

**RELACIÓN ENTRE CONDICIONES FÍSICAS Y BIOLÓGICAS DEL MICROHÁBITAT Y LA  
PRESENCIA DE JUVENILES DE CORALES HERMATÍPICOS EN AMBIENTES  
OCEÁNICOS Y DE LA PLATAFORMA CONTINENTAL  
DEL CARIBE COLOMBIANO**

**JOHANNA KATHERINE BERNAL SOTELO**

**TRABAJO DE GRADO  
Presentado como requisito parcial  
Para optar al título de**

**BIÓLOGO**

**LUIS ALBERTO ACOSTA PHD  
DIRECTOR**

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
CARRERA DE BIOLOGÍA  
Bogotá, D. C.  
Agosto de 2005**

## **NOTA DE ADVERTENCIA**

“La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Solo velará porque no se publique nada contrario al dogma y la moral católica y por que las tesis no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo por buscar la verdad y la justicia”.

Artículo 23 de la resolución N° 13, de Julio de 1946.

**RELACIÓN ENTRE CONDICIONES FÍSICAS Y BIOLÓGICAS DEL MICROHÁBITAT Y LA  
PRESENCIA DE JUVENILES DE CORALES HERMATÍPICOS EN AMBIENTES  
OCEÁNICOS Y DE LA PLATAFORMA CONTINENTAL  
DEL CARIBE COLOMBIANO**

**JOHANNA KATHERINE BERNAL SOTELO**

**APROBADO**

---

**Luis Alberto Acosta, PhD  
Director**

---

**Juan Manuel Díaz, PhD  
Jurado**

---

**Camilo Andrade, M. Sc.  
Jurado**

**RELACIÓN ENTRE CONDICIONES FÍSICAS Y BIOLÓGICAS DEL MICROHÁBITAT Y LA  
PRESENCIA DE JUVENILES DE CORALES HERMATÍPICOS EN AMBIENTES  
OCEÁNICOS Y DE LA PLATAFORMA CONTINENTAL  
DEL CARIBE COLOMBIANO**

**JOHANNA KATHERINE BERNAL SOTELO**

**APROBADO**

---

**Ángela Umaña Muñoz, M. Phil**  
Decano Académico

---

**Cecilia Espíndola, M. Sc**  
Director de carrera

## FORMATO DESCRIPCIÓN TRABAJO DE GRADO

AUTOR O AUTORES

Apellidos  
**Bernal Sotelo**

Nombres  
**Johanna Katherine**

DIRECTOR (ES)

Apellidos  
**Acosta Moreno**

Nombres  
**Luis Alberto**

TRABAJO PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE: **Biólogo**

TÍTULO COMPLETO DEL TRABAJO: **RELACIÓN ENTRE CONDICIONES FÍSICAS Y BIOLÓGICAS DEL MICROHÁBITAT Y LA PRESENCIA DE JUVENILES DE CORALES HERMATÍPICOS EN AMBIENTES OCEÁNICOS Y DE LA PLATAFORMA CONTINENTAL DEL CARIBE COLOMBIANO**

SUBTÍTULO DEL TRABAJO: \_\_\_\_\_

FACULTAD: **Ciencias Básicas**

PROGRAMA: Carrera  Especialización \_\_\_\_ Maestría \_\_\_\_ Doctorado \_\_\_\_

NOMBRE DEL PROGRAMA: **Biología**

CIUDAD: **BOGOTA** AÑO DE PRESENTACIÓN DEL TRABAJO: **2005**

NÚMERO DE PÁGINAS:

TIPO DE ILUSTRACIONES:

Mapas

Tablas

Gráficos y diagramas

MATERIAL ANEXO (VÍdeo, audio, multimedia o producción electrónica):

Duración del audiovisual: \_\_\_\_\_ Minutos.

Número de casetes de vídeo: \_\_\_\_\_ Formato: VHS \_\_\_ Beta Max \_\_\_  $\frac{3}{4}$  \_\_\_ Beta Cam  
\_\_\_ Mini DV \_\_\_ DV Cam \_\_\_ DVC Pro \_\_\_ Vídeo 8 \_\_\_ Hi 8 \_\_\_ Otro. Cual? \_\_\_\_\_

Sistema: Americano NTSC \_\_\_\_\_ Europeo PAL \_\_\_\_\_ SECAM \_\_\_\_\_ Número de casetes  
de audio: \_\_\_\_\_

Número de archivos dentro del CD (En caso de incluirse un CD-ROM diferente al trabajo de  
grado:

\_\_\_\_\_

DESCRIPTORES O PALABRAS CLAVES.

Microhábitat, juveniles, historia de vida, sustrato, macroalgas, sedimento.

RESUMEN DEL CONTENIDO:

---

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi familia, a mi madre por su amor y apoyo, a mi padre por ser mi guía.

A Julián por su ayuda incondicional.

A Luis Alberto Acosta por su confianza y orientación.

A Mónica, Flavia, Claudia, Margarita y Andrés por la información que permitió llevar a cabo esta investigación.

A vicerrectoría académica por la financiación del proyecto base del que se derivó el presente estudio.

Al profesor Miguel Pinzón por su asesoría estadística.

## TABLA DE CONTENIDOS

<b>1. INTRODUCCION</b> .....	21
<b>2. MARCO TEÓRICO Y REVISIÓN DE LITERATURA</b> .....	22
<b>3. FORMULACIÓN DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACION</b> .....	30
3.1 Formulación del problema.....	30
3.2 Pregunta de investigación.....	31
3.3 Justificación de la investigación.....	31
<b>4. OBJETIVOS</b> .....	31
4.1 General.....	31
4.2 Específicos.....	31
<b>5. MATERIALES Y METODOS</b> .....	32
5.1 Área de estudio.....	32
5.1.1 Plataforma continental.....	32
5.1.2 Plataforma oceánica.....	34
5.2 Fase de campo.....	38
5.3 Fase de análisis de datos.....	42
<b>6. RESULTADOS</b> .....	47
6.1 Análisis para la comunidad de juveniles.....	47
6.1.1 Abundancia relativa por especie.....	47
6.1.2 Abundancia relativa de juveniles por rango de profundidad y ambiente arrecifal para toda la comunidad coralina.....	49
6.1.3 Descripción de las condiciones del microhábitat para el total de juveniles dentro de la comunidad (sin discriminar por especie).....	51
6.1.3.1 Tipo de sustrato.....	51
6.1.3.2 Ubicación sobre el sustrato.....	51
6.1.3.3 Inclinación del sustrato.....	52
6.1.3.4 Tipo de sedimento.....	53
6.1.3.5 Cantidad de sedimento acumulado.....	53
6.1.3.6 Sustrato disponible para crecer.....	54
6.1.3.7 Organismos interactuando con los juveniles.....	55
6.1.4 Relación entre las variables físicas y biológicas del microhábitat para toda la comunidad de juveniles (sin diferenciar especies).....	56
6.1.4.1 Relación del ambiente arrecifal con la profundidad y los factores físicos y biológicos del microhábitat.....	56

6.1.4.2 Relación de la profundidad con los factores físicos y biológicos del microhábitat.....	56
6.1.4.3 Relación entre la disponibilidad de sustrato, ubicación del juvenil, inclinación y las características de los sedimentos.....	57
6.1.5 Clasificación de las especies según su ubicación en diferentes microhábitat para toda la comunidad de juveniles.....	58
6.2 Análisis por especie.....	59
6.2.1 Descripción de las condiciones del microhábitat por especie.....	59
6.2.1.1 Tipo de sustrato.....	59
6.2.1.2 Ubicación sobre el sustrato.....	62
6.2.1.3 Inclinación del sustrato.....	64
6.2.1.4 Tipo de sedimento.....	66
6.2.1.5 Cantidad de sedimento acumulado.....	68
6.2.1.6 Sustrato disponible para crecer.....	70
6.2.1.7 Organismos interactuando con los juveniles.....	72
6.2.2 Relación entre las variables físicas y biológicas del microhábitat por especie.....	74
6.2.2.1 Relación del ambiente arrecifal con la profundidad y los factores físicos y biológicos del microhábitat.....	74
6.2.2.2 Relación de la profundidad con los factores físicos y biológicos del microhábitat.....	74
6.2.2.3 Relación entre la disponibilidad, ubicación sobre el sustrato, inclinación del sustrato y las características de los sedimentos.....	75
6.2.2.4 <i>Agaricia agaricites</i> .....	77
6.2.2.5 <i>Leptoseris cucullata</i> .....	78
6.2.2.6 <i>Porites astreoides</i> .....	78
6.2.2.7 <i>Siderastrea siderea</i> .....	79
6.2.2.8 <i>Favia fragum</i> .....	80
6.2.2.9 <i>Agaricia lamarcki</i> .....	81
6.2.2.10 <i>Montastraea cavernosa</i> .....	81
6.2.2.11 <i>Porites porites</i> .....	82
6.2.2.12 <i>Agaricia tenuifolia</i> .....	82
6.2.3 Representación en un plano bidimensional del microhábitat de las especies de juveniles que presentaron dependencia con las variables físicas y biológicas (Análisis de correspondencias múltiples).....	83
6.2.4 Clasificación de las especies que presentaron dependencia con las variables físicas y biológicas del microhábitat.....	86
<b>7. Discusión.....</b>	<b>87</b>

7.1 Relación de los factores físicos y biológicos del microhábitat con la presencia de juveniles a nivel de la comunidad (sin diferenciar especie).....	87
7.2 Relación de los factores físicos y biológicos del microhábitat con la presencia de juveniles por especie.....	93
<b>8. Conclusiones.....</b>	<b>105</b>
<b>9. Recomendaciones.....</b>	<b>106</b>
<b>10. Bibliografía.....</b>	<b>117</b>

## INDICE DE FIGURAS

**Figura 1.** Mapas indicando las zonas de muestreo. Ubicación de los arrecifes de 1. San Andrés. 2. Providencia. 3. Isla Grande. 4. Isla Fuerte. Las flechas indican la ubicación de los arrecifes cuantificados.

**Figura 2.** Ubicación de la línea guía perpendicular a la costa y siguiendo el contorno del fondo, localización de los transectos paralelos a la costa, y ubicación de los cuadrantes por cada transecto.

**Figura 3.** Valores promedio de la frecuencia absoluta de juveniles en cada uno de los tipos de sustrato. Los valores son calculados para el total de juveniles observados en los cuatro arrecifes y en todos los rangos de profundidad (somero, medio y profundo).

**Figura 4.** Valores promedio de la frecuencia absoluta de juveniles sobre sustratos expuestos y crípticos. Los valores son calculados para el total de juveniles observados en los cuatro arrecifes y en todos los rangos de profundidad (somero, medio y profundo).

**Figura 5.** Valores promedio de la frecuencia absoluta de juveniles sobre sustratos horizontales, verticales e inclinados. Los valores son calculados para el total de juveniles observados en los cuatro arrecifes y en todos los rangos de profundidad (somero, medio y profundo).

**Figura 6.** Valores promedio de la frecuencia absoluta de juveniles sobre sustratos con diferente tipo de sedimento acumulado. Los valores son calculados para el total de juveniles observados en los cuatro arrecifes y en todos los rangos de profundidad (somero, medio y profundo).

**Figura 7.** Valores promedio de la frecuencia absoluta de juveniles sobre sustratos con sedimento acumulado en diferentes cantidades. Los valores son calculados para el total de juveniles observados en los cuatro arrecifes y en todos los rangos de profundidad (somero, medio y profundo).

**Figura 8.** Valores promedio de la frecuencia absoluta de juveniles sobre sustratos con espacio disponible o no para crecer. Los valores son calculados para el total de juveniles observados en los cuatro arrecifes y en todos los rangos de profundidad (somero, medio y profundo).

**Figura 9.** Valores promedio de la frecuencia absoluta de juveniles interactuando con otros organismos bénticos. Los valores son calculados para el total de juveniles observados en los cuatro arrecifes y en todos los rangos de profundidad (somero, medio y profundo).

**Figura 10.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para la comunidad de juveniles.  $\rightarrow$ : Dependencia débil.  $\rightarrow$ : Dependencia media.  $\rightarrow$ : Máximo valor de dependencia para la especie.  $- \rightarrow$ : Independencia.

**Figura 11.** Dendograma de agrupación de las especies ( $F_i > 10$ ) para toda la comunidad según las condiciones del microhábitat que comparten; utilizando el algoritmo de Bray-Curtis.

**Figura 12.** Tipo de sustrato sobre el que se encontraron las especies en los cuatro arrecifes. Valor de frecuencia relativa calculado para cada especie (excluidas las especies con  $F_i < 10$ ). \* = especies con diferencias significativas (analizado solo para especies con error de muestreo  $\leq 10\%$ ).

**Figura 13.** Ubicación de cada especie de juvenil sobre el sustrato en los cuatro arrecifes. Valor de frecuencia relativa calculado para cada especie (excluidas las especies con  $F_i < 10$ ).

**Figura 14.** Inclinação del sustrato sobre el que se encontraron las especies de juveniles en los cuatro arrecifes. Valor de frecuencia relativa calculado para cada especie (excluidas las especies con  $F_i < 10$ ).

**Figura 15.** Tipo de sedimento que se encontró sobre el sustrato alrededor del juvenil de coral en los cuatro arrecifes. Valor de frecuencia relativa calculado para cada especie (excluidas las especies con  $F_i < 10$ ). \* = especies con diferencias significativas (analizado solo para las especies con error de muestreo  $\leq 10\%$ ).

**Figura 16.** Cantidad de sedimento acumulado que se encontró sobre el sustrato donde se ubicaron los juveniles en los cuatro arrecifes. Valor de frecuencia relativa calculado para cada especie (excluidas las especies con  $F_i < 10$ ). \* = especies con diferencias significativas (analizado solo para las especies con error de muestreo  $\leq 10\%$ ).

**Figura 17.** Sustrato libre para crecimiento en torno a los juveniles en los cuatro arrecifes. Valor de frecuencia relativa calculado para cada especie (excluidas las especies con  $F_i < 10$ ).

**Figura 18.** Organismos interactuando con los juveniles en los cuatro arrecifes. Valor de frecuencia relativa calculado para cada especie (excluidas las especies con  $F_i < 10$ ). \* = especies con diferencias significativas (analizado solo para especies con error de muestreo  $\leq 10\%$ ).

**Figura 19.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *A. agaricites*.  $\rightarrow$ : Dependencia débil.  $\rightarrow$ : Dependencia media.  $\rightarrow$ : Máximo valor de dependencia para la especie.  $- \rightarrow$ : Independencia.

**Figura 20.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *L. cucullata*.  $\rightarrow$ : Dependencia débil.  $\rightarrow$ : Dependencia media.  $\rightarrow$ : Máximo valor de dependencia para la especie.  $- - \rightarrow$ : Independencia.

**Figura 21.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *P. astreoides*. → : Dependencia débil. → : Dependencia media. → : Máximo valor de dependencia para la especie. - - -> : Independencia.

**Figura 22.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *S. siderea*. → : Dependencia débil. → : Dependencia media. → : Máximo valor de dependencia para la especie. - - -> : Independencia.

**Figura 23.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *F. fragum*. → : Dependencia débil. - - -> : Independencia.

**Figura 24.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *A. lamarcki*. → : Dependencia débil. → : Dependencia media. - - -> : Independencia.

**Figura 25.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *M. cavernosa*. → : Dependencia débil. → : Dependencia media. → : Máximo valor de dependencia para la especie. - - - -> : Independencia.

**Figura 26.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *P. porites*. → : Máximo valor de dependencia para la especie. - - -> : Independencia.

**Figura 27.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *A. tenuifolia*. → : Dependencia débil. → : Dependencia media. → : Máximo valor de dependencia para la especie. - - -> : Independencia.

**Figura 28.** Plano factorial del ACM representando el microhábitat de las especies. 1: *A. agaricites*. 2: *L. cucullata*. 3: *P. astreoides*. 4: *M. cavernosa*. 5: *F. fragum*. 6: *A. lamarcki*. 7: *S. siderea*. 8: *P. porites*. 9: *A. tenuifolia*. Cont: continental. Oce: oceánico. 2-8m: somero. 10-16m: medio. 18-24m: profundo. NO: sustrato ocupado. SI: sustrato libre. Ex: expuesto. Crip: críptico. CM: coral muerto. RC: roca. CAJ: cascajo. ARj: alga roja. ///: inclinado. !!!: vertical. ---: horizontal. Nula: sin sedimento acumulado. Dis: dispersa. Mod: moderada. Alt: Alta. Na: Sin sedimento. Cal: calcáreo. LimA: limo arcilloso. Are: arenoso.

**Figura 29.** Dendograma de agrupación de especies según las condiciones del microhábitat que comparten; utilizando el algoritmo de Bray-Curtis. (Sólo para las especies que presentaron dependencia con las variables del microhábitat y un error de muestreo  $\leq 10\%$ ).

## INDICE DE TABLAS

**Tabla 1.** Tabla de clasificación de las variables independientes tanto físicas como biológicas del microhábitat, evaluadas por especie de coral juvenil hermatípico y medidas cualitativamente

**Tabla 2.** Matriz de comparaciones realizadas entre la frecuencia de juveniles y las variables físicas y biológicas usando la prueba Chi-cuadrado para tablas de contingencia.

**Tabla 3.** Abundancia (expresada por el valor de frecuencia relativa) para cada una de las especies encontradas en los cuatro arrecifes, organizadas en forma descendente. Las especies resaltadas son las muestreadas con un error  $\leq 10\%$ . -: No definido en la literatura.

**Tabla 4.** Abundancia del total de juveniles en cada rango de profundidad y las islas (**Total**). Para cada especie se incluye la frecuencia de individuos en cada rango. Fi = frecuencia absoluta. Fr = frecuencia relativa en %.

**Tabla 5.** Relación entre las condiciones físicas y biológicas del microhábitat. P = prueba  $\chi^2$  para tablas de contingencia. C = coeficiente de contingencia para variables con  $p < 0.05$ . Y = corrección de Yates. \* = dependencia significativa.

**Tabla 6.** Comparación de la frecuencia de juveniles en los cuatro tipos de sustrato para especies muestreadas con error  $\leq 10\%$ , H de Kruskal-Wallis. \* = diferencias significativas. Se presenta la desviación estándar de los datos en cada una de las categorías de la variable para cada especie.

**Tabla 7.** Comparación de la frecuencia de juveniles en sustratos expuestos y crípticos para especies muestreadas con error  $\leq 10\%$ , U de Mann-Whitney. Se presenta la desviación estándar de los datos en cada una de las categorías de la variable para cada especie.

**Tabla 8.** Comparación de la frecuencia de juveniles en sustratos inclinados, horizontales y verticales para especies muestreadas con error  $\leq 10\%$ , H de Kruskal-Wallis. Se presenta la desviación estándar de los datos en cada una de las categorías de la variable para cada especie.

**Tabla 9.** Comparación de la frecuencia de juveniles en sustratos con acumulación de sedimentos de diferente tipo para especies muestreadas con error  $\leq 10\%$ , H de Kruskal-Wallis. Se presenta la desviación estándar de los datos en cada una de las categorías de la variable para cada especie.

**Tabla 10.** Comparación de la frecuencia de juveniles en sustratos con sedimentos acumulados en diferentes cantidades para especies muestreadas con error  $\leq 10\%$ , H de Kruskal-Wallis. Se presenta la desviación estándar de los datos en cada una de las categorías de la variable para cada especie.

**Tabla 11.** Comparación de la frecuencia de juveniles en sustratos libres y ocupados por otros organismos bénticos para especies muestreadas con error  $\leq 10\%$ , U de Mann-Whitney. Se presenta la desviación estándar de los datos en cada una de las categorías de la variable para cada especie.

**Tabla 12.** Comparación de la frecuencia de juveniles interactuando con otros organismos bénticos para especies muestreadas con error  $\leq 10\%$ , H de Kruskal-Wallis. \* = Diferencias significativas. Se presenta la desviación estándar de los datos en cada una de las categorías de la variable para cada especie.

**Tabla 13.** Relación entre el ambiente arrecifal y las variables del microhábitat. P = probabilidad  $\chi^2$ . C = coeficiente de contingencia para variables con  $p < 0.05$ . F = prueba exacta de Fisher. Y = corrección de Yates. \* = dependencia significativa. ^ = especies con variables con dependencia entre si.

**Tabla 14.** Relación entre la profundidad y las variables del microhábitat. P = probabilidad  $\chi^2$ . C = coeficiente de contingencia para variables con  $p < 0.05$ . F = prueba exacta de Fisher. \* = dependencia significativa. ^ = especies con variables dependientes.

**Tabla 15.** Relación entre las variables del microhábitat. P = prueba  $\chi^2$  para tablas de contingencia. C = coeficiente de contingencia para variables con  $p < 0.05$ . Y = corrección de Yates. F = Prueba exacta de Fisher. \*=Dependencia significativa. ^=especies con variables con dependencia entre si.

## RESUMEN

Algunos estudios han sugerido que la abundancia y distribución de los juveniles de corales hermatípicos en ciertas áreas arrecifales del mundo son el resultado de las interacciones entre el medio físico donde habitan los individuos y las características de la historia de vida de las especies, sin embargo ningún estudio ha confirmado estas ideas. En arrecifes colombianos de igual forma nunca se ha explorado si existe relación de dependencia entre la presencia de juveniles y las condiciones que caracterizan el microhábitat. Con el objetivo de evaluar la relación entre la frecuencia de juveniles de corales hermatípicos y las propiedades del microhábitat, se cuantificó en el Caribe colombiano la abundancia relativa de los individuos juveniles y se identificaron las diversas condiciones físicas y biológicas del microhábitat bajo las cuales sobreviven; para ello se empleó el método de muestreo por cuadrantes de 1m<sup>2</sup> a lo largo del gradiente de profundidad, en cuatro arrecifes, dos ubicados en islas oceánicas (San Andrés y Providencia) y dos en continentales (Isla Fuerte e Isla Grande). Se encontró que la sobrevivencia de juveniles de corales escleractíneos, está determinada por las interacciones entre los factores físicos y biológicos del hábitat tanto a macro como a micro escala y de las características de la historia de vida de las especies. Las especies incubadoras de larvas como *Agaricia agaricites*, *Leptoseris cucullata* y *Porites astreoides* fueron los juveniles dominantes en la comunidad. Las condiciones definidas como ideales para la sobrevivencia juvenil fueron, excepto la interacción con macroalgas en décadas recientes: ambientes oceánicos, coral muerto como sustrato, superficies expuestas, inclinadas y sin sedimento acumulado. Los juveniles de *A. agaricites*, *L. cucullata* y *P. astreoides* se encontraron frecuentemente en la mayoría de condiciones del hábitat y su presencia dependió del tipo y cantidad de sedimento acumulado sobre el sustrato. Los juveniles de *P. porites*, *F. fragum*, *M. cavernosa* y *S. siderea* se encontraron con frecuencia media en algunas de las condiciones del hábitat y su frecuencia dependió de la ubicación sobre el sustrato, la disponibilidad del espacio y el ambiente arrecifal. Los juveniles de *A. lamarcki* se encontraron con frecuencia media en algunas de las condiciones del hábitat y evidenciaron la mayor dependencia con el tipo de sedimento y la disponibilidad del sustrato, con dependencia favorable sobre sustratos expuestos sin sedimento acumulado. Por su parte los juveniles de *A. tenuifolia* se encontraron frecuentemente en condiciones del hábitat diferentes al resto de especies, mostrando dependencia favorable con ambientes continentales, en microhábitats con sedimento limo arcilloso e interactuando con macroalgas. El reclutamiento se favoreció en áreas oceánicas respecto a las continentales, debido a la influencia de perturbaciones antrópicas (ríos, sedimentos y proliferación algal) que generan lugares subóptimos para el asentamiento y reclutamiento. En el estudio las

características del sedimento acumulado sobre el sustrato fue el factor que al combinarse con el resto de condiciones del hábitat tuvo mayor influencia sobre la frecuencia de juveniles, éste factor es el que actualmente en el Caribe colombiano, en combinación con factores como disponibilidad de sustrato, interacción con macroalgas, inclinación del sustrato y ubicación de los individuos sobre el mismo, están determinando la presencia y abundancia de juveniles coralinos de diferentes especies.

## ABSTRACT

Some studies have suggested that the frequency and distribution of hermatypic coral recruits in some reefs of the world are the result of the interaction between the habitat and the life history features of the species, although these ideas haven't been ratified. In Colombian reefs no exists studies about this theme and we don't know if the frequency of recruits depends of the microhabitat's conditions. With the goal to evaluate the relationship between frequency of recruits and microhabitat's conditions, we quantified relative abundance of recruits in the colombian Caribbean reefs and we identified the main physical and biological conditions where recruits can survive. We used the plots sample method (square meter) along different depths, in four reefs: two in oceanic islands and two in continental islands (San Andrés and Providencia, Isla Fuerte and Isla Grande). The recruits survive are influence by the interactions between physical and biological habitat factors at macro and micro scale. The brooder species like *Agaricia agaricites*, *Leptoseris cucullata* and *Porites astreoides* were the most abundant species in community. The most favorable conditions for recruitment were: oceanic island, dead coral, exposes substrate, slope substrate and without sediment. *A. agaricites*, *L. cucullata* and *P. astreoides* were frequently in most of habitat conditions and their presence depended of sediment type and amount. *Porites porites*, *Favia fragum*, *Montastraea cavernosa* and *Siderastrea siderea* were frequently in a few habitat conditions and their presence depended of juvenile situation on substrate, available space and reef environment. *Agaricia lamarcki* was found in a few habitat conditions and show the highest dependence with the sediment type and available substrate, with favourable dependence on exposed substrate without sediment. *Agaricia tenuifolia* recruits were frequently in habitat conditions very different with respect to other species, with favourable dependence in continental environments, in substrate with limo sediment and living with algae. The highest recruitment at oceanic islands was a consequence of human disturbs present in continental islands (rivers, sediment and algae proliferation). The sedimentation, combine with other habitat's factors had a highest influence for the frequency of recruits. These factors actually are the most important in Colombian reefs.

## 1. INTRODUCCION

Los arrecifes coralinos son considerados como bancos de diversidad, pues son ecosistemas caracterizados por alcanzar altas productividades (Prahl & Erhardt 1985) y albergar un gran número de organismos que encuentran allí diversidad de recursos, tales como, alimento, zonas de refugio y lugares propicios para completar sus ciclos de vida. Desde hace unas décadas se ha venido ejerciendo sobre ellos una presión ambiental desmedida que amenaza con la desaparición de las especies coralinas (Bak & Nieuwland 1993), como las indicadas en el Libro Rojo de Invertebrados de Colombia y propuestas por el ICRI (*Acropora* sp.); (Ardila *et al.* 2002).

La continuidad de estos ecosistemas depende de muchos factores tanto físicos como biológicos y antrópicos, pero hay un punto clave en la presencia de las comunidades coralinas, que es determinada por el reclutamiento de los juveniles de corales escleractíneos. Los juveniles coralinos son el resultado de un proceso de reproducción sexual que involucra el intercambio genético entre organismos adultos y aumenta la diversidad genética de cada población (Porter & Tougas 2001), lo cual genera una ventaja en términos adaptativos de las especies, puesto que estos juveniles, dependiendo de su carga genética y fenotipo, pueden responder de diferentes formas a cambios en las condiciones ambientales de su hábitat con gran plasticidad. El estudio del reclutamiento es importante para conocer el futuro potencial, es decir, predecir la permanencia de los arrecifes en el futuro (Richmond 1997).

Hasta el momento los patrones de reclutamiento a nivel mundial, especialmente en los arrecifes del Pacífico, han sido estudiados extensivamente y se sabe que la presencia de los juveniles de diferentes especies en los arrecifes esta relacionada con la profundidad (Banks & Harriott 1996; Caley *et al.* 1996; Richmond 1997), el gradiente ambiental de turbidez (Tomascik & Sánchez 1985; Richmond 1997), nivel de deterioro arrecifal (Bak 1999; Sammarco 1991; James *et al.* 2002), competencia por recursos con otros organismos sésiles (Barrios 2000; McCook *et al.* 2001) y la disponibilidad y complejidad del sustrato (Carleton & Sammarco 1987; Gunkel 1997) . Sin embargo aún existen vacíos sobre los requerimientos de las larvas y de los juveniles para sobrevivir en un hábitat determinado; y en Colombia hasta el momento no se ha realizado ningún estudio de este tipo.

Debido a la necesidad de generar propuestas para el manejo y conservación de los arrecifes basadas en la rehabilitación de los sistemas mediante el transplante de ciertas especies

resistentes a determinados factores y en lugares estratégicos dentro del arrecife, el presente estudio buscó entender qué requerimientos poseen las diferentes especies de juveniles para sobrevivir en diversos microhábitats; para ello se investigó acerca de las relaciones entre la presencia y abundancia de cada una de las especies de juveniles de corales hermatípicos y los principales factores físicos y biológicos del microhábitat reportados en la literatura para los arrecifes del Caribe colombiano. Entre las variables del microhábitat analizadas están la disponibilidad de sustrato para el potencial crecimiento del juvenil (involucrando interacciones con macroalgas e invertebrados sésiles) y otras propiedades como tipo e inclinación del sustrato, ubicación del juvenil, tipo de sedimento y cantidad de sedimento acumulado, con el fin de establecer las condiciones generales bajo las cuales pueden sobrevivir en el Caribe colombiano juveniles de diferentes especies, analizando la magnitud de la asociación entre la frecuencia de juveniles y las condiciones de su microhábitat.

El estudio abordó el tema resumiendo la información tomada en los muestreos realizados por Cárdenas (2005), Sepúlveda (2005), Vidal (2005) y Villamil (en pre.), en cuatro islas del Caribe colombiano siguiendo la misma metodología para cada isla (Isla Fuerte, Isla Grande, San Andrés y Providencia) en el 2004.

## **2. MARCO TEÓRICO Y REVISIÓN DE LITERATURA**

El reclutamiento coralino, entendido como el establecimiento de nuevos individuos en el componente reproductor de las poblaciones (Pradel *et al.* 1997), se ha considerado como un proceso clave dentro de los ciclos sucesionales de los arrecifes, puesto que determina la estructura (Harrison & Wallace 1990; Caley *et al.* 1996), renovación y mantenimiento de las comunidades coralinas (Porter & Tougas 2001), proporcionando una entrada directa de nuevos individuos a las poblaciones y favoreciendo el incremento de la variabilidad genética entre poblaciones locales (Ayre & Hughes 2004).

Las poblaciones locales al igual que los arrecifes solo persistirán en el tiempo siempre y cuando el reclutamiento se mantenga. Esto es particularmente importante en aquellos arrecifes que se auto abastecen o se auto mantienen en el tiempo puesto que si la reproducción sexual y el reclutamiento fallan, la población puede llegar a la extinción local (Caley *et al.* 1996).

Los corales escleractíneos pueden reproducirse por vía asexual o sexual. La reproducción asexual puede darse por medio de fragmentación, partenogénesis, desprendimiento de tejido, división de un pólipo en dos y fisión, produciendo nuevas colonias genéticamente idénticas (Richmond & Hunter 1990). Este tipo de reproducción es la forma más eficaz que tienen los corales para crecer y colonizar el sustrato, sin embargo limita la diversidad genética (Richmond 1997; Porter & Tougas 2001). Este tipo de reproducción es más efectivo durante los periodos cuando se incrementan las perturbaciones ambientales (Richmond & Hunter 1990).

La reproducción sexual da origen a nuevas colonias genéticamente distintas, permitiendo la combinación de genes, aumentando las posibilidades de adaptación a diversos ambientes y permitiendo la dispersión larval (Richmond & Hunter 1990; Porter & Tougas 2001). La gametogénesis (desarrollo de espermatozoides y huevos), es el primer paso con el que inicia la reproducción sexual, seguida por la liberación de gametos a la columna de agua, fertilización (fusión de gametos para generar embriones) y el desarrollo de larvas ciliadas capaces de desplazarse (Prahl & Erhardt 1985; Richmond & Hunter 1990; Gilmour 1999).

Las especies de corales hermatípicos pueden ser clasificadas según su modo reproductivo, es decir dependiendo del lugar donde se realice la fertilización de gametos. Los liberadores, son aquellos cuyos gametos se fertilizan en la columna de agua (fertilización externa). Las especies de este grupo se reproducen en uno o dos ciclos por año, presentan una alta tasa de fecundidad (alto número de espermatozoides y huevos), tasa de fertilización baja (número de gametos obtenidos) y generan un intercambio genético alto (Richmond & Hunter 1990). Son especies de gran tamaño, longevas y son las principales constructoras arrecifales (Harrison *et al.* 1984; Knowlton 2001). A este grupo pertenecen *Diploria strigosa* y *Montastraea annularis* (Richmond & Hunter 1990). Por su parte los corales incubadores de larvas presentan fertilización interna, se reproducen varias veces al año siguiendo los ciclos lunares, son colonias pequeñas y tienen ciclos de vida cortos. A este grupo pertenecen *Agaricia* sp., *Favia fragum* y *Porites porites*, las cuales han sido registradas en el Caribe como especies con alto reclutamiento (Richmond & Hunter 1990).

La larva dentro de la columna de agua inicia una etapa de búsqueda de sustratos libres donde poder fijarse, ya que tiene la capacidad de discriminar la información que le ofrece el medio (Chia 1989) a través de señales químicas y mecánicas, las cuales pueden inducir o inhibir su asentamiento. El asentamiento inicia cuando la larva pasa de un estado pelágico a un estado bentónico (Richmond & Hunter 1990) y el reclutamiento arranca cuando la larva

sufre metamorfosis y pasa a ser un pólipo capaz de secretar su exoesqueleto (Richmond & Hunter 1990; Dustan & Johnson 1998). Para asentarse la larva debe sobrevivir la etapa pelágica donde es muy susceptible a cambios de temperatura, salinidad e incluso al ser parte del zooplancton puede ser consumida por otros organismos (Gilmour 1999). Ya en la etapa de reclutamiento el juvenil debe competir con otros organismos por alimento, luz y espacio, soportando variaciones en las condiciones físicas del medio (Gilmour 1999).

El reclutamiento es un componente importante dentro de la historia de vida de las diferentes especies y se considera como el resultado de procesos de reproducción, fecundación, dispersión larval y asentamiento (Hawkins *et al.* 2002). Al igual que las poblaciones coralinas, el reclutamiento es dinámico en tiempo y espacio, siendo los procesos más importantes que influyen la abundancia y distribución de las especies en su estado adulto, los ocurridos durante las primeras fases del ciclo de vida y posteriormente la lucha por la sobrevivencia, luego del asentamiento (Smith 1997).

Se afirma que la estructura de las comunidades es resultado de procesos “estocásticos de reclutamiento”, crecimiento, sobrevivencia de los individuos y de las relaciones socioecológicas regulares entre sus poblaciones específicas y el medio donde se establecen (Dana 1976). Para la mayoría de los arrecifes del mundo se desconoce si el reclutamiento de cada especie de coral es específico a una profundidad determinada y controlado por ciertos factores físicos y/o biológicos, o si es un proceso completamente aleatorio (Mumby 1999).

