



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Sede Caribe

**PAPEL DE LA HERBIVORÍA Y LA ESTACIONALIDAD CLIMÁTICA EN LA COMUNIDAD
MACROALGAL DEL LITORAL ROCOSO EN EL PARQUE NACIONAL NATURAL TAYRONA
(PNNT)**

Carlos Andrés Daza Guerra

Código: 810649

Universidad Nacional de Colombia

Instituto de Estudios en Ciencias del Mar – CECIMAR, Sede Caribe

Convenio Universidad Nacional de Colombia – INVEMAR

Santa Marta, Colombia

2019



**PAPEL DE LA HERBIVORÍA Y LA ESTACIONALIDAD CLIMÁTICA EN LA COMUNIDAD
MACROALGAL DEL LITORAL ROCOSO EN EL PARQUE NACIONAL NATURAL TAYRONA
(PNNT)**

**Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magíster en Ciencias – Biología, Línea Biología Marina**

Carlos Andrés Daza Guerra

Código: 810649

Director:

Sven Zea, Ph.D.

Profesor Titular, Universidad Nacional de Colombia, CECIMAR.

Co-Directora:

Adriana Osorno, M.Sc.

Investigadora, INVEMAR.

Universidad Nacional de Colombia

Instituto de Estudios en Ciencias del Mar – CECIMAR, Sede Caribe

Convenio Universidad Nacional de Colombia – INVEMAR

Santa Marta, Colombia

2019



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Sede Caribe

Este trabajo está dedicado a mis padres Julieth Guerra y Rubén Daza quienes han sido pilar fundamental en mi formación y motivación constante en la lucha por mis sueños, a mi hermana Andrea Daza por su apoyo incondicional en las diferentes etapas de mi vida y a mi novia Yudy Cardona por acompañarme y apoyarme a recorrer este camino.

AGRADECIMIENTOS

Un agradecimiento especial a mi directora Adriana Osorno por sus recomendaciones y por contagiarme de ese amor hacia el litoral rocoso. A mi director Sven Zea por sus sugerencias y apoyo fundamental en campo durante el desarrollo de este proyecto.

Al Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR por su apoyo logístico durante la fase de campo y al laboratorio de calidad ambiental marina – LABCAM, por los análisis de las muestras de agua. También a David Alonso y Diana Gómez por toda su gestión.

A Catalina Gómez por sentir este proyecto como suyo y brindarme su gran ayuda en campo y en la identificación de algas; a mis demás compañeros Edgar Arteaga, Nicolás Espada y Andrés Merchán por toda su colaboración ya fuese en campo o en laboratorio.

Al profesor Néstor Campos por su colaboración a la hora de identificar los crustáceos.

A Natalia Rincón por su brindarme su ayuda identificando y confirmando las especies de algas.

A mi familia Julieth Guerra, Rubén Daza, Andrea Daza, Yudy Cardona y Luis Ortiz, no solo por toda la motivación que me brindaron para culminar este proyecto, sino también por ayudarme a instalar las jaulas y realizar muestreos; cuando necesite su apoyo ahí estuvieron para brindarme una mano.

A la familia que me regalo el mar, Álvaro Peña y Alfredo González, gracias por cuidar de las jaulas, por recibirmee durante la fase de campo y sobre todo gracias por brindarme su amistad.

A Neis Martínez y Jorge Rangel por sus recomendaciones en el procesamiento de datos y análisis de datos.

Al laboratorio de Ecología Litoral de la Universidad Austral de Chile, principalmente a Nelson Valdivia, Diego Morales, Vicente Villalobos y Viviana Segovia, por su ayuda y recomendaciones en los análisis estadísticos y enseñarme su forma de investigar.

CONTENIDO

RESUMEN.....	7
ABSTRACT.....	8
INTRODUCCIÓN.....	9
METODOLOGÍA	12
Área de estudio	12
Diseño experimental	14
Análisis de datos	16
RESULTADOS	18
EFECTO DE LA HERBÍVORA Y LA TEMPORALIDAD SOBRE LOS GRUPOS FUNCIONALES DE ALGAS	21
<i>Algas coralináceas incrustantes (ACI)</i>	21
<i>Algas costrosas (AC)</i>	22
<i>Algas filamentosas (AFIL)</i>	23
<i>Algas frondosas (AF)</i>	25
FAUNA ACOMPAÑANTE.....	26
COMPOSICIÓN DE ESPECIES.....	27
RELACIÓN CON LAS VARIABLES AMBIENTALES.....	30
Comportamiento de las variables a lo largo del período de estudio.....	30
MORTANDAD ALGAL.....	37
Cambios en la comunidad algal por control ambiental.....	40
DISCUSIÓN	41
Efecto de los tratamientos	42
Temporalidad.....	46
Interacción Tratamiento x Tiempo	47
Fauna acompañante	48
Composición de especies y tratamientos experimentales.....	49
Relación con las variables ambientales.....	49
Mortandad algal.....	51
Control ascendente.....	54
CONCLUSIONES.....	56

RECOMENDACIONES.....	58
BIBLIOGRAFÍA.....	59
ANEXOS	67

RESUMEN

La comunidad algal en los litorales rocosos es limitada por los gradientes físicos, nutrientes y al mismo tiempo controlada por los herbívoros. En este trabajo, llevado a cabo en el área de Santa Marta, Caribe colombiano, cuyo clima oscila entre sequía-afloramiento costero y lluvia-descarga continental, se buscó determinar el papel de la herbivoría por el gasterópodo *Cittarium pica* y de la estacionalidad climática sobre dicha comunidad macroalgal. Se realizaron experimentos en la zona mesolitoral superior en la ensenada de Bonito Gordo, entre diciembre de 2017 y junio de 2018, implementando los siguientes tratamientos: a) Inclusión, jaula cerrada con presencia solo de *C. pica*; b) Exclusión, jaula cerrada sin herbívoros; c) Abierto, control biológico, sin jaula; y d) Control metodológico, jaula con dos lados abiertos. Entre diciembre y abril, las algas frondosas aumentaron en cobertura en asociación con las relativamente bajas temperaturas y altos nutrientes del afloramiento costero, mientras que las algas filamentosas tendieron a disminuir. Luego de cuatro meses de experimentación no se encontraron efectos claros de herbivoría sobre la comunidad algal. Solo hubo una mayor cobertura de algas coralinas incrustantes con la adición de *C. pica*, en relación con el sustrato abierto, insinuando que el pastoreo ejercido por esta especie estaría beneficiando su desarrollo. La disminución natural de las algas, que usualmente comienza al finalizar el fenómeno de afloramiento costero y se generaliza durante la época de lluvia mayor (septiembre-octubre), se vio reforzada a partir de abril por eventos puntuales de mortandad por altas temperaturas y desecación debidas a una combinación de disminución del oleaje con mareas bajas al medio día por varios días consecutivos. La herbivoría por *C. pica* no parece controlar la comunidad algal del mesolitoral superior, sino por el contrario, esta es estimulada por el afloramiento costero y controlada por los factores ambientales (temperatura, oleaje e insolación).

Palabras claves: *Cittarium pica*, algas, experimento, herbivoría, factores ambientales, litoral rocoso, Colombia, Caribe.

ROLE OF HERBIVORY AND SEASONALITY IN THE ROCKY SHORE MACROALGAL COMMUNITY AT THE NATIONAL NATURAL PARK TAYRONA (PNNT)

ABSTRACT

The rocky shore algal community is limited by physical gradients, nutrients, and at the same time it is controlled by herbivores. This work, carried out in the Santa Marta area, Colombian Caribbean, whose climate oscillates between drought-upwelling and rain-continental discharge, was aimed to determine the role of herbivory by the snail *Cittarium pica*, and of seasonality on such algal community. Experiments were carried out in the upper mesolittoral zone of Bonito Gordo cove, from December 2017 to June 2018, undertaking the following treatments: a) Inclusion, closed cage with only *C. pica*; b) Exclusion, closed cage without herbivores; c) Open, biological control, no cage; and d) methodological Control, cage with two sides open. From December to April, foliose algae increased their cover in association with the relatively low temperatures and high nutrients of coastal upwelling, while filamentous algae tended to decrease. After four months of experimentation, there were no clear effects of herbivory on the algal community. There was only a greater cover of crustose coralline algae with the addition of *C. pica*, in comparison to the open substratum, insinuating that grazing by this species would be benefitting their development. The natural decrease of algae, which usually begins at the end of the coastal upwelling season, and becomes general during the major rainy season (September-October), was reinforced since April by punctuated mortality from high temperatures and desiccation, owing to a combination of decrease in waves with low tides at noon during several consecutive days. Herbivory by *C. pica* does not seem to control algal community of the upper mesolittoral, but instead it is stimulated by coastal upwelling and controlled by environmental factors (temperature, waves, and insolation).

Keywords: *Cittarium pica*, algae, experiment, herbivory, environmental factors, rocky shore, Colombia, Caribbean.

INTRODUCCIÓN

La comunidad de algas en los litorales rocosos es limitada por los gradientes físicos, tales como la fuerza y altura del oleaje, humedad, intensidad lumínica, desecación, salinidad (Lewis, 1964; Stephenson y Stephenson, 1972), y nutrientes (White, 1978). Al mismo tiempo son controladas desde los niveles tróficos superiores, comenzando por los herbívoros. Estos organismos regulan las poblaciones de algas mediante su consumo, lo cual genera parches de roca desnuda que favorecen indirectamente la colonización por parte de otros organismos (Moreno y Jaramillo, 1983; Aguilera y Navarrete, 2007; Aguilera, 2010). Pero también se han evidenciado efectos positivos de la herbívora sobre las algas, como dispersión de esporas, ya que los tejidos reproductores de algunas algas sobreviven en los intestinos de muchos herbívoros y son capaces de crecer y regenerarse a partir de las heces (Santelices y Ugarte, 1987). También, las esporas pueden dispersarse adheridas al cuerpo de los herbívoros; en el caso de los moluscos pastoreadores se adhieren a su mucosidad pedal y se dispersan con el movimiento del animal (Santelices y Bobadilla, 1996; Davies y Hawkins, 1998).

Adicionalmente a los nutrientes y a la herbivoría, algunas variables ambientales pueden actuar como factores reguladores en el incremento o disminución estacional de la biomasa de las algas intermareales, principalmente la temperatura, la cual puede imponer restricciones a su desarrollo (Bula-Meyer, 1990; Flores *et al.*, 2015). En las aguas tropicales y subtropicales, los niveles de nutrientes son generalmente bajos durante todo el año (Longhurst, 1998), por lo cual los consumidores son los principales reguladores de la cobertura algal y de invertebrados durante todo el año (Lubchenco *et al.*, 1984). Por lo tanto, el control por parte de los nutrientes podría ser un proceso adicional o alternativo al estrés generado por parte de la temperatura en el desarrollo de las macroalgas tropicales; y frecuentemente en aguas tropicales el aumento estacional del estrés térmico puede confundirse con la variación en los nutrientes (Ormond y Banaimoon, 1994; Vinueza *et al.*, 2006). Sumado a la temperatura, la variación estacional del oleaje puede reducir o aumentar el estrés por desecación, que además se relaciona con la absorción de nutrientes, al modificar los tiempos de inmersión efectivos (Kaehler y Williams, 1998; Wheeler, 1980; Hepburn *et al.*, 2007; Barr *et al.*, 2008).

Pero las actividades antropogénicas como la sobreexplotación de herbívoros, destrucción del hábitat, descargas de nutrientes, derrame de hidrocarburos, bioinvasores, florecimiento de algas nocivas y el cambio climático (Mancera *et al.*, 2013a; WWF, 2015), afectan la relación herbívoro-planta. Por ejemplo, la explotación de algunos herbívoros intermareales, centrada en los individuos de tallas grandes, afecta la tasa general de consumo de algas, el tiempo de manipulación de estas, y el intervalo de alimentación, que están asociadas con el tamaño corporal (Mittelbach 1981). Las actividades antropogénicas en casos extremos pueden llevar además a la desaparición de especies. Sin embargo, existe una especie de “seguro” para remplazar ciertas funciones ecosistémicas, cuando hay grupos de especies que cumplen el mismo papel en el ecosistema, llamados grupos funcionales o gremios (Walker, 1992; Naeem, 1998). También existen las denominadas especies clave, que por sí solas realizan la función de un gremio completo, con independencia de su biomasa o abundancia, por lo que su desaparición afectaría la red trófica, perjudicando en gran medida el funcionamiento del ecosistema (Paine, 1969).

