

ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Estado de la comunidad coralina en tres complejos arrecifales de la Reserva de la Biósfera Seaflower, Caribe colombiano*Condition of the coral community in three reef complexes of the Seaflower Biosphere Reserve, Colombian Caribbean*DOI: <https://doi.org/10.26640/22159045.2024.633> Fecha de recepción: 2024-04-11 / Fecha de aceptación: 2024-08-12Martha Catalina Gómez-Cubillos¹, Carlos Andrés Daza-Guerra², Laura Catalina Franco-León³, María Helena Benavides-Marchena⁴, Richard Andrés Duque-Díaz⁵, Sven Zea⁶**CITAR COMO:****Gómez-Cubillos, M. C.; Daza-Guerra, C. A.; Franco-León, L. C.; Benavides-Marchena, M. H.; Duque-Díaz, R. A.; Zea, S. (2024).** Estado de la comunidad coralina en tres complejos arrecifales de la Reserva de la Biósfera Seaflower, Caribe colombiano. *Boletín Científico CIOH*, 43(1), 31-55. <https://doi.org/10.26640/22159045.2024.633>**RESUMEN**

A pesar de las tendencias contemporáneas de pérdida coralina generalizada, se presume, en parte por falta de información, que los arrecifes oceánicos remotos deben estar en mejor estado que los arrecifes continentales, asumiendo que por su lejanía geográfica hay un menor efecto de presiones humanas directas. Este trabajo tuvo como objetivo determinar si la comunidad coralina de tres atolones oceánicos de la Reserva de Biósfera Seaflower (Alburquerque, Bolívar y Bajo Nuevo) en el Caribe Suroccidental, Colombia, están experimentando cambios hacia nuevas configuraciones bentónicas. Para estimar la cobertura bentónica, riqueza coralina y prevalencia de signos asociados con enfermedades se evaluaron transectos con fotocuadrantes. Para estudiar los céspedes algales en interacción con tejido coralino vivo se extrajeron núcleos. Solo en Bolívar se incluyó el estudio de herbívoros mediante censos estacionarios. Se encontraron 48 especies de corales duros en estos complejos arrecifales, pero la cobertura bentónica estuvo dominada por organismos no constructores de arrecifes (59.1-61.7 %), especialmente céspedes algales. Se identificaron nueve signos asociados con siete enfermedades coralinas. En los bordes de interacción coral-césped se identificaron 15 grupos morfofuncionales de céspedes. Se registraron 20 especies herbívoras afines a 5 grupos funcionales, mostrando baja redundancia funcional respecto a arrecifes continentales del Caribe colombiano, y por lo tanto una alta vulnerabilidad ante la pérdida de especies. Estos resultados muestran que el estado actual de los arrecifes estudiados, a pesar de ser lugares remotos, exhiben cambios del dominio de corales hacia macroalgas, especialmente de céspedes.

PALABRAS CLAVE: comunidad coralina; grupos funcionales; céspedes; herbívoros; deterioro coralino; Seaflower

¹ ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3384-5969>. Universidad Nacional de Colombia - Sede Caribe, Instituto de Estudios en Ciencias del Mar. Correo electrónico: macgomezcu@unal.edu.co

² ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6599-2328>. Universidad Nacional de Colombia - Sede Caribe, Instituto de Estudios en Ciencias del Mar. Correo electrónico: caadazagu@unal.edu.co

³ ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8051-5535>. Universidad Nacional de Colombia - Sede Caribe, Instituto de Estudios en Ciencias del Mar. Correo electrónico: lafranco@unal.edu.co

⁴ ORCID: <https://orcid.org/0009-0000-1348-0101>. Universidad Nacional de Colombia - Sede Caribe, Instituto de Estudios en Ciencias del Mar. Correo electrónico: mbenavidesma@unal.edu.co

⁵ ORCID: <https://orcid.org/0009-0005-3954-6347>. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Correo electrónico: richarda.duqued@utadeo.edu.co

⁶ ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5657-4877>. Universidad Nacional de Colombia - Sede Caribe, Instituto de Estudios en Ciencias del Mar. Correo electrónico: sezeas@unal.edu.co

ABSTRACT

Despite the contemporary trends of generalized coral loss, it is presumed, in part from lack of information, that remote oceanic coral reefs must be in a better condition than continental ones, assuming that from their geographic remoteness direct human pressures have a lower effect. This work was aimed at determining if the coral community of three oceanic atolls of the Seaflower Biosphere Reserve (Albuquerque, Bolívar and Bajo Nuevo) in the southwestern Caribbean, Colombia, have also experienced changes towards new benthic configurations. To estimate benthic cover, coral richness and prevalence of signs associated with diseases, photo quadrat transects were evaluated. To study algal turfs in interaction with live coral tissue, cores were extracted. Only in Bolívar, herbivores were quantified through stationary censuses. Forty-eight coral species were found in these reef complexes, but the benthic cover was dominated by non-reef-building organisms (59.1 - 61.7 %), especially algal turfs. Nine signs associated with seven coral diseases were identified. In the algal turf - coral interactions, 15 groups of turf morpho functional groups were identified. Twenty herbivore species of 5 functional groups were recorded, showing a low functional redundancy in comparison to continental Colombian Caribbean reefs, and thus a high vulnerability to species loss. These results show that the current state of the studied reefs, despite being remote, show changes in dominance from corals to macroalgae, especially turf algae.

KEYWORDS: Coral community; functional groups; algal turfs; herbivores; coral decline; Seaflower

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos son ecosistemas estratégicos para el bienestar de las sociedades humanas. No obstante, el escenario actual de cambio climático, las altas tasas de degradación documentadas en las últimas décadas, y su incierta capacidad de resiliencia para responder a las perturbaciones derivadas de peligros naturales y antropogénicos, los posicionan como ecosistemas altamente sensibles y de alto riesgo (Jackson, Donovan, Cramer y Lam, 2014; Bindoff *et al.*, 2019).

Con el Sexto Informe sobre el Estado de los Corales en el Mundo se demostró mediante metaanálisis que entre 2009 y 2018 se perdió el ~14 % de la cobertura coralina global (Souter, Serge, Wicquart, Logan, Obura y Staub, 2021). Concretamente en el Caribe, la pérdida de cobertura coralina promedio entre 1983 y 2019 fue cercana al 2.1 % (cálculo posterior a la gran pérdida coralina ocurrida al inicio de los años 80), favoreciendo así la proliferación de macroalgas (> 50 %) (Souter, Planes, Wicquart, Logan, Obura y Staub, 2022), especialmente de algas con crecimiento tipo césped, que son en la actualidad la cobertura dominante en varios arrecifes (Harris, 2015). Este informe señala que estos cambios son producto de la sinergia entre perturbaciones que operan en diferentes escalas, como son los brotes de epizootias tipo banda blanca (1970-1980) y la pérdida de tejido de coral duro (SCTLD, por sus

siglas en inglés, documentada desde 2014 a la fecha); la mortalidad masiva de especies clave como el erizo herbívoro *Diadema antillarum* (1983-1984 y 2022); la sobrepesca; los eventos extremos como huracanes y blanqueamientos masivos (1998, 2003, 2005, 2006, 2023), y todas aquellas actividades humanas vinculadas con el desarrollo costero no planificado (Souter *et al.*, 2021).

A pesar de estas tendencias de pérdida y deterioro coralino, aún existen vacíos de información actualizada sobre el estado de los arrecifes oceánicos, suponiendo que su lejanía geográfica y dificultad para el asentamiento humano los mantiene exentos del efecto de las presiones humanas directas (Brainard *et al.*, 2005). Por ello, estos arrecifes remotos son laboratorios naturales para investigar los efectos de perturbaciones a escala global y regional sobre las relaciones entre las comunidades coralinas con su entorno (Perry *et al.*, 2015; Williams, Gove, Eynaud, Zgliczynski y Sandin, 2015).

La Reserva de Biósfera (RB) Seaflower (12°-16 ° N y 78°-82° W) alberga el 76.5 % de las áreas coralinas del Caribe colombiano (Díaz *et al.*, 2000). Sin embargo, por su gran extensión (180 000 km²), la mayoría de los esfuerzos de investigación se han centrado en las islas de San Andrés y Providencia (Taylor, Howard y Baine, 2011). Por ello, desde 2014, la Comisión Colombiana del Océano (CCO) ha realizado diez expediciones científicas para generar conocimiento alrededor de la RB

Seaflower y demostrar a partir de bases científicas su relevancia para la humanidad (<https://pnec.cco.gov.co/seaflower/>). Dentro de esta plataforma de investigación, el grupo Fauna Marina Colombiana: Biodiversidad y Usos, del Instituto de Estudios en Ciencias del Mar (Cecimar) de la Universidad Nacional de Colombia - Sede Caribe, participó en tres expediciones (Alburquerque: 2018; Bajo Nuevo: 2021, y Bolívar: 2022) con el proyecto 'Interacción coral-céspedes algales y su efecto sobre las comunidades arrecifales de la Reserva de la Biósfera Seaflower', para recolectar información que permita avanzar en la comprensión sobre los mecanismos que impulsan cambios en los arrecifes y sus consecuencias, en un intento por vislumbrar de qué manera las comunidades arrecifales actuales experimentan cambios hacia nuevas configuraciones bentónicas que impulsan la proliferación de organismos no constructores de arrecifes, así como identificar el rol de las interacciones coral-césped en estas trayectorias.

ÁREA DE ESTUDIO

La Reserva de la Biósfera Seaflower, declarada por la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (Unesco) en el año 2000, posee altos índices de diversidad y endemismo de especies (Acero y Garzón-Ferreira, 1994), y en 2005 el Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial de Colombia la reconoció como área marina protegida (AMP) (Coralina, 2011). Seaflower es el AMP más grande del Caribe y la segunda de América Latina (Guarderas, Hacker y Lubchenco, 2008). Está constituida por siete atolones (Alburquerque, Bolívar o Courtown, Quitasueño, Serrana, Roncador, Serranilla y Bajo Nuevo), dos islas habitadas (San Andrés y Providencia-Santa Catalina) y un bajo (Bajo Alicia) (Córdoba y López, 1997).

En Seaflower los complejos arrecifales son una serie de estructuras aisladas, alineadas en dirección NE a lo largo del flanco sur de la elevación de Nicaragua (Díaz *et al.*, 2000). Son el resultado de la actividad volcánica durante el período geológico del Cenozoico temprano, la subsidencia del basamento entre los períodos del Cenozoico-Cuaternario y la acumulación de caliza arrecifal sobre las cimas someras (Díaz, 2005).

A lo largo del año la migración de la zona de convergencia intertropical (ZCI) determina el

carácter estacional del clima de la región, que es relativamente seco y sigue la estacionalidad típica del Caribe Occidental; con una temporada seca con vientos del NE entre diciembre a marzo; una temporada de transición entre abril y agosto, y una temporada de lluvias de septiembre a noviembre (Guzmán, Ruiz y Cadena, 2014; Lonin, Andrade y Monroy, 2022). Las mareas son mixtas con un fuerte componente diurno, con intervalos entre 0.3 m y 0.6 m (Geister y Díaz, 2007), y las tormentas ocurren, principalmente, durante la segunda mitad del año debido a que Seaflower está dentro del cinturón de huracanes del Caribe (Díaz, Díaz-Pulido, Garzón-Ferreira, Geister, Sánchez y Zea, 1996).

Alburquerque o South West Cay (12°10'N, 81°51'W) es el único atolón con un contorno circular (8 km de E-O, 6 km de N-S y área de 63.8 km²), se sitúa a ~37 km del SE de San Andrés Islas y posee dos cayos densamente vegetados (North Cay y South Cay), separados entre sí por un canal poco profundo (IGAC, 1986; Díaz 2005) (Fig. 1). El atolón de Bolívar o Courtown Cays (12°24'N y 81° 28'W) se localiza a ~30 km al SE de San Andrés Islas, tiene forma de riñón y posee cuatro cayos (La Virgen, Bolívar, Pescadores y Cayo Norte) con forma y tamaño variable en el tiempo (Díaz, 2005) (Fig. 1). Por su parte, Bajo Nuevo o islas Petrel (15°53' N y 78°38'W) se ubica a ~475 km al noreste de San Andrés Islas, es el complejo arrecifal más septentrional de Seaflower y hace parte de la zona de régimen común Colombia-Jamaica (~225 km) (CCO, 2015). Está conformado por dos atolones alargados, con una barrera continua hacia barlovento y truncada a sotavento, y separados entre sí por un canal profundo de ~90 m (Fig. 1).

