 130 son compartidas en las dos épocas, 73 exclusivas de época de lluvia y 38 exclusivas de época seca (Anexo -Tabla 1). Es así como podría afirmarse que, a pesar de presentar una mayoría de especies compartidas, la composición de especies y grupos funcionales específicos cambia con el tiempo, que puede ser debido tanto a factores ambientales como efectos derivados de la herbivoría, pero hay un régimen persistente para el caso de macroalgas y turfs.

*Dictyota* es considerado un género común y abundante que puede ser el componente algal predominante en arrecifes someros y profundos del Caribe (Díaz- Pulido y Garzón-Ferreira 2002). Ésta característica la han evidenciado también en Panamá (Shulman y Robertson 1996), Belice (McClanahan *et al.* 1999) y Jamaica (Lapointe *et al.* 1997). En este estudio, el género *Dictyota*, incluido dentro del grupo funcional de algas frondosas, predominó en época seca con un porcentaje de cobertura de 36,20 % en Luna Verde y se redujo en época de lluvia a 9,96 % en la misma localidad, presentando el mismo patrón de comportamiento en Wild Life, similar a lo registrado para el PNNT, donde a pesar del predominio de *Dictyota* en época seca (35 %), llega solo al 5 % de cobertura en periodo de lluvia. Según Díaz- Pulido y Garzón-Ferreira (2002), la variación de *Dictyota* es especie-específica. Si se examina la composición registrada para este trabajo, también se encuentra variación en la composición de especies de este género en el tiempo. Para la época de lluvia se encontraron de forma exclusiva las especies *D. caribaea* y *D. menstrualis*, para la época seca no hubo ninguna especie exclusiva y las especies compartidas en las dos épocas fueron *Canistocarpus cervicornis*, *D. bartayresiana*, *D. humifusa* y *D. pulchella*.

La exclusividad de especies en cada época estuvo marcada también por su atributo de nuevo registro para el Caribe colombiano. Especies y géneros como *Lyngbya penicilliformis*, *Pseudanabaena sp.*, *Ceramium brevizonatum*, *Gulsonia sp.*, *Griffithsia aestivana*, *Frikkiella sp.*, *Laurencia chondroides*, *Lobosiphonia obscura*, *Neosiphonia togatensis* y *Polysiphonia pentamera*, además de ser exclusivas de la época seca son también nuevos registros. Así, mismo, las especies *Leibleinia gracilaris*, *Phormidium crassior*, *Phormidium laysanense*, *Phormidium nigroviridae*, *Spirocoleus sp.*, *Dichothrix penicillata*, *Dichothrix utahensis*, *Champia compressa*, *Callithamniella tingitana*, *Ceramium filiculum*, *Spermothamnion gymlocarpum*, *Hypoglossum minimum*, *Nitophyllum punctatum*, *Chondria floridana*, *Palisada sp.*, *Polysiphonia shneideri* y *Boodleopsis verticillata*, fueron tanto exclusivas de época de lluvia, como registros nuevos para el Caribe colombiano. En contraste con estos resultados, (Lirman y Biber 2000), registraron que para el arrecife del norte de la Florida, a pesar de haberse incrementado el número de especies entre enero y mayo, y también en agosto, la composición de especies no difirió considerablemente entre sitios o estaciones climáticas. Indicaron que especies de varios géneros mostraron persistencia estacional y más de la mitad de las especies que se encontraron en los muestreos iniciales, se encontraron en los subsecuentes. Para este trabajo, se encontró

que a pesar de la persistencia de algunos géneros entre las estaciones y los sitios, la similitud de especies entre épocas climáticas y sitios fue baja.

Es interesante también encontrar que para ciertos casos existió homogeneidad en cuanto a la presencia de especies de una misma familia y en una sola época climática. Para el caso de las cianobacterias, en Phormidiaceae, fueron encontradas en total seis especies, cinco exclusivas de época de lluvia, la sexta fue identificada solo hasta el nivel de género y se observó en las dos épocas. Schizotrichaceae fue exclusiva de época seca con el registro de una sola especie. En Rivulariaceae, las especies del género *Dichothrix* fueron exclusivas de la época de lluvia. En las algas rojas, Gelidiaceae y Gracilariaceae fueron exclusivas de la época de lluvia y en las algas pardas, Acinetosporaceae fue exclusiva de la temporada seca. Las demás familias presentaron heterogeneidad en cuanto a la presencia de especies en época de lluvia y sequía (Anexo Tabla 1). El éxito de la diversidad de cianobacterias en época de lluvia, puede ser un factor relacionado con el aumento de los picos de descarga de nutrientes desde la costa, en los que el total de la concentración de sólidos suspendidos aumenta a diferencia de la época seca donde son menores. Estas diferencias en la variación de las características del agua entre una época y otra, son importantes en la regulación de patrones de productividad primaria (Gavio *et al.* 2010), ya que pueden llegar a promover el aumento de especies de cianobacterias. Así mismo, las cianobacterias, en algunas épocas del año, pueden llegar a jugar un papel similar y en ocasiones mucho más importante que el de las algas en términos de producción primaria, relaciones con herbívoros y competencia con otros organismos bentónicos como los corales (Paul *et al.* 2001).

De las correlaciones más representativas que se obtuvieron entre cobertura de los principales géneros de algas y las variables ambientales, se pudo evidenciar que la especie *L. variegata*, tuvo una correlación negativa con salinidad en época de lluvia, pero una correlación positiva con profundidad. En época seca, *L. variegata* presentó el mismo comportamiento negativo con la salinidad, esta vez la correlación fue mucho mayor, al igual que la que presentó con pH, temperatura y profundidad, estas últimas fueron correlaciones positivas. Resultados similares fueron descritos por Peckol y Searles (1984), quienes afirmaron que esta especie exhibe fluctuaciones estacionales en abundancia, encontrando que en Carolina del Norte el pico de abundancia ocurrió en periodos de temperaturas cálidas. A propósito de la especie, autores sugieren que es

probable que el incremento de *L. variegata* en el Caribe y Atlántico fue la primera consecuencia de mortalidad coralina, más que la causa. La mortalidad coralina pudo haber dado paso al establecimiento de un nuevo sustrato para la colonización de algas, lo que redujo la presión de pastoreo, sin siquiera requerir un cambio en la abundancia de herbívoros (Williams *et al.* 2001). La disminución de la herbivoría pudo haber dado paso al aumento de la abundancia de macroalgas hasta que se alcanzara un nuevo equilibrio entre la herbivoría y la producción de algas (Nugues, y Bak 2008).

Una importante diferencia en cuanto a la especie *L. variegata* en este estudio y lo hallado por Díaz- Pulido y Garzón-Ferreira (2002), es la ausencia de ésta y de *Halimeda* en dicha investigación; ya que no fueron encontrados sino pocos especímenes de *L. variegata* en zonas someras y arenales de más de 18 m de profundidad, lo que difiere con este estudio, ya que *L. variegata* se encontró formando parte del mosaico del bentos marino en ambas localidades, más en Wild Life (10,76 % de cobertura en época seca y 11,35 % en temporada de lluvia), que presenta profundidades un poco mayores a las de Luna Verde. En cuanto a *Halimeda*, en el PNNT se encontró principalmente en pastos marinos, para este estudio *Halimeda*, que no mostró correlación significativa con ninguna variable ambiental, se observó formando parte del bentos marino, con mayor cobertura en Luna Verde (5,9 % en época seca y 10,36 % en época de lluvia). Las razones de estas diferencias aún son desconocidas, pero podrían deberse a características especie-específicas que les permite habitar en zonas de bajo impacto por procesos de surgencia como los que presenta el PNNT. También puede atribuirse a que las especies están o no presentes en los hábitats potenciales, dependiendo de procesos ecológicos (e.g. reclutamiento, perturbaciones), que son gobernados en buena medida por el azar (Zea 2001).

La temperatura se ha considerado un factor importante que determina los cambios estacionales en áreas subtropicales y templadas (Kaldy *et al.* 1995; Kim *et al.* 1998). En los trópicos, a pesar que existan fluctuaciones de temperatura, no son tan grandes y marcados como en las zonas templadas o subtropicales, muchas macroalgas son altamente estacionales y esta estacionalidad es probable que esté relacionada con los cambios en la temperatura del agua (Benayahu y Loya 1977; Tsuda 1982, Klumpp y McKinnon 1989; Bula-Meyer 1990; Martin-Smith 1993; Naim 1993; Vuki y Price 1994; Stimson *et al.* 1996; McCook *et al.* 1997). A pesar que las fluctuaciones en temperatura no

fueron muy marcadas a lo largo del muestreo, ya que variaron de 27°C en época seca a 28°C-29°C en época de lluvia, sí se presentaron variaciones estacionales en composición de especies y cobertura de grupos funcionales, mas no en cobertura de macroalgas como un grupo general y turf.

Para este estudio, la cobertura de *Dictyota* en época seca, tuvo una correlación positiva con la pluviosidad y negativa con la salinidad y temperatura, a pesar de la correlación positiva con la pluviosidad para esta época, *Dictyota* fue más abundante en época seca que en época de lluvia. Estos resultados difieren con los que obtuvieron para las Islas Vírgenes en el Caribe, donde hubo una alta abundancia de esta macroalga (>30 %) durante octubre- noviembre y baja, durante marzo – agosto (Rogers *et al.* 1997) los autores, indicaron que estos cambios pudieron relacionarse con cambios en la presión de herbivoría.

La cobertura de turf tuvo una correlación positiva con conductividad, negativa con pH y profundidad; a pesar de la relación con éstas variables, el porcentaje de cobertura de turf dominó sobre los demás y adicional a esto no vario significativamente de una época a otra. Investigaciones han corroborado que la forma de crecimiento algal dominante en los ecosistemas de arrecife de coral poco profundos es la de turf, que está compuesto principalmente por un conjunto multiespecífico de algas verdes, rojas y pardas, mezclado con cianobacterias filamentosas (Odum y Odum 1955; Stephenson y Stephenson 1972; Morrissey 1980). Este importante ensamblaje de algas, puede proveer la mayoría de productividad primaria en los arrecifes de coral (Adey y Steneck 1985; Fricke *et al.* 2011). A pesar de ser un grupo poco conspicuo, estas algas, se encuentran en casi todas las partes en los arrecifes donde hay espacio disponible (Littler y Littler 1984; Steneck y Dethier 1994). Aunque las algas que componen el turf tienen tasas de crecimiento rápidas, a veces compiten con macroalgas frondosas por espacio y luz (Hay 1981). En esta investigación se detectó un comportamiento cercano al 50 % - 50 % en cobertura de turf y cobertura de macroalgas (Tabla 3). Las algas turf, tienen la capacidad de persistir bajo intensa herbivoría y estrés físico en áreas donde otros grupos de algas han sido continuamente excluidas (Mejia *et al.* 2012), como las algas costrosas coralinas (ACC), en este caso. La alta productividad característica de este grupo de algas, mantiene las grandes poblaciones de peces herbívoros característicos de los arrecifes de coral (Hatcher 1988; Carpenter 1986; McCook *et al.* 2001). En zonas profundas y poco

profundas de los arrecifes, en los que la presión de pastoreo es baja, las algas frondosas en lugar del turf dominan habitualmente (Van den Hoek *et al.* 1978; Vuki y Price 1994).

A pesar que las ACC juegan un papel importante en los arrecifes de coral como formadoras de sustrato para el reclutamiento de especies, consolidación de sustratos sueltos (Fabricius y Dea'th 2001) y procesos de productividad primaria (Littler y Littler 1984), la cobertura de este tipo de algas fue muy baja en el estudio, sobretodo en época seca (0,53 % en Luna Verde y 1,15 % en Wild Life). En aguas poco profundas, estas algas pueden construir estructuras masivas de carbonato de calcio en las crestas arrecifales, a pesar de las condiciones típicas de turbulencia (Adey y Vassar 1975). Debido a que no son consumidas por los peces por su bajo aporte nutricional a causa de su composición calcárea, las algas coralinas son las más resistentes a herbivoría, por consiguiente pueden sobrevivir bien en ambientes donde la herbivoría es alta (Mejia *et al.* 2012). La abundancia de las ACC y su composición puede representar a futuro la cobertura de macroalgas y corales, lo cual es usualmente empleado para caracterizar arrecifes sanos o degradados respectivamente (Vermeij *et al.* 2011). En consideración, podría pensarse que la baja cobertura de ACC, respecto a los demás componentes algales en los dos sitios de muestreo, puede representar un desequilibrio en los ecosistemas arrecifales que puede reflejarse en deterioro y mala salud de los mismos. Este panorama, sugiere la necesidad de establecer medidas para monitorear el comportamiento de este importante componente bentónico y considerar su dinámica en el estado de salud de los arrecifes del archipiélago de San Andrés islas.

Un panorama muy completo de estacionalidad de los cuatro grupos funcionales más representativos: algas erectas calcáreas, algas foliosas, turf y algas costrosas calcáreas fue realizado por Aterweberhan *et al.* (2006). Ellos monitorearon la biomasa de esos grupos de algas en cuatro localidades del sur del Mar Rojo, evidenciando que todos los grupos funcionales mostraron variaciones en biomasa, aunque las variaciones estacionales difirieron entre grupos funcionales y zonas arrecifales. Algas erectas calcáreas y foliosas carnosas fueron altamente estacionales, mientras que turf y las algas costrosas calcáreas, mostraron menos variación estacional, como lo evidenciado para Wild Life y Luna Verde (Tabla 3).

Cabe resaltar que los nutrientes, que en este trabajo no fueron medidos, pueden también jugar un papel importante en el cambio y composición de macroalgas; sin embargo grandes descargas de nutrientes como las que se presentan en los procesos de surgencia en el PNNT, no ocurren en la isla de San Andrés. Estos procesos de surgencia en efecto, aumentan la concentración de nutrientes en la superficie del agua, dando paso a que las algas presenten altas tasas de crecimiento (Ormond y Banaimoon 1994; Kiirikki y Blomster 1996; Szmant 1997), que pueden ser mucho mayores si está afectada la comunidad de herbívoros.

## **5.2 Dinámica de las macroalgas y su relación con la herbivoría**

Diversos estudios en herbivoría de arrecifes, han documentado que los macro-herbívoros (peces y erizos) pueden tener una influencia primordial en la abundancia y composición de las comunidades de algas (Wanders 1977; Littler y Littler 1984; Hay 1985; Lewis 1986; Carpenter 1986; Lessios 1988; Morrison 1988; Hughes 1994; Hixon y Brostoff 1996). Para el presente estudio, al igual que el adelantado por Lirman y Biber (2000), evidencias estadísticas revelaron poca influencia del rol de peces herbívoros en los sitios de muestreo. Las evidencias incluyen: una correlación no significativa entre la abundancia de peces herbívoros y el porcentaje de cobertura de macroalgas en ambas épocas climáticas; como también entre la tasa de herbivoría y la cobertura de macroalgas en cada mes de muestreo. Este mismo patrón lo observó Schmitt (1997) en los cayos de Florida. Para el autor, estos resultados pueden sugerir que los niveles de herbivoría son insuficientes para compensar el crecimiento de algas y evitar la colonización de macroalgas en los arrecifes respectivos. Dado que para este caso se presentó el mismo patrón, es probable que la composición de peces herbívoros, su abundancia y tallas, tengan niveles bajos en los sistemas arrecifales de estudio, hecho que puede estar vulnerando el bienestar y salud de los mismos.

Dentro de las especies que podrían estar colonizando los componentes bentónicos de los arrecifes en estudio están las pertenecientes a los géneros *Halimeda* spp, *Dictyota* spp, y la especie *L. variegata*, más abundante en la localidad de Wild Life. Estas especies, presentan defensas químicas que han sido documentadas y que previenen tanto la herbivoría como el reclutamiento y crecimiento de corales por presentar compuestos

alelopáticos que pueden llegar a ocasionar pérdida de la cobertura coralina (Littler *et al.* 1983a; Paul 1992; Hay 1992 y 1997; Rasher y Hay 2010 y 2014).

Los erizos, aunque importantes en la actividad de herbivoría en los arrecifes, no fueron incluidos en el estudio, debido a que su presencia en ambos sitios fue escasa. Esta afirmación puede corroborarse con la poca cobertura que se presentó de algas costrosas coralinas pues según Vermeij *et al.* (2010), la alta densidad de erizos herbívoros se ve reflejada tanto en la alta cobertura de turf, por encima de la cobertura de macroalgas y una alta y representativa abundancia de ACC.

De la variación en cobertura de grupos funcionales debida a la presencia o no de jaulas de exclusión (Fig. 8 y 9), se puede inferir que la variación de *Dictyota* fue debida a cambios temporales más que a actividad de herbivoría, mientras que la cobertura de *L. variegata* puede variar principalmente por herbivoría. Sin embargo, como también lo documentó Ferrari *et al.* (2012), en ausencia de herbívoros, *L. variegata* y *Dictyota* fueron susceptibles a los cambios temporales, ya que la cobertura de *L. variegata* en las jaulas de exclusión dominó durante la época de lluvia y *Dictyota* tuvo mayor cobertura en época seca. Para el caso de *Halimeda*, los resultados difirieron con respecto a los de Ferrari *et al.* (2012), ya que la cobertura de esta alga erecta calcárea no tuvo variaciones significativas a lo largo de los meses de muestreo, mientras que para éstos autores la variación de *Halimeda* fue debida a la incidencia de herbívoros. Entre las investigaciones en las que se han registrado que la herbivoría tiene una influencia negativa sobre la abundancia de *L. variegata* y *Halimeda* se incluyen estudios de (Hay 1981; Littler *et al.* 1983b; Mumby 2006; Diaz-Pulido *et al.* 2007; Fox y Bellwood 2008; Renken y Mumby 2009; Burkepile y Hay 2010).

A partir de los datos de herbivoría (Tabla 10), se encontró que la frecuencia de forrajeo sobre *Halimeda* fue baja respecto a los demás componentes y además de esto no presentó diferencias significativas a través de los meses de muestreo en los dos tratamientos que se realizaron. La diferenciación en el uso de hábitat por parte de herbívoros puede causar una marcada variación en la presión por herbivoría en las formaciones coralinas de estudio, en este caso, la baja preferencia por especies del género *Halimeda* por ausencia o baja abundancia de herbívoros especie-específicos puede reducir el cambio en su cobertura a través del tiempo. Kopp *et al.* (2010)

determinaron que especies como *Sparisoma viride* y *Sparisoma rubripinne*, están más inclinados al consumo de *Halimeda*, para este estudio, los registros de *S. rubripinne* fueron nulos y de la especie *S. viride* fueron bajos y sólo se registró en época de lluvia en Wild Life (Fig. 10 y 11).

Ferri *et al.* (2012), afirmaron que la poca incidencia de actividad de herbivoría sobre *Dictyota* es un evento sorprendente, pues se ha encontrado que especies de este género, han sido previamente registradas en un rango de bajo a medio de consumo por herbivoría (Hay 1984; Paul y Hay 1986). Del mismo modo, *Dictyota* ha sido descrita por algunos autores, como una especie palatable para peces en la región Caribe (Littler *et al.* 1983a, b 2006; Burkepile y Hay 2010) y se ha reportado un alto consumo dichas especies por parte de peces loro (Bruggemann *et al.* 1994; Mumby 2006; Fox y Bellwood 2007). Para este estudio, además de los efectos causados por los factores ambientales, *Dictyota* fue sustrato de forrajeo de 8 de las 11 especies registradas en los videos. Es decir, podría inferirse que los cambios en cobertura de *Dictyota*, además de las influencias del ambiente, también pudieron ser debidos a la actividad de los principales herbívoros locales.

La estacionalidad en el género *Dictyota* ha sido previamente documentada por Hoyt (1927), Bruggemann *et al.* (1994), Lirman y Biber (2000), Ateweberhan *et al.* (2005), Ateweberhan *et al.* (2006), Renken *et al.* (2010); sin embargo la dinámica entre actividad de herbivoría sobre ese género no ha sido bien descrita (Ferri *et al.* 2012). Herren *et al.* (2006) han demostrado que la actividad de herbivoría causa fragmentación del talo de las algas, promoviendo el crecimiento por dispersión de los fragmentos. Tal evento también pudo haberse presentado en los eventos de herbivoría sobre *Dictyota* en los cuadrantes sin jaula sin embargo, el área del cuadrante fue muy pequeña para asumir que los fragmentos pudiesen quedar dentro de él, además este patrón requiere más pruebas para su verificación.

