

## 1. Introducción

Las áreas coralinas del Caribe Colombiano tienen una extensión de 2.860 Km<sup>2</sup>, de las cuales el 76,5% corresponden a las áreas oceánicas del Archipiélago de San Andrés y Providencia. El archipiélago cuenta con 300.000 Km<sup>2</sup> de extensión de reserva de biosfera, la cual representa más del 10 % del área total del Mar Caribe (Díaz *et al.* 2000) y sus arrecifes están considerados como unos de los más grandes del hemisferio, al poseer una riqueza biológica única (Díaz *et al.* 1995).

En las pasadas dos décadas los arrecifes alrededor del mundo han cambiado dramáticamente debido a fuertes disturbios (Precht 2001; Porter & Tougas 2001; Arango 2002; Martínez 2003) que han ocasionado que algunas especies y áreas arrecifales sean consideradas en peligro de extinción (Díaz *et al.* 1995). Diversas investigaciones han concluido que los ecosistemas arrecifales disminuirán irreversiblemente a menos que se tomen medidas de conservación (Precht 2001).

La enorme diversidad y productividad biológica de los ambientes arrecifales representan recursos de importancia económica, ecológica, recreacional y cultural (Díaz *et al.* 1995). Además, los arrecifes son un soporte para la pesca del consumo local y para el comercio, ya que en gran parte del Caribe la dieta deriva en un 60% de los recursos de los arrecifes (Porter & Tougas 2001).

Generalmente, los arrecifes de coral presentan zonas caracterizadas por asociaciones dominadas por una o dos especies constructoras (Geister 1977), como *Montastrea faveolata* (Ellis & Solander 1786) y *M. annularis* (Ellis & Solander 1786), las cuales han sido ampliamente estudiadas en el Caribe.

Para *M. faveolata* se conocen aspectos relacionados con su reproducción (Steiner 1995; Sánchez *et al.* 1999; Villinski 2003), crecimiento (Van Veghel & Bosscher 1995), enfermedades (Garzón *et al.* 2001) y genética (Van Veghel & Bak 1993); mientras que para *M. annularis* los estudios han tratado temas como su reproducción (Highsmith 1982; Van Veghel & Bak 1994; Sánchez *et al.* 1999), abundancia de juveniles (Chiappone & Sullivan 1996), mortalidad (Meesters & Bak 1993), crecimiento de las colonias (Hudson 1981; Hudson *et al.* 1994; Van Veghel & Bosscher 1995; Carricart – Ganivet & Merino 2001), enfermedades (Garzón *et al.* 2001), blanqueamiento (Edmunds 1994; Mascarelli & Bunkley – Williams 1999), genética (Van Veghel & Bak 1993), fragmentación (Highsmith 1982), regeneración (Rogers 1992) y simbiosis con algas (Dustan 1979), entre otros.

Aunque en Colombia se han realizado investigaciones sobre diferentes aspectos de los arrecifes de coral del Caribe (Geister 1973; 1977; Von Prael & Erhardt 1985; Solano 1987; Díaz *et al.* 1995; Barrios 2000; Reyes 2000; Villa 2001; Arango 2002; Acevedo 2002) y se han elaborado algunos estudios relacionados con especies constructoras del arrecife (Gil 1998; Charry 1999; Garces 2000; Rueda 2002), hasta el momento no se han llevado a cabo investigaciones detalladas acerca de la distribución espacial, aspectos demográficos y estado de salud de las poblaciones de *Montastrea faveolata* y *Montastrea annularis* en la isla de San Andrés. La obtención de esta información es vital para futuros monitoreos y para lograr pronosticar los cambios que sufrirán en el futuro estas importantes poblaciones constructoras de arrecifes en el Caribe.

Este proyecto tiene como objetivo general comparar la distribución espacial y algunos aspectos demográficos de las poblaciones de *Montastrea faveolata* y *M. annularis* en el complejo arrecifal de la isla de San Andrés, Caribe Colombiano. Los objetivos específicos buscan, estimar y comparar la abundancia, densidad, área de las colonias y estado de salud (a partir de la cuantificación de mortalidad parcial, depredación, presencia de enfermedades e interacción con macroalgas, corales y esponjas), entre sotavento - barlovento y entre dos rangos de profundidad para las dos especies.

Como hipótesis alterna (Ha) se pretende encontrar diferencias entre las poblaciones de *Montastrea faveolata* y *M. annularis* en cuanto a abundancia, densidad, área de las colonias, mortalidad parcial, depredación, presencia de enfermedades e interacción con macroalgas, corales y esponjas, entre sotavento - barlovento y entre los dos rangos de profundidad en la isla de San Andrés.

## **2. Antecedentes Bibliográficos**

### **Distribución espacial:**

La distribución espacial de las especies es el resultado de adaptaciones que han ocurrido en respuesta a cambios cuantitativos y cualitativos de factores naturales bióticos y abióticos (Hallock *et al.* 1996) entre los que se encuentran temperatura, humedad, luz, pH, salinidad (Carriquiry & Reyes - Bonilla 1997; Stiling 1999), depósitos de sedimentos (Dodge &

Vaisnys 1977), depredación (Hixon & Beets 1993), tormentas, aumento en el nivel del mar (Sullivan *et al.* 1994) y mortalidad entre otros (Huston 1985).

Las zonas profundas presentan una mayor influencia a los factores bióticos como la competencia, herbivoría y depredación, a diferencia de los factores abióticos, los cuales son mas relevantes en las zonas de aguas someras (Glynn 1982). Las corrientes constituyen otro factor de gran importancia en la distribución espacial (Huston 1985) ya que las zonas con bajas corrientes permiten que los individuos se asienten en el mismo arrecife (Dana 1976) mientras que, en aquellos lugares donde hay fuertes corrientes se facilita la dispersión de éstos (Hughes 1984; Roughgarden *et al.* 1985).

La distribución espacial de las especies se puede dar por diferenciación de nicho ya que se puede dar repartición de recursos, reproducción, regeneración del nicho, uso del recurso, diferencias de tamaño entre las especies (Tokeshi 1999) y alimento, donde dependiendo de la utilización de este, las especies coexistentes pueden tener una distribución horizontal o vertical (Giller 1984).

Por otra parte, la diversificación de nichos se basa en que las especies tienen una amplia distribución espacial no solo por su gran plasticidad ecológica y morfológica si no que muchas especies coralinas presentan un nicho y hábitat mas específico de lo que se pensaba (Knowlton & Jackson 1994).

El anterior análisis concuerda con los resultados dados por Weil & Knowlton (1994) quienes buscaron diferencias entre los morfotipos de las colonias de *Montastrea* en cuanto a proteínas, reacción agresiva y morfología de los coralites, dando como resultado tres especies

simpátricas, *Montastrea annularis*, *M. faveolata* y *M. franksi* (Weil & Knowlton 1994). Esto concuerda con que las especies hermanas son difíciles de diferenciar solo con sus características morfológicas que presentan grandes diferencias en genética, comportamiento, características de historia de vida (Knowlton 1993) y distribución espacial, como la que presentan *Montastrea faveolata* y *M. annularis* el Caribe encontrándose en los arrecifes de Panamá, Venezuela, Jamaica, Bonaire, Curazao, las Bahamas, Florida (Humman 1993; Knowlton & Weil 1994) y Colombia (Díaz *et al* 1995; 2000).

En cuanto a la distribución vertical hay traslape en profundidades de 6 a 25 m, aunque *M. faveolata* frecuentemente se extiende a los hábitats más profundos (Humman 1993; Knowlton & Weil 1994) y *M. annularis* se ha encontrado en profundidades de 1 a 20 m (Hudson 1981; Hughes & Jackson 1985; Humman 1993; Knowlton & Weil 1994). En la distribución horizontal al parecer *M. faveolata* prefiere los ambientes con baja intensidad de oleaje y aquellos lugares donde sea rara o escasa la presencia de *M. annularis* y *M. franksi*, a diferencia de *M. annularis* que prefiere los ambientes tanto con oleaje bajo como intermedio (Pandolfi & Jackson 2001).

### **Aspectos demográficos:**

Una población es definida como el conjunto de individuos de la misma especie que comparten un espacio en común (Margalef 1995; Ricklefs 1998; Akçakaya *et al.* 1999), modo de reproducción, germinación o dispersión, hábitat específico y patrón de distribución entre su rango geográfico (Akçakaya *et al.* 1999). Cuando estas características comunes se ven afectadas por factores de tipo antrópico o causas naturales (Akçakaya *et al.* 1999) y se pretende conservar la población pero no se

tiene la información necesaria acerca de la misma, es fundamental estudiar los aspectos demográficos (Begon *et al.* 1999). Ya que cuando el tamaño de la población disminuye, puede llevar al decline de la población y la extinción local (Hughes & Tanner 2000).

Dentro de los aspectos demográficos se encuentra la abundancia la cual es una característica fundamental para cualquier especie constituyendo el punto de partida para determinar los cambios en el número de individuos mediante parámetros demográficos como natalidad, mortalidad, crecimiento, inmigración y emigración (Krebs 1985; Begon 1999). Estos elementos se combinan o mantienen dando características específicas a las poblaciones (Jackson *et al.* 1985; Margalef 1995; Ricklefs 1998; Akçakaya *et al.* 1999).

La abundancia refleja la calidad, cantidad y disponibilidad de recursos para cada población y se ve afectada por competidores, predadores (Hixon & Beets 1993; Ricklefs & Miller 1999), enfermedades (Ricklefs 1998), capacidad de luz, tasas de crecimiento, patrones de disturbio (Jackson 1991), reproducción, dispersión (Krebs 1985), mortalidad parcial, fisión, sedimentación (Dodge & Vaisnys 1977; Lewis 1997). Todas estas variables determinan el nicho, que a su vez será dividido en diferentes nichos y la abundancia estará directamente relacionada con el tamaño del nicho (Tokeshi 1999).

Cuando una población se encuentra en un ambiente favorable aumenta su número de individuos (Krebs 1985), pero cuando se presentan variaciones en el ambiente se producen fluctuaciones en el tamaño de la población ya que se afecta el número de sobrevivientes y descendientes (Akçakaya *et al.* 1999).

En los arrecifes del Caribe la especie mas abundante es *Montastrea annularis*, en compañía de especies como *Siderastrea siderea*, *Porites porites*, *P. astreoides* y *Agaricia agaricetes* (Sullivan *et al.* 1994). Así mismo *M. annularis* fue reportada como una de las especies mas abundantes en el Parque Nacional Tayrona Caribe Colombiano (Solano 1987), además ha sido reportada en Jamaica con altos valores de abundancia (Rylaarsdam 1983; Hughes & Jackson 1985).

La densidad es el numero de individuos por unidad de área y constituye un factor primordial para desarrollar un estudio demográfico (Begon *et al.* 1999), ya que brinda información acerca de la relación de una población con su ambiente, pues los cambios en la densidad reflejan las condiciones y la calidad del hábitat (Margalef 1995; Ricklefs 1998). Stanley & Gutzwiller (1994) sugieren que las densidades altas en una especie son resultado de una reproducción o sobrevivencia exitosa.

La densidad de una población se puede ver afectada por parásitos y depredadores (Krebs 1985), que pueden llevar a que el numero de organismos disminuya (Giller 1984) y la extensión del área ocupada por la población se reduzca (Gaston & Mc Ardle 1994).

Para realizar estudios demográficos en organismos coloniales como los corales, se utiliza, además de abundancia y densidad, el tamaño (Hughes & Jackson 1980), cobertura o diámetro de las colonias (Bak & Meesters 1998). Las colonias pueden sufrir alteraciones en su área por la fusión, mortalidad parcial y fisión pues éstas dos ultimas reducen su tamaño (Hughes & Jackson 1980).

En los arrecifes del noreste del Caribe *M. annularis* presenta un tamaño promedio de las colonias de 24 cm de diámetro a una profundidad > 6m (Edmunds *et al.* 1990), a diferencia de los arrecifes de los cayos de la Florida, donde *M. annularis* y *M. faveolata* presentan un diámetro de 2 – 5 m (Ginsburg *et al.* 2001).

Aspectos demográficos como la abundancia y la densidad se ven afectados por la mortalidad parcial, la cual se presenta en organismos modulares como los corales disminuyendo su área y alterando su estado de salud al tener que realizar gasto extra en reparación de tejido (Hughes & Jackson 1985). La mortalidad parcial de corales es originada por procesos naturales bióticos y abióticos (Bak & Meesters 1998) como: sedimentación, eutroficación, competencia por sustrato y bioerosionadores. Otros factores importantes son los antropocós como polución (Highsmith 1982; Raghukumar 1997) y el incremento de la actividad humana por actividades como el buceo y el uso de anclas en los arrecifes (Van Veghel & Bak 1994).

Así mismo, se ha reportado que la mortalidad parcial se encuentra fuertemente relacionada con el tamaño de la colonia (Babcock 1991; Meesters *et al.* 1996; Lewis 1997; Bak & Meesters 1998; Ginsburg *et al.* 2001), aunque se ha evidenciado que las colonias pequeñas sufren mayor mortalidad parcial y total que las colonias grandes (Pizarro 2002).

Por otra parte, aunque los corales pueden sufrir mortalidad parcial tienen la capacidad de regenerar sus áreas afectadas, pero esta regeneración tiene un costo energético para otros aspectos de la historia de vida (Szmant & Gassman 1990; Van Veghel & Bak 1994) la regeneración se puede ver afectada por otros factores como blanqueamiento y altas temperaturas (Rogers 1992).

La mortalidad parcial es uno de los factores que generan fisión en corales (Bythell *et al.* 1993) y es a la vez considerada como un tipo de reproducción asexual muy importante (Highsmith 1982) que aumenta el número de colonias (Hughes & Jackson 1985). Las especies, que presentan fisión, pueden lograr alta abundancia, alta recuperación a los disturbios y llegar a dominar ciertas zonas arrecifales (Highsmith 1982).