En general, en estos atolones la dirección y fuerza de los vientos Alisios del NE, y la energía del oleaje que se desplaza a lo largo del Caribe se traducen en similitud geomorfológica y de estructura ecológica, siguiendo un gradiente de barlovento a sotavento (Díaz *et al.*, 2000; Geister y Díaz, 2007). En Alburquerque, Bolívar y Bajo Nuevo, las unidades ecológicas presentan el esquema tradicional de los atolones del Caribe (Díaz *et al.*, 1996), conformados por una terraza prearrecifal y arrecife periférico continuo hacia barlovento, seguido por una terraza lagunar y una cuenca lagunar con parches de arrecifes anastomosados o reticulados, rodeados hacia sotavento por una terraza con parches de

arrecifes poco desarrollados, que finalizan en un talud arrecifal que puede alcanzar profundidades hasta los 1 500 m (Dainco, 1980). En la parte interna de la terraza prearrecifal de sotavento

de algunos atolones hay líneas de arrecifes que alcanzan la superficie por secciones, conformando un arrecife periférico de sotavento incompleto (Díaz *et al.*, 1996).

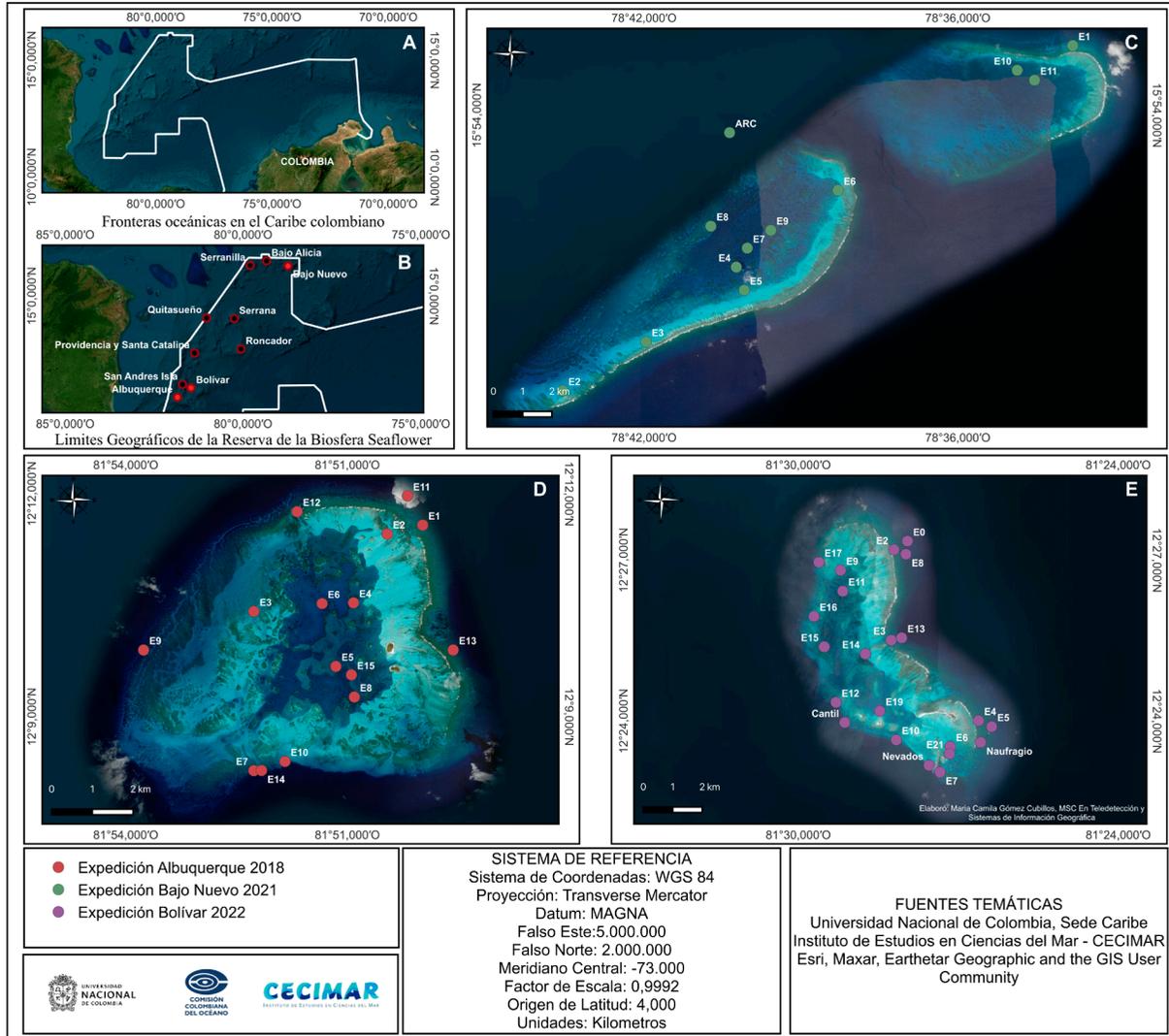


Figura 1. Área de estudio (A y B) y estaciones de muestreo en los atolones de Alburquerque (D), Bolívar (E) y Bajo Nuevo (C), RB Seaflower.

METODOLOGÍA

Para describir la condición actual de un arrecife e inferir sus posibles trayectorias en el tiempo, la Red Global de Monitoreo de Arrecifes de Coral (GCRMN, por sus siglas en inglés) propone para el Caribe evaluar la cobertura relativa de organismos constructores de arrecifes (corales pétreos y algas coralinas) y sus principales competidores (macroalgas, esponjas y corales blandos), la

salud coralina y la abundancia de taxones clave de peces arrecifales y otros macroinvertebrados (con énfasis en herbívoros) (ICRI, 2016).

Con las expediciones científicas Seaflower se avanzó en la estandarización de metodologías en campo, acordes con la iniciativa GCRMN, y de fácil implementación en arrecifes remotos. Entre expediciones se fueron ajustando los métodos según las capacidades logísticas y ambientales,

permitiendo así el mejoramiento de las técnicas iniciales (2018) y la integración de nuevos componentes metodológicos (2021 y 2022) (Gómez-Cubillos, Daza-Guerra, Márquez y Zea, 2023).

La información en campo se recolectó mediante buceo autónomo (*scuba*) en los complejos arrecifales de Albuquerque (del 25 de septiembre al 2 de octubre de 2018), Bajo Nuevo (del 24 al 30 de noviembre de 2021) y Bolívar (del 22 al 30 de septiembre de 2022). La selección de las estaciones de muestreo en Albuquerque y Bolívar tuvo como referencia las estaciones del proyecto 'Evaluación bioecológica y ambiental de áreas arrecifales del Caribe colombiano 1994-1996' (Díaz *et al.*, 1996), y en Bajo Nuevo las mallas de trabajo de las expediciones 2010 (Abril-Howard, Orozco-Toro, Bolaños-Cubillos y Bent-Hooker, 2012) y 2011 (Vega-Sequeda, Díaz-Sánchez, Gómez-Campo, López-Londoño, Díaz-Ruiz y Gómez-López, 2015).

Cobertura bentónica, riqueza coralina y salud coralina

Por estación, guiados por un flexómetro tendido sobre el fondo, se evaluó un transecto de banda (10 x 2 m), empleando la técnica de fotocuadrantes cada metro, alternándolos a lado y lado del flexómetro. Con cámara digital Canon Powershot G7 con caja estanca adaptada, montada en un marco de tubos de PVC, se tomaron fotografías del sustrato en 10 cuadrantes (0.25 cm²) para un total de 2.5 m² por transecto (Gómez-Cubillos, Gómez-Cubillos, Sanjuan-Muñoz y Zea, 2019) (Fig. 2a).

Las fotografías se procesaron con ImageJ 1.52v. Por cuadrante, a partir de una malla de 100 puntos aleatorios, se calculó la cobertura (%) de las categorías bentónicas descritas por Caricomp (2001) y Garzón-Ferreira, Reyes-Nivia y Rodríguez-Ramírez (2002). Por fotografía se estimó la riqueza coralina y la presencia de signos asociados con enfermedades coralinas (Raymundo, Couch y Harvell, 2008; Weil y Rogers, 2011; Weil *et al.*, 2019; Bruckner, 2020). Estos signos se seleccionaron tomando como referencia: a) cambios de coloración del tejido coralino (oscurecimiento, palidecimiento, blanqueamiento), b) forma de la lesión (regular e irregular) y c) exclusividad con el huésped

(Gómez-Cubillos *et al.*, en prensa). Los signos se asignaron a una o varias enfermedades coralinas reportadas en el Caribe (Gil-Agudelo *et al.*, 2009).

Los datos se procesaron en Microsoft Excel. Por complejo arrecifal se estimó: *i*) la riqueza coralina como el número de especies por estación, *ii*) por transecto (combinando los 10 fotocuadrantes) la cobertura total y relativa (%) a partir de puntos aleatorios, *iii*) la prevalencia de signos (%) por especie coralina ($\# \text{ casos con signo}_i / \# \text{ total colonias sp}_j$) (Weil y Rogers, 2011).

Ensamblajes de céspedes algales en interacción con tejido coralino vivo

Siguiendo las recomendaciones metodológicas de Gómez-Cubillos, Gavio y Zea (2020); Gómez-Cubillos, Daza-Guerra, Márquez y Zea, 2023), por estación se seleccionaron entre 1 y 2 colonias de corales masivos morfológicamente contrastantes, según su tipo de organización colonial (meandroide, plocoide, cerioide), que tuvieran bordes de interacción activo con céspedes algales. Se tomaron fotografías de la colonia y macros de los bordes de interacción de interés. Sobre la interacción seleccionada, conteniendo coral vivo y césped, se extrajo un núcleo de esqueleto coralino empleando martillo y sacabocado de impacto de 27 mm de diámetro (5.7 cm²). Las muestras se fijaron por separado en alcohol al 96 %. (Fig. 2b).

En laboratorio cada núcleo se revisó en húmedo, empleando estereoscopio Zeiss-Discovery-V8 (1.0 - 4.0 X) y escáner Epson Perfection-V850Pro. La estructura de los ensamblajes de algas en interacción con tejido coralino se realizó en términos de composición, cobertura relativa por taxa (%), altura del dosel (mm) y densidad de filamentos (Gómez-Cubillos *et al.*, 2020). Con microscopio óptico Zeiss-AX10, con cámara digital DCM510-CMOS, se tomaron fotografías a escala de los taxa de algas, usando el programa ScopePhoto 3.1. La identificación taxonómica se realizó a nivel de género, empleando claves especializadas y la consulta de expertos.

A partir de la estructura de los ensamblajes y de los géneros identificados se realizaron agrupaciones en categorías empíricas o grupos "morfofuncionales", definidos a partir de afinidades taxonómicas (filo) y sobre las bases

morfológicas de estructura del talo, forma de crecimiento y patrón de ramificación (Balata, Piazzì y Rindi, 2011).

Diversidad y redundancia funcional de herbívoros

Este componente solo se desarrolló durante la expedición Bolívar 2022. Utilizando el método de censo tipo estacionario (Bohnsack y Bannerot, 1986) en tres puntos por estación se registraron peces y macroinvertebrados herbívoros. Este método consiste en la observación de organismos dentro de un cilindro de 7 m de radio (79 m²) por 5 minutos. Con cámara GoPro Hero 9 se registró la riqueza de especies/géneros y abundancia de peces herbívoros pertenecientes a las familias Acanthuridae (cirujanos), Labridae-Scarinae (loros), Ehippidae (catalinas) y Kyphosidae (chopas). Para los macroinvertebrados móviles se buscaron ejemplares de erizos (Echinoidea) y del crustáceo *Maguimithrax* spp., con longitud total mayor a 1 cm (Francis, Filbee-Dexter, Yan

y Côté, 2019; Bortone, Samoilyls y Francour, 2000; Spadaro y Butler, 2021; Williams, 2021) (Fig. 2c).