En cuanto a las cianobacterias, no existió un patrón de comportamiento entre los resultados obtenidos para cobertura con o sin jaulas. Incluso en observaciones realizadas en campo, se veía el cambio de cianobacterias muy fluctuante por cada toma de datos que se realizaba. Había días donde la cobertura se aumentaba considerablemente, pero pasados pocos días, se observaba reducción de la misma. El incremento de la ocurrencia

de este componente bentónico, que usualmente se incluye dentro del Turf, pero para este trabajo se separó por su carácter conspicuo en el medio, ha sido generalmente pasado por alto (Paul *et al.* 2005). El hecho de haberse encontrado fluctuante en los cuadrantes, puede deberse a que las cianobacterias son a menudo las primeras en colonizar áreas de coral muerto y sustratos disturbados (Tsuda y Kami 1973; Littler y Littler 1997; Diaz-Pulido y McCook 2002), pero, pueden formar floraciones periódicas o aleatorias, donde reemplazan las comunidades de turf (Paerl 1996; Dennison *et al.* 1999; Abed *et al.* 2003; Armitage y Fong 2004), situación que se evidenció para este caso. La incidencia de herbivoría sobre las cianobacterias no fue evidente; ya que por un lado no se observaron casos de herbivoría sobre dicho sustrato y por otro lado, las algas verde azules, producen metabolitos secundarios nitrogenados que funcionan como defensas químicas anti herbivoría (Pennings *et al.* 1997; Nagle y Paul 1998, 1999; Paul *et al.* 2001). La explotación selectiva que hacen algunos peces herbívoros sobre determinados grupos de macroalgas, puede remover competidores potenciales de las cianobacterias favoreciendo su crecimiento y colonización (Tsuda y Kami 1973; Thacker *et al.* 2001).

Es interesante evidenciar cómo a pesar que el componente turf, que fue el que más actividad de herbivoría soportó durante todo el muestreo, no presentó diferencias significativas a través del tiempo en los tratamientos. Se sabe que éste ensamblaje de algas es fácilmente digerible y contiene un alto nivel proteico por la variedad de organismos que lo componen, a diferencia de otras macroalgas, así mismo se sabe que es el alimento preferido por diversas especies de peces herbívoros tanto en el Caribe como en otras regiones tropicales (Bruggemann *et al.* 1994; Kopp *et al.* 2010). Uno de los factores que pudo permitir su estabilidad en los tratamientos es su rápida tasa de crecimiento para el caso de los cuadrantes que fueron pastoreados. Otro factor que pudo evitar la reducción de turf dentro de las jaulas de exclusión y mantenerlo en el tiempo pudo ser debido a que, en repetidas ocasiones, se observaron peces damisela dentro de las jaulas (por su tamaño lograban ingresar a las jaulas) usaron este territorio aislado como zona de refugio de esta manera excluían pequeños herbívoros de sus territorios, y también mantenían los céspedes algales compuestos de algas filamentosas que son el principal componente del turf (Montgomery 1980; Sammarco 1983; Wilkinson y Sammarco 1983; Russ 1987; Klumpp y Polunin 1989; McClanahan 1997; Ferreira *et al.* 1998; Ceccarelli *et al.* 2001; Hata *et al.* 2002; Hata y Kato 2003; Mayakun *et al.* 2010).

En experimentos realizados en Guadalupe, en el Caribe, por Kopp *et al.* (2010), determinaron que especies como *Acanthurus coeruleus* y *Sparisoma aurofrenatum* pastoreaban principalmente sobre turf y *Acanthurus bahianus* prefería las algas pardas. Para Wild Life y Luna Verde, no se tomaron datos representativos de *A. coeruleus* pues, a pesar de haber estado presente en los sitios de muestreo (Fig. 13), sólo se registró una vez en los videos. Esto puede ser debido tanto a factores derivados del azar, como a que en varias ocasiones, los peces cirujano evadían el cuadrante al acercarse a él; que puede atribuirse al carácter conspicuo del mismo, lo que pudo reducir la toma de datos de actividad de herbivoría (R. Steneck, comunicación personal, marzo de 2014). Existen registros videográficos que soportan esta hipótesis. Para el caso de *Sparisoma viride*, el comportamiento registrado en Guadalupe se replicó para la actual investigación, sumando a *Scarus taeniopterus* como preferente de turf. *S. aurofrenatum*, aunque produjo mayor número de mordidas sobre turf, también se registró pastoreando sobre *Halimeda*. *A. bahianus* se registró pastoreando sobre *Dictyota*, a pesar que tuvo mayor frecuencia de mordidas sobre turf. Sin embargo y contrario a lo encontrado por Kopp *et al.* (2010), la especie de pez loro que más actividad de herbivoría proporcionó sobre *Dictyota* fue *S. aurofrenatum* (Tabla 10), especie que, junto con los factores ambientales, pudo ser determinante en el cambio de la cobertura de este género de alga dentro de los cuadrantes libres además si se tiene en cuenta que se observaron peces de clases de talla II y III (Fig. 12), que al presentar tamaños mayores, pueden generar mayor impacto en la reducción de la cobertura algal (Eriksson *et al.* 2009).

Es de esperarse que los grupos de peces loro y peces cirujano sean los principales actores de la actividad de herbivoría, sin embargo, para este caso *Canthigaster rostrata* fue la que más actividad de forrajero presentó en los cuadrantes. No obstante, según los hábitos alimenticios de *C. rostrata*, el consumo de algas es bajo (2,2 %) respecto al consumo de invertebrados, esponjas y otros organismos asociados al bentos (Randall *et al.* 1967); es así como *C. rostrata* pudo haber generado un impacto muy bajo en la reducción de cobertura de las especies de algas estudiadas. Por otro lado, la alta abundancia de peces de dicha especie, es el resultado de un evento inusual que se presentó en la isla de San Andrés por cerca de tres meses en la segunda mitad del año 2013, donde al parecer un posible evento reproductivo generó una explosión demográfica y posterior muerte masiva de la especie (Bolaños 2013).

Estudios más recientes, resaltan la importancia de la riqueza y diversidad de herbívoros (Burkepile y Hay 2010), más que la abundancia y biomasa *per se* (Mumby *et al.* 2006; Kopp *et al.* 2010), en el mantenimiento de la estructura de la comunidad de macroalgas arrecifales, ya que tienen la capacidad de reducir las floraciones de macroalgas carnosas, permitiendo la recuperación y resiliencia coralina. Como ejemplo está la investigación llevada a cabo por Burkepile y Hay (2010) en los Cayos de Florida, quienes determinaron que la diversificación en la alimentación de herbívoros no solo impacta la estructura de las comunidades de macroalgas, sino también aumenta la supervivencia y crecimiento de los corales. Estos autores observaron que la eficiente actividad de herbivoría por parte de *A. bahianus* y *S. taeniopterus* mantiene las comunidades de macroalgas dominantes pero cortas, es decir dominan filamentos de algas (turfs) y ACC, que son formas algales que no suprimen el crecimiento coralino (Mejia *et al.* 2012). Los mismos autores observaron que *S. aurofrenatum* jugó un papel importante en la eliminación de las macroalgas del componente vertical, que sí pueden ser perjudiciales para los corales.

*S. aurofrenatum* fue la segunda especie con mayor número de eventos de forrajeo después de *C. rostrata* (Fig. 10 y 11), indicando entonces que en los arrecifes de estudio, peces loro de la nombrada especie han sido importantes en el control del crecimiento vertical de las algas frondosas como *Dictyota*. Además de evidenciarse que *S. aurofrenatum* fue la especie de pez netamente herbívora que más mordidas propició sobre dicha alga, la cobertura de los corales que fueron expuestos (tratamiento 2), no varió significativamente a través del tiempo (Fig. 8c y 9c), presentando algunas reducciones en cobertura que luego con el tiempo fueron controladas al parecer por la acción dominante de estos peces. El rol de la herbivoría en la regulación de la comunidad de macroalgas puede estar vulnerado por la sobrepesca y degradación de los arrecifes que puede dar como resultado cambios de fase de sistemas dominados por corales a sistemas dominados por algas (Mumby *et al.* 2006). Es así como la protección de especies importantes de peces herbívoros como *S. aurofrenatum*, entre otras, es indispensable para el mantenimiento de la cobertura y crecimiento de los corales en los arrecifes del Archipiélago.

En áreas donde se presentan niveles moderados de sobrepesca, la ausencia de depredadores puede estimular el aumento en la biomasa de herbívoros (Mejia *et al.* 2012). Sin embargo, en regiones severamente afectadas por sobrepesca, es poco viable

el control de macroalgas pues los peces herbívoros existentes no son capaces de mitigar el crecimiento de las mismas, ya que también se convierten en objeto de pesca excesiva y las tallas existentes no son lo suficientemente grandes para regular la producción de algas, aunque sean numéricamente abundantes (Kopp *et al.* 2010). Esta afirmación se corrobora con los resultados obtenidos, ya que independiente de los datos de biomasa, que en Wild Life arrojaron datos muy bajos, catalogados por la NEPA, como críticos y pobres (Tabla 12), existe un dominio de las clases de talla pequeñas (I y II en los censos de peces herbívoros presentes en los dos sitios, y sólo en el caso de la época seca hay presencia de clases de talla III (21-30 cm), pero en bajas abundancias (Fig. 14). Estos resultados indican entonces que la presión pesquera, en efecto, puede estar afectando los peces herbívoros de tallas importantes que ejercen notoriamente el control del crecimiento de macroalgas en la isla de San Andrés. Una reducción significativa de la presión de pesca sobre peces herbívoros (Mumby y Harborne 2010), así como una reducción de las perturbaciones causadas por ejemplo, por la contaminación debida al aumento de nutrientes (Smith *et al.* 2010), que en este caso puede ser debida entre otras fuentes, a las emisiones propiciadas por el emisario submarino, se ha sugerido como un medio de revertir los cambios de fase del dominio de corales al dominio de algas.

A pesar que los valores de biomasa en Luna Verde fueron mayores que en Wild Life, al realizar la comparación de la tasa de herbivoría por sitio, se encontró que no existen diferencias significativas, es decir los patrones de herbivoría fueron similares para ambos sitios así mismo, la biomasa de los peces que llegaron a forrajear no presentaron diferencias entre un sitio y otro. La presión por herbivoría, se considera como un factor importante que influye en la zonificación de los corales y la distribución de las algas (Littler *et al.* 1995) ya que suprime el crecimiento de éstas, principalmente en aguas poco profundas (van den Hoek *et al.* 1975; Wanders 1976, 1977). Sin embargo el potencial de las especies de herbívoros de convertir un arrecife impactado de nuevo a una fase de dominio coralino está influenciado por la selección que éstos hacen del alimento, que es dependiente de la composición de las especies de algas presentes (Feitosa y Ferreira 2014).

Las tallas pequeñas de herbívoros que se registraron en los video-cuadrantes y las especies censadas, corresponde en su mayoría a especies del género *Stegastes*, y algunos del género *Halichoeres*; sin embargo estos últimos, que se alimentan

principalmente de invertebrados (Randall 1967), pudieron haber estado forrajeando dentro de los cuadrantes en busca de su alimento principal, mas no de macroalgas.

Los peces damisela, cumplen una función importante ya que son considerados como especies clave en el mantenimiento de los ensamblajes de algas (Hixon y Brostoff 1983), siendo el mayor componente de la dieta de éstos material algal (> 70%), que está compuesto principalmente por algas filamentosas epífitas, aunque también pueden llegar a consumir pequeños invertebrados y detritus como alimento extra (~15%) (Feitosa *et al.* 2012). Para el mismo estudio, los autores demostraron que *Stegastes fuscus* y *Stegastes variabilis* promueven el crecimiento de especies de algas calcáreas articuladas en sus áreas territoriales, algas que no son agradables al gusto de peces herbívoros, pero que dentro de sus formas ramificadas permiten el crecimiento de epífitos, principal recurso alimenticio de dichos peces; así mismo se ha encontrado que algunas especies de peces damisela, eliminan algas que no son apetecidas, con el fin de facilitar el crecimiento de las algas sobre las cuales prefieren alimentarse (Lassuy 1980; Hata y Kato 2002; Hata *et al.* 2002). En los videos observados, se registraron en varias ocasiones ataques por parte de *Stegastes* sobre peces loro, principalmente juveniles. Este comportamiento agresivo registrado de los peces damisela territoriales pudo ser influyente en la reducción de la tasa de forrajeo de los loros sobre las algas (Robertson *et al.* 1976), pues es probable que tanto juveniles de loro como *Stegastes* compitan por sustratos similares para forrajeo y protección. Es así como el uso de recursos por parte peces damisela territoriales en los diferentes ecosistemas coralinos, es importante para la función y el conocimiento de los procesos ecológicos de los mismos (Feitosa *et al.* 2012).

La mayor cantidad de eventos de forrajeo por peces damisela se registró sobre turf, sólo en dos ocasiones se registró alimentándose sobre *Dictyota*, esto ratifica la preferencia de *Stegastes* por algas filamentosas de pequeño tamaño, que crecen sobre el sustrato o sobre alga más grandes, en este caso *Dictyota*. Sin embargo, podría afirmarse que su actividad de herbivoría no ejerce una fuerte presión en el control de algas de gran tamaño y dominantes como *Dictyota*, *Halimeda* o *Lobophora*. Cabe mencionar aquí, que la presencia de peces damisela y su frecuente actividad de herbivoría, también pudo relacionarse con la alta diversidad hallada de especies epífitas que se encontraron sobre algas más grandes, pues como se describe en el Anexo Tabla- 1, una gran proporción de epífitas filamentosas principalmente del phylum Rhodophyta, crecieron sobre *Dictyota*,

*Halimeda* y/o *Lobophora*. Las preferencias por ciertas zonas dadas a escala especie-específica, parecen ser comunes en arrecifes de coral, y estos patrones son influenciados por numerosos factores como escogencia del alimento, competencia interespecífica, depredación (Robertson y Gaines 1986; Fox y Bellwood 2007), composición y riqueza de especies herbívoras y localmente, las variaciones estacionales.

Considerando que la mayoría de peces herbívoros encontrados forrajeando en los cuadrantes correspondió a especies de peces juveniles, puede indicarse que las preferencias alimenticias pueden estar determinadas por la cobertura del sustrato existente, es decir, donde los juveniles encuentran fuentes de alimento disponible en cada hábitat. Trabajos previos, como el de Feitosa y Ferreira (2014), indicaron que las algas calcáreas articuladas, donde estos peces encuentran refugio pueden ser hábitats propicios para la alimentación de herbívoros juveniles; entonces cuando *Halimeda* es dominante existe un aumento de actividad de herbivoría sobre los epífitos de esta alga. Así mismo, afirmaron que las algas filamentosas son el principal alimento de peces pequeños, al igual que se pudo registrar para este trabajo donde la mayor cantidad de actividad de forrajeo se observó sobre turf y de forma general sobre los epífitos, que fueron el componente principal de la alta diversidad de especies halladas, encontradas sobre algas de mayor tamaño como *Halimeda*, *Dictyota* y *Lobophora variegata* principalmente.

## 6. Conclusiones

Los nuevos registros de especies de macroalgas para el archipiélago de San Andrés, en el Caribe Colombiano y el Atlántico occidental, así como la variación en la composición del ensamblaje de macroalgas al evaluar dos localidades arrecifales cercanas, denota la variabilidad de flora marina que albergan los ecosistemas costeros de la isla, que podría estar dada principalmente por variación de factores ambientales, especialmente temperatura y profundidad, así como la actividad de herbivoría presente en ambos sitios de muestreo.

El gran número de especies de macroalgas encontradas como epífitas de otras, indica que estos ecosistemas arrecifales son ricos en especies de algas filamentosas de tamaños pequeños, especialmente las pertenecientes al Phylum Rhodophyta.

Este estudio, junto con algunos otros recientes que determinaron la composición de especies de macroalgas, cuestionan las antiguas afirmaciones que postularon mayor diversidad de especies en latitudes mayores. La alta diversidad de especies registradas en este trabajo (241) reflejan que en el Caribe colombiano y zonas tropicales de bajas latitudes, puede existir un alto número de especies de macroalgas que aún no han sido descritas, en su mayoría epífitas y aquellas que forman los componentes de las primeras sucesiones algales en los arrecifes de coral.

Las macroalgas, los tapetes algales o turf y las algas costrosas coralinas, son componentes que estacionalmente no varían en las localidades de estudio en la isla de San Andrés a diferencia de otras zonas del Caribe, donde existe un patrón de surgencia marcado y determinante en la variación de cobertura de dichos grupos de algas.

Si se compara entre localidades y el grupo de macroalgas se divide en sus componentes que son algas costrosas coralinas, algas frondosas, algas erectas calcáreas si se pueden presentar variaciones estacionales en la composición de algas que pueden ser debidas a las variaciones en las condiciones ambientales en cuanto a temperatura y profundidad principalmente, así como efectos de herbivoría.

La exclusividad de especies en cada época estuvo marcada también por su atributo de nuevo registro para el Caribe Colombiano, ya que para la época seca, se incluyeron 10 especies con dichos atributos y en época de lluvia, fueron 17. Para este trabajo, se encontró que a pesar de la persistencia de algunos géneros entre las estaciones y los sitios, la similitud de especies entre épocas climáticas y sitios fue baja. Cabe mencionar que esta variación estacional se presentó en algas de tamaño pequeño, filamentosas, que se identificaron únicamente usando microscopio óptico.

El género *Halimeda*, que se considera un componente bentónico importante en los arrecifes del Caribe, no presentó relación con ninguna variable ambiental presentando una mayor cobertura en época de lluvia, las razones de estas diferencias aún son desconocidas, pero podrían deberse a características especie-específicas que les permite habitar en zonas de bajo impacto por procesos de surgencia como en el PNNT, donde la abundancia de ésta alga fue muy baja.

La poca evidencia encontrada en la influencia del rol de los peces herbívoros en los sitios de muestreo, así como los indicadores de salud arrecifal a partir de la biomasa que se obtuvieron, indica posibles alteraciones que pueden estar debidas a sobrepesca, por número, talla o área de peces de herbívoros, con dominio de peces de tallas pequeñas, alterando el control del crecimiento de las macroalgas tanto en su cobertura como en su altura, factor que afecta fuertemente a los corales al disminuir tasas de crecimiento y reproducción.

Especies importantes en la composición bentónica de los arrecifes del Caribe como *Lobophora variegata* y el género *Dictyota* mostraron variaciones debidos a la estacionalidad y a la herbivoría en los arrecifes estudiados. Las especies de peces loro especialmente la especie *Sparisoma aurofrenatum* puede ser determinante en el control del crecimiento de las especies de algas frondosas como *Dictyota*; es así como la protección de especies importantes de peces herbívoros, es indispensable para el mantenimiento de la cobertura y crecimiento de los corales en los arrecifes del Archipiélago.

La presencia de una baja diversidad y baja abundancia de tallas grandes en especies de peces herbívoros pueden causar la reducción del control del crecimiento de macroalgas

en los arrecifes de estudio y vulnera la permanencia de otros grupos bentónicos que compiten por espacio con las macroalgas, como corales, esponjas y algas costrosas coralinas.

Las cianobacterias no fueron un componente importante en la alimentación de los peces, ya que no se registraron eventos de forrajeo sobre las algas verde azules, así mismo la relación con la estacionalidad no estuvo bien definida presentando fluctuaciones aleatorias.

Para Wild Life y Luna Verde los patrones de herbivoría fueron similares pues tanto la biomasa de los peces reportados en los cuadrantes del tratamiento dos como su tasa de herbivoría no variaron considerablemente.

## 7. Recomendaciones

La presencia de nuevos registros de macroalgas para Colombia y el Atlántico occidental confirman la alta diversidad de especies presentes en el Archipiélago y sugiere la continuidad en la realización de este tipo de investigaciones en la Reserva de Biosfera *Seaflower*.

Los resultados obtenidos abren interrogantes sobre la fenología reproductiva de las algas rojas epífitas en el archipiélago, temática que debe ser abordada en posteriores estudios.

Se recomienda ampliamente que se establezcan estudios referentes a la biogeografía del Archipiélago con el fin de establecer los patrones que llevaron al establecimiento y distribución de las especies bentónicas, en especial, las algas marinas.

Respecto al pobre panorama que presentó la composición de especies de algas costrosas coralinas ACC en los sitios de estudio, se recomienda establecer medidas para monitorear el comportamiento de este importante componente bentónico y así considerar su dinámica en el estado de salud de los arrecifes del archipiélago de San Andrés islas.

Debido a que no solo la cobertura de macroalgas en los arrecifes es determinante para establecer la salud de los mismos, se recomienda que en los monitoreos de componentes bentónicos, se considere tanto la cobertura como la altura de las algas, principalmente las frondosas que en teoría son las que realmente afectan la cobertura de corales reduciendo crecimiento, recuperación y reproducción por los efectos alelopáticos que muchas ejercen.

Para mejorar posteriores metodologías en la toma de información de actividad de herbivoría, se recomienda evitar en uso de cuadrantes u objetos conspicuos que puedan afectar el comportamiento de los peces sobre el área que se está monitoreando.

Para considerar de forma más profunda los efectos de la herbivoría de peces en los arrecifes, se recomienda realizar estudios a diferentes profundidades y de esta manera

establecer los factores bióticos y abióticos que interactúan en la asociación herbívoro-presa.

