

Ensamblajes Arrecifales Epilíticos del Coral *Acropora palmata* Muerto, Isla Grande, Islas del Rosario, Caribe Colombiano

GABRIEL R. NAVAS, SILVIA K. MORENO-FORERO, OSCAR D. SOLANO,
Y GUILLERMO DÍAZ-PULIDO

INVEMAR, Apartado Aéreo 1016, Santa Marta, Colombia
colref@santamarta.cetcol.net.co

ABSTRACT.—Three assemblages of epilithic organisms inhabiting light-exposed and shaded surfaces of dead *Acropora palmata* coral were identified. The first, dominated by a multispecific carpet of turf algae (64% cover), is characteristic of well-lit surfaces. The second is native to the cryptic surfaces of fragments laying on the bottom and is characterized by the foraminiferan *Homotrema rubrum* (18%). The third corresponds to the shaded surface of upright corals and is characterized by sponges (40%), crustose algae (21%) and turf algae (19%). The illuminated surface assemblage is less diverse than the other two. Significant differences in cover were found between biotic groups from the three assemblages. Exposure to water movement, degree of light incidence, angle of substratum inclination (which conditions the amount of sediment trapped), grazing, and competition for space, seem to determine assemblage structure.

RESUMEN.—Se identificaron tres ensamblajes de organismos epilíticos que habitan las superficies expuestas y sombreadas del coral *Acropora palmata* muerto. El primero, dominado por un tapete multispecífico de algas cespitosas (64% de cobertura), es característico de las superficies iluminadas del coral muerto. El segundo corresponde a las superficies crípticas de los fragmentos yacentes sobre el fondo y está caracterizado por el foraminífero *Homotrema rubrum* (18%). El tercero corresponde a las superficies sombreadas del coral erecto, y está caracterizado por esponjas (40%), algas costrosas (21%) y algas cespitosas (19%). El ensamblaje de las superficies iluminadas es menos diverso que los otros dos. Diferencias significativas en la cobertura fueron encontradas entre los grupos de organismos entre los tres ensamblajes. La exposición al movimiento del agua, la luz incidente sobre el sustrato, el ángulo de inclinación del sustrato (el cual condiciona la cantidad de sedimento atrapado), el pastoreo y la competición por espacio, parecen determinar la estructura de los ensamblajes.

INTRODUCCIÓN

El archipiélago de las Islas del Rosario, localizado en la costa Caribe colombiana, es un complejo arrecifal compuesto por aproximadamente 28 islas y varios bancos. En el lado norte de la isla principal, Isla Grande, se encuentra un importante arrecife frangeante. El arrecife presenta una cresta arrecifal que alcanza más de 1 km de largo, y en algunos sitios más de 100 m de ancho (Fig. 1).

De acuerdo con la descripción dada por Werding y Sánchez (1979), para el año de 1977 la estructura y composición de esta cresta arrecifal eran muy semejantes a las presentes en la misma zona arrecifal de otros arrecifes caribeños (ej. Rützler y

Macintyre, 1982; Liddell y Ohlhorst, 1987; Graus y Mcintyre, 1989). Entre 1982 y 1983 las poblaciones de *A. palmata* sufrieron una muerte masiva en el archipiélago, reduciendo drásticamente su cobertura (Garzón-Ferreira y Kielman 1993), ofreciendo una gran cantidad de sustrato disponible para el establecimiento de muchos tipos de organismos. Para 1992 la cobertura de coral vivo en la cresta era solamente 7%, estando los esqueletos de coral colonizados por céspedes algales y esponjas (Navas y Moreno, 1993).

La intrincada topografía de las zonas arrecifales dominadas por corales ramificados como *A. palmata*, generan complejos patrones en las condiciones medioambientales prevalecientes (dirección e intensidad