Los organismos censados se categorizaron en grupos funcionales según su forma de interactuar con el sustrato al consumir algas en: a) buscadores de macroalgas; b) cortadores; c) pastoreadores bioerosionadores, d) pastoreadores raspadores y e) succionadores de sedimentos (Bellwood y Choat, 1990; Bellwood, Hoey y Choat, 2003; Bellwood, Hughes, Folke y Nyström, 2004; Johansson, Van de Leemput, Depczynski, Hoey y Bellwood, 2013; Tebbett, Siqueira y Bellwood, 2022). Se aclara que una misma familia puede tener más de un grupo funcional, como es el caso de Labridae y Acanthuridae. El grado de redundancia funcional se determinó a partir de la riqueza de géneros y especies, y la capacidad de reserva se realizó siguiendo las recomendaciones de Johansson *et al.* (2013).

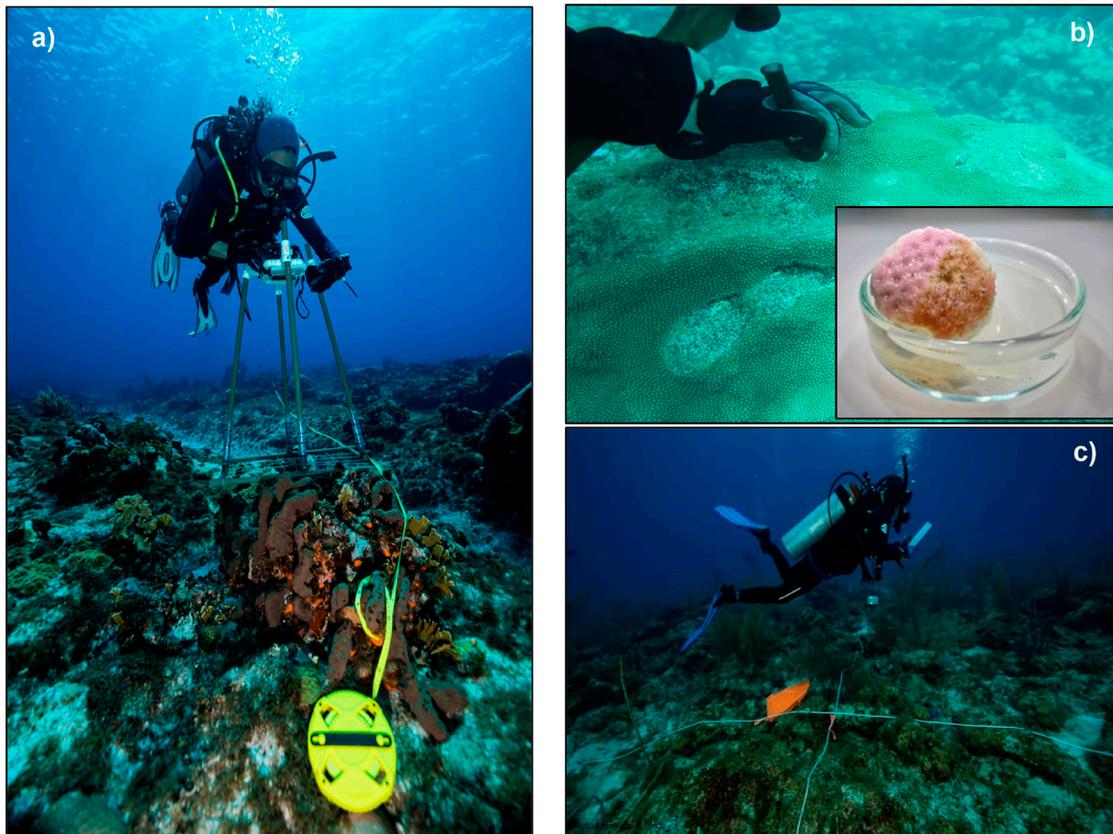


Figura 2. a) Transecto con fotocuadrantes alternos, b) extracción de núcleos con interacciones coral-césped y macro del núcleo extradido; c) censo de peces y macroinvertebrados herbívoros. (Fotos a y c: Santiago Estrada; b: Catalina Gómez-Cubillos y Helena Benavides-Marchena).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En las tres expediciones se evaluaron 49 estaciones: 15 en Albuquerque, 22 en Bolívar y 12 en Bajo Nuevo (Tabla 1). Del total de estaciones, 17 se ubicaron en la cuenca lagunar, 12 en la terraza de sotavento y talud exterior, 8 en terraza prearrecifal de barlovento, 7 en la terraza lagunar y 5 en el arrecife periférico de barlovento. Con el 53 % de las estaciones se

evaluaron los arrecifes de profundidad media (entre 7 m y 12 m), con el 24 % los arrecifes de mayor profundidad (entre 12 m y 19 m) y con el 22 % restante los arrecifes someros (entre 2 m y 7 m). Del total de estaciones evaluadas, 32 eran ambientes con nula o escasa exposición al oleaje predominante (excluyendo tormentas) y las otras 17 eran ambientes con un nivel de exposición de moderado a alto, según la clasificación propuesta por Zea (2001) (Tabla 1).

Tabla 1. Ubicación y características generales de las estaciones evaluadas en Albuquerque (2018), Bajo Nuevo (2021) y Bolívar (2022).

ID Estación	Coordenadas		Nivel de Profundidad	Nivel de exposición	Unidad geomorfológica
	Latitud	Longitud			
Expedición Albuquerque 2018					
E1	12,193000	-81,83300	Medio	3	TP
E2	12,191000	-81,84100	Somero	2	TL
E3	12,173608	-81,87111	Somero	1	TS
E4	12,175550	-81,84861	Medio	0	Lg
E5	12,161299	-81,85259	Medio	0	Lg
E6	12,175377	-81,85570	Profundo	0	Lg
E7	12,137910	-81,87111	Profundo	2	TS
E8	12,154440	-81,84844	Medio	0	Lg
E9	12,164968	-81,89600	Profundo	1	TS
E10	12,139963	-81,86407	Profundo	0	TS
E11	12,199530	-81,83643	Profundo	3	TP
E12	12,196010	-81,86132	Medio	3	B
E13	12,164968	-81,82613	Medio	3	B
E14	12,137949	-81,86936	Profundo	1	TS
E15	12,15941	81,84909	Somero	3	Lg
Expedición Bajo Nuevo 2021					
E1	15,922056	-78,563389	Medio	2	TP
E2	15,812750	-78,725889	Medio	1	TL
E3	15,828222	-78,699361	Somero	1	TL
E4	15,851917	-78,670611	Medio	0	Lg
E5	15,844583	-78,668083	Somero	1	TL
E6	15,876222	-78,638194	Medio	1	Lg
E7	15,857917	-78,667111	Profundo	0	Lg
ARC	15,894500	-78,672750	Profundo	2	TP
E8	15,864861	-78,678722	Medio	0	Lg

ID Estación	Coordenadas		Nivel de Profundidad	Nivel de exposición	Unidad geomorfológica
	Latitud	Longitud			
E9	15,863583	-78,659611	Medio	0	Lg
E10	15,914250	-78,581111	Medio	0	Lg
E11	15,911111	-78,575583	Medio	0	Lg
Expedición Bolívar 2022					
E0	12,431806	-81,4855	Medio	0	Lg
E2	12,45325	-81,470111	Somero	3	TP
E3	12,425139	-81,470972	Medio	3	B
E4	12,400139	-81,443667	Somero	3	B
E5	12,39825	-81,439556	Profundo	2	TP
E6	12,392028	-81,4525	Somero	1	TL
E7	12,384139	-81,455694	Somero	2	TS
E8	12,451861	-81,466361	Medio	2	TP
E9	12,446861	-81,486806	Medio	0	Lg
E10	12,394139	-81,469389	Medio	0	TS
E11	12,440361	-81,486111	Medio	0	Lg
E12	12,405806	-81,488222	Medio	1	TS
E13	12,425861	-81,467694	Profundo	2	TP
E14	12,420889	-81,479028	Somero	1	TL
E15	12,423083	-81,491917	Profundo	0	Lg
E16	12,432528	-81,495111	Medio	1	TS
E17	12,449361	-81,493583	Medio	1	TS
E19	12,403111	-81,474528	Medio	0	Lg
E21	12,389806	-81,452694	Somero	1	TL
Nevados	12,38625	-81,459139	Medio	0	TS
Nafragio	12,393389	-81,442972	Medio	3	B
Cantil	12,399556	-81,485472	Profundo	0	TS

Abreviaturas: Nivel de profundidad: Somero < 7 m; Medio entre 7 y 12 m; Profundo > 12 m (Garzón-Ferreira *et al.*, 2002). Nivel de Exposición: 0 (nulo); 1 (escaso); 2 (moderado); 3 (fuerte), respecto al oleaje y la profundidad de la columna de agua (Zea, 2001). Unidad geomorfológica: TP (terrace prearrecifal o de barlovento); B (arrecife periférico de barlovento); TL (terrace lagunar); Lg (laguna con parches coralinos) y TS (terrace de sotavento y talud exterior) (Díaz *et al.*, 1996). Los metadatos se pueden descargar en: Alburquerque (<https://doi.org/10.15472/b3hg97>); Bajo Nuevo (<https://doi.org/10.15472/2ke98s>); Bolívar (<https://doi.org/10.15472/0skaoj>)

Cobertura bentónica

En Alburquerque, Bajo Nuevo y Bolívar, el bentos estuvo dominado por organismos no constructores de arrecifes (macroalgas carnosas, corales blandos y poríferos) (entre 59.1 ± 11.3 y 61.7 ± 10.2 % - promedio \pm D.E., valores calculados a partir de las unidades de muestreo.

Esto es un transecto por estación, por separado para cada atolón; mientras que las especies constructoras (corales escleractíneos, hidrocorales y algas coralinas) oscilaron entre el 23.9 ± 10.4 y el 26.7 ± 15.2 %. Por su parte, el sustrato abiótico representó entre el 11.7 ± 11.6 y el 15 ± 11.1 % del sustrato (Fig. 3).

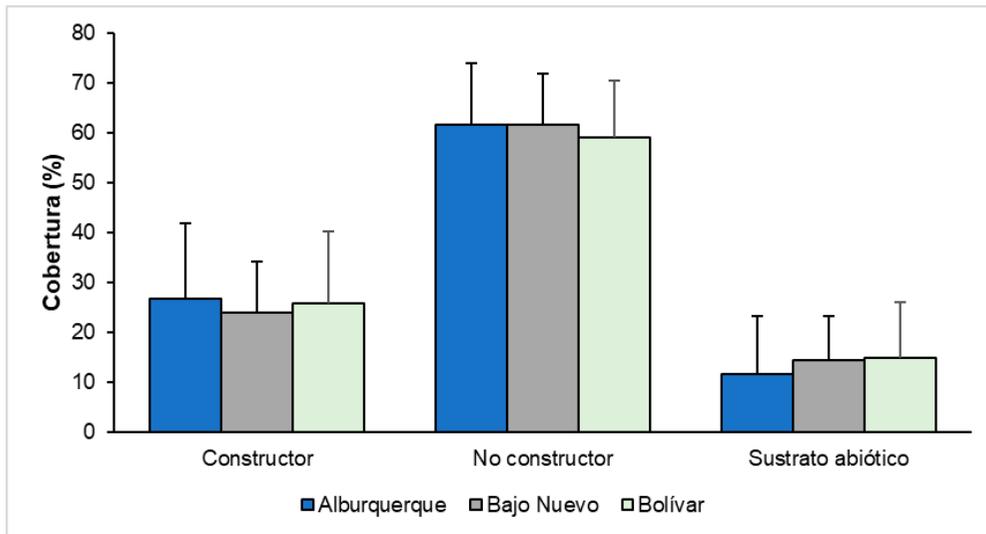


Figura 3. Cobertura (%) general de los principales componentes bentónicos en los complejos arrecifales de Alburquerque, Bolívar y Bajo Nuevo (Promedio $\bar{X} \pm D.E.$).