Los resultados muestran una baja abundancia de peces herbívoros, de acuerdo con el índice biótico, lo cual puede estar asociado a sobrepesca de estas especies, por lo que se recomienda hacer evaluaciones directas a las poblaciones de peces herbívoros y establecer el estado de las poblaciones.

Las especies de peces herbívoros son fáciles de captura con arpón, y es frecuente ver a jóvenes pescadores en este costado de la isla empleando dicha técnica de pesca, a pesar de su prohibición en la zona, pues está protegida dentro del Área Marina Protegida como una Zona de NO TAKE (no extracción y de conservación), de acuerdo con la normatividad la Corporación ambiental Coralina, por lo que se recomienda hacer control de pesca y protección de la zona, para mantener su estructura y función ecosistémica y por lo tanto los bienes y servicios ambientales.

## Bibliografía

- Abdul P (2010) Elementos para un Plan de Gestión Ambiental de las aguas costeras En San Andrés isla. Tesis de Maestría en Medio Ambiente y Desarrollo con énfasis en Gestión Ambiental. Universidad Nacional de Colombia – Sede Bogotá y Caribe, San Andrés, 88 p.
- Abed RMM, Golubic S, Garcia-Pichel F, Camoin G.F, Sprachta S (2003) Characterization of microbialite-forming cyanobacteria in a tropical lagoon: Tikehau Atoll, Tuamotu, French Polynesia. *J Phycol* 39:862–873.
- Abril-Howard A, Bolaños N (2012). Arrecifes de Coral. (131-136) en CORALINA-INVEMAR, (2012). Gómez-López, D. I., C. Segura-Quintero, P. C. Sierra-Correa y J. Garay-Tinoco (Eds.). Atlas de la Reserva de Biósfera Seaflower. Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives De Andrés” -INVEMAR- y Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina -CORALINA-. Serie de Publicaciones Especiales de INVEMAR # 28. Santa Marta, Colombia 180 p.
- Abril-Howard A, Bolaños N, Machacón I, Lasso J, Gómez D, Ward V (2012) Actualización del conocimiento de los ecosistemas marinos en la Reserva de Biósfera *Seaflower*, con énfasis en las islas de San Andrés y Providencia (129-157) En CORALINA-INVEMAR, 2012. Gómez-López, D. I., C. Segura-Quintero, P. C. Sierra-Correa y J. Garay-Tinoco (Eds.). Atlas de la Reserva de Biósfera Seaflower. Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives De Andrés” -INVEMAR- y Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina -CORALINA-. Serie de Publicaciones Especiales de INVEMAR # 28. Santa Marta, Colombia 180 p.
- Adey WH, Vassar JM (1975) Colonization, succession and growth rates of tropical crustose coralline algae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *Phycologia* 14:55–69.
- Adey WH, Steneck RS (1985) Highly productive eastern Caribbean reefs: Synergistic effects of biological, chemical, physical, and geological factors. In “The Ecology of Coral Reefs. NOAA’s Undersea Research Program” (M. L. Reaka, ed.), Vol. 3, No. 1, pp. 163–187. U.S. Department of Commerce, Washington, D.C
- Akatsuka I (1986) Japanese Gelidiales (Rhodophyta), especially *Gelidium*. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 24, 171–263.
- Albis-Salas M, Gavio B (2011) Notes on marine algae in the International Biosphere Reserve Seaflower, Caribbean Colombian I: new records of macroalgal epiphytes on the seagrass *Thalassia testudinum*. *Bot. Mar.* 54(6): 537 – 543.
- Armitage AR, Fong P (2004) Upward cascading effects of nutrients: shifts in a benthic microalgal community and a negative herbivore response. *Oecologia* 139:560–567
- Aronson RB, Edmunds PJ, Precht WF, Swanson DW, Levitan DR (1994) Large-scale, long-term monitoring of Caribbean coral reefs: simple, quick, inexpensive techniques. *Atoll Res. Bull.* 421: 1–19.
- Ateweberhan M, Bruggemann J.H, Breeman AM (2005) Seasonal patterns of biomass, growth and reproduction in *Dictyota cervicornis* and *Stoechospermum polypodioides* (Dictyotales, Phaeophyta) on a shallow reef flat in the southern Red Sea (Eritrea). *Bot Mar* 48:8–17.
- Ateweberhan M, Bruggemann JH, Breeman AM (2006) Effects of extreme seasonality on community structure and functional group dynamics of coral reef algae in the southern Red Sea (Eritrea). *Coral Reefs* 25:391–406.
- Baev PV, Penev LD (1995) BIODIV: program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster analysis. Version 5.1. Pensoft, Sofia-Moscow. 57 p.
- Bak RP, Nieuwland G, Meesters E H (2005) Coral reef crisis in deep and shallow reefs: 30 years of constancy and change in reefs of Curacao and Bonaire. *Coral Reefs* 24: 475–479.
- Ballantine DL, C Lozada-Troche (2008) *Champia harveyana* sp. nov. (Champiaceae, Rhodophyta) from Puerto Rico, Caribbean Sea. *Bot. Mar.* 51: 388-98.
- Ballesteros E (1991) Seasonality of growth and production of a deep- water population of *Halimeda tuna* (Chlorophyceae, Cauler- pales) in north-western Mediterranean. *Bot Mar* 34:291–301.

- Barriga T, Hernández C, Jaramillo T (1969) La Isla de San Andrés. Contribuciones al conocimiento de su ecología, flora, fauna y pesca. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, 152 p.
- Beach KS, Walters LJ, Borgeas HB (2006) Irradiance and nutrient limitation of *Dictyota* spp. populations on Conch Reef, Florida Keys, USA. *J Exp. Mar. Biol. Ecol.* 329:101–112.
- Bell PRF (1992) Eutrophication and Coral Reefs Some Examples in the Great Barrier Reef Lagoon. *Water Research* 26:553-568.
- Bellwood DR (2003) Origins and escalation of herbivory in fishes: a functional perspective. *Paleobiology* 29, 71–83.
- Bellwood DR, Choat JH (1990) A functional analysis of grazing in parrotfishes (Family Scaridae): the ecological implications. *Environmental Biology of Fishes* 28, 189–214.
- Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nystrom M (2004) Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429, 827–833.
- Benayahu Y, Loya Y (1977) Seasonal occurrence of benthic-algae communities and grazing regulation by sea urchins at the coral reefs of Eilat, Red Sea. *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp.* 1: 383–389
- Bentuvia A, Ríos CE (1970) Informe de un crucero de B/I Chocó a la isla de Providencia y los bancos adyacentes de Quitasueño y Serrana en los territorios insulares de Colombia, PNUD-FAO-INDERENA, comunicaciones, 1 (2): 9-45.
- Berner T (1990) Coral reef algae. IN *Ecosystems of the World*. (Z. Dubinsky, ed.), Elsevier, Amsterdam: 25: 253-264.
- Bolaños N (2006) Variaciones espaciales y temporales en la estructura de la comunidad de peces arrecifales de la Isla de San Andrés y su relación con el estado de los arrecifes. Tesis de pregrado. Cali -Colombia, Universidad del Valle, Departamento de Biología, Sección de Biología Marina. 67 p.
- Bolaños N (2013) *Canthigaster rostrata* masive death in San Andres Archipelago, Seaflower Biophere Reserve, Colombia. Coral-List message. [en línea] obtenido en: <http://coral.aoml.noaa.gov/pipermail/coral-list/2013-September/013308.html>.
- Børgesen F (1930) The marine algae of Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceae. Part III. Ceramiales. Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, *Biologiske Meddelelser* 9 (1): 1-159.
- Bornet É (1859) Description d'un nouveau genre de Floridées des côtes de France. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Quatrième série* 11: 88-92, pls I, II.
- Brown BE (1997) Disturbances to reefs in recent times. p. 354-379. En: Birkeland, C. (Ed) *Life and death of corals reefs*. Chapman y Hall, Nueva York. 536p.
- Bruggemann JH, van Oppen MJH, Breeman AM (1994) Foraging by the stoplight parrotfish *Sparisoma viride*. I. Food selection in different socially determined habitats. *Mar Ecol Prog Ser* 106:41–55.
- Bula-Meyer G. (1982) Una clave para las especies del género *Halimeda* (Udotaceae, Chlorophyta) del Atlántico occidental *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betín* 12:41-44.
- Bula-Meyer G (1983) Una clave para la identificación de especies del género *Caulerpa* (Caulerpáceae, Caulerpales, Chlorophyceae) de las costas del Atlántico occidental *Informe Museo del Mar (Bogotá)* 1-25.
- Bula-Meyer G (1990) Altas temperaturas estacionales del agua como condición disturbadora de las macroalgas del Parque Nacional Natural Tairona, Caribe colombiano: una hipótesis. *An.Inst. Invest.Mar. Punta de Betín* 19–20: 9–21.
- Bula-Meyer G (1997) Las especies de *Champia* (Rhodophyta: Champiaceae) de talo aplanado y una nueva del Caribe Colombiano. *Caldasia* 19:83-90
- Bula-Meyer G (1998) Estado actual de la taxonomía de las macroalgas marinas de Colombia *Boletín Ecotrópica* 33:1-13.
- Bula-Meyer G, Norris JN (2001) Notes on new records of red algae from the Colombian Caribbean *Botanica Marina* 44:351–360.
- Burkpile DE, Hay ME (2010) Impact of herbivore identity on algal succession and coral growth on a Caribbean reef. *PLoS ONE* 5:e8963.
- Carpenter RC (1986) Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecological Monographs* 56: 345–363.

- Carpenter RC (1990) Competition among marine macroalgae: a physiological perspective. *J. Phycol.* 26:6–12.
- Castaño C (2002) Golfos y Bahías de Colombia. Banco de Occidente. pp: 134-141. Cali, Colombia.
- Castro González E (2005) Régimen espacial y temporal de la captura y esfuerzo en la pesquería artesanal de la isla de San Andrés, Caribe Colombiano: Inferencias sobre la estructura de la comunidad Ictica. Tesis Maestría Biología Marina, Universidad Nacional de Colombia, 2005.
- Castro E, Grandas Y (2004) Estructura de la pesquería artesanal de especies pelagicas en la Isla de San Andrés, Caribe Occidental In: Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, 55, pp. 1018-1019.
- Castro E, Rojas A, Prada M, Forbes T, Lasso J, Manrique M (2011) Estado actual de las poblaciones del caracol *Strombus gigas* en el sector norte del área marina protegida Seaflower. Reporte Técnico. Departamento Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. Coralina. Universidad Nacional de Colombia. San Andrés isla, 23p.
- Ceccarelli DM, Jones GP, McCook LJ (2001) Territorial damselfishes as determinants of the structure of benthic communities on coral reefs. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 39: 355–89.
- Ceccarelli DM, Jones GP, McCook LJ (2005) Foragers versus farmers: contrasting effects of two behavioural groups of herbivores on coral reefs. *Oecologia* 145, 445–453.
- Ceccarelli DM, Jones G P, Mccook L J (2011) Interactions between herbivorous fish guilds and their influence on algal succession on a coastal coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 399(1), 60–67. doi:10.1016/j.jembe.2011.01.019.
- Choat JH, Bellwood DR (1985) Interactions amongst herbivorous fishes on a coral reef: influence of spatial variation. *Mar. Biol.* 89, 221–234.
- Clarke, KR, Gorley R N (2006) Primer v6: user manual and tutorial. Primer-E. Plymouth, UK.
- Clements KD, Choat JH (1997) Comparison of herbivory in the closely-related marine fish genera *Girella* and *Kyphosus*. *Marine Biology*, 127, 579-586.
- CORALINA-INVEMAR (2010) Mapa de Ecosistemas Marinos (2010). N° de mapa: SA029, escala 1:100.000.
- CORALINA (2003) Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, una Reserva de la Biosfera en el Caribe colombiano. Corporación Ambiental Regional para el Desarrollo Sostenible, San Andrés Isla, Colombia. 58 p.
- Creed JC, Norton TA, Kain (Jones) JM (1996) Are neighbours harmful or helpful in *Fucus vesiculosus* populations? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 133:191–201.
- Davison IR (1991) Environmental effects on algal photosynthesis: temperature. *J. Phycol.* 27:2–8.
- Dawes C, Mathieson A (2008) The seaweeds of Florida. University press of Florida. Gainesville, FL, USA. pp. 656.
- Dennison WC, O'Neil JM, Duffy EJ, Oliver PE, Shaw GR (1999) Blooms of the cyanobacterium *Lyngbya majuscula* in coastal water of Queensland, Australia. *Bull Inst Oceanogr (Monaco)* 19:501–506.
- Díaz JM, Garzón-Ferreira J, Zea S (1995) Los arrecifes coralinos de la isla de San Andrés, Colombia: Estado actual y perspectivas para su desarrollo. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras 7. Bogotá, 7: 1-150.
- Díaz JM, Díaz G, Garzón J, Geister B, Sánchez JA, Zea S (1996) Atlas de los complejos arrecifales coralinos del caribe Colombiano: I. Complejos arrecifales oceánicos. Serie publicaciones especiales No. 2 INVEMAR. Santa Marta. 83 pp.
- Díaz JM, Barrios LM, Cendales MH, Garzón-Ferreira J, Geister J, López-Victoria M, Ospina GH, Parra FJ, Pinzón J, Vargas-Ángel B, Zapata FA, Zea S (2000) Áreas coralinas de Colombia. INVEMAR, Serie Publicaciones Especiales 5, Santa Marta. 176 p.
- Diaz-Pulido G, Bula-Meyer G (1997) Marine algae from oceanic atolls in the Southwestern Caribbean (Albuquerque Cays, Courtown Cays, Serrana Bank, and Roncador Bank) Atoll Research Bulletin 448:1-18.
- Diaz-Pulido G, Garzón-Ferreira J (2002) Seasonality in algal assemblages on upwelling-influenced coral reefs in the Colombian Caribbean. *Bot Mar* 45:284–292.
- Diaz-Pulido G, McCook LJ (2002) The fate of bleached corals: patterns and dynamics of algal recruitment. *Mar Ecol Prog Ser* 232:115–128.

- Díaz-Pulido G, Villamil L, Almanza V (2007) Herbivory effects on the morphology of the brown alga *Padina boergeresii* (Phaeophyta). *Phycologia* 46:131–136.
- Díaz-Pulido G, Díaz-Ruiz M (2003) Diversity of benthic marine algae of the Colombian Atlantic. *Biota Col.*, 4 (2): 203-246.
- Díaz-Pulido G, McCook L.J (2008) Macroalgae (Seaweeds). In: State of the Great Barrier Reef Online (Ed. by Chin, A.), pp. *Great Barrier Reef Marine Park Authority*, Townsville
- Díaz-Pulido G, Sánchez JA, Zea S, Díaz JM, Garzón-Ferreira J (2004) Esquemas de distribución espacial en la comunidad bentónica de arrecifes coralinos continentales y oceánicos del Caribe Colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 28: 337-347.
- Díaz-Pulido G, McCook LJ, Dove S, Berkelmans R, Roff G, Kline DI, Weeks S, Evans RD, Williamson DH, Hoegh-Guldberg O (2009) Doom and boom on a resilient reef: climate change, algal overgrowth and coral recovery. *PLoS ONE* 4: e5239. doi:10.1371/journal.pone.0013195.
- Dubinsky Z, Stambler N (1996) Marine pollution and coral reefs. *Global Change Biol.* 2: 511–526.
- Dudgeon SR, Aronson RB, Bruno JF, y Precht WF (2010). Phase shifts and stable states on coral reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 413:201-216.
- Dunn OJ (1961) "Multiple comparisons among means." *JASA*, 56: 54-64
- Earle SA (1972) The influence of herbivores on the marine plants of Great Lameshur Bay, with an annotated list of plants. In: Collette BB, Earle SA (eds.) *Results of the Tektite Program: Ecology of coral reef fishes.* *Nat Hist Mus Los Angeles County Sci Bull* 14:17.
- Elmir S, Wright M, Abdelzaher A, Solo- Gabriele H, Fleming L, Miller G, Rybolowik M, Peter M, Pillai S, Cooper J, Quaye E (2007) Quantitative evaluation o bacteria released by bathers in a marine water. *Water Research.* 41: 3 – 10.
- Eriksson B, Ljunggren K, Sandström L, Johansson A, Mattila G, Rubach J, Snickars AM (2009) Declines in predatory fish promote bloom-forming macroalgae. *Ecological Applications* : A Publication of the Ecological Society of America, 19(8), 1975–88. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20014572>.
- Escobar J (2002) La contaminación de los ríos y sus efectos en las áreas costeras y el mar. División de Recursos Naturales e Infraestructura. Naciones Unidas. CEPAL – SERIE Recursos naturales e infraestructura N° 50. 68 p.
- Fabricius K, Dea'th G (2001) Environmental factors associated with the spatial distribution of crustose coralline algae on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 19:303–309
- Falkowski P, Raven JA (1997) *Aquatic Photosynthesis.* Blackwell, Oxford, 375 pp.
- Feitosa JLL, Ferreira BP (2014) Distribution and feeding patterns of juvenile parrotfish on algal-dominated coral reefs. *Marine Ecology*, n/a–n/a. doi:10.1111/maec.12154
- Feitosa JLL, Conzentino AM, Teixeira SF, Ferreira BP (2012) Food resource use by two territorial damselfish (Pomacentridae: *Stegastes*) on south-western atlantic algal-dominated reefs. *Journal of sea research*, 70,42-49. Doi: 10-1016/j.seares.2012.03.006.
- Ferrari R, Gonzalez-Rivero M, Ortiz JC, Mumby PJ (2012) Interaction of herbivory and seasonality on the dynamics of Caribbean macroalgae. *Coral Reefs*.doi:10.1007/s00338-012-0889-9.
- Ferreira BP, Joyeux JC (2004) Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography*, 31, 1093-1106.
- Ferreira CE, Goncalves JE, Coutinho R y Peter AC (1998) Herbivory by the dusky damselfish *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) in a tropical rocky shore: effects on the benthic community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 229: 241–64.
- Figueiredo MAO, Horta PA, Pedrini AG, Nunes JMC (2008) Benthic marine algae of the coral reefs of Brazil: a liter- ature review. *Oecol. Bras.* 12: 258–269
- Fowler H (1944) *Results of the Fifth George Vanderbilt Expedition in 1941.* Philadelphia. Mon. Acad. Nat. Scienc., 6:57-529.
- Fox RJ, Bellwood DR (2007) Quantifying herbivory across a coral reef depth gradient. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 339: 49-59
- Fox RJ, Bellwood DR (2008) Direct versus indirect methods of quantifying herbivore grazing impact on a coral reef. *Mar Biol* 154:325–334
- Franklin LA, Forster RM (1997) The changing irradiance environment: consequences for marine macroalgal physiology, productivity and ecology. *Eur. J. Phycol.* 32:207–32.