Se ha evidenciado también que la mortalidad parcial afecta a especies como *Siderastrea siderea* en Barbados donde más del 66% de la superficie de las colonias se encuentra muerta (Lewis 1997). *Montastrea faveolata* y *M. annularis* están dentro de las especies reportadas con mayor mortalidad parcial en los arrecifes de Florida (Ginsburg *et al.* 2001) y San Andrés (Geister & Díaz 1997). Sin embargo en los arrecifes de Jamaica, *Montastrea annularis* presentó una baja mortalidad parcial incluso en aguas profundas, según lo cuantificado por Hughes & Jackson (1985).

Por otra parte, la depredación es catalogada como uno de los principales factores que origina la mortalidad parcial (Raghukumar 1997) y se define como aquel proceso donde algunos animales matan y consumen otros organismos total o parcialmente (Guzmán 1987; Margalef 1992; Begon 1999). Después de que la colonia de coral es depredada su supervivencia se hace crítica, ya que el tejido que sobrevivió debe tener la capacidad de cicatrizar y reemplazar las áreas dañadas y así poder continuar con sus funciones vitales (Bak *et al.* 1977).

La depredación no parece influenciar la separación de nicho de las especies (Giller 1984) si no que al parecer moldea los nichos de éstas y puede conducir a algunas de ellas a la extinción, mientras induce cambios en la morfología y comportamiento de las especies sobrevivientes (Tokeshi 1999).

Dentro de las especies que son afectadas por la depredación se encuentran *Montastrea faveolata* y *Montastrea annularis*, las cuales han sido reportadas como las más depredadas en los atolones del Archipiélago de San Andrés y Providencia (Garzón & Reyes 2001). Igualmente, *M. annularis* ha sido reportada como una especie con altos porcentajes de depredación en el Caribe (Bythell *et al.* 1993) y en arrecifes del Parque Nacional Tayrona (Reyes 2000).

Por otro lado, la depredación es uno de los principales agentes que originan la presencia de enfermedades en corales masivos, acompañado de otros factores como bioerosión, sedimentación y competencia por sustrato (Highsmith 1982; Raghukumar 1997).

Entre las enfermedades reportadas que afectan a las especies de coral del Caribe se encuentran banda negra, lunares oscuros, plaga blanca, banda roja y banda amarilla entre muchas otras (Garzón *et al.* 2001). En la isla de San Andrés, *Montastrea faveolata* ha sido afectada por las enfermedades de banda negra, lunares oscuros y banda amarilla (Garzón *et al.* 2001). Así mismo, *M. annularis* ha sido atacada por enfermedades como banda blanca (Arnfried 1981) y banda negra en Jamaica (Bruckner & Bruckner 1997) y en la isla de San Andrés (Garzón *et al.* 2001). Cabe resaltar que en la isla de San Andrés se ha reportado la presencia de enfermedades durante tres años de monitoreo, donde los máximos valores se encuentran en la profundidad de 15 a 18m (Garzón & Rodríguez 2000).

Además el estado de salud de las especies de coral se puede ver afectado por eventos como la interacción con otros organismos bénticos que pueden llevar las colonias a la mortalidad (Bak *et al.* 1982). La interacción puede ser influenciada por la circunferencia de las colonias como en el caso de *M. annularis*, que tiene baja probabilidad de

interacción por su relativa circunferencia mas pequeña en comparación con *M. faveolata* (Van Veghel *et al.* 1996), o dependiendo de la macroalga, puede preferir la interacción con determinado tamaño de circunferencia (River & Edmunds 2001).

Es común encontrar en las márgenes de las colonias una interacción entre corales y macroalgas (Mc Cook *et al.* 2001) como lo reportan para los arrecifes de Florida donde mas del 50% del perímetro basal de las colonias de coral estaba en contacto con macroalgas (Lirman 2001). Además se ha reportado interacción entre corales para los arrecifes del Caribe en profundidades entre 10 y 30m (Bak *et al.* 1982).

## **2.1 Localización y Descripción del Sitio de Estudio**

El complejo arrecifal de la isla San Andrés se encuentra localizado a 12° 28'- 12° 37'N Y 81° 39'- 81° 45' W, cuenta con un área total de 97,5 Km<sup>2</sup> y un área ocupada por formaciones coralinas recientes de 44,7 Km<sup>2</sup> (Díaz *et al.* 2000). La isla es de forma alargada en sentido norte – sur, posee una longitud de 12 Km, una anchura máxima de 4 Km y un área de 25 Km<sup>2</sup>. Es la mayor isla y el centro administrativo y comercial del archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina (Díaz *et al.* 2000). Por otra parte es considerada como una de las isla del Caribe con mayor densidad de población gracias a sus 60.000 habitantes en 25 Km<sup>2</sup> (Díaz *et al.* 2000).

San Andrés corresponde a una isla de tipo oceánico, pues se halla separada de la plataforma continental más cercana por profundidades superiores a los 1000 m (Von Prahil & Erhardt 1985; Díaz *et al.* 1995). Se encuentra compuesta de calizas arrecifales pleistocenas y miocenas, las cuales alcanzan una altura mayor de 90 m (Geister 1973).

La Isla de San Andrés presenta cinco unidades geomorfológicas, barrera arrecifal continua (4m de profundidad hasta casi la superficie), cuenca lagunar con arrecifes de parche (12 m), talud (9m a más de 500m), terraza lagunar (2m) y terraza prearrecifal (12 – 40m; Díaz *et al.* 1995; Díaz *et al.* 2000). Además la isla de San Andrés se caracteriza por presentar tres tipos de formaciones coralinas: arrecifes de borde o costeros, parches coralinos y arrecifes de barrera, éste último se encuentra hacia la zona noreste de la isla (Von Prahll & Erhardt 1985).

En barlovento se encuentran formaciones coralinas a profundidades de 4 hasta 50 m. En barlovento en la parte protegida de la barrera se observan zonas que no sobrepasan los 2 m de profundidad y otras zonas que llegan hasta 13 m. En sotavento se encuentran profundidades de hasta 40 m y a continuación el talud cae a más de 500 m de profundidad (Díaz *et al.* 2000).

En la laguna arrecifal de barlovento se encuentran parches de pradera de *Thalassia*, parches de corales dominados por especies como *Diploria*, *M. annularis* y *M. cavernosa* en profundidades de 5 a 8 m (Geister 1973; 1977; Von Prahll & Erhardt 1985; Wells 1988; Díaz *et al.* 1995). Mientras que en la barrera se observan colonias de *Acropora palmata*, *Millepora* y *Diploria* entre otras (Von Prahll & Erhardt 1985). En el lado protegido de la isla se observan colonias de *Diploria labyrinthiformis*, *Dendrogyra cylindrus*, *Colpophyllia natans* y *Montastrea* spp, ésta última en profundidades de aproximadamente 12m (Geister 1977; Díaz *et al.* 2000).

## 2.2 Descripción de las Especies

La amplia variabilidad morfológica de las colonias de *M. annularis*, fue vista como una respuesta a las variaciones en las condiciones ambientales, pero se encontraban colonias morfológicamente diferentes en los mismos lugares, lo cual llevo a Weil & Knowlton (1994) a buscar diferencias entre los morfotipos de las colonias en cuanto a reacción agresiva, proteínas y morfología de los coralites, dando como resultado tres especies simpátricas *M. annularis*, *M. faveolata* y *M. franksi*. Además se reportaron otras características para las especies (Tabla 1.).

**Tabla 1.** Algunas características morfológicas de las especies *M. annularis*, *M. faveolata* y *M. franksi* reportados por Weil & Knowlton (1994).

Característica	<i>M. annularis</i>	<i>M. faveolata</i>	<i>M. franksi</i>
<b>Forma de la colonia</b>	Columnas de diámetro y forma irregular	Laminas o cabezas	Variable
<b>Color de la colonia</b>	Café – dorado, ocasionalmente gris o verde, discos orales y tentáculos color uniforme	Café, gris, verde y dorado – amarillo, discos orales verdes y tentáculos que contrastan con el color café del cenosarco.	Altamente variable, con sombras de gris, verde y café. Cenosarco, disco oral y tentáculos contrastan con variedad de colores
<b>Superficie de la colonia</b>	Apariencia lisa	Lisa, surcos o protuberancias	Irregular
<b>Pólipos</b>	Uniformemente distribuidos	Exsertos e iguales.	Grandes, exsertos de forma desigual.

### 2.2.1. *Montastrea faveolata*

Presenta septas delgadas y notoriamente exsertas, esta especie tiene el menor espacio de los cálices y la mayor longitud de la primera septa con respecto a *M. annularis* y *M. franksi* (Weil & Knowlton 1994), además, tiene el promedio más pequeño de septas en Panamá pero más grande en Florida (Manica & Carter 2000). Por otra parte, en cuanto a la distancia genética es mayor entre *M. annularis* y *M. franksi* con valores de 0.24 y 0.26 respectivamente (Weil & Knowlton 1994).



**Figura 1.** *Montastrea faveolata* coral constructor en la Isla de San Andrés (Foto, Humman 1993).

*Montastrea faveolata* es hermafrodita, (Steiner 1995) el tamaño reproductivo de la colonia esta cercano a 100 cm<sup>2</sup> (Van Veghel & Kahmann 1994), la gametogénesis es sincronizada y tanto huevos como esperma maduran en la misma gónada y son esparcidos en la misma fase lunar para fertilización externa (Van Veghel 1994). Además la fecundidad y el numero de gónadas por pólipo se incrementan con el

tamaño de la colonia (Van Veghel & Kahmann 1994) y durante el periodo reproductivo el porcentaje de regeneración es lento (Van Veghel & Bak 1994).

Su esqueleto es el más denso en comparación con *M. annularis* y *M. franksi* (Knowlton & Weil 1994), y su tasa de crecimiento se encuentra entre 9.3 y 13.1 mm por año (Van Veghel & Bosscher 1995). Este crecimiento se encuentra correlacionado con la profundidad del agua (Dustan 1975). *M. faveolata* es considerada mas agresiva que *M. annularis* pero menos que *M. franksi* (Weil & Knowlton 1994). Por otra parte, sirve de hospedero a varias especies de *Symbiodinium* (Rowan *et al.* 1997).

### **2.2.2. *Montastrea annularis***

Presenta septas delgadas, ubicadas hexagonalmente y entres ciclos completos, cada pólipo presenta 24 septas que se encuentran uniformemente distribuidos (Weil & Knowlton 1994).

*M. annularis*, es hermafrodita (Steiner 1995) con un ciclo gametogénico sincronizado anual en mayo y terminando con el desove en agosto y / o septiembre (Szmant 1991; Van Veghel 1994) el cual ocurre después de luna llena y horas después del atardecer (Sánchez *et al.* 1999). Para que la colonia sea reproductiva debe tener un tamaño mayor a 50 cm<sup>2</sup>, además, el numero de gónadas por pólipo y la fecundidad se incrementa con el tamaño de la colonia (Van Veghel & Kahmann 1994). Por otra parte si la colonia presenta algún daño durante el periodo reproductivo la regeneración es lenta (Van Veghel & Bak 1994).



**Figura 2.** *Montastrea annularis* coral constructor de la Isla de San Andrés (Foto, Humman 1993).

Presenta un crecimiento columnar de manera ascendente (Weil & Knowlton 1994) aproximadamente de 10.6 a 12.9 mm (Van Veghel & Bosscher 1995). A profundidades de 3 m su crecimiento puede ser de 3 a 12mm/año (Weber & White 1975) y esta relacionado con la intensidad de luz (Bak 1974) y la calidad del agua (Tomascik 1990), aunque poco importan la temperatura, zona o área geográfica (Gladfelter *et al.* 1978).

Se ha reportado que la mayor densidad y los porcentajes de calcificación del esqueleto se desarrollan algunas veces entre mayo y octubre en el caribe Mexicano (Carricart – Ganivet *et al.* 2000). Además, la densidad del esqueleto aumenta con la profundidad (Hughes 1987) sin importar los niveles de turbidez y sedimentación (Carricart – Ganivet & Merino 2001). El crecimiento disminuye cuando hay lesiones, por la formación de septas, polipos y estructuras internas (Meesters *et al.* 1994). Además, su crecimiento se puede retardar por perturbaciones como son arrecifes

contaminados y con derrames de petróleo (Hudson 1981; Guzmán *et al.* 1991; Hudson, *et al.* 1994).

*Montastrea annularis* tiene una gran longevidad (Hughes 1988) y presenta una alta plasticidad fenotípica, respondiendo a factores medioambientales tales como la intensidad de luz, porcentaje de sedimentación y disponibilidad de alimento (Foster 1979).

Por otra parte es una de las especies que posee fisión, un tipo de reproducción asexual (Highsmith 1982; Hughes 1988) donde las colonias más grandes se fisioan en pequeñas (Szmant 1985) presentando formas variadas (Dodge 1982) y ocupando espacio más rápidamente (Hughes & Jackson 1985).

*Montastrea annularis* alberga más de cuatro grupos de zooxantellas (Knowlton 2001) y se dice que la simbiosis con zooxantellas en densidades normales puede ayudar energéticamente para que exista la remoción de sedimentos, prevención de colonización de algas, promover la regeneración de tejido y cicatrización (Mascarelli & Bunkley – Williams 1999).

*M. annularis* presenta porcentajes bajos de reclutamiento en comparación con otras especies (Hughes & Tanner 2000) y es menos agresiva que *M. faveolata* y *M. franksi* (Knowlton *et al.* 1992; Weil & Knowlton 1994).

Es una de las especies reportadas con mayor sensibilidad al blanqueamiento (Lasker *et al.* 1984) y mortalidad, ya que tarda en recuperarse (Meesters & Bak 1993) y sus lesiones siempre se cierran desde la periferia de la lesión hacia el centro (Rogers 1992). Esta regeneración depende de la cantidad de tejido contiguo a la lesión y no al tamaño de la colonia (Meesters *et al.* 1994).