Al excluir el sustrato abiótico para recalculer la cobertura viva se confirmó que las macroalgas dominaron en los tres complejos arrecifales (entre 69.3 ± 15.8 y 72 ± 10.7 %), particularmente los céspedes algales, con coberturas entre 43.2 ± 7.1 y 44.7 ± 12.7 %. Los corales escleractíneos e hidrocorales (entre 19.8 ± 12.4 y 21.2 ± 12.5 %) estuvieron representados, principalmente, por colonias masivas (entre 14.2 ± 10.9 y 14.7 ± 9.3 %); mientras que los hidrocorales aportaron menos

del 2 %. Los demás organismos bentónicos (corales blandos, esponjas y otros) registraron las coberturas más bajas (entre 8.2 ± 4.2 y 9.5 ± 7 %); pero, en Alburquerque y Bajo Nuevo los gorgonáceos fueron las comunidades más representativas (entre 7.7 ± 6.4 % y 5.3 ± 4.2 %, respectivamente), mientras que en Bolívar el mayor aporte fue de las esponjas (5.4 ± 6.9 %) (Fig. 4).

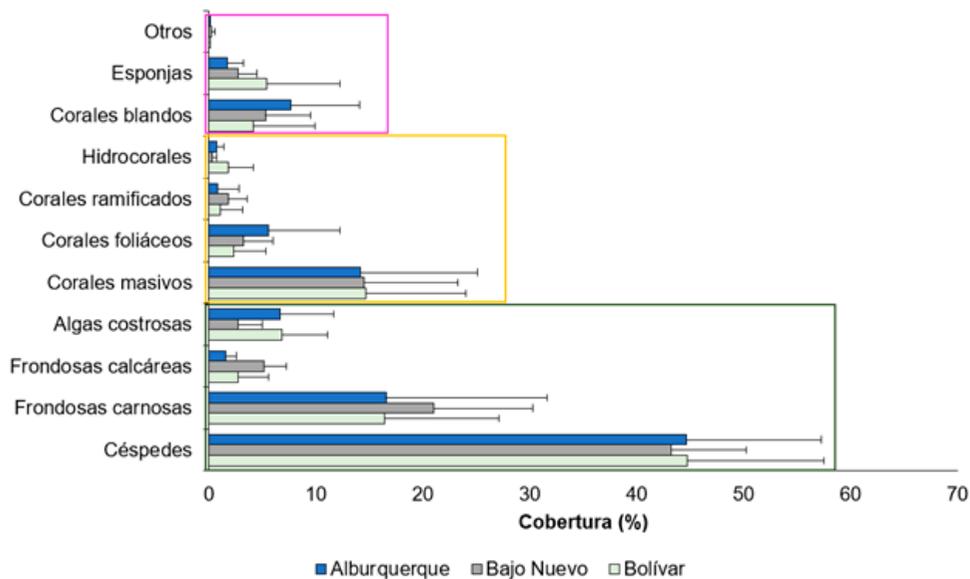


Figura 4. Cobertura % (relativo al total vivo) de organismos constructores de arrecifes (recuadro amarillo) y sus principales competidores macroalgas y otros organismos sésiles (recuadro verde y fucsia, respectivamente) en los complejos arrecifales de Alburquerque, Bolívar y Bajo Nuevo (Promedio $\bar{X} \pm 1 D.E.$, de las estaciones de cada complejo).

El dominio de los céspedes algales sugiere que estos arrecifes están experimentando un cambio del dominio de corales hacia las macroalgas, trayectoria ya descrita para otros arrecifes del Caribe (Souter *et al.*, 2021). Estos cambios hacia la dominancia de las macroalgas son precedidos por una pérdida de resiliencia, producto del aumento en la frecuencia e intensidad de perturbaciones antropogénicas, entre ellas la sobrepesca de herbívoros, dejando al ecosistema vulnerable ante nuevas perturbaciones (Mumby *et al.*, 2006; Nyström, Folke y Moberg, 2000). El dominio de las macroalgas se mantiene debido a mecanismos de retroalimentación; por ejemplo, una perturbación inicial (e.g. brotes de epizootias) genera mortalidad coralina, dejando sustrato disponible para la colonización de las macroalgas (céspedes en este caso); pero estas algas aumentarían su cobertura si la abundancia de herbívoros es baja o si proliferan a una velocidad suficiente para superar la capacidad de pastoreo de los herbívoros (Williams, Polunin y Hendrick, 2001). En suma, estos bucles afectan el reclutamiento coralino, reducen la tasa de crecimiento de los corales y puede generar mortalidad adicional en las colonias (Tanner, 1995; Kuffner, Walters, Becerro, Paul, Ritson-Williams y Beach, 2006; Smith *et al.*, 2006; Box y Mumby, 2007; Norström, Nyström, Lokrantz y Folke, 2009).

Diversidad de especies coralinas

En los tres atolones se confirmó la presencia de 48 especies de corales duros, 45 de escleractíneos y 3 de hidrocorales (Tabla 2). La mayor riqueza se encontró en Bolívar (43 spp.), seguida por Albuquerque (34 spp.) y Bajo Nuevo (32 spp.).

La variación en la riqueza de especies coralinas entre complejos arrecifales refleja una compleja interacción entre factores bióticos y abióticos (Guzmán y Cortés, 1993). Una mayor diversidad puede ser respuesta a condiciones ambientales

más propicias, como por ejemplo alta disponibilidad de sustratos adecuados para el asentamiento coralino y una mejor calidad de las aguas (López-Londoño *et al.*, 2023). Además, las características geomorfológicas particulares de cada complejo pueden propiciar una amplia variedad de microhábitats que fomentan la diversificación de especies (Díaz *et al.*, 1996). Por el contrario, la sobrepesca, especialmente de herbívoros, puede limitar la capacidad del sistema para mantener la riqueza coralina (Roberts, 1995), que junto con los brotes de epizootias puede alterar la estructura de las comunidades (Márquez y Díaz, 2005). También se debe reconocer el efecto de las tormentas tropicales y huracanes, que modelan la diversidad de manera diferencial entre atolones, según la intensidad y cercanía del evento. Por ejemplo, en 1988 la trayectoria del huracán Joan estuvo a unos ~50 km de los cayos del sur (Vega-Sequeda *et al.*, 2015), y en 2020 los huracanes Iota y Eta afectaron con mayor fuerza la zona norte de la RB Seaflower.

De las 48 especies coralinas observadas, dos son nuevos registros para la RB Seaflower (*Colpophyllia breviserialis* y *Porites colonensis*) y para 13 especies se amplía su ámbito de distribución en los cayos del norte y del sur (*Agaricia fragilis*, *A. grahamae*, *A. humilis*, *A. tenuifolia*, *Cladocora arbuscula*, *Dendrogyra cylindrus*, *Isophyllia sinuosa*, *Madracis formosa*, *Meandrina jacksoni*, *Mycetophyllia danaana*, *Porites divaricata*, *Siderastrea radians* y *Solenastrea bournoni*) (Tabla 2). Estos hallazgos sugieren que la posición de estos complejos arrecifales, en términos de circulación oceánica, promueve la conectividad entre poblaciones, ampliando los rangos de distribución y diversidad de las especies (Lopera-García, 2020). No obstante, es importante reconocer que los métodos de muestreo y tecnologías empleadas durante las expediciones Seaflower permitieron recolectar los datos sistemáticamente y, por tanto, estimar con mayor precisión la riqueza coralina.

Tabla 2. Especies de corales duros registradas en las expediciones científicas Albuquerque (2018), Bajo Nuevo (2021) y Bolívar (2022).

Especies	Categoría y criterios IUCN	Complejo arrecifal		
		Albuquerque	Bajo Nuevo	Bolívar
<i>Acropora cervicornis</i>	CR ↓ (A2bce)	X	X	X
<i>Acropora palmata</i>	CR ↓ (A2bce)	X	X	X
<i>Agaricia agaricites</i>	VU ↓ (A3c)	X	X	X
<i>Agaricia fragilis</i>	LC ¿?	X ⁱ	X	X ⁱ
<i>Agaricia grahamae</i>	NT ↓ (A2bce)	X ⁱ	X ⁱ	
<i>Agaricia humilis</i>	CR ↓ (A3c)	X ⁱ	X ⁱ	X ⁱ

Especies	Categoría y criterios IUCN	Complejo arrecifal		
		Alburquerque	Bajo Nuevo	Bolívar
<i>Agaricia lamarcki</i>	CR ↓ (A3c)			X
<i>Agaricia tenuifolia</i>	CR ↓ (A3c)		X	X ¹
<i>Agaricia undata</i>	LC ¿?			X
<i>Cladocora arbuscula</i>	LC ¿?		X ¹	
<i>Colpophyllia natans</i>	VU ↓ (A3c)	X	X	X
<i>Colpophyllia breviserialis</i>	CR ↓ (A3c)		X ¹	
<i>Dendrogyra cylindrus</i>	CR ↓ (A2bce)	X		X ¹
<i>Dichocoenia stokesii</i>	VU ↓ (A3c)	X		X
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	CR ↓ (A3c)	X	X	X
<i>Eusmilia fastigiata</i>	CR ↓ (A3c)	X		X
<i>Favia fragum</i>	LC ¿?	X	X	X
<i>Helioseris cucullata</i>	CR ↓ (A3c)	X	X	X
<i>Isophyllia sinuosa</i>	LC ¿?			X ¹
<i>Isophyllia rigida</i>	LC ¿?	X	X	X
<i>Madracis decactis</i>	CR ↓ (A3c)	X	X	X
<i>Madracis formosa</i>	NT ↓ (A2bce)	X ¹		X ¹
<i>Manicina areolata</i>	LC ¿?	X	X	
<i>Meandrina jacksoni</i>	CR ↓ (A3c)			X ¹
<i>Meandrina meandrites</i>	CR ↓ (A3c)	X		X
<i>Millepora alcicornis</i>	VU ↓ (A3c)	X	X	X
<i>Millepora complanata</i>	CR ↓ (A3c)	X	X	X
<i>Montastraea cavernosa</i>	LC ¿?	X	X	X
<i>Mussa angulosa</i>	NT ↓ (A2bce)			X
<i>Mycetophyllia aliciae</i>	LC ¿?		X	
<i>Mycetophyllia danaana</i>	CR ↓ (A3c)		X ¹	X ¹
<i>Mycetophyllia ferox</i>	CR ↓ (A3c)			X
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	LC ¿?	X		X
<i>Orbicella annularis</i>	EN ↓ (A2bce)	X	X	X
<i>Orbicella faveolata</i>	EN ↓ (A2bce)	X	X	X
<i>Orbicella franksi</i>	NT ↓ (A2bce)	X	X	X
<i>Porites astreoides</i>	LC ¿?	X	X	X
<i>Porites colonensis</i>	VU ↓ (B2ab iii)	X ¹		X ¹
<i>Porites divaricata</i>	LC ¿?	X	X	X ¹
<i>Porites porites</i>	LC ¿?	X	X	X
<i>Pseudodiploria clivosa</i>	NT ↓ (A2bce)	X	X	X
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	CR ↓ (A3c)	X	X	X
<i>Scolymia</i> spp.	CR ↓ (A3c)			X
<i>Siderastrea radians</i>	LC ¿?	X	X	X ¹
<i>Siderastrea siderea</i>	CR ↓ (A3c)	X	X	X
<i>Solenastrea bournoni</i>	LC →			X ¹
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	NT ↓ (A2bce)	X	X	X
<i>Stylaster roseus</i>	Sin evaluar			X

Abreviaturas: X (presencia); X¹ (registro nuevo para el complejo arrecifal). Categorías IUCN: en peligro crítico (CR), en peligro (EN), vulnerable (VU), casi amenazada (NT); preocupación menor (LC), tendencia poblacional decreciente (↓), desconocida (¿?), estable (→).

Salud coralina

En los tres complejos arrecifales se identificaron nueve signos asociados con siete enfermedades coralinas [White Band Disease (WBD); White Plague Disease (WPD); Yellow Band Disease (YBD); Dark Spots Disease (DSD); Black Band Disease (BBD); Aspergilliosis (ASP) y blanqueamiento] (Gil-Agudelo *et al.*, 2009). Además, cuatro de estos signos se asocian con Stony Coral Tissue Loss Disease (SCTLD). Del total de colonias evaluadas (17 379), los signos encontrados afectaron 4 géneros, 14 especies y al 11.4 % de las colonias. La mayor prevalencia de signos se registró en Bajo Nuevo (23.5 %), seguido por Alburquerque (3.3 %) y Bolívar (1.8 %). El signo asociado con BBD solo se registró en los cayos del sur, mientras que las colonias afectadas por signos asociados con SCTLD representaron el 63 % en Bolívar y el 84.9 % en Bajo Nuevo.