En los litorales rocosos del mar Caribe se encuentra el caracol herbívoro *Cittarium pica* (Mollusca: Gastropoda: Tegulidae) (Linnaeus, 1758), siendo uno de los gasterópodos de mayor talla que habita la zona intermareal en dicha área (Castell, 1987; Randall, 1964). Se le conoce comúnmente en la costa Caribe colombiana como Cigua o Burgao. Es de gran importancia ecológica, ya que constituye un importante eslabón del flujo trófico en la cadena alimentaria de los litorales rocosos, al ser uno de los mayores consumidores de biomasa algal (McLean, 1967). A su vez *C. pica* sirve como fuente de alimento a gasterópodos perforadores (*Plicopurpura patula*), cefalópodos (*Octopus vulgaris*), peces (*Diodon hystrix*, *Halichoeres radiatus* y *Epinephelus adscensionis*) y aves (*Haematopus ostralegus*) (Randall, 1964). Adicionalmente *C. pica* contribuye a la supervivencia del cangrejo ermitaño *Coenobita clypeatus* y algunos epibiontes, que encuentran en su concha protección o un sustrato donde crecer (Osorno, 2005). Debido a todo lo anterior, *C. pica* ha sido propuesta como una especie clave de los litorales rocosos del archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina en el Caribe suroccidental (Ballesteros *et al.*, 2013).

La extracción de *C. pica* para consumo humano ha sido una práctica generalizada en muchas áreas del Caribe desde tiempos precolombinos (Scudder y Quitmer, 1998; Wing, 2001), y así mismo a nivel local en el Caribe colombiano, en donde tanto en la costa continental como en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina es muy apetecido por la población (Gracia y Díaz, 2002, Osorno et al., 2012). A nivel de la costa continental se reporta una mayor concentración de humanos dedicados a su extracción en los sectores de Santa Marta – Parque Nacional Natural Tayrona (35.3 %) y Urabá chocoano (32.6 %), en donde es consumido tradicionalmente (Osorno y Díaz, 2006). Consecuentemente las poblaciones de *C. pica* han mostrado una generalizada tendencia a la disminución en toda la región del Caribe, al igual que los niveles de captura (Robertson, 2003), y en Colombia esta tendencia es igualmente evidente (Gracia y Díaz 2002; Osorno y Díaz, 2006), llevando a catalogarle como una especie amenazada en el Libro Rojo de Invertebrados Marinos de Colombia (Ardila et al., 2002). En el Caribe colombiano existe predominancia de individuos pequeños y escasez o ausencia de individuos grandes o maduros capaces de reproducirse, indicando que el recurso está sometido a sobreexplotación (Osorno y Díaz, 2006; Osorno et al., 2012). En Santa Marta por ejemplo, la estructura de tallas de la población así lo demuestra (talla promedio=23,66±0,40 mm; moda=23,80 mm; n=1425) (Osorno y Díaz, 2006).

Por su tamaño y aparente voracidad (McLean, 1967; Osorno et al., 2009), *C. pica* se constituye en un modelo de posible especie clave para entender el control de la herbivoría sobre la comunidad macroalgal tropical. Y el área de Santa Marta es un laboratorio natural debido a que se encuentra influenciada por dos fenómenos climáticos estacionales. Durante la época seca (diciembre-abril) ocurre un afloramiento costero, debido a los vientos alisios de NE-E, asociado con fuerte oleaje, ligeros incrementos nutrientes y disminución de la temperatura del agua (Bula-Meyer, 1985). En la época de lluvia (agosto-noviembre), disminuye el fenómeno de afloramiento debido a la caída de los vientos alisios y por una circulación atmosférica y marina en sentido opuesto (Bula-Meyer, 1985). En contraste con la época seca, en la época de lluvia la temperatura del agua aumenta, la salinidad disminuye y los nutrientes tienden a mantenerse o aumentar un poco, y disminuye la acción del oleaje (Bula-Meyer, 1985; 1987). En esta época la comunidad macroalgal es perturbada principalmente por la temperatura (Márquez y Guillot, 1983; Bula-Meyer, 1990; Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira, 2002). Esto, sumado a la disminución

del oleaje, podría estar interactuando con la herbivoría al ejercer control sobre las macroalgas durante la época de lluvia.

En este sentido, esta investigación pretendió determinar el efecto de la herbivoría, principalmente por *C. pica*, y de los recursos (nutrientes) en el control de las macroalgas, en un esquema climático tropical pero fuertemente estacional. Igualmente, si factores reguladores como la alta temperatura y el bajo oleaje pueden también controlar la comunidad macroalgal en conjunto con los herbívoros y los nutrientes. El presente estudio contó con el apoyo del Programa de Biodiversidad y Ecosistemas Marinos-BEM del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras – INVEMAR, y el respaldo de Parques Nacionales Naturales de Colombia.

METODOLOGÍA

Área de estudio

Los experimentos se llevaron a cabo en la ensenada de Bonito Gordo ($11^{\circ}17'55,83''N$; $74^{\circ}10'8,20''O$) (Figura 1, Anexo 4), cuyo litoral rocoso está, constituido por esquistos metamórficos (Doolan y McDonald, 1976; Garzón-Ferreira y Cano, 1991). Esta ensenada hace parte de la ecorregión Tayrona (TAY), en el Caribe Colombiano, departamento, del Magdalena, la cual se extiende desde la desembocadura del río Piedras al occidente hasta el Cabo de La Aguja al oriente, y de ahí hacia el sur hasta Punta Gloria. Las características geomorfológicas y ecológicas generales de esta zona están influenciadas por las estribaciones noroccidentales de la Sierra Nevada de Santa Marta, que se adentran hacia el mar configurando un litoral indentado en que se alternan cabos rocosos y ensenadas con playas. En su extremo suroeste recibe la influencia de las descargas de la Ciénaga Grande de Santa Marta, de los ríos Manzanares y Gaira. Presenta un fenómeno local de afloramiento costero de aguas subsuperficiales en los primeros meses de año, generando cambios bióticos como respuesta a las bajas temperaturas y variación en los valores de nutrientes que genera este fenómeno (Díaz y Gómez, 2000).

Esta área presenta una época seca entre diciembre y abril, luego inicia una época de transición hasta mediados del mes de julio, mes en el cual se presentan escasas precipitaciones (conocida como veranillo de San Juan). A partir del mes de agosto hasta el mes de noviembre ocurre la

época de lluvias, siendo el mes de octubre el más lluvioso del año con precipitaciones de hasta 98 mm. El régimen de vientos está determinado por las oscilaciones del sistema de alta presión de las Azores y las fluctuaciones de la Zona de Convergencia Intertropical; para el mes de diciembre se incrementa la intensidad de los vientos alisios del NE hasta mediados de marzo, y en los meses posteriores disminuye la intensidad presentándose las intensidades más bajas en noviembre (Durango, 2009).

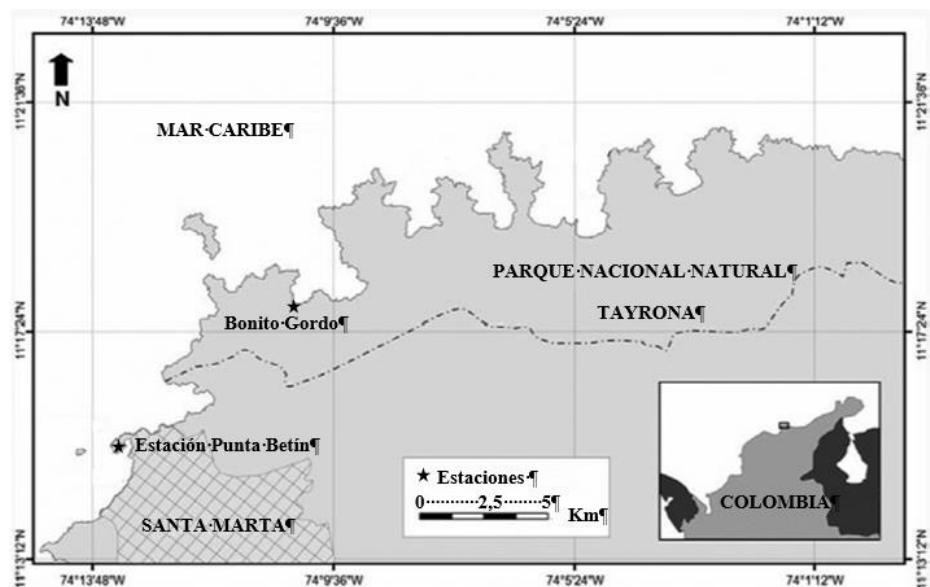


Figura 1. Localización del sitio de muestreo en la Ensenada de Bonito Gordo dentro de Bahía Concha. También se marca la posición de Punta Betín en la Bahía de Santa Marta, donde se localiza la estación meteorológica de la que se tomaron datos atmosféricos. Tomado y modificado de Manrique et al. (2006).

Diseño experimental

Se realizaron experimentos en la zona del mesolitoral superior, instalando jaulas de inclusión y exclusión de herbívoros hechas en un marco en varilla de hierro ($\frac{1}{4}$ de pulgada de grosor) de 30 de largo, 30 cm de ancho y 10 cm de alto, forrado con una malla plástica de 0,5 cm de ojo, sostenida con amarres plásticos. Las jaulas fueron fijadas al sustrato con tornillos de anclaje de acero inoxidable de $\frac{3}{4}$ de pulgada de diámetro y 3 pulgadas de largo, instalados en agujeros hechos con un taladro neumático impulsado por el aire comprimido de un tanque de buceo, conectado a la primera etapa (alta presión) del regulador. Para afirmar los tornillos a la dura roca se añadió al agujero con una jeringa la mezcla recién preparada del adhesivo epóxico Sikadur 32 Primer, que fragua en húmedo. A las mallas se les dejó una falta lateral de unos 5 cm para que se extendiera sobre el sustrato e impidiera la entrada o salida de herbívoros; donde había grietas se clavaron puntillas de acero para bloquear su paso.

Para determinar el efecto de los herbívoros, principalmente *C. pica*, sobre la comunidad macroalgal en el litoral rocoso, se realizaron cuatro tratamientos, así: a) jaula de inclusión: jaula cerrada con presencia de *C. pica* y ausencia de otros herbívoros; b) jaula de exclusión: removiendo *C. pica* y otros herbívoros; c) Abierto: sin jaula, control biológico, marcado en las esquinas con tornillos de anclaje, sin manipular los herbívoros (quitones, gasterópodos, crustáceos sésiles y equinoideos) López *et al.* (2004); y d) control metodológico, consistente en jaula con techo y dos lados, que permite la entrada o salida de herbívoros (Figura 2). Cada tratamiento contó con 6 réplicas para un total de 24 unidades experimentales (entre jaulas y controles), que se organizaron en seis grupos o bloques, cada uno con los cuatro tratamientos (ordenados estos de manera azarosa al interior de cada bloque), localizados a lo largo del litoral en el sitio de trabajo donde fuera apropiado para su instalación (mesolitoral superior, con macroalgas, sitios no muy inclinados). En los tratamientos con *C. pica* se incluyeron por jaula 3 individuos con tallas entre 2 y 4 cm de diámetro de la base de concha, lo cual representa una mayor densidad a la encontrada en el medio natural (Osorno, 2005 Daza-Guerra *et al.* 2018), para enfatizar su efecto.



Figura 2. Diseño de los tratamientos: a) jaula de inclusión o exclusión de herbívoros; b) control metodológico con dos lados abiertos, y c) abierto, control biológico sin jaula ni manipulación de herbívoros (se muestra el cuadrante usado para la cuantificación de las algas). Se observan las faldas de malla que se extendieron sobre el sustrato y las tapas plásticas que se usaron para afirmar los clavos de acero que se ubicaron en grietas para evitar la salida o entrada de herbívoros.

Los experimentos se desarrollaron durante seis meses entre diciembre de 2017 y junio de 2018, abarcando la época seca (diciembre-abril) que es la de mayor desarrollo de las algas en el área de estudio (Bula-Meyer, 1990), y la época de lluvia menor (mayo-junio). Se realizaron muestreos mensuales para mantener limpias las jaulas, controlar los tratamientos (remover los reclutas de invertebrados en los tratamientos inclusión y exclusión), observar los cambios en la composición y la cobertura macroalgal al interior de los tratamientos y contabilizar la presencia de invertebrados en los tratamientos controles (abierto y control metodológico). La cobertura en cada tratamiento se estimó removiendo el techo de cada jaula y empleando un cuadrante de acero inoxidable de 30 x 30 cm dividido en cuadriculas de 3 x 3 cm, en la que se contó el número de intersecciones bajo el cual se encontrara cada especie de macroalga. El resultado de la cobertura fue expresado en porcentaje (Miloslavich y Carbonini, 2010). Adicionalmente se tomaron fotografías a cada cuadrante para llevar un registro fotográfico, y al final se instaló nuevamente el techo de las jaulas, debidamente limpiado.