### 3. Materiales y Métodos

En enero del 2003 se realizó el muestreo de las especies *Montastrea faveolata* y *M. annularis* en la isla de San Andrés Caribe Colombiano. Para establecer posibles sitios de muestreo se revisó la información reportada por Díaz *et al* (1995), el mapa de unidades ecológicas de la isla de San Andrés del libro Áreas Coralinas de Colombia (Díaz *et al* 2000) y la Carta Náutica de la Armada Nacional COL – 201 1972 con el objetivo de conocer en qué zonas de la isla han sido reportadas las dos especies y además determinar el rango batimétrico de *M. faveolata* (6 a 25 m; Humman 1993; Weil & Knowlton 1994) y *M. annularis* (1 a 20 m; Hughes & Jackson 1985; Humman 1993; Weil & Knowlton 1994). Posteriormente se entrevistaron buzos de la isla para obtener información de lugares y profundidades diferentes a las reportadas.

A partir de la información obtenida, se escogieron cinco zonas de muestreo en sotavento (Bajo Bonito, Reegae Nest, Barco Hundido, Nirvana y West Point) y cuatro en barlovento (Pirámide, Trampa Tortuga, Coral View y Palacio de la Cherna), donde las dos especies han sido reportadas. Además se escogieron dos rangos de profundidad para cuantificar las dos especies denominados somero = 10 a 15 m y profundo = 15.1 a 20 m.

Se localizó la zona previamente escogida, donde se realizó la inmersión con equipo scuba y en cada profundidad se cuantifico un transecto de banda (Krebs 1989), paralelo a la costa de 15 X 2m para cubrir un área de 30 m<sup>2</sup> por transecto (Fig. 3), por zona de estudio fueron cuantificados dos transectos, uno en cada profundidad.

En los transectos se ubicaron las colonias de *Montastrea faveolata* y *M. annularis* a las cuales se les tomaron los siguientes datos: **1.** Área de la colonia: La colonia se define como dos individuos independientes que no poseen contacto físico entre ellos. Se calculo midiendo el largo por el ancho máximo (metro de costura) de cada colonia para multiplicarlos y así obtener el área. **2.** Mortalidad parcial: Es definida por Hughes & Jackson (1985) como la perdida de tejido. Se obtuvo a partir de el largo por el ancho máximo de todas las áreas afectadas dentro de cada colonia. Dentro de la mortalidad parcial se encuentra **2.1.** Depredación: Se caracteriza por pequeñas áreas con desprendimiento de tejido. El dato se tomó como la relación entre el área afectada vs el área total sana de la colonia. **2.2.** Enfermedad: Se evidencia por cambios en la coloración del tejido en partes de la colonia. y este dato se obtuvo como presencia – ausencia de enfermedad en cada colonia. **2.3.** Interacción de las colonias de *M. faveolata* y *M. annularis* con macroalgas, corales y esponjas. Definido como el contacto directo que se observaba entre las especies estudiadas con otros organismos y el dato se cuantifico como presencia – ausencia de otros organismos en contacto con los corales en estudio.

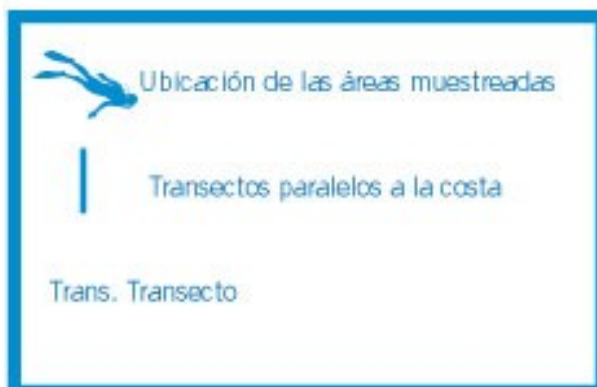
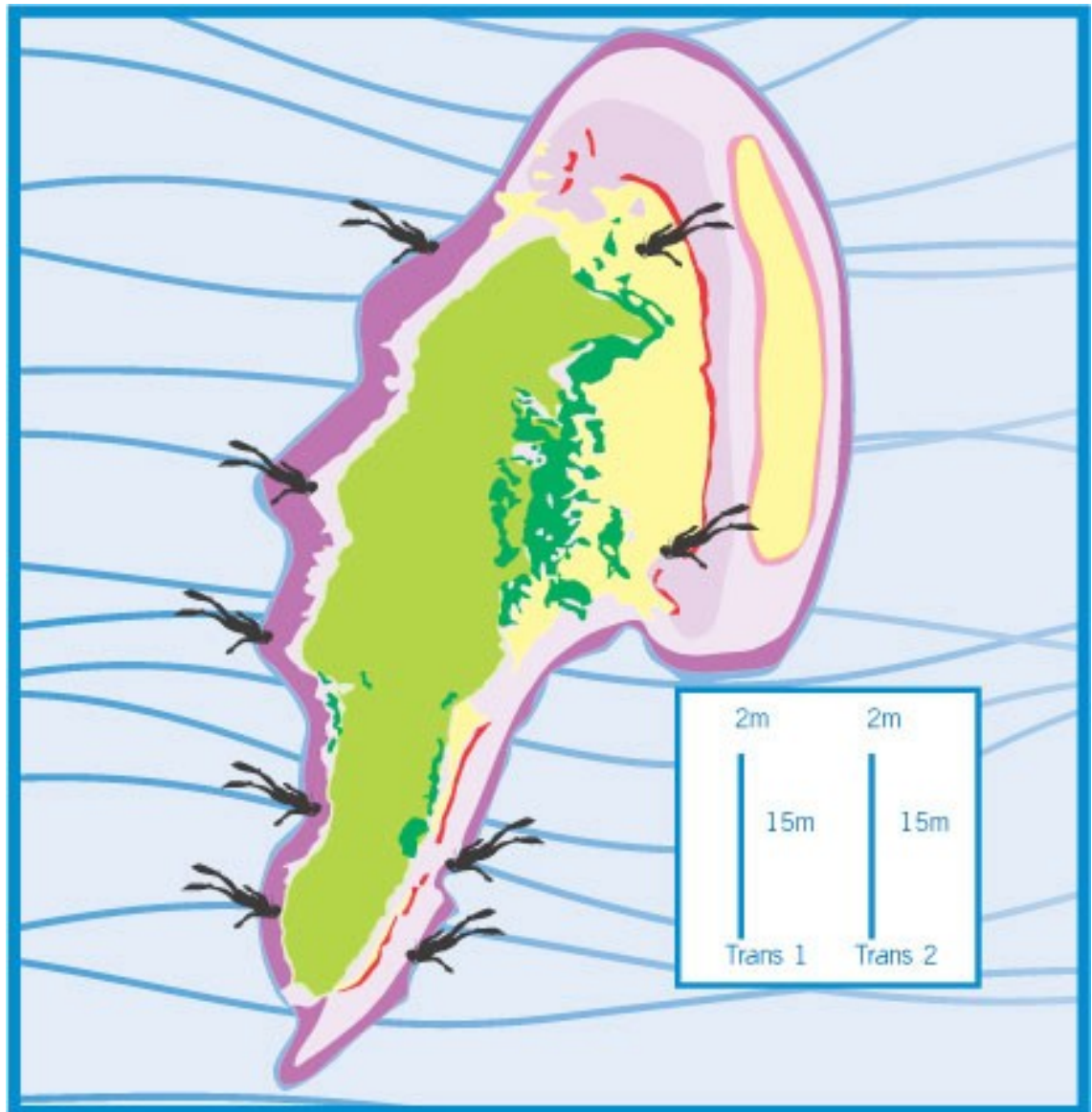
En total se cuantificaron 9 zonas (barlovento – sotavento) y 2 transectos por zona (somero – profundo), para un total de 18 transectos y un área total de 540 m<sup>2</sup> en el complejo arrecifal de San Andrés.

La abundancia se obtuvo de acuerdo al numero de individuos “ colonias ” (Begon 1999) y la densidad a partir de el numero de individuos por unidad de área.

Algunas variables se convirtieron de porcentaje a área por ejemplo mortalidad parcial que se cuantifico en área (cm<sup>2</sup>) y paso viceversa, como el caso de mortalidad parcial, donde el dato original estaba en cm<sup>2</sup> y pasó a %, el dato de depredación se tomó en porcentaje y fue convertido a cm<sup>2</sup>.

Para dividir la población en juveniles y adultos, se tomo como juvenil para *M. annularis* la talla mínima reproductiva que es de aproximadamente 50 cm<sup>2</sup> como lo reportan Van Veghel & Kahmann (1994) y para *M. faveolata* es de 100 cm<sup>2</sup> aproximadamente. Los adultos se dividieron en dos clases, para *M. annularis* > 51 cm<sup>2</sup> - 500 cm<sup>2</sup> < y > 501 cm<sup>2</sup>, para *M. faveolata* > 101 cm<sup>2</sup> - 500 cm<sup>2</sup> < y > 501 cm<sup>2</sup>.





**Figura 3.** Mapa de unidades ecológicas de la Isla de San Andrés (Díaz *et al.* 2000). Se observan los sitios de muestreo y la posición de los dos transectos en cada uno de los sitios de muestreo.

### 3.1 Variables del Estudio

Las variables utilizadas en el estudio se agruparon en las siguientes categorías:

- Dependientes: Abundancia de colonias de *Montastrea faveolata* y *M. annularis*, densidad (Ind / área), área de las colonias (cm<sup>2</sup>), porcentaje del área de colonias con mortalidad parcial, área de las colonias depredadas (cm<sup>2</sup>), frecuencia de colonias con enfermedad y por último frecuencia de colonias con interacción de macroalgas, esponjas y corales.
- Independientes: Especies *M. faveolata* y *M. annularis*, exposición al oleaje y corrientes (sotavento – barlovento), dos rangos de profundidad (somero = 10 – 15m y profundo = 15.1 – 20m).

### 3.2. Análisis de la Información

Cada variable se transformó con el fin de obtener o aproximarse a una distribución normal: abundancia de colonias  $\ln(Y)$ , densidad (ind/m<sup>2</sup>)  $\log_{10}(Y + 1)$ , área de las colonias (cm<sup>2</sup>)  $\ln(Y)$ ; % mortalidad parcial  $\log_{10}(Y + 1)$ , porcentaje de depredación  $\log_{10}(Y + 1)$ , presencia de enfermedades  $\log_{10}(Y + 1)$ , interacción con macroalgas, esponjas y corales,  $\log_{10}(Y + 1)$ .

Para saber si existían diferencias significativas entre las variables dependientes: abundancia (No. Ind), densidad (No ind / área), área de las colonias (cm<sup>2</sup>), % del área de las colonias con mortalidad parcial, depredación de las colonias (cm<sup>2</sup>), frecuencia de colonias con enfermedad y frecuencia de colonias con interacción de macroalgas, esponjas y corales. con respecto a las variables independientes: especies *M.*

*faveolata* y *M. annularis*, ubicación de las colonias por exposición al oleaje y a las corrientes (sotavento – barlovento) y dos rangos de profundidad (somero = 10 – 15m y profundo = 15.1 – 20m). Se aplicaron pruebas paramétricas como T', T-K, GT2 y no paramétricas de Mann – Whitney mediante el programa Biomstat 3.1.

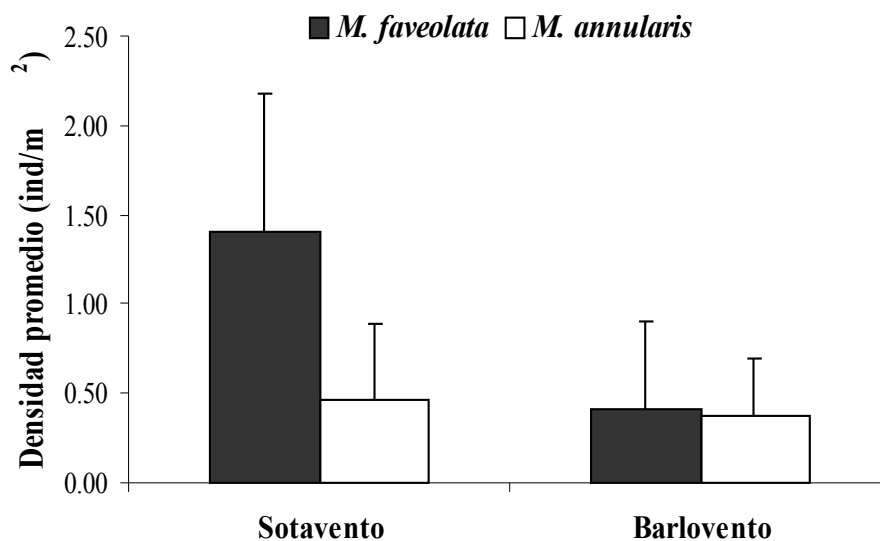
## **4. Resultados**

### **4.1. Distribución horizontal**

#### **4.1.1. Variables discriminadas por exposición al oleaje**

En sotavento, *M. faveolata* presentó mayor abundancia respecto a *M. annularis* ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.0032$ , Mann-Whitney,  $n = 10$  transectos para c/u de las especies). Por el contrario en barlovento, no se evidenciaron diferencias significativas de abundancia entre las especies ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.1835$ , Mann-Whitney,  $n = 8$  transectos). En sotavento *M. faveolata* mostró un mayor número de colonias que en barlovento ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.0056$ , Mann-Whitney,  $n = 18$  transectos). A diferencia, *M. annularis* no obtuvo diferencias significativas de abundancia entre sotavento y barlovento ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.1516$ , Mann-Whitney,  $n = 18$  transectos).

Diferencias significativas fueron evidentes en la densidad promedio de las colonias, siendo mayor para *M. faveolata* en comparación con *M. annularis* en el lado protegido de la isla (Fig. 4). A diferencia de barlovento donde no se presentaron diferencias significativas de densidad entre las especies (Fig. 4). La densidad de colonias de *M. faveolata* fue mayor en sotavento que en barlovento (Fig. 4). Mientras que la densidad de *M. annularis* no presentó diferencias entre sotavento y barlovento (Fig. 4).