Las enfermedades han sido una fuente importante de mortalidad de corales en las últimas décadas en los arrecifes colombianos (Garzón-Ferreira, Gil-Agudelo, Barrios y Zea, 2001). Con los resultados de las expediciones se confirma que el deterioro coralino vinculado con epizootias mixtas es diferencial entre complejos arrecifales, y que los arrecifes de Bajo Nuevo son los más deteriorados, a pesar de que en los años 1990 se catalogaron como los mejor conservados del Caribe colombiano (Bruckner, 2012).

Ensamblajes de céspedes algales en interacción con tejido coralino vivo

En los bordes de interacción entre tejido de coral vivo con céspedes se identificaron 15 grupos morfofuncionales, 14 de ellos presentes

en las muestras recolectadas en Alburquerque, 10 en Bajo Nuevo y 9 en Bolívar (Tabla 3). Estos ensamblajes estuvieron conformados por 50 morfotipos, pertenecientes a 33 géneros, 12 órdenes y 23 familias. Los ensamblajes con morfologías basadas en filamentos delgados no calcáreos, con talos erectos y/o postrados fueron los más recurrentes en los bordes de interacción evaluados. Por el contrario, los céspedes con formas vesiculares y talos calcáreos fueron exclusivos de Alburquerque.

En Bolívar y Bajo Nuevo los ensamblajes estuvieron dominados por grupos de algas uniseriadas y pluriseriadas postradas, corticadas de menor tamaño y laminares con talos bifurcados, que en conjunto conforman esteras cortas, densas y de talos enredados. En contraste, en Alburquerque los ensamblajes eran, en su mayoría, de algas corticadas de menor y mayor tamaño, y de grupos funcionales no filamentosos complejos, como algas costrosas no calcáreas, foliares y vesiculares. Estas diferencias pueden ser respuesta a la combinación de factores ambientales locales como la disponibilidad de nutrientes, luz, pastoreo, entre otros (López, Rodríguez y Silva, 2004). No obstante, la presencia de algas menos complejas morfológicamente también sugiere procesos primarios de colonización del nuevo sustrato disponible, asumiendo que la perturbación vinculada con la pérdida de tejido y exposición del esqueleto coralino, posiblemente epizootias, estaba operando recientemente, como se observó en los arrecifes de Bajo Nuevo (Gómez-Cubillos *et al.*, en prensa). Estos hallazgos permiten sugerir que la complejidad estructural de los céspedes que interactúan con tejido coralino vivo aporta pistas sobre la cronología de la perturbación.

Tabla 3. Propuesta de grupos morfofuncionales de céspedes algales que interactúan con tejido coralino vivo remanente en arrecifes de la RB Seaflower.

Forma de crecimiento	Grupo morfofuncional	Descripción	Género	Filo	Complejo arrecifal		
					Alburquerque	Bajo Nuevo	Bolívar
Filamentoso	Cianobacteria	Filamentos generalmente epífitos, con talo menor a 1 mm, entrelazados o adheridos al huésped. Organizados en conglomerados a manera de ramilletes.	<i>Lyngbya</i> spp. <i>Oscillatoriaceae</i> <i>Spirocoleus</i> spp.	Cyanobacteriota	X	X	X
Filamentoso	Uniseriado postrado	Filamentos no corticados, uniseriados, ramificados o no. Con o sin rizoides. Sin estolones. Filamentos no corticados, uniseriados, ramificados. Talo postrado, sin rizoides, con o sin estolones gruesos.	<i>Cladophora</i> spp. <i>Chaetomorpha</i> spp. <i>Ectocarpus</i> spp. <i>Hincksia</i> spp.	Chlorophyta	X	X	X
Filamentoso	Uniseriados y pluriseriados erecto	Filamentos no corticados, delgados (hasta 2 µm de ancho), con una o varias series de células. Talo erecto con o sin estolones, con o sin rizoides.	<i>Aglaothamnion</i> spp. <i>Bostrychia</i> spp. <i>Ceramium</i> spp. <i>Centroceras</i> spp. <i>Heterosiphonia</i> spp.	Rhodophyta	X	X	X
Filamentoso	Pluriseriados de menor tamaño	Filamentos no corticados pluriseriados, con tamaño menor a 2 µm de ancho. Sin ramificaciones y estolones con rizoides.	<i>Sphacelaria</i> spp.	Ochrophyta	X		
Filamentoso	Pluriseriados postrados	Filamentos finos (hasta 2 mm de ancho) no corticados, con extenso sistema postrado del que surgen ejes erectos ramificados o no. Con o sin rizoides o estolones.	<i>Herposiphonia</i> spp. <i>Polisiphonia</i> spp.	Rhodophyta	X	X	X
Filamentoso	Corticado de talo hueco	Talos erectos, formados por tubos huecos de pocas capas, ramificados o no, con o sin rizoides o estolones.	<i>Champia</i> spp. <i>Griffithsia</i> spp.	Rhodophyta	X	X	
Filamentoso	Corticado de menor tamaño	Filamentos erectos, corticados, ramificados, con ejes delgados (hasta 2 µm de ancho). Sin estolones, ni rizoides.	<i>Chondria</i> spp. <i>Dasya</i> spp.	Rhodophyta	X	X	X

Forma de crecimiento	Grupo morfofuncional	Descripción	Género	Filo	Complejo arrecifal		
					Alburquerque	Bajo Nuevo	Bolívar
Filamentoso	Corticado de mayor tamaño	Filamentos erectos, corticados, ramificados, con ejes gruesos (más de 2 µm de ancho) y polisifónicas. Con una o varias células apicales. Con rizoides, sin estolones.	<i>Gelidiella</i> spp. <i>Gelidium</i> spp. <i>Gelidiopsis</i> spp. <i>Hypnea</i> spp. <i>Pterocladia</i> spp.	Rhodophyta	X	X	X
Vesicular	Sifónico con talo vesicular	Vesículas unicelulares con forma redondeada o alargada.	<i>Valonia</i> spp.	Chlorophyta	X		
Vesicular	Sifónico con talo hueco vesicular	Talo hueco, erecto, Uniseriado, sin ramificaciones o estolones. Vesículas redondeadas.	<i>Enteromorpha</i> spp.	Chlorophyta	X		
Costroso	Costrosas no calcáreas	Talos corticados aplanados adheridos al sustrato, pero no estrictamente adherente. Con o sin ramificaciones. Sin estolones ni rizoides.	<i>Peyssonnelia</i> spp.	Rhodophyta	X		
Foliar	Foliáceas con filamentos cenocíticos	Talos corticados, con crecimiento variable, formando láminas de una a pocas capas de células gruesas policotómicas de filamentos cenocíticos entrelazados. Con rizoides.	<i>Anadyomene</i> spp.	Chlorophyta	X		
Foliar	Laminares con talo bifurcado	Talo laminar, aplanado, con bifurcaciones dicotómicas, ramificadas con ápices redondeados y bilobulados. Con rizoides.	<i>Dictyota</i> spp.	Ochrophyta	X	X	X
Foliar	Laminares corticadas	Talo laminar plano, erecto, con zona cortical con 2 a 3 hileras de células.	<i>Cryptonemia</i> spp.	Rhodophyta		X	
Articular	Coralinos articulados de menor tamaño	Paredes celulares impregnadas de CaCO ₃ , ramificaciones dicotómicas con regiones articuladas y conexiones entre filamentos adyacentes.	<i>Amphiroa</i> spp.	Rhodophyta	X	X	X

Riqueza y abundancia de herbívoros

En Bolívar se registraron 20 especies herbívoras con una abundancia total de 3 171 individuos. Esta diversidad estuvo representada por 14 especies de peces pertenecientes a 3 familias (Acanthuridae = 3 spp.; Labridae = 9 spp. y Kyphosidae = 2 spp.), 4 especies de erizos (*Diadema antillarum*, *Echinometra lucunter*, *Echinometra viridis*, *Eucidaris tribuloides*) y 2 especies de crustáceos (*Percnon gibbesi* y *Maguimithrax spinosissimus*) (Tabla 4).

La riqueza promedio fue de 15.8 ± 2.8 especies, siendo la terraza lagunar (19 spp.) y la prearrecifal (18 spp.) los ambientes más diversos. La abundancia promedio total más alta se registró en la laguna y en la terraza lagunar (85.05 ± 78.3 y 40.3 ± 88.6 individuos, respectivamente). La familia más representativa en número de especies fue Labridae (loros y doncellas) con 9 especies y

con mayor abundancia en la laguna y la terraza de sotavento. En los demás ambientes la familia más abundante fue Acanthuridae (cirujanos), con 1 367 individuos. Las abundancias para esta familia en orden descendente fueron el cirujano azul *Acanthurus coeruleus* (832 individuos), el cirujano pardo *Acanthurus tractus* (471) y el loro listado *Scarus iseri* (380) (Figura 5). En general, diversos estudios del Caribe confirman que los Acanthuridae y Labridae son las familias más abundantes en los ensamblajes ícticos arrecifales. Esto se debe a que los cirujanos son muy abundantes dada su alta biomasa, dieta herbívora, disponibilidad de alimento y capacidad para formar agregaciones de cardúmenes masivos para su alimentación (Bellwood *et al.*, 2003). Por su parte, los peces loro se han descrito como especies generalistas de hábitat, capaces de persistir en un amplio intervalo de condiciones ambientales y conspicuos en ambientes arrecifales (Cheal, Emslie, Miller y Sweatman, 2012).

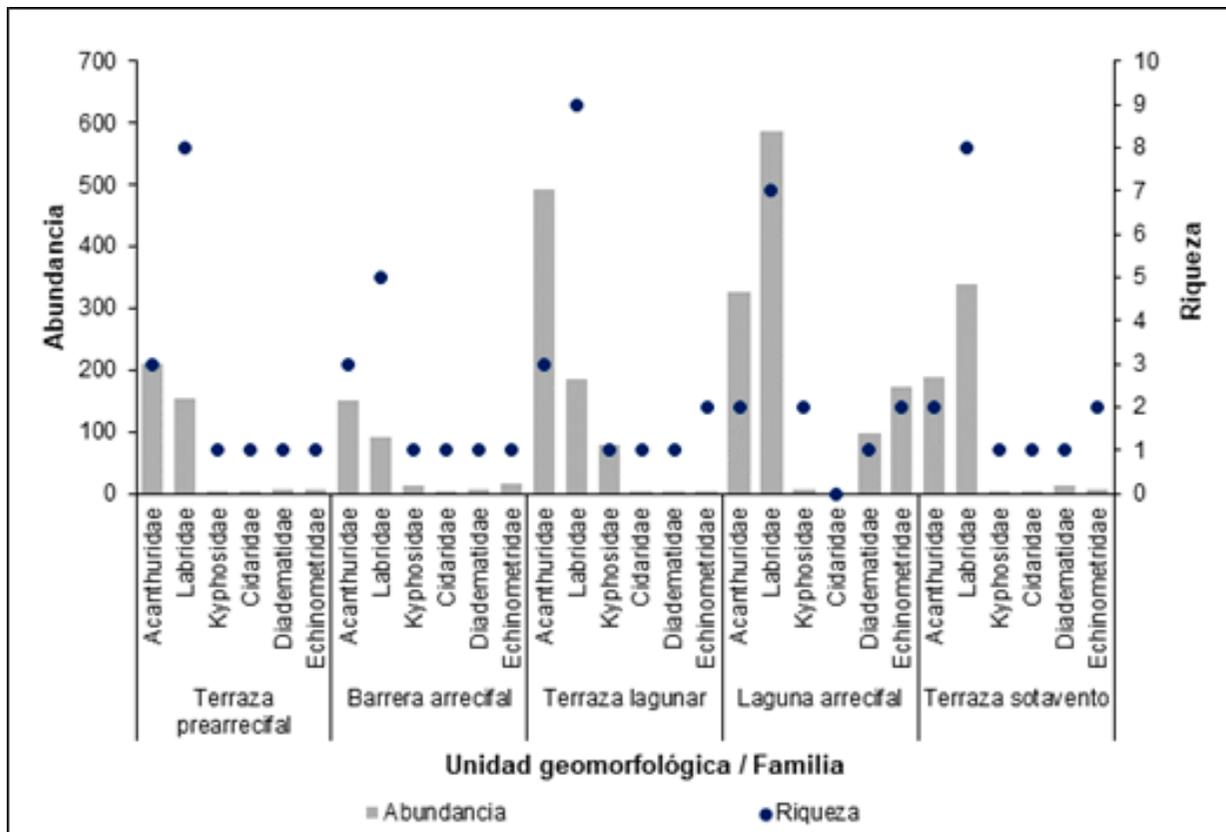


Figura 5. Abundancia y riqueza de las familias de especies herbívoras en el atolón de Bolívar.