Se recolectaron muestras de cada una de las especies de algas y posteriormente en el laboratorio se identificaron y clasificaron taxonómicamente usando las claves de Taylor (1960), Chapman (1961, 1963), Joly (1967), Lemus (1979, 1984), Aponte (1985) y Wynne (2011). Luego de la identificación las especies se clasificaron en cuatro grupos funcionales (Littler y Littler, 1980): algas filamentosas (FIL); algas coralináceas incrustantes (ACI), aquellas algas rojas no geniculadas del orden Coralinales, de crecimiento incrustante; algas frondosas (AF), aquellas que presentaban hojas y/o su consistencia era relativamente carnosa; algas costrosas

(AC), aquellas algas de crecimiento en forma de lámina y no presentaban calcificación (Díaz, 2010) (Anexo 1).

Para determinar los posibles reguladores climáticos de la comunidad del litoral y de los recursos de la comunidad macroalgal (nutrientes), se midieron variables ambientales *in situ*. La temperatura y la intensidad lumínica se midieron directamente en el mesolitoral superior mediante un registrador electrónico HOBO® Pendant UA-002-08 (Onset Computer Corporation, Bourne, MA, EEUU), que se ubicó al interior de una de las jaulas de exclusión de herbívoros, amarrado a uno de los soportes verticales, y programado para medir cada media hora. El registrador se recogió y se cambió por uno limpio en cada muestreo. Mensualmente se recolectaron muestras de agua para la medición de la salinidad y los análisis de nutrientes en el laboratorio. La salinidad se midió en el laboratorio con un conductímetro portátil YSI® 30 Pro (YSI Incorporated, Yellow Springs, OH, EEUU). Como nutrientes se midieron Amonio ($\mu\text{g NH}_4/\text{L}$), Nitratos ($\mu\text{g N-NO}_3/\text{L}$), Nitritos ($\mu\text{g N-NO}_2/\text{L}$) y Ortotofosfatos ($\mu\text{g P-PO}_4/\text{L}$), empleando la metodología de colorimetría (Strickland y Parsons, 1972). Estos análisis se realizaron por parte del programa Calidad Ambiental Marina (CAM) de INVEMAR. Las variables temperatura ambiente, velocidad del viento. Precipitación y humedad relativa se obtuvieron de la estación meteorológica de Punta Betín en la Bahía de Santa Marta ($11^{\circ} 24,5850' \text{ N}$, $74^{\circ} 21,4870' \text{ W}$, ver Fig. 1), ubicada a unos 7,6 km de Bonito Gordo (datos proveídos por INVEMAR, Sistema de Información Ambiental Marina-SIAM, <http://workflow.invemar.org.co/Forms/accesoadatos>). La predicción de la marea astronómica para el área de Santa Marta se obtuvo de WxTide32 (<http://www.wxtide32.com/>) para el período de estudio.

Análisis de datos

Debido a una mortandad algal masiva en el mesolitoral superior y al interior de las unidades experimentales, evidenciada durante mayo y junio de 2018, la cual disminuyó considerablemente la cobertura algal, se decidió tomar los cuatro primeros meses del experimento (diciembre-abril, 5 sets de datos, incluyendo el inicial), para analizar el efecto de la herbivoría y las variables ambientales sobre la comunidad macroalgal, y aparte tratar de explicar las causas de la mortandad macroalgal con los datos de todo el experimento.

Se estimaron los promedios de la cobertura de los grupos funcionales por muestreos y tratamientos y las densidades de los invertebrados presentes en los tratamientos controles. A los datos de cobertura macroalgal expresados en porcentaje se les aplicó una transformación angular ($\text{arcoseno}\sqrt{(x/100)}$) (Legendre y Legendre 1998), mediante la cual se observó un mejor ajuste a los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza. Con el objetivo de determinar los efectos de cada uno de los factores independientes (Tiempo, y Tratamiento) y de sus interacciones, sobre los grupos funcionales de la comunidad macroalgal, se realizó un análisis estadístico ANOVA usando un Modelo Lineal General Mixto, considerando Tiempo y Tratamiento como factores fijos y Bloque como factor aleatorio. Las comparaciones a posteriori al interior de los factores se hicieron empleando el test de Tukey. Estos análisis se realizaron con los paquetes *nmle* (Pinheiro et al., 2018) y *emmeans* (Russell, 2018) del programa R (R Development Core Team, 2008). Las gráficas del comportamiento de algunas de las variables respuesta (cobertura de grupos funcionales de algas) según los factores principales (Tiempo, Tratamiento) se hicieron en el programa Microsoft Excel 2013, calculando los intervalos de confianza al 95 % ($p=0,05$). Las comparaciones de la cobertura algal general (tratamiento abierto) entre los tiempos de muestreo, se realizaron mediante análisis de varianza no paramétrica de Kruskal-Wallis en el programa PAST versión 3.21c, teniendo en cuenta que los datos no se ajustaron a los supuestos de normalidad y homocedasticidad.

Con el fin de observar agrupamiento o segregación entre los distintos tratamientos y tiempos según la cobertura de las especies de macroalgas, se empleó un escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS) en el programa PRIMER 6, con los datos previamente transformados con la transformación angular. El nMDS utiliza el índice de disimilitud de Bray-Curtis, ya que este busca relaciones de disimilitud entre sitios y distancias ecológicas entre especies (Faith et al., 1987). Se determinó si los agrupamientos observados en el nMDS presentaban diferencias, utilizando un ANOSIM a una vía (Análisis de similitud), el cual permite detectar diferencias en composición de especies entre grupos y dentro de cada uno, mediante permutaciones realizadas a la matriz original (Clarke y Warwick, 2001). Esta prueba se utilizó porque tiene en cuenta el aporte que cada especie hace a la composición y estructura a través de su abundancia. Adicionalmente, con el objetivo de determinar los posibles efectos de las interacciones de los factores (Tiempo, Tratamiento y Bloque), a partir de los datos de cobertura de las especies de

algas, se realizó un análisis de varianza multivariado con permutaciones PERMANOVA basado en matrices de distancia, en el programa PRIMER 6.

Por último, para determinar en qué medida las variables ambientales (temperatura del agua, temperatura ambiente, humedad relativa, intensidad lumínica, velocidad del viento y salinidad) y los valores de nutrientes (nitrógeno y fosforo) explicaban la variación de la cobertura de especies de macroalgas (variables respuesta) en el tratamiento abierto, se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC), mediante el programa PAST versión 3.21c (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

La cobertura algal natural (tratamiento abierto) fue en general alta, con un promedio global de $96,3 \pm 4,4\%$ (media \pm D.E.), incrementándose paulatinamente desde diciembre ($94,3 \pm 3,5\%$), hasta alcanzar sus valores más altos en marzo ($98,0 \pm 1,8\%$) y disminuyendo de nuevo en abril ($95,4 \pm 4,3\%$) (Fig. 3).

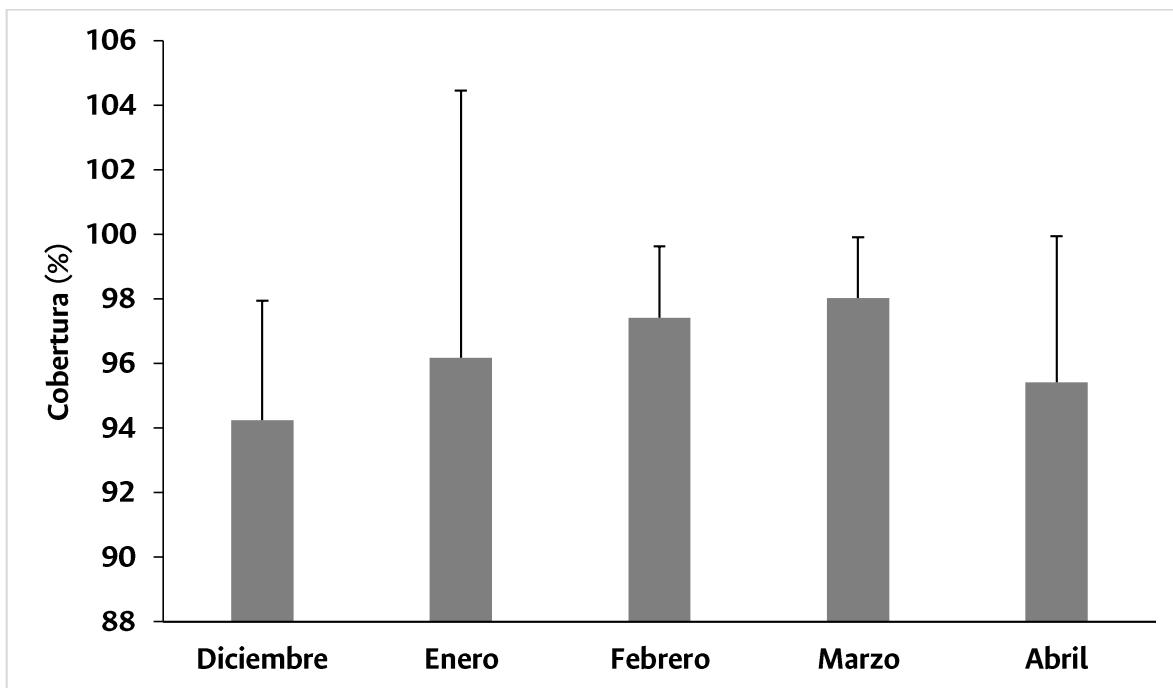


Figura 3. Cobertura algal de diciembre a abril, en el tratamiento abierto (Media ± I.C.).

Analizando los grupos funcionales en el tratamiento abierto, se observa que las algas frondosas (AF) representadas principalmente por *Acanthophora spicifera* y *Palisada perforata*, tienen las coberturas más altas ($83,8 \pm 9,9\%$), presentando diferencias significativas con los demás grupos funcionales (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$). Las algas costrosas (AC), mostraron la menor cobertura ($1,7 \pm 2,3\%$), con las especies *Ralfsia* sp. y *Peyssonnelia* sp. y no fueron significativamente diferentes ($p > 0,05$), a las algas coralináceas incrustantes (ACI) ($3,9 \pm 4,1\%$), grupo representado por una especie, *Lithophyllum* sp., pero sí presentaron diferencia significativa ($p < 0,05$), con las algas filamentosas (AFIL) ($6,9 \pm 8,3\%$), dominadas por las especies *Ectocarpales* spp. (Figura 4).

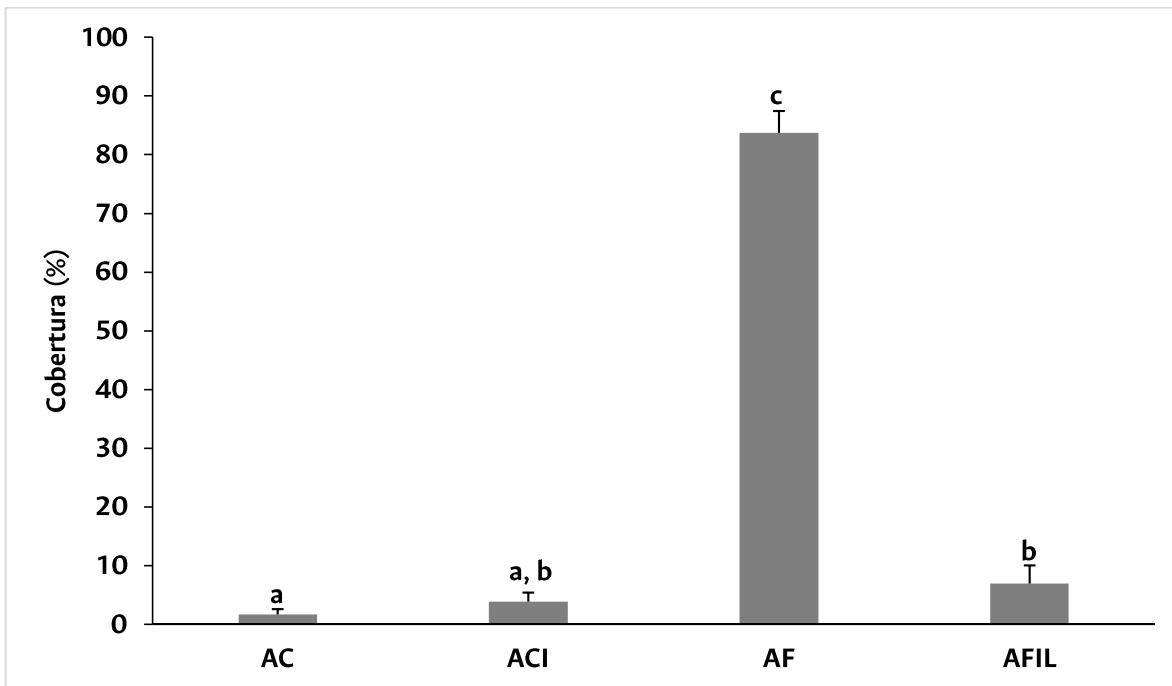


Figura 4. Cobertura algal de los grupos funcionales, en el tratamiento abierto (Media global entre diciembre y abril \pm I.C.). AC=algas costrosas, ACI=algas coralináceas incrustantes, AF=algas frondosas, AFIL=algas filamentosas. Barras con letras iguales forman grupos sin diferencias significativas en las comparaciones pareadas entre tratamientos ($p>0,05$).