Cada especie presenta variaciones determinadas por su historia de vida en cuanto a la capacidad de adaptación a diferentes hábitats y microhábitats. Dichas capacidades están relacionadas con las características morfológicas, fisiológicas y ecológicas que caracterizan a cada especie (Jackson 1991). Cada especie tiene un rango de tolerancia menor a ciertos factores, alejándose del óptimo (o subhábitat), y a restricciones espaciales ocasionadas por otras especies mejor adaptadas. Es por esto que las diferencias en la historia de vida entre las especies están reflejadas en la composición taxonómica y morfológica de las comunidades coralinas en el arrecife (Hughes & Jackson 1985).

La definición de hábitat y microhábitat utilizada en este estudio, corresponde a lo sugerido por Jones (1997) y Anthony & Connolly (2004), donde el hábitat es el lugar físico donde vive un organismo y está caracterizado por diferentes recursos y condiciones fisicoquímicas que los organismos pueden aprovechar. El hábitat puede subdividirse en microhábitats, que son

hábitats especializados con un límite de organismos que pueden soportar, dependiendo de la disponibilidad de recursos (capacidad de carga del hábitat). Por su parte la teoría de las historias de vida según Futuyma (1998) está direccionada hacia el entendimiento de las condiciones que favorecen la evolución de las variaciones en los rasgos demográficos por especie, e incluye todos los componentes del éxito reproductivo (número y tamaño de la descendencia), crecimiento, desarrollo, longevidad y las características morfológicas y genéticas, reflejando la interacción entre los rasgos genéticos y las condiciones del medio.

Se sabe que ciertas especies de coral como *A. agaricites*, *P. astreoides* y *L. cucullata* son tolerantes a diferentes condiciones ambientales y tienen una distribución vertical amplia, mientras que otras son tolerantes a condiciones muy restringidas del medio (*Acropora* sp.), puesto que según la especie y sus estrategias de vida las condiciones mínimas para la sobrevivencia, crecimiento y reproducción, varían. Las principales estrategias que se presentan en los corales hermatípicos son las *r* y *k* (Sorokin 1993).

Las especies con estrategia *r* son corales oportunistas, que desarrollan colonias pequeñas o medianas en talla, se reproducen con mayor frecuencia por vía sexual con varios ciclos reproductivos al año, alcanzan pronto la madurez sexual y presentan una vida de corta duración con altas tasas de crecimiento en las etapas tempranas de desarrollo (Sorokin 1993). El éxito como especie del mantenimiento de sus poblaciones, está en la capacidad de reproducirse y reclutar intensamente, por lo que invierten la mayor parte de su energía en reproducción y así sus juveniles aumentan la oportunidad de encontrar sustratos disponibles (generan un trade-off en su reproducción y tasa de crecimiento; Sorokin 1993). Estas especies sobreviven a diferentes tipos de estrés como exposición a baja salinidad (20-27 ppt; Bell *et al.* 1989), altos niveles de sedimentación, eutroficación, temperatura elevada y arrecifes someros (Sorokin 1993). Las especies que presentan esta estrategia son: *Pocillopora damicornis*, *Stylophora pistillata*, *Psammocora contigua*, *Seriatopora hystrix* y *Montipora* sp. en el Indo-Pacífico (Sorokin 1993), y en el Caribe, *Tubastrea* sp., *Oculina difusa* (Prah & Erhardt 1985), *A. agaricites*, *L. cucullata* y *Porites* sp. (Wittenberg & Hunte 1992).

Las especies de estrategia *k* usan la mayor parte de su energía para crecer y posteriormente en reproducción. Su crecimiento no está limitado y las colonias llegan a medir entre 1 y 3 m de diámetro, dependiendo de la disponibilidad de sustrato (Sorokin 1993). Viven por cientos de años, tienen reproducción anual e incluyen los géneros *Montastraea* sp., *Diploria* sp.,

*Siderastrea siderea*, *Stephanocoenia michelinii*, *Meandrina meandrites* y *Dichocoenia stokesi* (Wittenberg & Hunte 1992).

Hay otras especies que tienen una combinación de las dos estrategias, éstas varían según el tipo de medio en el que se encuentren y los diferentes tipos de sustratos duros que lleguen a colonizar, sus pólipos están activos todo el día y presentan varias formas adaptativas. Los géneros que presentan estas características son, *Acropora* sp., *Favia* sp., *Pavona* sp., *Agaricia* sp. (en zonas profundas), *Turbinaria* sp., *Ehinophyllia* sp., *Hydronophora* sp., *Galaxea* sp. y *Goniopora* sp. (Sorokin 1993).

A nivel mundial se han realizado estudios en ecología de juveniles de coral, la mayoría tiene que ver con los procesos de crecimiento (en términos de acumulación de Carbonato de Calcio; Bak 1974), con la distribución y patrones de abundancia de adultos y juveniles (Chiappone & Sullivan 1996; Hughes *et al.* 1999), la determinación de la densidad y diversidad juvenil (Banks & Harriot 1996) y el análisis de los patrones de colonización y mortalidad (Smith 1997; Miller *et al.* 2000). Sin embargo no se han realizado estudios en los que se relacione la frecuencia de juveniles por especie, con factores físicos y biológicos del microhábitat, como las características del sustrato, tipo de sedimento presente en el medio e interacciones con macroalgas, esponjas y otros invertebrados sésiles, expresadas mediante la disponibilidad de espacio, de manera que se determine si realmente existe alguna correspondencia entre estos factores y la presencia de algunas de las especies de juveniles al usar la información de varios arrecifes del Caribe.

Por su parte la mayoría de los trabajos realizados sobre corales en aguas colombianas se han restringido a describir la estructura de la comunidad de las especies coralinas adultas (formadoras de arrecifes; Prah & Erhardt 1985). Solo existen los trabajos de Pizarro (2002) y Ordóñez (2005) que resume los trabajos de Cárdenas (2005), Sepúlveda (2005), Vidal (2005) y Villamil (en pre.), en los que se involucran aspectos poblacionales de corales juveniles en diferentes arrecifes del Caribe colombiano. Pizarro (2002) encontró que corales liberadores como *D. strigosa*, *D. labyrinthiformis* y *C. natans* sufren más con el deterioro arrecifal que las especies incubadoras; que los juveniles de menor talla a pesar de ser los más frecuentes son los que sufren mayor mortalidad parcial y que la afección más frecuente es el recubrimiento por algas. Ordóñez (2005) encontró que la comunidad de juveniles varió significativamente a escala regional, entre arrecifes oceánicos y continentales debido a las perturbaciones antrópicas asociadas a la descarga de aguas continentales, siendo dominantes las especies incubadoras.

En los estudios a nivel mundial que han tratado de definir las relaciones que existen entre la estructura y composición de las comunidades coralinas de adultos y juveniles y diferentes factores ambientales de su medio, se ha encontrado que son muchos los factores físicos, biológicos, geológicos y geográficos que determinan la distribución y presencia de ciertas especies de juveniles y adultos a lo largo de diversos gradientes dentro de los arrecifes coralinos (Veron & Stafford-Smith 2000).

Aunque los principales factores físicos y biológicos que afectan la variabilidad espacial y temporal del asentamiento y reclutamiento incluyen factores físicos como complejidad del sustrato (Chiappone & Sullivan 1996), sedimentación (Richmond 1997), cambios en salinidad, temperatura e incidencia luminica (Bak 1974), exposición a mareas y corrientes, y factores biológicos como la composición biótica de las comunidades (Harriott 1999), competencia con macroalgas e invertebrados sésiles por sustratos disponibles (Mumby 1999), herbivoría sobre macroalgas, ramoneo (Fadlallah 1983), bioerosión y enfermedades causadas por microorganismos (Rogers *et al.* 1984), aún no existe un consenso en el que se señale para cada una de las especies formadoras de los arrecifes cuáles son realmente los factores físicos y biológicos de los que depende su establecimiento y viabilidad dentro de un microhábitat determinado, debido a que la información referente al tema es contradictoria en lo referente a las variaciones en el establecimiento sobre sustratos que difieren en inclinación, exposición, rugosidad y origen (Maida *et al.* 1994; Banks & Harriot 1996), establecimiento sobre sustratos ocupados o no por macroalgas (McCook *et al.* 2001) y la sobrevivencia en medios con diferente carga y tipo de sedimento (Tomascik & Sánchez 1985; Carricat-Ganivet & Merino 2001).

Haciendo énfasis en las condiciones del microhábitat sobre las que se centrará este estudio, están las características del sustrato sobre el cual se encuentran los juveniles. Los estudios realizados referentes a las relaciones entre el asentamiento y las características del sustrato, han empleado diferentes técnicas de muestreo, siendo las más comunes la utilización de sustratos artificiales como platos de vinilo (Maida *et al.* 1994) y bloques de cemento (Fitz *et al.* 2002) o naturales (Gunkel 1997), en los que se identifican las principales características del sustrato sobre el cual se encuentran cada una de las larvas en metamorfosis. Las principales características que han sido analizadas son: la complejidad en términos de la irregularidad del sustrato, ángulo de inclinación (Carleton & Sammarco 1987), orientación (horizontal y vertical; Smith 1997), ubicación del juvenil sobre sustratos expuestos o crípticos (Sakai & Yamazato 1984) y tipo de sustrato (blando, limoso, rocoso, rugoso, liso; Gunkel 1997).

Las larvas muestran ciertas tendencias en cuanto a su asentamiento según las principales características ya nombradas. La mayoría prefieren fijarse sobre sustratos rocosos (duros) con alta irregularidad y sobre coral muerto, puesto que ofrecen un número elevado de microespacios con un alto potencial de adhesión (Wallace & Bull 1982; Gunkel 1997; Smith 1997). Además muchos corales y otros invertebrados sésiles se han encontrado con mayor frecuencia en hábitats crípticos (Sakai & Yamazato 1984; Harrison & Wallace 1990; Avery & Liddell 1997; Gunkel 1997), especialmente en aguas someras donde el exceso de radiación y sedimentos puede inhibir el crecimiento (Bak & Engel 1979; Rogers *et al.* 1984; Maida *et al.* 1994), este podría ser el caso de *Tubastrea coccinea* en el muelle de Punta Betín en Santa Marta y en Gorgona (Azcategui 1996). Según Sakai & Yamazato (1984) las larvas de *Pocillopora damicornis* y *Acropora* sp. se ubicaron en sustratos crípticos, mientras que *Porites* sp. y especies de la familia Faviidae en sustratos expuestos. En cuanto a la inclinación del sustrato sobre el que se ubican las larvas, se ha observado que en aguas someras tienden a buscar sustratos verticales y crípticos, cambiando a horizontales y expuestos al aumentar la profundidad (Birkeland *et al.* 1982; Wallace & Bull 1982; Wallace 1983; Smith 1997; Barrios 2000).

Las diferencias en los patrones de ubicación de las especies de larvas sobre los sustratos están condicionadas por la combinación de factores como selección del sitio por parte de las plánulas, las cuales en el momento de asentarse tienen fototropismo negativo y geotropismo positivo (Fadlallah 1983), tamaño, irregularidad y disponibilidad del sustrato, estacionalidad climática (Gunkel 1997), tolerancia a la sedimentación (Wittenberg & Hunte 1992; Mumby 1999) susceptibilidad a depredación (ramoneo), habilidades para competir por espacio con macroalgas y otros organismos bénticos (Sakai & Yamazato 1984; Baggett & Brighth 1985), mortalidad temprana (Gunkel 1997), profundidad (Birkeland *et al.* 1981; Pizarro 2002; Cárdenas 2005; Vidal 2005; Sepúlveda 2005) y disminución en la intensidad lumínica (Carleton & Sammarco 1987; Maida *et al.* 1994).

Las características de sedimentación del medio, especialmente el tipo y cantidad de sedimentos que se depositan sobre el sustrato, según Gilmour (1999) es uno de los factores más importantes que contribuyen a la degradación del medio y que disminuyen la tasa de reclutamiento y crecimiento. Wittenberg & Hunte (1992), encontraron que en arrecifes eutroficados y con alta sedimentación la abundancia de juveniles es mucho más baja. Se ha encontrado que las altas tasas de sedimentos inhiben el crecimiento coralino de adultos y juveniles (Wittenberg & Hunte 1992), de manera que la disminución en la tasa de crecimiento está relacionada con el gradiente ambiental de turbidez y la carga de

sedimentos (Carricat-Ganivet & Merino 2001). Sammarco (1991) encontró que las larvas de *S. siderea*, *M. cavernosa*, *D. strigosa* y *Meandrina* sp. sobreviven en aguas someras y turbias por segregar altas cantidades de mucus y por la geometría de sus coralites que les permite expeler los sedimentos.

Tomascik & Sánchez (1985) sugieren que la principal variable ambiental que afecta las tasas de crecimiento de los juveniles es el total de materia particulada suspendida en la columna de agua, porque causa ahogamiento de los juveniles, reducción del proceso de calcificación favoreciendo la propagación de macroalgas que compiten con los juveniles y adultos por sustrato y luz, e impidiendo el crecimiento de los juveniles, invadiendo sus tejidos blandos. De esta manera la mayoría de estudios han relacionado la sedimentación y turbidez en la columna de agua, con un descenso en la tasa de crecimiento, debido a la disminución de luz, la cual es la fuente de energía necesaria para que las zooxantelas den al pólipo carbohidratos y ayuden a fijar el Carbonato de Calcio (Tomascik & Sánchez 1985).

Por último está el espacio disponible para el crecimiento de los juveniles, el cual está relacionado con los procesos de interacción biótica con macroalgas y otros invertebrados sésiles que compiten junto con los corales por la ocupación del espacio (Birkeland *et al.* 1981). Se ha aceptado ampliamente que la competencia por espacio y luz entre los corales escleractíneos y organismos béticos como macroalgas, son factores determinantes de la estructura de las comunidades arrecifales, sin embargo hay poca evidencia experimental directa de la competencia entre los dos grupos (McCook *et al.* 2001). El estudio realizado por McCook *et al.* (2001) resume y categoriza las evidencias disponibles concluyendo que los tipos de interacciones entre algas y corales no son solo de tipo competitivo. Así como las macroalgas pueden generar impactos negativos (exclusión) sobre los corales según la intensidad de la competencia, también se presenta un caso excepcional en el que algas rojas costrosas coralináceas facilitan el asentamiento y metamorfosis (Miller & Barimo 2001) lo cual fue comprobado para *Agaricia* sp. por Morse *et al.* (1988).

En el Caribe donde la competencia por espacio libre es más frecuente entre corales y macroalgas (Hughes *et al.* 1999) se presentan interacciones con consecuencias desfavorables para los corales *Montastraea* sp., *M. annularis*, *A. agaricites*, *A. tenuifolia*, *A. palmata* y *P. asteroides* con *Dictyota* sp., *Lobophora variegata*, *Halimeda* sp. y *Halimeda opuntia* (McCook *et al.* 2001); interacciones similares se han observado en Colombia (Barrios 2000; Cárdenas 2005). Sin embargo Hughes (1989) sugiere que la competencia con macroalgas ayuda a mantener la diversidad coralina.

Aunque la mayoría de estudios se han centrado sobre la competencia por espacio entre adultos de corales escleractíneos y macroalgas, se ha demostrado también que algunas algas son competidoras directas para los juveniles de coral (Sakai & Yamazato 1984) sobre todo bajo condiciones de enriquecimiento de nutrientes y cuando hay poco control de las algas por parte de herbívoros (Sammarco 1985; Fitz *et al.* 2002), generando que las tasas de crecimiento de algas aumenten notablemente y como consecuencia, los juveniles escleractíneos queden excluidos del sistema por ahogamiento (Fitzhardince 1988; Wittenberg & Hunte 1992).

De esta manera es evidente que la identificación de las relaciones entre una u otra especie de juvenil coralino y las condiciones del microhábitat bajo las cuales pueden sobrevivir, es una herramienta útil para establecer cuáles son los factores que determinan la composición y renovación de las poblaciones y de la comunidad coralina en algunos arrecifes del Caribe, especialmente en los colombianos. Esta información podría facilitar la recuperación de manera natural de los arrecifes, puesto que el transplante de larvas o juveniles es visto como el mecanismo más apropiado de rehabilitación (Hawkins *et al.* 2002).

### **3. FORMULACIÓN DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACION**

#### **3.1 Formulación del problema**

El crecimiento juvenil de diferentes especies de corales hermatípicos en un hábitat es determinado por su historia de vida y una amplia gama de condiciones ambientales, sin embargo aún no existe un consenso en el que se señale para cada una de las especies formadoras de los arrecifes cuáles son realmente los factores físicos y biológicos del microhábitat de los que depende su establecimiento, desarrollo, permanencia y viabilidad.

En la actualidad no se ha realizado ningún estudio en Colombia en el que se defina la existencia de algún tipo de relación entre cada especie de juvenil coralino y los principales factores físicos y biológicos de su microhábitat. En Colombia hasta el momento se desconoce localmente cuáles son las especies de corales hermatípicos que están reclutando y si existe un vínculo entre la frecuencia de aparición de cada especie de juvenil con las condiciones físicas y biológicas que caracterizan su microhábitat.

### **3.2 Pregunta de investigación**

Entendiendo las condiciones físicas y biológicas del microhábitat, como las características del sustrato, y la disponibilidad de área para el crecimiento de los juveniles, este estudio pretende responder: ¿bajo que condiciones físicas y biológicas del microhábitat se presentan las diferentes especies de juveniles de coral hermatípico y cuáles de éstas condiciones están más relacionadas con la presencia y abundancia de cada especie, en ambientes oceánicos y de la plataforma continental del Caribe colombiano?

### **3.3 Justificación de la investigación**

Debido a la gran degradación y necesidad de rehabilitar los ecosistemas arrecifales se hace necesario entender qué requerimientos poseen las diferentes especies de juveniles de coral, para sobrevivir en diferentes microhábitats. El aporte de esta investigación será una herramienta clave para identificar los factores físicos y biológicos que determinan las variaciones en la frecuencia de aparición de juveniles de diferentes especies, en el Caribe colombiano, y los microhábitat óptimos y subóptimos en los que pueden sobrevivir las especies desde el momento en el que la larva es liberada a la columna de agua, hasta que el juvenil alcanza su talla reproductiva y puede ser observado dentro de la comunidad arrecifal.

## **4. OBJETIVOS**

### **4.1 General**

Evaluar la relación entre la frecuencia de juveniles de corales hermatípicos con las propiedades del sustrato y disponibilidad de espacio, presentes en el microhábitat donde sobreviven los juveniles en ambientes oceánicos y de la plataforma continental del Caribe colombiano.

### **4.2 Específicos**

1. Caracterizar las condiciones del sustrato y del espacio disponible del microhábitat bajo las cuales se presentan cada una de las especies de juveniles más abundantes.
2. Describir y evaluar la magnitud de la relación entre las propiedades del sustrato y la disponibilidad de espacio, con la abundancia de juveniles de corales hermatípicos.

## 5. MATERIALES Y METODOS

### 5.1 Area de estudio

El estudio se llevó a cabo en cuatro arrecifes del Caribe colombiano; dos, en islas ubicadas en la plataforma continental (Isla fuerte e Isla Grande), influenciadas por el aporte de agua dulce de los ríos Sinú, Atrato y Magdalena y los otros dos, en islas ubicadas en la plataforma oceánica (San Andrés y Providencia), que recibe un menor aporte directo de agua dulce (Prahl & Erhardt 1985; Díaz *et al.* 1995); (**Figura 1**).

#### 5.1.1 Plataforma continental

Isla Grande hace parte del archipiélago de las Islas del Rosario, localizado en el Parque Nacional Natural Corales del Rosario y San Bernardo (PNNCRS; 10°15'-9°35'N - 75°47'-75°50' W) al suroeste de Cartagena. El arrecife norte de Isla Grande, donde se realizó el estudio, corresponde a las coordenadas 10°10'21" N y 75°42'36" (**Figura 1**). El archipiélago está formado por nueve islas e islotes que corresponden a antiguos arrecifes que actualmente ya no están sumergidos (Cano & Valderrama 1996; Díaz *et al.* 2000).

El clima del archipiélago es tropical seco con una temperatura anual promedio de 27°C (T° mínima = 20.8°C, T° máxima = 31.7°C). Presenta a lo largo del año una época seca (diciembre-abril), de transición (mayo-julio) y lluviosa (agosto-noviembre; Leble & Cuignon 1987) que es justamente cuando el oleaje se hace más fuerte en el norte-noroeste por la influencia de los vientos Alisios (Leble & Cuignon 1987), mientras que en la época seca dominan los vientos Alisios del noreste. Según la época del año (lluviosa) la costa norte del Caribe colombiano es bañada por las corrientes del Caribe y la contracorriente de Panamá, siendo importantes en la dispersión de los sedimentos del río Magdalena a través del Canal del Dique (Leble & Cuignon 1987), el cual es el afluente de mayor importancia para el archipiélago (caudal del canal del Dique = 455,32 m<sup>3</sup>/s, delta = 5 Km y caudal del río Magdalena = 7149,53 m<sup>3</sup>/s; INVEMAR 2000; Garay 2001). La salinidad es de 35‰ pero disminuye a 30‰ por la influencia de las aguas dulces (Cendales 1999).

El lado sur de isla grande (sotavento) es una zona muy lodosa debido al aumento en la cantidad de sedimento de origen fluvial y terrestre (Cendales 1999), donde no se encuentran arrecifes verdaderos, si no parches coralinos de gran tamaño, rodeados por fondos arenolodosos (Leble & Cuignon 1987; Cano & Valderrama 1996). En la zona norte (terrazas de barlovento, donde se realizó el estudio) se presenta una cresta arrecifal menor a 10m de ancho, que funciona como protección para la isla. Hacia mar abierto, se presenta un talud

con cobertura coralina que desciende hasta más de 25m de profundidad (Cano & Valderrama 1996).

La zonación coralina de la isla esta caracterizada por el dominio de *M. annularis*, *A. tenuifolia* y *P. astreoides*, junto con parches coralinos deteriorados de *A. palmata* y gran cobertura de macroalgas como *Dictyota* sp., *Halimeda* sp. y *Caulerpa* sp. (Alvarado *et al.* 1989). En la zona somera se encuentran *P. porites* y *P. astreoides* junto con *Dictyota* sp. Por debajo de los 7m se encuentra una franja de transición de *A. palmata* y *M. annularis*, y a los 18m se observa *A. tenuifolia* (Díaz *et al.* 2000). Se ha reportado que las especies más importantes y con mayor cobertura son *A. agaricites*, *P. astreoides*, *L. cucullata* y *M. franksi* (Cárdenas 2005).

Isla Fuerte hace parte del cinturón diapírico del Sinú (originando en el Terciario) y del complejo arrecifal de Bajo Bushnell y Bajo Burbujas sobre la plataforma continental sur-central del Caribe colombiano (9° 23'N - 76° 11'W), a 11km de la costa (Díaz *et al.* 1996; **Figura 1**). Sus formaciones arrecifales son de origen Pleistocénico y Holocénico (11000 y 8000 años A.P.) El arrecife de estudio de isla fuerte (Zona norte) se encuentra en las coordenadas 9°23'15,6" N y 76°10'10,1" W, cerca de la Punta el Ingles.

El clima es semiseco cálido, presenta un régimen de lluvias bimodal influenciado por la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT), con una precipitación total al año de 1300 mm (Díaz *et al.* 1996). Se presenta una estación seca (diciembre-abril) y una estación lluviosa (mayo-noviembre). En la estación seca los vientos Alisios del noreste llegan con mucha más energía porque la ZCIT se encuentra hacia el sur, produciendo oleajes muy fuertes y disminución en la velocidad de la contracorriente del Darién, que es la corriente marina más importante que influencia la zona (Javelaud 1986). Adicionalmente en esta época, la isla es afectada en mayor proporción por la pluma de sedimentación del río Sinú (Javelaud 1986). En la época lluviosa (ZCIT hacia el norte) los vientos Alisios del norte son más suaves, permitiendo que aumente la intensidad de la cortacorriente del Darién y por ende disminuye el efecto de la pluma del río Sinú, aunque las lluvias y el caudal del río aumenten (IGAC 1975; Javelaud 1986).

La temperatura media anual es de 27°C (T°mín = 25°C, T° máxima = 30°C). La salinidad mínima es de 28 ‰ y la máxima de 36‰ (IGAC 1975). Isla fuerte esta influenciada por los aporte fluviales del río Sinú (caudal promedio anual = 450 m<sup>3</sup>/s y aportes de sólidos suspendidos totales = 5249,2 ton/día; CIOH 1990), Atrato (caudal medio = 2366.13 m<sup>3</sup>/s) y

Magdalena (caudal de promedio de 7.146 m<sup>3</sup>/s; INVEMAR 2000). La cantidad de sólidos suspendidos totales ha aumentado desde 1938 debido al cambio en la desembocadura del río Sinú; actualmente y desde 1952 desemboca en el sector de Tinajones (antes en la Bahía de Cispatá; Robertson 1989; Molina *et al.* 1994).

La zona arrecifal de Isla Fuerte es de ≈28 km<sup>2</sup>, con el 90% de formaciones coralinas sumergidas. Toda la isla está rodeada por una terraza arrecifal somera más extensa en la zona occidental. Al oeste y suroeste hay dominio de corales mixtos, siendo los más importantes *M. cavernosa*, *M. franksi*, *C. natans* y *D. labyrinthiformis*. La parte norte de la isla se caracteriza por tener un talud pronunciado, formado por un arrecife franjeante con una zonación coralina típica del Caribe (Díaz *et al.* 2000). En el sur y el este, el impacto del oleaje es menor por lo que hay una zona de pastos marinos y algas a consecuencia de la alta acumulación de sedimentos.

El área de muestreo se ubicó en la parte norte donde se observó alta proliferación algal (*Dictyota* sp.) sobre todo de 6-14m y gran acumulación de sedimentos limo arcillosos apartir de los 16m (Sepúlveda 2005). En el nivel somero hay dominancia de *Halimeda opuntia* y más adelante, la terraza es dominada por *S. siderea* y *Montastrsea* sp. En el nivel profundo se observa mayor dominancia de *A. tenuifolia*, *A. agaricites*, *L. cucullata* y *P. porites* (Díaz *et al.* 2000).

### **5.1.2 Plataforma oceánica**

Conformada por dos ecorregiones: Caribe oceánico y el archipiélago de San Andrés y Providencia (**Figura 1**). El archipiélago se encuentra relativamente libre de la influencia de sedimentos fluviales y efectos de surgencia. Las islas y la plataforma submarina son de origen coralino, compuestas por calizas arrecifales formadas desde el Oligoceno-Mioceno (36.6 y 23.7 millones de años; Díaz *et al.* 1995).

La isla de San Andrés (plataforma oceánica) está localizada en las coordenadas 12° 32' N, 81° 43' W en el Caribe occidental a unos 800 Km. del continente colombiano (**Figura 1**). Se halla separada de la plataforma continental más cercana, por profundidades superiores a los 1000m (Díaz *et al.* 1995). Su origen geológico viene de la actividad constructora de estructuras calcáreas por parte de pólipos coralinos desde el Mioceno y de procesos relacionados con actividad volcánica. El muestreo se realizó en un arrecife ubicado en la terraza arrecifal de sotavento (Costado occidental), llamado "Nirvana" ubicado en las

coordenadas 12°30'01" N y 81°45'.56" W, donde se encuentra una de las mejores formaciones coralinas de la isla.

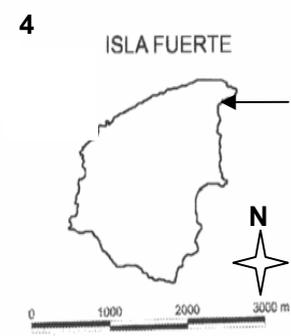
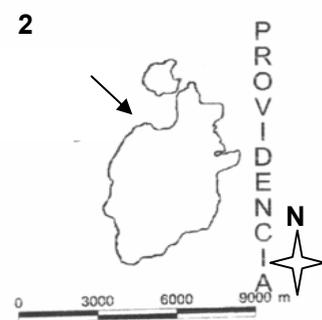
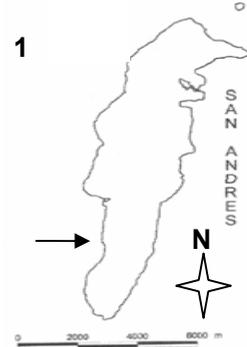
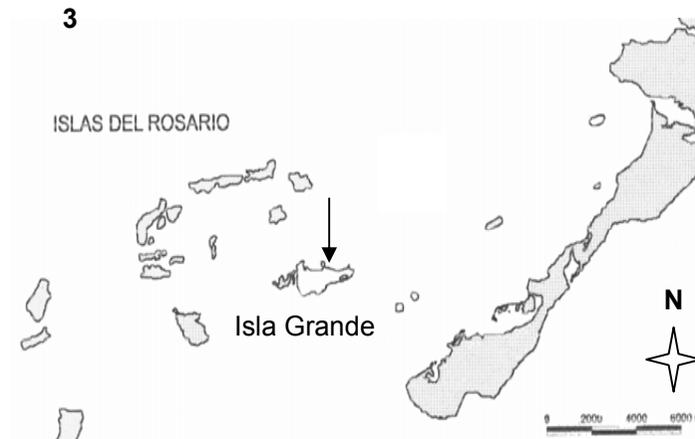
El clima es semiárido, con una temperatura media anual de 27.4°C. Se diferencian dos periodos climáticos: seco y lluvioso. La época seca va de febrero a abril y la lluviosa de mayo a diciembre con una precipitación promedio anual de 1900-1999mm. La humedad relativa varía entre 77% y 82% (Díaz *et al.* 1995). Los vientos Alisios NE y ENE soplan con mayor intensidad de noviembre a abril y en junio-julio, mientras que en mayo y septiembre-octubre los vientos disminuyen su intensidad. Ocasionalmente la isla es afectada por huracanes que generan fuertes marejadas y oleajes, que golpean el lado occidental de la isla (sitio de muestreo del estudio), menos protegido por la falta de una barrera arrecifal (Díaz *et al.* 1995).

Las terrazas de sotavento (lado occidental de la isla) se dividen en tres: Terraza sumergida superior con pavimento calcáreo desnudo o recubierto de algas, octocorales y esponjas (Díaz *et al.* 1996). Terraza sumergida inferior (inicia de 3-6m hasta 8-9m, donde predomina una llanura arenosa, luego de una pendiente). Luego desde los 12m se encuentra un tapete coralino muy diverso (*D. cylindricus*, *D. labyrinthiformis*, *D. strigosa*, *C. natans* y *Montastraea* sp.). La terraza termina súbitamente a los 20-22m con una pendiente vertical cubierta por coral y sedimentos hasta los 35m; después el talud con sedimento fino de origen biológico se precipita hasta los 500m (Díaz *et al.* 1995; Pizarro 2002).

Providencia tiene aproximadamente 20 Km<sup>2</sup> de extensión (**Figura 1**), su origen es resultado de la actividad volcánica y comparte con Santa Catalina una plataforma marina somera en la cual hay un gran desarrollo de formaciones coralinas (Márquez 1987). El complejo arrecifal de Providencia data del Holoceno (0.01 millones de años) y se asentó sobre una plataforma calcárea que corresponde a un antiguo atolón del Mioceno (23.7 millones de años; Geister 1983). La zona de estudio se encuentra sobre las coordenadas 13°23'54.6" N y 81°23'57" W.

El clima es seco con una temperatura promedio anual de 25°C (Márquez 1987; Márquez 1992). Los vientos dominantes del este y noreste (influenciados por los vientos Alisios del noreste) dividen a Providencia en un costado oriental seco y uno occidental húmedo (donde se realizó el estudio). La precipitación es de régimen monomodal diferenciándose una época seca (diciembre-junio) y una lluviosa (octubre-noviembre). La salinidad varía de 35.9–36.3%. Las mareas son semidiurnas y poco intensas por lo que se ha permitido el desarrollo del complejo arrecifal a poca profundidad (Márquez 1987).

El lado occidental de sotavento está sometido ocasionalmente a fuertes oleajes y recibe influencias terrestres a través de arroyos estacionales de agua dulce, que llevan sedimentos y materia orgánica de la isla al mar (Geister & Díaz 1997). La fuerte pendiente de la isla y pastoreo intensivo favorecen el lavado del suelo y el aumento en la carga de sedimentos al mar. Allí mismo se presenta una amplia terraza lagunar cubierta por sedimentos y praderas de fanerógamas. En la zona somera se distinguen algas pétreas y carnosas, *A. palmata* muerta en pie, *M. complanata* y zoantideos. En el nivel medio (12-15m) la terraza prearrecifal presenta un fondo desprovisto de sedimentos, con cobertura de corales mixtos dominados por el género *Diploria* sp., *M. annularis*, *D. stokesi*, *P. asteroides* y octocorales. En las zonas más profundas la cobertura de corales masivos como *M. cavernosa*, *M. annularis*, *D. labyrinthiformis* y *C. natans* aumenta, al igual que las esponjas y octocorales (Márquez 1987, Díaz *et al.* 2000).



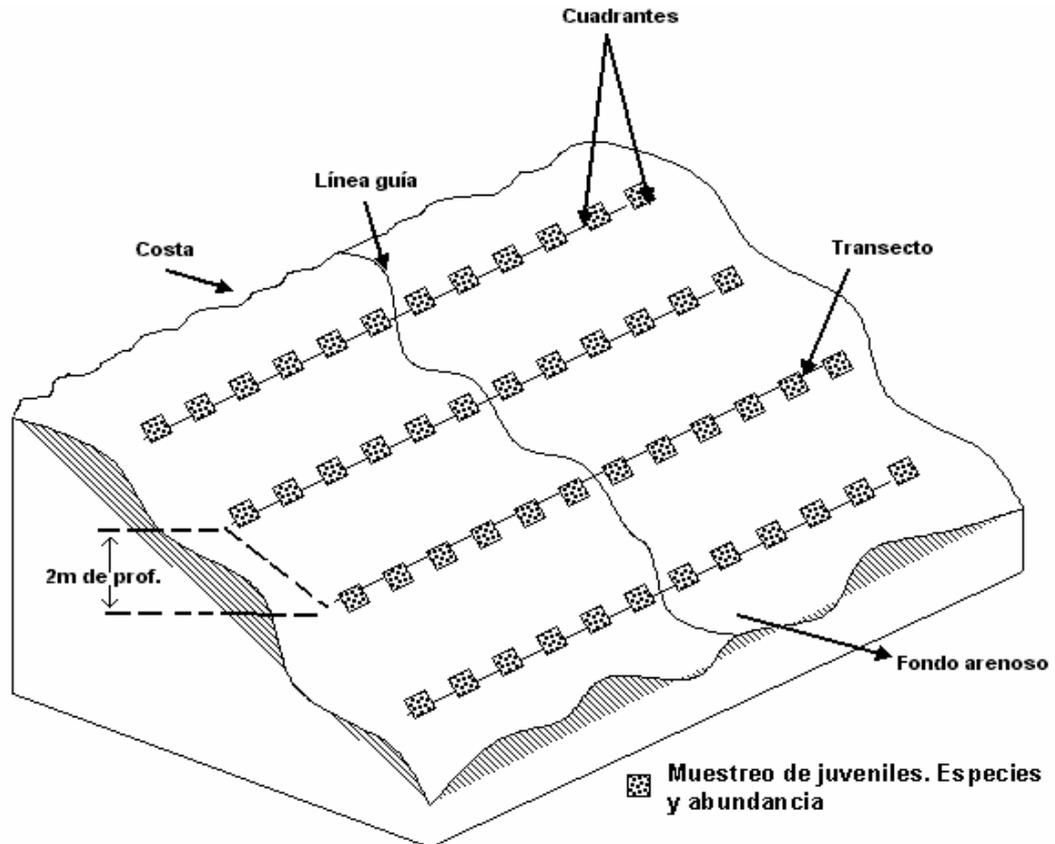
**Figura 1.** Mapas indicando las zonas de muestreo. Ubicación de los arrecifes de 1. San Andrés. 2. Providencia. 3. Isla Grande. 4. Isla Fuerte. Las flechas indican la ubicación de los arrecifes cuantificados.