Estos resultados se asemejan con otros estudios en Seaflower. Las 14 especies de peces herbívoros reportadas en 2022 fue ligeramente inferior a los registros en los cayos del sur (17 spp.), San Andrés Islas (19 spp.) y Providencia (18 spp.), en donde se reportó la presencia de *Scarus guacamaia*, *Scarus coeruleus*, *Sparisoma radians*, *Kyphosus sectatrix*, *Kyphosus cinerascens* y *Cryptotomus roseus* (Bolaños-Cubillos, Abril-Howard, Hooker, Caldas y Acero, 2015); pero fue mayor a la encontrada en los cayos del norte (Bajo Alicia: 6 spp., Serranilla:

11 spp., Bajo Nuevo: 13 spp.) (Vega-Sequeda *et al.*, 2015). Al comparar entre expediciones en las que otros investigadores realizaron censos de peces en los otros atolones, en Alburquerque se registraron 15 especies de peces herbívoros, incluyendo *S. coeruleus* y *S. radians* (Rivas, Acero, Tavera, Abril-Howard y Bolaños-Cubillos, 2020), mientras que Bajo Nuevo se encontró que en 100 m² de los 20 taxa de peces más abundantes 6 eran herbívoras (Santos-Martínez, Gavio, Prato, Dorado y Macaris, 2023) (Tabla 4).

Tabla 4. Especies de peces e invertebrados herbívoros registrados en las expediciones científicas de Alburquerque 2018; Bajo Nuevo 2021 y Bolívar 2022.

Especie	Complejo arrecifal		
	Alburquerque	Bajo Nuevo	Cayo Bolívar
<i>Acanthurus chirurgus</i>	X	X	64
<i>Acanthurus coeruleus</i>	X	38	832
<i>Acanthurus tractus</i>	X	8	471
<i>Diadema antillarum</i>			128
<i>Echinometra lucunter</i>		51*	88
<i>Echinometra viridis</i>		4*	117
<i>Eucidaris tribuloides</i>			9
<i>Kyphosus</i> spp.			97
<i>Kyphosus vaigiensis</i>	X		5
<i>Maguimithrax spinosissimus</i>			2
<i>Percnon gibbesi</i>			4
<i>Scarus coelestinus</i>	X		3
<i>Scarus coeruleus</i>	X		
<i>Scarus iseri</i>	X	11	380
<i>Scarus taeniopterus</i>	X	4	247
<i>Scarus vetula</i>	X		91
<i>Sparisoma atomarium</i>	X	X	25
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	X	7	226
<i>Sparisoma chrysopterum</i>	X		27
<i>Sparisoma radians</i>	X		
<i>Sparisoma rubripinne</i>	X	X	130
<i>Sparisoma viride</i>	X	4	225

Nota: Alburquerque: presencia (X) reportada por Rivas *et al.* (2020). Bajo Nuevo: Presencia y densidad de individuos en 100 m² reportada por Santos-Martínez *et al.* (2023). Bolívar: abundancia total (# individuos censados). * Datos de abundancia total tomados por los autores en 2021.

Con relación a los erizos, a pesar de que se han registrado 31 especies de equinoideos en la RB Seaflower, las 4 especies encontradas en 2022 son las mismas reportadas como aquellas especies de aguas someras más comunes, abundantes y que están oficialmente registradas para San Andrés Islas, Bolívar, Providencia, Bajo Nuevo y Serranilla (Borrero-Pérez *et al.*, 2019). Únicamente en Bajo Alicia se reportó una escasa abundancia de *D. antillarum* (Vega-Sequeda *et al.*, 2015) y en la zona de régimen común con Jamaica se reportó exclusivamente *E. tribuloides* y *D. antillarum* (Borrero-Pérez *et al.*, 2019).

Considerando la preferencia de hábitat por especie se confirmó que ciertas familias y especies registraron mayores abundancias en algunas unidades geomorfológicas con respecto a otras (Tabla 5). En general, los factores que parece influir en mayor proporción sobre la abundancia de herbívoros son el grado de exposición al oleaje, la profundidad de la columna de agua y las características del sustrato (Alevizon, Richardson, Pitts y Serviss, 1985; McGehee, 1994). Al comparar los resultados de 2022 con el estudio de Mejía y Garzón-Ferreira (2000) es posible afirmar que *S. iseri*, *S. taeniopterus*, *S. aurofrenatum*, *A. coeruleus*, *A. tractus* y los juveniles de *Sparisoma* spp. y *Scarus* spp. son especies características de la cuenca lagunar y de las terrazas de barlovento y sotavento, ambientes en donde la profundidad de la columna de agua reduce la exposición al oleaje; mientras que, *Kyphosus* spp., *Acanthurus* spp. y *Scarus* spp., prefieren los ambientes someros en donde una alta irradiancia lumínica favorece la proliferación de macroalgas.

Redundancia funcional de herbívoros

La redundancia funcional es la capacidad potencial de que una especie reemplace la función ecológica de otra en caso de desaparecer, y se mide a partir de la riqueza de géneros y especies dentro de un mismo grupo funcional (Johansson *et al.*, 2013). Según esta definición, en Bolívar los grupos funcionales buscadores de macroalgas (4 géneros y 5 especies) y pastoreadores bioerosionadores (5 géneros y 6 especies) tuvieron la mayor capacidad de redundancia funcional. Por el contrario, los grupos de cortadores, pastoreadores raspadores y succionadores de sedimentos, registraron cada

uno un género y de 1 a 3 especies (Tabla 5). En general, todos los grupos registraron las mayores abundancias en la laguna arrecifal, excepto los succionadores de sedimentos que fueron más abundantes en la terraza lagunar y prearrecifal de barlovento.

En el contexto de los peces cirujano, la totalidad de géneros y especies a nivel global, se categorizan seis grupos funcionales (buscadores de macroalgas, cortadores, succionadores de sedimentos, peinadores, cortadores ocultos y alimentadores de la columna de agua) (Tebbet *et al.*, 2022). Según esto, los registros de 2022 corresponden únicamente al 33.3 % del total de grupos funcionales para esta familia. El reducido número de géneros, especies y por ende de grupos funcionales en el Caribe es consecuencia de diversos factores, incluyendo el origen biogeográfico de la diversidad de peces, y representa una de las razones por las que estos ambientes han sido menos resilientes a los cambios del dominio coralino al dominio de las macroalgas (Roff y Mumby, 2012; Burkepile, Rasher, Adam, Hoey y Hay, 2018).

Los buscadores de algas fue el grupo más diverso y con mayor redundancia funcional en Bolívar (peces: 2 géneros y 6 especies; invertebrados: 2 géneros y 2 especies). En el Indo-Pacífico este grupo se compone de 21 especies de 5 géneros, de las que solo el género *Calotomus* (5 especies) y *Leptoscarus vaigiensis* son loros. En el Atlántico este grupo funcional corresponde casi que exclusivamente al género *Sparisoma* y contiene a los consumidores de macroalgas más dominantes en los arrecifes y pastos marinos (Burkepile y Hay, 2010; Adam, Burkepile, Ruttenberg y Paddock, 2015).

Para los pastoreadores bioerosionadores se incluyen 2 géneros de peces loro y 3 de equinodermos. En términos de peces, estas especies son un registro bajo respecto a lo reportado para el Indo-Pacífico (5 especies) (Cheal *et al.*, 2012). Esto se debe a que los grandes peces loro se han reducido en el Caribe debido a la pronunciada pesca de herbívoros, mermando las poblaciones que cumplen esta función (Burkepile *et al.*, 2018; Rivas *et al.*, 2020). Una limitada redundancia funcional en este grupo indica que estos ambientes son altamente vulnerables con la pérdida de alguna de estas especies y que,

en consecuencia, es probable que las tasas de bioerosión disminuyan. Para los pastoreadores raspadores se registraron 3 especies del género *Scarus*. Esta riqueza es baja en comparación con el Indo-Pacífico (17 especies y 2 géneros). Además, otras especies grandes de raspadores como *S. coeruleus* no se observaron en Bolívar, a pesar de estar reportadas para Seaflower (Bolaños-Cubillos *et al.*, 2015). Aparentemente, estas especies son más resilientes al efecto negativo de la pesca, posiblemente por su tamaño y una mayor capacidad reproductiva, por lo que pueden estar salvaguardando esta función y brindando una mayor redundancia funcional.

Burkepile y Hay (2010) demostraron que la complementariedad entre los peces loro mejora la resiliencia del arrecife. La presencia conjunta de *S. taeniopterus* y *S. aurofrenatum* causa cambios únicos y complementarios en la comunidad de algas. *S. taeniopterus* previene el establecimiento de las macroalgas y promueve el asentamiento de algas costosas coralinas en el nuevo sustrato disponible; pero su impacto es bajo en macroalgas ya establecidas que ocupan un sustrato antiguo. Por su parte, *S. aurofrenatum* reduce la abundancia de las macroalgas frondosas ya establecidas, pero se alimenta en menor proporción de algas filamentosas. Por lo tanto, este efecto en conjunto es crítico para la recuperación coralina luego de un disturbio.

Considerando que existen diferencias en la distribución espacial de las especies y, por tanto, de los grupos funcionales, en respuesta a factores como la disponibilidad de alimento, la preferencia de hábitat, entre otros (Burkepile *et al.*, 2018), se demostró que el grupo succionador de sedimentos

fue más abundante en la terraza prearrecifal y en la terraza lagunar, ya que su preferencia de hábitat es alrededor y en las zonas arenosas de los arrecifes, en donde hay mayor presencia de sedimentos y tapetes de algas cespitosas (Tebbet *et al.*, 2022). Por su parte, las especies cortadoras y los buscadores que se alimentan del cuerpo y tallo de macroalgas filamentosas y frondosas fueron más abundantes en la cuenca lagunar y en el arrecife periférico de barlovento. Finalmente, los bioerosionadores y raspadores que se alimentan de algas endolíticas y epilíticas fueron más frecuentes en ambientes expuestos, como el arrecife periférico de barlovento y la terraza de sotavento, aunque también se registraron en la cuenca lagunar (Burkepile *et al.*, 2018).

En términos generales, los arrecifes de Bolívar están definidos por una baja redundancia funcional, independientemente de la diversidad (Micheli y Halpern, 2005). Las diferencias entre la complementariedad entre el Caribe y el Indo-Pacífico son una consecuencia de la historia evolutiva, por encima de diferencias en el proceso de herbivoría. A través de esta perspectiva se corrobora que el Caribe tiene un alto grado de vulnerabilidad ante la pérdida de cualquier especie herbívora o peor, de un grupo funcional completo. La riqueza de las especies herbívoras son críticas para mantener la estructura y función de los arrecifes coralinos, razón por la que es de vital importancia mantener y salvaguardar la riqueza de géneros y especies. Lo anterior, entendiendo que la complementariedad brindada por los distintos modos de alimentación produce un efecto indirecto pero positivo en el asentamiento, mantenimiento y recuperación de los corales y por ende de todo el ecosistema arrecifal (Burkepile y Hay, 2010).

Tabla 5. Preferencia de hábitat, grupos funcionales y función ecosistémica que ejecutan las especies de herbívoros en los arrecifes coralinos del atolón de Bolívar.