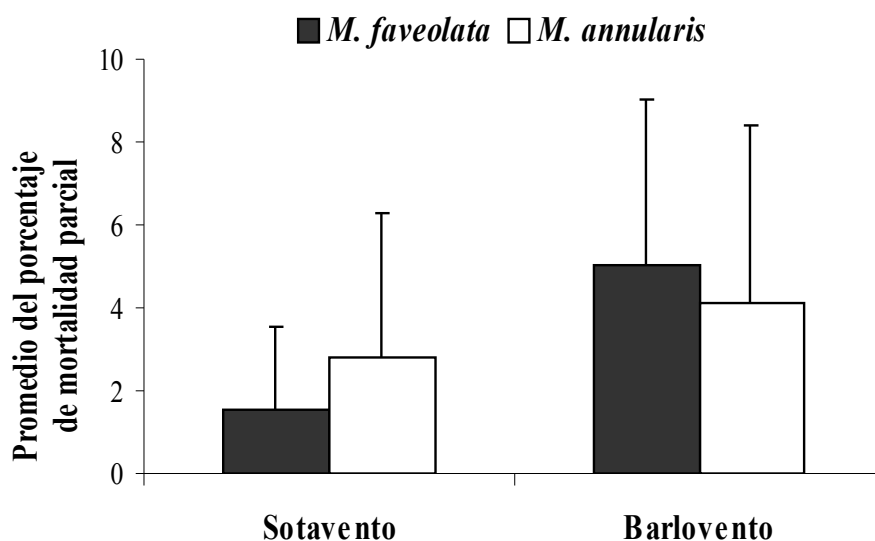


**Figura 4.** Comparación de la densidad promedio entre las especies *Montastrea faveolata* y *M. annularis* en sotavento. La densidad fue significativamente mayor para *M. faveolata* que *M. annularis* ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.0032$ , Mann-Whitney,  $n = 10$  transectos para c/u de las especies). Barlovento no mostró diferencias significativas de densidad entre las especies ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.1837$ , Mann-Whitney,  $n = 8$  transectos). La comparación entre sotavento y barlovento de la densidad de colonias de *M. faveolata*, fue mayor para sotavento ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.0049$ , Mann-Whitney,  $n = 18$  transectos). Entre sotavento y barlovento no se encontraron diferencias significativas para la densidad de colonias de *M. annularis* ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.1866$ , Mann-Whitney,  $n = 18$  transectos). Las líneas sobre las barras representan la desviación estándar.

En sotavento no se encontraron diferencias significativas entre *M. faveolata* ( $957 \pm 2653$ ) y *M. annularis* ( $547 \pm 709$ ) en cuanto al área de las colonias ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p > 0.05$ , Mann-Whitney,  $n = 421$ )

colonias de *M. faveolata*, 141 colonias de *M. annularis*). Igualmente no se presentaron diferencias entre las especies en barlovento (*M. faveolata*  $1980 \pm 3692 \text{ cm}^2$  y *M. annularis*  $558 \pm 683 \text{ cm}^2$ ) en cuanto al área de las colonias ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.1609$ , Mann-Whitney,  $n = 99$  colonias de *M. faveolata*, 89 colonias de *M. annularis*). De la misma forma el área de las colonias de *M. faveolata* no presentaron diferencias entre sotavento y barlovento ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.2210$ , Mann-Whitney,  $n = 520$  colonias). Así mismo ocurrió con el área de las colonias de *M. annularis*, ya que no se obtuvieron diferencia significativas entre sotavento y barlovento ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.4270$ , Mann-Whitney,  $n = 230$  colonias).

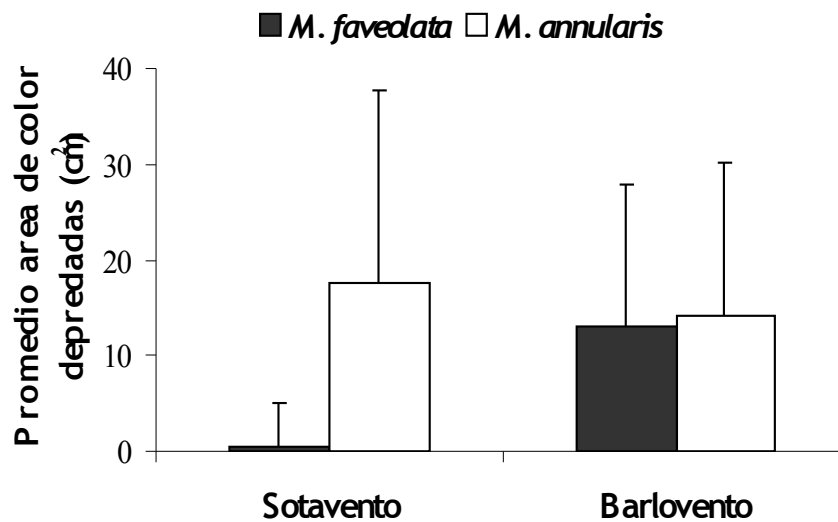
En cuanto a mortalidad parcial *Montastrea annularis*, obtuvo diferencias significativas y fue mayor al compararla con *M. faveolata* en el lado protegido de la isla (Fig. 5). Por el contrario en barlovento no se hallaron diferencias entre las especies para esta variable (Fig. 5). La mortalidad parcial de *M. faveolata* fue mayor en barlovento que en sotavento (Fig. 5). Igualmente ocurrió con *M. annularis*, con mayor mortalidad parcial en barlovento (Fig. 5).



**Figura 5.** Comparación del promedio del porcentaje del área de mortalidad parcial entre las colonias de *Montastrea faveolata* y *M. annularis* en sotavento. El porcentaje de mortalidad parcial fue significativamente mayor para *M. annularis* que *M. faveolata* ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p < 0.05$ , Mann - Whitney,  $n = 421$  colonias de *M. faveolata*, 141 colonias de *M. annularis*). En barlovento no se hallaron diferencias entre las especies ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.3065$ , Mann - Whitney,  $n = 99$  colonias de *M. faveolata*, 89 colonias de *M. annularis*). *M. faveolata* obtuvo mayor mortalidad parcial en barlovento que sotavento ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p < 0.05$ , Mann - Whitney,  $n = 520$  colonias). La mortalidad parcial de *M. annularis* en barlovento fue significativamente mayor que sotavento ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.032$ , Mann - Whitney,  $n = 230$  colonias). Las líneas sobre las barras representan la desviación estándar.

La mayor área de colonias depredadas en sotavento la obtuvo *M. annularis* en comparación con *M. faveolata* (Fig. 6). Por el contrario de barlovento donde no se evidenciaron diferencias significativas en el área de

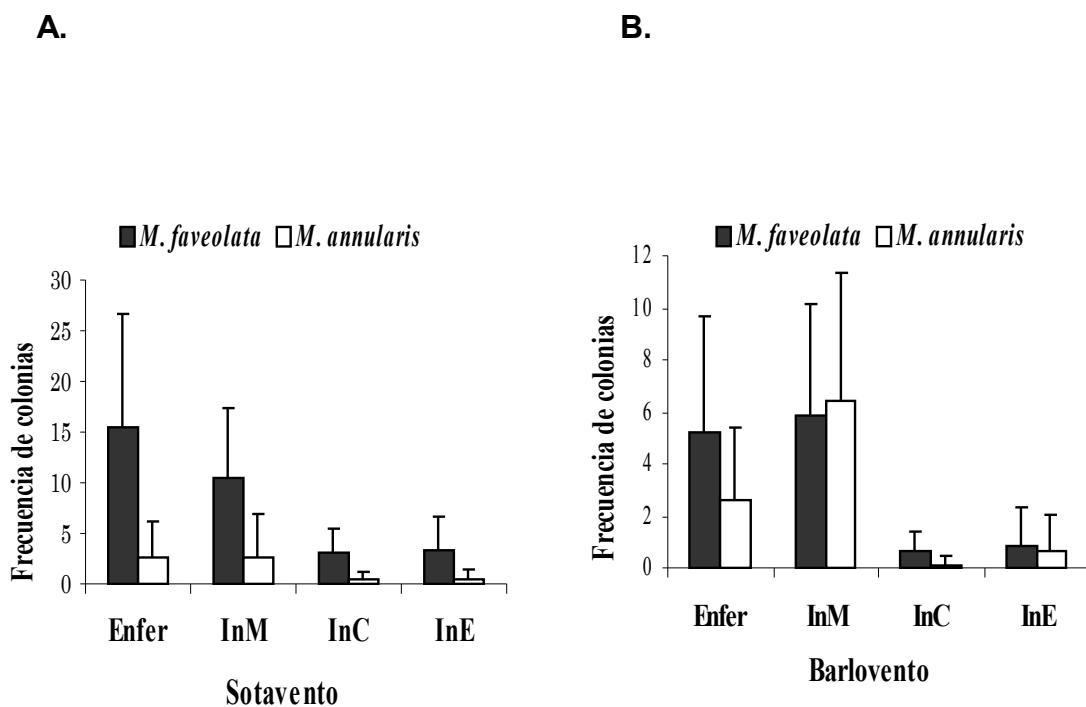
colonias depredadas entre las especies (Fig. 6). Las colonias de *M. faveolata* fueron mas depredadas en barlovento que en sotavento (Fig. 6). En *M. annularis* la depredación no obtuvo diferencias entre sotavento y barlovento (Fig. 6).



**Figura 6.** Comparación del promedio del área de las colonias depredadas entre las especies *Montastrea faveolata* y *M. annularis* en sotavento. El porcentaje de mortalidad parcial fue significativamente mayor para *M. annularis* que *M. faveolata* ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p < 0.05$ , Mann – Whitney,  $n = 421$  colonias de *M. faveolata*, 141 colonias de *M. annularis*). En barlovento no se mostraron diferencias significativas entre las especies ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.4846$ , Mann-Whitney,  $n = 99$  colonias de *M. faveolata*, 89 colonias de *M. annularis*). *M. faveolata* obtuvo diferencias significativas mayores de colonias depredadas en barlovento que sotavento ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p < 0.05$ , Mann-Whitney,  $n = 520$  colonias). *M. annularis* no obtuvo diferencias entre sotavento y barlovento ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.132$ , Mann-Whitney,  $n = 230$  colonias). Las líneas sobre las barras representan la desviación estándar.

*Montastrea faveolata* obtuvo en sotavento mayor frecuencia de colonias con: presencia de enfermedades, interacción con macroalgas, otras

especies de coral y con esponjas que *M. annularis* (Fig. 7A). En barlovento no se presentaron diferencias significativas entre las especies para ninguna de las frecuencias (Fig. 7B). *M. faveolata* no presentó diferencias entre sotavento y barlovento para las frecuencias (Fig. 7 A-B), por el contrario, *M. annularis* solo mostró mayor frecuencia de interacción con macroalgas en barlovento que sotavento (Fig. 7 A-B).



**Figura 7. A.** Comparación de la frecuencia de colonias con enfermedad (Enfer), interacción con macroalgas (InM), interacción con corales (InC) e interacción con esponjas (InE), entre *Montastrea faveolata* y *M. annularis* en sotavento. *M. faveolata* fue significativamente mayor para todas las comparaciones. Enfer ( $p < 0.05$ , T', T-K GT2;  $p = 0.0052$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos). InM ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.0043$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos). InC ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.0010$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos). InE ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.0009$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos). **B.** En barlovento no se

obtuvieron diferencias significativas entre las especies para ninguna variable ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p > 0.05$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos). *M. faveolata* no presentó diferencias entre sotavento y barlovento para ninguna variable ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p > 0.05$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos). *M. annularis* no obtuvo diferencias significativas de las variables entre sotavento y barlovento ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p > 0.05$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos). Las líneas sobre las barras representan la desviación estándar.

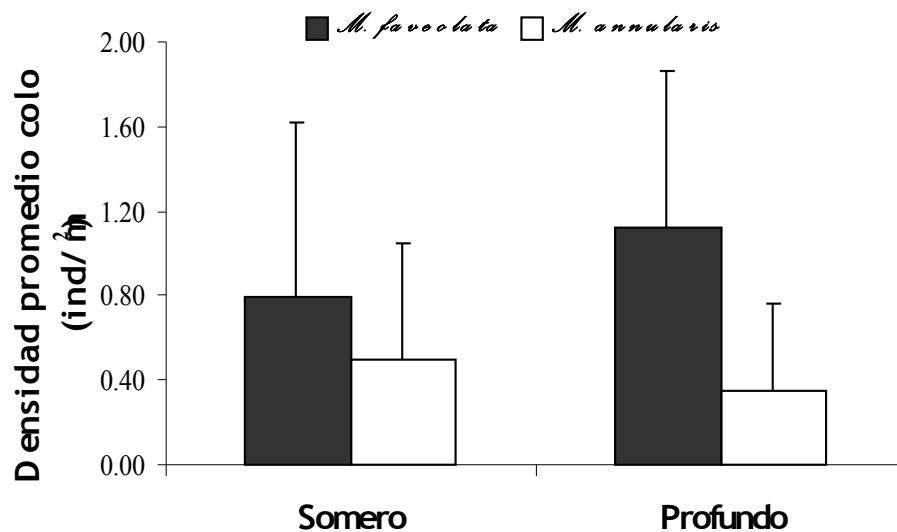
## 4.2. Distribución vertical

### 4.2.1. Variables discriminadas por profundidad

La abundancia de colonias en somero (10 – 15m) no presentó diferencias entre *M. faveolata* y *M. annularis*. A diferencia de *M. faveolata*, que presentó mayor abundancia de colonias frente a *M. annularis* en la profundidad de 15.1 – 20 m (profundo;  $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.0044$ , Mann-Whitney,  $n = 9$  transectos para c/u de las especies). No se presentaron diferencias significativas de abundancia de colonias entre las especies ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.2130$ , Mann-Whitney,  $n = 9$  transectos). La abundancia de *M. faveolata* no presentó diferencias entre los dos rangos de profundidad ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.1161$ , Mann-Whitney,  $n = 18$  transectos). De la misma forma *M. annularis* no mostró diferencias entre somero y profundo ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.3410$ , Mann-Whitney,  $n = 18$  transectos).