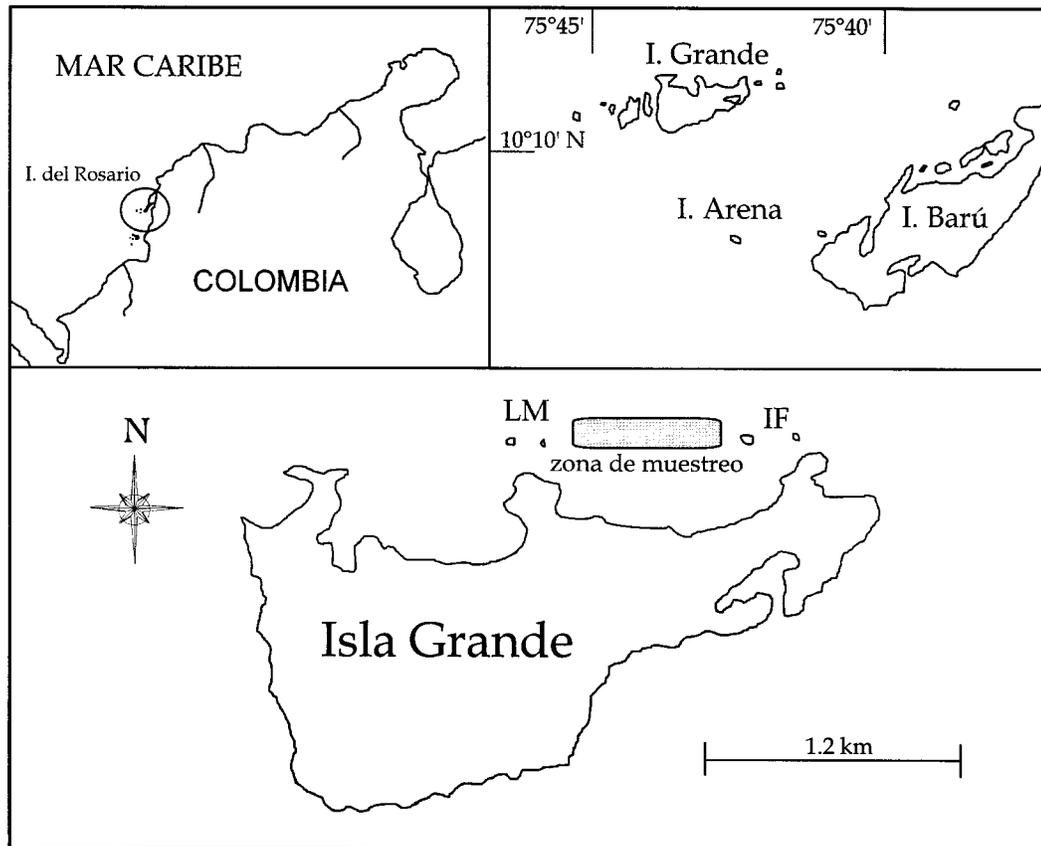


FIG. 1. Localización del área de estudio. (LM): Islas Latifundio-Minifundio. (IF): Isla Fiesta.

del flujo de agua, grado de iluminación, exposición al pastoreo, sedimentación, etc.), creando microhábitats que al mismo tiempo son reflejados en la organización de los ensamblajes que los habitan (Adey y Steneck, 1985; Hackney et al., 1989; Carpenter y Williams, 1993; Whorff et al., 1995).

Este trabajo describe y compara los ensamblajes presentes sobre las colonias muertas de *A. palmata* cubiertas por céspedes algales luego de 10 años del inicio del proceso sucesional. La descripción fue realizada considerando un gradiente de exposición a las condiciones medioambientales así: Superficie iluminada de los esqueletos de coral en posición de vida > superficie iluminada de los fragmentos yacentes sobre el fondo > superficie sombreada del coral erecto > superficie inferior de los fragmentos en contacto con el fondo.

MATERIALES Y MÉTODOS

En septiembre de 1992, 10 ramas de *A. palmata* muerto en posición de vida y 10 fragmentos esparcidos en el fondo, y encontrados entre 0.3 y 3 m de profundidad, fueron colectados al azar por medio de martillo y cincel. Los fragmentos evaluados presentaron un área entre 220 y 470 cm². Esta medida fue determinada cubriendo las muestras con papel aluminio y determinando la variación de peso del papel. Los fragmentos de coral fueron fijados con formalina al 10% neutralizada y transportados al laboratorio. La cobertura de los organismos epibentónicos, sobre las superficies superior e inferior de las muestras, fue evaluada empleando una malla flexible con puntos ubicados a intervalos de 15 mm. En cada punto se registró la presen-

cia de los componente bióticos y abióticos con la ayuda de un estereomicroscopio. La relación entre el número total de puntos evaluados y los que presenta cada componente bentónico, fue empleada para estimar el porcentaje de cobertura de cada componente (Littler y Littler, 1985; Meese y Tomich, 1992). El número de puntos apropiado para caracterizar las muestras evaluadas, basado en la gráfica del índice de diversidad de Shannon (Pielou, 1977) en función del número de puntos acumulado (ordenados al azar), fue 70 para las superficies iluminadas, 90 para la superficie sombreada de los fragmentos y 110 para la superficie sombreada del coral erecto. El número de muestras apropiado, evaluado utilizando el valor promedio del número acumulado de especies en función del número de muestras (Matteucci y Colma, 1982), fue de cinco. Las muestras fueron clasificadas y ordenadas de acuerdo a la estrategia propuesta por Field et al., (1982), agrupándose en tres ensamblajes que fueron caracterizados empleando el análisis inverso de especies propuesto por Kaandorp (1986). La cobertura de los diferentes grupos de organismos entre los tres ensamblajes fue comparada estadísticamente mediante análisis de varianza de una vía y test de Tukey para datos paramétricos, y mediante la prueba de Kruskal-Wallis y de Mann Whitney para no paramétricos (Zar, 1984). La diversidad fue contrastada por medio de curvas de k-dominancia (Lambhead et al., 1983) las cuales fueron comparadas mediante análisis de varianza (García, 1993).