- Fricke A, Teichberg M, Beilfussand S, Bischof K (2011) Succession patterns in algal turf vegetation on a Caribbean coral reef. *Bot. Mar.* 54:111–126
- Froese, R, Pauly DE (2014) Fishbase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (04/2014)
- Garay JA, Marín B, Ramírez G, Betancourt J, Troncoso W, Gómez M, Cadavid B, Vélez M, Rozo D, Arias L, Vivas J (2002) Diagnóstico y evaluación de la calidad ambiental marina en el Caribe y Pacífico colombiano. Red de vigilancia para la conservación y protección de las aguas marinas y costeras de Colombia. –REDCAM-. Informe Técnico. Instituto de investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives de Andrés” INVEMAR. Santa Marta. 260 p.
- Garzón-Ferreira J, Díaz JM (2003) The Caribbean coral reefs of Colombia, p. 275-301. In J. Cortés (ed.) *Latin American coral reefs*. Elsevier Science B.V., Amsterdam, The Netherlands.
- Garzón-Ferreira J, Kielman M (1994) Extensive mortality of corals in the Colombian Caribbean during the last two decades, p. 247-253. In R.N. Ginsburg (ed.) *Proceedings of the Colloquium on Global Aspect of Coral Reefs. Health, Hazards and History*. RSMAS. University of Miami, Miami, USA.
- Gavio B, Fredericq S (2005) New species and new records of offshore members of the Rhodymeniales (Rhodophyta) in the Northern Gulf of Mexico. *Gulf of Mexico Science*: 23: 58-83.
- Gavio B, Palmer-Cantillo S, Mancera-Pineda JE (2010) Historical analysis (2000–2005) of the coastal water quality in San Andrés Island, Seaflower Biosphere Reserve, Caribbean Colombia. *Marine Pollution Bulletin* 60: 1018–1030.
- Gavio B, Reyes-Gómez VP, Wynne MJ (2013) *Crouania pumila* sp. nov. (Callithamniaceae, Rhodophyta), a new species of marine red alga from the International Biosphere Reserve *Seaflower*, Caribbean Colombia. *Rev. Biol. Trop. Vol. 61*
- Geister B (1973) Los Arrecifes de la isla de San Andrés (Mar Caribe, Colombia) *Mitt. Inst. Colombo-Aleman Invest. Cient.* 7:211-228.
- Geister J (2001) Coral life and coral death in a Recent Caribbean coral reef: a Thirty-year record in photographs. *Bulletin of the Tohoku University Museum*, 1: 114-124
- Geister J, Díaz JM (1997) A field guide to the oceanic barrier reefs and atolls of the southwestern Caribbean (Archipelago of San Andres and Providencia, Colombia). *Proc. 8th int. coral reef sym.* 1: 235-262
- González O, Hurtado G (2012) Caracterización climática del Archipiélago de San Andrés y Providencia (47-52) en CORALINA-INVEMAR, 2012. Gómez-López, D. I., C. Segura-Quintero, P. C. Sierra-Correa y J. Garay-Tinoco (Eds). *Atlas de la Reserva de Biósfera Seaflower. Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina*. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives De Andrés” -INVEMAR- y Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina -CORALINA-. Serie de Publicaciones Especiales de INVEMAR # 28. Santa Marta, Colombia 180 p.
- Hanisak MD (1983) The nitrogen relationships of marine macroalgae. In Carpenter, E. J. y Capone D. G. [Eds.] *Nitrogen in the Marine Environment*. Academic Press, New York, pp. 699–730.
- Hata H, Kato M (2002) Weeding by the herbivorous damselfish *Stegastes nigricans* in nearly monocultural algae farms. *Marine Ecology Progress Series* 237, 227–231.
- Hata H, Nishihira M, Kamura S (2002) Effects of habitat-conditioning by the damselfish *Stegastes nigricans* (Lacepede) on the community structure of benthic algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 280 (1–2), 95–116.
- Hay ME (1981) Spatial patterns of grazing intensity on a Caribbean barrier reef: Herbivory and algal distributions. *Aquatic Bot* 11:97-109.
- Hay ME, Colburn T, Downing D (1983) Spatial and temporal patterns in herviory on a Caribbean fringing reef: The effects on plant distribution. *Oecologia* 58, 299–308.
- Hay ME (1984) Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: are previous results typical? *Ecology* 65:446–454.
- Hay ME (1985) Spatial patterns of herbivore impact and their importance in maintaining algal species richness. Pages 29- 34 in *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti 1985. Volume 4*. Antenne Museum-Ephe, Moorea, French Polynesia.

- Hatcher BG (1988) Coral reef primary productivity: Abeggar's banquet. *Trends in Ecology & Evolution* 3, 106–111.
- Hay ME, Duffy JE, Fenical W (1988) Seaweed chemical defenses: among compound and among herbivore variance. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium*, 3:43- 48.
- Hay ME (1991) Fish-seaweed interactions on coral reefs: effects of herbivorous fishes and adaptations of their prey. IN *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Chp. 5, (P.F. Sale, ed.), Academic Press Inc., New York.
- Hay ME (1992) The role of seaweed chemical defenses in the evolution of feeding specialization and the mediation of complex interactions. In: (V. J. Paul, ed.) *Ecological Roles of Marine Natural Products*. Comstock Publishing, Ithaca. pp. 93-118.
- Hay ME (1996) Marine chemical ecology: What's known and what's next? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 200: 103–134.
- Hay ME (1997). The ecology and evolution of seaweed- herbivore interactions on coral reefs. *Coral Reefs* 16: S67-S76.
- Herren LW, Walters L, Beach KS (2006) Fragment generation, survival, and attachment of *Dictyota* spp. at Conch Reef in the Florida Keys, USA. *Coral Reefs* 25:287–295.
- Herrón P (2004) Tendencias de cambio en la estructura y estado de los arrecifes coralinos de San Andrés, Providencia y Santa Catalina: Programa de Monitoreo de CORALINA durante el período 1998–2002. Informe final CORALINA. San Andrés Isla. 32.p.p. INVEMAR. 2005. Capítulo II: Estado de los Ecosistemas Marinos y Costeros. 75- 114. En: INVEMAR. 2005. Informe de Estado de los Ambientes Marinos y Costeros en Colombia: Año 2004. Serie de Publicaciones Periódicas No. 8. 210 p.
- Hixon MA, Brostoff WN (1983) Damselfish as keystone species in reverse: intermediate disturbance and diversity of reef algae. *Science* 220, 511–513.
- Hixon MA, Brostoff WN (1985) Substrate characteristics, fish grazing, and epibenthic reef assemblages of Hawaii. *Bull Mar Sci* 37:200–213.
- Hixon MA, Brostoff WN (1996) Succession and herbivory: effects of differential fish grazing on Hawaiian coral-reef algae. *Ecol Monogr* 66:67–90.
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, Gomez E, Harvell CD, Sale PF, Edwards AJ, Caldeira K, Knowlton N, Eakin CM, Iglesias-Prieto R, Muthiga N, Bradbury RH, Dubi A, Hatziolos ME (2007) Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318:1737–1742.
- Hörnig I, Schnetter R, Prud' Homme van Reine WF (1992) The genus *Dictyota* (Phaeophyceae) in the North Atlantic. II. Key to the species *Nova Hedwigia* 54:397-402.
- Hoyt WD (1927) The periodic fruiting of *Dictyota* and its relation to the environment. *Am J Bot* 14:592–619.
- [http://www.gbrmpa.gov.au/corp\\_site/info\\_services/publications/sotr/downloads/S\\_oalgae.pdf](http://www.gbrmpa.gov.au/corp_site/info_services/publications/sotr/downloads/S_oalgae.pdf) RR Macr
- Hughes TP (1994) Catastrophes, phase shifts, and large scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 256, 1547–1551.
- IDEAM (1995) Datos de las variables climáticas de la isla de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. Santafé de Bogotá: IDEAM. 70 p
- IDEAM (2013) Estación meteorológica de la isla de San Andrés. Datos pluviosidad 2012-2013.
- INVEMAR (2012) Informe del estado de los ambientes y recursos marinos y costeros en Colombia: Año 2011. Serie de Publicaciones Periódicas No. 8. Santa Marta. 203 p
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury R, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner MJ, Warner R (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293:629–638.
- James J, Castro E (2012) Socioeconomía en el archipiélago de San Andrés y Providencia con énfasis en la isla de San Andrés, Reserva de Biósfera Seaflower.(169-179). En CORALINA-INVEMAR, (2012). Gómez-López, D. I., C. Segura-Quintero, P. C. Sierra-Correa y J. Garay-Tinoco (Eds). Atlas de la Reserva de Biósfera Seaflower. Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "José Benito Vives De Andrés" -INVEMAR- y Corporación para el Desarrollo

- Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina -CORALINA-. Serie de Publicaciones Especiales de INVEMAR # 28. Santa Marta, Colombia 180 p.
- Janouškovec J, Liu S.-L, Martone PT, Carré W, Leblanc C, Collén J, Keeling PJ (2013) Evolution of red algal plastid genomes: ancient architectures, introns, horizontal gene transfer, and taxonomic utility of plastid markers. *PLoS One*, 8(3), e59001. doi:10.1371/journal.pone.0059001.
- Kaldy JE, Dunton KH, Czerny AB (1995) Variation in macroalgal species composition and abundance on a rock jetty in the northwest Gulf of Mexico. *Bot. Mar.* 38: 519–527.
- Kapraun DF, Lemus AJ, Bula-Meyer G (1983) Genus *Polysiphonia* (Rhodophyta, Ceramiales) in the tropical western Atlantic: I. Colombia and Venezuela *Bulletin of Marine Science* 33:881-898.
- Kiirikki M, Blomster J (1996) Wind induced upwelling as a possible explanation for mass occurrences of epi-phytic *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta) in the Northern Baltic Proper. *Mar. Biol.* 127: 353–358.
- Kim KY, Choi TS, Huh SH, Garbary DJ (1998) Seasonality and community structure of subtidal benthic algae from Daedo Island, southern Korea. *Bot. Mar.* 41: 357–365.
- Klumpp DW, McKinnon AD (1989) Temporal and spatial patterns in primary production of a coral-reef epilithic algal community. *J Exp Mar Biol Ecol* 131:1–22.
- Klumpp DW, Polunin NVC (1989) Partitioning among grazers of food resources within damselfish territories on a coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 125: 145–70.
- Knowlton N (1992) Thresholds and multiple stable states in coral reef community dynamics. *American Zoologist* 32:674– 682.
- Komárek J, Anagnostidis K (2005) Süßwasserflora von Mitteleuropa. Cyanoprokaryota: 2. Teil/2nd Part: Oscillatoriales. Vol. 19 pp. 1-759. München: Elsevier Spektrum Akademischer Verlag.
- Konar B, Iken K, Cruz-Motta JJ *et al.* (2010) Current patterns of macroalgal diversity and biomass in northern hemisphere rocky shores. *PLoS One* 5:e13195.
- Kopp D, Bouchon-Navarro Y, Cordonnier S, Haouisee ML, Bouchon C (2010) Evaluation of algal regulation by herbivorous fishes on Caribbean coral reefs. *Helgol Mar Res* 64:181–190
- Krebs CJ (1989) *Ecological methodology*. Harper and Row, Nueva York. 654 p.
- Kuffner IB, Walters LJ, Becerro MA, Paul VJ, Ritson-Williams R, Beach KS (2006) Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Mar Ecol Prog Ser* 323:107–117.
- Lane AL, Kubanek J (2008) Secondary metabolite defenses against pathogens and biofoulers. In: Amsler CD (ed) *Algal chemical ecology*. Springer, Berlin Heidelberg, pp 229–243.
- Lapointe BE. (1997). Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and southeast Florida. *Limnol.Oceanogr.* 42: 1119–1131.
- Lassuy DR (1980) Effects of farming behavior by *Eupomacentrus lividus* and *Hemiglyphidodon plagiometopon* on algal community structure. *Bulletin of Marine Science* 30, 304–312.
- Lefevre CD, Bellwood DR (2010) Seasonality and dynamics in coral reef macroalgae: variation in condition and susceptibility to herbivory. *Mar Biol* 157:955–965.
- Leonard GH, Levine JM, Schmidt PR, Bertness MD (1998) Flow-driven variation in intertidal community structure in a Maine estuary. *Ecology* 79:1395–411.
- Lessios HA (1988). Mass mortality of *Diadema antillarum* in the Caribbean: what have we learned? *Annu Rev Ecol Syst* 19:371–393.
- Lessios HA, Robertson DR, Cubit JD (1984) Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science* 226, 335–337.
- Lewis SM (1985) Herbivory on Coral Reefs: algal susceptibility to herbivorous fishes. *Oecologia* 65, 370–375.
- Lewis SM, Wainwright PC (1985) Herbivore abundance and grazing intensity on a Caribbean coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1985, Vol. 81, pp. 215-228.
- Lewis S (1986) The role of the herbivorous fishes in the organization of Caribbean Reef Community. *Ecological Monographs*, 56 (3), pp. 183-200.
- Liddell WD, Ohlhorst SL (1992) Ten years of disturbance and change on a Jamaican fringing reef. Pages 144–150 in *Seventh International Coral Reef Symposium*, Guam, Volume 1. University of Guam Press, Mangilao, Guam.
- Liddell WD, Ohlhorst SL (1986) Changes in benthic community composition following the mass mortality of *Diadema* at Jamaica. *J.Exp.Mar. Biol.Ecol.* 95: 271–278.

- Lirman D, Biber PD (2000) Seasonal dynamics of macroalgal communities of the northern Florida reef tract. *Bot Mar* 43: 305–314.
- Littler DS, Littler MM (2000) Caribbean reef plants. OffShore Graphics. Washington D.C., USA. pp.542.
- Littler DS, Littler MM, Hanisak MD (2008) Submersed Plants of the Indian River Lagoon: A Floristic Inventory and Field Guide. Offshore Graphics. Washington, D.C. USA. pp.286.
- Littler MM, Littler DS, Taylor PR (1983a) Evolutionary strategies in a tropical barrier reef. *Journal of Phycology* 19:229-237.
- Littler MM, Littler DS, Taylor PR (1983b). Algal resistance to herbivory on a Caribbean barrier reef. *Coral Reefs* 2:111–118.
- Littler MM, Littler DS (1984) Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 74, 13–34.
- Littler MM, Littler DS, Taylor PR (1995) Selective herbivore increases biomass of its prey: a chiton-coraline reef-building association. *Ecology* 76: 1666–1681.
- Littler MM, Littler DS, Brooks BL (2006) Harmful algae on tropical coral reefs: bottom-up eutrophication and top-down herbivory. *Harmful Algae* 5:565–585.
- Littler MM, Littler DS, Brooks BL (2010) Marine macroalgal diversity assessment of saba bank Netherlands antilles. *PLoS One* 5:e10677. doi:10.1371/journal.pone.0010677.
- Lozada-Troche C, Ballantine DL (2010) *Champia puertoricensis* sp. nov. (Rhodophyta: Champiaceae) from Puerto Rico, Caribbean Sea. *Botanica Marina* 53: 131–141.
- MacArthur RH, Wilson EO (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373–387.
- Marín B, Troncoso W, Vivas-Aguas LJ, Gómez ML (2005) La Calidad Ambiental Marina y Costera en Colombia. 33-65. En: Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives De Andrés. 2005. Informe del Estado de los Ambientes Marinos y Costeros en Colombia: Año 2005. (Serie de Publicaciones periódicas/INVEMAR; No.8) Santa Marta. 360 p.
- Marques LV, Villaca R, Pereira RC (2006) Susceptibility of macroalgae to herbivorous fishes at rocas Atoll (Brazil). *Botanica Marina*, 49: 379-385, doi:10.1515/BOT.2006.049.
- Martin-Smith KM (1993) The phenology of four species of Sargassum at Magnetic Island, Australia. *Bot. Mar.* 36: 327–334.
- Masuda M, Kogame K, Kawaguchi S, Phang SM (2001) Taxonomic notes on marine algae from Malaysia. V. Five species of Rhodymeniales (Rhodophyceae). *Bot. Mar.* 44:81–88.
- Mayakun J, Kim JH, Prathep A (2010) Effects of herbivory and the season of disturbance on algal succession in a tropical intertidal shore , Phuket , Thailand. *Society*, (December 2008), 88–96. doi:10.1111/j.1440-1835.2010.00566.
- MacArthur RH, Wilson EO (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373–387.
- McClanahan TR, Aronson RB, Precht WF, Muthiga NA (1999) Fleshy algae dominate remote coral reefs of Belize. *Coral Reefs* 18:61–62.
- McClanahan, TR (1997) Primary succession of coral-reef algae: differing patterns on fished versus unfished reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 218: 77–102.
- McCook LJ, Jompa J, Diaz-Pulido G (2001) Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs* 19: 400–417.
- McCook LJ, Price IR, Klumpp DW (1997) Macroalgae on the GBR: Causes or consequences, indicators or models of reef degradation? *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, 2: 1851-1856.
- Mejía A, Puncher GN, Engelen AH (2012) Seaweed Biology, 219, 329–357. doi:10.1007/978-3-642-28451-9.
- Mejía LS, Garzón-Ferreira J (2000) Estructura de comunidades de peces arrecifales en cuatro atolones del archipiélago de San Andrés y Providencia (Caribe sur occidental). *Rev. Biol. Trop.*, 48 (4): 883-896.
- Mejía LS, Garzón-Ferreira J, Acero A (1998) Peces registrados en los complejos arrecifales de los cayos Courtown, Albuquerque y los bancos Serrana y Roncador, Caribe occidental, Colombia. *Bol. Ecotrópica*, 32:25-42.
- Microsoft Office Excel (2010) Microsoft Corporation. All rights reserved.

- Mohamed S, Borik R (2012) Modern Trends in Using Marine Algae for Treatment of Aquatic Pollution. *Int.J.ChemTech Res.*2013,5(6).
- Montgomery WL (1980) Comparative feeding ecology of two herbivorous damselfishes (Pomacentridae: Teleostei) from the Gulf of California, Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 47: 9–24.
- Moran D, Clements KD (2002) Diet and endogenous carbohydrases in the temperate marine herbivorous fish *Kyphosus sydneyanus*. *Journal of Fish Biology*, 60, 1190-1203.
- Morrissey J (1980) Community structure and zonation of microalgae and hermatypic corals on a fringing reef flat of Magnetic Island (Queensland, Australia). *Aquat. Bot.* 8: 91–139.
- Mow MJ, Aguilera C, Tabet S (2001) Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. Corporación Autónoma Regional y de Desarrollo del Archipiélago San Andrés, Providencia y Santa Catalina –CORALINA-. 64 p.
- Mow MJ (2006) “The native islanders of San Andres, Old Providence and Santa Catalina: Dreaming between two worlds.” San Andres Island, Colombia: Providence Foundation. (Comment: Paper prepared for the conference “Islands of the world IX: Sustainable islands sustainable strategies.” Kahului, Maui, Hawaii'i, 29 July - 4 August 2006.
- Mumby PJ (2006) The impact of exploiting grazers (scaridae) on the dynamics of Caribbean Coral Reefs. *Ecological Applications*, 16(2), 2006, pp. 747–769.
- Mumby PJ, Hastings A., Edwards HJ (2007) Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature* 450, 98–100.
- Mumby PJ, Steneck RE (2008) Coral reef management and conservation in light of rapidly evolving ecological paradigms. *Trends Ecol Evol* 23:555–563.
- Mumby PJ (2009) Herbivory versus corallivory: are parrotfish good or bad for Caribbean coral reefs? *Coral Reefs*, 683–690.
- Mumby PJ (2009) Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs* 28:761–773.
- Mumby PJ, Harborne AR (2010) Marine reserves enhance the recovery of corals on Caribbean reefs. *PLoS One* 5:e8657.
- Nagle DG, Paul VJ (1998) Chemical defense of a marine cyanobacterial bloom. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 225: 29–38.
- Nagle DG, Paul VJ (1999) Production of secondary metabolites by filamentous tropical marine cyanobacteria: ecological functions of the compounds. *J Phycol* 35:1412–1421.
- Naim O (1993) Seasonal responses of a fringing reef community to eutrophication (Reunion Island, Western Indian Ocean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 99: 137–151.
- Navas R, Gómez K, Campo JC, Vega Sequeda, López T, Duque L, Abril A y Bolaños N (2010) Estado de los arrecifes coralinos (75-100). En: INVEMAR. Informe del Estado de los Ambientes y Recursos Marinos y Costeros en Colombia: Año 2009. Serie de Publicaciones Periódicas No. 8. Santa Marta, 319 Pag.
- NEPA (2004) Coral Reefs of Jamaica, An Evaluation of Ecosystem health: 2013. Nepa. 15pp.
- Nugues MM, Bak RPM (2008) Long-term dynamics of the brown macroalga *Lobophora variegata* on deep reefs in Curaçao. *Coral Reefs* 27: 389–393.
- Nuñez-Lopez RA, Valdez MC (1998) Seasonal variation of seaweed biomass in San Ignacio lagoon, Baja California Sur, Mexico. *Bot.Mar.* 41: 421–426.
- Nyström M, Folke C, Moberg F (2000) Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends Ecol Evol* 15:413–417.
- Odum HT, Odum EP (1955) Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. *Ecol. Monogr.* 25: 291–320.
- Ormond RFG, Banaimoon SA. (1994) Ecology of in- tertidal macroalgal assemblages on the Hadramout coast of southern Yemen, an area of seasonal upwelling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 105: 105–120.
- Ortiz JF, Gavio B (2012) Notes on the marine algae of the International Biosphere Reserve Seaflower, Caribbean Colombia II: diversity of drift algae in San Andres island, Caribbean Colombia. *Caribbean Journal of Science* 46 (2-3): 313-321.
- Paerl HW (1996) A comparison of cyanobacterial bloom dynamics in freshwater, estuarine and marine environments. *Phycologia* 35:25–35.