Similar a la abundancia, la densidad no mostró diferencias entre *M. faveolata* y *M. annularis* en poca profundidad (10 – 15m; Fig. 8). Así

mismo a mayor profundidad (15.1 – 20m) la densidad de *M. faveolata* fue mayor que la de *M. annularis* (Fig. 8). La densidad de colonias de *M. faveolata* no mostró diferencias al comparar los dos rangos de profundidad (Fig. 8). Igual ocurrió con la densidad de colonias de *M. annularis* (Fig. 8).



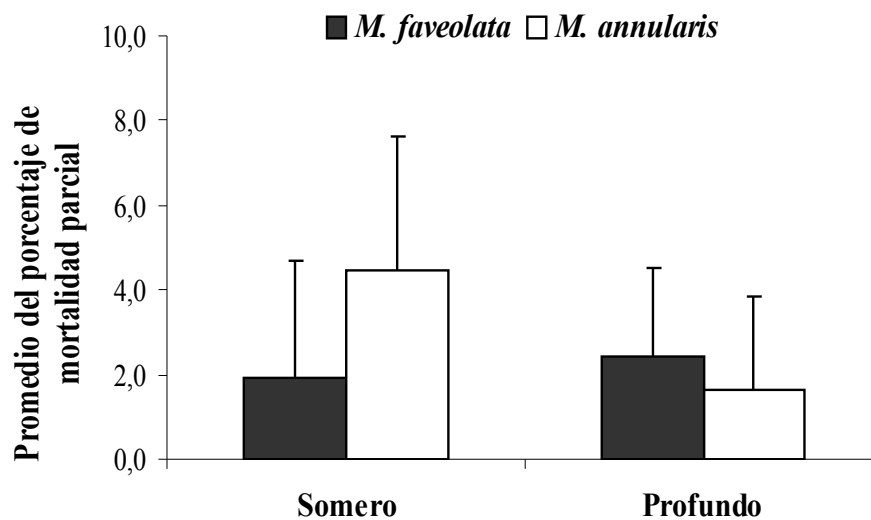
**Figura 8.** Comparación de la densidad promedio entre las especies *Montastrea faveolata* y *M. annularis* en dos rangos de profundidad: somero = 10 - 15 m y profundo = 15.1 – 20. En la parte somera no se encontraron diferencias entre las especies ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.2130$ , Mann-Whitney,  $n = 9$  transectos para c/u de las especies). En profundo la densidad fue significativamente mayor para *M. faveolata* que *M. annularis* ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.022$ , Mann - Whitney,  $n = 9$

transectos). La densidad de *M. faveolata* no obtuvo diferencias de densidad entre los rangos de profundidad ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.1163$ , Mann-Whitney,  $n = 18$  transectos). *M. annularis* de manera similar

no mostró diferencias de densidad entre los rangos de profundidad ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.2535$ , Mann-Whitney,  $n = 18$  transectos). Las líneas sobre las barras representan la desviación estándar.

En somero (10 a 15m), no se evidenciaron diferencias en el área de las colonias entre *M. faveolata* ( $1271 \pm 4846 \text{ cm}^2$ ) y *M. annularis* ( $563 \pm 769 \text{ cm}^2$ ;  $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.201$ , Mann-Whitney,  $n = 214$  colonias de *M. faveolata*, 136 colonias de *M. annularis*). Igualmente ocurrió en profundo ( $1188 \pm 2862 \text{ cm}^2$  *M. faveolata* y  $535 \pm 581 \text{ cm}^2$  *M. annularis*) al comparar las especies ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.4525$ , Mann-Whitney,  $n = 306$  colonias de *M. faveolata*, 94 colonias de *M. annularis*). En los dos rangos de profundidad *M. faveolata* no evidencio cambios en el área de las colonias ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.2514$ , Mann-Whitney,  $n = 520$  colonias). Igualmente *M. annularis* no presento diferencias entre los rangos de profundidad ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.4631$ , Mann-Whitney,  $n = 230$  colonias).

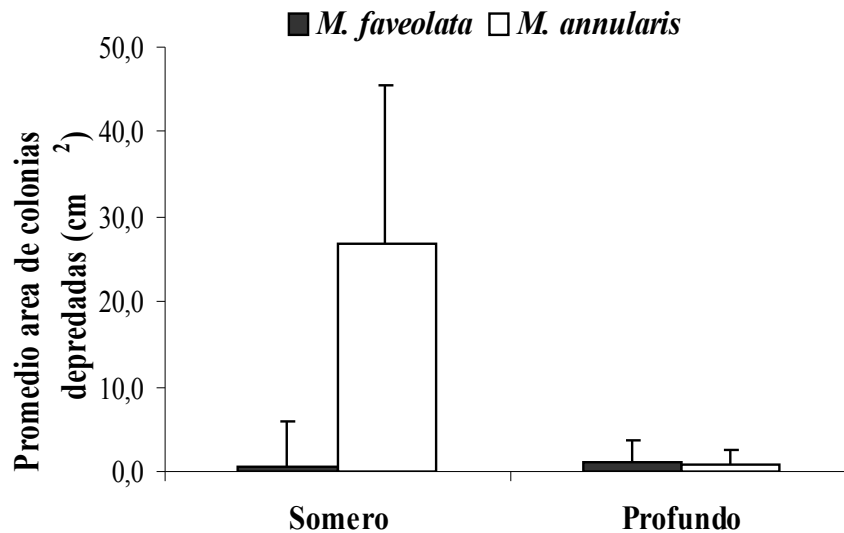
Los mayores valores de mortalidad parcial los presentó *M. annularis* en la profundidad de 10 a 15m (somero) en comparación con *M. faveolata* (Fig. 9). Mientras que en la profundidad de 15.1 a 20m (profundo) no se presentaron diferencias significativas entre *M. faveolata* y *M. annularis* (Fig. 9). No se evidencian diferencias en la mortalidad parcial de las colonias de *M. faveolata* entre los rangos profundo y somero (Fig. 9). Por el contrario, *M. annularis* mostró resultados de mortalidad parcial que fueron mayores para somero en comparación con profundo (Fig. 9).



**Figura 9.** Comparación del promedio del porcentaje de mortalidad parcial entre las colonias de *Montastrea faveolata* y *M. annularis* en dos rangos de profundidad: somero = 10 - 15 m y profundo = 15.1 – 20 m. En somero la mortalidad parcial fue significativamente mayor para *M. annularis* ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 9.248 \cdot 10^{-7}$ , Mann – Whitney,  $n = 214$  colonias de *M. faveolata*, 136 colonias de *M. annularis*). En profundo la mortalidad parcial no obtuvo diferencias significativas entre las especies ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.0685$ , Mann-Whitney,  $n = 306$  colonias de *M. faveolata*, 94 colonias de *M. annularis*). *M. faveolata* no presentó diferencias de mortalidad parcial entre los rangos de profundidad ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p > 0.05$ , Mann-Whitney,  $n = 520$  colonias). *M. annularis* obtuvo diferencias significativas mayores de mortalidad parcial en el rango de somero que en profundo ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 4.0011 \cdot 10^{-5}$ , Mann-Whitney,  $n = 230$  colonias). Las líneas sobre las barras representan la desviación estándar.

La depredación de colonias en somero fue mayor para *M. annularis* en comparación con *M. faveolata* (Fig. 10), mientras que no se encontraron diferencias significativas de depredación entre las especies en profundo (Fig. 10). Los resultados no manifestaron diferencias de depredación de

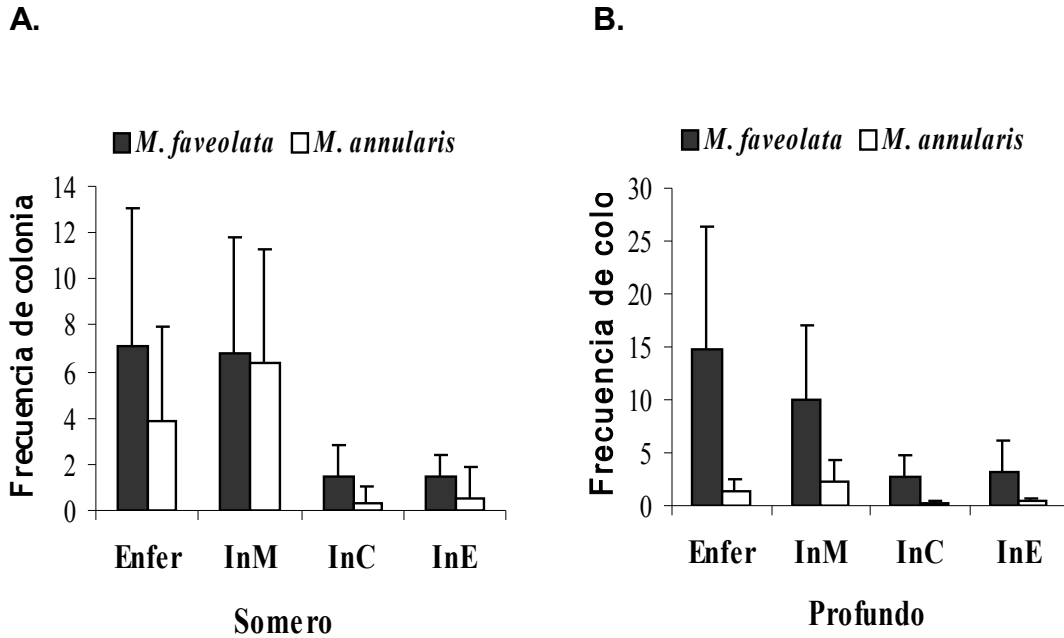
*M. faveolata* entre los rangos de profundidad (Fig. 10) a diferencia de las colonias depredadas de *M. annularis*, que fueron mayores en somero con respecto a profundo (Fig. 10).



**Figura 10.** Comparación del promedio del área de colonias depredadas entre las especies *Montastrea faveolata* y *M. annularis* en dos rangos de profundidad: somero = 10 - 15 m y profundo = 15.1 – 20 m. En somero el área de colonias depredadas fue significativamente mayor para *M. annularis* ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 5.329 \cdot 10^{-15}$ , Mann – Whitney,  $n = 214$  colonias de *M. faveolata*, 136 colonias de *M. annularis*). En profundo no se obtuvieron diferencias entre las especies ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.211$ , Mann – Whitney,  $n = 306$  colonias de *M. faveolata*, 94 colonias de *M. annularis*). Entre los rangos de profundidad no se hallaron diferencias significativas de depredación en *M. faveolata* ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p > 0.05$ , Mann – Whitney,  $n = 520$  colonias). En el rango de somero *M. annularis* obtuvo diferencias significativas mayores de depredación en profundo ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 3.865 \cdot 10^{-5}$ , Mann – Whitney,  $n = 230$  colonias). Las líneas sobre las barras representan la desviación estándar.

En somero los resultados no mostraron diferencias entre *M. faveolata* y *M. annularis* para presencia de enfermedades y todas las interacciones cuantificadas (Fig. 11A). *M. faveolata*, por su parte obtuvo mayor frecuencia de colonias con Enf e InM, InC, InE que *M. annularis* en profundo (15.1 – 20 m; Fig.11B). Mientras que *M. faveolata* y *M.*

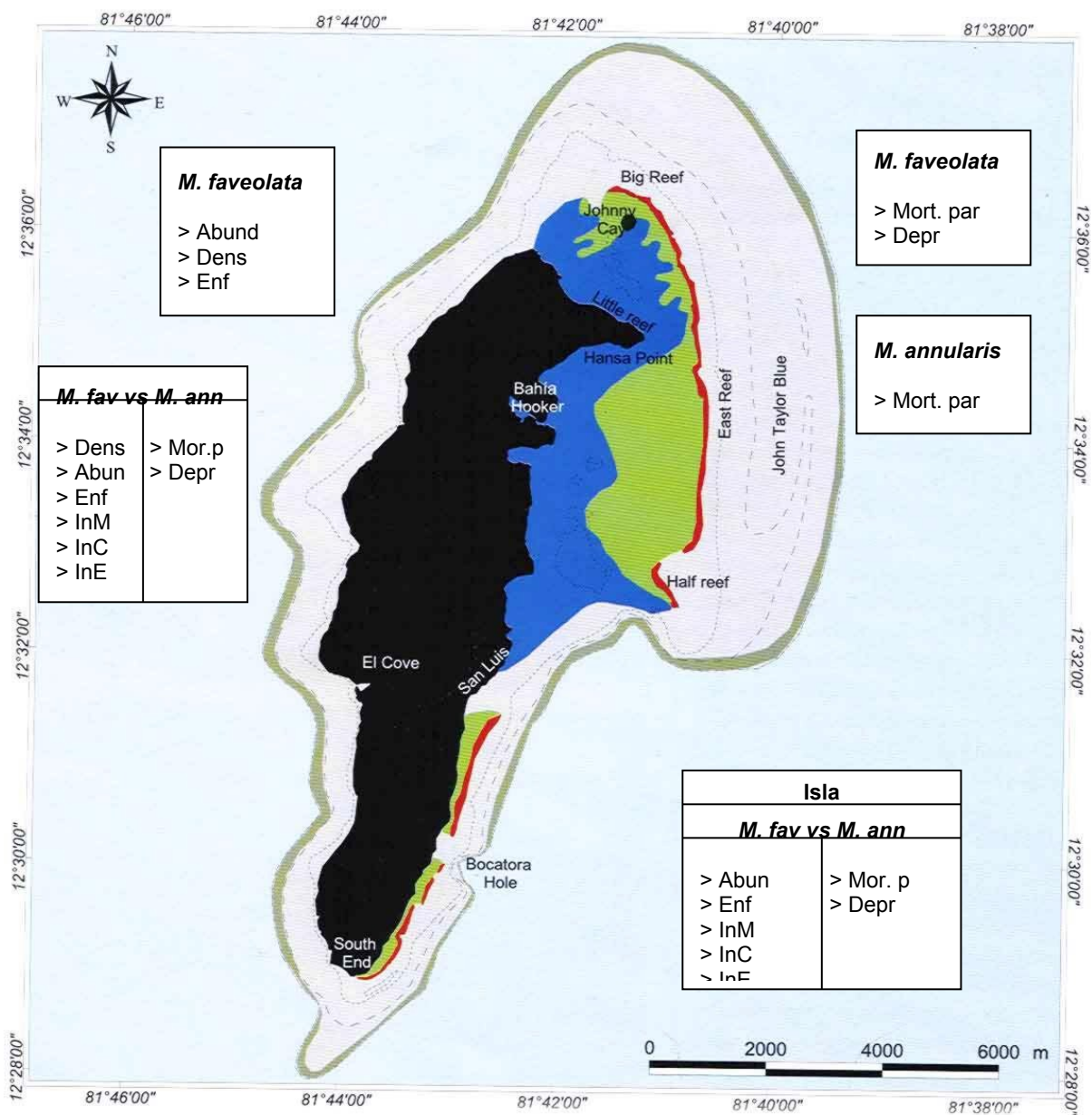
*annularis* no manifestaron por separado diferencias entre las dos profundidades para ninguna de las interacciones (Fig.11 A-B).