RESULTADOS

Se muestrearon 38 especies en los trozos de coral muerto (Tabla 1). La cobertura entre las muestras varió entre 74% y 99% (Tabla 2). El sustrato libre nunca sobrepasó el 26%, una parte del cual (2.5%) estuvo formado por huecos de diferentes organismos perforadores.

La biota fue organizada en seis grupos así: algas cespitosas (ej. *Polysiphonia* sp., *Gelidium pusillum*, Oscilatoriacea), algas costrosas (ej. *Peyssonnelia* sp., *Lithophyllum* sp.), macroalgas (ej. *Dictyota* sp.), filtrado-

res (esponjas, moluscos verméticos, bivalvos y ascidias), alimentadores de depósito (foraminíferos, corales, poliquetos serpúlidos y anémonas) y organismos hemisésiles (quitones).

Los análisis de ordenación y clasificación de las muestras (Fig. 2 y 3), así como el análisis inverso (Tabla 1), permitieron describir tres ensamblajes así:

1) Ensamblaje epilítico superior (EES): Constituido por los organismos encontrados en las superficies iluminadas de los esqueletos del coral. Este ensamblaje presenta el menor número de especies (8, Tukey $p < 0.01$) y la mayor cobertura algal (74%, Mann-Whitney $p < 0.01$), especialmente algas cespitosas (64%, Mann-Whitney $p < 0.01$). Sin embargo, tiene la menor cobertura de macroalgas (2%, Tukey $p < 0.01$). Está dominado por un césped algal mutiespecífico que alcanza una altura aproximada de 5 mm y representa el 64% de la cobertura viva. Este se caracteriza por la presencia de las algas rojas *Gelidium pusillum*, *Polysiphonia* sp. (17%) y una cianobacteria oscilatoriacea tipo 1 (24%). La fauna sésil de este ensamblaje (Tabla 1) muestra la menor cobertura (13%), representada en su mayor parte por el molusco vermético *Dendropoma corrodens*. La cobertura total de la fauna en este ensamblaje fue significativamente menor que en los otros dos (13%, Mann-Whitney $p < 0.01$).

2) Ensamblaje críptico (EC): Es característico de las superficies inferiores de los fragmentos de coral esparcidos en el fondo. Se distingue por la presencia del foraminífero *Homotrema rubrum* (25%), y una cianobacteria oscilatoriacea tipo 2 (27%). Las algas coralináceas costrosas muestran el mayor valor de cobertura (39%, Mann-Whitney $p < 0.05$). Los alimentadores de depósito exhiben aquí mayor cobertura (18%) que en los ensamblajes epilíticos (Mann-Whitney $p < 0.05$).

3) Ensamblaje epilítico inferior (EEI): Conformado por las superficies sombreadas de las colonias muertas erectas. Presenta la mayor cobertura viva (93%), significativamente mayor que en el EES (Tukey $p < 0.05$). Está conformado principalmente por esponjas (41%), razón por la cual los organismos filtradores presentan

TABLA 1. Porcentaje promedio de cobertura de los organismos (Prom.) y desviación estándar (D.E.) en los ensamblajes epilítico superior (EES), inferior (EEI) y críptico (EC), de acuerdo al dendrograma presentado en la Fig. 2. Los valores subrayados corresponden a las especies que presentan una cobertura acumulada >70% en su grupo. Los valores en cursiva muestran los organismos que presentan una cobertura >5% y frecuencia >70% en su grupo. A = Alga, An = Anemona, Ci = Cianobacteria, F = Foraminífero, M = Molusco, E = Esponja, C = Coral.