Familia	Especie	Preferencia de hábitat	Grupo funcional	Función ecosistémica
Acanthuridae	<i>Acanthurus chirurgus</i>	Terraza lagunar	Succionador de sedimentos	Consumen películas de microalgas y material particulado de la superficie el sustrato blando (arena alrededor de los corales o sustrato mixto con cascajo y arena).
	<i>Acanthurus tractus</i>	Terraza prearrecifal		
	<i>Acanthurus coeruleus</i>	Terraza lagunar y cuenca lagunar	Cortador	Consumen algas usualmente filamentosas cortándolas por encima del sustrato.
Diadematidae	<i>Diadema antillarum</i> <i>Echinometra lucunter</i> <i>Echinometra viridis</i>	Cuenca lagunar	Pastoreador bioerosionador	Se alimentan de la matriz epilítica algal y los turf endolíticos de algas, mediante la perturbación o excavación más profunda del sustrato.
Cidaridae	<i>Eucidaris tribuloides</i>	Terraza prearrecifal y terraza de sotavento		
Kyphosidae	<i>Kyphosus</i> spp. <i>Kyphosus vaigiensis</i>	Terraza lagunar	Buscador de macroalgas	Seleccionan componentes individuales de las algas y remueven solo el alga y el material epilítico.
Mithracidae	<i>Maguimithrax spinosissimus</i>	Terraza lagunar y terraza prearrecifal		
Percnidae	<i>Percnon gibbesi</i>	Terraza lagunar		
	<i>Scarus coelestinus</i>	Cuenca lagunar y terraza prearrecifal	Pastoreador bioerosionador	Se alimentan de la matriz epilítica algal y los turf endolíticos de algas mediante la perturbación o excavación más profunda del sustrato.
	<i>Sparisoma viride</i>	Terraza lagunar	Pastoreador raspador	Se alimentan de la matriz epilítica algal y de los turf endolíticos de algas, pero solo perturban la superficie.
	<i>Scarus vetula</i>	Cuenca lagunar y terraza de sotavento		
	<i>Scarus iseri</i>	Cuenca lagunar		
	<i>Scarus taeniopterus</i>	Cuenca lagunar y terraza de sotavento		
	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	Cuenca lagunar		
	<i>Sparisoma atomarium</i>	Terraza prearrecifal y terraza lagunar	Buscador de macroalgas	Seleccionan componentes individuales de las algas y remueven solo el alga y el material epilítico.
	<i>Sparisoma chrysopterus</i>	Arrecife periférico		
	<i>Sparisoma rubripinne</i>	de barlovento		

CONCLUSIONES

En los complejos arrecifales de Alburquerque, Bolívar y Bajo Nuevo, la cobertura del bentos estuvo dominado por organismos no constructores de arrecife, siendo los céspedes algales la comunidad dominante; mientras que los organismos constructores representaron menos del 26 %. Esta tendencia obedece en parte a una baja riqueza, abundancia y redundancia funcional de herbívoros, lo que reduce el control natural sobre las macroalgas. Adicionalmente, los brotes de enfermedades inducen pérdidas importantes de cobertura coralina, favoreciendo la proliferación de céspedes sobre el esqueleto expuesto. Estos resultados demuestran que en estos arrecifes el dominio coralino está cambiando al dominio de las macroalgas, trayectoria ya descrita en otros arrecifes del Caribe.

AGRADECIMIENTOS

Reconocemos los invaluable aportes de la Armada de Colombia (ARC), del personal de la Comisión Colombiana del Océano (CCO), encargados de coordinar las expediciones científicas Seaflower 2018, 2021 y 2022. Agradecemos a cada uno de los expedicionarios y personal de apoyo en campo, a Camila Gómez-Cubillos por la construcción de mapas y a Santiago Estrada por compartir su registro fotográfico.

FUENTE FINANCIADORA

Estas investigaciones han sido financiadas con recursos del Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación, a través del Programa Colombia Bio, la CCO y la Universidad Nacional de Colombia - Sede Caribe, Instituto de Estudios en Ciencias de Mar (Cecimar) (Hermes 50901 – 56730). Contribución # 572 del Cecimar.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Conceptualización: C. G. y C. D.; metodología: C. G., C. D. y S. Z.; análisis: C. G., C. D., L. F., M. B. y R. D.; investigación: C. G., C. D., L. F., M. B., R. D. y S. Z.; redacción - preparación del borrador original: C. G., C. D., L. F., M. B., R. D. y S. Z.; redacción - revisión y edición: C. G., C. D. y S. Z.; supervisión: S. Z.; administración del proyecto: S. Z. Todos los autores han leído y aceptado la versión publicada del manuscrito.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abril-Howard, A.; Orozco-Toro, C.; Bolaños-Cubillos, N.; Bent-Hooker, H. (2012). Primera aproximación al conocimiento de las comunidades coralinas de los complejos arrecifales de Serranilla, Bajo Alicia y Bajo Nuevo – Colombia, sección norte de la Reserva de Biósfera Seaflower, Caribe Occidental. *Revista Ciencias Marinas y Costeras*, 4: 51–65. <https://doi.org/10.15359/revmar.4.3>
- Acero, A.; Garzón-Ferreira, J. (1994). Descripción de una especie nueva de *Hypoplectrus* (Pisces: Serranidae) del Caribe Occidental y comentarios sobre las especies Colombianas del género. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 23(1): 5–14. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.1994.23.0.386>
- Adam, T. C.; Burkepile, D. E.; Ruttenberg, B. I.; Paddock, M. J. (2015). Herbivory and the resilience of Caribbean coral reefs: knowledge gaps and implications for management. *Marine Ecology Progress Series*, 520: 1 - 20. <https://doi.org/10.3354/meps11170>
- Alevizon, W.; Richardson, R.; Pitts, P.; Serviss, G. (1985). Coral zonation and patterns of community structure in Bahamian reef fishes. *Bulletin of Marine Science*, 36(2): 304–318.
- Balata, D.; Piazzini, L.; Rindi, F. (2011). Testing a new classification of morphological functional groups of marine macroalgae for the detection of responses to stress. *Marine Biology*, 158: 2459–2469. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1747-y>
- Bellwood, D. R.; Choat, J. H. (1990). A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications. *Environmental Biology of Fishes*, 28: 189–214. <https://doi.org/10.1007/bf00751035> https://doi.org/10.1007/978-94-009-2065-1_11
- Bellwood, D. R.; Hoey, A. S.; Choat, J. H. (2003). Limited functional redundancy in high diversity systems: resilience and ecosystem function on coral reefs. *Ecology Letters*, 6(4): 281–285. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00432.x>

- Bellwood, D. R.; Hughes, T. P.; Folke, C.; Nyström, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429(6994): 827-833. <https://doi.org/10.1038/nature02691> PMID:15215854
- Bindoff, N. L.; Cheung, W. W. L.; Kairo, J. G.; Arstegui, J.; Guinder, V. A.; Hallberg, R.; Hilmi, N.; Jiao, N.; Karim, M. S.; Levin, L.; O'Donoghue, S.; Purca, C. S. R.; Rinkevich, B.; Suga, T.; Tagliabue, A.; Williamson, P. (2019). Changing ocean, marine ecosystems, and dependent communities. In: Pörtner, H. O., D. C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Minterbeck, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama and N. Weyer (Eds.). *IPCC special report on the ocean and cryosphere in a changing climate* (pp. 447-587). IPCC.
- Bohnsack, J. A.; Bannerot, S. P. (1986). A stationary visual census technique for quantitatively assessing community structure of coral reef fishes. *NOAA Technical Report NMFS*, 41: 1-15.
- Bolaños-Cubillos, N.; Abril-Howard, A.; Hooker, H.; Caldas, J. P.; Acero, A. (2015). Lista de Peces Conocidos del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Reserva De Biósfera Seaflower, Caribe Occidental Colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 44(1): 127-162. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2015.44.1.24>
- Borrero-Pérez, G. H.; Benavides-Serrato, M.; Campos, N. H.; Galeano-Galeano, E.; Gavio, B.; Medina, J.; Abril-Howard, A. (2019). Echinoderms of the Seaflower Biosphere Reserve: state of knowledge and new findings. *Frontiers in Marine Science*, 6: 188. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00188>
- Bortone, S.; Samoily, M.; Francour, P. (2000). Fish and macroinvertebrate evaluation methods. In Seaman WJr. (Ed.), *Artificial reef evaluation with application to natural marine habitats* (127-164). CRC Press LLC. <https://doi.org/10.1201/9781420036633> <https://doi.org/10.1201/9781420036633.ch5>
- Box, S. J.; Mumby, P. J. (2007). Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Marine Ecology Progress Series*, 342: 139-149. <https://doi.org/10.3354/meps342139>
- Brainard, R.; Maragos, J.; Schroeder, R.; Kenyon, J.; Vroom, P.; Godwin, S.; Kolinski, S. (2005). The state of coral reef ecosystems of the Pacific Remote Island Areas. In: Waddell J. (Eds.), *The state of coral reef ecosystems of the United States and Pacific Freely Associated States: 2005* (pp. 338-372). NOAA Technical Memorandum NOS NCCOS.
- Bruckner, A. (2012). *Global Reef Expedition: San Andres Archipelago, Colombia*. Field Report. April 9-24, 2012. Khaled bin Sultan Living Oceans Foundation, Landover MD. 52 pp.
- Bruckner, A. (2020). *How do you recognize and describe Stony Coral Tissue Loss Disease (SCTLD) lesions. Field diagnosis*. National Marine Sanctuaries and National Oceanic and Atmospheric Administration NOAA. 42.
- Burkpile, D. E.; Hay, M. E. (2010). Impact of Herbivore Identity on Algal Succession and Coral Growth on a Caribbean Reef. *PLoS ONE*, 5(1): e8963. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008963> PMID:20126450
- Burkpile, D. E.; Rasher, D. B.; Adam, T. C.; Hoey, A. S.; Hay, M. E. (2018). Functional Variation among Parrotfishes: Are they Complementary or Redundant? In Hoey, A. and Bonaldo, R. (Eds.), *Biology of Parrotfishes* (pp. 134-160). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781315118079-7>
- Caribbean Coastal Marine Productivity. (2001). *Methods manual levels 1 and 2: Manual of Methods for mapping and monitoring of physical and biological parameters in the coastal zone of the Caribbean*. Caricom. University of South Florida.
- Comisión Colombiana del Océano. (2015). *Aportes al conocimiento de la Reserva de la Biósfera Seaflower*. CCO.
- Cheal, A.; Emslie, M.; Miller, I.; Sweatman, H. (2012). The distribution of herbivorous fishes on the Great Barrier Reef. *Marine Biology*, 159: 1143-1154. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1893-x>

- Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. (2011). Expedición Científica de recolección de datos biológicos a Serrana, Roncador y primera aproximación al conocimiento de las comunidades coralina e íctica de los complejos arrecifales de Serranilla, Bajo Alicia y Bajo Nuevo – Colombia, sección norte de la Reserva de Biósfera Seaflower, Caribe occidental 2010. Coralina. 56 pp.
- Córdoba, J. A.; López, C. E. (1997). *Diagnóstico actual de las tortugas marinas, 1996, en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina*. Tesis de grado Biología Marina. Universidad de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano". Santa Marta, Colombia.
- Dainco. (1980). *Proyecto para el desarrollo de la pesca artesanal y la investigación en el archipiélago de San Andrés y Providencia*. Dainco.
- Díaz, J. M.; Díaz-Pulido, G.; Garzón-Ferreira, J.; Geister, J.; Sánchez M. J. A.; Zea, S. (1996). *Atlas de los Arrecifes Coralinos del Caribe Colombiano. I. Complejos Arrecifales oceánicos*. Serie Publicaciones Especiales Invemar, 2.
- Díaz, J.; Barrios, L.; Cendales, M.; Garzón-Ferreira, J.; Geister, J.; López-Victoria, M.; Ospina, G. H.; Parra-Velandia, F.; Pinzón, J.; Zapata, B.; Zea, S. (2000). *Áreas Coralinas de Colombia*. Invemar, Serie Publicaciones Especiales No. 5.
- Díaz, M. J. (2005). Esquemas espaciales de zonación ecológica y morfología de las lagunas de los atolones y complejos arrecifales de un archipiélago oceánico del Caribe: San Andrés y Providencia (Colombia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 29(112): 357–369. [https://doi.org/10.18257/raccefyn.29\(112\).2005.2170](https://doi.org/10.18257/raccefyn.29(112).2005.2170)
- Francis, F. T.; Filbee-Dexter, K.; Yan, H. F.; Côté, I. M. (2019). Invertebrate herbivores: Overlooked allies in the recovery of degraded coral reefs? *Global Ecology and Conservation*, 17: e00593. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00593>
- Garzón-Ferreira, J.; Gil-Agudelo, D. L.; Barrios, L. M.; Zea, S. (2001). Stony coral diseases observed in southwestern Caribbean reefs. *Hydrobiologia*, 460: 65–69. https://doi.org/10.1007/978-94-017-3284-0_5
- Garzón-Ferreira, J.; Reyes-Nivia, M. C.; Rodríguez-Ramírez, A. (2002). *Manual de métodos del SIMAC – Sistema Nacional de Monitoreo de Arrecifes Coralinos en Colombia*. Informe Final Invemar.
- Geister, J.; Díaz J. M. (2007). *Ambientes arrecifales y geología de un archipiélago oceánico: San Andrés, Providencia y Santa Catalina (Mar Caribe, Colombia)*. Ingeominas.
- Gil-Agudelo, D. L.; Navas-Camacho, R.; Rodríguez-Ramírez, A.; Reyes-Nivia, M. C.; Bejarano, S.; Garzón-Ferreira, J.; Smith, G. W. (2009). Enfermedades coralinas y su investigación en los arrecifes colombianos. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 38(2): 189–224. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2009.38.2.178>
- Gómez-Cubillos, C.; Daza-Guerra, C. A.; Lozano-Mendoza, N. A.; Zea, S. (En prensa). Status of the coral formations of Bajo Nuevo reef complex, NW Caribbean, Colombia. *Revista de Biología Tropical*.
- Gómez-Cubillos, C.; Gómez-Cubillos, M. C.; Sanjuan-Muñoz, A.; Zea, S. (2019). Interacciones de corales masivos con céspedes algales y otros organismos en arrecifes del Parque Nacional Natural Tayrona. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 48(2): 143–171. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2019.48.2.770>
- Gómez-Cubillos, C.; Daza-Guerra, C. A.; Márquez, J. C.; Zea, S. (2023). Evaluación de interacciones entre corales masivos con otros organismos bentónicos. En: Sánchez J. A., M. A. Alvarado, L. F. Barrios y E. Ochoa (Eds.), *Manual de procedimientos y metodologías para buceo científico* (pp. 267–280), Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.
- Gómez-Cubillos, C.; Gavio, B.; Zea, S. (2020). Estructura de la comunidad de céspedes algales en interacciones con corales masivos en arrecifes del Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 49: 45–72. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2020.49.suplesp.1053>