## 5.2 Fase de campo

Para establecer la composición y abundancia de las especies de juveniles de corales hermatípicos, se realizó el muestreo entre el 23 de enero y el 11 de febrero de 2004 en San Andrés, Providencia, Isla Fuerte e Isla Grande

Se cuantificó la abundancia de juveniles en cada arrecife siguiendo el método del transecto lineal (Sakai & Yamazato 1984; Smith 1997; Miller *et al.* 2000) combinado con el muestreo mediante cuadrantes, para así lograr capturar datos del mayor número de especies de juveniles (Ramírez *et al.* 2002). Para esto se trazó una línea guía desde la parte más profunda del arrecife (donde termina el arrecife o empieza el fondo arenoso) hasta la costa. Perpendicular a la línea guía y cada dos metros de profundidad, se cuantificaron doce cuadrantes de 1m<sup>2</sup>, seis de ellos a cada lado de la línea y separados uno del otro por 1m, hasta completar todo el gradiente de profundidad (hasta donde inicia el fondo arenoso o el límite máximo de buceo a 30m; Cárdenas 2005, Sepúlveda 2005, Vidal 2005 & Villamil *en pre.*). En las dos islas oceánicas (San Andrés y Providencia) se muestrearon los rangos de profundidad somero, medio, profundo y un rango de profundidad mayor o igual a 26m, mientras que en las islas continentales (Isla Grande e Isla Fuerte) se muestrearon los rangos de profundidad somero, medio y profundo. Cada rango de profundidad para todas las islas agrupaba cuatro transectos ubicados a diferentes profundidades (rango somero: transectos ubicados a 2, 4, 6 y 8m; rango medio: transectos ubicados a 10, 12, 14 y 16m; rango profundo: 18, 20, 22 y 24m) exceptuando el rango de mayor profundidad ( $\geq 26\text{m}$ ) que agrupó los datos de tres transectos (26, 28 y 30m de profundidad).

En cada cuadrante se identificaron y cuantificaron los juveniles por especie (composición de la comunidad de corales juveniles y su abundancia) usando las claves diseñadas por Cárdenas *et al.* (*en pre.*); (**Figura 2**).



**Figura 2.** Ubicación de la línea guía perpendicular a la costa y siguiendo el contorno del fondo, localización de los transectos paralelos a la costa, y ubicación de los cuadrantes por cada transecto.

Los juveniles fueron definidos como las colonias menores a 4 cm de diámetro (Bak & Engel 1979; Richmond & Hunter 1990) para especies grandes como los géneros *Montastraea* sp., *Diploria* sp. y especies como *S. siderea* entre otras. Para especies pequeñas como *P. astreoides* y *F. fragum* los juveniles fueron definidos como aquellos que presentaban menos de 2 cm de diámetro, de acuerdo con el tamaño mínimo reproductivo reportado para las especies (Bak & Engel 1979, Harrison & Wallace 1990, Richmond & Hunter 1990, Miller *et al.* 2000). Para las especies con tamaño mínimo reproductivo no reportado, se usó el diámetro promedio de los adultos, encontrados en claves de identificación (Rützler & Macintyre 1982) para determinar los juveniles. De este modo, para las especies de corales adultos que presentaban un diámetro promedio inferior a 15cm, sus juveniles fueron definidos como individuos con diámetro menor a 2cm. Para las especies de adultos con un diámetro mayor a los 15cm, sus juveniles fueron definidos como individuos con un diámetro máximo de 4cm.

El número mínimo de cuadrantes a muestrear en cada profundidad para cuantificar como mínimo el 75% de la comunidad de juveniles fue estimado por medio de la curva T-S de Ungland, curva colector y curva de especies esperadas de Coleman por Cárdenas (2005), Sepúlveda (2005), Vidal (2005) y Villamil (en pre.). Lo anterior indicó que el muestreo de la comunidad de juveniles en las cuatro islas fue representativo en cada profundidad y para cada arrecife.

A medida que se registraban las especies encontradas por cuadrante, simultáneamente para cada uno de los juveniles de las diferentes especies se observaron y describieron de forma cualitativa las características físicas y biológicas bajo las cuales se encontraba cada juvenil (**Tabla 1**).

**Tabla 1.** Tabla de clasificación de las variables independientes tanto físicas como biológicas del microhábitat, evaluadas por especie de coral juvenil hermatípico y medidas cualitativamente.

Factores físicos y biológicos analizados	Variable	Categorías
<b>Micro escala</b>		
<b>Factor físico:</b> Características del sustrato donde se encontró cada juvenil	Tipo de sustrato	1. Coral muerto: Esqueleto de coral desnudo 2. Roca: matriz consolidada de coral fósil 3. Cascajo: sustrato inestable formado por partículas de origen orgánico e inorgánico <30cm de diámetro 4. Algas rojas coralíneas: algas costrosas, formando un capa rojiza incrustada en el sustrato (Garzón-Ferreira <i>et al.</i> 2002)
	Inclinación del sustrato sobre el que se encontró al juvenil	1. Horizontal: sustrato con inclinación <10° 2. Vertical: sustrato inclinado >80° 3. Inclinado: sustrato >30° y <70° (Adaptado de Carleton & Sammarco 1987; Smith 1997)
	Ubicación del juvenil sobre el sustrato	1. Expuesto: juvenil ubicado sobre el sustrato en un lugar visible y por tanto le llega luz directa 2. Criptico: juvenil sobre sustrato no fácilmente visible, como cuevas, grietas, debajo de colonias de corales adultos, por lo tanto no le llega luz directa (Adaptado de Sakai & Yamazato 1984, Maida <i>et al.</i> 1994)
	Tipo de sedimento acumulado sobre el sustrato o sobre el juvenil de acuerdo a su textura al tacto	1. Calcáreo: partículas de sedimento de origen algal o coralino >4mm 2. Arenoso: partículas de origen orgánico <4mm y >1mm 3. Limo arcilloso: textura lodosa, partículas < 1mm 4. Sustrato libre de sedimento
	Cantidad de sedimento acumulado que se encuentra alrededor del juvenil o sobre él (medida con regla vertical al sustrato)	1. Sin sedimento acumulado: sin ningún tipo de sedimento acumulado 2. Disperso: capa de sedimento poco visible, <1mm 3. Moderado: capa de sedimento >2mm y <1cm 4. Alto: capa de sedimento >1cm y <5cm
	<b>Factor biológico:</b> Sustrato disponible en torno al juvenil para su crecimiento y por tanto sin potenciales competidores	Sustrato libre de otros organismos benthicos en un perímetro de máximo 4cm alrededor del juvenil
<b>Macro escala</b>		
<b>Area arrecifal</b>	Ambiente donde se encontró el juvenil	1. Oceánico: San Andrés y/o Providencia 2. Continental: Isla Grande y/o Isla Fuerte
<b>Profundidad</b>	Rango de profundidad donde se encontró el juvenil	1. Somero: 2-8m 2. Medio: 10-16m 3. Profundo: 18-24m 4. >26m y <30m

### 5.3 Fase de análisis de datos

Los datos tomados durante el muestreo se organizaron en una matriz de una hoja de cálculo (Excel), teniendo en cuenta para cada juvenil el ambiente arrecifal donde se encontró (agrupando los datos de las cuatro islas en ambiente oceánico y continental), el rango de profundidad (agrupando los datos por transecto en el rango somero, medio y profundo, con cuatro repeticiones en cada uno de los intervalos), especie, tipo de sustrato, ubicación del juvenil sobre el sustrato, inclinación del sustrato, tipo de sedimento, cantidad de sedimento acumulado, sustrato disponible para crecimiento y para los juveniles interactuando con otros organismos, se ingresaron los datos del tipo de organismo; de manera que la matriz de datos organizó para cada juvenil de cada especie las condiciones del microhábitat donde se encontró.

Se calculó la abundancia relativa por especie con la formula:  $F_i = (n_i/N) \times 100$  (donde  $n_i$  = número de juveniles encontrados por especie en la suma de las cuatro islas sin discriminar la profundidad y  $N$  = número total de juveniles encontrados en la suma de las cuatro islas sin discriminar profundidad; Mueller-Danbois & Ellenberg 1974, Matteuci & Colma 1982).

Para discriminar en que rango de profundidad y en que ambiente arrecifal (oceánico o continental) se encontró la mayor frecuencia de juveniles se tabularon los datos de frecuencia absoluta y frecuencia relativa de juveniles por especie y para el total de juveniles (comunidad).

Para analizar en que condiciones físicas y biológicas del microhábitat se encontraron los juveniles de cada una de las especies con mayor frecuencia (para aquellas con frecuencia absoluta >10 individuos), sin discriminar el rango de profundidad y el ambiente arrecifal en el que se encontraron los juveniles, se realizaron histogramas de frecuencia.

Para ver si la frecuencia absoluta de cada especie ( $N$  total en todos los ambientes arrecifales y en todos los rangos de profundidad) era suficiente para realizar los siguientes análisis de comparación entre la frecuencia de juveniles por categoría de cada una de las variables del microhábitat, se probó si el error con el que se muestrearon las especies fue  $\leq 10\%$ , empleando la formula:  $E = (Z\alpha^2)(pq)/n$ , donde  $Z\alpha = 1.96$  al 95% de confianza,  $p$  = proporción de la comunidad que se espera muestrear (75%),  $q = 1-p$  (1-0.75),  $n$  = tamaño de la muestra (número total de individuos por especie en la suma de todos los ambientes

arrecifales y profundidades); (Pita 1996). Si el error era  $\leq 10\%$ , la especie se incluía, de lo contrario la especie no se consideraba.

Se probó la normalidad de los datos con la prueba W de Shapiro-Wilk's y la homogeneidad de varianzas con la prueba de Levene (Sokal & Rohlf 1979) usando el programa SATISTICA 6.0. Puesto que en ningún caso se probó normalidad y homogeneidad de varianzas se utilizó la prueba no paramétrica H de Kruskal Wallis para comparar la frecuencia de juveniles por especie entre las categorías de cada una de las variables físicas y biológicas del microhábitat y para realizar las comparaciones entre las frecuencias de juveniles presentes en cada categoría de las variables independientes (factores del microhábitat) se aplicó la prueba U de Mann-Whitney. Para realizar estas comparaciones se ingresaron los datos en una hoja de cálculo de forma separada para cada especie y para cada variable del microhábitat, teniendo en cuenta el ambiente arrecifal y el rango de profundidad en el que se encontraron los juveniles, agrupando los datos por medio de cada una de las variables del microhábitat (variables independientes).

Para describir y evaluar la magnitud de la dependencia entre la frecuencia de juveniles y las condiciones físicas y biológicas del medio, se aplicó la prueba Chi-cuadrado para tablas de contingencia probando la hipótesis nula de independencia entre las variables, usando el programa SPSS 10.

Tanto para el total de juveniles (sin tener en cuenta su especie) como para cada una de las especies se probó si existía o no, dependencia entre cada una de las variables del microhábitat (microescala), entre las variables físicas a macroescala (ambiente arrecifal y rango de profundidad) y entre las variables a macro escala y micro escala (**Tabla 2**). No todas las combinaciones entre las variables pudieron ser probadas debido a que al cruzar ciertas categorías se presentaban frecuencias observadas iguales a 0 y frecuencias esperadas menores a 5, lo que imposibilita la aplicación de la prueba (Ferrán 2001). Para tablas de contingencia 2 x 2 se aplicó la corrección por continuidad de Yates y cuando por lo menos el 20% de las casillas de las tablas tuvieran una frecuencia esperada menor a 5, se aplicó la prueba exacta de Fisher (Ferrán 2001).

Solo para los casos en los que se probó dependencia estadística entre las variables comparadas, se calculó el coeficiente de contingencia para conocer la magnitud de la dependencia, puesto que el valor de la probabilidad de la prueba Chi-cuadrado no indica el grado de relación entre las variables. El coeficiente de contingencia puede variar entre 0 y 1,

siendo cero el grado de asociación más bajo, que indica una dependencia mínima entre las variables y uno el grado de asociación máximo (Ferrán 2001). Arbitrariamente se consideró que si el valor del coeficiente era muy cercano a cero y menor al tercio de la unidad (0.33), la magnitud de la dependencia era baja. Si el valor oscilaba entre 0.34 y 0.66 la magnitud de dependencia entre variables era media y si era mayor a 0.66, el grado de dependencia era alto.

**Tabla 2.** Matriz de comparaciones realizadas entre la frecuencia de juveniles y las variables físicas y biológicas usando la prueba Chi-cuadrado para tablas de contingencia

Nivel de las comparaciones para probar dependencia entre variables					
Para el total de juveniles (Comunidad)			Por especie		
Comparación entre variables independientes a macro escala	Ambiente arrecifal x profundidad			Ambiente arrecifal x profundidad	
Comparación entre variables independientes a macro y micro escala	Ambiente arrecifal X	Tipo de sustrato	Ambiente arrecifal X	Tipo de sustrato	
		Ubicación del juvenil sobre el sustrato		Ubicación del juvenil sobre el sustrato	
		Inclinación del sustrato		Inclinación del sustrato	
		Tipo de sedimento		Tipo de sedimento	
		Cantidad de sedimento acumulado		Cantidad de sedimento acumulado	
	Sustrato disponible para el crecimiento	Sustrato disponible para el crecimiento			
	Profundidad X	Tipo de sustrato	Profundidad X	Tipo de sustrato	
		Ubicación del juvenil sobre el sustrato		Ubicación del juvenil sobre el sustrato	
		Inclinación del sustrato		Inclinación del sustrato	
		Tipo de sedimento		Tipo de sedimento	
Cantidad de sedimento acumulado		Cantidad de sedimento acumulado			
Sustrato disponible para el crecimiento	Sustrato disponible para el crecimiento				
Comparación entre variables independientes a micro escala	Sustrato disponible para el crecimiento X	Tipo de sustrato	Sustrato disponible para el crecimiento X	Tipo de sustrato	
		Ubicación del juvenil sobre el sustrato		Ubicación del juvenil sobre el sustrato	
		Inclinación del sustrato		Inclinación del sustrato	
		Tipo de sedimento		Tipo de sedimento	
		Cantidad de sedimento acumulado		Cantidad de sedimento acumulado	
	Ubicación del juvenil sobre el sustrato X	Tipo de sustrato	Ubicación del juvenil sobre el sustrato X	Tipo de sustrato	
		Inclinación del sustrato		Inclinación del sustrato	
		Tipo de sedimento		Tipo de sedimento	
		Cantidad de sedimento acumulado		Cantidad de sedimento acumulado	
		Sustrato disponible para el crecimiento		Sustrato disponible para el crecimiento	
Inclinación del sustrato X	Tipo de sustrato	Inclinación del sustrato X	Tipo de sustrato		
	Tipo de sedimento		Tipo de sedimento		
	Cantidad de sedimento acumulado		Cantidad de sedimento acumulado		
	Sustrato disponible para el crecimiento		Sustrato disponible para el crecimiento		
	Tipo de sedimento X		Tipo de sedimento X		

Para analizar de forma simultánea la relación de todas las variables independientes con aquellas especies a las que se les comprobó dependencia entre algunas de las variables del medio y que además presentaron un tamaño muestral significativo (error estándar  $\leq 10\%$ ), se aplicó una prueba de correspondencias múltiples usando STATISTICA 6.0. Con este análisis fue posible reducir la información de las variables a dos dimensiones en un plano factorial (Díaz 2002) y determinar para cada especie el factor que está determinando su presencia.

Para observar la semejanza entre las especies, según las condiciones del microhábitat en las que cada una se presentó con mayor frecuencia, se realizó un análisis de clasificación empleando el método de análisis de grupos (cluster análisis) utilizando el algoritmo de Bray-curtis, ejecutando el programa Biodiversity 2.0. Se realizó un dendograma de agrupación para las especies con frecuencia absoluta superior a 10 y otro para las especies con error estándar  $\leq 10\%$  que con el análisis de contingencia mostraron dependencia entre variables. Para este análisis se ingresaron los datos en una matriz en la que por especie se organizó la frecuencia absoluta de juveniles encontrados en cada una de las categorías de las variables independientes a macro y microescala.

## 6. RESULTADOS

### 6.1 Análisis para la comunidad de juveniles

#### 6.1.1 Abundancia relativa por especie

Se encontró un total de 3000 individuos juveniles en los cuatro arrecifes muestreados desde los 2m hasta los 30m de profundidad, pertenecientes a 40 especies y cinco morfotipos de juveniles que no pudieron llevarse hasta especie, sólo hasta género (por falta de claves de identificación).

Del total de 45 especies (incluyendo los cinco morfotipos de género) 27 fueron incubadoras de larvas (2450 individuos), once fueron liberadoras de gametos (450 individuos) y siete especies cuyo modo reproductivo aún no ha sido definido en la literatura (100 individuos).

Del total de especies dentro de la comunidad ninguna presentó un valor de abundancia relativa superior al 20% (el valor de abundancia máximo fue el de *Agaricia agaricites*, 19.8%; **Tabla 3**). Nueve especies fueron dominantes dentro de la comunidad (>100 individuos), 22 especies fueron intermedias (10-100 individuos) y 14 se consideraron raras (<10 individuos). La especie con la mayor abundancia relativa fue *Agaricia agaricites* que junto con especies como *Leptoseris cucullata* y *Porites asteroides* se mantuvieron dentro de un rango aproximado de abundancia del 10-20%. Especies como *Siderastrea siderea*, *Favia fragum*, *Scolymia* sp., *Agaricia lamarcki*, *Montastraea cavernosa* y *Agaricia fragilis* presentaron valores de abundancia relativa entre el 4–7%. El resto de especies mostraron valores por debajo del 3% de abundancia y seis especies (*Acropora palmata*, *Acropora cervicornis*, *Cladocora arbuscula*, *Madracis* sp., *Mycetophyllia ferox* y *Stephanocoenia* sp.) se encontraron en el valor de abundancia más bajo (0.03%; **Tabla 3**). Sin embargo y a pesar que ninguna especie sobrepasó el 20% de abundancia, la especie que se encontró con mayor frecuencia de juveniles en todos los arrecifes y en todos los rangos de profundidad fue *A. agaricites*, siendo de esta manera la especie que a nivel regional es más abundante.

**Tabla 3.** Abundancia (expresada por el valor de frecuencia relativa) para cada una de las especies encontradas en los cuatro arrecifes, organizadas en forma descendente. Las especies resaltadas son las muestreadas con un error  $\leq 10\%$ . -: No definido en la literatura.

Especie	Modo reproductivo	Fuente	Frecuencia absoluta	Frecuencia relativa (%)
<b><i>A.agaricites</i></b>	Incubador	Van Moorsel (1983)	593	19.77
<b><i>L.cucullata</i></b>	Incubador	Vidal (2005)	354	11.8
<b><i>P.astreoides</i></b>	Incubador	Soong <i>et al.</i> 1991	248	8.27
<b><i>S.siderea</i></b>	Liberador	Szmant (1986)	186	6.2
<b><i>F.fragum</i></b>	Incubador	Szmant-Froelich <i>et al</i> (1985)	173	5.77
<b><i>Scolymia sp.</i></b>	Incubador	Vidal (2005)	136	4.53
<b><i>A.lamarcki</i></b>	Incubador	Van Moorsel (1983)	129	4.3
<b><i>M.cavernosa</i></b>	Liberador	Szmant (1986)	125	4.17
<b><i>A.fragilis</i></b>	Incubador	Richmond & Hunter (1990)	124	4.13
<b><i>P.porites</i></b>	Incubador	Bak & Engels (1979)	88	2.93
<b><i>S.radians</i></b>	Incubador	Fenner (1993)	86	2.87
<b><i>A.tenuifolia</i></b>	Incubador	Van Moorsel (1983)	80	2.67
<i>S.cubensis</i>	Incubador	Vidal (2005)	74	2.47
<i>D.stokesi</i>	Incubador	-	61	2.03
<i>M.lamarckiana</i>	Incubador	Vidal (2005)	49	1.63
<i>A.grahame</i>	Incubador	Van Moorsel (1983)	45	1.5
<i>M.annularis</i>	Liberador	Szmant-Froelich <i>et al</i> (1980)	44	1.47
<i>M.decactis</i>	Incubador	Vidal (2005)	42	1.4
<i>M.aerolata</i>	Incubador	Johnson ( 1992)	41	1.37
<i>M.meandrites</i>	Incubador	Sepúlveda (2005)	38	1.27
<i>M.danaana</i>	Incubador	Vidal (2005)	36	1.2
<i>M.mirabilis</i>	Incubador	Villamil (2005)	32	1.07
<i>E.fastigiata</i>	Incubador	Steiner (1995)	30	1
<i>I.rigida</i>	Incubador	Vidal (2005)	27	0.9
<i>M.angulosa</i>	-	-	27	0.9
<i>M.franksi</i>	Liberador	Van Veghel (1994)	24	0.8
<i>D.labyrinthiformis</i>	Liberador	Wayers <i>et al</i> (1991)	22	0.73
<i>D.strigosa</i>	Liberador	Szmant -Froelich <i>et al</i> 1983	15	0.5
<i>M.faveolata</i>	Liberador	Vidal (2005)	14	0.47
<i>C.natans</i>	Liberador	Steiner 1995	12	0.4
<i>S.michelinii</i>	Incubador	Sepúlveda (2005)	11	0.37
<i>Agaricia sp.</i>	Incubador	Van Moosel (1983)	7	0.23
<i>D.clivosa</i>	Liberador	Soong 1991	6	0.2
<i>S.lacera</i>	Incubador	Vidal (2005)	3	0.1
<i>S.bournonii</i>	-	-	3	0.1
<i>Solenastrea sp.</i>	-	-	3	0.1
<i>M.formosa</i>	Incubador	Vidal (2005)	2	0.07
<i>M.aliciae</i>	Incubador	Villamil (en prep.)	2	0.07
<i>S.hyades</i>	-	-	2	0.07
<i>A.cervicornis</i>	Liberador	Szmant (1986)	1	0.03
<i>A.palmata</i>	Liberador	Szmant (1986)	1	0.03
<i>C.arbuscula</i>	-	-	1	0.03
<i>Madracis sp.</i>	Incubador	Vidal (2005)	1	0.03
<i>M.ferox</i>	Incubador	Szmant (1986)	1	0.03
<i>Stephanocoenia sp.</i>	Incubador	Edwards y Haime (1848)	1	0.03
<b>Total</b>			<b>3000</b>	<b>100</b>

### 6.1.2 Abundancia relativa de juveniles por rango de profundidad y ambiente arrecifal para toda la comunidad coralina

Del total de especies (excluyendo aquellas con una frecuencia absoluta inferior a diez individuos) la mayor abundancia relativa de juveniles sin tener en cuenta su especie, según el rango de profundidad se presentó de 10-16m (35.6%, 1057 individuos; **Tabla 4**), sin embargo los porcentajes de abundancia en todos los rangos presentaron valores muy cercanos (Somero = 22%, Medio = 35.6%, Profundo = 26.6% y  $\geq 26$  m = 15.7%) , mostrando que la distribución de las abundancias del total de individuos juveniles de la comunidad en los diferentes rangos de profundidad no presentan diferencias significativas (Kruskal-Wallis  $p = 0.65$ ,  $H = 0.85$ ,  $N = 6$ ).

En el intervalo somero (2–8 m) la especie que presentó un mayor número de juveniles fue *F. fragum* (78.6% del total de juveniles de la especie), seguida por *I. rigida* (77.8%), y otras especies como *D. strigosa*, *S. michelinii* y *P. asteroides* que presentaron frecuencias superiores al 50% del total de sus juveniles. En el rango medio (10-16m) la mayor frecuencia la presentó *A. tenuifolia* porque de los 80 juveniles encontrados en todo el gradiente de profundidad, 60 individuos (75%) estaban en la profundidad media. En el rango profundo (18–24m) *M. franksi* presentó la mayor frecuencia (91.7%) seguida por *C. natans*, *M. lamarckiana* y *A. grahami* quienes mostraron una abundancia relativa superior al 50%. En el rango de profundidad  $\geq 26$  m y teniendo en cuenta que este rango solo se encontró en las islas oceánicas, ninguna de las especies ubicó más del 41.1% de sus individuos (valor máximo mostrado por *A. lamarcki*) en este rango de profundidad (**Tabla 4**).

A pesar que *A. agaricites* no presentó en ninguno de los rangos de profundidad la mayor frecuencia relativa, si fue la especie que aportó el mayor número de individuos en todos los niveles de profundidad, exceptuando en el rango  $\geq 26$ m, donde *L. cucullata* aportó el mayor número de individuos.

En cuanto a la ubicación de las especies en ambientes oceánicos o continentales, del total de especies (también excluyendo aquellas con  $F_i < 10$ ) la mayor abundancia relativa se presentó en el grupo de islas oceánicas (82.3%; **Tabla 4**) por lo que se comprobó que las diferencias en la abundancia de juveniles entre islas oceánicas y continentales fueron significativas ( $p = 0.04$ , U Mann-Whitney). Especies como *A. fragilis*, *A. grahami*, *M. danaana*, *E. fastigiata*, *I. rigida* y *D. clivosa* fueron exclusivas de las islas oceánicas (**Tabla 4**). Adicionalmente se evidenció que ninguna especie se encontró de manera exclusiva los ambientes continentales.

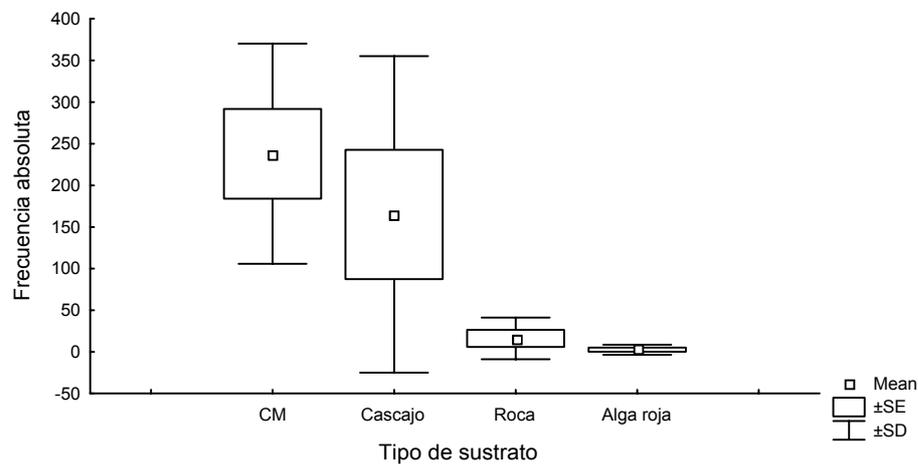
**Tabla 4.** Abundancia del total de juveniles en cada rango de profundidad y el ambiente arrecifal (**Total**). Para cada especie se incluye la frecuencia de individuos en cada rango. Fi = frecuencia absoluta. Fr = frecuencia relativa en %.

Especie	Profundidad								Ambiente			
	2-8 m		10-16 m		18-24 m		≥ 26m		Oceánico		Continental	
	Fi	Fr	Fi	Fr	Fi	Fr	Fi	Fr	Fi	Fr	Fi	Fr
<i>A.agaricites</i>	145	24.5	205	34.6	160	27.0	83	14	430	72.5	163	27.5
<i>L.cucullata</i>	13	3.7	99	28	131	37.0	111	31.4	311	87.9	43	12.1
<i>P.astreoides</i>	125	50.4	100	40.3	22	8.9	1	0.4	153	61.7	95	38.3
<i>S.siderea</i>	47	25.3	59	31.7	53	28.5	27	14.5	166	89.2	20	10.8
<i>F.fragum</i>	136	<b>78.6</b>	33	19.1	4	2.3	0	0	155	89.6	18	10.4
<i>Scolymia</i> sp.	9	6.6	52	38.2	46	33.8	29	21.3	129	94.9	7	5.1
<i>A.lamarcki</i>	3	2.3	28	21.7	45	34.9	53	<b>41.1</b>	128	99.2	1	0.8
<i>M.cavernosa</i>	12	9.6	59	47.2	31	24.8	23	18.4	115	92	10	8
<i>A.fragilis</i>	4	3.2	44	35.5	42	33.9	34	27.4	124	<b>100</b>	0	0
<i>P.porites</i>	33	37.5	40	45.5	13	14.8	2	2.3	69	78.4	19	21.6
<i>S.radians</i>	32	37.2	46	53.5	7	8.1	1	1.2	81	94.2	5	5.8
<i>A.tenuifolia</i>	14	17.5	60	<b>75</b>	6	7.5	0	0	17	21.3	63	78.8
<i>S.cubensis</i>	0	0	25	33.8	30	40.5	19	25.7	65	87.8	9	12.2
<i>D.stokesi</i>	14	23	33	54.1	14	23.0	0	0	51	83.6	10	16.4
<i>M.lamarckiana</i>	2	4.1	11	22.4	26	53.1	10	20.4	46	93.9	3	6.1
<i>A.grahame</i>	0	0	14	31.1	23	51.1	8	17.8	45	<b>100</b>	0	0
<i>M.annularis</i>	5	11.4	26	59.1	5	11.4	8	18.2	38	86.4	6	13.6
<i>M.decactis</i>	0	0	16	38.1	13	30.9	13	31	42	<b>100</b>	0	0
<i>M.aerolata</i>	4	9.8	16	39	13	31.7	8	19.5	40	97.6	1	2.4
<i>M.meandrites</i>	5	13.2	19	50	9	23.7	5	13.2	31	81.6	7	18.4
<i>M.danaana</i>	0	0	8	22.2	17	47.2	11	30.6	36	<b>100</b>	0	0
<i>M.mirabilis</i>	0	0	18	56.3	14	43.8	0	0	28	87.5	4	12.5
<i>E.fastigiata</i>	4	13.3	11	36.7	8	26.7	7	23.3	30	<b>100</b>	0	0
<i>I.rigida</i>	21	77.8	5	18.5	1	3.7	0	0	27	<b>100</b>	0	0
<i>M.angulosa</i>	2	7.4	5	18.5	13	48.1	7	25.9	21	77.8	6	22.2
<i>M.franksi</i>	0	0	2	8.3	22	<b>91.7</b>	0	0	2	8.3	22	<b>91.7</b>
<i>D.labyrinthiformis</i>	9	40.9	9	40.9	4	18.2	0	0	20	90.9	2	9.1
<i>D.strigosa</i>	9	60	4	26.7	2	13.3	0	0	14	93.3	1	6.7
<i>M.faveolata</i>	0	0	5	35.7	7	50	2	14.3	13	92.9	1	7.1
<i>C.natans</i>	0	0	3	25	8	66.7	1	8.3	10	83.3	2	16.7
<i>S.michelinii</i>	6	54.5	2	18.2	0	0	3	27.3	5	45.5	6	54.5
<b>Total</b>	<b>654</b>	<b>22</b>	<b>1057</b>	<b>35,6</b>	<b>789</b>	<b>26,6</b>	<b>466</b>	<b>15,7</b>	<b>2442</b>	<b>82,3</b>	<b>524</b>	<b>17,7</b>

### 6.1.3 Descripción de las condiciones del microhábitat para el total de juveniles dentro de la comunidad (sin discriminar por especie)

#### 6.1.3.1 Tipo de sustrato

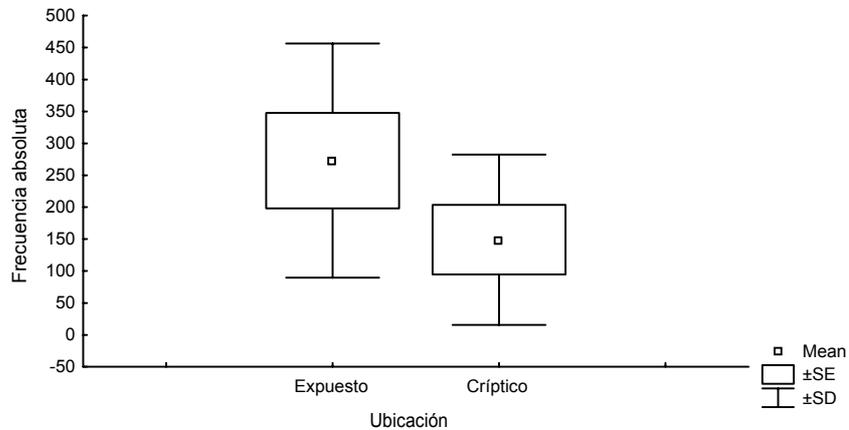
Se encontraron diferencias significativas entre la frecuencia de juveniles en sustratos de diferente tipo (Kruskal-Wallis,  $p = 0.01$ ,  $H = 10.2$ ,  $N = 24$ ). Las diferencias en la abundancia de juveniles sobre coral muerto y cascajo no fueron significativas (Mann-Whitney,  $p = 0.4$ ,  $U = 13$ ) al igual que la abundancia de juveniles sobre cascajo respecto a roca y algas rojas incrustantes ( $p > 0.05$ , U Mann-Whitney). Sin embargo la abundancia de juveniles entre coral muerto y roca (Mann-Whitney,  $p = 0.003$ ,  $U = 0$ ) y algas rojas (Mann-Whitney,  $p = 0.003$ ,  $U = 0$ ) si fue significativamente diferente, lo cual destaca que sin importar la especie la mayoría de juveniles se ubican sobre coral muerto (56.3%) y cascajo (39.9%); (**Figura 3**).



**Figura 3.** Valores promedio de la frecuencia absoluta de juveniles en cada uno de los tipos de sustrato. Los valores son calculados para el total de juveniles observados en los cuatro arrecifes y en todos los rangos de profundidad (somero, medio y profundo).