En la Figura 5 se presenta el comportamiento de los grupos funcionales a lo largo de los meses de muestreo. Las AF siempre fueron dominantes, con coberturas relativamente poco variables, entre $78,5\pm10,5$ % y $89,5\pm9,7$ %, siendo significativamente mayores que los demás grupos funcionales en todos los meses (Kruskal-Wallis, $p<0,05$). Los demás grupos funcionales no pasaron del 11 % de la cobertura, durante los meses de muestreo. Las ACI variaron entre $3,3\pm6,1$ % y $5,1\pm6,3$ %, las AFIL entre $3\pm4,8$ % y $10,4\pm9$ %, y las AC entre $0,7\pm1,3$ % y $3,0\pm1,4$ % (Figura 5).

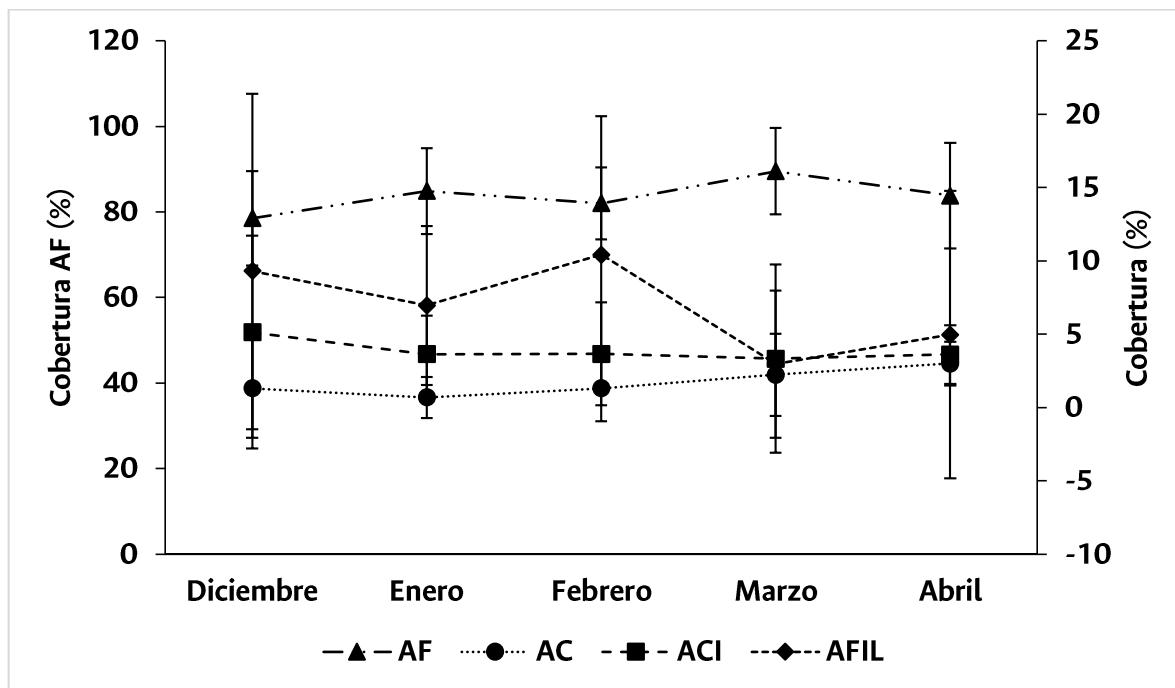


Figura 5 Cobertura algal de los grupos funcionales entre diciembre y abril, en el tratamiento abierto. Código de los grupos funcionales como en la Figura 4. Escala de la izquierda es para AF, y la de la derecha para los otros grupos funcionales (Media ± I.C.).

EFFECTO DE LA HERBÍVORA Y LA TEMPORALIDAD SOBRE LOS GRUPOS FUNCIONALES DE ALGAS

Algas coralináceas incrustantes (ACI)

El modelo explicó el 95,0 % de la variación de los datos de cobertura, de los cuales el 32,9 % fue explicado por los factores fijos. Se evidenció un efecto significativo de los tratamientos y del tiempo sobre la cobertura de ACI ($p<0,05$) (Tabla 1).

Tabla 1. ANOVA del modelo lineal mixto sobre la cobertura de ACI. gl=grados de libertad, Valores p significativos en negrita y con asterisco.

	gl	Valor-F	Valor-p
Tratamientos	3	7,622	0,001*
Tiempo	4	4,640	0,002*
Tratamientos-Tiempo	12	1,341	0,213

Al no observarse efecto de la interacción de los factores fijos, se realizaron comparaciones pareadas entre los tratamientos. Estas comparaciones muestran que hubo un efecto aparente de la herbivoría de *C. pica* sobre las ACI. Aunque al incluir este herbívoro hubo una cobertura significativamente mayor de ACI ($12,2 \pm 9,6\%$) que en el sustrato abierto ($3,9 \pm 4,2\%$) ($p < 0,05$), las jaulas de exclusión y el control metodológico tuvieron valores intermedios ($8,3 \pm 6,9\%$ y $7,2 \pm 5,6\%$ respectivamente), que no fueron estadísticamente diferentes entre sí ($p > 0,05$) (Figura 6).

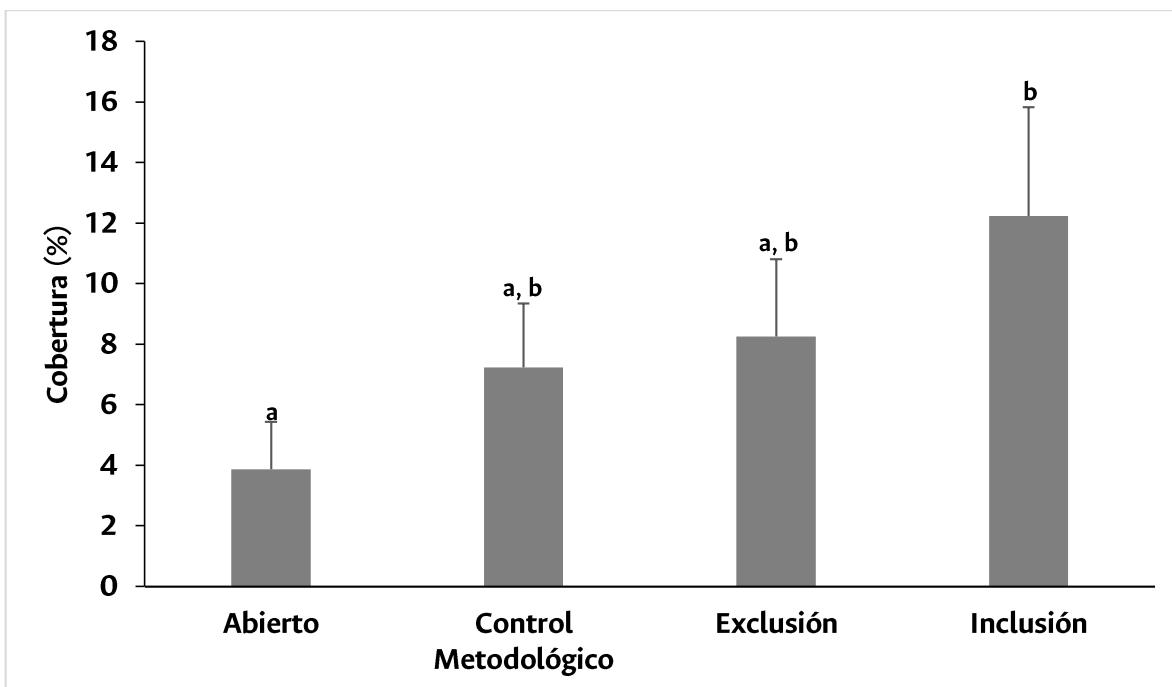


Figura 6. Cobertura de ACI en los distintos tratamientos (Media combinando los meses de diciembre y abril \pm I.C.). Barras con letras iguales forman grupos sin diferencias significativas en las comparaciones pareadas entre tratamientos ($p > 0,05$).

Algas costrosas (AC)

El modelo explicó el 95,5 % de la variación de los datos, de los cuales el 22,7 % fue explicado por los factores fijos. Se evidenció un efecto del tiempo sobre la cobertura de AC ($p < 0,05$) (Tabla 2).

Tabla 2. ANOVA del modelo lineal mixto sobre la cobertura de AC. Para convenciones ver Tabla 1.

	gl	Valor-F	Valor-p
Tratamientos	3	1,252	0,318
Tiempo	4	14,649	<0,0001*
Tratamientos-Tiempo	12	0,597	0,838

En la Figura 7 se observa un incremento paulatino y constante de la cobertura de AC a lo largo del tiempo, con independencia del tratamiento, desde $1\pm2,2\%$ en diciembre, hasta $4,5\pm4,2\%$ en abril.

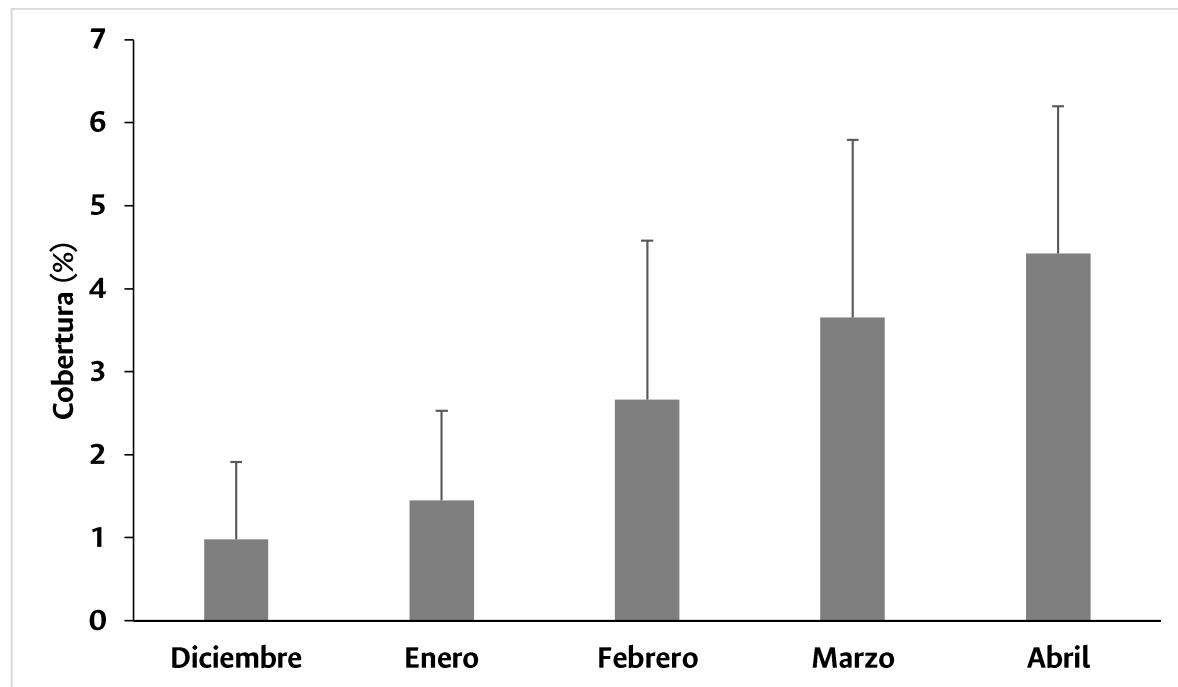


Figura 7. Cobertura de AC entre diciembre y abril (Media mensual de todos los tratamientos \pm I.C.).

Algas filamentosas (AFIL)

El modelo explicó el 95,6 % de la variación de los datos, de los cuales el 32,8 % fue explicado por los factores fijos. Se evidencia un efecto de los tratamientos y el tiempo sobre la cobertura de AFIL ($p<0,05$) (Tabla 3).

Tabla 3. ANOVA del modelo lineal mixto sobre la cobertura de AFIL. Para convenciones ver Tabla 1.

	gl	Valor-F	Valor-p
Tratamientos	3	3,793	0,026*
Tiempo	4	5,055	0,001*
Tratamientos-Tiempo	12	0,491	0,915

Estos resultados y las comparaciones pareadas entre tratamientos (Figura 8) muestran que hubo un efecto (metodológico) del encerramiento en jaulas, con independencia de la presencia o ausencia de herbívoros, generando una disminución significativa ($p<0,05$) de las AFIL (exclusión $1,7\pm4,2\%$, inclusión $1,4\pm3,2\%$), en comparación con el sustrato abierto ($6,9\pm8,3\%$) y el control metodológico, con jaula parcial ($7,5\pm9,2\%$).