**Figura 11. A.** Comparación de frecuencia de colonias con enfermedad (Enfer), interacción con macroalgas (InM), interacción con corales (InC) e interacción con esponjas (InE), entre *Montastrea faveolata* y *M. annularis* en el rango de profundidad somero = 10 - 15 m; donde no se hallaron diferencias significativas entre las especies para ninguna variable ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p > 0.05$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos ). **B.** En profundo ( 15.1 - 20 m ) *M. faveolata* fue significativamente mayor que *M. annularis* para todas las variables. Enfer ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.0031$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos). InM ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.0139$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos). InC ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.0079$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos). InE ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p = 0.0163$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos). *M. faveolata* no presento diferencias significativas de las variables en los dos rangos de profundidad ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p > 0.05$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos). Igual ocurrió al comparar interacciones entre las profundidades para *M. annularis* ( $p > 0.05$ , T', T-K, GT2;  $p > 0.05$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos). Las líneas sobre las barras representan la desviación estándar.

Al analizar cada variable para la isla de San Andrés se observó que *M. faveolata* obtuvo la mayor abundancia en comparación con *M. annularis* ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2,  $n = 18$  transectos;  $p = 0.0107$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos; Fig. 12), mientras que las colonias de *M. annularis* presentaron la mayor mortalidad parcial en el complejo arrecifal en comparación con *M. faveolata* ( $p < 0.05$ , T', T-K, GT2,  $n = 520$  colonias *M. faveolata*, 230 colonias *M. annularis*;  $p < 0.05$ , Mann - Whitney,  $n = 520$  colonias *M. faveolata*, 230 colonias *M. annularis*; Fig. 12). Por otra parte, *M. faveolata* mostró mayor presencia de enfermedades y mayor interacción con macroalgas, otros corales y esponjas en comparación con *M. annularis*. Enf ( $p = 0.0302$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos;  $p < 0.05$ , T', T-K, GT2,  $n = 18$  transectos). InM ( $p = 0.0105$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos;  $p < 0.05$ , T', T-K, GT2,  $n = 18$  transectos). InC ( $p = 0.0005$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos;  $p < 0.05$ , T', T-K, GT2,  $n = 18$  transectos). InE ( $p = 0.0031$ , Mann - Whitney,  $n = 18$  transectos;  $p < 0.05$ , T', T-K, GT2,  $n = 18$  transectos).



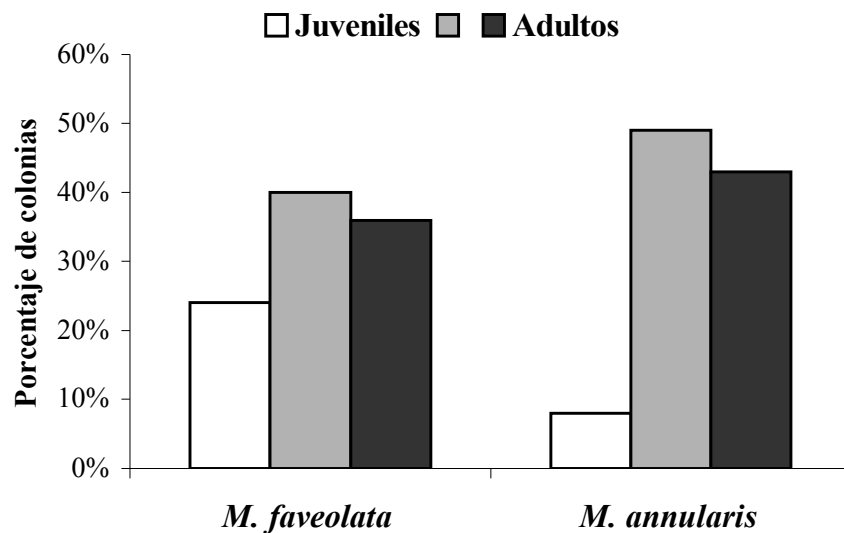


Profundo		Somero	
<i>M. fav vs M. ann</i>		<i>M. fav vs M. ann</i>	
> Dens		> Depr	
> Abun		> Mor.p	
> Enf			
> InM			
> InC			
> InE			

Convenciones	
Geoformas	Isóbatas (m)
Barrera arrecifal continua	-10
Cuenca lagunar con arrecifes de parche	-20
Isla	-100
Talud	
Terraza lagunar	
Terraza prearrecifal	

**Figura 12.** Mapa de las unidades geomorfológicas de la isla de San Andrés (Díaz *et al.* 2000) donde se observan los resultados obtenidos para cada una de las especies y su comparación en cuanto a exposición al oleaje y profundidad.

Para la isla de San Andrés, como un todo la mayor parte de la población muestreada de *M. faveolata* (76%) y de *M. annularis* (92%) estuvieron compuestas por colonias adultas y por pocos juveniles tanto de *M. faveolata* (< 100 cm<sup>2</sup>; 24%) como de *M. annularis* (< 50 cm<sup>2</sup>; 8%; Fig. 13).



**Figura 13.** Comparación del porcentaje de colonias juveniles y adultos entre *M. faveolata* y *M. annularis*. Las colonias juveniles se separaron dependiendo de la especie, *M. faveolata* ( juveniles = < 100 cm<sup>2</sup>, n = 125 colonias) y *M. annularis* ( juveniles = < 50 cm<sup>2</sup>, n = 19 colonias). Las colonias adultas se dividieron arbitrariamente en dos tamaños, *M. faveolata* (1 = > 101 cm<sup>2</sup> y < 500 cm<sup>2</sup>, n = 209 colonias; 2 = > 501 cm<sup>2</sup>, n = 186 colonias), *M. annularis* (1 = > 51 cm<sup>2</sup> y < 500 cm<sup>2</sup>, n = 113 colonias; 2 = > 501 cm<sup>2</sup>, n = 98 colonias).

## 5. Discusión

A partir de la información obtenida se puede observar que las poblaciones de *M. faveolata* y *M. annularis* presentan algún grado de solapamiento de nicho especialmente en términos de distribución espacial, ya que las dos especies se han observado tanto en sotavento y barlovento como en ambos rangos de profundidad. Pero se evidencia que gracias a la notable dominancia de *M. faveolata* en las zonas más profundas del arrecife y en el lado protegido de la isla, tiene un nicho realizado más limitado. Esto podría ser en respuesta al solapamiento, ya que si esto ocurre las especies se ven forzadas a cambiar, para evitar una competencia por la utilización del mismo tipo de recurso (Abrams 1980; Stiling 1999). Lo anterior podría llevar a una diferenciación de nicho y de esta forma generar una distribución espacial diferente (Tokeshi 1999).

Por otra parte la dominancia de *M. faveolata* en áreas protegidas es respaldada por Pandolfi & Jackson (2001) quienes reportan que *M. faveolata* prefiere ambientes con baja intensidad de olas y aquellos lugares donde sea rara o escasa la presencia de *M. annularis* y *M. franksi*. Además Knowlton & Weil (1994) evidencian la notoria presencia de *M. faveolata* sobre *M. annularis* en áreas protegidas como ocurrió en este estudio.

Los altos valores de densidad y abundancia de la población de *M. faveolata* en el lado protegido de la isla y en zonas profundas pueden ser una posible evidencia de que este tipo de ambiente protegido a oleaje y corrientes es favorable para la especie según, lo propuesto por Krebs (1985), ya que los cambios en abundancia reflejan la calidad del hábitat y la disponibilidad de recursos (Hixon & Beets 1993; Stanley & Gutzwiller 1994; Margalef 1995; Ricklefs 1998; Ricklefs & Miller 1999). Si las densidades notorias son el reflejo de ambientes apropiados para las

poblaciones, entonces al comparar a *M. faveolata* con otras especies del Caribe se podría indicar que la especie se encuentra en buen estado (Tabla 2).

**Tabla 2.** Densidad comparativa de diferentes especies de coral reportadas en el Caribe. b. Sullivan *et al.* (1994); f. Rueda (2002); g. Acevedo (2002). Estos datos son independientes de la exposición al oleaje y de la profundidad.

<b>Especies</b>	<b>Densidad ind / m<sup>2</sup></b>
<i>A. agaricites</i>	3.09 <sup>b</sup>
<i>A. lamarcki</i>	0.04 <sup>b</sup>
<i>A. palmata</i>	0.57 <sup>f</sup>
<i>C. natans</i>	0.04 <sup>b</sup>
<i>D. clivosa</i>	0.03 <sup>b</sup>
<i>D. cylindrus</i>	0.6 <sup>g</sup>
<i>D. labyrinthiformis</i>	0.12 <sup>b</sup>
<i>D. strigosa</i>	0.06 <sup>b</sup>
<i>E. fastigiata</i>	0.47 <sup>b</sup>
<i>M. alcicornis</i>	0.59 <sup>b</sup>
<i>M. annularis</i>	5.21 <sup>b</sup>
<i>M. cavernosa</i>	0.68 <sup>b</sup>
<i>M. complanata</i>	0.08 <sup>b</sup>
<i>P. astreoides</i>	1.03 <sup>b</sup>
<i>P. porites</i>	1.24 <sup>b</sup>
<i>S. radians</i>	0.71 <sup>b</sup>
<i>S. siderea</i>	0.71 <sup>b</sup>

Al no presentar variaciones en la densidad de *M. annularis* entre sotavento y barlovento y entre ambos rangos de profundidad, se evidencia la amplia distribución espacial de esta especie en los sitios muestreados, lo que podría indicar su alta tolerancia a variables tanto

horizontales como verticales, lo anterior concuerda con lo planteado por varios autores según los cuales *M. annularis* no parece verse afectada mucho por variables como la temperatura (Gladfelter *et al.* 1978) turbidez y sedimentación (Carricart – Ganivet & Merino 2001). Sin embargo Pandolfi & Jackson (2001) evidencia que *M. annularis* prefiere los ambientes con oleaje bajo e intermedio.

Por otra parte *Montastrea annularis* presenta una alta mortalidad parcial en el lado protegido de la isla y en el rango somero en comparación con *M. faveolata*. Los altos valores de mortalidad parcial encontrados en *M. annularis* son respaldados por Geister & Díaz (1997), quienes manifiestan elevados niveles de mortalidad parcial en esta especie para la Isla de San Andrés. Igualmente, Garzón & Kielman (1993) reportaron mortalidad parcial en *M. annularis*, aunque en un rango de profundidad más amplio (5 a 20m) al encontrado en este estudio.

En otros lugares del Caribe, como en los arrecifes de Florida, también se ha reportado a *M. annularis* como una especie afectada por mortalidad parcial en comparación con otras especies dominantes de géneros como *Diploria*, *Siderastrea*, *Colpophyllia* (Ginsburg *et al.* 2001). Por el contrario, en los arrecifes de Jamaica se ha encontrado la mortalidad parcial más baja para *M. annularis* con respecto a especies como *A. agaricetes*, *A. lamarcki*, *L. cucullata* y *P. astreoides* (Hughes & Jackson 1985).

Así mismo, se ha reportado que la mortalidad parcial se encuentra fuertemente relacionada con el tamaño de la colonia (Meesters *et al.* 1996; Lewis 1997; Bak & Meesters 1998; Babcock 1991; Ginsburg *et al.* 2001) y la mayoría de la población de *M. annularis* (92%) en la isla de San Andrés es adulta presentando un tamaño mayor de 50 cm<sup>2</sup>, lo cual podría explicar la notoria mortalidad parcial encontrada.

Uno de los factores antrópicos más importantes que influyen en la mortalidad parcial es el incremento de la actividad humana en los arrecifes, principalmente el buceo y el uso de anclas, como lo reportan Van Veghel & Bak (1994). Esto se evidencia en la parte protegida de la isla de San Andrés, donde se encuentran los sitios de buceo más visitados y es casualmente allí donde *M. annularis* presenta la más alta mortalidad parcial.

*M. annularis* resultó ser la especie más depredada especialmente en sotavento y en el rango somero, donde casualmente presentó los mayores valores de mortalidad parcial; confirmando lo planteado por Raghukumar (1997), quien sugiere que la depredación influye fuertemente en la mortalidad parcial. Estos altos valores de depredación son confirmados por Garzón & Reyes (2001), Reyes (2000) y Bythell *et al.* (1993) quienes catalogan a *M. annularis* como una de las especies más depredadas en los arrecifes de la isla de San Andrés, Parque Nacional Tayrona y otros lugares del Caribe.