#### 6.1.3.2 Ubicación sobre el sustrato

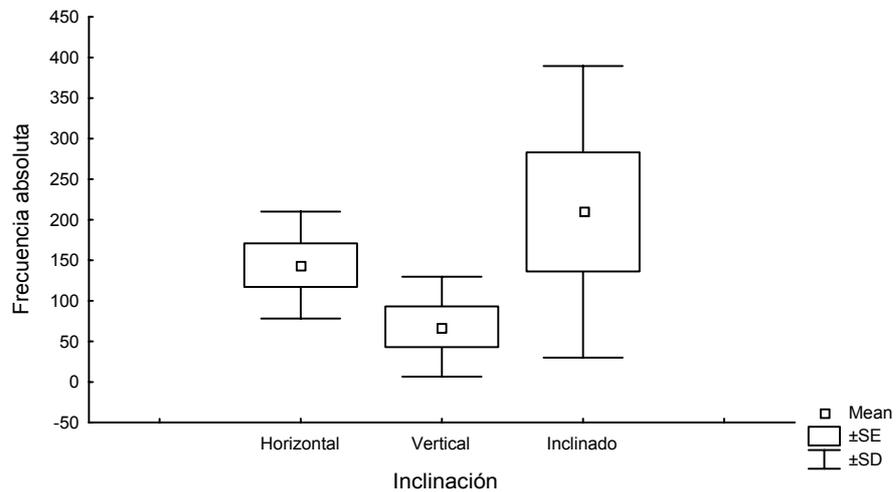
Las diferencias entre la frecuencia de ubicación de los juveniles sobre sustratos expuestos o crípticos no fueron estadísticamente significativas (Mann-Whitney,  $p = 0.1$ ,  $U = 9$ ). En sustratos expuestos se encontraron el 62.4% de juveniles y en crípticos el 37.6% (**Figura 4**).



**Figura 4.** Valores promedio de la frecuencia absoluta de juveniles sobre sustratos expuestos y crípticos. Los valores son calculados para el total de juveniles observados en los cuatro arrecifes y en todos los rangos de profundidad (somero, medio y profundo).

#### 6.1.3.3 Inclinación del sustrato

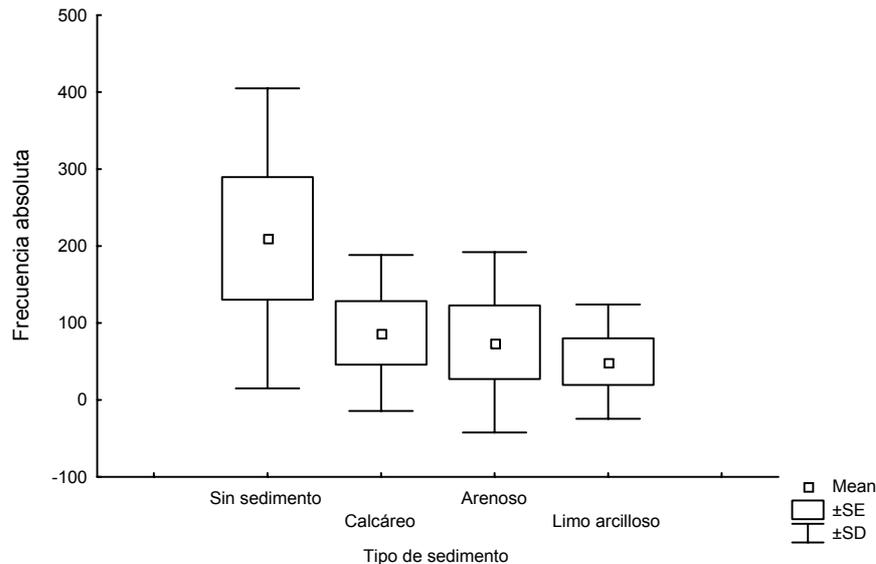
La distribución de las frecuencias en sustratos con diferente inclinación no presentó diferencias significativas (Kruskal-Wallis,  $p = 0.1$ ,  $H = 4.4$ ,  $N = 18$ ). Se encontró que el 50.3% de juveniles se ubicaron sobre sustratos inclinados, el 31.7% en horizontales y el 17.9% en verticales (17,9%); (Figura 5).



**Figura 5.** Valores promedio de la frecuencia absoluta de juveniles sobre sustratos horizontales, verticales e inclinados. Los valores son calculados para el total de juveniles observados en los cuatro arrecifes y en todos los rangos de profundidad (somero, medio y profundo).

#### 6.1.3.4 Tipo de sedimento

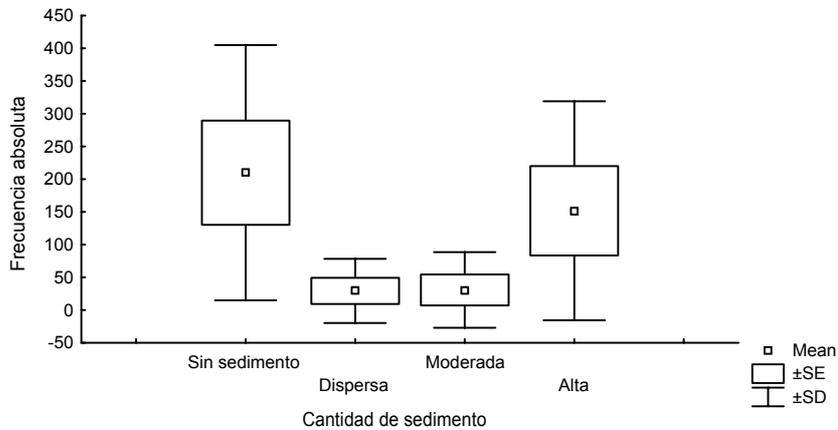
No se comprobaron estadísticamente las diferencias en la abundancia de juveniles ubicados sobre sustratos con diferentes tipos de sedimentos acumulados (Kruskal-Wallis,  $p = 0.2$ ,  $H = 3.8$ ,  $N = 24$ ), no obstante se observó que el 52.8% de juveniles se establecieron sobre sustratos libres de cualquier tipo de sedimento (**Figura 6**).



**Figura 6.** Valores promedio de la frecuencia absoluta de juveniles sobre sustratos con diferente tipo de sedimento acumulado. Los valores son calculados para el total de juveniles observados en los cuatro arrecifes y en todos los rangos de profundidad (somero, medio y profundo).

#### 6.1.3.5 Cantidad de sedimento acumulado

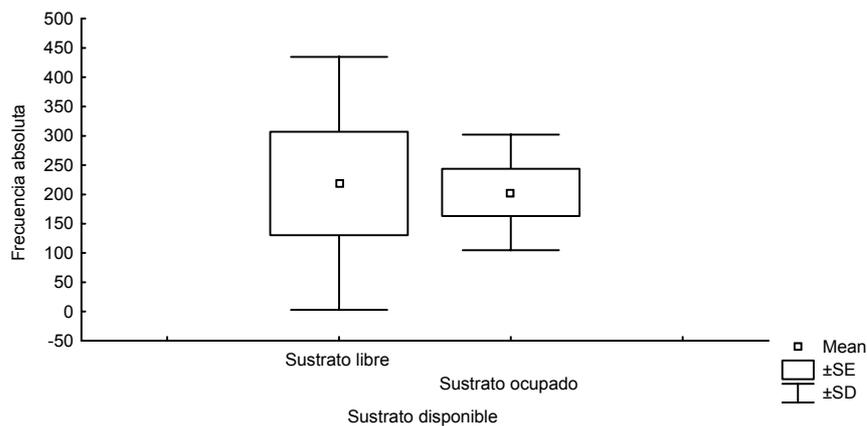
Las diferencias en las abundancias de juveniles encontrados sobre sustratos con sedimentos acumulados en diferentes cantidades no fueron significativas (Kruskal-Wallis,  $p = 0.07$ ,  $H = 6.9$ ,  $N = 24$ ). Pero al comparar por pares la frecuencia de juveniles sobre sustratos sin sedimento, con la frecuencia de individuos en lugares con sedimento acumulado en cantidades dispersas, se comprobó la existencia de diferencias significativas (Mann-Whitney,  $p = 0.04$ ,  $U = 6$ ), entre los juveniles sobre sustratos con sedimento acumulado en cantidades dispersas (52.8%) y los juveniles en sustratos sin sedimento (52.8%); (**Figura 7**).



**Figura 7.** Valores promedio de la frecuencia absoluta de juveniles sobre sustratos con sedimento acumuado en diferentes cantidades. Los valores son calculados para el total de juveniles observados en los cuatro arrecifes y en todos los rangos de profundidad (somero, medio y profundo).

#### 6.1.3.6 Sustrato disponible para crecer

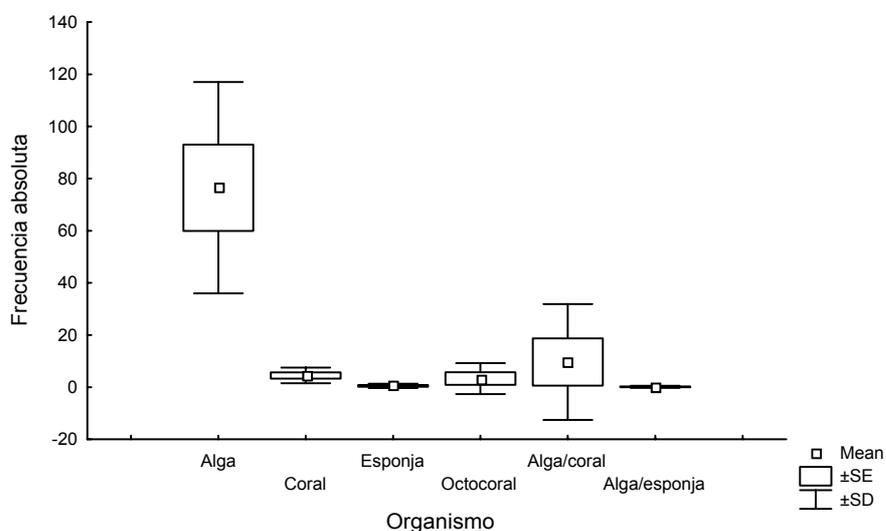
La disponibilidad del sustrato en torno al juvenil, mostró que no hay diferencias entre la frecuencia de individuos en lugares ocupados y no ocupados por otros organismos bénticos (Mann Whitney,  $p = 0.87$ ,  $U = 17$ ). El 51.6% de los individuos se encontraron en lugares con sustrato libre a su alrededor y el 48.4% en sustratos con otros individuos del bentos (**Figura 8**).



**Figura 8.** Valores promedio de la frecuencia absoluta de juveniles sobre sustratos con espacio disponible o no para crecer. Los valores son calculados para el total de juveniles observados en los cuatro arrecifes y en todos los rangos de profundidad (somero, medio y profundo).

### 6.1.3.7 Organismos interactuando con los juveniles

Las diferencias en las frecuencias de juveniles presentes en sustratos ocupados por otros organismos bénticos fueron estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis,  $p = 0.009$ ,  $H = 20.7$ ,  $N = 36$ ). La frecuencia de juveniles en sustratos con macroalgas fue estadísticamente diferente al resto de interacciones con otros organismos bénticos (U Mann-Whitney,  $p < 0.05$ ) al igual que la frecuencia de juveniles en sustratos con corales escleractíneos fue diferente a la interacción con esponjas (U Mann-Whitney,  $p < 0.05$ ). El 78.6% de los juveniles se encontraron interactuando con macroalgas (**Figura 9**).



**Figura 9.** Valores promedio de la frecuencia absoluta de juveniles interactuando con otros organismos bénticos. Los valores son calculados para el total de juveniles observados en los cuatro arrecifes y en todos los rangos de profundidad (somero, medio y profundo).

#### **6.1.4 Relación entre las variables físicas y biológicas del microhábitat para toda la comunidad de juveniles (sin diferenciar especies)**

##### **6.1.4.1 Relación del ambiente arrecifal con la profundidad y los factores físicos y biológicos del microhábitat**

La frecuencia de juveniles en arrecifes oceánicos y continentales depende de la profundidad, sustrato libre para crecer e inclinación del sustrato ( $p < 0.05$ ,  $\chi^2$ ). Las dependencias fueron débiles ya que presentaron valores muy cercanos a cero. El mayor valor del coeficiente de contingencia lo presentó el sustrato disponible para crecer ( $C = 0.2$ ) y la inclinación del sustrato ( $C = 0.2$ ). De 1548 juveniles presentes en sustratos con espacio libre para crecer, el 89.8% estaban en ambientes oceánicos. En estos mismos ambientes la mayor frecuencia de juveniles se encontró en sustratos inclinados (54.3%) y en continentales sobre sustratos horizontales (50.6%).

Tanto en áreas arrecifales oceánicas como continentales se encontró una dependencia muy débil con el rango de profundidad ( $C = 0.09$ )

Aunque no se probó dependencia entre las islas y la ubicación sobre el sustrato se observó que más del 60% de juveniles se encontraron en sustratos expuestos (oceánicas = 62.7%, continentales = 61.1%).

##### **6.1.4.2 Relación de la profundidad con los factores físicos y biológicos del microhábitat**

Para el total de juveniles (sin discriminar la especie) se encontró que existe una relación de dependencia entre el rango de profundidad, la ubicación, inclinación y sustrato disponible para crecer ( $p < 0.05$ ,  $\chi^2$ ). Sin embargo todas las dependencias fueron débiles. El mayor coeficiente se presentó entre la profundidad y la ubicación del juvenil sobre el sustrato ( $C = 0.2$ ). En todos los rangos de profundidad, se evidenció dependencia de la frecuencia de juveniles con la ubicación sobre sustratos expuestos, pero el mayor porcentaje de juveniles fijados sobre estos sustratos se encontró en el rango somero (de 662 juveniles en profundidades de 2-8m, el 81.2% estaban sobre sustratos expuestos).

La dependencia con la inclinación del sustrato arrojó un coeficiente de contingencia de 0.17. En los rangos medio y profundo la mayor frecuencia se presentó en sustratos inclinados (47.9% y 57.6% individuos respectivamente) y en el rango somero la mayoría de juveniles se ubicaron en sustratos horizontales (45.5%). Por su parte la dependencia de la profundidad con el sustrato disponible para crecer arrojó el valor más bajo de dependencia ( $C = 0.08$ ).

### 6.1.4.3 Relación entre la disponibilidad de sustrato, ubicación del juvenil, inclinación y las características de los sedimentos.

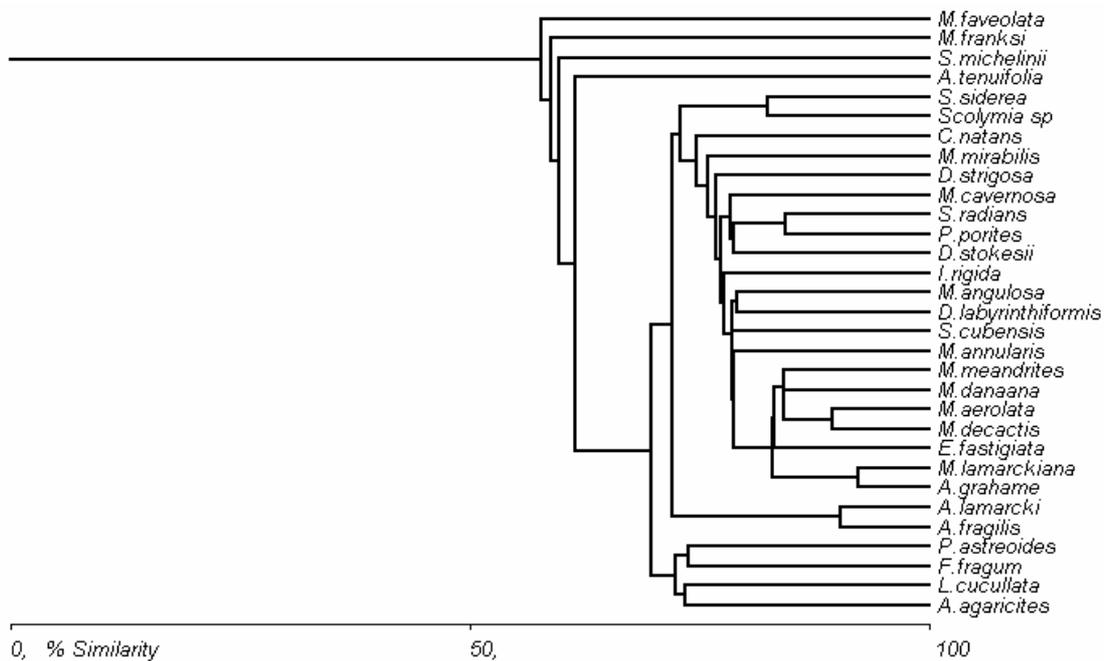
Se encontró dependencia entre todas las combinaciones de variables del microhábitat ( $p < 0.05$ ,  $X^2$ ; **Tabla 5**). El par de variables que presenta un mayor grado de dependencia son la ocupación del sustrato y el tipo de sedimento (dependencia media,  $C = 0.4$ ; **Tabla 5**). El 93.3% de los juveniles que se establecieron sobre sustratos con sedimentos limo arcillosos estaban compartiendo su espacio de crecimiento con otros organismos bénticos. La dependencia de la ubicación del sustrato también presentó una magnitud media con el tipo y cantidad de sedimento ( $C = 0.33$ ,  $C = 0.37$ , respectivamente). El 77.4% de juveniles en sustratos sin sedimentos acumulados estaban en sustratos expuestos y el 79.6% de juveniles en sustratos con cantidades de sedimentos moderadas estaban en sustratos crípticos. Los valores más bajos de dependencia se presentaron al combinar la ocupación del sustrato con la ubicación e inclinación. Las restantes combinaciones muestran coeficientes que indican asociación débil.

**Tabla 5.** Relación entre las condiciones físicas y biológicas del microhábitat. . P = prueba  $X^2$  para tablas de contingencia. C = coeficiente de contingencia para variables con  $p < 0.05$ . Y = corrección de Yates. \* = dependencia significativa.

Variables	Sustrato disponible		Inclinación del sustrato		Tipo sedimento		Cantidad de sedimento	
	P	C	P	C	P	C	P	C
Ubicación sobre el sustrato	*0 <sup>Y</sup>	0.09	*0	0.21	*0	0.33	*0	0.37
Inclinación del sustrato	*0	0.121						
Tipo de sedimento	*0	<b>0.4</b>	*0	0.28				
Cantidad de sedimento	*0	0.23	*0	0.26				

Finalmente, el patrón de dependencias entre la frecuencia de juveniles (sin diferenciar la especie) y todas las variables independientes a macro y microescala, muestra que la frecuencia de juveniles está relacionada con diferentes características de su hábitat pero con mayor magnitud con las características del sedimento acumulado sobre el sustrato (tipo de sedimento y cantidad de sedimento) (**Figura 10**).





**Figura 11.** Dendrograma de agrupación de las especies ( $F_i > 10$ ) para toda la comunidad según las condiciones del microhábitat que comparten; utilizando el algoritmo de Bray-Curtis.

## 6.2 Análisis por especie

### 6.2.1 Descripción de las condiciones del microhábitat por especie

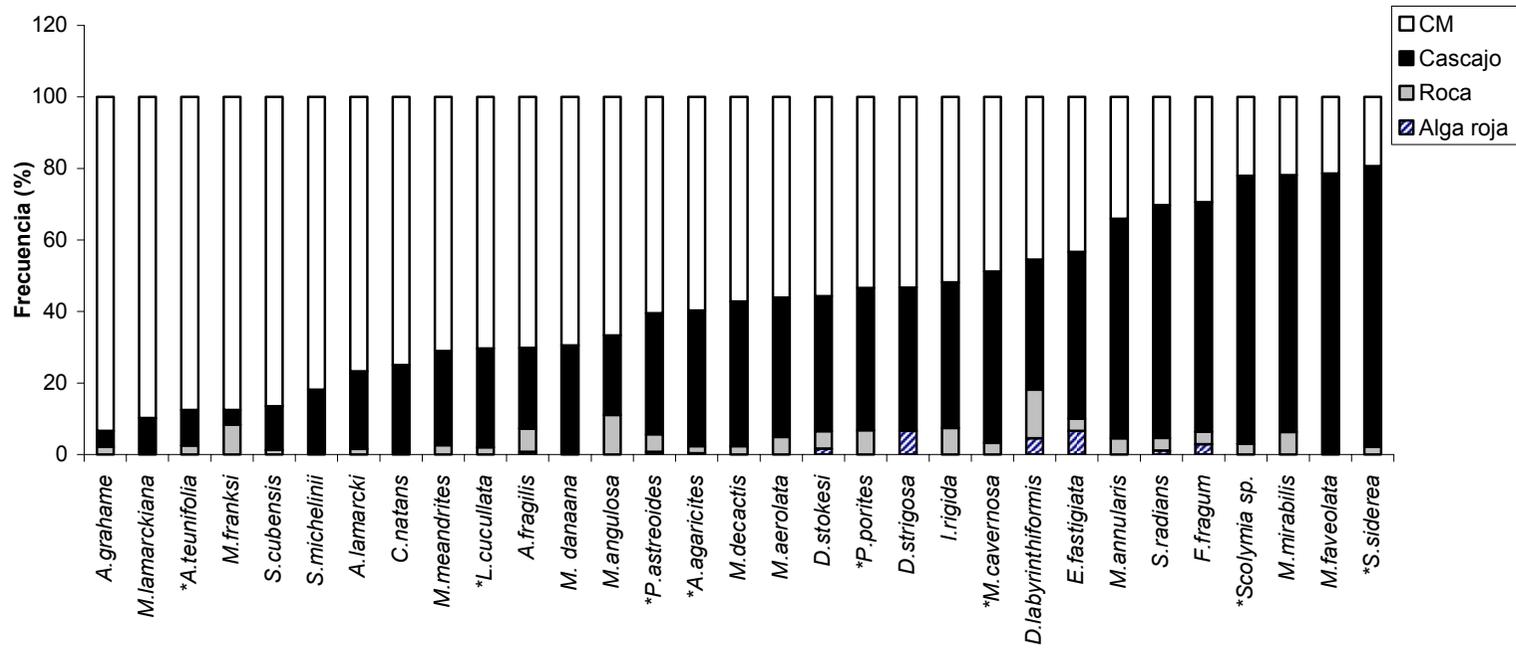
#### 6.2.1.1 Tipo de sustrato

Para aquellas especies muestreadas con un porcentaje de error menor o igual al 10% (12 especies), se encontraron diferencias significativas en la abundancia de cada uno de los tipos de sustrato para *A. agaricites*, *L. cucullata*, *P. astreoides*, *S. siderea*, *Scolymia* sp., *M. cavernosa*, *P. porites* y *A. tenuifolia* ( $p < 0.05$ , Kruskal-Wallis; **Tabla 6**). Para estas mismas especies con la prueba U de Mann-Whitney, se confirmó que la frecuencia de juveniles ubicados sobre coral muerto fue significativamente mayor respecto a las frecuencias sobre roca y algas rojas coralíneas (Mann-Whitney,  $p < 0.05$ ), mientras que no existieron diferencias entre coral muerto y cascajo, (Mann-Whitney,  $p > 0.05$ ) a excepción de *A. tenuifolia*, quien si presentó diferencias significativas entre estas dos categorías, predominando coral muerto (Mann-Whitney,  $p = 0.045$ ).

**Tabla 6.** Comparación de la frecuencia de juveniles en los cuatro tipos de sustrato para especies muestreadas con error  $\leq 10\%$ , H de Kruskal-Wallis. \* = diferencias significativas. Se presenta la desviación estándar de los datos en cada una de las categorías de la variable para cada especie.

Especie	Tipo de sustrato		CM	Desviación estándar		
	H (N=24)	P		Cascajo	Roca	Alga roja
<i>P.astreoides</i>	11.97	0.007*	16	21.1	3.6	0.8
<i>A.agaricites</i>	11.76	0.008*	19.3	35.4	3.6	0.8
<i>S.siderea</i>	11.64	0.009*	3.4	23.3	1	0
<i>Scolymia</i> sp.	10.9	0.012*	5.5	18.1	1.6	0
<i>A.tenuifolia</i>	10.7	0,013*	19	2.2	0.5	0
<i>M.cavernosa</i>	10.6	0.014*	9	13.6	0.8	0
<i>L.cucullata</i>	19.3	0.016*	36.2	12.3	2	0
<i>P.porites</i>	9.2	0.03*	5.7	8.7	1.5	0
<i>A.lamarcki</i>	7	0.07	15.16	3.3	0.8	0
<i>F.fragum</i>	6.8	0.08	6.4	39.3	1.5	2
<i>S.radians</i>	3.5	0.3	5.4	12.3	0.8	0.4
<i>A.fragilis</i>	2.7	0.4	16.4	3.5	2.8	0.4

Aunque todas las especies se ubicaron sobre coral muerto y cascajo con mayor frecuencia, la proporción de las frecuencias entre estos dos tipos de sustrato varió según la especie, puesto que unas presentaban mayor frecuencia en coral muerto (*S. michelinii*, *S. cubensis*, *P. asteroides*, ***P. porites***, *M. danaana*, *M. lamarckiana*, *M. franksi*, *M. decactis*, *M. aerolata*, *M. meandrites*, *M. angulosa*, ***L. cucullata***, *I. rigida*, *C. natans*, *D. stokesi*, *D. labyrinthiformis* y *D. strigosa*) y otras en cascajo (***S. radians***, ***S. siderea***, ***Scolymia* sp.**, *M. annularis*, *M. faveolata*, *M. mirabilis* y ***F. fragum***);(Figura 12). Por otro lado la abundancia relativa sobre sustratos rocosos y sobre algas rojas fue muy baja. Sobre sustratos rocosos la máxima frecuencia la presentó *D. labyrinthiformis* (13.6%) y sobre algas rojas coralíneas solo *E. fastigiata* y *D. strigosa* superaron el 6% (Figura 12).



**Figura 12.** Tipo de sustrato sobre el que se encontraron las especies en los cuatro arrecifes. Valor de frecuencia relativa calculado para cada especie (excluidas las especies con  $F_i < 10$ ). \* = especies con diferencias significativas (analizado solo para especies con error de muestreo  $\leq 10\%$ ).

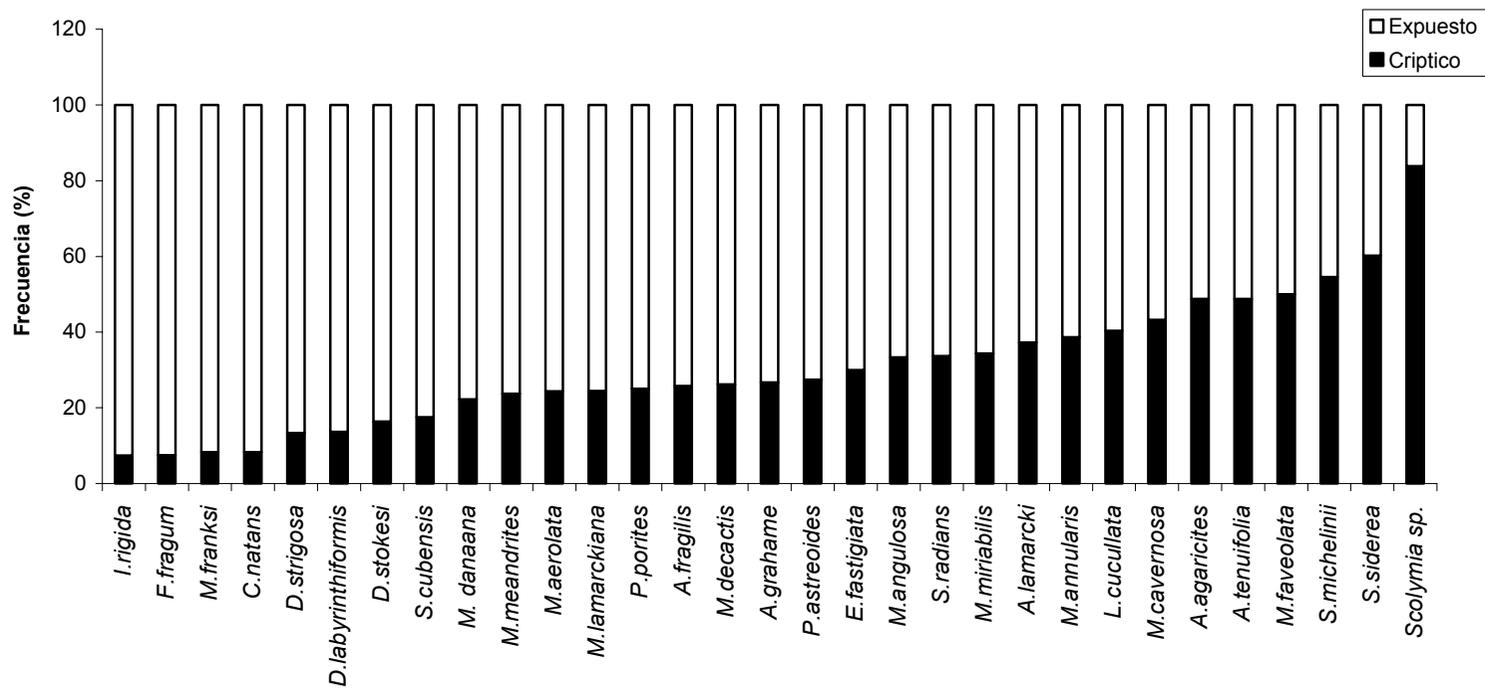
### 6.2.1.2 Ubicación sobre el sustrato

Para ninguna de las 12 especies muestreadas con un error menor o igual al 10%, se encontraron diferencias significativas entre la frecuencia de juveniles sobre sustratos crípticos o expuestos ( $p > 0.05$ , U Mann Whitney); (Tabla 7).

**Tabla 7.** Comparación de la frecuencia de juveniles en sustratos expuestos y crípticos para especies muestreadas con error  $\leq 10\%$ , U de Mann-Whitney. Se presenta la desviación estándar de los datos en cada una de las categorías de la variable para cada especie.

Especie	Ubicación sobre el sustrato		Desviación estándar	
	U	P	Expuesto	Críptico
<i>F.fragum</i>	7	0.07	46.9	1.8
<i>P.porites</i>	9	0.14	9.7	4
<i>P.astreoides</i>	9	0.15	28.1	9.6
<i>A.tenuifolia</i>	9.5	0.16	5.15	13.5
<i>L.cucullata</i>	11	0.26	29.9	17.3
<i>M.cavernosa</i>	12.5	0.37	10.4	12.1
<i>A.agaricites</i>	13.5	0.47	13.7	29.9
<i>Scolymia</i> sp.	15.5	0.68	2.9	19.5
<i>A.fragilis</i>	16	0.73	16.2	5.9
<i>S.radians</i>	16	0.74	13.4	7.2
<i>S.siderea</i>	16.5	0.8	8.6	16.6
<i>A.lamarcki</i>	18	1	11.6	7.3

Venticuatro especies se ubicaron sobre sustratos expuestos con una frecuencia relativa mayor al 60% (*A. fragilis*, *A. grahami*, *A. lamarcki*, *S. radians*, *S. cubensis*, *P. astreoides*, *P. porites*, *M. danaana*, *M. lamarckiana*, *M. annularis*, *M. franksi*, *M. decactis*, *M. mirabilis*, *M. aerolata*, *M. meandrites*, *M. angulosa*, *E. fastigiata*, *F. fragum*, *I. rigida*, *C. natans*, *D. stokesi*, *D. labyrinthiformis* y *D. strigosa*), mientras que en sustratos crípticos solo *S. siderea* y *Scolymia* sp. se presentaron con una frecuencia relativa superior al 60% (Figura 13).



**Figura 13.** Ubicación de cada especie de juvenil sobre el sustrato en los cuatro arrecifes. Valor de frecuencia relativa calculado para cada especie (excluidas las especies con  $F_i < 10$ ).

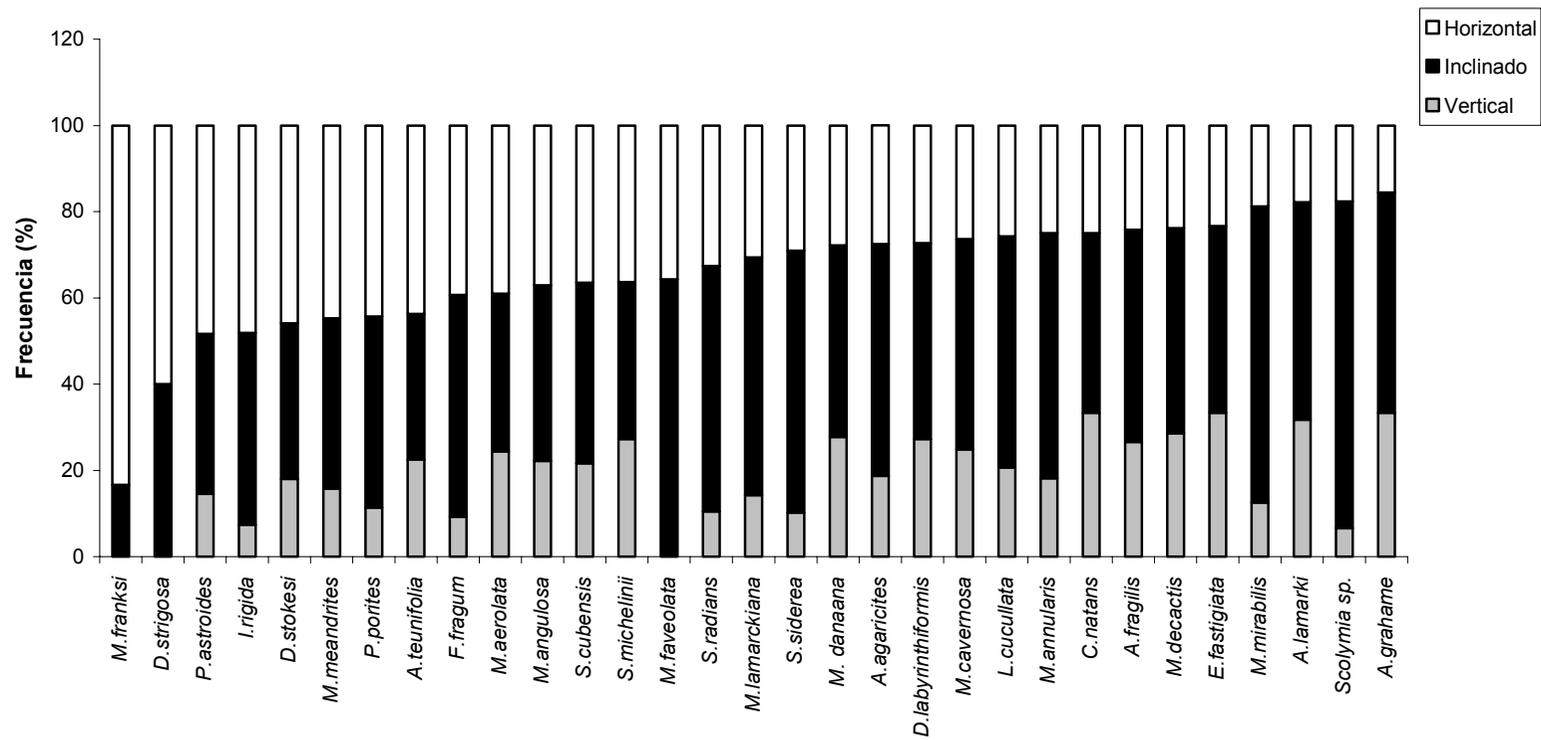
### 6.2.1.3 Inclinación del sustrato

Para ninguna de las 12 especies muestreadas con error menor o igual al 10% se encontraron diferencias significativas entre la frecuencia de juveniles sobre sustratos inclinados, verticales y horizontales ( $p > 0.05$ , Kruskal-Wallis); (**Tabla 8**).