- Palumbi SR, McLeod KL, Grünbaum D (2008) Ecosystems in action: lessons from marine ecology about recovery, resistance, and reversibility. *Bioscience* 58:33–42.
- Paul VJ, Hay ME (1986) Seaweed susceptibility to herbivory: chemical and morphological correlates. *Marine Ecology. Progress Series* 33:255-264.
- Paul VJ (1992) Seaweed chemical defenses on coral reefs. In: (V. J. Paul, ed.) *Ecological Roles of Marine Natural Products*. Comstock Publishing, Ithaca. pp. 24-50.
- Paul VJ, Cruz-Rivera E, Thacker R (2001) Chemical mediation of macroalgal-Herbivore interactions. 227-265 pp. En: McClintock y Baker (eds.) *Marine Chemical Ecology*. CRC Press, Boca Raton, Florida, EEUU. 610 pp.
- Paul VJ, Cruz-Rivera E, Thacker RW (2001) Chemical mediation of macroalgal-herbivore interactions: ecological and evolutionary perspectives. In: McClintock J, Baker B (eds) *Marine chemical ecology*. CRC Press, Boca Raton, pp 227–265.
- Paul VJ, Thacker RW, Banks K, Golubic S (2005) Benthic cyanobacterial bloom impacts the reefs of South Florida (Broward County, USA). *Coral Reefs*, 24(4), 693–697. doi:10.1007/s00338-005-0061-x.
- Peckol P, Searles RB (1984) Temporal and spatial patterns of growth and survival of invertebrate and algal populations of a North Carolina continental shelf community. *Estuar Coast Shelf Sci* 18:133–143.
- Pennings SC, Pablo SR, Paul VJ (1997) Chemical defenses of the tropical, benthic marine cyanobacterium *Hormothamnion enteromorphoides*: diverse consumers and synergisms. *Limnol. Oceanog.* 42: 911–917.
- Pielou EC (1977) The latitudinal spans of seaweed species and their patterns of overlap. *J Biogeogr* 4:299–311.
- Pizarro V (2002a) Informe final de vulnerabilidad y amenazas de los arrecifes coralinos de la Isla San Andrés. Proyecto: levantamiento de estudios y acciones para propiciar la recuperación y/o regeneración natural de los arrecifes coralinos en las aguas costeras de las Islas de San Andrés y Providencia. CORALINA.
- Pizarro V (2002b) Informe final del estado y biodiversidad de los arrecifes coralinos de la isla de San Andrés. Proyecto levantamiento de estudios y acciones para propiciar la recuperación y/o regeneración natural de los arrecifes coralinos en las aguas costeras de las islas de San Andrés y Providencia. CORALINA.
- Pizarro V (2002c) Dinámica poblacional de corales (Scleractina: Favidae) en la isla de San Andrés, Caribe Sur-Occidental: una aproximación. Tesis de postgrado. Bogotá-Colombia, Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Biología, línea Biología Marina. 61 p.
- Pizarro V (2003) Informe final del programa para fortalecer las acciones en la zona de reserva nacional. Proyecto “Reserva de Biosfera Seaflower: sistema regional de áreas marinas protegidas”. CORALINA.
- Prada M (2004) Diagnóstico de la Pesquería de langosta espinosa (*Panulirus argus*) y caracol de pala (*Strombus gigas*) en el Archipiélago de San Andrés y Providencia. Proyecto: Programa de Ordenación, Manejo y Conservación de los Recursos Pesqueros en la Reserva de la Biósfera Seaflower, San Andrés Isla, Agosto, 2004.
- Prada M (2005) Evaluation of marine monitoring implemented by coralina within the Seaflower Biosphere reserve advance report: coral reef monitoring. CORALINA.
- Pratheph A, Lewmanomonth K., Buapet P (2009) Effects of wave exposure on population and reproductive phenology of an algal turf, *gelidium pusillum* (gelidiales, Rodophyta), songkhla, Thailand, 90, 179-183. DOI: 10.1016/j.aquabot.2008.09.003.
- Randall JE (1967) Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography Miami*, 5, 665-847.
- Rasher DB, Hay ME (2010) Chemically rich seaweeds poison corals when not controlled by herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(21), 9683–8. doi:10.1073/pnas.0912095107.
- Rasher DB Hay ME (2014) Competition induces allelopathy but suppresses growth and anti-herbivore defence in a chemically rich seaweed. *Proc. R. Soc. B* 281: 20132615.
- Renken H Mumby PJ (2009) Modelling the dynamics of coral reef macroalgae using a Bayesian belief network approach. *Ecol Model* 220:1305–1314.

- Renken H, Mumby PJ, Matsikis I, Edwards HJ (2010) Effects of physical environmental conditions on the patch dynamics of *Dictyota pulchella* and *Lobophora variegata* on Caribbean coral reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 403:63–74.
- Reyes-Gómez V, Gavio B, Velásquez H (2013) Notes on the marine algae of the International Biosphere Reserve Seaflower, Caribbean Colombia III. New records of Cyanophyta. *Nova Hedwigia*.
- Reyes-Nivia MC, Rodríguez-Ramírez A, Garzón-Ferreira J (2004) Peces asociados a formaciones coralinas de cinco áreas del Caribe Colombiano: listado de especies y primeros registros para las áreas. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 33: 101-115.
- Rimmer DW (1986) Changes in diet and the development of microbial digestion in juvenile buffalo bream, *Kyphosus cornellii*. *Marine Biology*, 92, 443-448.
- Rincón-Díaz MN, Gavio B, Santos-Martínez A (2014) Occurrence of tetrasporangia in *Ceramium bisporum* (Ceramiales, Rhodophyta). *Acta biol. Colomb.* 2014;19(2):315-318.
- Rincón-Díaz MN, Sierra-Rozo O, Santos-Martínez A (2013) Patrones Ontogénicos y Estacionales de Peces Cirujano (Acanthuridae) según el Uso de Hábitat en un Paisaje Insular: Reserva de Biosfera Seaflower, Caribe Colombiano. Proceedings of the 65th Gulf and Caribbean Fisheries Institute. November 5 – 9, 2012 Santa Marta, Colombia. Book of Abstracts, (365-369).
- Risk MJ (1972) Fish diversity on a coralreef in the Virgin Islands. *Atoll Res. Bull.* 153:1-6.
- Robertson DR, Sweatman HPA, Fletcher EA, Cleland MG (1976) Schooling as a mechanism for circumventing the territoriality of competitors. *Ecology*, 57, 1208–1220.
- Robertson DR, Gaines SD (1986) Interference competition structures habitat use in a local assemblage of coral reef surgeonfishes. *Ecology* 67:1372–1383.
- Rodríguez-Ramírez A, Bastidas C, Cortés J, Guzmán H, Leão Z, Garzón-Ferreira J, Kikuchi R, Padovani-Ferreira B, Alvarado JJ, Jiménez C, Fonseca AC, Salas E, Nivia J, Fernández C., Rodríguez S, Debrot D, Croquer A, Gil D, Gómez DI, Navas-Camacho R, Reyes-Nivia MC, Acosta A, Alvarado E, Pizarro V, Sanjuan A, Herrón P, Zapata FA, Zea S, López-Victoria M, Sánchez J.A (2008) Status of coral reefs and associated ecosystems in Southern Tropical America: Brazil, Colombia, Costa Rica, Panamá and Venezuela, p. 281-294. In Wilkinson, C. (ed.) Status of coral reefs of the world: 2008. Global coral reef monitoring network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, Australia.
- Rodríguez-Ramírez A, Reyes-Nivia MC, Navas-Camacho R, Bejarano S, Garzón-Ferreira J, Zapata F (2006) Status of the coral reefs of Colombia in 2003. *Proc. 10th Int. Coral Reef Symp.:* 976-981.
- Rogers RW (1997) Brown algae on Heron reef flat, Great Barrier Reef, Australia: spatial, seasonal and secular variation in cover. *Bot.Mar.* 40: 113–117.
- Rogers CS, Garrison V, Grober-Dunsmore R (1997) A fishy story about hurricanes and herbivory: seven years of research on a reef in St. John, U.S. Virgin Islands. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.* 1: 555–560.
- Russ GR (1987) Is rate of removal of algae by grazers reduced inside territories of tropical damselfishes? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 110: 1–17.
- Sammarco PW (1983) Effects of fish grazing and damselfish territoriality on coral reef algae. I. Algal community structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 13: 1–14.
- Sánchez. JA, Díaz J, Zea S (1997) Gorgonian communities in two contrasting environments from oceanic atolls Caribbean atolls. *Bull. Mar. Sci.* 61(2): 61-72.
- Santelices B (1988) Synopsis of biological data on the seaweed genera *Gelidium* and *Pterocladia* (Rhodophyta). *FAO Fish Synop.* 145, 1–55.
- Santelices B, Marquet PA (1998) Seaweeds, latitudinal diversity patterns and Rapoport's rule. *Div Dist* 4:71–75.
- Santos-Martínez A, Buitrago D, Archbold A y Medina, J (2003). Mapas Pesqueros Isla de Providencia - Carta # 1. 2. 3. 4 y 5 , Universidad Nacional de Colombia.
- Santos-Martínez A, Caldas JP, Medina JH (2006) Compilación bibliográfica sobre los recursos pesqueros del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Caribe colombiano. Dpto. Secretaría de Agricultura y Pesca, Coralina, SENA, Incoder, Armada Nacional, Acción Social de la Presidencia de la República. Universidad Nacional de Colombia. Edit. Unibiblos, Bogotá. CD Multimedia,

- Santos-Martínez A, Hinojosa S, Sierra-Rozo O (2009) Proceso y avance hacia la sostenibilidad ambiental: La Reserva de la Biosfera Seaflower en el Caribe colombiano. Universidad Nacional de Colombia, Sede Caribe. Cuadernos del Caribe 13: 7-23.
- Santos-Martínez A, Mancera Pineda JE, Castro González E, Sjogreen Velasco M, Bent Hooker H, Torres Rodríguez J (2013) Propuesta para el manejo pesquero de la zona del sur del área marina protegida en la Reserva de Biosfera Seaflower - Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Caribe Colombiano. Gobernación Departamento de Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina y Universidad Nacional de Colombia – Sede Caribe. Editorial Unibiblios, Bogotá, 80 p.
- Santos R, Duarte P (1996) Fecundity, spore recruitment and size in *Gelidium sesquipedale* (Gelidiales: Rhodophyta). *Hydrobiologia* 326/327, 223–228.
- Schaffelke B, Klumpp DW (1997) Growth of germlings of the macroalga *Sargassum baccularia* (Phaeophyta) is stimulated by enhanced nutrients. *Proc 8th Int Coral Reef Symp* 2:1839–1842.
- Schmitt EF (1997) The influence of herbivorous fishes on coral reef communities with low sea urchin abundance: a study among reef community types and seasons in the Florida Keys. Ph. D. Dissertation, Univ. of Miami. 221 pp.
- Schneider CW, Lane CE (2007) Notes on the marine algae of the Bermudas. 8. Further additions to the flora, including *Griffithsia aestivana* sp. nov. (Ceramiaceae, Rhodophyta) and an update on the alien *Cystoseira compressa* (Sargassaceae, Heterokontophyta). *Botanica Marina* 50: 128-140.
- Schnetter R, Schnetter ML (1967) Notas sobre unas especies del orden Gigartinales (Rhodophyceae) en la costa atlántica de Colombia. *Mitteilungen aus dem Instituto Colombo-Alemán de Investigaciones Científicas "Punta de Betín"* 1:45-52.
- Schnetter R (1976) Marine Algen der karibischen Küsten von Kolumbien I: Phaeophyceae *Bibliotheca Phycologica* 24:1-125.
- Schnetter R (1977) Notas sobre las especies caribes del género *Botryocladia* (Rhodymeniales, Rhodophyceae) con referencia especial a los taxa de la costa Atlántica de Colombia *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betín* 9:73-80.
- Schnetter R (1978) Marine Algen der karibischen Küsten von Kolumbien II: Chlorophyceae *Bibliotheca Phycologica* 42:1-199.
- Schnetter R (1981) Aspectos de la distribución regional de las algas marinas en la costa atlántica de Colombia. *Rev. Acad. Col. Cienc. Exac. Fís. Nat.*, 15(57): 63–74.
- Searles RB, Schneider CW (1989) New genera and species of Ceramiaceae (Rhodophyta) from the southeastern United States. *Journal of Phycology* 25: 731-740.
- Servière-Zaragoza E, Scrosati R (2002) Reproductive phenology of *Pterocliadiella capillacea* (Gelidiales) from Southern Baja California. *Mexico. Pac. Sci.* 56 (3), 285–290.
- Shulman MJ, Robertson DR (1996) Changes in the coral reefs of San Blas, Caribbean Panama: 1983 to 1990. *Coral Reefs* 15:231–236.
- Sierra-Rozo O, Santos-Martínez A (2013) Cambios temporales en poblaciones de Pargos (Lutjanidae) en Arrecifes de la Reserva de Biosfera Seaflower, Caribe Colombiano. *Proceedings of the 65th Gulf and Caribbean Fisheries Institute November 5 – 9, 2012 Santa Marta, Colombia.* GCFI 65: 535 - 536.
- Sierra-Rozo O, Santos-Martínez A, Acero A (2010) Patrones ontogénicos de peces loro según el uso de hábitat en San Andrés Isla (Reserva de Biosfera Seaflower), en época de lluvias. *Proceedings of the 63rd Annual Gulf and Caribbean Fisheries Institute, Puerto Rico. Book of Abstracts*, 52: 700-712.
- SIGMAPLOT (2008) Sigmaplot 2008 V.11.0. Systat Software Inc., Point Richmond, California.
- Slattery M, Lesser MP (2014) Allelopathy in the tropical alga *Lobophora variegata* (Phaeophyceae): mechanistic basis for a phase shift on mesophotic coral reefs?. *Journal of Phycology*, 50(3), 493–505. doi:10.1111/jpy.12160.
- Smith JE, Hunter CL, Smith CM (2010) The effects of top-down versus bottom-up control on benthic coral reef community structure. *Oecologia* 163:497–507.
- Smith JE, Smith CM, Hunter CL (2001) An experimental analysis of the effects of herbivory and nutrient enrichment on benthic community dynamics on a Hawaiian reef. *Coral Reefs* 19: 332-342.

- Smith JE, Kuwabara J, Flanagan K, duPlessis S, Coney J, Beets J, Takabayashi M, Barnes S, Turner J, Brown D, Griesemer BK, Stanton F (2008) An unusual cyanobacterial bloom in Hawai'i. *Coral Reefs* 27:851.
- Sotka EE y Hay ME (2009) Effects of herbivores, nutrient enrichment, and their interactions on macroalgal proliferation and coral growth. *Coral Reefs*, 555–568.
- STATGRAPHICS Centurion XV (2006) StatPoint Technologies, Inc Warrenton, Virginia
- Steinberg PD, Paul VJ (1990) Fish feeding and chemical defenses of tropical brown algae in western Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 58:253–9.
- Steneck RE, Dethier MN (1994) A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69:476–498.
- Steneck RS (1994) Is herbivore loss more damaging to reefs than hurricanes? Case studies from two Caribbean reef systems (1978-1988). In: Ginsburg RN (ed) *Pro Conf on The Colloquium on Global Aspects of Coral Reefs: Health, Hazards, and History*, University of Miami, Miami, pp 220-226.
- Stephenson TA, Stephenson A (1972) *Life between tidemarks on rocky shores*. Freeman, San Francisco. pp. 425.
- Stewart J, Gast R, Fujioka R, Solo-Gabriele H, Meschke J, Amaral-Zettler L, del Castillo E (2008) The coastal environment and human health: microbial indicators, pathogens, sentinels and reservoirs. *Environmental Health*, 7 (2): S3.
- Stimson J, Larned ST, McDermid K (1996) Seasonal growth of the coral reef macroalga *Dictyosphaeria cavernosa* (Forsskål) Børgesen and the effects of nutrient availability, temperature and herbivory on growth rate. *J.Exp.Mar. Biol. Ecol.* 196: 53–77.
- Szmant AM (1997) Nutrient effects on coral reefs: a hypothesis on the importance of topographic and trophic complexity to reef nutrient dynamics. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.* 2: 1527–1532.
- Taylor WR (1960) *Marine algae of the eastern tropical and sub-tropical coasts of the Americas*. Univ. Michigan Press, Ann Arbor. pp. 870.
- Thacker RW, Ginsburg DW, Paul VJ (2001) Effects of nutrient enrichment and herbivore exclusion on coral reef macroalgae and cyanobacteria. *Coral Reefs* 19: 318-329.
- Thivy F, Iyengar ERR (1963) A new record of *Griffithsia rhizophora* (Grunow) ex Weber-van Bosse, for India. *Botanica Marina* 5: 33-37.
- Topp RW (1970) Behavior and color change of Rudderfish, *Kyphosus elegans*, in Gulf of Panama. *Copeia*, 4, 763-765.
- Tsuda RT, Kami HT (1973) Algal succession on artificial reefs in marine lagoon environment in Guam. *J Phycol* 9:260–264.
- Tsuda RT (1982) Seasonality in Micronesian seaweed populations and their biogeography as affecting wild crop potential. In: (R. T. Tsuda and Y.-M. Chiang, eds) *Proceedings of Republic of China - United States Cooperative Science Seminar on Cultivation and Utilization of Economic Algae*. University of Guam Marine Laboratory, Mangilao. pp. 27–31.
- van Alstyne K.L (1989) Adventitious branching as a herbivore-induced defense in the intertidal brown alga *Fucus distichus*. *Marine Ecology Progress Series* 56:169-176.
- van den Hoek C, Cortel-Breeman AM, Wanders JBW (1975) Algal zonation in the fringing coral reef of Curacao, Netherlands Antilles, in relation to zonation of corals and gorgonians. *Aquatic Botany* 1, 269–308.
- van den Hoek C, Breeman AM, Bak RPM, Van Buurt G (1978) The distribution of algae, corals and gorgonians in relation to depth, light attenuation, water movement and grazing pressure in the fringing coral reef of Curacao, Netherlands Antilles. *Aquat Bot* 5:1–46.
- van den Hoek C, Mann DG, Jahns HM (1995) *Algae: an Introduction to Phycology*. Cambridge University Press, Cambridge, 627 pp.
- Vermeij MJ a, Dailer ML, Walsh SM, Donovan MK, Smith CM (2010) The effects of trophic interactions and spatial competition on algal community composition on Hawaiian coral reefs. *Marine Ecology*, 31(2), 291–299. doi:10.1111/j.1439-0485.2009.00343.
- Vermeij M, Dailer M, Smith C (2011) Crustose coralline algae can suppress macroalgal growth and recruitment on Hawaiian coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 422, 1–7. doi:10.3354/meps08964.

- Villaça R, Carvalhal A, Viviane Köppe, Bastiaan Knoppers (2010) Species composition and distribution of macroalgae on Atol das Rocas , Brazil , SW Atlantic, 53, 113–122. doi:10.1515/BOT.2010.013.
- Vivas-Aguas L, Garay J, Espinosa L, Abdulaziz P, Bent O (2012) Calidad de aguas (62-69) En CORALINA-INVEMAR (2012). Gómez-López, D. I., C. Segura-Quintero, P. C. Sierra-Correa y J. Garay-Tinoco (Eds). Atlas de la Reserva de Biósfera Seaflower. Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives De Andrés” -INVEMAR- y Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina -CORALINA-. Serie de Publicaciones Especiales de INVEMAR # 28. Santa Marta, Colombia 180 p.
- Vuki VC, Price IR (1994) Seasonal changes in the Sargassum populations on a fringing coral reef, magnetic Island, Great barrier reef region, Australia. *Aquat Bot* 48:153–166.
- Wanders JBW (1977) The role of benthic algae in the shallow reef of Curaçao (Netherlands Antilles) III. The significance of grazing. *Aquatic Bot* 3:357-390.
- Wanders JBW (1976) The role of benthic algae in the shallow reef of Curaçao (Netherlands Antilles). I: primary productivity in the coral reefs. *Aquatic Botany* 2, 235–270.
- Wells S, Hanna N (1992) The greenpeace book of coral reefs. Cameron books and greenpeace communications. London, United Kingdom, 160 p.
- Wheeler WN (1988) Algal productivity and hydrodynamics a synthesis. *Progr. Phycol. Res.* 6:23–58.
- Williams ID, Polunin NVC, Hendrick VJ (2001) Limits to grazing by herbivorous fishes and the impact of low coral cover on macroalgal abundance on a coral reef in Belize. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 222: 187-196.
- Woelkerling WJ (1990) An introduction. Pages 1-6 in *Biology of the red algae* (K.M. Cole y R.G. Sheath, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Womersley HBS (1994) The marine benthic flora of southern Australia - Part IIIA - Bangiophyceae and Florideophyceae (Acrochaetiales, Nemaliales, Gelidiales, Hildenbrandiales and Gigartinales sensu lato). pp. 1-508, 167 figs, 4 pls, 4 maps. Canberra: Australian Biological Resources Study.
- Won BY, Cho TO, Fredericq S (2009) Morphological and molecular characterization of species of the genus *Centroceras* (Ceramiaceae, Ceramiales), including two new species. *J. Phycol.* 45(1):227-250.
- WWF (2006) Mejores prácticas de pesca en arrecifes coralinos. Guía para la colecta de información que apoye el Manejo de Pesquerías Basado en Eco- sistemas. WWF México /Centroamérica. 81 p.
- Wynne MJ (1986) A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic. *Can. J. Bot.* 64:2239–2281.
- Wynne MJ (1998) A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic: first revision. *Nova Hedwigia* 116:1–155.
- Wynne MJ (2011) A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic: third revision. *Nova Hedwigia Beiheft* 140: 1-166.
- Zea S (2001) Patterns of sponge (Porifera, Demospongiae) distribution in remote, oceanic reef complexes of the southwestern Caribbean. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 25 (97): 579-592.
- Zea S, Geister J, Garzón-Ferreira J, Díaz JM (1998) Biotic changes in the reef complex of San Andrés Island (Southwestern Caribbean Sea, Colombia) occurring over nearly three decades. *Atoll Res. Bull.* 456: 1-30.