	EES n = 20		EEI n = 10		EC n = 10	
	Prom.	D.E.	Prom.	D.E.	Prom.	D.E.
Microalgas costrosas asociación 1	<u>6.44</u>	3.94	0.11	0.23	<u>3.83</u>	3.34
Esponja sp. 1	<u>0.10</u>	0.46	0.05	0.16	<u>0.21</u>	0.51
Ascidia sp. 1	<u>0.65</u>	1.35	0.19	0.61	<u>1.75</u>	1.10
Esponja sp. 2	<u>0.03</u>	0.00			<u>0.10</u>	0.30
<i>Gypsina</i> sp. (F)	0.04	0.16	<u>0.05</u>	0.16	<u>0.05</u>	0.16
<i>Bryopsis plumosa</i> (A)	0.06	0.26	<u>1.14</u>	1.68	<u>0.69</u>	1.17
<i>Amphiroa hancockii</i> (A)	0.82	1.97	<u>7.89</u>	6.45	<u>4.41</u>	6.23
<i>Peyssonnelia</i> sp. (A)	0.23	0.65	<u>8.18</u>	9.51	<u>5.31</u>	3.60
<i>Cliona aprica</i> (E)			<u>0.33</u>	0.70	<u>0.48</u>	0.89
<i>Lithophyllum</i> sp. (A)	1.48	2.61	<u>12.38</u>	15.26	<u>28.79</u>	8.85
			EES + EEI + EC			
<i>Dendropoma corrodens</i> (M)	7.08	3.84	3.72	2.99	3.72	4.11
	EES					
<i>Oscillatoriaceae</i> sp. 1 (Ci)	<u>23.54</u>	9.95	3.24	3.95		
<i>Lebrunea coraligens</i> (An)	<u>0.08</u>	0.35				
<i>Rhodophyta tipo 1</i> (A)	<u>0.11</u>	0.48				
<i>Isognomon radiatus</i> (M)	<u>0.03</u>	0.13				
Esponja sp. 4	<u>0.03</u>	0.00				
Esponja sp. 5	<u>0.10</u>	0.10				
<i>Halimeda opuntia</i> (A)	<u>0.18</u>	0.81				
<i>Gelidium pusillum</i> (A)	<u>23.34</u>	7.47	6.39	5.82	1.83	1.96
<i>Polysiphonia</i> sp. (A)	<u>16.81</u>	8.67	1.39	2.43	0.98	1.28
			EEI			
Esponja sp. 3	4.26	7.75	<u>36.14</u>	22.15	0.37	0.82
<i>Ceramium</i> sp. (A)			<u>2.37</u>	2.56		
<i>Ricordea florida</i> (An)			<u>1.22</u>	2.11		
<i>Dictyota pfaffi</i> (A)			<u>0.26</u>	0.82	0.10	0.33
<i>Agaricia agaricites</i> (C)	0.10	0.32	<u>1.04</u>	2.23		
<i>Antithamnion percurrents</i> (A)	0.40	1.07	<u>3.90</u>	3.06	1.06	1.17
<i>Griffithsia globulifera</i> (A)			<u>0.44</u>	0.56	0.09	0.27
<i>Lobophora variegata</i> (A)	0.19	0.47	<u>2.45</u>	3.65		
			EC			
Esponja sp. 6	0.03	0.15			<u>0.06</u>	0.17
<i>Oscillatoriaceae</i> sp. 2 (Ci)					<u>11.17</u>	6.34
Esponja sp. 7					<u>1.31</u>	2.20
<i>Geodia gibberosa</i> (S)					<u>0.17</u>	0.54
<i>Choneplax lata</i> (M)					<u>0.12</u>	0.37
<i>Homotrema rubrum</i> (F)	0.17	0.51			<u>15.79</u>	5.29
Hidroide sp.	0.05	0.15			<u>2.23</u>	2.35
Esponja sp. 8	0.03	0.15			<u>0.35</u>	0.85
Microalgas costrosas Asociación 2	0.02	0.10			<u>0.20</u>	0.42
<i>Amphiroa fragilissima</i>	0.77	1.05	0.26	0.82	<u>2.47</u>	4.18

aquí la mayor cobertura (Tukey $p < 0.05$). Las algas costrosas (21%) alcanzan una cobertura intermedia entre los tres ensam-

blajes (Mann-Whitney $p < 0.05$), y las algas cespitosas cubren el 19%. Este ensamblaje está caracterizado por una demospongia no

TABLA 2. Porcentaje de cobertura promedio de los diferentes grupos de organismos (Prom.) y desviación estándar (D.E.) en los ensamblajes epilítico superior (EES), epilítico inferior (EEI) y críptico (EC). (*) Indica valores de probabilidad inferiores a 0.05 y las cifras subrayadas muestran diferencias no significativas para el test de Tukey (T) o de Mann-Whitney (M).

GRUPOS	EES		EEI		EC	
	Prom.	D.E.	Prom.	D.E.	Prom.	D.E.
Algas cespitosas	64.15*M	12.11	<u>18.88</u>	16.24	<u>15.82</u>	5.11
Algas costrosas	8.17*M	4.26	20.67*M	16.24	38.13*M	8.52
Macroalgas	2.07*T	2.79	<u>10.85</u>	7.21	<u>6.98</u>	6.28
Algas totales	74.40*M	7.93	<u>50.39</u>	20.07	<u>60.94</u>	7.63
Filtradores	<u>12.31</u>	9.42	40.44*T	22.49	<u>8.52</u>	4.16
Depositívoros	<u>0.44</u>	0.77	<u>2.30</u>	3.55	18.07*M	6.16
Hemisésiles					0.12	0.37
Fauna total	12.75*M	9.20	<u>42.75</u>	22.92	<u>26.71</u>	6.73
Cobertura viva	<u>87.15</u>	6.10	93.14*T	5.14	<u>88.62</u>	4.44
Huecos	<u>3.41</u>	3.03	1.01*M	0.69	<u>2.98</u>	1.57
Sustrato vacío	<u>9.44</u>	5.48	5.85*T	5.41	<u>8.41</u>	5.19

identificada, y son comunes las algas costrosas *Peyssonnelia* spp. y la coralina articulada *Amphiroa* sp.