**Tabla 8.** Comparación de la frecuencia de juveniles en sustratos inclinados, horizontales y verticales para especies muestreadas con error  $\leq 10\%$ , H de Kruskal-Wallis. Se presenta la desviación estándar de los datos en cada una de las categorías de la variable para cada especie.

Especie	Inclinación del sustrato		Desviación estándar		
	H (N=18)	P	Inclinado	Horizontal	Vertical
<i>A.agaricites</i>	5.26	0.07	30.9	6.7	7.3
<i>S.siderea</i>	3.75	0.15	17.5	4.8	2.7
<i>P.astreoides</i>	3.52	0.17	8.2	16.4	3.5
<i>P.porites</i>	2.79	0.25	6.7	5	3.1
<i>S.radians</i>	2.7	0.26	10.4	6.3	2.3
<i>A.tenuifolia</i>	2.17	0.34	8.6	5.8	4.1
<i>Scolymia sp.</i>	1.84	0.4	19	3.3	1
<i>L.cucullata</i>	1.7	0.43	31.3	9.9	8.5
<i>A.fragilis</i>	0.7	0.7	11	6.2	4.8
<i>F.fragum</i>	0.65	0.72	28.2	19.3	2.6
<i>M.cavernosa</i>	0.5	0.8	10.7	4.4	7.3
<i>A.lamarcki</i>	0.06	0.96	11	4.3	4.9

La mayoría de las especies presentaron valores de frecuencias muy similares entre los sustratos horizontales, inclinados y verticales, aunque la categoría que presentó los valores de frecuencia más bajos fue la de sustratos verticales. Solo tres especies se presentaron en una de las tres categorías con una frecuencia superior al 68% (*M. franksi* = 83.3% en horizontal, *Scolymia sp.* = 75.7% en inclinado y *M. mirabilis* = 68.7% en inclinado); (**Figura 14**).



**Figura 14.** Inclinación del sustrato sobre el que se encontraron las especies de juveniles en los cuatro arrecifes. Valor de frecuencia relativa calculado para cada especie (excluidas las especies con  $F_i < 10$ ).

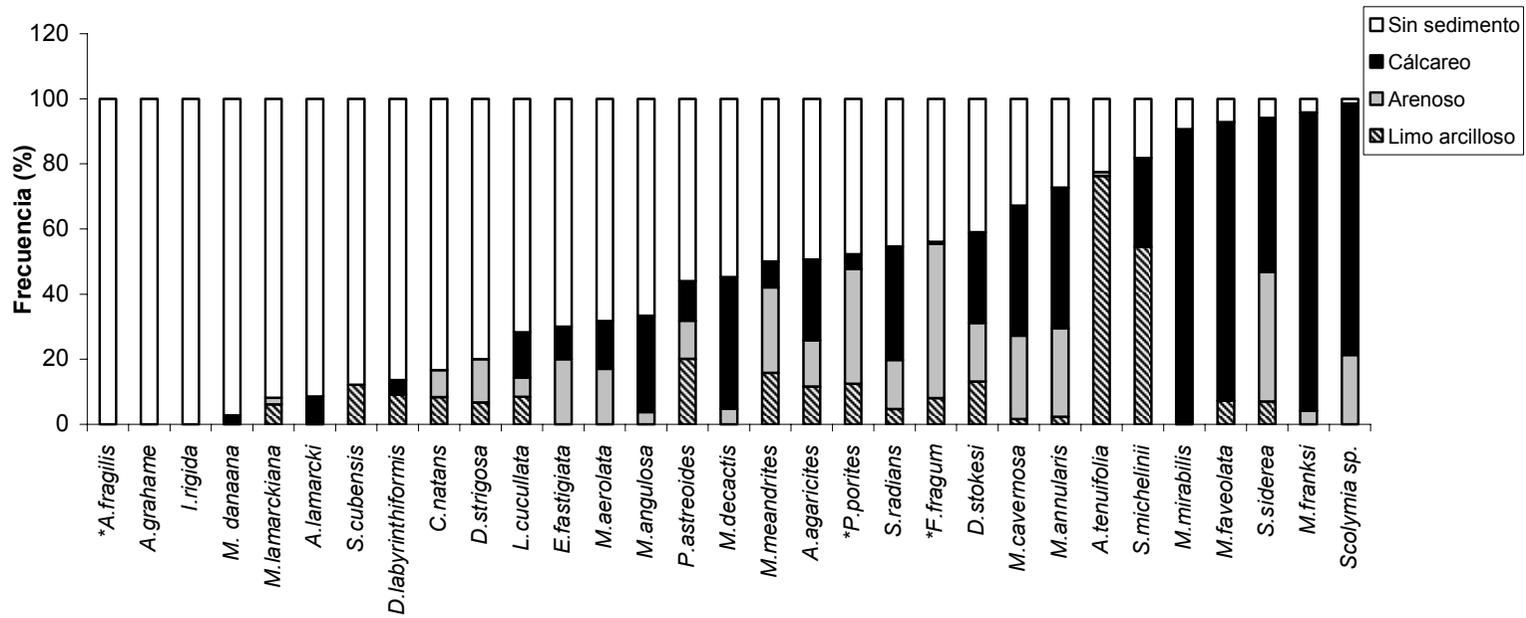
#### 6.2.1.4 Tipo de sedimento

La comparación múltiple entre la frecuencia de juveniles sobre sustratos con diversos tipos de sedimento acumulado, no mostró diferencias significativas (Kruskal-Wallis,  $p > 0.05$ ); (Tabla 9). Sin embargo al comparar por pares de categorías, *F. fragum* y *P. porites* si evidenciaron diferencias significativas entre la frecuencia de juveniles sobre sustratos con sedimento calcáreo y sustratos sin sedimento acumulado (Mann-Whitney, *F. fragum*:  $p = 0.04$ ,  $U = 7$ ; *P. porites*:  $p = 0.03$ ,  $U = 5.5$ ), siendo mayor el porcentaje de juveniles sobre sustratos sin sedimento (*F. fragum*: 43.9%, *P. porites*: 47.7%). *A. fragilis* fue excluida del análisis pues el 100% de sus juveniles se encontraron sobre sustratos sin sedimento acumulado.

**Tabla 9.** Comparación de la frecuencia de juveniles en sustratos con acumulación de sedimentos de diferente tipo para especies muestreadas con error  $\leq 10\%$ , H de Kruskal-Wallis. Se presenta la desviación estándar de los datos en cada una de las categorías de la variable para cada especie.

Especie	Tipo de sedimento		Desviación estándar			
	H (N=24)	P	Sin sedimento	Calcáreo	Arenoso	Limo arcilloso
<i>A. lamarcki</i>	7.61	0.05	17.12	1.91	0	0
<i>A. tenuifolia</i>	5.8	0.12	4	0	0.4	19.7
<i>P. porites</i>	4.66	0.19	7	1.2	8	4.02
<i>P. astreoides</i>	4.68	0.19	25.5	5.3	7.5	12.9
<i>A. agaricites</i>	4.4	0.22	27	22.3	21.8	19.5
<i>Scolymia</i> sp.	4.23	0.23	0.5	18.1	8.5	0
<i>F. fragum</i>	3.6	0.3	21	0.4	28	3.7
<i>L. cucullata</i>	2.7	0.44	43.6	6.7	7.2	8.2
<i>S. radians</i>	1.6	0.66	11.4	8.7	3.7	1.63
<i>M. cavernosa</i>	1.46	0.69	5.9	8.1	10.4	0.52
<i>S. siderea</i>	0.62	0.9	2.4	18.8	19.3	4

Cuatro de las cinco especies del género *Agaricia* muestran que su frecuencia de aparición en sustratos sin sedimentos fue superior respecto a su aparición bajo condiciones donde existía algún tipo de sedimento (*A. fragilis* y *A. grahami* ubicaron el 100% de sus juveniles bajo estas características). *A. tenuifolia* (al igual que *S. michelinii*) por el contrario se ubicó sobre sustratos con sedimento limo arcilloso con un 76.3% (Figura 15). En sustratos con sedimentos calcáreos solo se encontraron con mayor frecuencia ( $Fr > 75\%$ ) *Scolymia* sp., *M. faveolata*, *M. franksi* y *M. mirabilis*. La frecuencia de ubicación de juveniles de cualquier especie sobre sustratos con sedimentos de tipo arenoso fue muy baja, solo *F. fragum* se presentó en este tipo de sustratos con un 47.4% (Figura 15).



**Figura 15.** Tipo de sedimento que se encontró sobre el sustrato alrededor del juvenil de coral en los cuatro arrecifes. Valor de frecuencia relativa calculado para cada especie (excluidas las especies con  $F_i < 10$ ). \* = especies con diferencias significativas (analizado solo para las especies con error de muestreo  $\leq 10\%$ )

### 6.2.1.5 Cantidad de sedimento acumulado

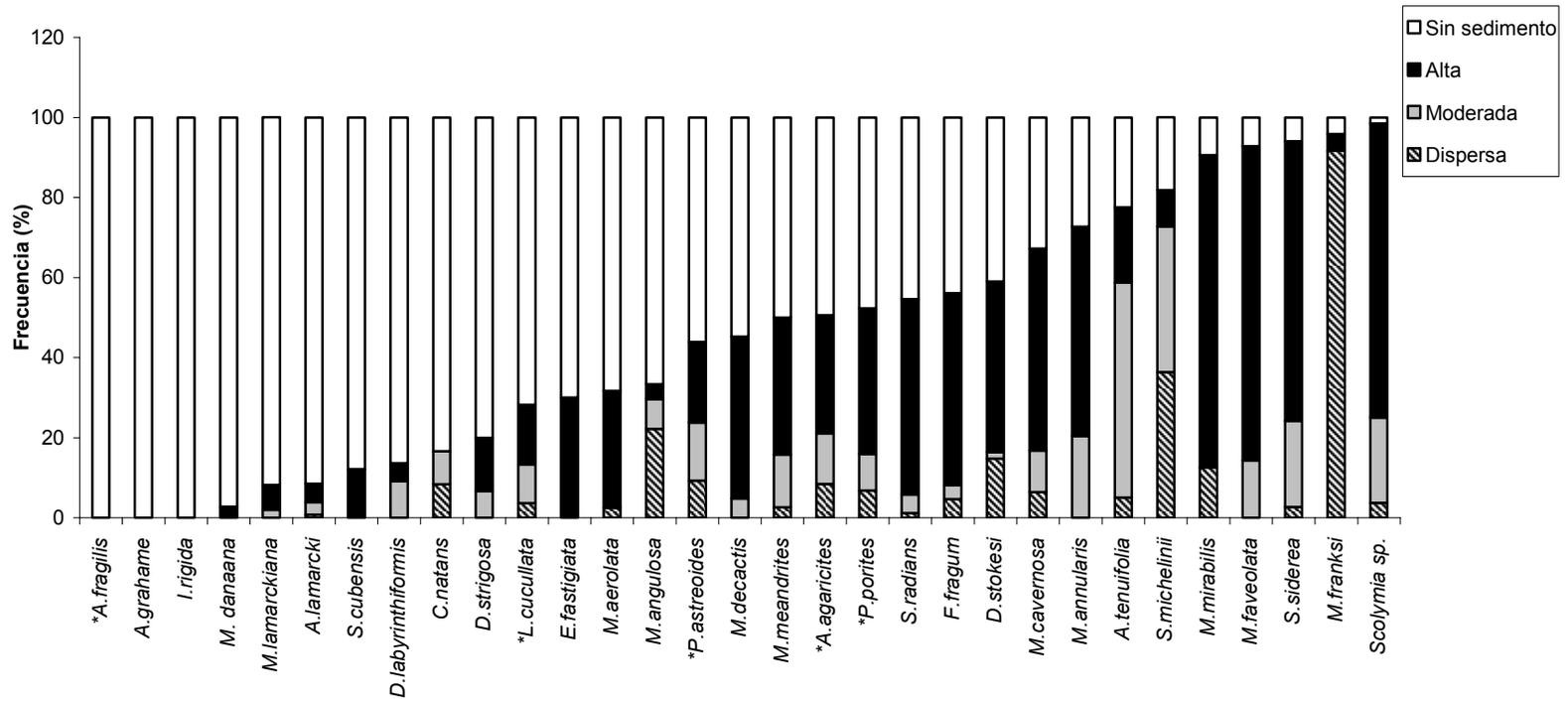
De las 12 especies muestreadas con un error  $\leq 10\%$ , no se encontraron diferencias significativas al comparar de forma simultánea todas las categorías de la variable ( $p > 0.05$ , Kruskal-Wallis; **Tabla 10**), pero al comparar por pares la frecuencia de juveniles en sustratos con sedimento acumulado en diferentes cantidades, se comprobó que la frecuencia de juveniles de *A. agaricites* fue diferente en sustratos sin sedimento (49.4%) respecto a superficies con cantidades dispersas (8.4%; Mann-Whitney,  $p = 0.03$ ,  $U = 5$ ) y cantidades moderadas de sedimento (12.6%; Mann-Whitney,  $p = 0.046$ ,  $U = 6$ ).

La frecuencia de individuos de *L. cucullata* en sustratos con cantidades moderadas (9.6%) y altas de sedimento (15%) fueron significativamente diferentes (Mann-Whitney,  $p = 0.045$ ,  $U = 6$ ). Por su parte las diferencias en la frecuencia de juveniles en sustratos sin sedimento y con cantidades dispersas también se comprobó para las especies *P. astreoides* (sin sedimento: 56%, dispersa: 9.3%; Mann-Whitney,  $p = 0.046$ ,  $U = 6$ ) y *P. porites* (sin sedimento: 47.7%, dispersa: 6.8%; Mann-Whitney,  $p = 0.045$ ,  $U = 6$ ).

**Tabla 10.** Comparación de la frecuencia de juveniles en sustratos con sedimentos acumulados en diferentes cantidades para especies muestreadas con error  $\leq 10$ , H de Kruskal-Wallis. Se presenta la desviación estándar de los datos en cada una de las categorías de la variable para cada especie.

Especie	Cantidad de sedimento		Desviación estándar			
	H (N=24)	P	Sin sedimento	Dispersa	Moderada	Alta
<i>A. agaricites</i>	6.55	0.09	27	14.4	16	32.4
<i>L. cucullata</i>	6.03	0.11	43.6	3.5	3.2	7.7
<i>P. astreoides</i>	5.3	0.15	25.5	6.02	10.2	10
<i>Scolymia sp.</i>	5.05	0.16	0.5	2	0	23.1
<i>A. lamarcki</i>	5	0.17	17.1	0.4	0	2
<i>S. radians</i>	4.8	0.18	11.4	0.4	1.2	12
<i>F. fragum</i>	4.5	0.2	21	3.3	2.4	27.9
<i>P. porites</i>	4.63	0.2	7	1.5	2.8	8.3
<i>M. cavernosa</i>	2.8	0.42	5.9	3.3	0.5	17.9
<i>S. siderea</i>	2.7	0.45	2.4	2.04	4	24.5
<i>A. tenuifolia</i>	1.9	0.58	4	1.6	17.1	3.5

Con una cantidad alta de sedimento en torno al juvenil solo se encontraron cuatro especies con frecuencia superior al 69% (*S. siderea*, *Scolymia sp.*, *M. faveolata* y *M. mirabilis*). En sustratos con una cantidad de sedimentos dispersa solo *M. franksi* presentó el 91.7% de sus juveniles, mientras que en lugares con sedimento moderado solo *A. tenuifolia* presentó el 53.7%. (**Figura 16**). Vale la pena destacar que *A. fragilis*, *A. grahami* e *I. rigida*, se presentaron siempre sobre sustratos sin sedimento acumulado.



**Figura 16.** Cantidad de sedimento acumulado que se encontró sobre el sustrato donde se ubicaron los juveniles en los cuatro arrecifes. Valor de frecuencia relativa calculado para cada especie (excluidas las especies con  $F_i < 10$ ). \* = especies con diferencias significativas (analizado solo para las especies con error de muestreo  $\leq 10\%$ ).

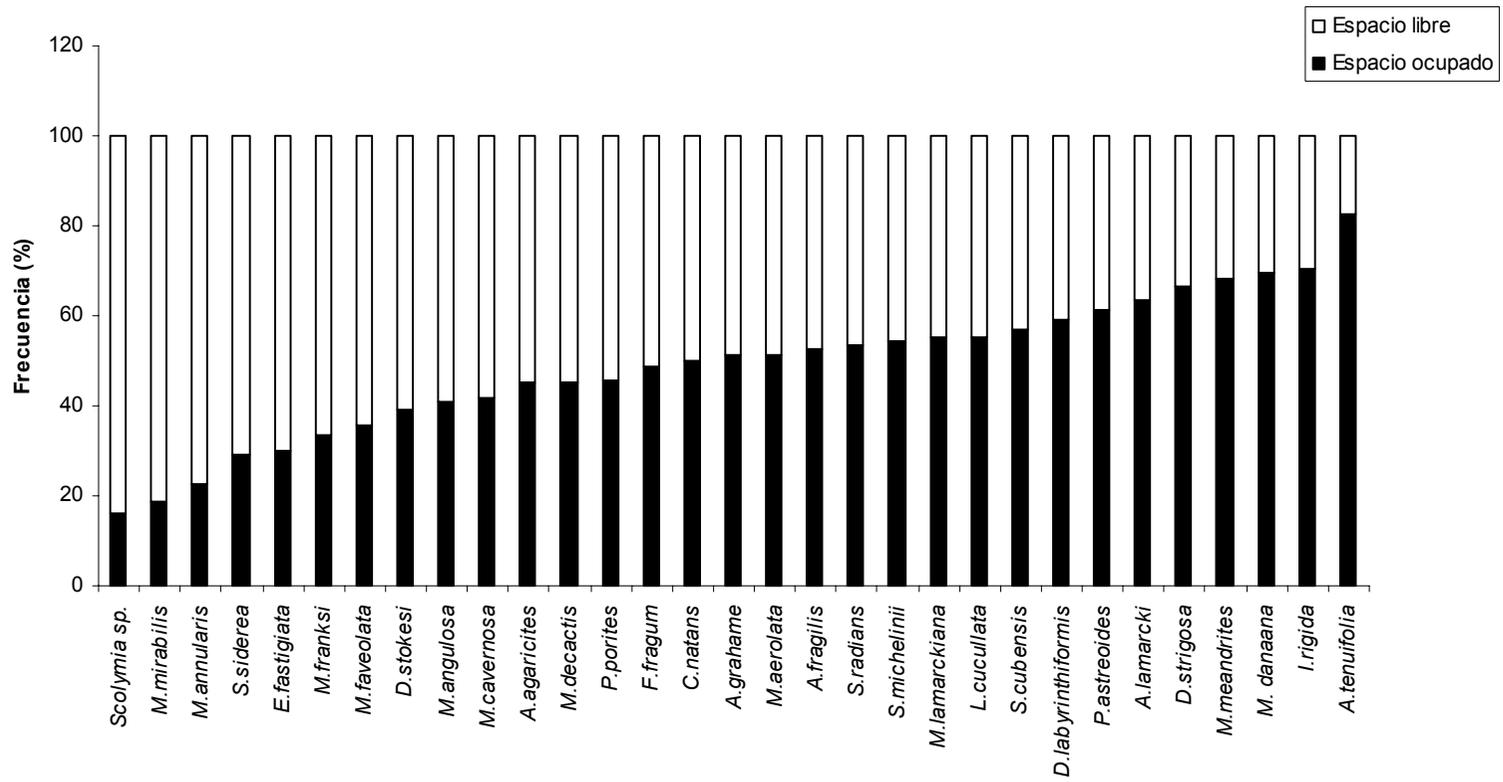
### 6.2.1.6 Sustrato disponible para crecer

La prueba U de Mann-Whitney confirmó que no existen diferencias significativas entre la frecuencia de juveniles en espacios ocupados y libres de otros organismos béticos ( $p > 0.05$ ; U de Mann-Whitney); (Tabla 11).

**Tabla 11.** Comparación de la frecuencia de juveniles en sustratos libres y ocupados por otros organismos béticos para especies muestreadas con error  $\leq 10\%$ , U de Mann-Whitney. Se presenta la desviación estándar de los datos en cada una de las categorías de la variable para cada especie.

Especie	Sustrato disponible para crecer		Desviación estándar	
	U (N=6)	P	Libre	Ocupado
<i>A.tenuifolia</i>	11.5	0.28	3	19.2
<i>Scolymia</i> sp.	11	0.29	18.8	4.5
<i>L.cucullata</i>	12.5	0.29	23.8	26.1
<i>P.porites</i>	13	0.37	11.5	2.6
<i>P.astreoides</i>	14	0.42	11.3	20.5
<i>S.radians</i>	15	0.51	9.6	12
<i>F.fragum</i>	15	0.63	27	21
<i>M.cavernosa</i>	16	0.63	15.2	6.7
<i>S.siderea</i>	17	0.75	19.1	5.8
<i>A.agaricites</i>	11.5	0.87	35.3	16.9
<i>A.fragilis</i>	17	0.93	27	21
<i>A.lamarcki</i>	18	1	7.4	11.4

Los juveniles de las especies *A. lamarcki*, ***A. tenuifolia***, ***P. astreoides***, *M. danaana*, *M. meandrites*, *I. rigida* y *D. strigosa* presentaron entorno a ellos otros organismos béticos con frecuencias superiores al 60% (Figura 10), mientras que ***S. siderea***, ***Scolymia* sp.**, *M. annularis*, *M. franksi*, *M. faveolata*, *M. mirabilis*, *E. fastigiata*, y *D. stokesi* mostraron más del 60% de sus juveniles en sustratos con espacio libre para crecer (Figura 17).



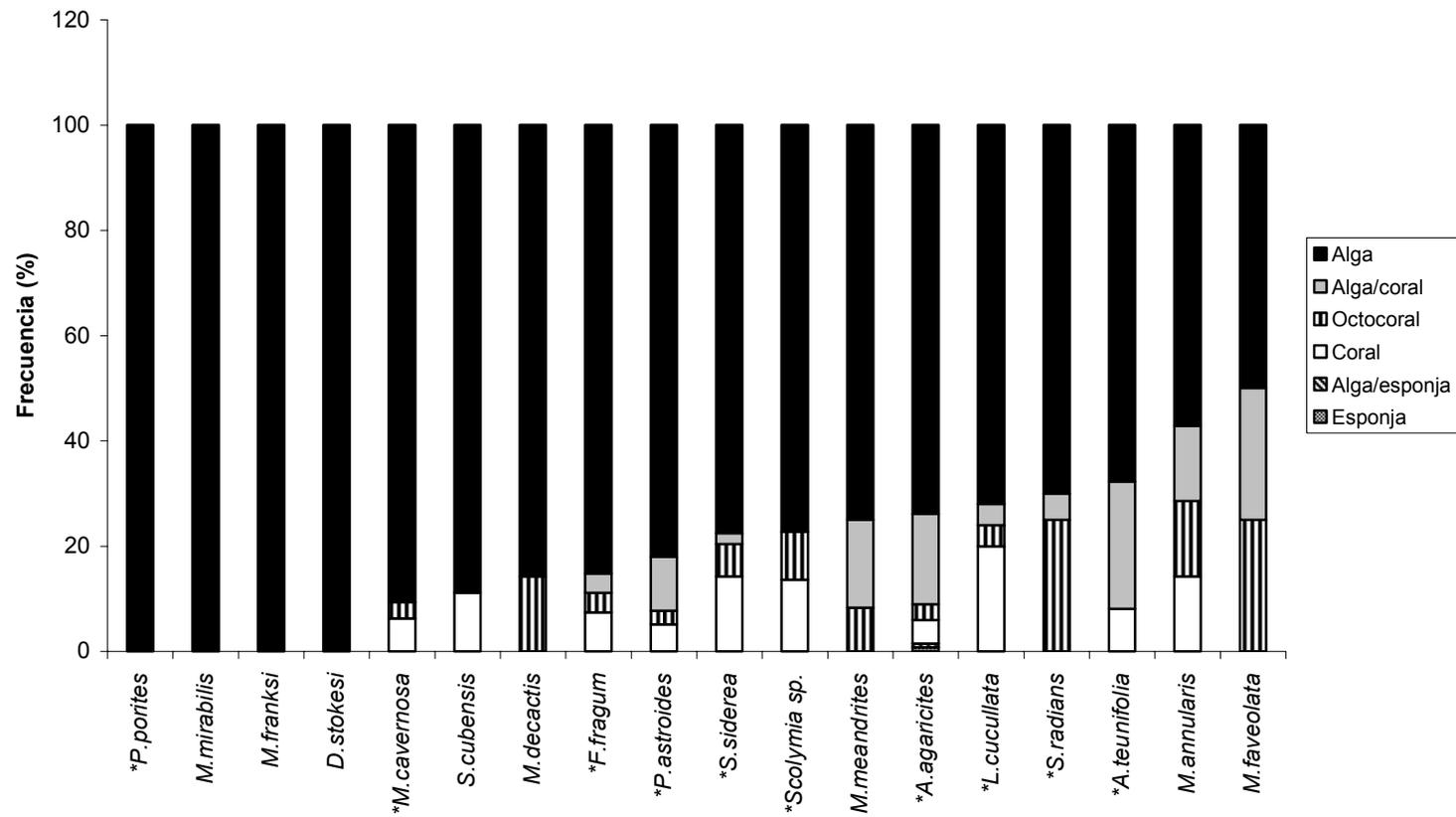
**Figura 17.** Sustrato libre para crecimiento en torno a los juveniles en los cuatro arrecifes. Valor de frecuencia relativa calculado para cada especie (excluidas las especies con  $F_i < 10$ ).

### 6.2.1.7 Organismos interactuando con los juveniles

Se evidenció que la mayoría de juveniles interactúan con macroalgas y en una proporción mucho menor lo hacen con esponjas, corales y octocorales ( $p < 0.005$ , Kruskal-Wallis); (Tabla 12). Mediante la prueba por pares de Mann-Whitney se comprobó para nueve especies que la frecuencia de juveniles en lugares ocupados por macroalgas es significativamente mayor respecto a las frecuencias de corales, esponjas y octocorales (Mann-Whitney,  $p < 0.05$ ). Todas las especies presentaron una frecuencia de aparición en lugares ocupados por macroalgas superior al 65%, exceptuando *M. annularis* cuya frecuencia fue de 57.1% y *M. faveolata* con 50% (Figura 18).

**Tabla 12.** Comparación de la frecuencia de juveniles interactuando con otros organismos bénticos para especies muestreadas con error  $\leq 10\%$ , H de Kruskal-Wallis. \* = Diferencias significativas. Se presenta la desviación estándar de los datos en cada una de las categorías de la variable para cada especie.

Especie	Organismo		Desviación estándar					
	H (N=36)	P	Alga	Coral	Esponja	Octocoral	Alga/coral	Alga/esponja
<i>M.cavernosa</i>	27.27	0.0001*	4.5	0.4	0	0.4	0	0
<i>Scolymia</i> sp.	23.9	0.0002*	4.07	0	0	0.4	0	0
<i>L.cucullata</i>	23.08	0.0003*	5.1	1.2	0.52	0	0.82	0
<i>S.siderea</i>	23.27	0.0003*	4.8	0.84	0	0.84	0.4	0
<i>A.agaricites</i>	19.77	0.001*	13.6	1.09	0.4	1.2	7.9	0.4
<i>S.radians</i>	19.23	0.002*	2.5	0	0	2.04	0.4	0
<i>P.astreoides</i>	22.2	0.005*	9.9	0.82	0	0.5	0	0
<i>A.tenuifolia</i>	13.9	0.016*	12.9	1	0	0	6.12	0
<i>F.fragum</i>	12.7	0.026*	3.25	0.25	0	0.4	0.4	0



**Figura 18.** Organismos interactuando con los juveniles en los cuatro arrecifes. Valor de frecuencia relativa calculado para cada especie (excluidas las especies con  $F_i < 10$ ). \* = especies con diferencias significativas (analizado solo para especies con error de muestreo  $\leq 10\%$ ).

## 6.2.2 Relación entre las variables físicas y biológicas del microhábitat por especie

### 6.2.2.1 Relación del ambiente arrecifal con la profundidad y los factores físicos y biológicos del microhábitat

Se probó dependencia de la ubicación de la isla con la profundidad, el sustrato disponible para crecer, la ubicación y la inclinación del sustrato ( $p < 0.05$ ,  $\chi^2$ ; **Tabla 13**) en nueve especies. El mayor coeficiente de contingencia lo presentó *A. tenuifolia*, mostrando que sus juveniles dependen de forma intermedia del sustrato disponible para crecer y el ambiente arrecifal.

**Tabla 13.** Relación entre el ambiente arrecifal y las variables del microhábitat. P = probabilidad  $\chi^2$ . C = coeficiente de contingencia para variables con  $p < 0.05$ . F = prueba exacta de Fisher. Y = corrección de Yates. \* = dependencia significativa. ^ = especies con variables con dependencia entre si.

Variables	Ambiente arrecifal								
	N	Profundidad		Sustrato disponible		Ubicación sobre el sustrato		Inclinación del sustrato	
		P	C	P	C	P	C	P	C
<i>A. agaricites</i> <sup>^</sup>	593	*0.001	0.16	*0 <sup>Y</sup>	0.22	*0.03 <sup>Y</sup>	0.09	*0	0.24
<i>L. cucullata</i> <sup>^</sup>	354	*0	0.35	*0.002 <sup>F</sup>	0.17	0.11 <sup>Y</sup>		*0	0.15
<i>P. astreoides</i> <sup>^</sup>	248	0.28		0.38 <sup>Y</sup>		*0 <sup>Y</sup>	0.36	0.63	
<i>S. siderea</i> <sup>^</sup>	186	*0.005	0.25	*0 <sup>Y</sup>	0.21	*0.01 <sup>Y</sup>	0.21		
<i>F. fragum</i> <sup>^</sup>	173			0.61 <sup>Y</sup>		*0 <sup>F</sup>	0.32		
<i>Scolymia</i> sp.	136			0.32 <sup>F</sup>		0.08 <sup>F</sup>			
<i>M. cavernosa</i> <sup>^</sup>	125			*0.02 <sup>F</sup>	0.19	*0.04 <sup>F</sup>	0.19		
<i>P. porites</i> <sup>^</sup>	88			*0 <sup>Y</sup>	0.42	0.51 <sup>F</sup>			
<i>S. radians</i>	86					1 <sup>F</sup>			
<i>A. tenuifolia</i> <sup>^</sup>	80			*0 <sup>F</sup>	<b>0.59</b>	*0.04 <sup>Y</sup>	0.25		
<i>S. cubensis</i> <sup>^</sup>	74	*0.03 <sup>F</sup>	0.29			1 <sup>F</sup>			
<i>D. stokesi</i>	61			0.17 <sup>F</sup>		0.66 <sup>F</sup>			
<i>M. annularis</i>	44			0.12 <sup>F</sup>		0.38 <sup>F</sup>			
<i>M. meandrites</i>	38			0.39 <sup>F</sup>		0.32 <sup>F</sup>			
<i>M. angulosa</i>	27			1 <sup>F</sup>		1 <sup>F</sup>			
<i>S. michelinii</i>	11			0.08 <sup>F</sup>		1 <sup>F</sup>			

### 6.2.2.2 Relación de la profundidad con los factores físicos y biológicos del microhábitat

Solo con ocho especies del total de 31 que se encontraron con  $F_i > 10$ , se pudo llevar a cabo la prueba Chi-cuadrado para probar la independencia entre el rango de profundidad y las otras variables analizadas del microhábitat. Solo en seis de las ocho especies, se observó dependencia entre la profundidad y alguna de las variables ( $p < 0.05$ ,  $\chi^2$ ; **Tabla 14**). El mayor

valor del coeficiente de contingencia lo mostraron los juveniles de *S. cubensis*, dependiendo con magnitud intermedia de la profundidad ( $C > 0.33$ ) y el sustrato disponible para crecer.

**Tabla 14.** Relación entre la profundidad y las variables del microhábitat. P = probabilidad  $X^2$ . C = coeficiente de contingencia para variables con  $p < 0.05$ . F = prueba exacta de Fisher. \* = dependencia significativa. ^ = especies con variables dependientes.

Variables		Profundidad				
		Sustrato disponible		Ubicación sobre el sustrato		Inclinación del sustrato
Especie	N	P	C	P	C	P
<i>A. agaricites</i> <sup>^</sup>	593	0.15		*0	0.17	0.13
<i>L. cucullata</i> <sup>^</sup>	354	0.34		*0.04	0.15	
<i>S. siderea</i> <sup>^</sup>	186	0.07		*0	0.34	
<i>M. cavernosa</i> <sup>^</sup>	125			*0.001	0.35	
<i>S. cubensis</i> <sup>^</sup>	74	*0.002	<b>0.39</b>			
<i>D. stokesi</i> <sup>^</sup>	61	*0.02	0.15			
<i>M. decactis</i>	42	0.11				
<i>M. mirabilis</i>	32	0.14 <sup>F</sup>		0.37 <sup>F</sup>		

### 6.2.2.3 Relación entre la disponibilidad, ubicación sobre el sustrato, inclinación del sustrato y las características de los sedimentos.

Con 30 especies de 31 que se encontraron con  $F_i > 10$ , se pudo llevar a cabo la prueba Chi-cuadrado para probar la independencia entre las variables del microhábitat. Solo en ocho especies se probó dependencia entre algunas de las variables ( $p < 0.05$ ,  $X^2$ ; **Tabla 15**). *A. tenuifolia* es la especie que presentó el mayor valor de dependencia entre la ubicación de sus juveniles y la inclinación del sustrato. Las dependencias de mayor magnitud ( $C > 0.4$ ) fueron evidentes entre la frecuencia de juveniles y el tipo y cantidad de sedimento, sobre todo en especies como *A. agaricites*, *L. cucullata* y *P. astreoides*.

**Tabla 15.** Relación entre las variables del microhábitat. P = probabilidad  $\chi^2$ . C = coeficiente de contingencia para variables con  $p < 0.05$ . Y = corrección de Yates. F = prueba exacta de Fisher. \*=dependencia significativa. ^=especies con variables con dependencia entre si.