- Guarderas, A. P.; Hacker, S. D.; Lubchenco, J. (2008). Current status of marine protected areas in Latin America and the Caribbean. *Conservation Biology*, 22(6): 1630–1640. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01023.x>
- Guzmán, D.; Ruiz, J. F.; Cadena, M. (2014). *Regionalización de Colombia según la estacionalidad de la precipitación media mensual, a través de análisis de componentes principales (ACP)*. Informe técnico. Ideam.
- Guzmán, H. M.; Cortés, J. (1993). Arrecifes coralinos del Pacífico Oriental Tropical: revisión y perspectivas. *Revista de Biología Tropical*, 41(3A): 535–557.
- Harris, J. L. (2015). *The ecology of turf algae on coral reefs*. Doctoral thesis. University of California.
- International Coral Reef Initiative. (2016). *GCRMMN-CARIBBEAN Guidelines for coral reef biophysical monitoring*. ICRI. UNEP–ONU
- Instituto Geográfico “Agustín Codazzi”. (1986). *San Andrés y Providencia, aspectos geográficos*. IGAC.
- Jackson, J. B. C.; Donovan, M. K.; Cramer, K. L.; Lam, W. (Eds). (2014). *Status and trends of Caribbean coral reefs: 1970–2012*. IUCN.
- Johansson, C. L.; Van de Leemput, I. A.; Depczynski, M.; Hoey, A. S.; Bellwood, D. R. (2013). Key herbivores reveal limited functional redundancy on inshore coral reefs. *Coral Reefs*, 32: 963–972. <https://doi.org/10.1007/s00338-013-1044-y>
- Kuffner, I. B.; Walters, L. J.; Becerro, M. A.; Paul, V. J.; Ritson-Williams, R.; Beach, K. S. (2006). Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Marine Ecology Progress Series*, 323: 107–117. <https://doi.org/10.3354/meps323107>
- Lonin, S.; Andrade, C. A.; Monroy, J. (2022). Wave climate and the effect of induced currents over the barrier reef of the cays of Albuquerque Island, Colombia. *Sustainability*, 14(10): 6069. <https://doi.org/10.3390/su14106069>
- Lopera-García, L. F. (2020). *Conectividad hidrodinámica entre los cayos, bancos, islas y atolones que conforman la reserva de la Biósfera Seaflower y su potencial impacto en la conectividad biológica*. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Minas. Medellín, Colombia.
- López, N.; Rodríguez, D.; Silva, C. C. (2004). Intraspecific morphological variation in turf-forming algal species. *Universidad y Ciencia*, (1): 7–15.
- López-Londoño, T.; Gómez-Campo, K.; Galindo-Martínez, C. T.; González-Guerrero, L. A.; Roitman, S.; Pollock, F. J.; Pizarro, V. C.; López-Victoria, M.; Medina, M. J.; Iglesias-Prieto, R. (2023). Sobrevivencia y respuestas fisiológicas de corales expuestos a elevada turbidez en el arrecife Varadero, Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 52(1): 135–158. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2023.52.1.1192>
- Márquez, J. C.; Díaz, J. M. (2005). Interacciones entre corales y macroalgas: dependencia de las especies involucradas. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 34(1): 227–242. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2005.34.0.242>
- McGehee, M. A. (1994). Correspondence between assemblages of coral reef fishes and gradients of water motion, depth, and substrate size off Puerto Rico. *Marine Ecology-Progress Series*, 105: 243–243. <https://doi.org/10.3354/meps105243>
- Mejía, L. S.; Garzón-Ferreira, J. (2000). Estructura de comunidades de peces arrecifales en cuatro atolones del Archipiélago de San Andrés y Providencia (Caribe suroccidental). *Revista de Biología Tropical*, 48(4): 883–896.
- Micheli, F.; Halpern, B. S. (2005). Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, 8(4): 391–400. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00731.x>
- Mumby, P. J.; Dahlgren, C. P.; Harborne, A. R.; Kappel, C. V.; Micheli, F.; Brumbaugh, D. R.; Holmes, K. E.; Mendes, J. M.; Broad, K.;

- Sanchirico, J. N.; Buch, K.; Box, S.; Stoffle, R. W.; Gill, A. B. (2006). Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science*, 311(5757): 98–101. <https://doi.org/10.1126/science.1121129> PMID:16400152
- Norström, A. V.; Nyström, M.; Lokrantz, J.; Folke, C. (2009). Alternative states on coral reefs: beyond coral–macroalgal phase shifts. *Marine Ecology Progress Series*, 376: 295–306. <https://doi.org/10.3354/meps07815>
- Nyström, M.; Folke, C.; Moberg, F. (2000). Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in ecology & evolution*, 15(10): 413–417. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(00\)01948-0](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(00)01948-0) PMID:10998519
- Perry, C. T.; Murphy, G. N.; Graham, N. A.; Wilson, S. K.; Januchowski-Hartley, F. A.; East, H. K. (2015). Remote coral reefs can sustain high growth potential and may match future sea-level trends. *Scientific Reports*, 5(1): 18289. <https://doi.org/10.1038/srep18289> PMID:26669758 PMCID:PMC4680928
- Raymundo, L. J.; Couch, C. S.; Harvell, C. D. (2008). *Coral disease handbook. Guidelines for assessment, monitoring and management*. Centre for Marine Studies, Gerhmann Building, The University of Queensland.
- Rivas, N.; Acero, A.; Tavera, J. J.; Abril-Howard, A.; Bolaños-Cubillos, N. (2020). Additions to the reef fish fauna of cayo Alburquerque, Seaflower Biosphere reserve (Colombian Caribbean). *Atoll Research Bulletin*, 627. <https://doi.org/10.5479/si.13350368>
- Roberts, C. M. (1995). Effects of fishing on the ecosystem structure of coral reefs. *Conservation Biology*, 9(5): 988–995. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.9050988.x> PMID:34261234
- Roff, G.; Mumby, P. J. (2012). Global disparity in the resilience of coral reefs. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(7): 404–413. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.04.007> PMID:22658876
- Santos-Martínez, A.; Gavio, B.; Prato, J.; Dorado, J.; Macaris, A. (2023). *Valoración de servicios ecosistémicos y diversidad biológica de los arrecifes de coral en los alrededores de la Isla Cayos de Bajo Nuevo, Reserva de la Biósfera Seaflower, Caribe colombiano*. Informe Final Expedición Científica Seaflower 2021-II – Isla Cayo de Bajo Nuevo. <https://n9.cl/fwi0q2>
- Smith, J. E.; Shaw, M.; Edwards, R. A.; Obura, D.; Pantos, O.; Sala, E.; Sandin, S. A.; Smriga, S.; Hatay, M.; Rohwer, F. L. (2006). Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe-induced coral mortality. *Ecology letters*, 9(7): 835–845. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00937.x> PMID:16796574
- Souter, D.; Planes, S.; Wicquart, J.; Logan, M.; Obura, D.; Staub, F. (Eds.). (2022). Status and trends of coral reefs of the Caribbean region (chapter 12). In: *Status of Coral Reef of the World: 2020* (pp. 150-171), GCRMN, ICRI, Australian Government, Australian Institute of Marine Science, UNEP, Government Offices of Sweden and Principauté de Monaco. <https://doi.org/10.59387/wotj9184>
- Souter, D.; Serge, P.; Wicquart, J.; Logan, M.; Obura, D.; Staub, F. (2021). *Status of Coral Reefs of the World: 2020 Executive Summary*. Coral Reef Initiative, Global Coral Reef Monitoring Network. <https://doi.org/10.59387/WOTJ9184>
- Spadaro, A. J.; Butler, M. J. (2021). Herbivorous crabs reverse the seaweed dilemma on coral reefs. *Current Biology*, 31(4): 853–859. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.10.097> PMID:33306950
- Tanner, J. E. (1995). Competition between scleractinian corals and macroalgae: an experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 190(2): 151–168. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(95\)00027-o](https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00027-o)
- Taylor, E.; Howard, M.; Baine, M. (2011). *Colombia's Nomination of the Seaflower Marine Protected Area for Inscription on the World Heritage List*. Unesco. Paris, Francia.

- Tebbett, S. B.; Siqueira, A. C.; Bellwood, D. R.; (2022). The functional roles of surgeonfishes on coral reefs: past, present and future. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 32: 1–53. <https://doi.org/10.1007/s11160-021-09692-6>
- Vega-Sequeda, J.; Díaz-Sánchez, C. M.; Gómez-Campo, K.; López-Londoño, T.; Díaz-Ruiz, M.; Gómez-López, D. I. (2015). Biodiversidad Marina en Bajo Nuevo, Bajo Alicia y Banco Serranilla, Reserva de Biósfera Seaflower. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 44(1): 199–224. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2015.44.1.27>
- Weil, E.; Rogers, C. S. (2011). Coral reef diseases in the Atlantic-caribbean. In Dubinsky, Z. and N. Stambler (Eds.), *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition* (pp. 465–491). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4_27
- Weil, E.; Hernández-Delgado, E. A.; González, M.; Williams, S.; Suleiman-Ramos, S.; Figueroa, M.; Metz-Estrella, T. (2019). Spread of the new coral disease “SCTLD” into the Caribbean; implications for Puerto Rico. *Reef Encounter*, 34: 38–43.
- Williams, G. J.; Gove, J. M.; Eynaud, Y.; Zgliczynski, B. J.; Sandin, S. A. (2015). Local human impacts decouple natural biophysical relationships on Pacific coral reefs. *Ecography*, 38(8): 751–761. <https://doi.org/10.1111/ecog.01353>
- Williams, I. D.; Polunin, N. V.; Hendrick, V. J. (2001). Limits to grazing by herbivorous fishes and the impact of low coral cover on macroalgal abundance on a coral reef in Belize. *Marine Ecology Progress Series*, 222: 187–196. <https://doi.org/10.3354/meps222187>
- Williams, S. M. (2021). The reduction of harmful algae on Caribbean coral reefs through the reintroduction of a keystone herbivore, the long-spined sea urchin *Diadema antillarum*. *Restoration Ecology*, 30(1): e13475. <https://doi.org/10.1111/rec.13475>
- Zea, S. (2001). Patterns of sponge (Porifera, Demospongiae) distribution in remote, oceanic reef complexes of the southwestern Caribbean. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 25(97): 579–593. [https://doi.org/10.18257/raccefyn.25\(97\).2001.2791](https://doi.org/10.18257/raccefyn.25(97).2001.2791)