La depredación es causada por peces como *Sparisoma viride*, el cual ha sido reportado como uno de los principales depredadores de corales y que muestra una especial preferencia por *Montastrea annularis* (Bruckner & Bruckner 1998; Garzón & Reyes 2001), ya que esta especie presenta una mayor biomasa algal en sus tejidos (Bruggemann *et al.* 1994; Garzón & Reyes 2001). Tal preferencia se evidenció por Bruggemann *et al.* (1994) y Bruckner *et al.* (2000) quienes encontraron que la cantidad de tejido y esqueleto alcanzado por el pez al atacar a *M. annularis* es mayor con respecto a otras especies como las del género *Acropora*.

Las colonias de la población de *M. faveolata* se encuentran afectadas por presencia de enfermedades que conducen a que se reduzca el crecimiento, la reproducción y causan progresivamente la muerte del tejido, ya que la energía va a estar canalizada hacia la regeneración

(Szmant & Gassman 1990; Meesters *et al.* 1994; Van Veghel 1994; Cervino *et al.* 2001). A partir de lo anterior se podría llegar a pensar que el mejor desarrollo de la especie en términos de abundancia y densidad en sotavento y en áreas profundas estaría amenazado por la presencia de enfermedades en estas zonas.

La presencia de enfermedades en *M. faveolata* observada en este estudio es respaldada por lo reportado por Garzón *et al.* (2001) quienes encontraron que en la isla de San Andrés la especie es atacada por enfermedades como banda negra, lunares oscuros y banda amarilla. Adicionalmente, la presencia de enfermedades en la isla se ha evidenciado en una profundidad de 15 a 18m (Garzón & Rodríguez – Ramírez 2000), como también se observó en el presente estudio.

El estado de salud de las colonias de *M. faveolata* se puede ver afectado por la fuerte interacción presentada entre la especie y otros organismos bénticos como macroalgas, corales y esponjas. Esta notoria interacción puede estar directamente relacionada con el tamaño de la circunferencia de las colonias tal como lo reporta Bak (1996), pues se observó en campo que *M. faveolata* presentó las colonias con mayor tamaño.

La interacción de *M. faveolata* con macroalgas también ha sido reportada anteriormente por otros autores como Van Veghel *et al.* (1996); Meesters *et al.* (1994); Lirman (2001), quienes evidencian que *M. faveolata* presenta fuerte interacción con algas como *Dictyota* y *Halimeda*, mostrando además que ésta última prefiere también otras especies del complejo *Montastrea spp.*

Una posible causa de la marcada interacción entre macroalgas con *M. faveolata* es la eutroficación generada por el aumento de la población humana, turismo y fertilizantes, entre otros factores, los cuales ayudan a la proliferación algal que a su vez disminuye la cobertura coralina (Arango

2002; Porter & Tougas 2001; Wittenberg & Hunte 1992). Pero según Geister (2001), la proliferación de algas en la isla San Andrés no pudo ser resultado de una eutroficación marina procedente de la isla porque igualmente se registró en los arrecifes que fueron tocados exclusivamente por corrientes oceánicas de altamar. Además Geister (2001) indica que la presencia de macroalgas esta asociada a pulsos en el tiempo aunque otros autores han registrado un incremento paulatino en la cobertura algal en las ultimas décadas como lo reporta Arango (2002).

Adicional a la proliferación natural o antrópica de macroalgas, en el archipiélago se han reducido las poblaciones de herbívoros, tales como peces (Márquez & Pérez 1992) y organismos raspadores, los cuales pueden ayudar a controlar la abundancia de algas (Mc Cook *et al.* 2001; Wittenberg & Hunte 1992).

## 6. Conclusiones

La distribución espacial de *Montastrea faveolata* es más restricta que la de *M. annularis*, concentrándose en ambientes protegidos y aguas profundas (15.1 a 20m). Su alta densidad relativa en estos hábitat los cataloga como propicios.

*Montastrea annularis* presenta una amplia distribución espacial horizontal y verticalmente, lo cual sugiere tolerancia a varios factores.

La densidad de la población de *M. faveolata* es mayor respecto a *M. annularis*, pero estos valores no se alejan de los reportados en otros arrecifes del Caribe.

La cobertura de la población de *M. faveolata* podría disminuir en el futuro en la isla, ya que muestra una notoria presencia de enfermedades e interacción con macroalgas, otros corales y esponjas, sobretodo en aquellas zonas protegidas y profundas.

Las colonias de *Montastrea annularis* se encuentran afectadas especialmente en términos de mortalidad parcial y depredación, en áreas protegidas y someras.

La población de *M. annularis* esta compuesta en su mayoría por colonias adultas y muy pocos juveniles, lo cual podría sugerir que la población esta decreciendo.

## 7. Recomendaciones

- ◆ Realizar estudios con el fin de determinar si la amplia distribución espacial de *M. annularis* se presenta como respuesta a la competencia con especies congéneres u otros factores.
- ◆ Seria de gran importancia estudiar áreas mas profundas e incluir a *M. franksi* para observar si hay diferencias en su demografía y estado de salud, con el presente trabajo.
- ◆ Realizar un estudio específico sobre reclutamiento especialmente en la población de *M. annularis*, especie que presento indicios de decrecimiento en su población.

## Bibliografía

- Abrams P. 1980. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*. 61(1): 44 – 49.
- Acevedo M. G. A. 2002. Distribución espacial, uso de hábitat y estado de salud de las poblaciones de *Dendrogyra cylindrus*, coral endémico del complejo arrecifal de Providencia, Caribe Colombiano. Trabajo de Grado. Carrera de Biología. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. Colombia.
- Akçakaya H. R., M. A Burgman & L. R Ginzburg. 1999. Applied population ecology: principles and computer exercises using RAMAS Eco Lab 2.0. 2<sup>nd</sup> ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer. 285 p.
- Arango G. G. D. 2002. Estructura de la comunidad coralina en la isla de Providencia, Caribe Colombiano. ¿evidencia de cambio después de 7 años?. Trabajo de Grado. Carrera de Ecología. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. Colombia.
- Arnfried A. 1981. The "band" diseases in coral reefs. Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium, Manila. 2: 7 – 14.
- Babcock R. C. 1991. Comparative demography of three species of scleractinian corals using age – and size – dependent classifications. *Ecological Monographs*. 61 (3): 225 – 244.
- Bak P. M. 1974. Available light and other factors influencing growth of stony corals throught the year in Curacao. Proc. 2<sup>nd</sup>. Int. Symp. Coral Reef. 2: 229 – 233.
- Bak P. M., J. J. W. M. Brouns & F. M. L. Heys. 1977. Regeneration and aspects of spatial competition in the Scleractinian corals *Agaricia agaricetes* and *Montastrea annularis*. Proc. 3<sup>rd</sup> int. Symp. Coral Reef. 1: 143 – 149.
- Bak P. M., R. M Termaat & R Dekker. 1982. Complexity of coral interactions, influence of time, location of interaction and epifauna. *Marine Biology*. 69: 215 – 222.
- Bak P. M & E. H Meesters. 1998. Coral population structure: the hidden information of colony size – frequency distributions. *Marine Ecology Progress Series*. 162: 301 – 306.

- Barrios S. L. M. 2000. Evaluación de las principales condiciones de deterioro de los corales pétreos en el Caribe Colombiano. Tesis de Posgrado en Biología. Universidad Nacional de Colombia – INVEMAR.
- Begon M., Harper J. L & Townsend C. R. 1999. Ecología, individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega S.A. Barcelona, Tercera edición. 1021 p.
- Bruckner A. W & R. J Bruckner. 1997. The persistence of black – band disease in Jamaica: impact on community structure. Proc 8<sup>th</sup> Int Coral Reef Sym. 1: 601 – 606.
- Bruckner A. W & R. J Bruckner. 1998. Destruction of coral by *Sparisoma viride*. Coral Reefs. 17: 350.
- Bruckner A. W., R. J Bruckner & P Sollins. 2000. Parrotfish predation on live coral: “spot biting” and “focused biting”. Coral Reefs. 19: 50.
- Bruggemann J. H., J Begeman., E. M Bosma., P Verburg & A. M Breeman. 1994. Foraging by the stoplight parrotfish *Sparisoma viride*. II. Intake and assimilation of food, protein and energy. Marine Ecology Progress Series. 106: 57 – 71.
- Bythell J. C., E. H Gladfelter & M. Bythell. 1993. Chronic and catastrophic natural mortality of three Caribbean reef corals. Coral Reefs. 12: 143 - 152.
- Carricart – Ganivet J. P., A. U. Beltran – Torres., M. Merino & M. A. Ruiz – Zárate. 2000. Skeletal extension, density and calcification rate of the reef building coral *Montastrea annularis* (Ellis & Solander) in the Mexican Caribbean. Bulletin of Marine Science. 66: 215- 224.
- Carricart – Ganivet J. P & M Merino. 2001. Growth responses of the reef – building coral *Montastrea annularis* along a gradient of continental influence in the southern gulf of Mexico. Bulletin of Marine Science. 68 (1): 133 – 146.
- Carriquiry J. D & H Reyes – Bonilla. 1997. Estructura de la comunidad y distribución geográfica de los arrecifes coralinos de Nayarit, Pacifico de México. Ciencias Marinas. 23(2): 227 – 248.
- Cervino J., T. J Goreau., I Nagelkerken., G. W Smith & R Hayes. 2001. Yellow band and dark spot syndromes in Caribbean corals: distribution, rate of spread, cytology, and effects on abundance and division rate of zooxanthellae. Hydrobiologia. 460: 53 – 63.

- Charry L. H. 1999. Tasas retrospectivas de crecimiento de *Diploria labyrinthiformis* y *Montastrea annularis* en la isla Grande, Caribe Colombiano y su relación con algunos parámetros ambientales. Trabajo de Grado. Facultad de Biología Marina. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Bogotá. Colombia.
- Chiappone M & K. M Sullivan. 1996. Distribution, abundance and species composition of juvenile scleractinian corals in the Florida reef tract. *Bulletin of Marine Science*. 58 (2): 555 – 569.
- Dana F. T. 1976. Reef corals dispersion patterns and environmental variables on a Caribbean coral reef. *Bulletin of Marine Science*. 26(1): 1 – 13.
- Díaz J. M., J. F Garzón & S Zea. 1995. Los arrecifes coralinos de la Isla de San Andrés, Colombia: estado actual y perspectivas para su conservación. Primera Edición. Editora Guadalupe Ltda. Colombia. 147 p.
- Díaz J., Barrios L., Cendales M., Garzón – Ferreira J., Geister J., Victoria M., Ospina G., Parra – Velandia F., Pinzón J., Vargas – Ángel B., Zapata F & Zea S. 2000. Áreas coralinas de Colombia, INVEMAR, Serie Publicaciones Especiales No. 5, Santa Marta. 176 p.
- Dodge R. E & J. R. Vaisnys. 1977. Coral populations and growth patterns: responses to sedimentation and turbidity associated with dredging. *Journal of Marine Research*. 35: 715 – 730.
- Dodge R. E. 1982. Effects of drilling mud on the reef – building coral *Montastrea annularis*. *Marine Biology*. 71: 141 – 147.
- Dustan P. 1975. Growth and form in the reef – building coral *Montastrea annularis*. *Marine Biology*. 33: 101 – 107.
- Dustan P. 1979. Distribution of zooxantellae and photosynthetic chloroplast pigments of the reef – building coral *Montastrea annularis* Ellis and Solander in relation to depth on a west Indian coral reef. *Bulletin of Marine Science*. 29(1): 79 – 95.
- Edmunds P. J., D. A Roberts & R Singer. 1990. Reefs of the northeastern Caribbean I. Scleractinian populations. *Bulletin of Marine Science*. 46 (3): 780 – 789.

- Edmunds P. J. 1994. Evidence that reef – wide patterns of coral bleaching may be the result of the distribution of bleaching – susceptible clones. *Marine Biology* 121: 137 – 142.
- Foster B. A. 1979. Phenotypic plasticity in the reef corals *Montastrea annularis* (Ellis & Solander) and *Siderastrea siderea* (Ellis & Solander). *Biology Ecology*. 39:25 – 54.
- Garces B. A. M. 2000. Desarrollo de la enfermedad de lunares oscuros en corales pétreos *Montastrea annularis* y *Siderastrea siderea* en la Bahía de Gayraca. Caribe Colombiano. Trabajo de grado. Facultad de Biología Marina. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Bogotá. Colombia.
- Garzón F. J & M Kielman. 1993. Extensive mortality of corals in the Colombian Caribbean during the last two decades: In Ginsburg, R. (ed.), *Proceedings of the Colloquium on Global Aspects of Coral Reefs: Health, Hazards and History*. RSMAS, Univ. Miami, U.S.A.:247 – 253.
- Garzón F. J & R. Rodríguez. 2000. Informe del estado de los ambientes marinos y costeros en Colombia. INVEMAR. 140p.
- Garzón F. J & M. C. N Reyes. 2001a. Incidencia de la depredación por peces de cuatro atolones del archipiélago de San Andrés y Providencia (Caribe Colombiano). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. 30: 133 - 150.
- Garzón F. J., D. L Gil – Agudelo., L. M Barrios & S. Zea. 2001b. Stony coral diseases observed in southwestern Caribbean reefs. *Hydrobiologia*. 460: 65 – 69.
- Gaston K. J & B. H. Mc Ardle. 1994. The temporal variability of animal abundances: measures, methods and patterns. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 345: 335 – 358.
- Geister J. 1973. Los arrecifes de la isla de San Andrés (Mar Caribe, Colombia). *Mitt. Inst. Colombo - Alemán Invest. Cient.* 7: 211-228.
- Geister J. 1977. The influence of wave exposure on the ecological zonation of Caribbean coral reefs. *Proc 3th Int Coral Reef Sym* 1: 23 – 28.