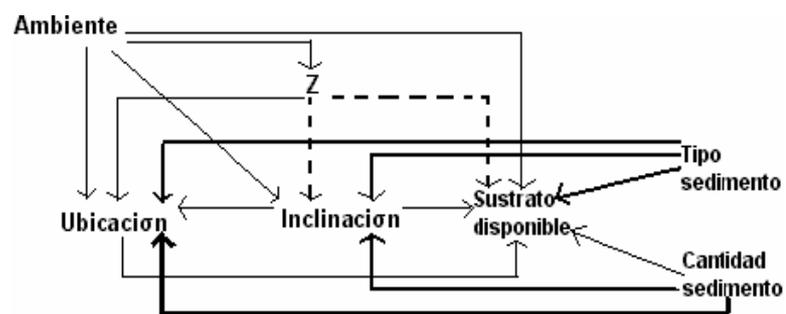
Variables	Sustrato disponible								Ubicación sobre el sustrato								
	Especie	N	Ubicación		Inclinación		Tipo sedimento		Cantidad sedimento		Tipo sustrato	Inclinación		Tipo sedimento		Cantidad sedimento	
			P	C	P	C	P	C	P	C		P	C	P	C	P	C
<i>A. agaricites</i> <sup>^</sup>	593	*0.001 <sup>Y</sup>	0,14	*0.003	0.14	*0	0.42	*0	0.32			*0	0.22	*0	0.42	*0	0.5
<i>L. cucullata</i> <sup>^</sup>	354	*0.01 <sup>Y</sup>	0,14	*0.03	0.14	*0	0.33	0.32				*0	0.24	*0	0.43	*0	0.4
<i>P. astreoides</i> <sup>^</sup>	248	*0.004 <sup>Y</sup>	0,19	0.15		*0	0.32	*0	0.36			*0	0.3	*0	0.5	*0	0.5
<i>S. siderea</i> <sup>^</sup>	186	0.19 <sup>Y</sup>		*0.01	0.28							*0	0.28				
<i>F. fragum</i> <sup>^</sup>	173	0.21 <sup>Y</sup>		*0.001	0.27												
<i>Scolymia</i> sp.	136	0.76 <sup>F</sup>															
<i>A. lamarcki</i> <sup>^</sup>	129	*0.01 <sup>Y</sup>	0,24	0.03		*0 <sup>F</sup>	0.33					0.3		*0 <sup>F</sup>	0.32		
<i>M. cavernosa</i> <sup>^</sup>	125	0.41 <sup>F</sup>		0.41								*0.04	0.22				
<i>A. fragilis</i>	124	1 <sup>Y</sup>		0.87													
<i>P. porites</i>	88	1 <sup>Y</sup>															
<i>S. radians</i>	86	0.17 <sup>Y</sup>															
<i>A. tenuifolia</i> <sup>^</sup>	80	*0.01 <sup>Y</sup>	0,3									*0	<b>0.55</b>				
<i>S. cubensis</i>	74	1 <sup>Y</sup>		0.78										1 <sup>F</sup>		1 <sup>F</sup>	
<i>D. stokesi</i>	61	0.29 <sup>F</sup>															
<i>M. lamarckiana</i>	49	0.55 <sup>Y</sup>								0.65 <sup>F</sup>							
<i>A. grahame</i>	45	0.67 <sup>Y</sup>															
<i>M. annularis</i>	44	0.47 <sup>F</sup>															
<i>M. decactis</i>	42	0.18 <sup>F</sup>															
<i>M. aerolata</i>	41	1 <sup>F</sup>															
<i>M. meandrites</i>	38	0.42 <sup>F</sup>															
<i>M. danaana</i>	36	1 <sup>F</sup>								1 <sup>F</sup>							
<i>M. mirabilis</i>	32	1 <sup>F</sup>				0.47 <sup>F</sup>											
<i>E. fastigiata</i>	30	0.08 <sup>F</sup>															1 <sup>F</sup>
<i>M. angulosa</i>	27	0.69 <sup>F</sup>															
<i>M. franksi</i>	24	1 <sup>F</sup>										0.3 <sup>F</sup>					
<i>D. labyrinthiformis</i>	22	1 <sup>F</sup>															
<i>D. strigosa</i>	15	1 <sup>F</sup>		0.58 <sup>F</sup>													
<i>M. faveolata</i>	14	1 <sup>F</sup>		1 <sup>F</sup>								0.27 <sup>F</sup>					
<i>C. natans</i>	12									1 <sup>F</sup>							
<i>S. michelinii</i>	11	0.24 <sup>F</sup>								1 <sup>F</sup>							

#### 6.2.2.4 *Agaricia agaricites*

La frecuencia de juveniles de *A. agaricites* dependió de la mayoría de variables del hábitat, sin embargo se comprobó la hipótesis nula de independendencia entre el rango de profundidad y la inclinación y sustrato disponible (**Figura 19**).

Las relaciones más fuertes indicando una dependencia de magnitud media, se evidenciaron entre el tipo y cantidad de sedimento, con la ubicación del juvenil, inclinación y disponibilidad de sustrato ( $C > 0.4$ ; **Figura 19**). Se encontró que el 81.3% de los juveniles en sustratos con cantidades moderadas de sedimento y el 78.3% con sedimento alto estaban en sustratos crípticos, mientras que el 74.4% de los juveniles en sustratos sin sedimentos se presentaron en sustratos expuestos. Por su parte el 89.9% de juveniles en sustratos con sedimento limo arcilloso estaban interactuando con otros organismos sésiles, mientras que el 80.9% de los individuos que estaban en sustratos con sedimentos calcáreos y el 79.7% de los que se hallaron sobre sedimento arenoso se presentaron en áreas con espacio libre para crecer.

Los juveniles de *A. agaricites* dependieron positivamente, es decir que más del 60% de individuos se encontraron en la combinación de las condiciones: ambientes oceánicos, en profundidades de dos hasta 24m, en condiciones expuestas, interactuando o no con macroalgas, sobre sustratos inclinados sin sedimento acumulado, o con sedimento calcáreo o arenoso acumulado en cantidades altas, dispersas o moderadas. Sin embargo en la combinación de variables: islas continentales, sobre sustratos verticales, a profundidades mayores de 26m, sobre sustratos crípticos y a la vez con sedimento limo arcilloso; fue donde se encontró el menor número de individuos (<10% de individuos).

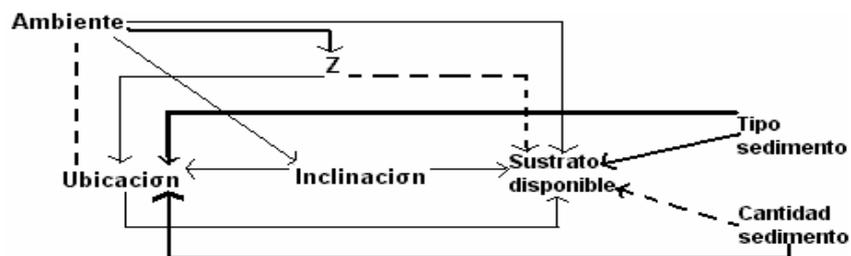


**Figura 19.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *A. agaricites*. —>: Dependencia débil. —>: Dependencia media. —>: Máximo valor de dependencia para la especie. ->: Independencia.

### 6.2.2.5 *Leptoseris cucullata*

La frecuencia de juveniles de *L. cucullata* al igual que *A. agaricites* dependió de la mayoría de variables de su hábitat, pero se comprobó independencia entre el ambiente arrecifal y la ubicación sobre el sustrato, así como del rango de profundidad con el área disponible para crecer ( $p > 0.05$ ,  $\chi^2$ ; **Figura 20**). La mayor magnitud de la relación de dependencia se presentó entre el tipo y cantidad de sedimento con la ubicación de los juveniles sobre el sustrato (**Figura 20**), indicando una dependencia intermedia ( $C > 0.33$ ). Se encontró que el 90.4% de juveniles en sustratos con sedimento arenoso y el 85.7% de los individuos presentes en sustratos con sedimento calcáreo estaban en superficies crípticas, mientras que el 76.6% de juveniles encontrados en sustratos con sedimento limo arcilloso y el 70.5% de los presentes en sustratos sin sedimentos estaban en sustratos expuestos.

*L. cucullata* presentó el mayor número de juveniles (>60%) indicando una dependencia positiva (favorable para su sobrevivencia) con los ambientes oceánicos en profundidades de 10-16m (intervalo medio) y de 18-24m (rango profundo), sustratos inclinados, verticales, expuestos, crípticos, con macroalgas o sin ellas, con sedimento calcáreo, limo arcilloso o sin sedimento acumulado. Mientras que la combinación de islas continentales, rango de profundidad somero y sustrato críptico fueron las condiciones más desfavorables para la sobrevivencia de juveniles de esta especie (en la combinación de estas condiciones se encontró <10% de juveniles).



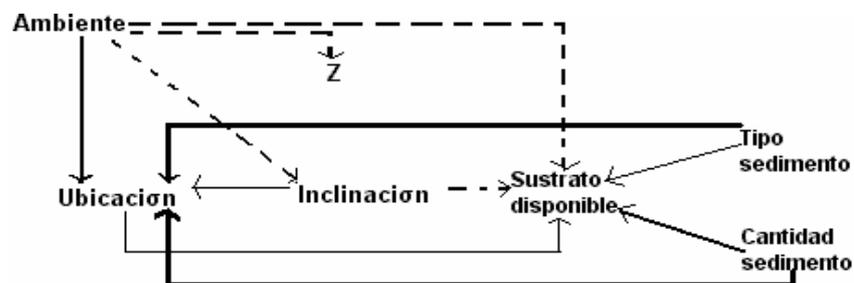
**Figura 20.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *L. cucullata*.  $\rightarrow$ : Dependencia débil.  $\leftrightarrow$ : Dependencia media.  $\Rightarrow$ : Máximo valor de dependencia para la especie.  $-\ - \rightarrow$ : Independencia.

### 6.2.2.6 *Porites astreoides*

*P. astreoides* al igual que *A. agaricites* y *L. cucullata* mostró un patrón de dependencias en el que se evidencia interacción entre la mayoría de condiciones del hábitat y la frecuencia de juveniles. Las dependencias más fuertes se presentaron con la ubicación del juvenil sobre el sustrato y el tipo y cantidad de sedimento (**Figura 21**), puesto que el 88.5% de juveniles

hallados en sustratos sin sedimento y el 78% de los presentes en superficies con cantidades altas estaban en sustratos expuestos, mientras que el 86.1% de los juveniles en sustratos con cantidades moderadas estaban en sustratos crípticos. Por su parte el 82.7% de los juveniles que estaban en sustratos con sedimentos arenosos se hallaron en sustratos expuestos.

La frecuencia de juveniles de *P. astreoides* dependió favorablemente (>60% de individuos) de la combinación de ambientes oceánicos, sustratos expuestos, horizontales, con sedimentos de diferente tipo y acumulados en diferentes cantidades, así como sobre sustratos ocupados por macroalgas, mientras que dependió de forma desfavorable de la combinación de islas oceánicas en sustratos crípticos y con espacio libre (<10% de juveniles).



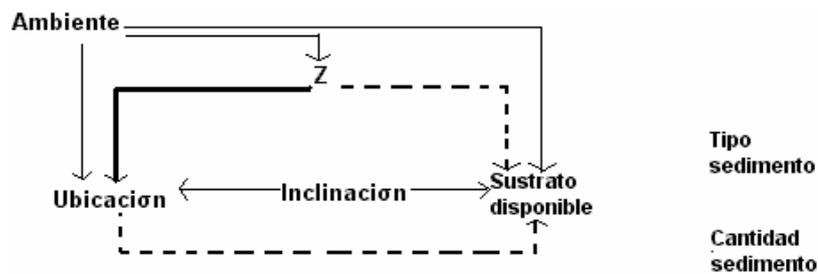
**Figura 21.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *P. astreoides*. → : Dependencia débil. - -> : Independencia. - -> - - : Máximo valor de dependencia para la especie.

#### 6.2.2.7 *Siderastrea siderea*

Se comprobó dependencia entre la frecuencia de juveniles y condiciones del hábitat como el ambiente arrecifal, profundidad, sustrato disponible e inclinación. La frecuencia de juveniles de *S. siderea* en diferentes profundidades dependió de la ubicación del juvenil sobre el sustrato con una magnitud media de dependencia ( $C > 0.33$ ), siendo ésta relación la de mayor magnitud para la especie (**Figura 22**), puesto que el 88.9% de los juveniles presentes en profundidades mayores a los 26m, el 64.4% en el intervalo de 10-16m y el 64.2% en el rango de 18-24m estaban en sustratos crípticos, mientras que el 65.9% de los juveniles en profundidades de 2-8m se encontraron sobre sustratos expuestos.

El patrón de dependencias mostró una combinación clara de los lugares favorables (>60% de juveniles bajo esta combinación de condiciones) y menos favorables (<10% de juveniles bajo esta combinación de condiciones).

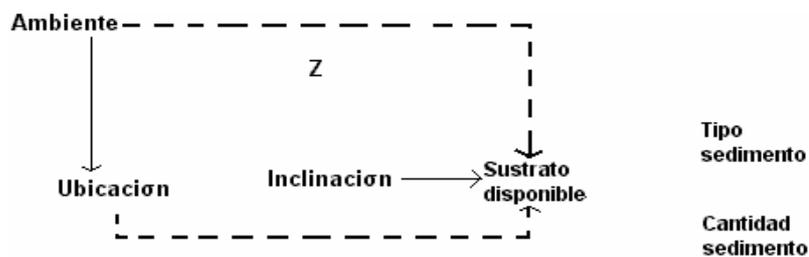
individuos) para que *S. siderea* pueda vivir: ambientes oceánicos, en profundidades de 2-24m, sobre sustratos crípticos, inclinados y sin otros organismos bénticos ocupando el espacio. Mientras que las condiciones menos favorables fueron: islas continentales, sustratos expuestos, verticales y a profundidades mayores a los 26m.



**Figura 22.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *S. siderea*. —>: Dependencia débil. —> : Dependencia media. —> : Máximo valor de dependencia para la especie. - ->: Independencia

#### 6.2.2.8 *Favia fragum*

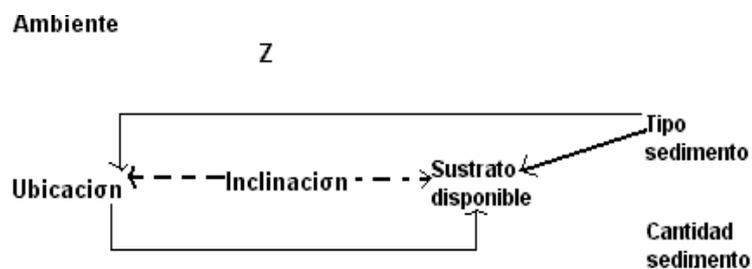
Se rechazó la hipótesis nula de independencia entre las variables ambiente arrecifal, ubicación sobre el sustrato, área disponible para crecer e inclinación. Aunque la magnitud de la relación fue débil ( $C < 0.33$ ; **Figura 23**), se encontró que el 92.5% de los juveniles presentes en sustratos expuestos dependen de su ubicación en áreas oceánicas y que el 65.2% de individuos sobre sustratos inclinados dependen del espacio libre de otros organismos sésiles. No obstante, la dependencia fue desfavorable (<10% de juveniles) en sustratos crípticos, tanto en ambientes continentales como en oceánicos.



**Figura 23.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *F. fragum*. —>: Dependencia débil. - ->: Independencia

### 6.2.2.9 *Agaricia lamarcki*

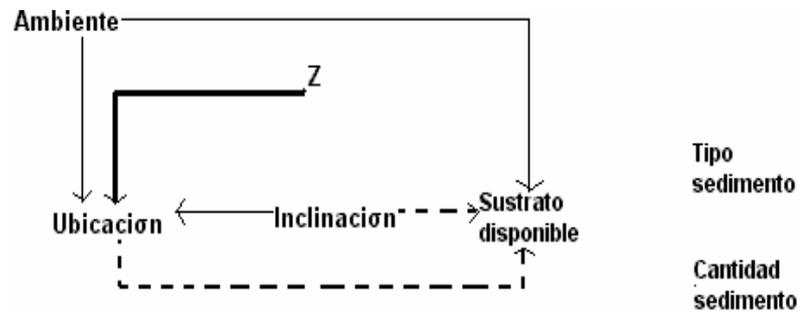
Se comprobó que existe dependencia entre el sustrato disponible para el crecimiento, la ubicación sobre el sustrato y el tipo de sedimento para *A. lamarcki* ( $p < 0.05$ ; **Figura 24**). El mayor valor de dependencia se presentó entre el sustrato disponible y el tipo de sedimento ( $C = 0.33$ ). El 98.8% de individuos sobre sustratos sin sedimentos estaban interactuando con otros organismos y el 78.7% sobre sustratos sin sedimento tenían espacio libre para crecer. El 72.8% de los juveniles en sustratos expuestos estaban interactuando con organismos sésiles, y el 98.8% de juveniles en sustratos expuestos no tenían sedimentos.



**Figura 24.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *A. lamarcki*. —>: Dependencia débil. —>: Dependencia media. - - ->: Independencia

### 6.2.2.10 *Montastraea cavernosa*

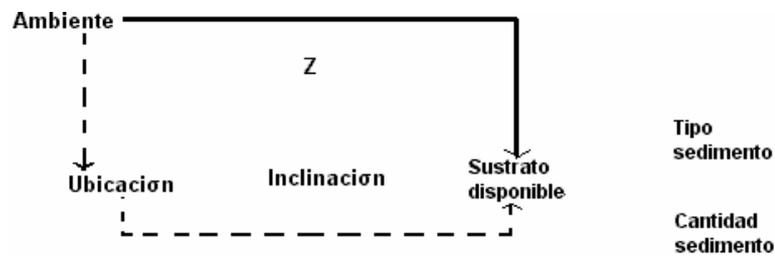
Los juveniles de *M. cavernosa* dependieron de la relación entre variables como ambiente arrecifal, ubicación sobre el sustrato, profundidad, área disponible para crecer e inclinación (**Figura 25**). El mayor valor del coeficiente de contingencia (indicando dependencia intermedia,  $C = 0.35$ ) se encontró entre la profundidad y la ubicación sobre el sustrato, evidenciando que el 83.9% de juveniles en el rango profundo y el 75% en el rango somero dependen de su ubicación en sustratos expuestos, mientras que en profundidades mayores a 26m el 65.2% dependen de sustratos crípticos.



**Figura 25.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *M. cavernosa*.  $\rightarrow$  : Dependencia débil.  $\rightarrow$  : Dependencia media.  $\rightarrow$  : Máximo valor de dependencia para la especie.  $\dashrightarrow$  : Independencia

#### 6.2.2.11 *Porites porites*

*P. porites* solo mostró dependencia entre el ambiente arrecifal y el sustrato libre para crecer con una magnitud media ( $C > 0.33$ ; **Figura 26**). El 95.8% de los juveniles que se encontraron en sustratos con espacio libre para crecer, dependieron de su ubicación en ambientes oceánicos. No obstante la dependencia fue desfavorable (<10% de juveniles) en la combinación de ambientes continentales y áreas ocupadas por otros organismos sésiles.



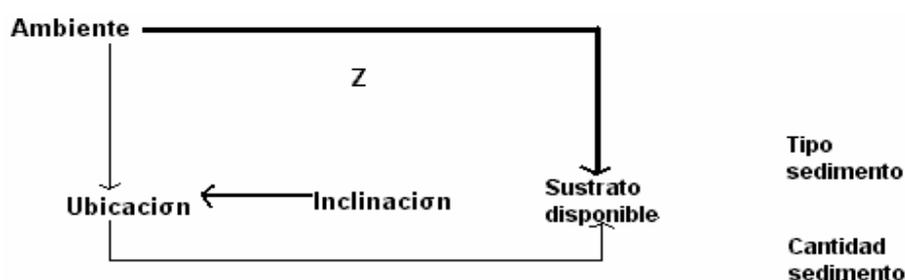
**Figura 26.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *P. porites*.  $\rightarrow$  : Máximo valor de dependencia para la especie.  $\dashrightarrow$  : Independencia.

#### 6.2.2.12 *Agaricia tenuifolia*

Se comprobó dependencia para los juveniles de *A. tenuifolia* entre las variables: ambiente arrecifal, ubicación, inclinación y sustrato disponible para el crecimiento (**Figura 27**). El mayor valor de dependencia se encontró entre el ambiente arrecifal y el sustrato disponible para crecer ( $C = 0.59$ ), y fue evidente que el 92.4% de juveniles interactuando con otros organismos sésiles se encontraron en islas continentales y el 85.7% de juveniles en sustratos no ocupados por otros organismos estaban en islas oceánicas.

La dependencia entre la ubicación e inclinación del sustrato fue la segunda de mayor magnitud ( $C = 0.55$ ), observándose que el 88.8% de juveniles en sustratos inclinados se encontraron en sustratos críticos y el 85.7% en sustratos horizontales estaban en superficies expuestas.

Así, La dependencia de la frecuencia de juveniles fue favorable (>60% de individuos) en la combinación de las condiciones: arrecifes continentales, sobre sustrato expuesto o crítico ocupado por macroalgas, y en superficies horizontales e inclinadas.



**Figura 27.** Dependencia entre las variables del microhábitat y las variables a macroescala para *A. tenuifolia*.  $\dashrightarrow$  : Dependencia débil.  $\rightarrow$  : Dependencia media.  $\longrightarrow$  : Máximo valor de dependencia para la especie.  $-\ - \rightarrow$  : Independencia.

### 6.2.3 Representación en un plano bidimensional del microhábitat de las especies de juveniles que presentaron dependencia con las variables físicas y biológicas (Análisis de correspondencias múltiples).

*A. tenuifolia* fue la única especie que presentó más del 70% de sus juveniles sobre sustratos con sedimento limo arcilloso; **Figura 28**) y además fue la especie que se ubicó con mayor frecuencia en islas continentales (78.8%).

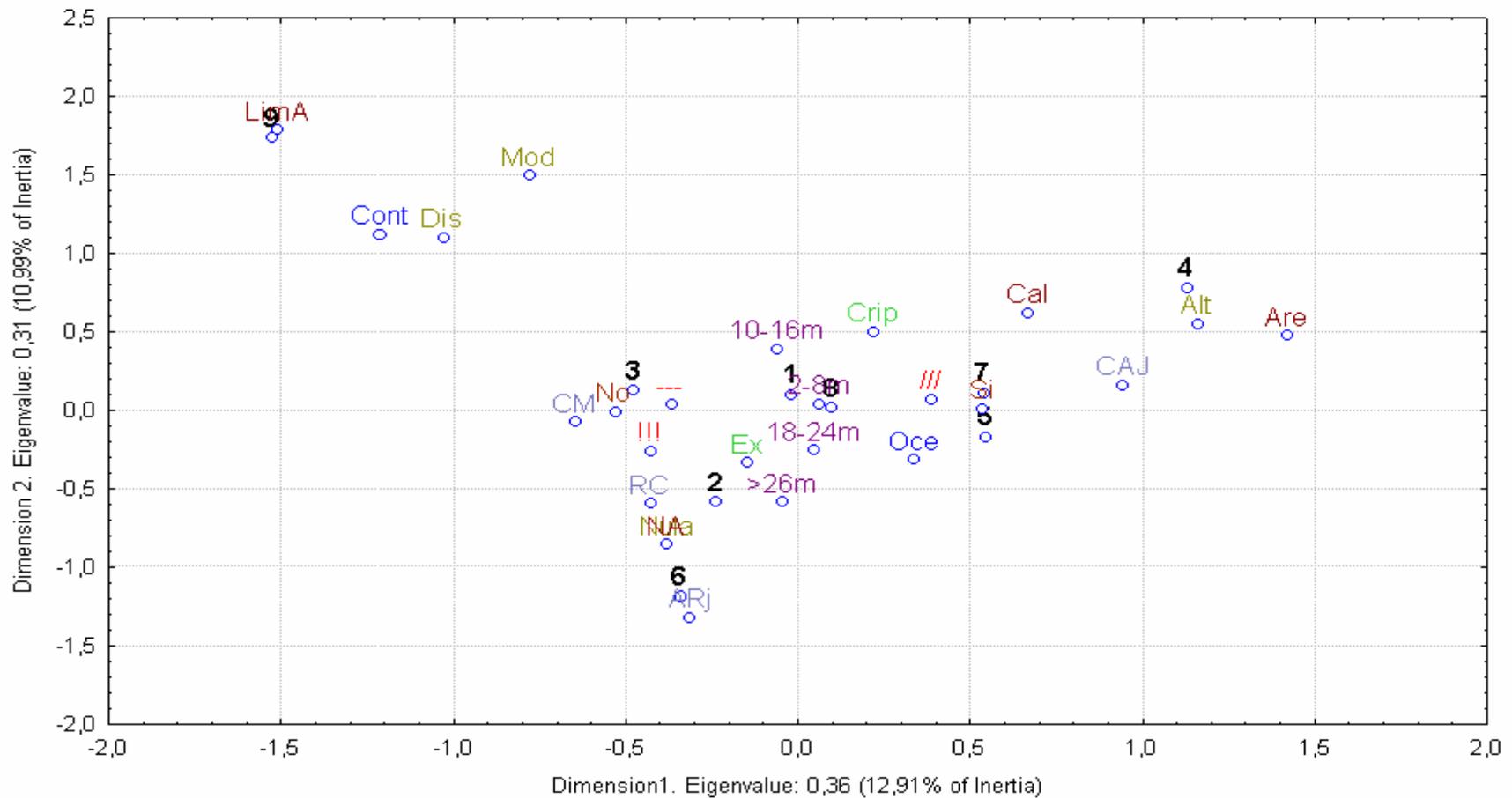
*A. lamarcki* se ubicó dentro del plano muy cerca a los sustratos sin sedimentos acumulados, puesto que el 91.4% de sus juveniles se hallaron en estas condiciones. Por su parte *S. siderea* se caracterizó por encontrarse sobre sustratos de tipo cascajo (especie con mayor abundancia en estas superficies, 78.5%), con sedimentos calcáreos (47.3%) y arenosos (39.8%) acumulados en altas proporciones (69.9%).

*F. fragum* se encontró dentro del plano cercana a los ambientes oceánicos (donde se encontró el 89.6% de sus individuos) y sustratos expuestos (92.4%). *A. agaricites*, *L.*

*cucullata*, *P. astreoides*, *P. porites*, y *M cavernosa* se posicionaron dentro del plano en medio de muchas modalidades de las diferentes variables físicas y biológicas (**Figura 28**), confirmando que estas especies se pueden encontrar bajo diferentes condiciones con frecuencias similares.

No obstante los juveniles de *P. astreoides* se encontraron con mayor frecuencia (más cercanos dentro del plano) en microhábitats caracterizados por la combinación de sustratos de tipo coral muerto, horizontales (aunque también se presentaron con frecuencias muy similares en sustratos inclinados y verticales) y en áreas donde su espacio de crecimiento estaba ocupado por macroalgas (**Figura 28**).

Aunque *M. cavernosa* también se halló en proporciones similares en las diferentes categorías de inclinación del sustrato y espacio disponible para crecer, las condiciones del microhábitat más cercanas a su posición (determinando su sobrevivencia en altos números) fueron los sustratos inclinados, las áreas libres de otros organismos competidores y la ubicación en ambientes oceánicos (**Figura 28**). Al igual que *M. cavernosa*, *F. fragum* se encuentra con mayor frecuencia en sustratos inclinados y en islas oceánicas.

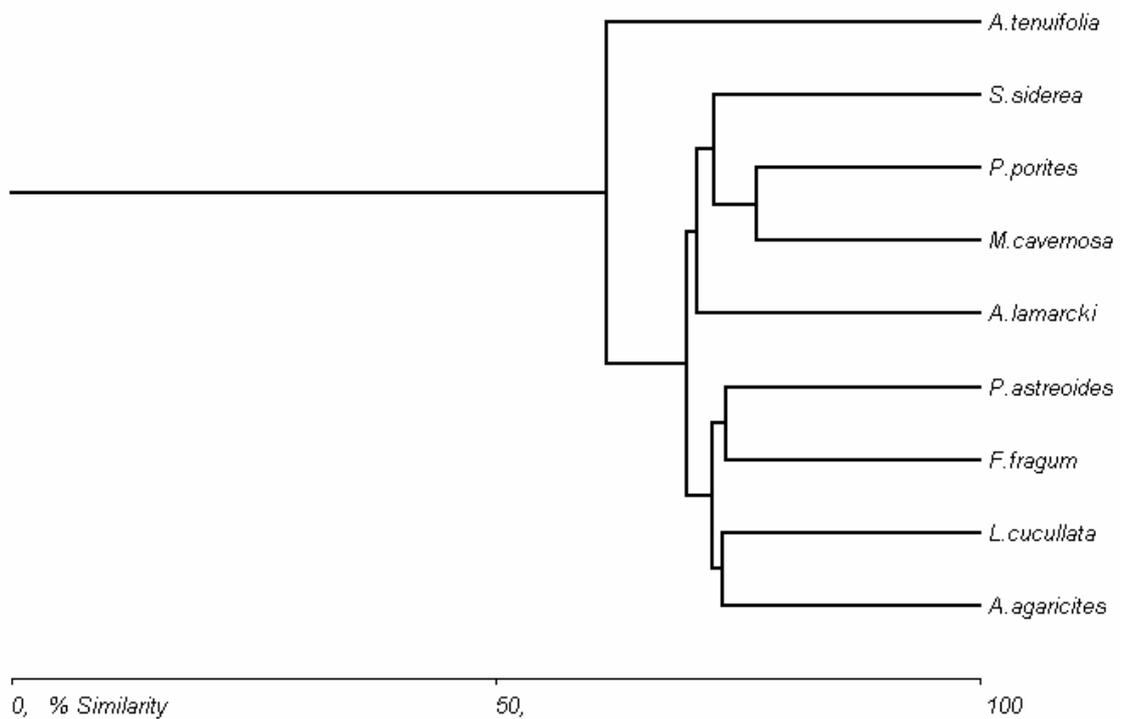


**Figura 28.** Plano factorial del ACM representando el microhábitat de las especies. 1:*A. agaricites*. 2:*L. cucullata*. 3:*P. astreoides*. 4:*M. cavernosa*. 5:*F. fragum*. 6:*A. lamarcki*. 7:*S. siderea*. 8:*P. porites*. 9:*A. tenuifolia*. Cont: continental. Oce: oceánico. 2-8m: somero. 10-16m: medio. 18-24m: profundo. NO: sustrato ocupado. SI: sustrato libre. Ex: expuesto. Crip: críptico. CM: coral muerto. RC: roca. CAJ: cascajo. ARj: alga roja. ///: inclinado. !!!: vertical. ---: horizontal. Nula: sin sedimento acumulado. Dis: dispersa. Mod: moderada. Alt: Alta. Na: Sin sedimento. Cal: calcáreo. LimA: limo arcilloso. Are: arenoso.

#### 6.2.4 Clasificación de las especies que presentaron dependencia con las variables físicas y biológicas del microhábitat

Todas las especies presentaron una similaridad superior al 60%, las más similares fueron *P. porites* y *M. cavernosa* (76.9%) (**Figura 29**). *A. tenuifolia* presentó el más bajo porcentaje de asociación con cualquier otra especie, puesto que a diferencia del resto de juveniles se ubicó con mayor frecuencia en sustratos con sedimentos limo arcillosos y en ambientes continentales.

Los juveniles se clasificaron en un grupo principal, conformado por todas las especies menos *A. tenuifolia* y dos subgrupos, uno formado por especies incubadoras con similaridad mayor al 70%: *P. astreoides*, *F. fragum*, *L. cucullata* y *A. agaricites*, y el segundo subgrupo formado por dos liberadoras y dos incubadoras: *S. siderea*, *M. cavernosa*, *P. porites* y *A. lamarcki*.



**Figura 29.** Dendrograma de agrupación de especies según las condiciones del microhábitat que comparten; utilizando el algoritmo de Bray-Curtis. (Solo para las especies que presentaron dependencia con las variables del microhábitat y un error de muestreo menor o igual al 10%).

## 7. DISCUSIÓN

### 7.1 Relación de los factores físicos y biológicos del microhábitat con la presencia de juveniles a nivel de la comunidad (sin diferenciar especie).

Es evidente que el proceso de reclutamiento de corales escleractíneos en el Caribe colombiano está determinado por las interacciones entre los factores físicos, biológicos (presencia de macroalgas; Cárdenas 2005) y químicos (en arrecifes continentales; Sepúlveda 2005) del hábitat y las características intrínsecas de las diferentes especies (mayor reclutamiento de especies incubadoras de larvas; Ordóñez 2005). De esta manera la abundancia y distribución de los juveniles en los cuatro arrecifes está reflejando el resultado de toda la dinámica del sistema arrecifal, oceanografía y geomorfología local.

Para toda la comunidad se encontró que el proceso de reclutamiento se ajusta al modelo determinista propuesto por Morse *et al.* (1988), en el que la sobrevivencia larval, el asentamiento y la metamorfosis, no son procesos completamente aleatorios (modelo estocástico) sino que están definidos por parámetros del medio y por la respuesta del organismo a las condiciones del mismo; el resto de mecanismos como los procesos post-metamórficos son los que contribuyen a la distribución final de los individuos. Realmente lo encontrado en los cuatro arrecifes es la consecuencia de las características reproductivas de las especies, la dispersión, la selección diferencial que ocurre entre el asentamiento larval y la metamorfosis y la mortalidad diferencial post asentamiento, tal como lo sugirió Chia (1989).

Teniendo en cuenta el modo reproductivo, la mayoría de especies en este estudio fueron incubadoras de larvas, lo cual coincide con lo encontrado en las últimas décadas en los arrecifes del Caribe por Bak & Engel (1979), Rogers *et al.* (1984), Smith (1992, 1997) y en la Gran Barrera australiana por Harriot (1999). La dominancia de especies incubadoras de larvas se debe principalmente a que son especies con una serie de adaptaciones que les permiten tener una mayor probabilidad de sobrevivir en cualquier medio. Son especies que liberan una larva bien desarrollada con altas cantidades de grasas de reserva, que se asientan rápidamente (Smith 1997), tienen una tasa de crecimiento mucho más rápida que los liberadores de gametos por lo que llegan a ser reproductivos más pronto (Harrison & Wallace 1990) y son más tolerantes al deterioro ambiental (Pizarro 2002). Estas características son especialmente importantes en medios donde las condiciones no son las más apropiadas para el desarrollo de juveniles coralinos, tal como los arrecifes de Isla Grande (Cárdenas 2005) e Isla Fuerte (Sepúlveda 2005) sometidos a altas presiones

ambientales generadas por la eutroficación del agua, exceso de macroalgas y el aumento en el transporte de sedimentos, fenómenos que no solo están ocurriendo en Colombia sino que han sido observados en todo el Caribe (Jackson 1991).

Las especies dominantes fueron *A. agaricites*, *L. cucullata* y *P. astreoides* al igual que los resultados obtenidos por Bak & Engel (1979), Bagget & Brighth (1985) y Chiappone & Sullivan (1996). Algunos autores como Sammarco (1985), Hughes (1988), Morse *et al.* (1988) Barrios (2000) y Pizarro (2002) han propuesto que estas especies desplazarán a las liberadoras de gametos en el Caribe si se mantienen las condiciones actuales de deterioro ambiental.

Al comparar la abundancia de juveniles entre los dos grupos de islas, fue evidente que el número de juveniles fue mucho mayor en las islas oceánicas, donde además se presentaron todas las 45 especies registradas para el estudio. Las diferencias en la composición y abundancia de juveniles a escalas regionales también han sido observadas por otros autores (Rylaarsdam 1983; Fisk & Harriott 1990; Hughes *et al.* 1999; Harriott & Banks 2002). En arrecifes expuestos a disturbios de alta intensidad se han encontrado bajas tasas de reclutamiento, alta mortalidad de juveniles y pocas algas rojas coralíneas, en comparación con arrecifes menos degradados (Bak 1999; James *et al.* 2002). Sammarco (1991) encontró que entre más alejados del continente, los arrecifes tendrán un proceso de reclutamiento más estable debido a la disminución del efecto antrópico propio de las zonas costeras.