# Anexo

**Tabla 1.** Listado total de algas bénticas identificadas. WL: Wild Life; LV: Luna Verde; NRD: nomenclatura inicial para los especímenes; C: Presencia de cistocarpo; T: Presencia de tetrasporagio; E: Presencia de espermatangio; LI: Colectadas en época de Lluvia; S: Colectadas en época seca; \*\*\*: Representa los nuevos registros para el Atlántico occidental; \*\*: Representa los nuevos registros para el Caribe colombiano y \*: Representa los nuevos registros para el Archipiélago de San Andrés y Providencia.

Taxón	Frecuencia	WL	LV	Colección de referencia NRD	Creciendo sobre (Epifitismo)	Estado reproductivo	Época climática
<b>CYANOPHYTA</b>							
<b>Oscillatoriaceae</b>							
<i>Lyngbya penicilliformis</i> P.Silva **	1		X	NRD 565	<i>Cladophora sp.</i> , y <i>Neosiphonia sp.</i>		S
<i>Oscillatoria sp.</i> Vaucher ex Gomont	5	X	X	NRD 083, 454, 498, 700, 0265	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota sp.</i> , y <i>Yuzurua cf.</i> <i>poiteaui</i>		LI y S
<i>Lyngbya sp.</i> C.Agardh ex Gomont	3	X	X	NRD 0198	<i>Dictyota bartayresiana</i> , <i>Ceratodictyon planicaule</i> , <i>Polysiphonia</i> <i>sp.</i> , <i>Pterocladia capillacea</i> , <i>Halimeda tuna</i> y <i>Lobophora</i> <i>variegata</i>		LI
<i>Moorea producens</i> Engene, Rottacker, KastovskyByrum, Choi, Ellisman, Komárek & Gerwick	39	X	X	NRD 061, 063, 213,492	<i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Pterocladia capillacea</i> , <i>Centroceras sp.</i> , <i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Lobophora variegata</i> , <i>Dictyota bartayresiana</i> , <i>Dictyota pulchella</i> , <i>Yuzurua</i> <i>cf. poiteaui</i> , <i>Dictyota sp.</i> , <i>Halimeda sp.</i> , <i>Ceramium sp.</i> ,		LI y S

					<i>Hypnea spinella</i> , <i>Yuzurua</i> sp., <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Halimeda tuna</i> , <i>Halimeda</i> <i>copiosa</i> , <i>Polysiphonia</i> sp., <i>Seirospora occidentalis</i> , <i>Rhipocephalus phoenix</i> f. <i>longifolius</i> y <i>Jania</i> sp.	
<b>Phormidiaceae</b>						
<b><i>Leibleinia</i></b>	1	X		NRD 101		LI
<b><i>gracilis</i> (Rabenhorst ex Gomont) K.Anagnostidis &amp; J.Komárek **</b>						
<b><i>Phormidium crassior</i></b>	1	X		NRD 062		LI
<b>(Behre) Anagnostidis **</b>						
<b><i>Phormidium laysanense</i> L</b>	1		X	NRD 0172		LI
<b>emmermann **</b>						
<b><i>Phormidium nigroviridae</i></b>	2	X	X	NRD 0149,	<i>Dictyota</i> sp.	LI
<b>(Thwaites ex Gomont) Anagnostidis &amp; Komárek **</b>				059		
<b><i>Phormidium</i> sp. Kützing ex Gomont</b>	24	X	X	NRD 844, 0375, 0551, 0563, 0632	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota bartayresiana</i> , <i>Yuzurua</i> cf. <i>Poiteaui</i> , <i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Dictyota</i> <i>pulchella</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda copiosa</i> , <i>Halimeda</i> <i>opuntia</i> , <i>Halimeda tuna</i> , <i>Pterocliadiella capillacea</i> , <i>Chondria baileyana</i> y <i>Polysiphonia</i> sp.	LI y S
<b><i>Symplocasp.</i> Kützing ex Gomont</b>	1	X		NRD 0379	<i>Dictyota</i> sp.	LI
<b>Pseudanabaenaceae</b>						
<b><i>Pseudanabaena</i> sp. Lauterborn **</b>	1	X		NRD 981	<i>Amphiroa tribulus</i>	S

<i>Spirocoleus</i> sp. Möbius **	1		X			LI
<b>Schizotrichaceae</b>						
<i>Schizothrix</i> sp. Kützing ex Gomont	1		X			S
<b>Rivulariaceae</b>						
<i>Calothrix</i> sp. C. Agardh ex Bornet & Flahault	4	X		NRD 0546	<i>Ceramium</i> sp., <i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteaui</i> y <i>Polysiphonia</i> sp.	LI y S
<i>Dichothrix penicillata</i> Zanardini ex Bornet & Flahault **	3	X	X	NRD 0177	<i>Dictyota bartayresiana</i> , <i>Halimeda tuna</i> y <i>Lobophora variegata</i>	LI
<i>Dichothrix</i> sp. Zanardini ex Bornet & Flahault **	1	X		NRD 0254	<i>Halimeda tuna</i>	LI
<i>Dichothrix utahensis</i> Tilden **	5	X		NRD 0222	<i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda tuna</i> , <i>Halimeda opuntia</i> y <i>Lobophora variegata</i>	LI
<b>RHODOPHYTA</b>						
<b>Stylonemataceae</b>						
<i>Chroodactylon ornatum</i> (C. Agardh) Basson	34	X	X	NRD 060, 180, 305	<i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Ceramium bisporum</i> , <i>Centroceras</i> sp., <i>Chondria</i> sp., <i>Yuzurua</i> cf. <i>Poiteaui</i> , <i>Cladophora vagabuda</i> y <i>Polysiphonia</i> sp., <i>Dictyota</i> sp., <i>Herposiphonia</i> sp., <i>Sphacelaria</i> sp., <i>Ceramium</i> sp., <i>Neosiphonia</i> sp., <i>Gelidiella</i> sp., <i>Ceratodictyon planicaule</i> , <i>Monosporus indicus</i> , <i>Neosiphonia sphaerocarpa</i> , <i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Polysiphonia</i> sp., <i>Corallophila verongiae</i> y <i>Griffithsia</i> sp.	LI y S

<b><i>Stylonema alsidii</i></b> (Zanardini) K.M.Drew	18	X	X		<i>Ceramium</i> , <i>Centroceras</i> sp., <i>Polysiphonia</i> sp., <i>Cladophora</i> sp., <i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteaui</i> , <i>Gelidiella hancockii</i> <i>Halimeda copiosa</i> , <i>Lobophora variegata</i> , <i>Polysiphonia howei</i> , <i>Ceramium fujianum</i> , <i>Cladophoropsis</i> <i>membranacea</i> y <i>Polysiphonia</i> <i>shneideri</i>	LI y S
<b>Corallinaceae</b>						
<b><i>Amphiroa brasiliiana</i></b> Decaisne *	6	X	X	NRD 0100	<i>Dictyota</i> sp., <i>Lobophora</i> <i>variegata</i> , <i>Halimeda tuna</i> y <i>Dictyota bartayresiana</i>	LI y S
<b><i>Amphiroa cf. brasiliiana</i></b> Decaisne	2	X				LI
<b><i>Amphiroa fragilissima</i></b> (Linnaeus) J.V.Lamouroux	10	X	X	NRD 439	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Riphocephalus phoenix</i> f. <i>longifolius</i> , <i>Halimeda tuna</i> y <i>Dictyota</i> sp.	LI y S
<b><i>Amphiroa tribulus</i></b> (J.Ellis & Solander) J.V.Lamouroux	14	X	X		<i>Halimeda opuntia</i> y <i>Halimeda</i> <i>tuna</i>	LI y S
<b><i>Hydrolithon</i> sp.</b> (Foslie) Foslie	1	X				LI
<b><i>Hydrolithon farinosum</i></b> (J.V.Lamouroux) D.Penrose & Y.M.Chamberlain	11	X	X	NRD 195	<i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Neosiphonia sphaerocarpa</i> , <i>Centroceras</i> sp., <i>Chondria</i> sp., <i>Dictyota</i> sp., <i>Dichothrix</i> <i>irregularis</i> , <i>Hypnea</i> <i>cervicornis</i> , <i>Hypnea</i> sp., <i>Laurencia</i> sp., y <i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteaui</i>	LI y S

<b><i>Hydrolithon boreale</i></b> (Foslie) Y.M.Chamberlain **	14	X	X	<i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Pterocliadiella capillacea</i> , <i>Bryopsis pennata</i> , <i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteaui</i> , <i>Ceramium</i> sp., <i>Claddohora vagabunda</i> , <i>Laurencia chondroides</i> , <i>Coelothrix irregularis</i> , <i>Dichotrix penicillata</i> , <i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Chondria collinsiana</i> , <i>Parviphyucus setaceus</i> , <i>Griffithsia</i> sp., <i>Dictyota</i> sp., y <i>Gelidiella hancocki</i>	LI y S
<b><i>Hydrolithon farinosum</i></b> var. <i>Chalicodictyum</i> (W.R.Taylor) Serio	2		X		LI
<b><i>Jania adherens</i></b> J.V.Lamouroux	15	X	X	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Lyngbya</i> sp., <i>Halimeda tuna</i> y <i>Lobophora</i> <i>variegata</i>	LI y S
<b><i>Jania pumila</i></b> J.V.Lamouroux *	26	X	X	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota bartayresiana</i> , <i>Dictyota pulchella</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Phormidium</i> sp., <i>Lobophora</i> <i>variegata</i> , <i>Halimeda</i> sp., <i>Amphiroa tribulus</i> y <i>Halimeda</i> <i>tuna</i>	LI y S
<b>Gelidiaceae</b>					
<b><i>Gelidium americanum</i></b> (W.R.Taylor) Santelices	1	X			LI
<b><i>Gelidium crinale</i></b> (Hare ex Turner) Gaillon	2				LI
<b>Pterocliadiaceae</b>					

<i>Pterocliadiella capillacea</i> (S.G.Gmelin) Santelices & Hommersand *	10	X	X	NRD 699	<i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Halimeda</i> <i>opuntia</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda tuna</i> y <i>Lobophora</i> <i>variegata</i>		LI y S
<b>Gelidiellaceae</b>							
<i>Gelidiella</i> sp. Feldmann & G.Hamel	1		X				LI
<i>Parviphyucus</i> cf. <i>setaceus</i> (Feldmann) J.Afonso- Carrillo, M.Sanson, C.Sangil & T.Diaz-Villa	1	X					LI
<i>Parviphyucus</i> cf. <i>trinitatis</i> (W.R.Taylor) M.J.Wynne **	1		X	NRD 183			LI
<i>Parviphyucus setaceus</i> (Feldmann) J.Afonso- Carrillo, M.Sanson, C.Sangil & T.Diaz-Villa **	7	X	X	NRD 448, 606, 0034	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Halimeda opuntia</i> y <i>Halimeda</i> <i>tuna</i>		LI y S
<i>Gelidiella hancockii</i> E.Y.Dawson **	19	X	X	NRD 336, 506	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Halimeda tuna</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda opuntia</i> y <i>Halimeda</i> <i>copiosa</i>	C	LI y S
<b>Galaxauraceae</b>							
<i>Galaxaura marginata</i> (Ellis & Solander) J.V.Lamouroux *	1	X		NRD 0238			LI
<i>Dichotomaria obtusata</i> (J.Ellis & Solander)	3	X			<i>Halimeda opuntia</i> y <i>Lobophora variegata</i>		LI y S
<i>Galaxaura rugosa</i> (J.Ellis & Solander) J.V.Lamouroux	1	X					LI
<b>Bonnemaisoniaceae</b>							

<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan de Saint-Léon *	24	X	X	NRD 269	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Halimeda tuna</i> , <i>Yuzurua sp.</i> , <i>Dictyota sp.</i> , <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Hypnea spinella</i> , <i>Riphocephalus phoenix f. longifolius</i> , <i>Dictyota cervicornis</i> , <i>Yuzurua cf. Poiteau</i> , <i>Halimeda copiosa</i> y <i>Ceratodictyon planicaule</i>		LI y S
<b>Cystocloniaceae</b>							
<i>Hypnea sp.</i> Lamouroux	2	X					LI
<i>Hypnea cervicornis</i> J. Agardh	9	X	X		<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota sp.</i> , <i>Halimeda tuna</i> y <i>Lobophora variegata</i>	C	LI y S
<i>Hypnea cf. platyclada</i> P. Barreto de Jesus & J.M. de Castro Nunes **	8	X	X	NRD 615, 741, 759	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Halimeda copiosa</i> , <i>Halimeda opuntia</i> y <i>Halimeda tuna</i>	C	LI y S
<i>Hypnea cf. volubilis</i> Searles **	1		X	NRD 255			LI
<i>Hypnea spinella</i> (C. Agardh) Kützing	27	X	X		<i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota sp.</i> , <i>Halimeda tuna</i> , <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Lobophora variegata</i> , <i>Udotea dixonii</i> , <i>Pterocliadiella capillacea</i> , <i>Dictyopteris delicatula</i> y <i>Halimeda copiosa</i>	T, C	LI y S
<b>Gracilariaceae</b>							
<i>Hydropuntia caudata</i> (J. Agardh) Gurgel & Fredericq *	1		X	NRD 0191			LI
<b>Champiaceae</b>							

<b><i>Champia</i> sp. Desvaux</b>	33	X	X	NRD 348, 361, 369, 398, 535	<i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Halimeda tuna</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda copiosa</i> , <i>Galaxaura</i> <i>marginata</i> , <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Halimeda</i> sp., <i>Rhipocephalus</i> <i>phoenix</i> f. <i>longifolius</i> y <i>Lobophora variegata</i> <i>Yuzuruasp.</i> , <i>Hypnea</i> sp., y <i>Amphiroa</i> sp.	T, C	LI y S
<b><i>Champia</i> cf. <i>compressa</i></b> Harvey	2		X	NRD 147, 254		C, E	LI
<b><i>Champia</i> cf. <i>taironensis</i></b> Bula-Meyer	4	X	X	NRD 525		T, C	LI y S
<b><i>Champia</i> <i>compressa</i></b> Harvey **	6	X	X	NRD 043, 250		T	LI
<b><i>Champia</i> <i>parvula</i> var. <i>postrata</i> **</b>	23	X	X	NRD 127	<i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Halimeda</i> <i>opuntia</i> , <i>Pterocladia</i> <i>capillacea</i> , <i>Lobophora</i> <i>variegata</i> , <i>Canistrocarpus</i> <i>cervicornis</i> , <i>Hypnea spinella</i> , <i>Amphiroa</i> sp., <i>Dictyota</i> <i>pulchella</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda tuna</i> y <i>Dictyota</i> <i>humifusa</i>	T, C	LI y S
<b><i>Champia</i> <i>taironensis</i></b> Bula-Meyer *	4	X	X	NRD 275, 333, 339, 340		C	LI y S
<b><i>Coelothrix</i> <i>irregularis</i></b> Børgesen	11	X	X	NRD 124, 189, 230	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda tuna</i> , <i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Halimeda</i> <i>opuntia</i> y <i>Halimeda copiosa</i>	T	LI y S
<b>Lomentariaceae</b>							
<b><i>Ceratodictyon</i> cf. <i>scoparium</i></b> (Montagne &	1	X					LI

<b>Millardet) R.E.Norris *</b>							
<i>Ceratodictyon intricatum</i>	1		X				LI
<b>(C.Agardh) R.E.Norris *</b>							
<i>Ceratodictyon planicaule</i> (W.R.Taylor) M.J.Wynne *	11	X	X	NRD 366, 459	<i>Halimeda copiosa</i> , <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Halimeda tuna</i> , <i>Lobophora variegata</i> , <i>Canistrocarpus cervicornis</i> y <i>Dictyota</i> sp.		LI y S
<i>Ceratodictyon variabile</i> (Greville ex J.Agardh)	4	X	X	NRD 983	<i>Amphiroa tribulus</i> y <i>Halimeda tuna</i>		LI y S
<b>F.Schmitz *</b>							
<i>Lomentaria cf. corallicola</i> Lyngbye	1		X	NRD 256		C	LI
<i>Lomentaria corallicola</i> Lyngbye *	13	X	X	NRD 171, 616	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Dictyota</i> sp., y <i>Halimeda tuna</i>	T	LI y S
<b>Rhodymeniaceae</b>							
<i>Botryocladia spinulifera</i> W.R.Taylor & I.A.Abbott *	4	X	X				LI y S
<i>Botryocladia</i> sp. (J.Agardh) Kylin	1		X		<i>Halimeda tuna</i>		S
<b>Ceramiaceae</b>							
<i>Aglaothamnion</i> sp. Feldmann-Mazoyer	6	X	X	NRD 036, 161, 276	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> y <i>Halimeda opuntia</i>	T	LI y S
<i>Aglaothamnion cf. halliae</i> (F.S.Collins) N.E.Aponte, D.L.Ballantine & J.N.Norris *	2		X	NRD 293			LI
<i>Aglaothamnion halliae</i> (F.S.Collins) N.E.Aponte, D.L.Ballantine & J.N.Norris *	15	X	X	NRD 131, 405	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota pulchella</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda opuntia</i> y <i>Lobophora variegata</i>		LI y S
<i>Antithamnion decipiens</i> (J.Agardh) Athanasiadis	3		X	NRD 168			LI

<b><i>Antithamnion lherminieri</i></b> (P.L.Crouan & H.M.Crouan) Bornet ex Nasr *	4		X	NRD 814	<i>Dasya rigidula</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda copiosa</i> , <i>Gelidiella</i> <i>hancockii</i> , <i>Chondria</i> <i>curvilineata</i> y <i>Halimeda tuna</i>		LI y S
<b><i>Antithamnionella</i></b> <b><i>breviramosa</i></b> (E.Y.Dawson) Wollaston	5	X	X	NRD 768	<i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Chondria</i> <i>curvilineata</i> , <i>Canistrocarpus</i> <i>cervicornis</i> , <i>Gayliella</i> <i>transversalis</i> , <i>Halimeda tuna</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Amphiroa</i> <i>brasilliana</i> y <i>Polysiphonia</i> <i>howei</i>	T	LI y S
<b><i>Callithamniella tingitana</i></b> (Schousboe ex Bornet) Feldmann-Mazoyer **	1		X	NRD 0608	<i>Halimeda tuna</i>		LI
<b><i>Callithamnion</i></b> sp. Lyngbye **	1		X	NRD 657	<i>Canistrocarpus cervicornis</i>	T	S
<b><i>Centroceras</i></b> cf. <b><i>clavulatum</i></b> var. <b><i>Inerme</i></b> (Kützing) Weber-van Bosse **	1	X		NRD 0044	<i>Halimeda tuna</i> y <i>Dictyota</i> <i>cervicornis</i>		S
<b><i>Centroceras gasparinni</i></b> (Meneghini) Kützing	6	X	X	NRD 154	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Halimeda tuna</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Lobophora variagata</i> y <i>Halimeda copiosa</i>		LI y S
<b><i>Centroceras</i></b> <b><i>micracanthum</i></b> Kützing	13	X	X	NRD 889	<i>Boodlea composita</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Yuzurua</i> sp., <i>Hypnea</i> <i>spinella</i> , <i>Canistrocarpus</i> <i>cervicornis</i> , <i>Riphocephalus</i> <i>phoenix</i> f. <i>longifolius</i> , <i>Udotea</i> <i>dixonii</i> , <i>Lobophora variegata</i> y <i>Halimeda tuna</i>		LI y S
<b><i>Centroceras</i></b> sp. Kützing	1		X		<i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteaui</i>		LI
<b><i>Ceramium</i></b> sp. Roth	21	X	X	NRD 137, 234, 319, 367, 798,	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Riphocephalus</i> <i>phoenix</i> f. <i>longifolius</i> ,	T, C, E	LI y S