La comparación estadística de las curvas de k-dominancia mostró que la diversidad se incrementa y la dominancia disminuye de acuerdo al grado de exposición propuesto para los ensamblajes (EES > EEI > EC), encontrándose diferencias significativas en los extremos del gradiente (Tukey $p < 0.05$ para KDO y $\text{Log}_{10}(\text{KDI} + 1)$).

DISCUSIÓN

Aunque se observan muchas especies sobre las superficies de los fragmentos de coral, lo cual es característico de hábitats arrecifales iluminados (Adey y Steneck, 1985) y crípticos (Jackson, 1977; Winston y Jackson, 1981), solamente 38 especies fueron registradas por el método puntual. Este bajo número es debido a la metodología empleada, tal como lo mencionan Meese y Tomich, (1992), puesto que los muestreos por el método de puntos tienden a no detectar especies con un cubrimiento menor al 1%, así como las que ocupan los estratos inferiores. Esta es una característica de varios organismos epilíticos, particularmente de los que conforman los céspedes algales (Hackney et al., 1989).

El EES no difiere en la cobertura de los grupos analizados (algas cespitosas y costrosas), ni de los géneros, con los céspedes

algales de los esqueletos de coral presentes en la misma zona arrecifal en otras localidades (Adey y Steneck, 1985; Adey y Goertemiller, 1987; Hackney et al., 1989) y en diferentes océanos (Borowitzka et al., 1983; Adey y Steneck, 1985).

Excepto por la ausencia de briozoarios, los cuales no fueron registrados por el método puntual empleado, el EC es similar en estructura (predominancia de foraminíferos, algas costrosas, céspedes algales, esponjas y poliquetos) que los encontrados en hábitats crípticos de otros arrecifes (Logan, 1981; McIntyre et al., 1982; Ginsburg, 1983; Choi, 1984; Winston y Jackson, 1984).

El EEI representa una situación intermedia entre los otros dos. La característica más evidente del EEI es la reducción en el desarrollo y cobertura de las algas cespitosas y sus especies asociadas, mientras que esponjas, algas coralina costrosas y articuladas y macroalgas foliosas presentan un incremento en su cobertura. Estos hechos son frecuentes bajo las superficies sub expuestas de coral (Rützler, 1971; Zea, 1993).

Se presume que la caracterización de los ensamblajes da una buena aproximación de sus componentes, pues aunque la composición específica de los céspedes algales cambia a lo largo del año y de las zonas del arrecife (Adey y Steneck, 1985), la composición de sus grupos funcionales permanece

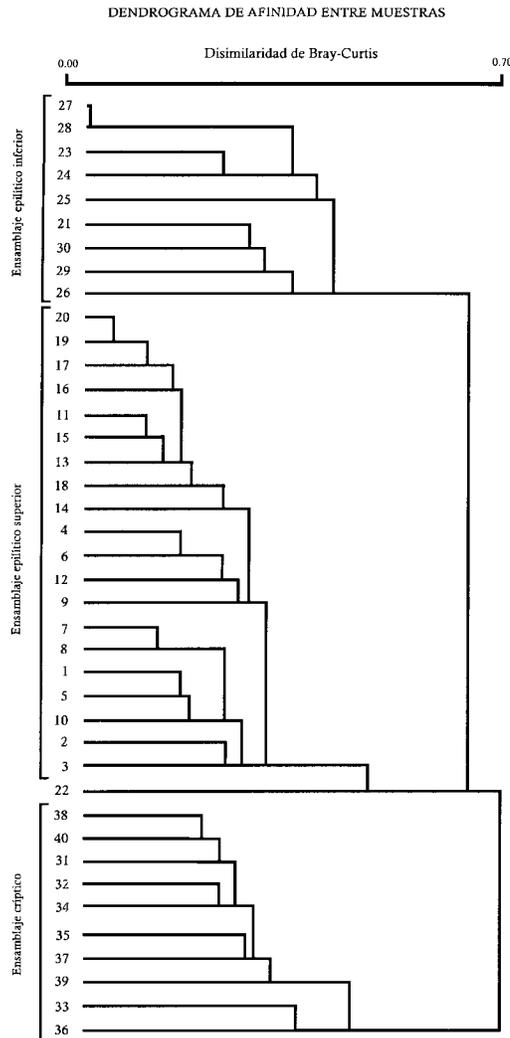


FIG. 2. Análisis de clasificación de las 40 muestras basado en la disimilaridad de Bray-Curtis. Dendrograma construido con datos transformados por $\log_{10}+1$ del porcentaje de cobertura de los 38 tipos de organismos (Tabla 1).

constante (Hackney et al., 1989; Steneck y Dethier, 1994). Para las comunidades crípticas también se ha demostrado que aunque la presencia o ausencia de una especie bajo una colonia de coral en particular varía ampliamente, las especies que presentan una morfología similar o del mismo grupo taxonómico, usualmente exhiben un patrón de distribución predecible en función del tamaño del coral y del tiempo de sucesión (Jackson, 1977).