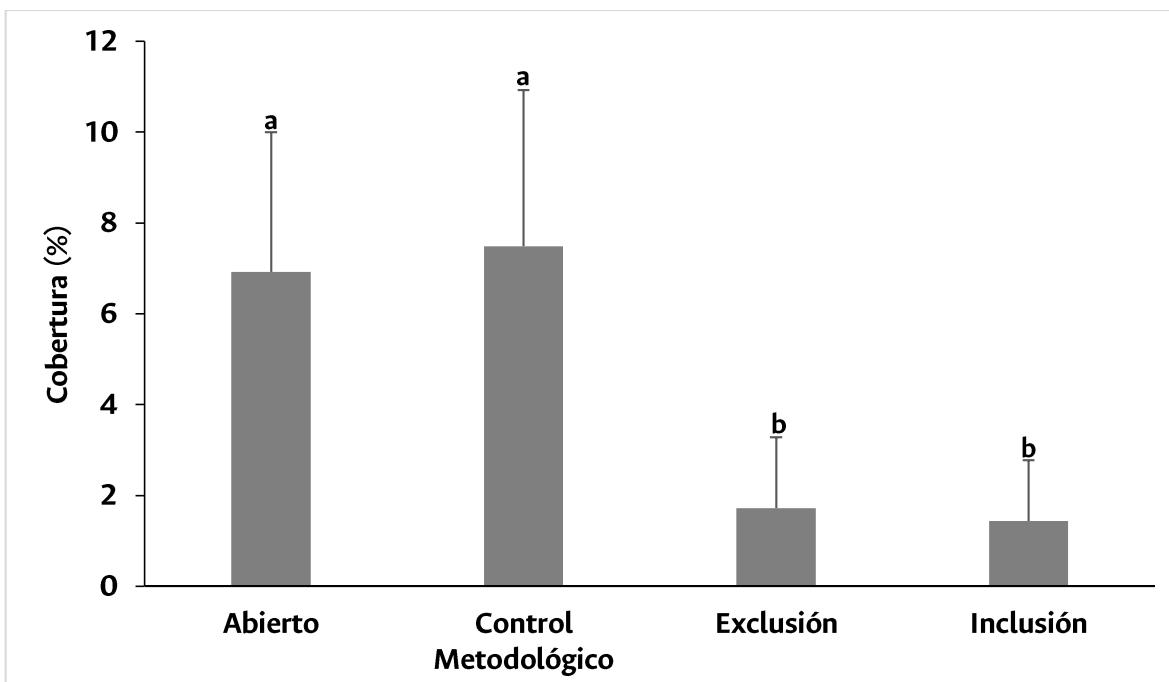


Figura 8. Cobertura de AFIL en los distintos tratamientos (Media combinando todos los meses ± I.C.). Barras con letras iguales forman grupos sin diferencias significativas en las comparaciones pareadas entre tratamientos ($p>0,05$).

La mayor cobertura de las AFIL se presentó en diciembre ($8,4\pm10,7\%$), posteriormente la cobertura desciende y alcanza su valor más bajo en marzo ($1,2\pm2,9\%$), presentando diferencia significativa con los meses anteriores ($p<0,05$) (Figura 9).

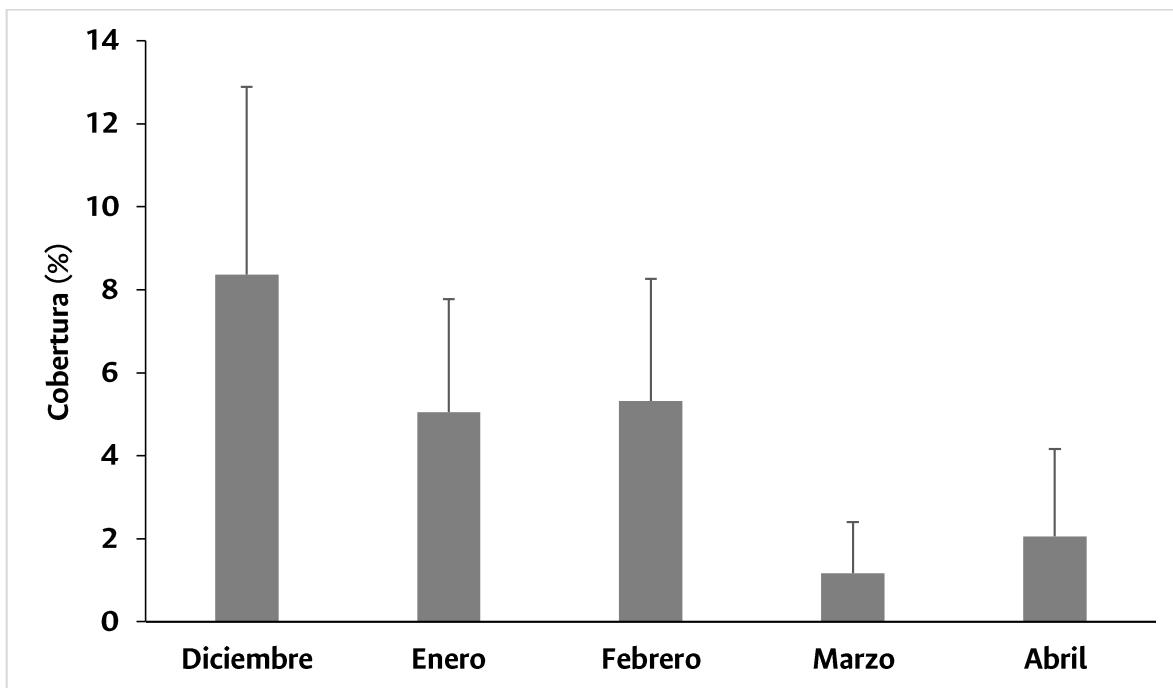


Figura 9. Cobertura de AFIL entre diciembre y abril (Media mensual de todos los tratamientos \pm I.C.).

Algas frondosas (AF)

El modelo explicó el 94,4 % de la variación de los datos, de los cuales el 19,6 % es explicado por los factores fijos. No hubo efecto significativo de los tratamientos sobre las AF, sino del tiempo y de la interacción de los factores ($p<0,05$) (Tabla 4). Las AF por lo tanto no variaron por efecto de la presencia o ausencia de herbívoros, y más bien respondieron al tiempo, y de manera variable según el tratamiento, manteniendo siempre las mayores coberturas, con promedios desde $68\pm18,5$ % (inclusión en febrero), hasta $89,5\pm9,7$ % (abierto en marzo) (Figura 10). En las comparaciones múltiples entre tratamientos por separado para cada mes, solo se presentó diferencia significativa entre los tratamientos abierto y control metodológico en diciembre ($p<0,05$), en el muestreo al inicio de los experimentos.

Tabla 4. ANOVA del modelo lineal mixto sobre la cobertura de AF. Para convenciones ver Tabla 1.

	gl	Valor-F	Valor-p
Tratamientos	3	0,556	0,650
Tiempo	4	2,805	0,031*
Tratamientos-Tiempo	12	2,133	0,023*

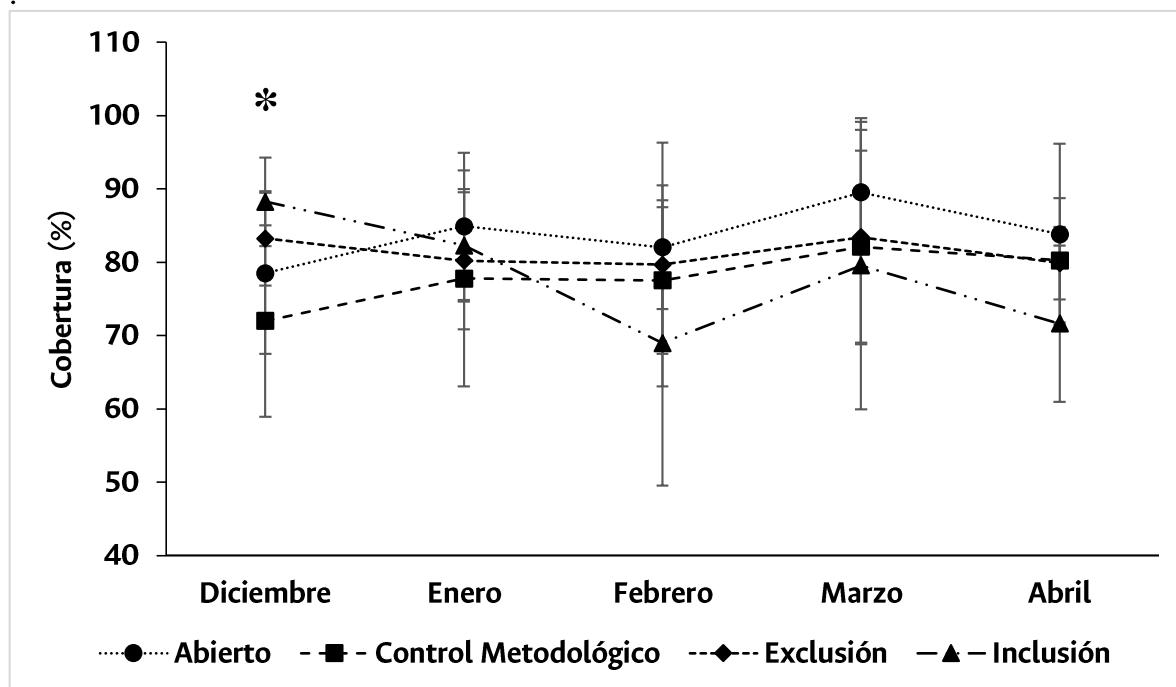


Figura 10. Cobertura de AF en los distintos tratamientos entre diciembre y abril (Media ± I.C.). El asterisco indica diferencia significativa entre los tratamientos abierto y control metodológico.

FAUNA ACOMPAÑANTE

Las abundancias de organismos vírgiles al interior de los tratamientos fueron bajas, lo que no permitió realizar comparaciones estadísticas. Para efectos ilustrativos de su importancia relativa, se estimó su abundancia combinada en los tratamientos controles (abierto y control metodológico) en un total de 5,4 m². Se encontró un predominio por parte de los herbívoros, siendo el equinodermo *Echinometra lucunter* el más abundante (7,2 ind/m²), seguido por los gasterópodos *Rhombinella laevigata* (4,1 ind/m²) y *Echinolittorina meleagris* (2,2 ind/m²). En cuarto lugar, se encontró la especie de estudio, *Cittarium pica* (1,9 ind/m²). Los gasterópodos carnívoros presentaron bajas densidades; el más abundante fue *Plicopurpura patula* (1,1 ind/m²),

seguido por *Gemophos auritulus* (0,6 ind/m²) y por ultimo *Stramonita rustica* (0,2 ind/m²) (Figura 11).

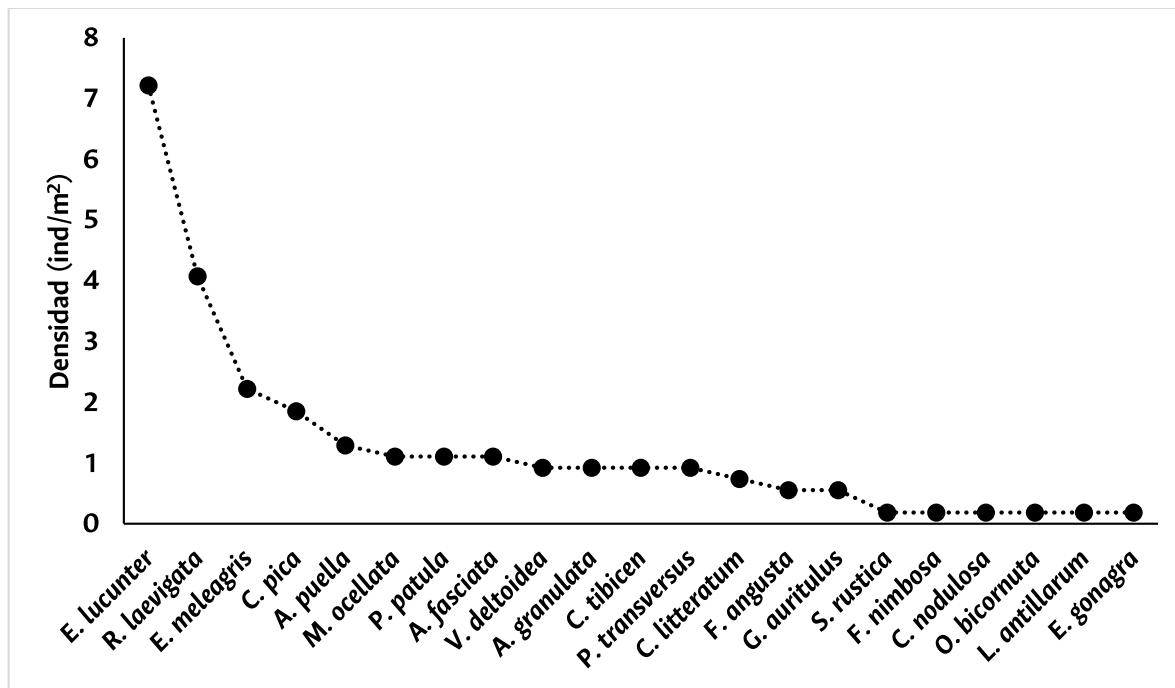


Figura 11. Densidad de fauna vágil presente en los tratamientos controles (combinando todas las réplicas de los tratamientos abierto y control metodológico). Para nomenclatura taxonómica completa ver Anexo 2.