				921, 0099,	<i>Halimeda copiosa</i> y		
				0181, 0634,	<i>Halimeda tuna</i>		
				0715			
<b><i>Ceramium cf. reptans</i></b>	2	X	X	NRD 585	<i>Dictyota</i> sp.		S
<b>T.O.Cho &amp; Fredericq</b>							
<b><i>Ceramium affine</i> Setchell &amp; N.L.Gardner **</b>	7	X	X	NRD 335, 513, 0221	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota punchella</i> , <i>Galaxaura marginata</i> , <i>Ceramium</i> sp., <i>Halimeda</i> <i>tuna</i> y <i>Lobophora variegata</i>	T, C	Ll y S
<b><i>Ceramium bisporum</i></b>	16	X	X	NRD 055,	<i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Yuzurua</i>	T, C	Ll y S
<b>D.L.Ballantine **</b>							
				142, 350,	cf. <i>poiteaui</i> , <i>Coelothrix</i>		
				380, 552,	<i>irregularis</i> , <i>Dasya rigidula</i> ,		
				651, 737,	<i>Hypnea spinella</i> ,		
				0479, 0657	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Crouania pumila</i> , <i>Dictyota</i> <i>bartayresiana</i> , <i>Champia</i> <i>parvula</i> var. <i>Postrata</i> , <i>Halimeda tuna</i> , <i>Neosiphonia</i> <i>sp.</i> , <i>Dictyota</i> sp., y <i>Pterocladia capillacea</i>		
<b><i>Ceramium brevizonatum</i> var. <i>caraibicum</i></b>	6	X	X	NRD 843,0038,	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Halimeda copiosa</i> , <i>Halimeda</i>		Ll y S
<b>H.E.Petersen &amp; Børgesen **</b>				0668	<i>opuntia</i> , <i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteaui</i> y <i>Halimeda tuna</i>		
<b><i>Ceramium brevizonatum</i> var. <i>cimbricum</i></b>	2		X		<i>Canistrocarpus cervicornis</i> y <i>Halimeda tuna</i>	T	S
<b>H.E.Petersen **</b>							
<b><i>Ceramium</i> cf. <i>filiculum</i></b>	1	X		NRD 456	<i>Canistrocarpus cervicornis</i>		S
<b>Harvey ex Womersley **</b>							
<b><i>Ceramium</i> cf. <i>fujianum</i></b>	4	X	X	NRD 419	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> y <i>Dictyota</i> sp.	T	Ll y S
<b>M.B.Barros-Barreto &amp; C.A.Maggs **</b>							
<b><i>Ceramium cimbricum</i></b>	3	X	X	NRD 0523,	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> ,	T, E	Ll y S
<b>H.E.Petersen *</b>				0570	<i>Dictyota</i> sp., y <i>Halimeda tuna</i>		

<b><i>Ceramium cimbricum</i> f.</b>	5	X	X	NRD 985,	<i>Amphiroa tribulus</i> ,	T, C	LI y S
<b><i>flaccidum</i> (H.E.Petersen)</b>				0318, 0663	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> ,		
<b>Furnari &amp; Serio **</b>					<i>Lobophora variegata</i> ,		
					<i>Polysiphonia howei</i> y		
					<i>Halimeda tuna</i>		
<b><i>Ceramium codii</i></b>	3		X	NRD 832,	<i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Dictyota</i>	C	LI y S
<b>(H.Richards) Mazoyer *</b>				0647	sp., y <i>Halimeda tuna</i>		
<b><i>Ceramium cruciatum</i></b>	3		X	NRD 300,	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> ,	T	LI y S
<b>F.S.Collins &amp; Hervey *</b>				965, 0152	<i>Dictyota</i> sp., y <i>Halimeda tuna</i>		
<b><i>Ceramium filiculum</i></b>	1		X	NRD 258		T	LI
<b>Harvey ex Womersley **</b>							
<b><i>Ceramium fujianum</i></b>	21	X	X	NRD 247,	<i>Amphiroa</i> sp, <i>Dictyota</i> sp,	T	LI y S
<b>M.B.Barros-Barreto &amp;</b>				458, 548,	<i>Halimeda tuna</i> ,		
<b>C.A.Maggs **</b>				913, 984,	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> ,		
				0616	<i>Dictyota pulchella</i> , <i>Dictyota</i>		
					sp., <i>Lyngbya</i> sp., <i>Gelidiella</i>		
					<i>hancockii</i> , <i>Amphiroa</i>		
					<i>brasiliانا</i> ,		
					<i>Ceratodictyon planicaule</i> ,		
					<i>Halimeda opuntia</i> , <i>Frikiella</i>		
					<i>searlesii</i> , <i>Lobophora</i>		
					<i>variegata</i> , <i>Anotrichium tenue</i> ,		
					<i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteaui</i> ,		
					<i>Pterocladia capillacea</i> y		
					<i>Jania pumila</i>		
<b><i>Ceramium reptans</i></b>	5	X	X	NRD 0426	<i>Amphiroa</i> sp., <i>Yuzurua</i> cf.	T, C	LI y S
<b>T.O.Cho &amp; Fredericq **</b>					<i>poiteaui</i> , <i>Halimeda tuna</i> ,		
					<i>Dictyota</i> sp., <i>Herposiphonia</i>		
					sp., y <i>Dasya mollis</i>		
<b><i>Corallophila verongiae</i></b>	5		X	NRD 332,	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> ,		LI y S
<b>(D.L.Ballantine &amp;</b>				575, 0182	<i>Dictyota bartayresiana</i> y		
<b>M.J.Wynne) R.E.Norris **</b>					<i>Dictyota</i> sp.		
<b><i>Dohrniella antillarum</i></b>	1		X	NRD 961	<i>Dictyota</i> sp.		S
<b>(W.R.Taylor) Feldmann-</b>							
<b>Mazoyer *</b>							

<i>Gayliella</i> sp. T.O.Cho, L.J.Mclvor & S.M.Boo	4	X	X	NRD 141, 836	<i>Dictyota</i> sp.	E	LI y S
<i>Gayliella</i> cf. <i>flaccida</i> (Harvey ex Kützing) T.O.Cho & L.J.Mclvor	1		X		<i>Yuzurua poiteaui</i> var. <i>gemmifera</i>		S
<i>Gayliella transversalis</i> (F.S.Collins & Hervey) T.O.Cho & Fredericq **	34	X	X	NRD 153, 163, 324, 406, 417	<i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Lobophora</i> <i>variegata</i> , <i>Coelothrix</i> <i>irregularis</i> , <i>Canistrocarpus</i> <i>cervicornis</i> , <i>Dictyota</i> <i>bartayresiana</i> , <i>Halimeda</i> <i>tuna</i> , <i>Hypnea</i> sp., <i>Dictyota</i> <i>pulchella</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Hypnea spinella</i> , <i>Wrangelia</i> <i>argus</i> , <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Champia</i> sp., <i>Cladophoropsis</i> <i>membranaceae</i> , <i>Chondria</i> <i>baileyana</i> , <i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteaui</i> , <i>Halimeda copiosa</i> y <i>Rhipocephalus phoenix</i> f. <i>longifolius</i>	T, C, E	LI y S
<i>Gulsonia</i> sp. Harvey **	1	X		NRD 324			S
<i>Perikladosporon</i> <i>percurrens</i> (E.Y.Dawson) Athanasiadis	1		X	NRD 750	<i>Canistrocarpus cervicornis</i>		S
<i>Spermothamnion</i> sp. Areschoug	1		X	NRD 618	<i>Canistrocarpus cervicornis</i>		S
<i>Spermothamnion</i> <i>gymlocarpum</i> M.A.Howe	1		X	NRD 0183	<i>Anotrichium tenue</i> y <i>Dictyota</i> <i>bartayresiana</i>		LI
**							
<b>Callithamniaceae</b>							
<i>Crouania</i> cf. <i>attenuata</i> (C.Agardh) J.Agardh	1	X		NRD 0316	<i>Halimeda tuna</i>		LI
<i>Crouania</i> cf. <i>elisiae</i> C.W.Schneider **	1	X			<i>Dictyota</i> sp., y <i>Lobophora</i> <i>variegata</i>		LI

<b><i>Crouania pumila</i> B.Gavio,</b>	6	X	X	NRD 133,	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> ,		LI y S
<b>V.P.Reyes-Gómez &amp;</b>				353, 623	<i>Dictyota pulchella</i> , <i>Dictyota</i>		
<b>M.J.Wynne</b>					sp., <i>Dasya rigidula</i> , <i>Amphiroa</i>		
					<i>tribulus</i> y <i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteaui</i>		
<b><i>Seirospora</i> sp. Harvey</b>	2	X	X	NRD 422	<i>Dictyota</i> sp.		S
<b><i>Seirospora occidentalis</i></b>	19	X	X	NRD 663	<i>Amphiroa tribulus</i> ,	Ep	LI y S
<b>Børgesen *</b>					<i>Pterocladia capillacea</i> ,		
					<i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteaui</i> ,		
					<i>Canistrocarpus cervicornis</i> ,		
					<i>Dictyota bartayresiana</i> ,		
					<i>Halimeda tuna</i> , <i>Halimeda</i>		
					<i>opuntia</i> , <i>Dictyota pulchella</i> ,		
					<i>Dictyota</i> sp., <i>Galaxaura</i>		
					<i>marginata</i> , <i>Lobophora</i>		
					<i>variegata</i> , <i>Halimeda copiosa</i>		
					y <i>Rhipocephalus phoenix</i> f.		
					<i>longifolius</i>		
<b>Wrangeliaceae</b>							
<b><i>Anotrichium tenue</i></b>	18	X	X	NRD 707,	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> ,	T	LI y S
<b>(C.Agardh) Nägeli</b>				718	<i>Dictyota bartayresiana</i> ,		
					<i>Dictyota pulchella</i> , <i>Galaxaura</i>		
					<i>marginata</i> , <i>Dictyota</i> sp.,		
					<i>Halimeda opuntia</i> , <i>Halimeda</i>		
					<i>tuna</i> , <i>Amphiroa tribulus</i> ,		
					<i>Lobophora variegata</i> y		
					<i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteaui</i>		
<b><i>Diplothamnion jolyi</i></b>	18	X	X	NRD 291,	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> ,		LI y S
<b>C.Hoek *</b>				474, 693	<i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda tuna</i> ,		
					<i>Galaxaura marginata</i> ,		
					<i>Lobophora variegata</i> ,		
					<i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteaui</i> ,		
					<i>Neosiphonia sphaerocarpa</i> ,		
					<i>Champia parvula</i> var <i>postrata</i>		
					y <i>Champia</i> sp.		
<b><i>Grallatoria</i> cf. <i>reptans</i></b>	1		X	NRD 156			LI

M.A.Howe							
<i>Grallatoria reptans</i>	15	X	X	NRD 178,	<i>Dictyota</i> sp., <i>Yuzurua</i> cf.		LI y S
M.A.Howe **				292, 346	<i>poiteaui</i> , <i>Halimeda tuna</i> , <i>Lobophora variegata</i> , <i>Hypoglossum simulans</i> , <i>Canistrocarpus cervicornis</i> e <i>Hypnea spinella</i>		
<i>Grallatoria</i> sp. M.A.Howe	1		X				LI
<i>Griffithsia aestivana</i>	1		X	NRD 859		T	S
C.W.Schneider & C.E.Lane							
**							
<i>Griffithsia capitata</i>	24	X	X	NRD 037,	<i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Dictyota</i>	T, C, E	LI y S
Børgesen ***				051, 0030, 0070, 0271	sp., <i>Lobophora variegata</i> , <i>Hypnea spinella</i> , <i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Pterocliadiella capillacea</i> , <i>Halimeda tuna</i> , <i>Udotea</i> sp., <i>Halimeda</i> sp., <i>Dictyota</i> <i>pulchella</i> y <i>Halimeda opuntia</i>		
<i>Griffithsia</i> cf. <i>aestivana</i>	4	X	X	NRD 289,	<i>Dictyota</i> sp., <i>Jania pumila</i>	T	LI y S
C.W.Schneider & C.E.Lane				905			
<i>Griffithsia</i> cf.	2		X	NRD 308	<i>Yuzurua</i> sp. y <i>Amphiroa</i> sp.		LI y S
<i>heteromorpha</i> Kützing							
<i>Griffithsia globulifera</i>	6		X		<i>Dictyota bartayresiana</i> ,	T, C	LI y S
Harvey ex Kützing *					<i>Dictyota</i> sp., y <i>Halimeda tuna</i>		
<i>Griffithsia heteromorpha</i>	6		X	NRD 0127	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> ,	T, E	LI y S
Kützing					<i>Dictyota bartayresiana</i> , <i>Dictyota</i> sp., y <i>Halimeda tuna</i>		
<i>Lejolisia exposita</i>	18	X	X	NRD 041	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> ,	T, E	LI y S
C.W.Schneider & Searles					<i>Galaxaura marginata</i> ,		
**					<i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda</i> sp., <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Halimeda</i> <i>tuna</i> , <i>Pterocliadiella</i> <i>capillacea</i> , <i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteaui</i> , <i>Chondria</i>		

					<i>collinsiana</i> , <i>Coelothrix irregularis</i> , <i>Lobophora variegata</i> , <i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteai</i> var. <i>gemmifera</i> y <i>Amphiroa tribulus</i>		
<b><i>Monosporus indicus</i></b>	6	X	X	NRD 0006,	<i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda tuna</i> ,	T	LI y S
<b>Børgesen **</b>				0530	<i>Pterocladia capillacea</i> , <i>Hypnea spinella</i> y <i>Lyngbya</i> sp.		
<b><i>Ptilothamnion speluncarum</i></b> (F.S.Collins & Hervey) D.L.Ballantine & M.J.Wynne	7	X	X		<i>Dictyota</i> sp., <i>Ceratodictyon planicaule</i> , <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Bryopsis pennata</i> , <i>Hydrolithon boreale</i> y <i>Coelothrix irregularis</i>		LI y S
<b><i>Wrangelia argus</i></b> (Montagne) Montagne	22	X	X	NRD 146	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Coelothrix irregularis</i> , <i>Halimeda copiosa</i> , <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Halimeda tuna</i> , <i>Rhipocephalus phoenix</i> f. <i>longifolius</i> , <i>Hypnea spinella</i> y <i>Dictyota bartayresiana</i>	T, C	LI y S
<b><i>Wrangelia</i> sp.</b> C.Agardh	2	X		NRD 0219	<i>Halimeda tuna</i>	T	LI
<b>Colaconemataceae</b>							
<b><i>Colaconema</i> sp.</b> Batters	1	X					LI
<b><i>Colaconema dasyae</i></b> (F.S.Collins) Stegenga, I.Mol, Prud'homme van Reine & Lokhorst	19	X	X		<i>Coelothrix irregularis</i> , <i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteai</i> , <i>Dictyota pulchella</i> , <i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota</i> sp., y <i>Galaxaura marginata</i>	E	LI y S
<b><i>Colaconema hypneae</i></b> (Børgesen) A.A.Santos & C.W.N.Moura	6	X	X	NRD 040, 134	<i>Dictyota</i> sp., y <i>Halimeda tuna</i>	T	LI y S
<b>Dasyaceae</b>							
<b><i>Dasya</i> sp.</b> C.Agardh	2		X	NRD 589,	<i>Dictyota</i> sp., y <i>Halimeda tuna</i>	T	LI y S

0727							
<i>Dasya cf. rigidula</i>	1	X		NRD 052		C	LI y S
<b>(Kützing) Ardissona</b>							
<i>Dasya mollis</i> Harvey	20	X	X	NRD 099, 209, 281, 850	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota bartayresiana</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda</i> <i>copiosa</i> , <i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteau</i> , <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Halimeda tuna</i> y <i>Rh</i> <i>ipocephalus phoenix</i> f. <i>longifolius</i>	T, E	LI y S
<i>Dasya rigidula</i> (Kützing)	24	X	X	NRD 039, 182, 0032	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Coelothrix irregularis</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda tuna</i> , <i>Pterocladia capillacea</i> , <i>Halimeda</i> sp. <i>Halimeda</i> <i>opuntia</i> y <i>Lobophora</i> <i>variegata</i>	T, C, E	LI y S
<b>Ardissona *</b>							
<i>Halydictyon mirabile</i>	2		X	NRD 653, 0635	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> y <i>Halimeda tuna</i>		LI y S
<b>Zanardini *</b>							
<b>Delesseriaceae</b>							
<i>Branchioglossum cf.</i>	1		X	NRD 253		T	LI
<b>minutum C.W.Schneider **</b>							
<i>Frikkiella</i> sp. M.J.Wynne & C.W.Schneider **	1		X		<i>Halimeda tuna</i> y <i>Dictyota</i> <i>cervicornis</i>	T	S
<i>Frikkiella cf. searlesii</i>	1	X		NRD 0321	<i>Halimeda tuna</i>		LI
<b>M.J.Wynne &amp; C.W.Schneider</b>							
<i>Frikkiella searlesii</i>	7	X	X	NRD 0098, 0287, 0440, 0466, 0474, 0492, 0629	<i>Halimeda copiosa</i> , <i>Halimeda</i> <i>opuntia</i> y <i>Halimeda tuna</i>	T, C, E	LI y S
<b>M.J.Wynne &amp; C.W.Schneider **</b>							
<i>Hypoglossum</i> sp. Kützing	2	X	X	NRD 0047	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> y <i>Halimeda opuntia</i>		S

<i>Hypoglossum caloglossoides</i>	2	X	X	NRD 0729	<i>Halimeda tuna</i>	T	LI
<b>M.J.Wynne &amp; Kraft</b>							
<i>Hypoglossum minimum</i>	1		X	NRD 303		T	LI
<b>Yamada **</b>							
<i>Hypoglossum simulans</i>	24	X	X	NRD 108, 138, 224, 326, 789	<i>Dasya mollis, Halimeda tuna, Canistrocarpus cervicornis, Dictyota sp., Yuzurua cf. poiteaui, Phormidium sp., Hypnea spinella y Halimeda opuntia</i>	T, C, E	LI y S
<b>M.J.Wynne, I.R.Price &amp; D.L.Ballantine *</b>							
<i>Nitophyllum adhaerens</i>	7	X	X	NRD 106, 429	<i>Dictyota sp., Halimeda opuntia, Halimeda sp., y Lobophora variegata</i>	T	LI y S
<b>M.J.Wynne **</b>							
<i>Nitophyllum cf. punctatum</i>	3	X		NRD 0002	<i>Halimeda opuntia</i>		LI y S
<b>(Stackhouse) Greville</b>							
<i>Nitophyllum punctatum</i>	1		X		<i>Dictyota pulchella y Halimeda copiosa</i>		LI
<b>(Stackhouse) Greville **</b>							
<i>Taenioma nanum</i>	16	X	X	NRD 210	<i>Amphiroa sp., Canistrocarpus cervicornis, Dictyota pulchella, Phormidium sp., Dictyota sp., Halimeda opuntia, Halimeda tuna, Spacelaria sp., y Lobophora variegata</i>		LI y S
<b>Papenfuss *</b>							
<b>Rhodomelaceae</b>							
<i>Chondria baileyana</i>	15	X	X	NRD 201, 302, 0324,	<i>Canistrocarpus cervicornis, Halimeda tuna, Dictyota sp., Halimeda opuntia, Halimeda copiosa y Lobophora variegata</i>	T, C	LI y S
<b>(Montagne) Harvey *</b>							
<i>Chondria cf. floridana</i>	1	X					LI
<b>(F.S.Collins) M.A.Howe</b>							
<i>Chondria collinsiana</i>	13	X	X	NDR 212, 221, 306	<i>Dictyota sp., Lobophora variegata, Halimeda opuntia</i>	T	LI y S
<b>M.A.Howe *</b>							

y *Halimeda tuna*

<b><i>Chondria curvilineata</i></b> F.S.Collins & Hervey **	30	X	X	NRD 252, 325, 879	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota bartayresiana</i> , <i>Udotea dixonii</i> , <i>Halimeda</i> <i>opuntia</i> , <i>Dictyota pulchella</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda tuna</i> , <i>Halimeda copiosa</i> , <i>Lobophora variegata</i> , <i>Rhipocephalus phoenix</i> f. <i>longifolius</i> e <i>Hypnea spinella</i>	T	LI y S
<b><i>Chondria floridana</i></b> (F.S.Collins) M.A.Howe **	4	X	X	NRD 166	<i>Dictyota bartayresiana</i>		LI
<b><i>Chondria leptacremon</i></b> (Melvill ex G.Murray) De Toni	5	X	X	NRD 401	<i>Canistrocarpus cervicornis</i>	T	LI y S
<b><i>Chondria</i> sp.</b>	9	X	X		<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota bartayresiana</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda</i> <i>opuntia</i> y <i>Halimeda tuna</i>	T, C	LI y S
<b><i>Herposiphonia bipinnata</i></b> M.A.Howe *	21	X	X	NRD 157	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota bartayresiana</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda tuna</i> , <i>Laurencia intricata</i> , <i>Halimeda</i> <i>opuntia</i> , <i>Hypoglossum</i> <i>simulans</i> y <i>Phormidium</i> sp., <i>Rhipocephalus phoenix</i> f. <i>longifolius</i>	T, C, E	LI y S
<b><i>Herposiphonia cf. tenella</i></b> (C.Agardh) Ambronn	1	X					LI
<b><i>Herposiphonia parca</i></b> Setchell	25	X	X	NRD 271, 312	<i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Hypnea</i> <i>spinella</i> , <i>Canistrocarpus</i> <i>cervicornis</i> , <i>Dictyota</i> <i>bartayresiana</i> , <i>Halimeda</i> <i>tuna</i> , <i>Dictyota pulchella</i> ,	T, C, E	LI y S