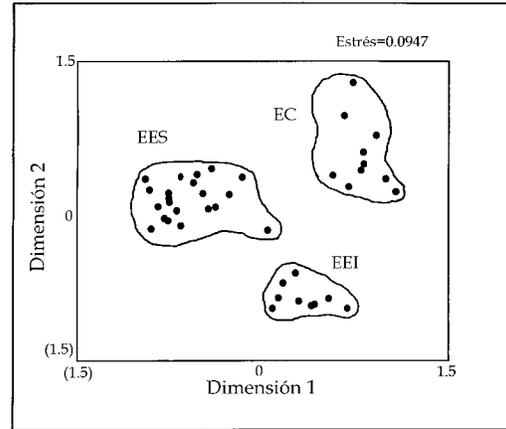


FIG. 3. Ordenación no métrica multidimensional (NMDS) de las 40 muestras basada en los datos de disimilaridad de Bray-Curtis. Estrés = 0.0947. EES: ensamblaje epilítico superior, EEI: ensamblaje epilítico inferior, EC: ensamblaje críptico.

La disminución del número de especies y de sus parámetros asociados (diversidad, número necesario de puntos para evaluar las muestras, número de muestras, e incremento de la dominancia) hacia las zonas más expuestas, así como las composición de los diferentes ensamblajes, puede resultar de múltiples factores entre los que se pueden destacar el movimiento del agua, la cantidad de luz incidente sobre el sustrato y las interacciones biológicas. La compleja estructura creada por los esqueletos de *A. palmata* causa que los factores mencionados tengan un impacto sobre las ramas y superficies del coral muerto en forma de un gradiente en cuanto a su presencia, intensidad y frecuencia. Como resultado, los organismos se localizan y prosperan en cada ensamblaje en respuesta al gradiente de exposición, claramente definido en las situaciones extremas, pero con límites frecuentemente no muy claros.

La abundancia de los céspedes algales predominantes en el EES puede deberse a las adaptaciones morfológicas de unas pocas especies que pueden soportar el fuerte estrés hidrodinámico (Hackney et al., 1989) al que están sometidas las superficies superiores de las ramas de coral muerto. Este flujo de agua arrastra mucho material suspendido que se precipita de acuerdo al movimiento del agua y a la inclinación del

sustrato, presentándose una mayor deposición en las superficies horizontales que en las verticales (Zea, 1993; Whorff et al., 1995). La posición horizontal del EES, así como la presencia de los céspedes algales, los cuales retienen los materiales particulados eficientemente (Kendrick, 1991) puede proveer una rica fuente de alimento (Klumpp et al., 1988; Whorff et al., 1995) para muchos invertebrados epifíticos, filtradores y perforadores encontrados en los esqueletos. Esos sedimentos pueden además evitar la fijación y crecimiento de organismos incrustantes (Kendrick, 1991; Zea, 1993) lo cual puede resultar en la menor diversidad en el EES. Un moderado flujo de agua sobre los organismos, asociado con una muy baja acumulación de sedimentos (debido a la posición del sustrato), favorecería una mayor oferta nutricional. Esto podría reflejarse en la mayor cobertura de macroalgas (junto con una mayor protección contra los pastoreadores), fauna y filtradores en el EEI.

Al igual que la fuerza del agua, la intensidad de la luz incidente sobre el fondo limita la cobertura de muchos de los organismos fotosintéticos o asociados con endosimbiontes fotosintéticos. Algunas pocas especies, adaptadas para soportar la fuerte radiación ultravioleta, presentan una mayor cobertura en las partes más expuestas, como es el caso de las algas cespitosas (Adey y Goertemiller, 1987; Hackney et al., 1989) en el EES. De otro lado, algas costrosas y muchos de los organismos coelobitas son muy sensitivos a la radiación ultravioleta (Rützler, 1978; Vacelet, 1981; Chalker y Dunlap, 1983), lo que podría ser reflejado por la menor cobertura de estos grupos en las zonas más expuestas.

Las abundantes marcas producidas por los peces pastoreadores sobre el EES es un indicativo de la alta actividad de estos organismos en este ensamblaje. Hackney et al. (1989) mencionan que una elevada presión de pastoreo sobre las superficies de rocas coralinas produce una comunidad en mosaicos con múltiples transiciones entre céspedes algales, algas costrosas y sustrato libre, tal como sucede en el EES. La menor diversidad en este ensamblaje puede también ser el resultado de la actividad de los pastoreadores que remueven, junto con las

algas, las larvas recién fijadas y los reclutas. Este efecto es magnificado en las áreas muy rugosas, como es el caso de la cresta de *A. palmata*, la cual ofrece abundantes refugios a los peces pastoreadores contra sus predadores (Adey y Steneck, 1985), y en las comunidades de céspedes que sirven de hábitat para muchos microinvertebrados móviles (Whorff et al., 1995). La mayor cobertura viva total del EEI, y también de fauna, filtradores y macroalgas (estas últimas particularmente en las zonas límite entre el EES y el EC) y el mayor valor de diversidad del EC puede en buena medida ser el reflejo de la protección contra los predadores presentada en parte por el EEI y total en el EC. (Jackson, 1977; Choi, 1984).