COMPOSICIÓN DE ESPECIES

El análisis PERMANOVA evidenció que los tratamientos no presentaron un efecto consistente en la cobertura de las especies de flora litoral ($p>0,05$); de igual forma, el análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) de la cobertura de especies algales en las 24 unidades experimentales (6 réplicas x 4 tratamientos) en el tiempo (5 muestreros, entre diciembre y abril, para un total de 120 valores), tampoco mostró segregación o agrupamiento de los tratamientos (ANOSIM, $R=0,124$, $p=0,001$) (Figura 12a), teniendo en cuenta que en todos los tratamientos dominaban las especies *Acanthophora spicifera* y *Palisada perforata* (SIMPER>60 %), a excepción del tratamiento inclusión donde la especie *Acanthophora spicifera* fue remplazada por *Lithophyllum sp.*

Por el contrario, el análisis PERMANOVA mostró un efecto significativo del tiempo, de los bloques, y de la interacción entre todos los factores ($p<0,05$), mientras el nMDS no presentó un agrupamiento claro con respecto a los muestreos (ANOSIM, $R=0,079$, $p=0,001$, Figura 12b). Esto podría ser debido a que a pesar de que las especies *Acanthophora spicifera* y *Palisada perforata* dominaron en todos los muestreos (SIMPER>60), algunas especies de AF abundantes en el área de estudio (*Sargassum* sp., *Digenea simplex*, *Hypnea musciformis*, *Hypnea valentiae*, *Hydropuntia cornea*, *Laurencia cervicornis*, *Dictyota crenulata*, *Colpomenia sinuosa* y *Anadyomene stellata*), y las ACI y AC (*Lithophyllum* sp., *Ralfsia* sp. y *Peyssonnelia* sp.) presentaron bajas coberturas y algunas completamente ausentes durante los primeros meses de muestreo (diciembre, enero), y las más altas durante los meses posteriores (febrero a abril), contrario a lo que ocurrió con las algas filamentosas *Sphaelaria tribuloides/Homoeotrichaceae* spp. y *Ectocarpales* spp.. Al analizar la variación temporal de los tratamientos en los diferentes muestreos se evidenció un comportamiento similar al mencionado anteriormente, con excepción de *Lithophyllum* sp., *Ralfsia* sp. y *A. stellata*, las cuales en el tratamiento abierto presentaron sus coberturas más altas los primeros meses de muestreo y disminuyeron posteriormente.

Tabla 5. PERMANOVA de cobertura de especies algales (Datos con una transformación angular). Valores p significativos en negrita y con asterisco.

	gl	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
Tiempo	4	21342	5335,5	5,0505	0,001*
Tratamientos	3	25142	8380,8	1,601	0,076
Bloques	5	41853	8370,7	16,654	0,001*
Tiempo-Tratamientos	12	9106,7	758,9	1,5099	0,022*
Tiempo-Bloques	20	21129	1056,4	2,1019	0,001*
Tratamientos-Bloques	15	78518	5234,6	10,415	0,001*
Residuo	60	30157	502,62		
Total	119	2,27E+05			

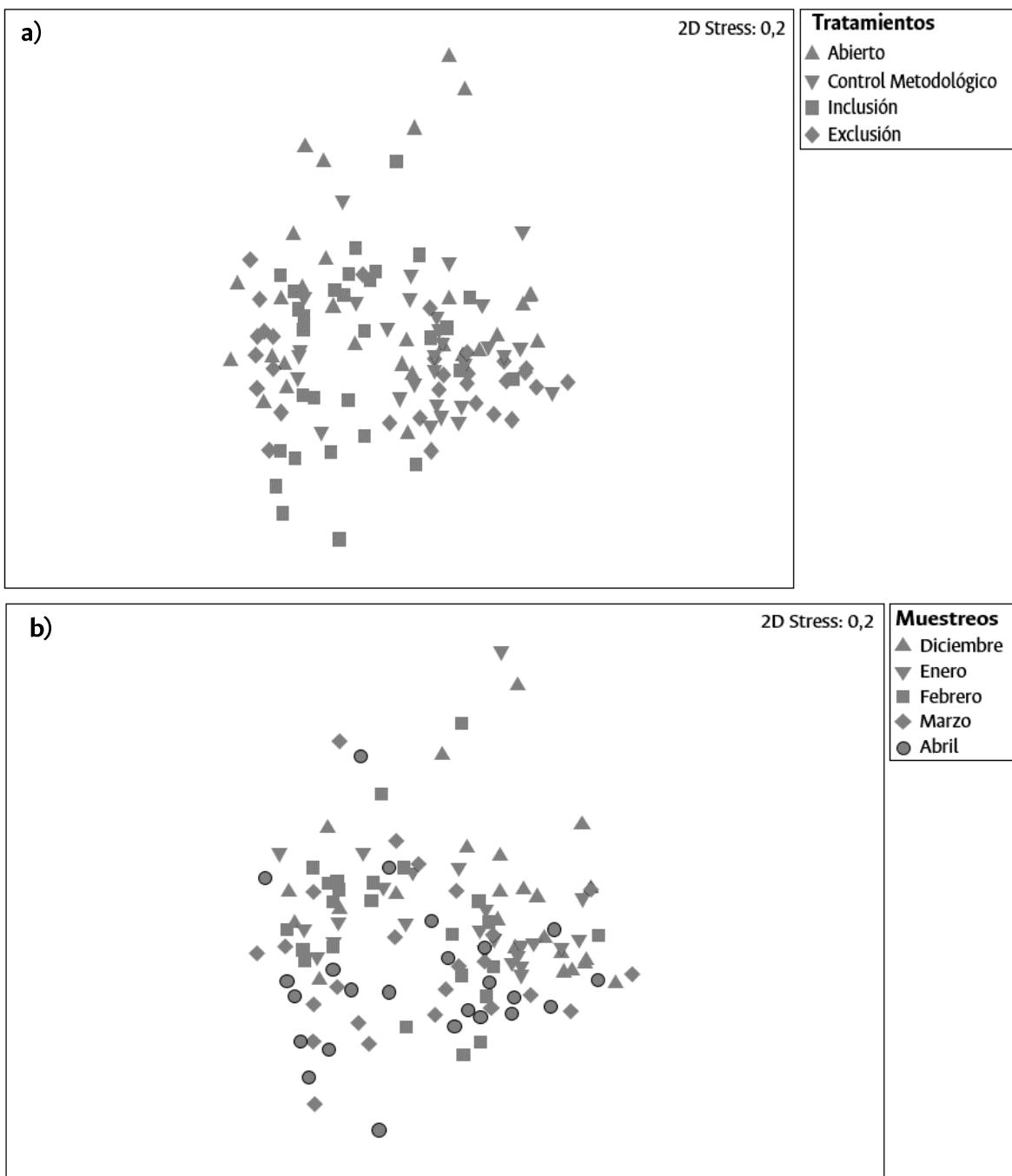


Figura 12. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), realizado con base en la disimilitud de Bray-Curtis, dependiendo de los a) Tratamientos y b) meses de muestreo (Datos con transformación angular).

RELACIÓN CON LAS VARIABLES AMBIENTALES

Comportamiento de las variables a lo largo del período de estudio

Las variables atmosféricas en la estación meteorológica de Punta de Betín en la Bahía de Santa Marta confirmaron que el período de estudio coincidió con la época seca y parte del principio de la época de lluvia, con algunas precipitaciones fuertes (Tabla 6). La humedad relativa fue baja (50-92 %), con el menor valor entre los muestreos de enero y marzo ($58,3 \pm 5,8$ %). Las temperaturas cálidas ($23,8$ - $34,6$ °C), con poca variación a lo largo del estudio, y las velocidades del viento altas, debidas a los vientos Alisios propios de la época seca, con el mayor valor entre los muestreos de enero y marzo ($9,1 \pm 3,7$ m/s), y disminuyendo hasta alcanzar el menor valor entre abril y mayo ($3,4 \pm 1,9$ m/s) (Tabla 6, Figura 13).

Con respecto a las variables medidas *in situ*, se observó que la salinidad presentó su valor más alto en el muestreo de diciembre (37,1) al inicio de la época seca, y disminuyó en mayo al inicio de la época de lluvia (31,8) (Figura 14). La temperatura en la zona intermareal presentó un comportamiento inverso a la salinidad, registrando su valor más bajo entre los muestreos de enero y marzo ($24,2 \pm 1,3$ °C) durante el afloramiento costero y su mayor valor entre los muestreos de mayo y junio ($28,6 \pm 1,5$ °C) (Tabla 6, Figura 15). La intensidad lumínica presentó una gran variación a lo largo del estudio (14.469-209.424 lux), con el mayor valor entre los muestreos de marzo y abril (148.694 ± 48.986 lux) (Tabla 6, Figura 15).

Al analizar los nutrientes se encontró que el amonio alcanzó su valor más alto en el muestreo de marzo (11 µg NH₄/L), mientras que en febrero, mayo y junio sus valores se encontraron por debajo del nivel de detección del método ($<3,10$ µg NH₄/L). Los nitratos alcanzaron su valor más alto en abril ($8,48$ µg N-NO₃/L), y el más bajo en mayo ($3,88$ µg N-NO₃/L); los nitritos presentaron su mayor valor en mayo ($1,56$ µg N-NO₂/L) y en junio se encontró por debajo del nivel de detección del método ($<0,70$ N-NO₂/L). Por último, los ortofosfatos presentaron su mayor valor en marzo ($6,85$ µg P-PO₄/L), disminuyendo en abril, mayo y junio hasta encontrarse por debajo del nivel de detección del método (<2 µg P-PO₄/L) (Figura 16).

Tabla 6. Resumen del comportamiento de variables ambientales durante el estudio. Abreviaturas, T.A: temperatura ambiente, V.V: velocidad del viento, H.R: humedad relativa, T: temperatura intermareal, I.L: intensidad lumínica. Los valores son promedios (± 1 D.E.; suma total para la precipitación) de los valores registrados entre uno y otro momento de muestreo, reflejando a lo que la comunidad algal estuvo sometida en ese período. Para la intensidad lumínica se calculó el promedio de los valores diarios máximos.