La frecuencia de juveniles en los rangos de profundidad fue muy similar debido a que se encontraron especies con diferentes historias de vida que aportan en cada profundidad cierto número de individuos. Para el total de juveniles de la comunidad, el rango de distribución a lo largo del gradiente de profundidad fue muy amplio, por lo que resulta más apropiado discriminar las diferencias en la preferencia de profundidades por especie.

Ninguna especie fue exclusiva de las islas continentales, mientras que algunas como *A. fragilis*, *A. grahamae*, *M. decactis*, *M. danaana*, *E. fastigiata*, e *I. rígida* se presentaron únicamente en islas oceánicas (donde hay una mayor riqueza específica Vidal 2005, Villamil *en prep.*), indicando que en arrecifes cercanos a un tensor como la desembocadura de ríos solo pocas especies tienen las adaptaciones fisiológicas y morfológicas para tolerar estos hábitat y mantener las poblaciones (Hughes & Tanner 2000). Por ejemplo *A. agaricites* puede sobrevivir cerca de zonas costeras porque es una especie de amplia tolerancia, mientras que *A. tenuifolia* puede habitar estas zonas porque es especialista para crecer en estas áreas.

El bajo desarrollo de los arrecifes en Isla Fuerte e Isla Grande donde la cobertura de colonias adultas es pobre (Cárdenas 2005; Sepúlveda 2005) puede explicar el bajo reclutamiento y ausencia de algunas especies, tal como lo encontrado por Guzmán & Guevara (1998) en Panamá, debido al menor esfuerzo reproductivo en un área coralina más reducida.

La frecuencia de corales juveniles bajo las diferentes condiciones físicas y biológicas del microhábitat, indica que la mayoría de juveniles prefieren fijarse sobre sustratos de tipo coral muerto y en algunas ocasiones sobre cascajo. Es común en este grupo, la preferencia por sustratos duros como esqueletos de coral muerto y roca, debido a que permiten una mayor adhesión y brindan mayor probabilidad de sobrevivir que sustratos inestables o móviles (Fadlallah 1983); aunque también hay algunas especies que pueden vivir en sustratos móviles como *S. radians* y *M. aerolata* (Fadlallah 1983). La baja frecuencia de juveniles sobre rocas metamórficas puede deberse al origen geomorfológico de las islas (Geister 1997). Así mismo la mortalidad coralina de las últimas décadas (Bak & Nieuwland 1993) ha brindado mayor disponibilidad de coral muerto como sustrato en la zona, lo que favorece el asentamiento larval, ya que se ha demostrado (Wallace & Bull 1982) que los espacios (cálices) son lugares ideales como refugio por su alta rugosidad (Wallace & Bull 1982).

Se esperaba encontrar un mayor número de juveniles sobre algas rojas coralináceas las cuales brindan señales químicas para encontrar el sustrato y algas simbiotas (Morse *et al.* 1988), lo que favorece el asentamiento y sobrevivencia de los juveniles. Sin embargo puede ser que debido a la alta cantidad de sedimentos presentes en el sistema, las larvas no sean capaces de detectar las señales químicas para encontrar los sustratos que les son más favorables (Richmond 1997). *E. fastigiata* y *D. strigosa* fueron las únicas que presentaron más del 6% de sus juveniles sobre algas rojas coralináceas. *D. strigosa* es una especie liberadora, cuyos gametos van desprovistos de zooxantelas al ser liberados a la columna de agua, por lo que posiblemente debe adquirir el simbiote del medio (Tomascik 1991; Richmond 1997). Sobre *E. fastigiata* no existen reportes en la literatura en este aspecto.

De igual manera, la comunidad de juveniles se encontró interactuando con macroalgas y en segundo lugar con corales escleractíneos adultos y juveniles de otras especies. La invasión del sustrato por macroalgas tiene que ver tanto con factores de escala local como regional por falta de pastoreo por herbívoros, eventos catastróficos como huracanes que matan los corales y el aumento en la concentración de nutrientes; como ocurre en Colombia (Barrios 2000). Actualmente la invasión del espacio arrecifal por parte de macroalgas es uno de los

fenómenos más comunes en todos los arrecifes del mundo. Las macroalgas tienen un alto impacto en la estructura de la comunidad de los corales (Tanner 1995) ya que por su ciclo y estrategias de vida compiten eficientemente por el espacio (Carpenter 1986) reduciendo el área libre para el asentamiento de las larvas de coral (Sammarco 1980). McCook *et al.* (2001) reporta que en el Caribe especies como *Montastraea* sp., *M. annularis*, *A. agaricites*, *A. tenuifolia*, *A. palmata* y *P. astreoides*, han disminuido su cobertura viva y el espacio ha sido reemplazado por macroalgas como *Dictyota*, *Lobophora variegata*, *Halimeda* sp. y *H. opuntia*. Los principales mecanismos de competencia usados por las macroalgas son sobrecrecimiento, sombreado, abrasión, agresión química y barreras físicas para evitar el asentamiento (como lo hacen algunas macrófitas; Steneck 1994). Entre los géneros de macroalgas encontrados en los arrecifes estudiados se destacaron: *Avrainvillea* sp., *Amphiroa* sp., *Caulerpa* sp., *Dictyota* sp., *Galaxaura* sp., *Halimeda* sp., *Lobophora* sp., *Udotea* sp., *Valonia* sp. y *Wrangel* sp.

Aunque la mayoría de estudios acerca del efecto de las macroalgas sobre los patrones de reclutamiento muestran impactos negativos sobre los juveniles de coral (reducción del crecimiento, obstrucción del asentamiento juvenil y aumento en la tasa de mortalidad post-asentamiento de juveniles; Sammarco 1982; Rogers *et al.* 1994; Tanner 1995; Dustan & Jhonson 1998; Pizarro 2002), Hughes (1989) propone que la competencia con algas puede ayudar a mantener la diversidad siempre y cuando estas no sean invasoras del sistema.

Es importante destacar que la gran cobertura y cantidad de macroalgas es causada por otros tipos de disturbios, como la entrada de mayores cantidades de sólidos particulados y suspendidos, mayor concentración de nutrientes (Bell *et al.* 1989) y la exclusión de herbívoros del sistema (Jackson, 1991), quienes controlan el aumento de la biomasa algal y por ende como se ha demostrado, de la sobrevivencia de los juveniles de coral (Fitz *et al.* 1983).

En las islas continentales debido a su cercanía a los ríos Sinú (aporta 5249.2 ton/día de sólidos suspendidos totales; CIOH 1990) y Magdalena (aporta al Caribe colombiano 68 millones de ton/año de sólidos suspendidos, 130000 ton/año de nitrógeno total y 69000 ton/año de fósforo total; INVEMAR 2000), ha aumentado la cantidad de sólidos suspendidos y nutrientes en las aguas arrecifales y por consiguiente la proliferación de algas es el fenómeno actual más común en Colombia y en los arrecifes de estudio (mayor en Isla Grande que en Isla Fuerte; Cárdenas 2005; Sepúlveda 2005).

En la zona de estudio se observó la ausencia de herbívoros como peces y equinodermos, especialmente en las islas continentales, donde de 8-14m de profundidad se encontró el más bajo número de juveniles (Isla Grande; Cárdenas 2005), coincidiendo con la excesiva proliferación algal en este rango de profundidad y a la exclusión de herbívoros capaces de controlar el aumento en la biomasa de las macroalgas. En el caribe la mortalidad del erizo *Diadema antillarum* desde 1983 ha contribuido al aumento de algas por falta de consumidores de primer orden (Edmunds & Carpenter 2001). Lo anterior se confirmó al encontrar dependencia entre las islas continentales y el sustrato ocupado por otros organismos como macroalgas en el presente estudio.

Al probar dependencia entre la frecuencia de juveniles (de toda la comunidad) con el tipo de isla, profundidad, sustrato libre para el crecimiento juvenil, inclinación del sustrato, ubicación del juvenil sobre el sustrato y el tipo y cantidad de sedimento, se comprobó que las condiciones favorables para el crecimiento de los juveniles (sin tener en cuenta su especie), donde se encontró el mayor número de individuos, fue en la combinación de ambientes oceánicos, en todos los intervalos de profundidad, sobre sustratos donde entorno suyo habían o no, otros organismos “potenciales competidores”, en sustrato expuesto, inclinado, horizontal y sin sedimento acumulado; mientras que la dependencia de juveniles fue desfavorable con los ambientes continentales, en sustratos crípticos, verticales, horizontales, con sedimento limo arcilloso y arenoso en cantidades dispersas.

La dependencia positiva (favorable para la sobrevivencia) de la frecuencia de juveniles (sin diferenciar su especie) sobre sustratos expuestos y en cualquier rango de profundidad en este estudio, esta de acuerdo con lo propuesto por Sakai & Yamazato (1984), quienes afirman que hay una mayor frecuencia de juveniles de diferentes especies en microhábitats con sustratos expuestos. Sin embargo Bagget & Bright (1985), Rogers *et al.* (1984), Avery & Liddell (1997) y Pizarro (2002), indican que la mayoría de juveniles prefieren fijarse en sustratos protegidos o crípticos a lo largo de todo el gradiente de profundidad (contrario a lo encontrado en este estudio en términos de dependencias), con el fin de evitar un aumento en la mortalidad juvenil por exposición directa a la luz (Bak 1974; Zea *et al.* 1998). La dependencia de la frecuencia de juveniles con sustratos expuestos, probablemente tiene que ver con la reducción en la intensidad lumínica en lugares crípticos y con los requerimientos energéticos para que el juvenil se desarrolle (Maida 1994; Mumby 1999).

La ubicación de los juveniles sobre sustratos inclinados les da ciertas ventajas, ya que se reduce la cantidad de sedimento que puede acumularse sobre el juvenil por gravedad, así

mismo evita la competencia con macroalgas y a la vez puede acceder a la luz que requiere (Carleton & Sammarco 1987). Sin embargo el patrón aquí encontrado tampoco coincide con el resto de estudios en los que juveniles o larvas asentadas en zonas someras prefieren sustratos verticales y a mayor profundidad prefieren sustratos horizontales (Birkeland 1982; Wallace & Bull 1983; Carleton & Sammarco 1987; Tomascik 1991) indicando que requieren de una cantidad mínima de luz para sobrevivir y continuar el proceso de crecimiento (Sorokin 1993). Es posible que en las zonas de estudio los juveniles en el intervalo de profundidad medio y profundo prefieran sustratos verticales e inclinados porque estos evitan una mayor acumulación de sedimentos (característica propia de zonas profundas; Providencia e Isla Fuerte), aunque el acceso a la luz sea más limitado (Maida *et al.* 1994). Los juveniles también pueden estar colonizando sustratos inclinados y verticales porque no hay espacio disponible sobre los sustratos horizontales (Rogers *et al.* 1984; Babcock 1986). Por su parte la dependencia de los juveniles ubicados en el rango de profundidad somero con sustratos horizontales, puede explicarse por disponibilidad de sustrato (Ej. San Andrés; donde existe una placa consolidada de Carbonato de Calcio en los lugares donde no hay macroalgas; Díaz *et al.* 1995) o como una estrategia para acceder más a la poca luz que puede penetrar al agua en condiciones de alta turbidez (Ej. Isla Grande; Cárdenas 2005).

Más de la mitad de los juveniles, en sustrato sin sedimento acumulado, estarían aumentando directamente su sobrevivencia (Gilmour 1999) e indirectamente estarían evitando la competencia por espacio con macroalgas, las cuales prefieren lugares con sedimentos acumulados (Mumby 1999).

Al ser la dependencia entre las variables a macro y microescala de tan baja magnitud, se está reflejando que son muchas las variables físicas y biológicas que determinan la sobrevivencia de las poblaciones y de la comunidad de juveniles. La dependencia de los juveniles de ciertas especies con las características del sedimento sobre el sustrato, fueron las de mayor magnitud, mientras que el resto de variables aunque presentaron dependencia, fueron muy débiles; lo que quiere decir que para todos los juveniles de la comunidad es el sedimento el factor más importante que determina la presencia de los juveniles en ciertos microhábitats.

La dependencia de magnitud media encontrada entre la ocupación del sustrato por otros organismos sésiles como macroalgas y la presencia de sustrato con sedimento limo arcilloso, confirma que bajo condiciones de alta resuspensión de sedimentos de origen

terrestre, la proliferación de organismos (macroalgas) aptos para vivir bajo estas condiciones aumenta (Wittenberg & Hunte 1992; Mumby 1999), situación inversa para los corales.

**7.2 Relación de los factores físicos y biológicos del microhábitat con la presencia de juveniles por especie.** (El orden de discusión de las especies se presenta de la especie más abundante a la menos abundante dentro de la comunidad de juveniles).

### ***Agaricia agaricites***

Además de ser la especie más frecuente como juvenil, *A. agaricites* fue la que presentó dependencia con la mayoría de variables de su hábitat, indicando que la combinación de diferentes factores físicos y biológicos del medio puede ser favorable para su sobrevivencia.

La mayor frecuencia de juveniles de *A. agaricites* y en general del género *Agaricia* en los arrecifes del presente estudio y en el mundo (Rogers *et al.* 1984; Chiappone & Sullivan 1996; Smith 1997) se debe a varios factores: 1. Invierten la mayor parte de su energía en reproducción sexual y no en crecimiento. 2. Son las primeras en colonizan sustratos vacíos (Hughes & Jackson 1985; Hughes 1988). 3. Toleran cambios en las condiciones del hábitat (Hughes & Jackson 1985; Hughes 1988) 4. Su plasticidad morfológica les da un potencial para sobrevivir en diferentes ambientes (Van Moorsel 1985). 5. Liberan una plánula grande con mayor porcentaje de contenido lipídico que las hace más resistentes a las limitaciones de recursos durante su etapa pelágica, por lo que no tienen que asentarse tan rápido ya que tienen suficiente reserva para la búsqueda de sustrato y pueden defender su espacio de crecimiento de competidores (Van Moorsel 1985).

En el Caribe es una especie muy abundante como juvenil (Rogers *et al.* 1984; Chiappone & Sullivan 1996; Smith 1997) y poco a poco ha aumentado su frecuencia como adulto a consecuencia de los eventos masivos de mortalidad de especies como *A. cervicornis*, *A. palmata*, *M. annularis*, *C. natans*, *D. strigosa*, *S. michelinii* y *S. siderea* (Garzón-Ferreira & Kielman 1993). Este cambio en la composición de las comunidades arrecifales en las últimas décadas, ha sido atribuido por varios autores al aumento local de las presiones antrópicas sobre los ecosistemas marinos (Geenstein & Pandolfi 1997; Aronson & Precht 2001; Pandolfi & Jackson 2001).

Esta especie al mostrar dependencia entre la mayoría de variables cuantificadas del hábitat y por encontrarse en un amplio rango de condiciones físicas y biológicas, estaría reflejando su alta tolerancia (Van Moorsel 1985) a las variadas y cambiantes condiciones del medio. Al igual que para el resto de especies *A. agaricites* tiene mayor sobrevivencia en arrecifes alejados de la influencia de aguas continentales (Tomascik & Sánchez 1985; Hodgson 1993) que directamente aumentan la sedimentación y turbidez del agua e indirectamente la proliferación algal. Lo encontrado en el presente estudio esta de acuerdo con lo propuesto por Bak & Dekker (1982), Van Moorsel (1985) y Morse *et al.* (1988). Según Van Moorsel (1985), *A. agaricites* tiene mayor sobrevivencia que otras especies incluso del mismo género, sobre sustratos cubiertos por cantidades altas de sedimento y macroalgas de tipo filamentoso, ya que su forma de crecimiento con borde elevado del sustrato evita que sea ahogada o cubierta por sedimentos y macroalgas, lo que a su vez le da la posibilidad de vivir en sustratos protegidos o expuestos y no solamente sobre sustratos críticos, los cuales posiblemente aumentarían su sobrevivencia como lo sugiere Avery & Lidell (1997). Según Bak & Dekker (1982), *A. agaricites* es una buena competidora gracias a sus tentáculos modificados (sweeper) que responden al contacto con competidores, compensando así la desventaja relativa generada por su pequeño tamaño. Van Moorsel (1985) indica que *A. agaricites* puede encontrarse en diferentes medios, puesto que es una especie que tolera cambios abióticos como exceso o disminución en la intensidad lumínica y variaciones en la temperatura (aumento en verano y disminución en invierno). Por su parte Morse *et al.* (1988) afirma que el verdadero éxito de *A. agaricites* radica en su alta diversidad genética y capacidad para colonizar sustratos vacíos.

De igual manera el amplio rango de distribución de *A. agaricites* a lo largo del gradiente de profundidad, exceptuando a más de 26m, sigue confirmando la alta tolerancia de los juveniles de esta especie a diversos factores físicos del hábitat, coincidiendo con lo encontrado por Smith (1997), quien reportó que a mayor profundidad la mortalidad juvenil es más alta para esta especie y para *P. astreoides*. Según Van Moorsel (1985) la reducción en la abundancia de juveniles de *A. agaricites* a mayor profundidad se debe a que al aumentar la profundidad hay más competencia por espacios óptimos (acceso a luz), mayor abundancia de octocorales, organismos excavadores que crecen sobre los corales (esponjas del género *Cliona* sp.) y mayor cantidad de sedimentos acumulados, por lo que según Van Moorsel (1985) *A. agaricites* es más abundante a profundidades intermedias.

La mayor cantidad de juveniles que se encontraron sobre sustratos expuestos en el rango de profundidad somero (dependencia positiva), se ajusta a lo encontrado por Rogers *et al.*

(1984) y Sakai & Yamazato (1984). Rogers *et al.* (1984) encuentra que a menor profundidad hay mayor cantidad de juveniles sobre sustratos horizontales y expuestos, mientras que a mayor profundidad hay mayor cantidad de juveniles sobre sustratos verticales y crípticos, posiblemente porque al aumentar la profundidad los sedimentos que se acumulan sobre el sustrato son mayores. Mientras que Sakai & Yamazato (1984) encontraron que independientemente del rango de profundidad la mayoría de juveniles se ubican sobre sustratos expuestos. No obstante, en el resto de estudios el patrón registrado para la especie es que al aumentar la profundidad la mayoría de juveniles se encuentran en sustratos expuestos y horizontales porque en zonas someras la alta radiación lumínica, sedimentos y competencia limitan al juvenil (Bak & Engel 1979; Carleton & Sammarco 1987). El patrón encontrado en este estudio y contradictorio con la mayoría de estudios en el Caribe puede ser resultado de la alta sedimentación y la competencia con algas en todas las profundidades (Rogers *et al.* 1984).

Dueñas (en prep.) en la bahía de Chengue encontró dependencia para los juveniles de *A. agaricites* con el intervalo de profundidad y la inclinación del sustrato, sin embargo en los cuatro arrecifes del presente estudio el patrón no se confirmó, por el contrario se reportó independencia entre estas dos variables. La razón puede ser atribuida a que en Chengue la sedimentación no es un factor limitante (Dueñas com. Pers.) como si lo es en Isla Fuerte, por lo que las larvas pueden seleccionar de manera más efectiva el sustrato favorable.

La baja frecuencia de juveniles de esta especie en ambientes continentales, sobre sustratos verticales, a profundidades mayores de 26m, sobre sustratos crípticos y sedimento limo arcilloso, indica que a pesar de ser tolerante a muchas condiciones, la combinación de factores como ambientes afectados por un tensor como los ríos, sumado a zonas profundas y sustratos donde el acceso a la luz es escaso y donde hay una mayor acumulación de sedimentos lodosos difíciles de remover por pólipos pequeños como los de *A. agaricites* (Wittenberg & Hunte 1992; Mumby 1999) son la suma de las condiciones más desfavorables para la mayoría de las especies de coral pues generan un hábitat subóptimo limitado especialmente por el escaso acceso a la luz, la cual es el factor más importante durante la etapa de crecimiento porque de ella depende la fijación del Carbonato de Calcio por parte de las zooxantelas (Bak 1974; Mundy & Babcock 2000).

Aunque Bak (1974), Hughes & Jackson (1980), Hughes (1989) y Hodgson (1993) coincidan en que *A. agaricites* es un especie susceptible a variaciones en las condiciones físicas y biológicas de su hábitat, como temperatura e incidencia lumínica (Bak 1974), sedimentación

(Hughes & Jackson 1985; Hodgson 1993), competencia con macroalgas (Van Moorsel 1985) y a zonas inestables como arrecifes someros (Hughes 1989), el presente estudio concluye que la dominancia de *A. agaricites* en los cuatro arrecifes radica en su alto esfuerzo reproductivo y su tolerancia a diferentes condiciones físicas y biológicas del microhábitat, puesto que la mayoría de sus juveniles se encontraron en un intervalo amplio de variación de las condiciones del microhábitat.

### ***Leptoseris cucullata***

Esta especie al igual que *A. agaricites* es abundante en el Caribe como juvenil (Van Moorsel 1985; Hughes & Tanner 2000), también con estrategia reproductiva *r* y tolerante a diversas condiciones del hábitat. *L. cucullata* también exhibió las dependencias más significativas con las características del sedimento, lo que coincide con Richmond (1997), quien sugiere que la sedimentación en los sistemas arrecifales es el problema más persistente, puesto que hace que los juveniles y adultos inviertan más energía en limpieza, generando una reducción en su tasa de crecimiento; éste fenómeno podría estar ocurriendo en el Caribe colombiano (Díaz *et al.* 1995; Garzón-Ferreira & Kielman 1993).

*L. cucullata* aunque es considerada como un especie tolerante a diversas condiciones ambientales tiene una mortalidad en los primeros estadios de desarrollo mucho mayor que el resto de especies (Hughes & Jackson 1985), debido a que es un coral foliáceo, frágil, delgado y poco agresivo (el extremo opuesto de *M. cavernosa*; Hughes & Jackson 1985), por lo que posiblemente no fue la especie de mayor abundancia como juvenil en los cuatro arrecifes de este estudio. La similitud encontrada con *A. agaricites* se debe a que comparten la misma familia (Agaricidae; Gray 1847) y características de su historia de vida, ocupando microhábitats parecidos (Hughes & Tanner 2000) y sufriendo posiblemente proceso de selección larval y natural semejantes.

Al igual que la mayoría de especies, la ubicación en ambientes oceánicos donde la eutroficación es menor, es el factor a macroescala que reúne los elementos ambientales más favorables para el desarrollo coralino (Bell *et al.* 1989).

Mientras que Bak & Engel (1979) afirman que es en el rango medio de profundidad donde la mayoría de larvas de *L. cucullata* se asientan, en este estudio se encontraron juveniles en todos los rangos de profundidad pero con mayor frecuencia a más de 18m, donde posiblemente hay más sustrato libre para crecer (Birkeland *et al.* 1981; Avery & Liddell

1997). La dependencia de la frecuencia de juveniles en los rangos medio, profundo y sustrato expuesto para esta especie, se acerca un poco más a lo reportado en la literatura por Bak & Engel (1979), Wallace & Bull (1983), Rogers *et al.* (1984) y Carleton & Sammarco (1987), puesto que al aumentar la profundidad la intensidad lumínica disminuye, por lo que ubicarse sobre sustratos expuestos permite captar mayor cantidad de luz. Siguiendo el mismo patrón de *A. agaricites*, los juveniles se presentaron sobre sustratos con diferente tipo y cantidad de sedimento acumulado tanto en sustratos expuestos como crípticos, sin embargo los juveniles de esta especie se encontraron con mayor frecuencia en sustratos libres de sedimentos.

La baja frecuencia de juveniles de *L. cucullata* en la combinación de los factores, ambiente continental e intervalo de profundidad somero con sustrato críptico, indican que esta especie al igual que el resto de corales hermatípicos, según el gradiente ambiental de deterioro resultado de un aumento en la eutroficación y sedimentación de las aguas costeras (Tomascik & Sánchez 1985), sobreviven muy poco en ambientes continentales y en rangos someros (Barrios 2000) donde la competencia por espacio con macroalgas (Hughes 1989), abrasión por sedimentos, mortalidad por huracanes, enfermedades y actividades antrópicas tienen mayor impacto (Zea *et al.* 1998), especialmente para especies foliáceas y tan delgadas como *L. cucullata*. Aunque precisamente la mayoría de juveniles de diferentes especies buscan ubicarse sobre sustratos crípticos en zonas de poca profundidad (Bagget & Brighth 1985; Carleton & Sammarco 1987), posiblemente estos microhábitats no estaban disponibles en el momento del asentamiento de las larvas de esta especie.

Aunque la frecuencia *L. cucullata* bajo estas condiciones de deterioro intenso fue muy baja, puede afirmarse que en este estudio su dominancia al igual que *A. agaricites* en los cuatro arrecifes radicó en alto esfuerzo reproductivo y tolerancia a la mayoría de condiciones del microhábitat, llegándola a considerar como una especie tolerante.

### ***Porites astreoides* y *Porites porites***

*P. astreoides* y *P. porites* no son tan exitosos reproductivamente como las especies del género *Agaricia* (Sorokin 1993), aunque también se reproducen por vía sexual su tasa de reclutamiento es intermedia (Hughes & Jackson 1985), por lo que se encontraron como especies abundantes (pero no las más abundantes) en este estudio al igual que lo encontrado por Huitric & McField (2001). Ambas especies invierten mayor cantidad de energía en crecimiento (Sorokin 1993) y requieren de un periodo mínimo de 4-7 años para

alcanzar su madurez sexual (Richmond 1997), además invierten más energía en protección y competencia, como por ejemplo la producción de mucus (Cofforth 1985).

No son tan abundantes en el Caribe en estado juvenil como *Agaricia* sp. ni tan escasas como *Diploria* sp. y *Montastraea* sp. Sin embargo las especies de *Porites* sp. tienen una mayor longevidad respecto a *A. agaricites* y *L. cucullata* (Sorokin 1993), lo que les permite permanecer más tiempo dentro de la comunidad, como adultos. Al igual que *A. agaricites* tienen un comportamiento gregario con individuos de la misma especie, lo que reduce posible casos de competencia interespecífica y agresión por parte de algas y otros invertebrados sésiles, sobre todo con *Halimeda* sp. y *Dictyota* sp., con las que frecuentemente entra en contacto (Arenas 1999; Mejía-Niño 2001 en islas del Rosario). Estas estrategias de sobrevivencia y mayor longevidad es lo que les ha permitido a las especies del género *Porites* sp. tal como lo encontrado en este estudio, ser abundantes en estado juvenil (Miller 2000). *P. astreoides* respecto a *P. porites* fue más abundante, puesto que es un coral tolerante a diferentes condiciones físicas y biológicas del hábitat (Miller 2000; Miller & Barimo 2001).

Al combinar las variables del microhábitat y probar su dependencia, fue evidente que al igual que *A. agaricites* y *L. cucullata*, *P. astreoides* es una especie tolerante a diversas condiciones ambientales, tal como lo encontró Díaz *et al.* (1995). Por su parte la frecuencia de juveniles en la combinación de islas oceánicas en sustratos crípticos y con espacio libre fue muy baja, lo que puede estar indicando que no es tan susceptible a las condiciones de deterioro que se presentan en las islas continentales, coincidiendo con Barrios (2000) quien encuentra que actualmente en los arrecifes colombianos especialmente en las zonas someras *P. astreoides* junto con otras especies de coral, está reemplazando a *Acropora* sp. debido al progresivo deterioro arrecifal que ha causado la mortalidad masiva de este género (Barrios 2000).

Aunque esta baja frecuencia de juveniles de *P. astreoides* bajo esta combinación de condiciones puede indicar que no le es favorable la disminución en la intensidad lumínica al ubicarse sobre sustratos crípticos, también podría estar indicando que hábitats con estas características que para la mayoría de especies de coral son favorables (Wittenberg & Hunte 1992), no estaban disponibles en el momento del asentamiento larval.

La alta sobrevivencia en sustratos expuestos, horizontes y con sedimentos de diferente tipo acumulados en diferentes cantidades ponen de manifiesto precisamente su tolerancia a

medios competitivos y poco favorables para la mayoría de las especies (Cofforth 1985). Según Bak & Meesters (1999) y Lirman (2001) ésta especie puede soportar altas cargas de sedimentos gracias al mucus protector de la colonia, que evita que sea depredada y a la vez le es útil para acumular alimento. Lo anterior confirma que en este caso el éxito de su reclutamiento en los cuatro arrecifes dependió de su alta tolerancia a diferentes condiciones del hábitat, a pesar que lo reportado en la literatura indique que su esfuerzo reproductivo no es tan alto como el de las especies de la familia Agaricidae (Gray 1847; Sorokin 1993).

Por su parte *P. porites* es una especie que mostró un patrón de dependencia entre las variables físicas y biológicas de su microhábitat diferente al de *A. agaricites*, *L. cucullata* y *P. astreoides*, puesto que solo se comprobó dependencia favorable para la sobrevivencia juvenil con sustratos libres de otros organismos en ambientes oceánicos, y poco favorable en medios continentales e interactuando con otros organismos; ello puede ser explicado debido a que su tasa de crecimiento disminuye un 80% cuando esta rodeado por macroalgas (River & Edmunds 2001), debido a que tanto los excesos como la carencia de luz afectan su tasa de crecimiento (Bak 1974). Según Goreau *et al.* (1981) los juveniles de *P. porites* usan como estrategia de defensa para evitar el sobrecrecimiento algal, asentarse cerca de otros juveniles de la misma especie (comportamiento gregario). Con los resultados obtenidos en este estudio para *P. porites* junto con los reportes de la literatura, *P. porites* puede ser considerada como una especie de tolerancia media, siendo el factor más importante que esta determinando su presencia en ciertos microhábitats la interacción con macroalgas.

Adicionalmente su abundancia relativa menor al 4% en todos los arrecifes de este estudio puede ser explicada por su baja reproducción sexual, puesto que según Wittenberg & Hunte (1992) es una especie con baja tasa de reclutamiento, alta reproducción asexual y crecimiento lento.

### ***Siderastrea siderea***

La relación favorable de los juveniles de *S. siderea* con condiciones del medio como cascajo, presencia de macroalgas, profundidades de 2-24m, sustratos crípticos e inclinados en ambientes oceánicos, y desfavorable en islas continentales, sustratos expuestos, verticales y a más de 26m de profundidad, estaría de acuerdo con la idea de que esta especie es de tolerancia intermedia a diversos factores del hábitat (Guzmán & Jiménez 1992; Smith 1997), como sedimentos y competencia con algas (en el presente estudio).

La alta sensibilidad que presentan los juveniles de *S. siderea* a las agresiones causadas por organismo sésiles (Barrios 2000) es lo que probablemente ha generado que se encuentre con mayor frecuencia en ambientes oceánicos que en continentales y a la vez sobre sustratos crípticos, que evitan la proliferación algal, por una disminución en la cantidad de luz necesaria para que potenciales competidores como macroalgas invadan el espacio de crecimiento. Su amplia distribución a la largo del gradiente de profundidad, exceptuando a más de 26m donde el número de juveniles fue menor, y su presencia en sustratos crípticos, evidencian que la variación en la intensidad lumínica, no es un factor limitante para este coral que puede sobrevivir en condiciones de alta turbidez y sedimentación (Guzmán & Jiménez 1992) como en Punta Betín; arrecife sometido a alta sedimentación, eutroficación y metales pesados por su cercanía al puerto de Santa Marta (Rodríguez en pre.). Al igual que *S. siderea*, *Scolymia* sp. tampoco se vio limitada por la disminución en la incidencia de luz (Sorokin 1993) porque además de presentarse con alta frecuencia sobre sustratos crípticos en este estudio, ha sido reportada como una especie de zonas profundas (Veron & Stafford-Smith 2000).

La resistencia que tiene *S. siderea* a sedimentación alta Según Guzmán & Jiménez (1992), es lo que probablemente le confiere en el área de estudio una ventaja para ubicarse sobre sustratos de tipo cascajo. Sin embargo, contrario a lo que se esperaba como especie indicadora de contaminación y sedimentación (Guzmán & Jiménez 1992), los juveniles de *S. siderea* se presentaron muy poco en ambientes continentales, que fue donde se encontró mayor cantidad de sedimentos, contrario al estudio de Miller *et al.* (2000) quien encontró que los juveniles de la especie eran más abundantes en arrecifes cercanos a la playa. Una posible explicación es que el origen y tipo de sedimentos en las islas oceánicas y continentales es diferente, existiendo predominio de sedimentos calcáreos de origen orgánico en las islas oceánicas (Prah & Erhardt 1985; Geister & Díaz 1997) sobre los que se encontró con mayor frecuencia a los juveniles.

Al observar que *S. siderea* tiene una historia de vida diferente a especies como *A. agaricites*, *L. cucullata* y *Porites* sp. (Bagget & Brigh 1985), siendo una especies de estrategia K, con bajo reclutamiento, tasa de mortalidad baja (Wittenberg & Hunte 1992), tolerancia intermedia a cambios en las condiciones ambientales (tal como se encontró en este estudio) y alta longevidad y colonización del espacio por medio de reproducción asexual (Bagget & Brigh 1985; Guzmán & Jiménez 1992) se explica el por qué de su menor abundancia respecto a la Familia Agaricidae (Gray 1847) y Poritidae (Gray 1842), aunque

gracias a su baja tasa de mortalidad ha logrado mantenerse en el tiempo y espacio como especie de juvenil dominante.

### ***Favia fragum***

Los juveniles de *F. fragum* fueron abundantes dentro de la comunidad tal como ha sido reportado en el Caribe (Huitric & Mcfield 2001) junto con *A. agaricites* y *Porites* sp. La dependencia entre el ambiente arrecifal y la exposición del sustrato, así como entre el espacio disponible para el crecimiento y la inclinación, mostraron que las condiciones de las que dependen los juveniles de la especie son, sustratos expuestos, inclinados e islas oceánicas, mientras que se encontraron con baja frecuencia sobre sustratos crípticos tanto en islas continentales como en oceánicas. El patrón es contradictorio a lo encontrado por Lewis (1974) en cuanto a la exposición y sedimentos acumulados, puesto que mientras que en el presente estudio predominan los sustratos expuestos, en el estudio Lewis la mayoría de larvas de *F. fragum* eran atraídas por superficies oscuras y crípticas. Aunque en la literatura no existe explicación del comportamiento encontrado para esta especie, la preferencia por sustratos expuestos puede estar relacionada con la alta turbidez que reduce la incidencia de luz y la competencia con macroalgas, además estos sustratos expuestos pueden estar disponibles ya que pocas especies toleran disturbios a poca profundidad; por lo que en este estudio se consideró como una especie de tolerancia intermedia.

### ***Agaricia lamarcki***

El patrón de dependencias de la frecuencia de juveniles de *A. lamarcki* con los factores físicos y biológicos del medio es muy claro determinando en qué microhábitats pueden sobrevivir en mayor o menor número. Definitivamente los juveniles se ven favorecidos por la ubicación sobre sustratos expuestos, sin sedimentos acumulados y en sustratos donde el espacio está o no ocupado por otros organismos sésiles, lo que concuerda con Hughes (1988) quien encuentra que la tasa de crecimiento se mantiene estable en zonas poco afectadas por disturbios como sedimentación. Posiblemente al ubicarse bajo estas condiciones los juveniles están asegurando que la inversión energética desde el periodo larval hasta el reclutamiento, no se pierda, debido a que por ser una especie longeva (Hughes 1988) y de crecimiento lento (Hughes & Jackson 1985) muy similar a las especies del género *Montastraea* pueden tardar más de un siglo en recuperarse, siempre y cuando su reclutamiento sea rápido (Hughes & Tanner 2000).