- Geister J & J. M Diaz. 1997. A field guide to the oceanic barrier reefs and atolls of the southwestern caribbean ( Archipiélago of San Andrés and Providencia, Colombia). 1997. Proc. 8<sup>th</sup> Int Coral Reef Sym. 1: 235 – 262.
- Geister J. 2001. Un viaje a través del tiempo en los arrecifes de la isla de San Andrés (Mar Caribe, Colombia). Noveno Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar. 66 – 68.
- Gil N. M. F. 1998. Organismos asociados a colonias coralinas vivas y su efecto en la sobrevivencia al transplante de las especies de coral *Montastrea annularis*, *Diploria labyrinthiformis* y *Porites astreoides* en el archipiélago del Rosario, Caribe Colombiano. Trabajo de Grado. Carrera de Biología. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. Colombia.
- Giller P. S. 1984. Community structure and the niche. Chapman and Hall. New York . 176 p.
- Ginsburg R. N, Gischler E & W. E Kiene. 2001. Partial mortality of massive reef – building corals: an index of patch reef condition, Florida reef tract. Bulletin of Marine Science. 69 (3): 1149 – 1173.
- Gladfelter E. H., R. K. Monahan & W. B Gladfelter. 1978. Growth rates of life reef-building corals in the northeast-ern Cribbean. Bulletin of Marine Science. 28: 728-732.
- Glynn P. W. 1982. Algunos factores físicos y biológicos que determinan estructura de las comunidades de coral en el pacifico oriental. Evolución de los trópicos, Smithsonian Tropical Research Institute. Panamá. Publicaciones Selectas. 225 – 253.
- Guzmán H. M., B. C. J Jackson & E Weil. 1991. Short-term ecological consequences of a major oil spill on Panamanian subtidal reef corals. Coral Reefs. 10: 1 – 12.
- Highsmith R. C. 1982. Reproduction by fragmentation in corals. Marine Ecology – Progress Series. 7: 207 – 226.
- Hixon A. M & J. P Beets. 1993. Predation, prey refuges, and the structure of coral – reef fish assemblages. Ecological Monographs. 63(1): 33 – 101.
- Hudson H. J. 1981. Growth rates in *Montastrea annularis*: a record of enviromental change in key largo coral reef marine sanctuary, Florida. Bulletin of Marine Science. 31 (2):444 – 459.

- Hudson H. J., K. J. Hanson., R. B. Halley & J. L. Kiindrnger. 1994. Environmental implications of growth rate changes in *Montastrea annularis* bisacayne national park, Florida. *Bulletin of Marine Science*. 54(3):647 – 665.
- Hughes T. P. & J. B. C. Jackson. 1980. Do corals lie about their age? Some demographic consequences of partial mortality, fision, and fusion. *Science*. 209: 713 – 715.
- Hughes T. P. 1984. Population dynamics based on individuals size rather than age: A general model with a reef coral example. *Am. Nat.* 123: 778 – 795.
- Hughes T. P. & J. B. C. Jackson. 1985. Population dynamics and the life histories of foliaceous corals. *Ecology Monography* 55: 141 – 166.
- Hughes T. P. 1987. Skeletal density and growth form of corals. *Marine Ecology – Progress Series*. 35: 259 – 266.
- Hughes T. P. 1988. Long-term dynamics of coral populations: contrasting reproductive modes. *Proceedings of the 6<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium*. 2:721 – 725.
- Hughes T. P. & J. E. Tanner. 2000. Recruitment failure, life histories, and long - term decline of Caribbean corals. *Ecology*. 81 (8): 2250 -2262.
- Humann P. 1993. Reef coral identification, Florida Caribbean Bahamas. New World Publications, INC. Florida. 240 p.
- Huston M. A. 1985. Patterns of species diversity on coral reefs. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 149-177.
- Jaap C. W., W. G. Lyons., P. Dustan & J. C. Halas. 1989. Stony coral (Scleractinia and Milleporina) community structure at Bird key reef, Ft. Jefferson National Monumente, Dry Tortugas, Florida. *Florida Marine Research Institute*. 46: 1 – 31.
- Jackson J. B. C., I. W. Buss & R. E. Cook. 1985. Population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press. Londres. 187 - 203.
- Jackson J. B. C. 1991. Adaptation and diversity of reef corals. *BioScience*. 41 (7): 475 - 482.

- Krebs C. J. 1985. Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia. Segunda Edición. Harla, S.A. México. 753 p.
- Krebs C. J. 1989. Ecological methodology. Harper Collins Publishers. New York. 450 p.
- Knowlton N., E Weil., L. A Weigy & H. M Guzmán. 1992. Sibling species in *Montastrea annularis*, coral bleaching, and the coral climate record. *Science*. 25: 330 – 333.
- Knowlton N. 1993. Sibling species in the sea. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 189 – 216.
- Knowlton N & J. B. C Jackson. 1994. New taxonomy and niche partitioning on coral reefs: jack of all trades or master of some?. *Ecology and Evolution*. 9(1): 7 – 9.
- Knowlton N. 2001. Who are the players on coral reefs and does it matter? the importance of coral taxonomy for coral reef management. *Bulletin of Marine Science*. 69(2): 305 – 308.
- Lasker H. R., E. C. Peters & M. A. Coffroth. 1984. Bleaching of reef coelenterates in the San Blas islands, Panama. *Coral Reefs*. 3: 183 – 190.
- Lewis B. J. 1997. Abundance, distribution and partial mortality of the massive coral *Siderastrea siderea* on degrading coral reefs at Barbados, west Indies. *Marine Pollution Bulletin*. 34 (8): 622 – 627.
- Lirman D. 2001. Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs*. 19: 392 - 399.
- Manica A & R. W. Carter. 2000. Morphological and fluorescence analysis of the *Montastrea annularis* species complex in Florida. *Marine Biology*. 137: 899 – 906.
- Margalef R. 1995. Ecología. Ediciones Omega. Barcelona. 951 p.
- Márquez G & Pérez M. E. 1992. Archipiélago de San Andrés y Providencia. Perspectivas y acciones posibles. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Estudios Ambientales. Bogotá. 187 p.
- Mascarelli P. E & Bunkley-Williams L. 1999. An experimental field evaluation of healing in damaged, unbleached and artificially bleached star coral, *Montastrea annularis*. *Bulletin of Marine Science*. 65 (2): 577 – 586.

- Mc Cook L. J., J Jompa & G Diaz - Pulido. 2001. Competition between corals and algae on corals reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*. 19: 400 - 417.
- Meesters E. H & R. P. M Bak. 1993. Effects of coral bleaching on tissue regeneration potential and colony survival. *Marine Ecology Progress Series*. 96:189 – 198.
- Meesters E. H., Noordeloos M & R. P. M Bak. 1994. Damage and regeneration: links to growth in the reef - building coral *Montastrea annularis*. *Marine Ecology Progress Series*. 112: 119 - 128.
- Meesters E. H., I. Wesseling & R. P. M Bak. 1996. Partial mortality in three species of reef – building corals and the relation with colony morphology. *Bulletin of Marine Science*. 58: 838 – 852.
- Pandolfi J. M & J. C. Jackson. 2001. Community structure of pleistocene coral reefs of Curacao, Netherlands antilles. *Ecological Monographs*. 71 (1): 49 – 67.
- Pizarro V. 2002. Dinámica poblacional de corales cerebro (Scleractinia – faviidae) en la isla de San Andrés, Caribe Suroccidental: una aproximación. Trabajo de Grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Porter J. W & J. I Tougas. 2001. Reef ecosystems: threats to their biodiversity. *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press. Georgia. 73 – 95.
- Precht F. W. 2001. Improving decision – making in coral reef restoration. *Bulletin of Marine Science*. 69 (2): 329 – 331.
- Raghukumar C. 1997. Coral mortality in reefs: The cause and effect; A central concern for reef monitoring. *Regional workshop on the conservation and sustainable management of coral reefs*. 83 – 86.
- Reyes N. M. C. 2000. Evaluación del efecto de la depredación por peces como agente de mortalidad coralina en arrecifes del Caribe Colombiano. Tesis de pregrado. Universidad del Valle. Colombia.
- Ricklefs E. R. 1998. *Invitación a la Ecología*. Editorial Medica Panamericana. España. 692 p.
- Ricklefs E. R & G. L. Miller. 1999. *Ecology*. Fourth Edition. W. H. Freeman and Company. United States of America. 434p.

- River G. F & P. J Edmunds. 2001. Mechanisms of interaction between macroalgae and scleractinians on a coral reef in Jamaica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 261: 159 - 172.
- Rogers C. S. 1992. A matter of scale: damage from hurricane Hugo (1989) to U.S. Virgin islands reefs at the colony, community, and whole reef level. *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam*. 1: 127 – 133.
- Rowan R., N Knowlton, A. Baker & J. Jara. 1997. Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral bleaching. *Nature*. 388: 265 – 271.
- Rueda P. 2002. Aspectos demográficos y estado de salud de la especie *Acropora palmata* en el complejo arrecifal de la isla de San Andrés, Caribe Colombiano. Trabajo de Grado. Facultad de Estudios Ambientales y Rurales. Pontificia Universidad Javeriana. Bogota. 112p.
- Rylaarsdam K. W. 1983. Life histories and abundance patterns of colonial corals on Jamaican reefs. *Marine Ecology – Progress Series*. 13: 249 – 260.
- Sánchez A. J., Alvarado M. E., Gil M. F., Charry H., Arenas O. L., L. H Chasqui & R. P Garcia. 1999. Synchronous mass spawning *Montastrea annularis* (Ellis & Solander) and *Montastrea faveolata* (Ellis & Solander) (Faviidae: Scleractinia) at Rosario Island, Caribbean coast of Colombia. *Bulletin of Marine Science*. 65 (3): 873 – 879.
- Stanley H. A & K. L Gutzwiller. 1994. Habitat evaluation methods. Pages 592 – 606 in T. A. Bookhout, ed. *Research and management techniques for wildlife and habitats*. Fifth ed. The Wildlife Society, Bethesda, Md.
- Steiner S. C. C. 1995. Spawning in scleractinian corals from sw Puerto Rico (West Indies). *Bulletin of Marine Science*. 56 (3): 899 - 902.
- Stiling P. 1999. *Ecology. Theories and applications*. Third Edition. Editora Prentice – Hall. United States of America. 638p.
- Solano O. D. 1987. Estructura y diversidad de la comunidad coralina hermatípica en la Bahía de Chengue (Parque Nacional Tayrona). Tesis de grado para Maestría. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.

- Sullivan K. M, M Chiappone & C. Lott. 1994. Abundance patterns of stony corals on platform margin reefs of the Caicos bank. Bahamas Journal of Science. 5: 2 – 12.
- Szmant A. 1985. The effect of colony size on the reproductive ability of the Caribbean coral *Montastrea annularis* (Ellis & Solander). Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti. 4: 295 – 300.
- Szmant A. M & N. J Gassman. 1990. The effects of prolonged “bleaching” on the tissue biomass and reproduction of the reef coral *Montastrea annularis*. Coral Reefs. 8: 217 – 224.
- Szmant A. M. 1991. Sexual reproduction by the Caribbean reef corals *Montastrea annularis* and *M. cavernosa*. Marine Ecology Progress Series. 74: 13 – 25.
- Tomascik T. 1990. Growth rates of two morphotypes of *Montastrea annularis* along a eutrophication gradient, Barbados. W. I Marine Pollution Bulletin. 21(8): 376 – 381.
- Tokeshi M. 1999. Species Coexistence, Ecological and Evolutionary. Edi. Blackwell. 345p.
- Van Veghel M. L. J & R. P. M Bak. 1993. Intraspecific variation of a dominant Caribbean reef building coral, *Montastrea annularis*: genetic, behavioral and morphometric aspects. Marine Ecology Progress Series. 92: 255 – 265.
- Van Veghel M. L. J. 1994. Reproductive characteristics of the polymorphic Caribbean reef building coral *Montastrea annularis*. I. Gametogenesis and spawning behavior. Marine Ecology Progress Series. 109: 209 – 219.
- Van Veghel M. L. J & M. E. H. Kahmann. 1994. Reproductive characteristics of the polymorphic Caribbean reef building *Montastrea annularis*. II. Fecundity and colony structure. Marine Ecology Progress Series. 109: 221 – 227.
- Van Veghel M. L. J & R. P. M Bak. 1994. Reproductive characteristics of the polymorphic Caribbean reef building coral *Montastrea annularis*. III. Reproduction in damaged and regenerating colonies. Marine Ecology Progress Series. 109: 229 – 233.
- Van Veghel M. L. J & H Bosscher. 1995. Variation in linear growth and skeletal density within the polymorphic reef building coral *Montastrea annularis*. Bulletin of Marine Science. 56 (3): 902 - 908.

- Van Veghel M. L. J., D. F. R. Clearly & R. P. M. Bak. 1996. Interspecific interactions and competitive ability of the polymorphic reef - building coral *Montastrea annularis*. *Bulletin of Marine Science*. 58 (3): 729 - 803.
- Villa P. A. 2001. Caracterización de las formaciones coralinas de la Bahía de Cinto, Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe Colombiano. Trabajo de Grado. Facultad de Biología Marina. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Bogotá. Colombia.
- Villinski J. T. 2003. Depth – independent reproductive characteristics for the Caribbean reef – building coral *Montastrea faveolata*. *Marine Biology*. 142: 1043 – 1053.
- Von Prahl H & H Erhardt 1985. Colombia: Corales y Arrecifes Coralinos. FEN. Colombia. 295 p.
- Weber J. N & E. W. White. 1975. Caribbean reef corals *Montastrea annularis* and *Montastrea cavernosa* long – term growth data as determined by skeletal X – radiography. *Reef and Related Carbonate, Ecology and Sedimentology*. The Pennsylvania State University. 171 – 179.
- Weil E & N. Knowlton. 1994. A multi – character analysis of the Caribbean coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander, 1786) and its two sibling species, *M. faveolata* (Ellis and Solander, 1786) and *M. franksi* (Gregory, 1895). *Bulletin of Marine Science*. 55 (1): 151 – 175.
- Wells S. M. 1988. Coral reefs of the world, volume 1: Atlantic and Eastern Pacific. The IUCN Conservation Monitoring Centre Cambridge, U. K. : 101-119.
- Wittenberg M & W. Hunte. 1992. Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals. *Marine Biology*. 112: 131 – 138.