					<i>Dictyota</i> sp., <i>Galaxaura obtusa</i> , <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Lobophora variegata</i> , <i>Pterocliadiella capillacea</i> , <i>Rhipocephalus phoenix</i> f. <i>longifolius</i> y <i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteaui</i>		
<b><i>Herposiphonia secunda</i></b> (C.Agardh) Ambronn*	10	X	X	NRD 265, 411	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Styopodium zonale</i> , <i>Halimeda tuna</i> , <i>Riphocephalus phoenix</i> f. <i>longifolius</i> y <i>Amphiroa tribulus</i>	T, C	LI y S
<b><i>Herposiphonia</i> sp.</b>	5	X	X	NRD 119, 0654	<i>Dictyota</i> sp., <i>Riphocephalus phoenix</i> f. <i>longifolius</i> y <i>Amphiroa tribulus</i>	C	LI y S
<b><i>Herposiphonia tenella</i></b> (C.Agardh) Ambronn **	4	X	X		<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Halimeda tuna</i> y <i>Halimeda</i> sp.	T	LI y S
<b><i>Laurencia</i> cf. <i>caraibica</i></b> P.C.Silva *	1		X				LI
<b><i>Laurencia</i> cf. <i>dendroidea</i></b> J.Agardh **	1		X				LI
<b><i>Laurencia chondroides</i></b> Børgesen **	2	X			<i>Udotea dixonii</i>		S
<b><i>Laurencia intricata</i></b> J.V.Lamouroux	2		X	NRD 938			S
<b><i>Laurencia</i> sp.</b> J.V.Lamouroux	2	X	X	NRD 098	<i>Halimeda opuntia</i>		LI y S
<b><i>Lophosiphonia cristata</i></b> Falkenberg	1	X					S
<b><i>Lophosiphonia obscura</i></b> (C.Agardh) Falkenberg **	1	X					S

<b><i>Neosiphonia cf.</i></b>	35	X	X	NRD 273,	<i>Dictyota sp., Canistrocarpus</i>	T, C, E	LI y S
<b><i>sertularioides</i> (Grateloup)</b>				290, 365,	<i>cervicornis, Dictyota</i>		
<b>K.W.Nam &amp; P.J.Kang **</b>				376, 446,	<i>bartayresiana, Halimeda</i>		
				0554	<i>tuna, Yuzurua cf. poiteaiu,</i>		
					<i>Dictyota pulchella, Halimeda</i>		
					<i>opuntia, Pterocladia</i>		
					<i>capillacea, Amphiroa</i>		
					<i>tribulus, Riphoccephalus</i>		
					<i>phoenix f. longifolius y</i>		
					<i>Lobophora variegata</i>		
<b><i>Neosiphonia gorgoniae</i></b>	53	X	X	NRD 238,	<i>Coelothrix irregularis,</i>	T, C, E	LI y S
<b>(Harvey) S.M.Guimarães &amp;</b>				267, 331,	<i>Canistrocarpus cervicornis,</i>		
<b>M.T.Fujii **</b>				345, 378,	<i>Dictyota bartayresiana,</i>		
				487, 526,	<i>Hypnea spinella, Yuzurua cf.</i>		
				537, 538,	<i>poiteaiu, Dictyota pulchella,</i>		
				910	<i>Dictyota sp., Halimeda tuna,</i>		
					<i>Halimeda copiosa,</i>		
					<i>Riphoccephalus phoenix f.</i>		
					<i>longifolius, Lobophora</i>		
					<i>variegata y Pterocladia</i>		
					<i>capillacea</i>		
<b><i>Neosiphonia sp.</i>M.-S.Kim</b>	1		X	NRD 845	<i>Dictyota sp.</i>		S
<b>&amp; I.K.Lee</b>							
<b><i>Neosiphonia</i></b>	23	X	X	NRD	<i>Amphiroa tribulus, Lobophora</i>	T,C, E	LI y S
<b><i>sphaerocarpa</i> (Børgesen)</b>				508,539,	<i>variegata, Canistrocarpus</i>		
<b>M.-S.Kim &amp; I.K.Lee</b>				923, 987,	<i>cervicornis, Dictyota</i>		
				0016	<i>bartayresiana, Dictyota</i>		
					<i>pulchella, Galaxaura</i>		
					<i>marginata, Yuzurua cf.</i>		
					<i>poiteaiu, Dictyota sp.,</i>		
					<i>Halimeda opuntia, Halimeda</i>		
					<i>tuna e Hypnea cervicornis</i>		
<b><i>Neosiphonia togatensis</i></b>	1	X			<i>Canistrocarpus cervicornis y</i>		S
<b>(Harvey ex Kützling) M.-</b>					<i>Lobophora variegata</i>		
<b>S.Kim &amp; I.K.Lee **</b>							

<i>Neosiphonia sertularioides</i> (Grateloup) K.W.Nam & P.J.Kang *	2	X		NRD 542	<i>Lobophora variegata</i> y <i>Canistrocarpus cervicornis</i>	T, C	LI y S
<i>Palisada</i> sp.K.W.Nam **	1		X				LI
<i>Polysiphonia</i> cf. <i>denudata</i> (Dillwyn) Greville ex Harvey	1		X		<i>Canistrocarpus cervicornis</i>	T	S
<i>Polysiphonia</i> cf. <i>havanensis</i> Montagne	1	X			<i>Canistrocarpus cervicornis</i>		S
<i>Polysiphonia</i> cf. <i>lobophoralis</i> N.R.Mamoozadeh & D.W.Freshwater **	1	X		NRD 475	<i>Canistrocarpus cervicornis</i>		S
<i>Polysiphonia</i> cf. <i>macrocarpa</i> (C.Agardh) Sprengel **	1		X		<i>Canistrocarpus cervicornis</i>		S
<i>Polysiphonia</i> cf. <i>nuda</i> N.R.Mamoozadeh & D.W.Freshwater **	2	X	X	NRD 445, 0178	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> y <i>Dictyota bartayresiana</i>		LI y S
<i>Polysiphonia</i> cf. <i>pseudovillum</i> Hollenberg **	1	X					LI
<i>Polysiphonia</i> cf. <i>scopulorum</i> Harvey	1		X	NRD 0607	<i>Halimeda tuna</i>		LI
<i>Polysiphonia havanensis</i> Montagne*	2	X		NRD 404, 427	<i>Canistrocarpus cervicornis</i>	T	S
<i>Polysiphonia howei</i> Hollenberg	20	X	X	NRD 280, 412, 932	<i>Dictyota</i> sp., <i>Parviphycus setaceus</i> , <i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota bartayresiana</i> , <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Halimeda tuna</i> y <i>Lobophora variegata</i>	T, C, E	LI y S
<i>Polysiphonia pentamera</i> Hollenberg **	1	X		NRD 0067	<i>Halimeda opuntia</i>		S

<i>Polysiphonia pseudovillum</i> Hollenberg **	11	X	X	NRD 174, 421, 464, 577, 800	<i>Dictyota</i> sp., <i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Halimeda tuna</i> e <i>Hypnea cervicornis</i>	T, E	LI y S
<i>Polysiphonia shneideri</i> B.Stuercke & D.W.Freshwater **	5	X		NRD 0256, 0333, 0486	<i>Amphiroa tribulus</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda opuntia</i> y <i>Lobophora variegata</i>	T, C	LI
<i>Polysiphonia</i> sp. Greville	8	X	X		<i>scopulo</i>	T	LI y S
<i>Polysiphonia subtilisima</i> Montagne*	3		X	NRD 145, 314	<i>Dictyota</i> sp.	T	LI y S
<i>Polysiphonia scopulorum</i> Harvey **	5	X	X	NRD 787, 0423	<i>Dictyota</i> sp., <i>Halimeda tuna</i> , <i>Halimeda copiosa</i> y <i>Lobophora variegata</i>	T	LI y S
<i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteaui</i> J.V.Lamouroux) Martin- Lescanne	23	X	X	NRD 309, 435, 514, 603, 0003, 0051, 0397, 0613	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Lobophora</i> <i>variegata</i> , <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Halimeda tuna</i> , <i>Halimeda</i> <i>copiosa</i> e <i>Hypnea spinella</i>	T	LI y S
<i>Yuzurua poiteaui</i> var. <i>gemmifera</i>	7		X	NRD 216, 282, 572, 697	<i>Dictyota</i> sp., y <i>Halimeda tuna</i>		LI y S
<b>HETEROKONTOPHYTA</b>							
<b>Acinetosporaceae</b>							
<i>Hincksia</i> sp. J.E.Gray	1	X		NRD 0110	<i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteaui</i>		S
<b>Dictyotaceae</b>							
<i>Dictyopteris delicatula</i> J.V.Lamouroux	13	X	X		<i>Halimeda opuntia</i> , <i>Halimeda</i> <i>tuna</i> , <i>Lobophora variegata</i> , <i>Amphiroa tribulus</i> y <i>Moorea</i> <i>producens</i>		LI y S
<i>Dictyota bartayresiana</i> J.V.Lamouroux	15	X	X	NRD 048	<i>Amphiroa tribulus</i> y <i>Halimeda</i> <i>tuna</i>		LI y S
<i>Dictyota caribaea</i> Hörnig & Schnetter	1	X					LI
<i>Canistrocarpus cervicornis</i> (Kützing) De Paula & De	20	X	X		<i>Halimeda opuntia</i> y <i>Halimeda</i> <i>tuna</i>	T	LI y S

<b>Clerck</b>					
<i>Dictyota cf. caribaea</i>	1	X		NRD 049	LI
<b>Hörnig &amp; Schnetter</b>					
<i>Dictyota cf. bartayresiana</i>	1		X		LI
<b>J.V.Lamouroux</b>					
<i>Dictyota cf. canaliculata</i>	1		X	NRD 310	LI
<b>O.De Clerck &amp; E.Coppejans *</b>					
<i>Canistrocarpus cf. cervicornis</i> (Kützing) De Paula & De Clerck	2		X		LI y S
<b>Dictyota cf. humifusa</b>					
<i>Dictyota cf. humifusa</i>	1		X		LI
<b>Hörnig, Schnetter &amp; Coppejans</b>					
<i>Dictyota cf. pulchella</i>	1	X			LI
<b>Dictyota humifusa Hörnig, Schnetter &amp; Coppejans *</b>					
<i>Dictyota humifusa</i> Hörnig, Schnetter & Coppejans *	13	X	X	<i>Halimeda sp., Halimeda tuna</i> y <i>Lobophora variegata</i>	LI y S
<b>Dictyota menstrualis (Hoyt) Schnetter, Hörning &amp; Weber-Peukert</b>					
<i>Dictyota menstrualis</i> (Hoyt) Schnetter, Hörning & Weber-Peukert	1		X	<i>Halimeda copiosa</i>	LI
<b>Dictyota pulchella Hörnig &amp; Schnetter</b>					
<i>Dictyota pulchella</i> Hörnig & Schnetter	18	X	X	<i>Canistrocarpus cervicornis,</i> <i>Halimeda sp., y Udotea dixonii</i>	LI y S
<b>Dictyota sp. J.V.Lamouroux</b>					
<i>Dictyota sp.</i> J.V.Lamouroux	9	X	X	<i>Amphiroa tribulus</i> y <i>Halimeda tuna</i>	LI y S
<b>Lobophora variegata (J.V.Lamouroux) Womersley ex E.C.Oliveira</b>					
<i>Lobophora variegata</i> (J.V.Lamouroux) Womersley ex E.C.Oliveira	30	X	X	<i>Amphiroa tribulus, Halimeda opuntia, Dictyota sp., y Halimeda tuna</i>	LI y S
<b>Styopodium zonale (J.V.Lamouroux) Papenfuss</b>					
<i>Styopodium zonale</i> (J.V.Lamouroux) Papenfuss	1		X		S
<b>Sphacelariaceae</b>					
<i>Sphacelaria novae-</i>	1	X			LI

<b><i>hollandiae</i> Sonder *</b>							
<b><i>Sphacelaria rigidula</i></b>	1		X	NRD 0573	<i>Amphiroa tribulus</i>	LI	
<b>Kützing *</b>							
<b><i>Sphacelaria</i> sp. Lyngbye in Hornemann</b>	20		X	X	NRD 430, 444, 846, 0408, 0458	<i>Bryopsis pennata</i> , <i>Ceramium</i> <i>fujianum</i> , <i>Cladophora</i> sp, <i>Lobophora variegata</i> , <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Yuzurua</i> cf. <i>poiteau</i> , <i>Amphiroa</i> <i>tribulus</i> , <i>Canistrocarpus</i> <i>cervicornis</i> , <i>Dictyota</i> sp, <i>Pterocliadiella capillacea</i> , <i>Gelidiella hancockii</i> , <i>Polysiphonia</i> cf. <i>nuda</i> , <i>Phormidium</i> sp., <i>Halimeda</i> <i>tuna</i> y <i>Lejolisia exposita</i>	LI y S
<b>CHLOROPHYTA</b>							
<b>Ulviceae</b>							
<b><i>Ulva flexuosa</i> subsp. <i>paradoxa</i> (C.Agardh) M.J.Wynne **</b>	23		X	X	NRD 370, 4444	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota</i> sp., <i>Gelidiella</i> <i>hancockii</i> , <i>Galaxaura</i> <i>marginata</i> , <i>Halimeda</i> <i>copiosa</i> , <i>Lobophora</i> <i>variegata</i> , <i>Halimeda opuntia</i> , <i>Pterocliadiella capillacea</i> , <i>Halimeda tuna</i> y <i>Jania</i> <i>adherens</i>	LI y S
<b>Cladophoraceae</b>							
<b><i>Bryobesia</i> <i>johanna</i> Weber-van Bosse **</b>	2			X	NRD 758, 0594	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> y <i>Halimeda tuna</i>	LI y S
<b><i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützing *</b>	6		X	X	NRD 703	<i>Dictyota</i> sp., <i>Galaxaura</i> <i>marginata</i> , <i>Halimeda opuntia</i> y <i>Polysiphonia howei</i>	LI y S
<b><i>Chaetomorpha gracilis</i> Kützing</b>	1		X				LI

<b><i>Chaetomorpha minima</i></b>	17	X	X		<i>Amphiroa tribulus,</i>	LI y S
<b>F.S.Collins &amp; Hervey **</b>					<i>Ceratodictyon variabile,</i> <i>Centroceras sp., Hypnea</i> <i>spinella, Canistrocarpus</i> <i>cervicornis, Frikkiella</i> <i>searlesii, Polysiphonia howei,</i> <i>Cladophora albida,</i> <i>Cladophoropsis</i> <i>membranacea, Pterocladia</i> <i>capillacea, Monosporus</i> <i>indicus, Ceramium sp.,</i> <i>Gelidiella hancockii y</i> <i>Polysiphonia sp.</i>	
<b><i>Cladophora albida</i> (Nees)</b>	19	X	X	NRD 0133,	<i>Amphiroa tribulus, Halimeda</i>	LI y S
<b>Kützing **</b>				151	<i>opuntia, Lobophora</i> <i>variegata, Canistrocarpus</i> <i>cervicornis, Dictyota</i> <i>bartayresiana, Sphacelaria</i> <i>sp., Dictyota sp., Halimeda</i> <i>tuna, Coelothrix irregularis,</i> <i>Amphiroa sp., Galaxaura</i> <i>marginata, Moorea</i> <i>producens, Halimeda sp., y</i> <i>Halimeda copiosa</i>	
<b><i>Cladophora cf.</i></b>	1	X				S
<b><i>vagabunda</i>(Linnaeus)</b>						
<b>Hoek</b>						
<b><i>Cladophora laetevirens</i></b>	3	X	X		<i>Halimeda opuntia y Halimeda</i>	LI y S
<b>(Dillwyn) Kützing</b>					<i>tuna</i>	
<b><i>Cladophora liniformis</i></b>	6	X	X	NRD 136	<i>Canistrocarpus cervicornis</i>	LI y S
<b>Kützing **</b>						
<b><i>Cladophora sp.</i> Kützing</b>	5	X	X	NRD 0421, 0422	<i>Dictyota sp.</i>	LI y S
<b><i>Cladophora vagabunda</i></b>	9	X	X	NRD 425	<i>Canistrocarpus cervicornis,</i> <i>Halimeda copiosa, Halimeda</i>	LI y S
<b>(Linnaeus) Hoek</b>						

					<i>opuntia y Halimeda tuna</i>	
<b><i>Cladophoropsis membranacea</i></b> (Hofman Bang ex C.Agardh) Børgesen	7	X	X		<i>Canistrocarpus cervicornis, Dictyota sp., Halimeda opuntia y Lobophora variegata</i>	LI y S
<b>Boodleaceae</b>						
<b><i>Boodlea composita</i></b> (Harvey) F.Brand *	2		X	NRD 559	<i>Dictyota bartayresiana</i>	LI y S
<b><i>Boodlea struveides</i></b> M.A.Howe *	2		X	NRD 0135	<i>Dictyota bartayresiana</i>	LI
<b><i>Boodlea</i> sp. G.Murray &amp; De Toni</b> in G.Murray	1		X			LI
<b><i>Phyllocladion</i> sp. J.E.Gray</b>	1		X	NRD 0624	<i>Halimeda tuna</i>	LI
<b>Siphonocladaceae</b>						
<b><i>Ernodesmis verticillata</i></b> (Kützing) Børgesen	1	X			<i>Dictyota sp.</i>	LI
<b>Valoniaceae</b>						
<b><i>Valonia</i> sp. C.Agardh</b>	1		X	NRD 0642	<i>Dictyota bartayresiana</i>	LI
<b><i>Valonia ventricosa</i></b> J.Agardh	7	X	X	NRD 298	<i>Halimeda copiosa</i>	LI y S
<b><i>Valoniopsis pachynema</i></b> (G.Martens) Børgesen *	1	X		NRD 465		S
<b>Bryopsidaceae</b>						
<b><i>Bryopsis hypnoides</i></b> J.V.Lamouroux *	2	X	X	NRD 313	<i>Dictyota sp.</i>	LI y S
<b><i>Bryopsis pennata</i></b> J.V.Lamouroux C	10	X	X		<i>Amphiroa tribulus, Canistrocarpus cervicornis, Halimeda tuna, Dictyota sp., y Halimeda opuntia</i>	LI y S
<b>Derbesiaceae</b>						
<b><i>Derbesia fastigiata</i></b> W.R.Taylor **	12	X	X	NRD 851	<i>Canistrocarpus cervicornis, Dictyota bartayresiana, Halimeda tuna, Dictyota sp., Coelothrix irregularis,</i>	LI y S

					<i>Halimeda opuntia</i> , <i>Hypnea</i> <i>spinella</i> , <i>Lobophora variegata</i> y <i>Moorea producens</i>	
<b><i>Derbesia osterhoutii</i></b> (L.R.Blinks & A.C.H.Blinks) J.Z.Page *	5	X	X		<i>Amphiroa tribulus</i> y <i>Parviphycus setaceus</i>	Ll y S
<b><i>Derbesia</i></b> <i>vaucheriaeformis</i> (Harvey) J.Agardh	1		X		<i>Coelothrix irregularis</i>	S
<b>Codiaceae</b>						
<b><i>Codium cf. repens</i></b> P.L.Crouan & H.M.Crouan	1	X				Ll
<b>Caulerpacaeae</b>						
<b><i>Caulerpella ambigua</i> (Oka</b> mura) Prud'homme van Reine & Lokhorst	9	X	X	NRD 113, 646	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> , <i>Dictyota sp.</i> , <i>Halimeda tuna</i> , <i>Lobophora variegata</i> y <i>Moorea producens</i>	Ll y S
<b><i>Caulerpa mexicana</i></b> Sonder ex Kützing	1		X			S
<b>Udoteaceae</b>						
<b><i>Boodleopsis verticillata</i></b> E.Y.Dawson **	1		X	NRD 0174	<i>Dictyota bartayresiana</i>	Ll
<b><i>Penicillus dumetosus</i></b> (J.V.Lamouroux) Blainville	2	X				Ll
<b><i>Rhipocephalus phoenix f.</i></b> <i>longifolius</i> A.Gepp & E.Gepp	3		X	NRD 0572, 0713		Ll y S
<b><i>Udotea cyatiformis</i></b>	1	X				Ll
<b>Decaisne</b>						
<b><i>Udotea dixonii</i> D.S.Littler</b> & M.M.Littler	1	X				S
<b>Halimedaceae</b>						
<b><i>Halimeda copiosa</i> Goreau</b> & E.A.Graham	9	X	X			Ll y S

<i>Halimeda opuntia</i> (Linnaeus) J.V.Lamouroux	13	X	X		Ll y S
<i>Halimeda tuna</i> (J.Ellis & Solander) J.V.Lamouroux	28	X	X		Ll y S
<b>Dasycladaceae</b>					
<i>Neomeris annulata</i> Dickie	3		X	Cascajo coralino	Ll y S
<b>Polyphysaceae</b>					
<i>Parvocaulis polyphysoides</i> (P.L.Crouan & H.M.Crouan) S.Berger, U.Fettweiss, S.Gleissberg, L.B.Liddle, U.Richter, H.Sawitzky & G.C.Zuccarello	1		X	NRD 705	S