De forma contrastante pero igualmente claro, es que la frecuencia de juveniles fue mucho menor sobre sustratos expuestos, ocupados por otros organismos sésiles y a la vez con sedimentos calcáreos acumulados. Este tipo de microhábitats con sedimentos cubriendo el sustrato y con otros organismos bénticos entorno al juvenil como “potenciales competidores”, son el tipo de hábitats que especies de tolerancia intermedia como *A. lamarcki* pueden no colonizar rápidamente (Hughes 1988). *A. lamarcki* en comparación con *M. cavernosa* y *M. annularis* tiene un tamaño de los coralites más pequeño, por lo que se ve más afectada por la sedimentación (no es capaz de limpiarse; Hodgson 1993), explicando por qué la frecuencia de sus juveniles se ve limitada por los sedimentos de tipo calcáreo.

### ***Montastraea cavernosa***

*M. cavernosa* se presentó como una especie de tolerancia intermedia a diversas condiciones del medio, pues no solo se presentó con mayor frecuencia sobre sustratos ocupados por macroalgas sino que al combinar las variables del hábitat, la frecuencia de juveniles se encontró relacionada positivamente con diversos factores. La dependencia de juveniles fue favorable en ambientes oceánicos, en los intervalos de profundidad somero, profundo y mayor a 26m, tanto en sustratos expuestos, horizontales, como crípticos, así como en lugares ocupados o no ocupados por macroalgas. La tolerancia a diferentes condiciones se debe a que es la especie más eficiente en la remoción de sedimentos (remueve 14gm<sup>2</sup> día; Lasker 1980), así mismo su forma masiva la hace más resistentes a huracanes y acumulación de partículas orgánicas e inorgánicas (Huitric & McField 2001), adicionalmente compensa su baja tasa de reclutamiento con un aumento en su agresividad inter e intra específica (Hughes & Jackson 1985), lo que le permite ubicarse o no en lugares donde hay macroalgas u otros corales. Estas estrategias de sobrevivencia son las que le permiten ser dominante como adulto e incluso como juvenil (en el presente estudio) en muchas regiones, pese a que en sus primeras etapas de crecimiento no sea reportada en el Caribe como una especie abundante (Szmant 1991; Smith 1997).

Sin embargo es evidente que todas las variables del microhábitat y el intervalo de profundidad dependieron de su ubicación en ambientes oceánicos y por el contrario las más bajas frecuencias de juveniles se dieron en medios continentales, al combinar factores como sustrato críptico, horizontal y en rangos de profundidad someros. Esta limitación por zonas más disturbadas como las islas continentales es explicada por lo propuesto por Tomascik & Sánchez 1985 y Acosta 1992) donde el esfuerzo reproductivo y la tasa de crecimiento decrece en espacio y tiempo siguiendo un gradiente de deterioro originado por la cercanía a

ríos, razón por la cual su presencia dependió favorablemente de las islas oceánicas; de manera que esta especie fue considerada para este estudio como una especie de tolerancia intermedia.

### ***Agaricia tenuifolia***

Los patrones de dependencia de los juveniles de *A. tenuifolia* con las condiciones del microhábitat son las de mayor magnitud, muy específicas y muy diferentes respecto al resto de especies y lo que se esperaría deberían preferir la mayoría de juveniles, o donde deberían sobrevivir con mayor frecuencia. Las condiciones favorables para su desarrollo fueron en ambientes continentales, sobre sustrato ocupado por macroalgas, en condiciones expuestas o crípticas, sobre sustrato inclinado y horizontal, con acumulación de sedimento limo arcilloso.

La dominancia de *A. tenuifolia* tanto en estado juvenil como adulto en arrecifes con mayor cantidad de sedimentos y con sustratos ocupados por macroalgas ha sido evidente en las últimas décadas en el Caribe, donde ha reemplazado a *Porites* sp. (Aronso *et al.* 2004). La combinación de turbidez, luz atenuada y aumento en la concentración de nutrientes favorece el crecimiento de *A. tenuifolia* (Aronso *et al.* 2004), lo cual se ha confirmado con experimentos de trasplantes donde crece más rápido que *Porites* sp. en aguas oscuras por debajo de los 3m de profundidad (Aronso *et al.* 2004). Sin embargo y aunque aparentemente pueda vivir bajo condiciones que son adversas para el resto de especies, según Huitric & McField (2001), esta especie es susceptible a cambios en la temperatura y sufre blanqueamiento debido a su baja capacidad de fabricar proteínas de control de temperatura.

Su alto esfuerzo reproductivo (Bak & Engel 1979), sumado a su gran tolerancia a medios que son adversos para otras especies, le permite colonizar rápidamente sustratos vacíos (Hughes & Jackson 1985). El hecho de no haber encontrado un gran número de juveniles de esta especie en los arrecifes oceánicos donde las condiciones de sedimentación son menores (predominio de sedimentos calcáreos en baja proporción), no quiere decir que no pueda sobrevivir en lugares diferentes a arrecifes continentales, sino tal vez que esta especie es la mejor adaptada para sobrevivir bajo condiciones tensionantes como zonas con sedimentación alta de tipo limo arcilloso, áreas que usualmente por la alta turbidez reducen la incidencia lumínica. El patrón encontrado en este estudio solo coincide con lo encontrado por Gilmour (1999) quien afirma que en sustratos naturales el reclutamiento no se ha visto inhibido por los sedimentos. Sin embargo los resultados obtenidos son contrarios a lo

encontrado por la mayoría de autores (Rogers *et al.* 1984; Tomascik & Sánchez 1985; Babcock & Davies 1991; Richmod 1997; Gilmour 1999) quienes afirman que los sedimentos inhiben el crecimiento, aumentan la proliferaron algal, causan mayor mortalidad juvenil por ahogamiento y reducen la luz disponible, siendo ambos tanto el sedimento como las algas factores que previenen el reclutamiento. Por tales motivos en este estudio *A. tenuifolia* se consideró como una especie tolerante y “especialista” para vivir en zonas con alta proliferación algal y sedimentos de origen terrestre.

## 8. Conclusiones

La presencia y abundancia de juveniles de corales hermatípicos tanto en ambientes oceánicos como continentales, está determinada por las interacciones entre los factores físicos y biológicos del hábitat tanto a macro como a micro escala y de las características intrínsecas (historia de vida) de cada una de las especies.

Juveniles de *A. agaricites*, *L. cucullata* y *P. astreoides* se encontraron frecuentemente en la mayoría de condiciones del hábitat, evidenciando las mayores dependencias con el tipo y cantidad de sedimento acumulado sobre el sustrato y dependencias favorables en la combinación de condiciones: ambientes oceánicos, en profundidades menores a 24m, sobre sustratos crípticos, expuestos, interactuando o no con otros organismos y sobre sustratos con sedimento de diferente tipo acumulado en diferentes cantidades.

Juveniles de *P. porites*, *F. fragum*, *M. cavernosa* y *S. siderea* se encontraron con frecuencia media en algunas de las condiciones del hábitat, evidenciando mayor dependencia con la ubicación del juvenil sobre el sustrato, la disponibilidad del espacio y el ambiente arrecifal, con dependencia favorable en la combinación de arrecifes oceánicos, sustratos libres de otros organismos, sustratos crípticos e inclinados.

Juveniles de *A. lamarcki* se encontraron con frecuencia media en algunas de las condiciones del hábitat. Evidenciaron la mayor dependencia para la especie, con el tipo de sedimento y la disponibilidad del sustrato, con dependencia favorable sobre sustratos expuestos, sin sedimento acumulado e interactuando o no con otros organismos.

Juveniles de *A. tenuifolia* se encontraron frecuentemente en condiciones del hábitat diferentes al resto de especies, evidenciando mayor dependencia con el ambiente arrecifal, disponibilidad del espacio y ubicación sobre el sustrato, con dependencia favorable en arrecifes continentales, en microhábitats con sedimento limo arcilloso e interactuando con macroalgas.

La interacción con macroalgas es el factor de influencia más importante sobre la presencia de juveniles de corales hermatípicos en los cuatro arrecifes.

Las características del sedimento acumulado sobre el sustrato es el factor que al combinarse con el resto de condiciones del hábitat tiene mayor influencia sobre la frecuencia de juveniles de corales hermatípicos en el Caribe colombiano.

El reclutamiento de juveniles se favoreció en ambientes oceánicos respecto a los continentales, debido a que las condiciones ambientales de los arrecifes continentales son desfavorables para la mayoría de juveniles coralinos.

El menor número de especies y de juveniles en los arrecifes de Isla Fuerte e Isla Grande puede ser explicado por la influencia de perturbaciones antrópicas (ríos, sedimento y proliferación algal), que generan lugares subóptimos para el asentamiento y reclutamiento.

## **9. Recomendaciones.**

- Aumentar el esfuerzo de muestreo para las especies intermedias y raras con el fin de comprobar su dependencia con los factores del microhábitat, lo cual posiblemente ayudará a su manejo y consevación.
- Realizar estudios poblacionales centrados en una de las nueve especies más abundantes y que mostraron dependencia con ciertas condiciones del microhábitat.
- Comprobar los resultados encontrados con las nueve especies más abundantes que presentaron dependencia con alguna de las variables, en el laboratorio.
- Comprobar en el laboratorio los patrones de mortalidad pre asentamiento y factores de selección larval.
- Incluir factores como concentración de nutrientes, disponibilidad de alimento, temperatura, salinidad y herbivoría para comprobar los patrones de dependencia.
- Cuantificar la tasa de crecimiento y mortalidad por especie de juveniles, evaluando su dependencia con las condiciones del microhábitat.
- Estudiar el esfuerzo reproductivo, dispersión larval y asentamiento de las nueve especies más abundantes y que mostraron dependencia con algunas de las variables del medio en Colombia, para conocer su potencial y predecir su permanencia en los arrecifes en el futuro.
- Mitigar los factores de deterioro que están afectando a los arrecifes en Colombia especialmente factores como sedimentación y proliferación de macroalgas en arrecifes continentales.
- Financiar y establecer planes de manejo, recuperación y conservación incluyendo los procesos de reclutamiento y las preferencias de las especies en cuanto a las características del microhábitat que favorecen su sobrevivencia a lo largo del gradiente de profundidad.

## 10. Bibliografía

- Acosta A. 1992. Reproducción sexual del coral *Montastrea cavernosa* (Scleractinea-faviidae) en la región de Santa Marta – Caribe colombiano. Tesis Mgister Sc en Biología marina. Convenio Universidad nacional de Colombia, Colciencias e Invemar. Bogotá. Páginas: 6-10, 61-91.
- Alvarado E., G. Pinilla, T. León & A. Cortés. 1989. Parque Nacional Corales del Rosario. Plan de Manejo. Inderena. Centro de investigaciones científicas Universidad Jorge Tadeo Lozano. Páginas: 142-200.
- Anthony K. R. N. & S. R. Connolly. 2004. Environmental limits to growth: Physiological niche boundaries of corals along turbidity-light gradients. *Oecologia*. 141: 373-384.
- Ardila N. E., G. R. Navas & J. O. Reyes. 2002. Libro rojo de invertebrados marinos de Colombia. INVEMAR. Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, D. C. 180pp.
- Arenas O. 1999. Efecto de las algas bélicas en la sobrevivencia de corales transplantados en las Islas del Rosario, Caribe Colombiano. Trabajo de Grado. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Bogotá. 94pp.
- Aronson R. B. & W. F. Precht. 2001. Stasis, biological disturbance and community structure of a Holocene coral reef. *Paleobiology*. 23: 326-346.
- Aronso R. B., I. G. Macintyre, C. M. Wapnick & M. W. O'Neill. 2004. Phaseshifts, alternative states and the unprecedented convergence of two reef systems. *Ecology*. 85(7):1876-1891.
- Avery W. E. & W. D. Liddell. 1997. Sessile community recruitment patterns on Western Atlantic shallow and deep reef substrata. *Proc 8<sup>th</sup> Int. Coral Reef Sym.* 2:1179-1184.
- Ayre D. J. & T. P. Hughes. 2004. Climate Change, genotypic diversity and gene flow in reef-building corals. *Ecology Letters*. 7: 273-278.
- Azcategui T. 1996. Biología reproductiva de *Tubastrea coccinea* (Scleractinia: Dendrophillidae) en el Parque Nacional Natural Tayrona Caribe colombiano. Tesis de pregrado en Biología. Universidad Javeriana. Facultad de ciencias. Bogotá. 99pp.
- Babcock R. & P. Davies. 1991. Effects of sedimentation on settlement of *Acropora millepora*. *Coral reefs*. 9:205-208.
- Babcock R. & A. Heyward. 1986. Larval development on certain gamete-spawning scleractinian corals. *Coral Reefs*. 5:111-116.

- Bagget L. S. & T. J. Brigh. 1985. Coral recruitment at the east Flower Garden Reef (Northwestern Gulf of Mexico). *Proceedings of the 6<sup>th</sup> International Coral Reefs Congress*. 4:379-384.
- Bak R. P. M. 1974. Available light and other factors influencing growth of stony corals through the year in Curaçao. *Proceedings of the 2nd International Coral Reef Symposium* 2:229-233.
- Bak R. P. M. 1999. Population structure as a response of coral communities to global change. *American Zoologist*. 39:56-65.
- Bak R. P. & R. Dekker. 1982. Complexity of coral interactions: influence of time, locations and epifauna. *Marine Biology*. 69: 215-22.
- Bak R. & M. Engel. 1979. Distribution, abundance and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractinia) and the importance of life history strategies in the parent coral communities. *Marine Biology*. 54:341-352.
- Bak R. P. & E. Meesters. 1999. Population Structure as a Response of Coral Communities to Global Change. Netherlands Institute for Sea Research. *American zoology*. Vol. 39. Páginas: 56-65.
- Bak R. P. & G. Nieuwland. 1993. Twenty years of change in coral communities over deep reef slope along Leeward coast in the Netherland Antilles. Págs: 154-159 en: *Global Aspects of Coral Reefs. Health, Hazard and History*. Univ. Miami. Rosenstiel School of Mar. Atm. Sci. Miami.
- Banks S. A. & V. J. Harriot. 1996. Patterns of coral recruitment at the Gneering Shoals, southeast Queensland, Australia. *Coral reefs*. 5: 225-230.
- Barrios L. M. 2000. Evaluación de las principales condiciones de deterioro de los corales pétreos en el Caribe colombiano. Tesis de Post grado en Biología-Línea Biología Marina. INVEMAR. U.N. Santa Marta. 150 pp.
- Bell P.R.F., P. F. Greenfield, D. Hawkwer & D. Connell. 1989. The impact or waste discharges on coral reef regions. *Water Science and Technology*. 21(1): 121-130.
- Birkeland C., D. Rowley, & R. Randall, 1981. Coral recruitment patterns at Guam. *Proceedings 4th International Coral Reef Symposium* 2: 339-344.
- Birkeland C., D. Rowley & R. Randall. 1982. Coral recruitment Patterns at Guam. *Proc. 4<sup>th</sup> Int. Coral Reef Symp.* 2:339-344.
- Caley M., M. Carr, M. Hixon, T. Hughes, G. Jones, & B. Menge. 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review Ecology and Systematics*. 27:477-500.
- Cano M & J. Valderrama. 1996. Archipiélagos del caribe Colombiano. Banco de Occidente- Credencial. Cali. Colombia. Páginas: 147-165.

- Cárdenas F. 2005. Distribución vertical, composición, riqueza y densidad de corales hermatípicos juveniles en el arrecife de Isla Grande, Caribe colombiano. Tesis de pregrado en Biología. Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de Ciencias. Bogotá. 89pp.
- Carleton J. H. & P. W. Sammarco. 1987. Effects of substratum irregularity on success of coral settlement: quantification by comparative geomorphological techniques. *Bulletin of Marine Science*. 40(1): 85-98.
- Carpenter R.C. 1986. Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecol Monogra*. 56: 345-363.
- Carricat-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.
- Cendales M. H. 1999. Cartografía, composición y estado actual de los biotopos marinos arrecifales de Isla Rosario, Isla Barú y de los bajos intermedios del Archipiélago del rosario. Tesis de grado en Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 100pp.
- Chia F. S. 1989. Differential larval settlement of benthic marine invertebrates. Páginas: 3-11 En: Ryland J. S. & P. A. Tyler (ed.). *Reproduction, Genetics and Distributions of Marine Organisms*. Olsen & Olsen. UK.
- 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.
- CIOH. 1990. Informe Ecopetrol Golfo de Morrosquillo. Armada Nacional, Colombia. Vol. 1 Páginas: 25-60.
- Cofforth M. A. 1985. Mucous sheet formation on poritid corals: effects of altered salinity and sedimentation. *Proc. 5<sup>th</sup> Int. Coral Reefs Congr.* 4: 165-170.
- Dana T. F. 1976. Reef-coral dispersion patterns and environmental variables on a Caribbean coral Reef. *Bull. Mar. Sci.* 26: 1-13.
- Díaz J., Barrios L., Cendales M., Garzón J., Geister J., López-Victoria M., Ospina G., Parra F., Pinzón J., Vargas B., Zapata F. & S. Zea. 2000. Áreas coralinas de Colombia. INVEMAR. Publicaciones especiales. Santa Marta. Colombia. 174pp.
- Díaz J. M., J. Garzón-Ferreira & S. Zea. 1995. Los arrecifes coralinos de la Isla de San Andrés, Colombia: Estado actual y perspectivas para su conservación. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Álvarez Lleras, Bogotá. 7:1-150.

- Díaz J. M., J. A. Sánchez & G. Díaz-Pulido. 1996. Geomorfología y formaciones arrecifales recientes de Isla Fuerte y Bajo Bushnell, Plataforma continental del Caribe colombiano. Bol. Invest. Mar. Cost. 25: 87-105.
- Díaz L.G. 2002. Estadística multivariada: inferencias y métodos. Universidad Nacional de Colombia. Panamericana Formas e impresos S.A. Bogotá. 529pp.
- Dustan P. K. & C. R. Johnson. 1998. Spatio-temporal variation in coral recruitment at different scales on Heron Reef, southern Great Barrier Reef. Coral Reefs. 17: 71-81.
- Edmunds P. J. & R. C. Carpenter. 2001. From the cover: recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abandon juvenile colonies on a Caribbean reef. PNAS. 98: 5067-5061.
- Fadlallah Y. H. 1983. Sexual reproduction, development and larval biology in Sleractinian Corals. A review. Coral reefs. 2: 129-150.
- Fenner P. 1993. Species distinctions among several Caribbean stony corals. Bulletin of Marine Science 53: 1099-1116.
- Ferrán M. 2001. SPSS para Windows. Análisis estadístico. Mc Graw-Hill. 421pp.
- Fisk D. & V. Harriot. 1990. Spatial and temporal variation in coral recruitment on the Great Barrier Reef: Implication for dispersal hypotheses. Marine Biology, 107:485-490.
- Fitz H. C., M. Reaka & N. G. Wolf. 1983. Coral recruitment at moderate depths: the influence of grazing Páginas: 89-96. En: Reaka M. L (Ed). The ecology of depth and shallow coral reef. Symposia series for undersea research. NOAA`S Undersea research program Washington.
- Fitz H. C., M. Reaka, E. Birmingham & N. G. Wolf. 2002. Coral recruitment at moderate depths: the influence of grazing. NOAA : Páginas: 89-96.
- Fitzhardince R. C. 1988. Coral recruitment: the importance of interspecific differences in juvenile growth and mortality. Proceedings of the 6<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium. 2: 673-678.
- Futuyma D. J. 1998. Evolutionary biology. Sinauer Associates, Inc. 3<sup>a</sup> ed. 763pp.
- Garay J. 2001. Calidad ambiental marina en Colombia año 2000. Páginas: 97-114. En: Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andéis- INVEMAR. Informe del estado de los ambientes marinos y costeros en Colombia: 2000. Serie documentos generales 3. Santa Marta Colombia.
- Garzón-Ferreira J., M. C. Reyes-Nivia & A. Rodríguez-Ramírez. 2002. Manual de métodos del SIMAC. Sistema Nacional de monitoreo de Arrecifes Coralinos en Colombia. INVEMAR. Ministerio del Medio Ambiente. Santa Marta. 61pp.

- Geenstein B. J. & J. M. Pandolfi. 1997. Preservation of community structure in modern reef coral life and death assemblages of the Florida Keys: Implications for the quaternary fossil record of coral reefs. *Bulletin of Marine Science*. 6:431-452.
- Geister J. & J.M Diaz. 1997. A field guide to the oceanic barrier reefs and atolls of the southwestern Caribbean. (Archipelago of San Andrés and Providencia, Colombia). *Proceedings of the 8<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium*. 1: 235-262.
- Gilmour J. 1999. Experimental investigation into effects of suspended sediment on fertilization, larval survival and settlement in scleractinian coral. *Marine Biology*.135: 451-462.
- Goreau N. I, T. J. Goreau & R. L. Hayes. 1981. Settling survivorship and spatial aggregation in planulae and juveniles of the coral *Porites porites* (Pallas). *Bull. Mar. Sci.* 31: 424-435.
- Gunkel F. 1997. Effects of different substrate surface roughness on sessile invertebrate recruitment off lee stocking island, Exuma Cays, Bahamas—Preliminary results. *Proceedings of the 8<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium* 2: 1185-1190.
- Guzmán H. M. & C. A. Guevara. 1998. Arrecifes coralinos de Bocas del Toro, Panamá: II. Distribución, estructura y estado de conservación de los arrecifes de las Islas Bastimentos, Solarte, Carenero y Colon. *Rev. Biol. Trop.* 46: 889-912
- Guzmán H. M. & C. E. Jiménez. 1992. Contamination of Coral Reefs by Heavy Metals along the Caribbean Coast of Central America (Costa Rica y Panama). *Marine pollution Bulletin*. 24(11): 554-561.
- Harriot V. J. 1999. Coral recruitment at a high latitude pacific site a comparison with Atlantic reefs. *Bulletin of Marine Science*. 65(3): 881-891.
- Harriott V. J. & S. A. Banks. 2002. Latitudinal variation in coral communities in eastern Australia: A qualitative biophysical model of factors regulating coral reefs. *Coral Reefs*. 21:83-94.
- Harrison P., R. Babcock, G. Oliver, C. Wallace & B. Willis. 1984. Mass spawning in tropical corals. *Science*. 223: 1186-1189.
- Harrison P. & C. Wallace. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of Scleractinian corals. Páginas: 133-207 En: Z. Dubinsky (ed.). *Coral Reefs*. Elsevier. The Netherlands.
- Hawkins S. J., J. R. Allen, P.M. Ross & M. J. Genner. 2002. Marine and coastal ecosystems. Cap. 6, Páginas: 121-148 en: M. R. Perrow & A. J. Davy (eds.). *Handbook of Ecological Restoration. Restoration in practice*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Hodgson G. 1993. Sedimentation damage to reef corals. Colloquium on Global Aspects of Coral Reefs: Health, Hazard, and History, Rosentiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami.
- Hughes T. P. & J. B. C. Jackson. 1985. Population dynamics and life histories of foliaceous corals. *Ecological Monographs* 55(2): 141-166.
- Hughes T. P. 1988. Long-term dynamics of coral populations: contrasting reproductive modes. *Proceedings of the 6<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium, Australia*. 2:721-725.
- Huhges T. P: 1989. Community structure and diversity of coral reefs: the role of history. *Ecology*. 70(1): 275-279.
- Hughes T. P., A. H. Baird, E. A. Dinsdale, N. A. Moltschaniwskyj, M. S. Pratchett, J. E. Tanner & B. L. Willis. 1999. Patterns of recruitment and abundance of corals along the Great Barrier Reef. *Nature* 397: 59-63.
- Hughes T. P & J. B. Tanner. 2000. Recruitment failure, life Histories and long term decline of Caribbean corals. *Ecology* 81(8): 2250-2263.
- Huitric M. & M. McField. 2001. Effects of multiple disturbances on hard coral recruits in Glovers Reef Atolls lagoon, Belize. The Beijer international institute of ecological economics–The royal Swedish academy of sciences. Discussion Paper. 138pp.
- IGAC. 1975. Estudio hidroclimático de la región del Caribe. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogota, Colombia. 77pp.
- INVEMAR. 2000. Informe del Estado de los Ambientes Marinos y Costeros en Colombia: 2000. Acevedo M. S & J. Garzón-Ferreira. 138pp.
- Jackson J. B. C. 1991. Adaptation and Diversity of Reef Corals. *BioScience* 41(7): 475-482.
- James M., Crabbe C. & D. J. Smith. 2002. Comparison of two reefs sites In the Wakatobi Marine National Park (SE Sulawesi, Indonesia) using digital image analysis. *Coral Reefs*. 21: 242–244.
- Javerlaud O. 1986. Sedimentología de la plataforma continental del Caribe Colombiano. *Boletín Científico C.I.O.H, Bogotá, Colombia*. 6: 17-39.
- Jones A. M. 1997. *Environmental biology*. Routledge Ed. USA. 197pp.
- Knowlton N. 2001. The future of coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Science. USA*. 98: 5419-5425.
- Lasker H. 1980. Sediment rejection By reef corals: The role of Behaviour and Morphology in *Montastrea cavernosa*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 47:77-87.
- Leble S. & R. Cuignon 1987. El Archipiélago de las Islas del Rosario, estudio Morfológico, hidrodinámico y sedimentológico. *Boletín Científico CIOH*. 7: 37-52.

- 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.
- Maida M., J. C. Coll & P. W. Sammarco. 1994. Shedding new light on Scleractinian coral recruitment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 180: 189-202.
- Márquez G. 1987. Las islas de Providencia y Santa Catalina. *Ecología Regional*. Fondo FEN Colombia-Universidad nacional de Colombia. 1º Edición. Colombia. 110pp.
- Márquez G. 1992. Estudios ecológicos en el complejo arrecifal de Providencia Isla, Caribe Occidental colombiano: Ecología arrecifal y vegetación marina. VII Seminario Nacional de Ciencias y Tecnologías del Mar. Congreso Centroamericano y del Caribe de Ciencias del mar. Octubre 26-30. Santa Marta, Colombia.
- Matteucci S. D. & A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Editora Eva V. Chesnau. Washington D.C. 67pp.
- McCook L. J., J. Jompa & G. Díaz-Pulido. 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*. 19: 400-417
- McGuire M. P. 1998. Timing of larval release by *Porites astreoides* in the northern of Florida Keys. *Coral Reefs*. 17: 369-375.
- Mejía-Niño N. 2001. Efecto de la incidencia de las interacciones alga-coral en comunidades coralinas de dos bahías de la región de Santa Marta (Caribe Colombiano) con distintos grados de influencia antropogénica. Trabajo de Grado. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Bogotá. 94pp.
- Miller M. W. & J. Barimo. 2001. Assessment of juvenile coral populations at two reef restoration sites in the Florida Keys National Marine Sanctuary: indicators of success. *Bulletin of Marine Science*. 69(2): 395-405.
- Miller M. W., E. Weil & A. M. Szmant. 2000. Coral recruitment and juvenile mortality as structuring factors for reef benthic communities in Biscayne National Park, USA. *Coral Reefs*. 19: 115-123.
- Molina A., C. Molina, G. Giraldo, C. Parra & P. Chevillot. 1994. Dinámica marina y sus efectos sobre la geomorfología del golfo de Morrosquillo. *Bol. Cient. CIOH*. 15: 93-113.
- Morse D., N. Hooker, A. N. C. Moore & R. A. Jensen 1988. Control of larval metamorphosis and recruitment in sympatric agariciid corals. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 116: 193-217.

- Mueller-Danbois D. & H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Editorial John Wiley & Sons. U.S.A. 523pp.
- Mumby P. J 1999. Can Caribbean coral populations be modeled at metapopulation scales? *Marine ecology progress series*. 180: 275-288.
- Mundy C. & R. Babcock. 2000. Are vertical distribution patterns of scleractinian corals maintained by pre- or post-settlement processes? A case study of three contrasting species. *Marine Ecology Progress Series*. 198: 109-119.
- Pandolfi J. M. & J. B. C. Jackson. 2001. Community Structure of Pleistocene Coral Reefs of Curacao, Netherlands Antilles. *Ecological Monographs*. 71: 49-67.
- Pita F. S. 1996. Determinación del tamaño muestral. *Cad. Aten. Primaria*. 3: 138-152.
- Pizarro V. 2002. Dinámica poblacional de corales cerebro (Scleractinia: Faviidae) en la Isla de San Andrés, Caribe sur occidental: una aproximación. Tesis de Maestría, Universidad Nacional. 61pp.
- Porter J. W. & J. I. Tougas, 2001. Reef ecosystem: threats to their biodiversity. *Encyclopedia of Biodiversity*. 5: 73-95.
- Pradel R., A. R. Jonson, A. Viallefont, R. G. Nager & F. Cezilly. 1997. Local recruitment in the greater flamingo: a new approach using capture-mark-recapture data. *Ecology* 78 (5): 1431-1445.
- Prah H. & H. Erhardt. 1985. Colombia, Corales y Arrecifes coralinos. Editorial Presencia Ltda. Bogotá. 295pp.
- Ramírez A., G. Viña & D. Miranda. 2002. Cuantificación de corales por métodos lineales de cuadrantes: nuevos resultados de simulación y de campo. *Ambiente y desarrollo*. 1: 47-70.
- Richmond R. H. 1997. Reproduction and recruitment in corals: Critical links in the Persistence of Reefs. Páginas: 175-197. En: Birkeland (ed.) *Life and death of Coral Reefs*. Chapman & Hall.
- Richmond R. D. & C. L. Hunter. 1990. Reproduction and recruitment of corals: comparison among the Caribbean, the Tropical Pacific, and the Red sea. *Marine ecology progress series*. 60: 185-203.
- River G.F. & P. J. Edmunds. 2001. Mechanisms of interactions between macroalgae and scleractinian on a coral reef in Jamaica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 261: 159-172.
- Robertson K. 1989. Evolución reciente del delta del río Sinú, Colombia. *Bulletin. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine, Bordeaux*. 45: 305-312.

- Rogers C. H. Fitz, M. Gilnack, J. Beets & J. Hardin. 1984. Scleractinian coral recruitment patterns at Salt River Submarine Canyon, St. Croix, US Virginian Islands. *Coral Reefs* 3: 69-76.
- Rützler K & I. Macintyre. 1982. The Atlantic Barrier Reef Ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, 1: Structure and Communities. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. USA. 12: 539pp.
- Rylaarsdam K. W. 1983. Life histories and abundance patterns of colonial corals on Jamaican reefs. *Marine Ecology Progress Series*. 13: 249-260.
- Sakai K. & K. Yamazato. 1984. Coral recruitment to artificial denuded natural substratum on an Okinawan Reef. *Galaxea* 3: 57-69.
- Sammarco P. W. 1980. *Diadema* and its relationship to coral spat mortality: grazing, competition and biological disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 54: 245-272.
- Sammarco P. W. 1982. Polyp bail out: an escape response to environmental stress and a new means of reproduction in corals. *Marine Ecology Progress Series*. 10: 57-65.
- Sammarco P. W. 1985. The Great Barrier Reef vs. the Caribbean: Comparison of grazers, coral recruitment patterns, and reef recovery. *Páginas*. 391-397 en: C. Gavriel & B. Salvat (eds.). *Proc. Sixth Int. Coral Reef Symposium*, Papeete, Tahiti.
- Sammarco P. W. 1991. Geographically specific recruitment and post settlement mortality as influences on coral communities: The cross-continental shelf transplant experiment. *Limnol. Oceanogr.* 36(3): 496-514.
- Sepúlveda M. 2005. Distribución vertical, composición, riqueza y densidad de corales hermatípicos juveniles en el arrecife de Isla Fuerte, Caribe colombiano. Tesis de grado en Biología. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. 90pp.
- Smith R. C. 1992. Patterns of coral recruitment and post-settlement mortality on Bermuda's reef: comparisons to the Caribbean and Pacific reefs. *Am. Zool.* 32: 663-673.
- Smith S. R. 1997. Patterns of coral settlement, recruitment and juvenile mortality with depth at Conch Reef, Florida. *Proceedings 8<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium* 2: 1197-1202.
- Sokal R. & F. J. Rohlf. 1979. *Biometría*. Primera edición. Editorial Freeman. Nueva York. 887pp.
- Sorokin Y. I. 1993. *Coral reef ecology*. Springer everlag. Nueva York. 465pp.
- Steneck R.S. & M.N. Dethier. 1994. The structure of algal-dominated communities: a functional group approach. *Oikos*. 69:476-498.

- Stilling P. 2002. Ecology. Theories and applications. Fourth edition. Prentice Hall, New Jersey. 539pp.
- Szmant, A.M. 1986. Reproductive ecology of Caribbean reef corals. Coral reefs 5: 43-54.
- Szmant A. M. 1991. Sexual reproduction by Caribbean reef corals *Montastrea annularis* and *M. cavernosa*- Marine Ecology progress series. 74: 13-25.
- Tanner J. 1995. Competition between scleractinian corals and macroalgae: An experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. Journal of experimental Marine Biology and Ecology. 190: 151-168.
- Tomascik P. & F. Sanchez. 1985. Effects of eutrophication on reef building corals. Growth rate of reef building coral *Montastrea annularis*. Marine Biology 87: 43-55.
- Tomascik T. 1991. Settlement patterns of Caribbean scleractinian corals on artificial substrata along an eutrophication gradient, Barbados, West Indies. Marine Ecology Progress Series. 77: 261-269.
- Van Moorsel G. 1985. Disturbance and growth of juvenile corals (*Agaricia humilis* and *Agaricia agaricites*, Scleractinia) in natural habitats on the reef of Curacao. Marine Ecology Progress Series. 24: 99-112.
- Veron J. & M. Stafford-Smith. 2000. Corals of the world. Vol. 1 y 3. Scientific editor and producer. Australian institute of Marine science and CRR QLD Pty Ltd. Australia. 489pp.
- Vidal A. 2005. Distribución vertical, composición, riqueza y densidad de corales hermatípicos juveniles en San Andrés Isla, Caribe colombiano. Tesis de grado en Biología. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. 92pp.
- Wallace C. C. 1983. Visible and invisible coral recruitment. Proceedings Great Barrier Reef Congress. 259-261pp.
- Wallace C.C. & G. D. Bull. 1982. Patterns of juvenile coral recruitment on a reef front during a spring-summer spawning period. Proc. 4<sup>th</sup>. Int. Coral Reef Symp. 2: 341-350
- Wittenberg I. & W. Hunte. 1992. Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals. Abundance, mortality and community structure. Marine Biology. 112: 131-138.
- Zea S., J. Geister, J. Garzón-Ferreira & J. M. Díaz. 1998. Biotic Changes in the reef complex of San Andrés Island (Southwestern Caribbean sea, Colombia) occurring over early three decades. Atoll. Res. Bull. 456: 1-30.