La monopolización del sustrato en el EEI por esponjas incrustantes puede ser una de las causas de la menor cantidad de huecos de la criptobiota, y al mismo tiempo puede reducir la cobertura de las algas totales en este ensamblaje (Hackney et al., 1989). En el EC, la elevada diversidad puede ser explicada por las fuertes interacciones competitivas entre especies de baja tasa de crecimiento que forman una red competitiva, en la cual no hay una sola especie dominante o competitivamente superior (Suchanek y Green, 1981).

La estructura del EC depende del tamaño de la rama de coral, el azaroso reclutamiento larval, la elevada competición y el efectivo mantenimiento de las especies por espacio. Estas condiciones causan una elevada diversidad sobre los organismos que caracterizan esos medio ambientes (Jackson y Winston, 1982; Winston y Jackson, 1984) y que fue reflejada por la elevada variabilidad de las muestras de este ensamblaje.

La mortandad de *A. palmata* en Isla Grande se dio de manera masiva entre 1982 y 1983, probablemente asociada a altas temperaturas durante ese tiempo (Solano et al., 1992). El proceso sucesional inferido para los ensamblajes epilíticos en Isla Grande es similar al descrito por Adey y Steneck (1985) en St. Croix y Martinica para zonas cubiertas de *A. palmata*; en áreas donde las colonias de coral han sufrido mortalidades masivas y debido a estrés crónico no ha sido posible la recolonización coralina.

Luego de la mortandad, los esqueletos coralinos fueron rápidamente colonizados por los ensamblajes epilíticos. Sin embargo, para el desarrollo del EC es requerida la formación de las cavidades, las cuales han sido generadas gradualmente debido al partimiento gradual de grandes ramas de coral muerto, fenómeno favorecido por la baja tasa de crecimiento coralino, la elevada actividad de los bioerodadores (Navas y Moreno, 1993) y las fuertes condiciones hidrodinámicas que caracterizan la zona de cresta del arrecife. Los fragmentos colectados en este trabajo para describir el EC fueron obtenidos superficialmente y no estaban todavía cementados, lo que implica que se fracturaron recientemente. De acuerdo a la descripción dada por Choi (1984) de los procesos sucesionales en los hábitats crípticos, los organismos encontrados coinciden con las diferentes etapas pionera e incrustante. De acuerdo a este autor la etapa de climax es alcanzada en tres años.

Agradecimientos.—Especiales agradecimientos a la Bióloga Marina Clara Osorio, y al Dr. Rafael Lemaitre por su apoyo constante durante la realización de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Adey, W. H., y T. Goertemiller. 1987. Coral reef algal turfs: master producers in nutrient poor seas. *Phycologia* 26(3):374-386.
- _____, y R. S. Steneck. 1985. Highly productive eastern caribbean reefs: synergistic effects of biological, chemical, physical, and geological factors. In: M. L. Reaka (ed.), *The ecology of coral reef*. NOAA Symp. Ser. Under. Sea Res. 3:163-187.
- Borowitzka, M. A., R. Day, y A. W. D. Larkum. 1983. The importance of primary production by turf and crustose algal communities in One Tree Lagoon. *Proc. Great Barrier Reef Conf.*, Townsville, 287-292.
- Carpenter, R. C., y S. L. Williams. 1993. Effects of algal turf canopy height and microscale substratum topography on profiles of flow speed in a coral forereef environment. *Limnol. Oceanogr.* 38(3):687-694.
- Chalker, B. E., y W. C. Dunlap. 1983. Primary production and photoadaptation by corals on the Great Barrier Reef. *Proc. Great Barrier Reef Conference*, Townsville 293-298.
- Choi, D. R. 1984. Ecological succession of reef cavity-dwellers (Coelobites) in coral rubble. *Bull. Mar. Sci.* 35(1):72-79.
- Field, J. G., K. R. Clarke, y R. M. Warwick. 1982. A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8:37-52.
- García, C. B. 1993. Comparing K-Dominance curves: Yet another suggestion. *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín* 22:122-128.
- Garzón-Ferreira, J., y M. Kielman. 1993. Extensive mortality of corals in the Colombian Caribbean during the last two decades. In: R. N. Ginsburg (ed.), *Proceedings of the colloquium on global aspects of coral reefs: health, hazards and history*, pp. A15-A21. Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami.
- Ginsburg, R. N. 1983. Geological and biological roles of cavities in coral reefs. In: D. J. Barnes (ed.), 1983, *Perspectives on coral reefs*, the Australian Institute of Marine Science, chapt 8:148-153.
- Graus, R., y I. G. MacIntyre. 1989. The zonation patterns of Caribbean coral reefs as controlled by wave and light energy input, bathymetric setting and reef morphology: computer simulation experiments. *Coral Reefs* 8:9-18.
- Hackney, J. M., R. C. Carpenter, y W. H. Adey. 1989. Characteristic adaptations to grazing among algal turfs on a Caribbean coral reef. *Phycologia* 28(1):109-119.
- Jackson, J. B. C. 1977. Competition on marine hard substrata: The adaptive significance of solitary and colonial strategies. *Amer. Nat.* 111:743-767.
- Kaandorp, J. A. 1986. Rocky substrate communities of the infralittoral fringe of the Boulonnais coast, NW France: a quantitative survey. *Mar. Biol.* 92:255-265.
- Kendrick, G. A. 1991. Recruitment of coralline crusts and filamentous turf algae in the Galapagos archipelago: effect of simulated scour, erosion and accretion. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 147:47-63.
- Klumpp, D. W., A. D. McKinnon, y C. N. Mundy. 1988. Motile criptofauna of a coral reef: abundance, distribution and trophic potential. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45:95-108.
- Lambhead, P. J. D., H. M. Platt, y K. M. Shaw. 1983. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. *J. Nat. Hist.* 17:859-874.
- Liddell, W., y S. Ohlhorst. 1987. Patterns of reef community structure, North Jamaica. *Bull. Mar. Sci.* 40(2):311-329.
- Littler, M. M., y D. S. Littler. 1985. Nondestructive sampling. In: M. M. Littler y D. S. Littler (eds.), *Handbook of phycological methods. Ecological field methods: macroalgae*. Cambridge University Press, London. 161-175.
- Logan, A. 1981. Sessile invertebrate coelobite communities from shallow reef tunnels, Grand Cayman, B.W.I. *Proc. 4th Coral Reef Symp. Manila* 2:735-744.
- Matteucci, S. A., y A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. OEA, Monografía, Serie de Biología 22. 168 pp.
- MacIntyre, I. G., K. Rützler, J. Norris, y K. Fauchald. 1982. A submarine cave near Columbus Cay, Belize: A bizarre cryptic habitat. *Smith. Contrib. Mar. Sci.* 12:127-141.

- Meese, R. J., y P. A. Tomich. 1992. Dots on the rocks: a comparison of percent cover estimation methods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 165:59-73.
- Navas, G. R., y S. K. Moreno. 1993. Caracterización estructural de la comunidad bentónica asociada a *Acropora palmata* muerto, Islas del Rosario, Caribe Colombiano. Tesis de grado UJTL, Bogotá. 215 pp.
- Pielou, E. C. 1977. *Mathematical Ecology*. A Wiley—Interscience Publication, John Wiley & sons, New York. 385 pp.
- Rützler, K. 1971. Bredin-Archbold-Smithsonian Biological Survey of Dominica: Burrowing Sponges, genus *Siphonodictyon* Bergquist, from the Caribbean. *Smith. Contrib. Zool.* 77:37 pp.
- _____. 1978. Sponges in Coral Reef. En: Stoddart, D. R. y R. E. Johannes (Eds). *Coral Reef Research methods*, UNESCO, París. Monograph 21:299-313.
- _____, y I. G. MacIntyre. 1982. The habitat distribution and community structure of the barrier reef complex at Carrie Bow Cay, Belize. In K. Rützler and I. G. MacIntyre (ed.), *The Atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, I. Structure and communities*, pp. 9-45. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Solano, O. D., G. R. Navas, y S. K. Moreno-Forero. 1992. Blanqueamiento coralino de 1990 en el Parque Nacional Natural Corales del Rosario (Caribe Colombiano). *An. Inst. Inv. Mar Punta de Betín* 22:97-111.
- Steneck, R. S., y M. N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69(3):476-498.
- Suchanek, T. H., y D. J. Green. 1981. Interspecific competition between *Palithoa caribaeorum* and other sessile invertebrates on St. Croix reefs, U.S. Virgin Islands. *Proc. 4th Coral Reef Symp., Manila* 2:679-684.
- Vacelet, J. 1981. Algal-sponge symbioses in the coral reefs of New Caledonia: A morphological study. *Proc. 4th Coral Reef Symp. Manila* 2:713-719.
- Werding, B., y H. Sánchez. 1979. Informe preliminar sobre la situación ecológica general de las Islas del Rosario. INDERENA, Bogotá. 15pp.
- Whorff, J. S., L. L. Whorff, y M. H. Sweet III. 1995. Spatial variation in an algal turf community with respect to substratum slope and wave height. *J. Mar. Biol. Ass. UK* 15:429-444.
- Winston, J. E., y J. B. C. Jackson. 1984. Ecology of cryptic coral reef communities. IV. Community development and life histories of encrusting cheilostome bryozoa. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 76:1-21.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall International Inc., 2 ed., 718 pp.
- Zea, S. 1993. Cover of sponges and other sessile organisms in rocky and coral reef habitats of Santa Marta, Colombia. *Carib. J. Sci.* 29(1-2):75-88.