	27/12/17- 23/01/18	24/01/18- 04/03/18	05/03/18- 30/03/18	31/03/18- 25/04/18	26/04/18- 21/05/18	22/05/18- 21/06/18
T.A (°C)	28,4±1,6	28,0±1,6	28,2±1,3	28,4±1,3	28,4±1,7	28,8±1,6
V.V (m/s)	5,3±3,0	9,1±3,7	5,6±3,2	4,6±2,5	3,4±1,9	*
H.R (%)	66,2±8,1	58,3±5,8	65,4±8,6	67,1±6,2	72,8±7,5	71,7±7,2
Precipitación (mm)	1	1,6	0	0	31,4	7,8
T (°C)	27,4±1	24,2±1,3	26,7±1,2	27,4±1,1	28,1±1	28,6±1,5
I.L. (lux)	*	99.939±41.104	113.746±59.062	148.694±48.986	116.105±45.575	124.322±43.070

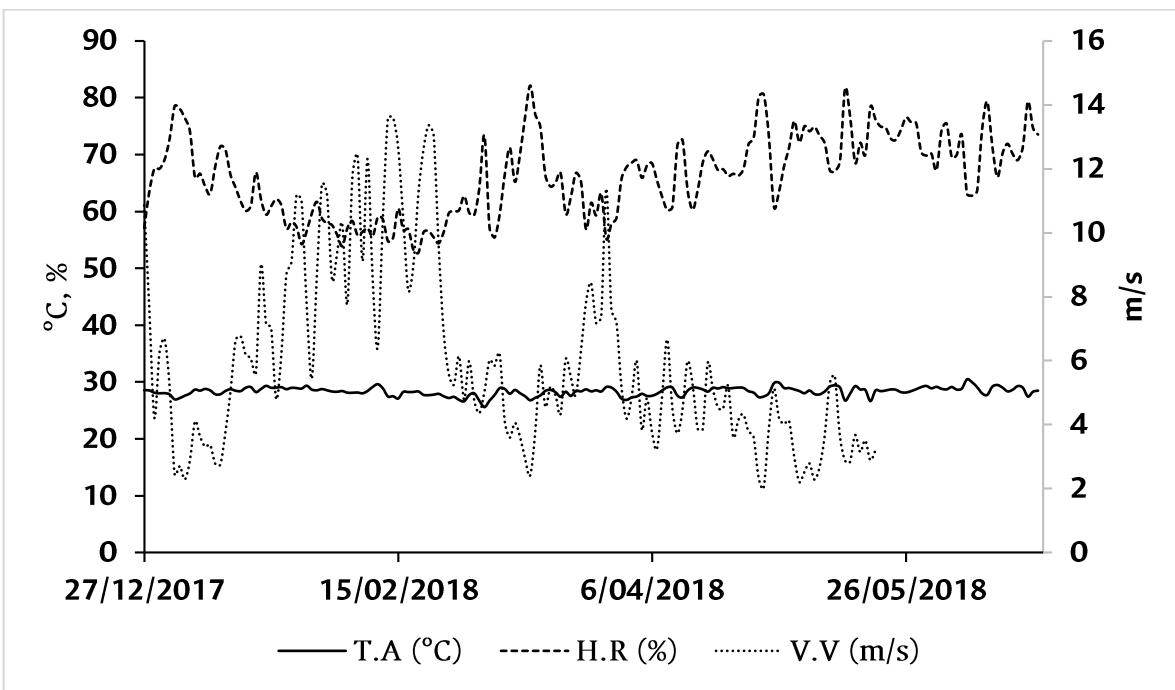


Figura 13. Variación de las variables atmosféricas registrada por la estación meteorológica de Punta Betín durante el período de estudio. La escala de la derecha corresponde a la velocidad del viento. Los valores corresponden a promedios diarios.

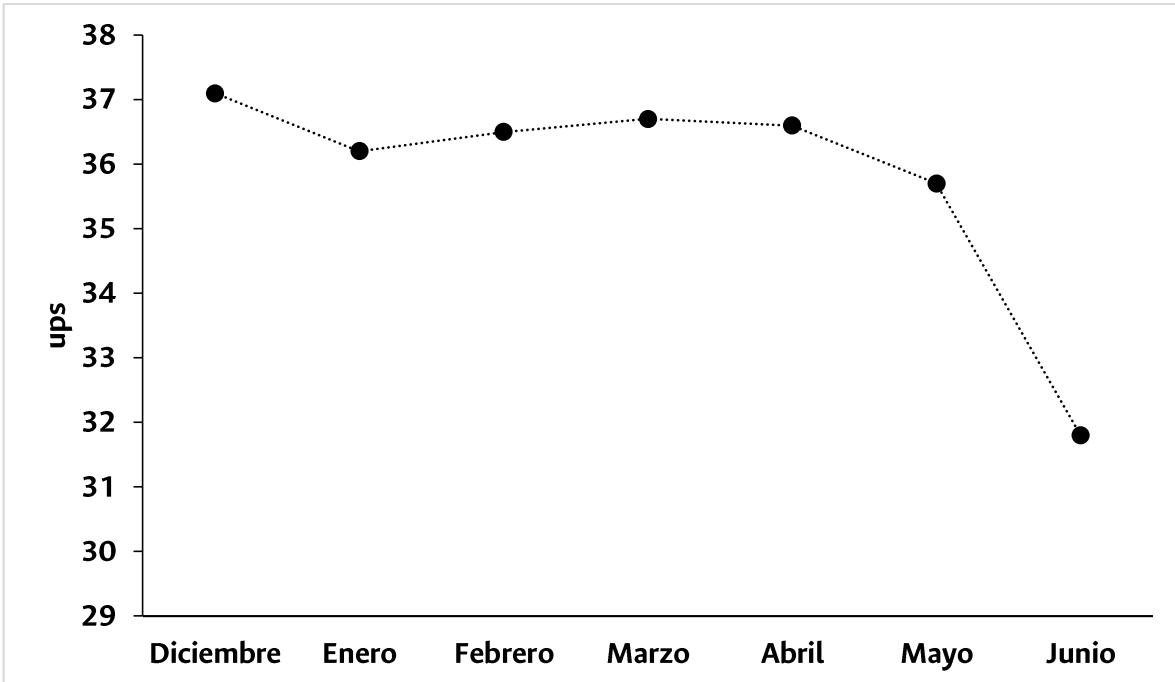


Figura 14. Variación de la salinidad medida *in situ* a través de los 7 muestreos.

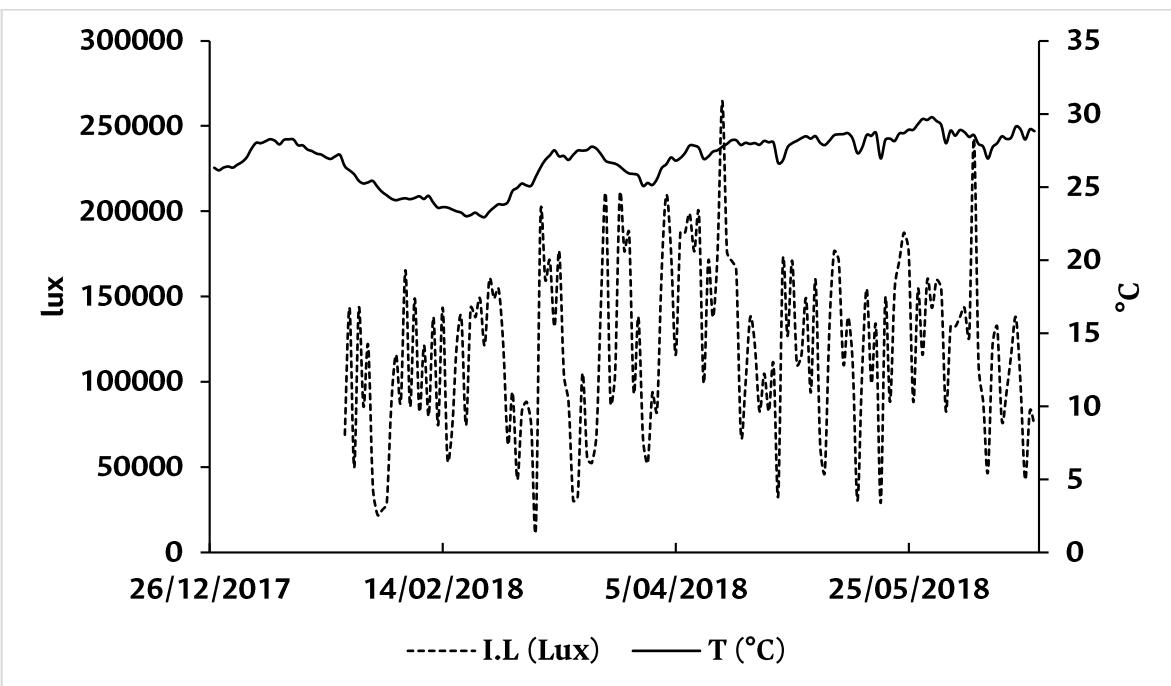


Figura 15. Variación de la temperatura y la intensidad de luz, medidas *in situ* en el intermareal con registradores electrónicos a través de los 6 meses de muestreo. Valores de temperatura son promedios diarios; para el caso de la luz son los valores máximos diarios.

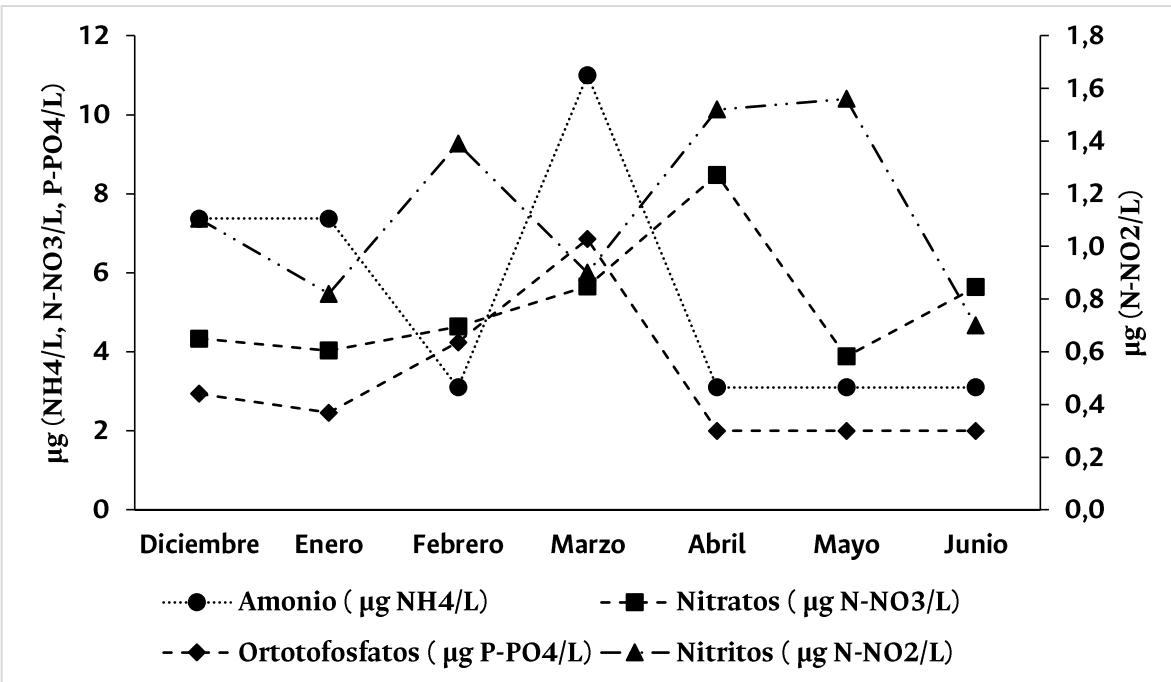


Figura 16. Variación de los nutrientes a través de los 7 muestreos.

Se analizó la relación entre la composición de la comunidad algal y variables ambientales en los tratamientos abiertos durante los meses de muestreo (diciembre-junio) (Anexo 3), mediante un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) (Tabla 7, Figura 17). Para el caso de la salinidad y los nutrientes, se tomaron los datos puntuales medidos una vez durante cada muestreo. Para las variables de registro continuo (atmosféricas de la estación meteorológica de Punta de Betín, y temperatura en el intermareal), se emplearon los valores promedios del día de cada muestreo; para la intensidad de luz en el intermareal se tomaron los promedios de los datos comprendidos entre las 6:00 am y 6:00 pm durante los días de muestreo. Los tres primeros ejes del ACC explicaron el 85 % de la variación (Tabla 7). En el lado izquierdo del primer eje (Figura 17), se observa enero y febrero, muestreos en los cuales la comunidad algal se asoció con altos valores de amonio y salinidad, y bajos valores de temperatura en el intermareal, intensidad lumínica y humedad relativa; las algas que influyeron más en esta variación principalmente en febrero fueron *Hypnea valentiae*, *Hypnea musciformis*, *Spyridia hypnoides*, *Centroceras clavulatum* y *Anadyomene stellata*. Por el contrario, en el lado derecho del primer eje se ubicaron los últimos meses de muestreo (mayo y junio), los cuales presentaron un comportamiento inverso con las variables ambientales en comparación con enero y febrero, estando el mes de mayo caracterizado por las algas *Wrangelia argus* y *Herphosiphonia bipinata*. En el segundo eje, en la parte inferior de la gráfica encontramos el inicio del periodo analizado (diciembre), durante este muestreo la composición de la comunidad algal se asoció con altos valores de velocidad del viento y temperatura ambiente y bajos valores de nitratos y nitritos, pero no se asoció con la abundancia de alguna especie de alga en particular; mientras abril y marzo se ubicaron en la parte superior de la gráfica, presentando un comportamiento inverso a diciembre, mostrando abril en mayor medida una relación con las algas *Colpomenia sinuosa* y *Dictyota crenulata* (Tabla 7, Figura 17).

Tabla 7. Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) entre la composición de especies de algas en el tratamiento abierto y variables ambientales (diciembre-junio). Las correlaciones en negrita indican los valores más altos de cada variable.

Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Valor propio	0,18	0,10	0,04
Variación (%)	48 (p=0,78)	25,7(p=0,16)	11,2(p=0,65)
Variación acumulada (%)	48	73,7	84,9
Correlación con variables ambientales			
Amonio	-0,49	0,01	-0,33
Nitratos	-0,06	0,44	-0,54
Nitritos	0,01	0,64	0,49
Ortotofosfatos	-0,34	0,33	0,12
Salinidad	-0,72	0,49	0,27
T	0,81	-0,23	-0,32
I.L	0,66	0,22	0,40
T.A	0,26	-0,55	-0,20
V.V	-0,49	-0,78	0,07
H.R	0,68	0,35	-0,53

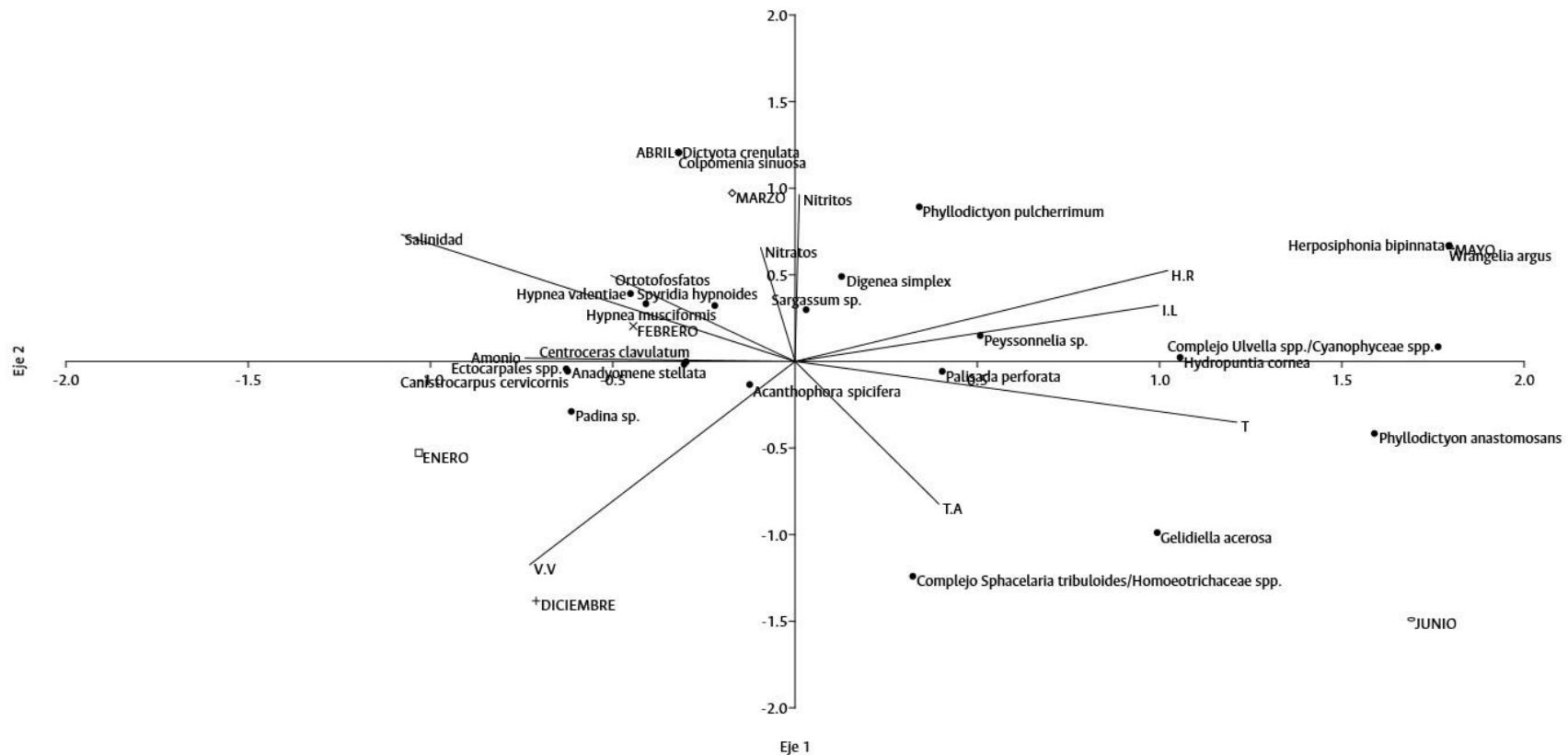


Figura 17. Grafica del Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) entre la composición de especies de algas en el tratamiento abierto y variables ambientales (diciembre-junio). Las líneas muestran la dirección en la que las variables ambientales están aumentando sobre su valor promedio. Los puntos muestran tanto la ubicación de la comunidad algal en cada uno de los meses de muestreo, como la dirección de aumento del promedio de la abundancia de las especies (en relación con el centro de la gráfica).

MORTANDAD ALGAL

Mientras transcurría el experimento y se esperaba encontrar un efecto visible de la herbivoría sobre la comunidad algal, ocurrió un control ambiental sobre ellas. En el muestreo del mes de mayo se evidenció una mortandad de algas. En el tratamiento abierto en abril la cobertura fue de $95,4 \pm 4,3\%$, que disminuyó en mayo a $83,8 \pm 7,5\%$, y continuó descendiendo en junio hasta $67,6 \pm 18,8\%$ (Figura 18).

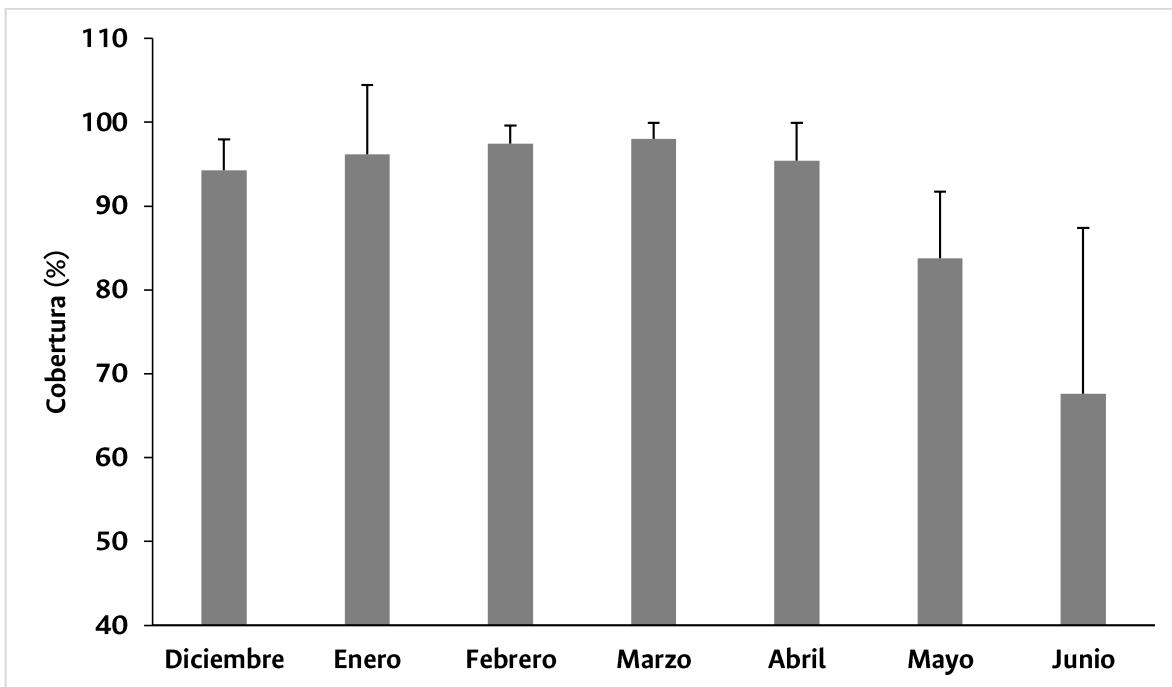


Figura 18. Cobertura algal durante todos los meses de muestreo, en el tratamiento abierto (Media \pm I.C.). Nótese que es la continuación de la Fig. 3, incluyendo mayo y junio, cuando se presentó mortandad algal.

Al analizar la mortandad por cada grupo funcional en el tratamiento abierto, se evidenció que las AF fueron las que presentaron la mayor disminución en cobertura pasando de $83,8 \pm 11,7\%$ en abril a $67 \pm 8,3\%$ y $56,4 \pm 22,6\%$ en los meses de mayo y junio respectivamente. Simultáneamente, al disminuir las AF, se hicieron más evidentes las ACI, cuya cobertura se había registrado inicialmente de $3,6 \pm 1,9\%$ en abril, mientras que su valor más alto fue registrado en mayo $8,6 \pm 2,2\%$, aunque volviendo a disminuir en junio con $1,1 \pm 2,3\%$. Lo mismo sucedió con las AC, que pasaron en abril de $3 \pm 1,4\%$, a $3,9 \pm 4,2\%$ en mayo, y disminuyendo

nuevamente en junio $3,1 \pm 3,6\%$. Las AFIL presentaron variaciones más erráticas, pero en general tendieron a incrementar entre mayo ($4,6 \pm 4,5\%$) y junio ($7,1 \pm 11,5\%$) (Figura 19).

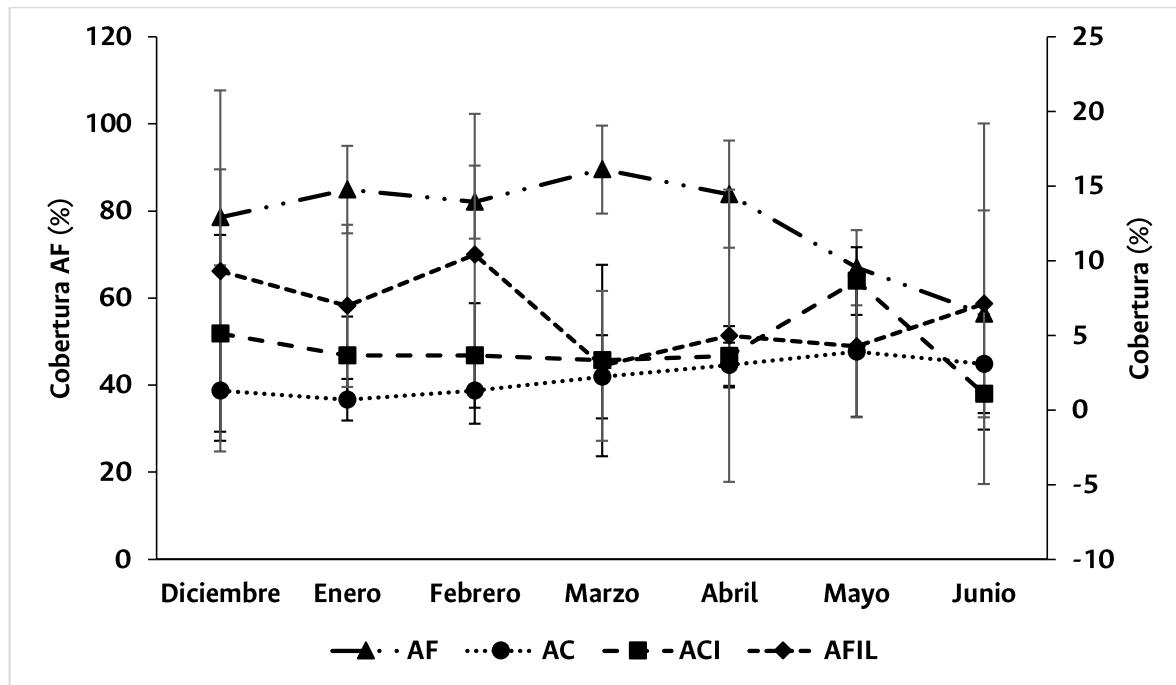


Figura 19. Cobertura algal de los grupos funcionales durante todos los meses de muestreo, en el tratamiento abierto. Código de los grupos funcionales como en la Figura 4. Escala de la izquierda es para AF, y la de la derecha para los otros grupos funcionales (Media ± 1 I.C.). Nótese que es la continuación de la Fig. 5, incluyendo mayo y junio, en que se presentó mortandad algal.

La causa evidente de esta disminución considerable de las coberturas algales fue la desecación, pues se observaron restos algales resecos y con pérdida de color en el mesolitoral superior, donde se ubicaron los experimentos, mientras que las algas del mesolitoral inferior, siempre bañadas por el mar, no se vieron afectadas. La desecación se debió a la coincidencia por varios días de baja velocidad del viento y por lo tanto del oleaje que baña el mesolitoral superior, además por la ocurrencia de mareas bajas durante el mediodía, que por la alta insolación a esas horas, produjeron altas temperaturas, especialmente los días 4 a 5 de mayo y 20 a 21 de mayo (Figura 20). El registrador electrónico de temperatura y luz ubicado en una de las jaulas mostró que las temperaturas en esos días alcanzaron valores entre 33 y 35 °C, las mayores de todo el estudio. Las intensidades de luz, aunque altas, no fueron las más altas, pero debido a la baja marea y el poco oleaje, pudieron hacer incrementar considerablemente la temperatura.

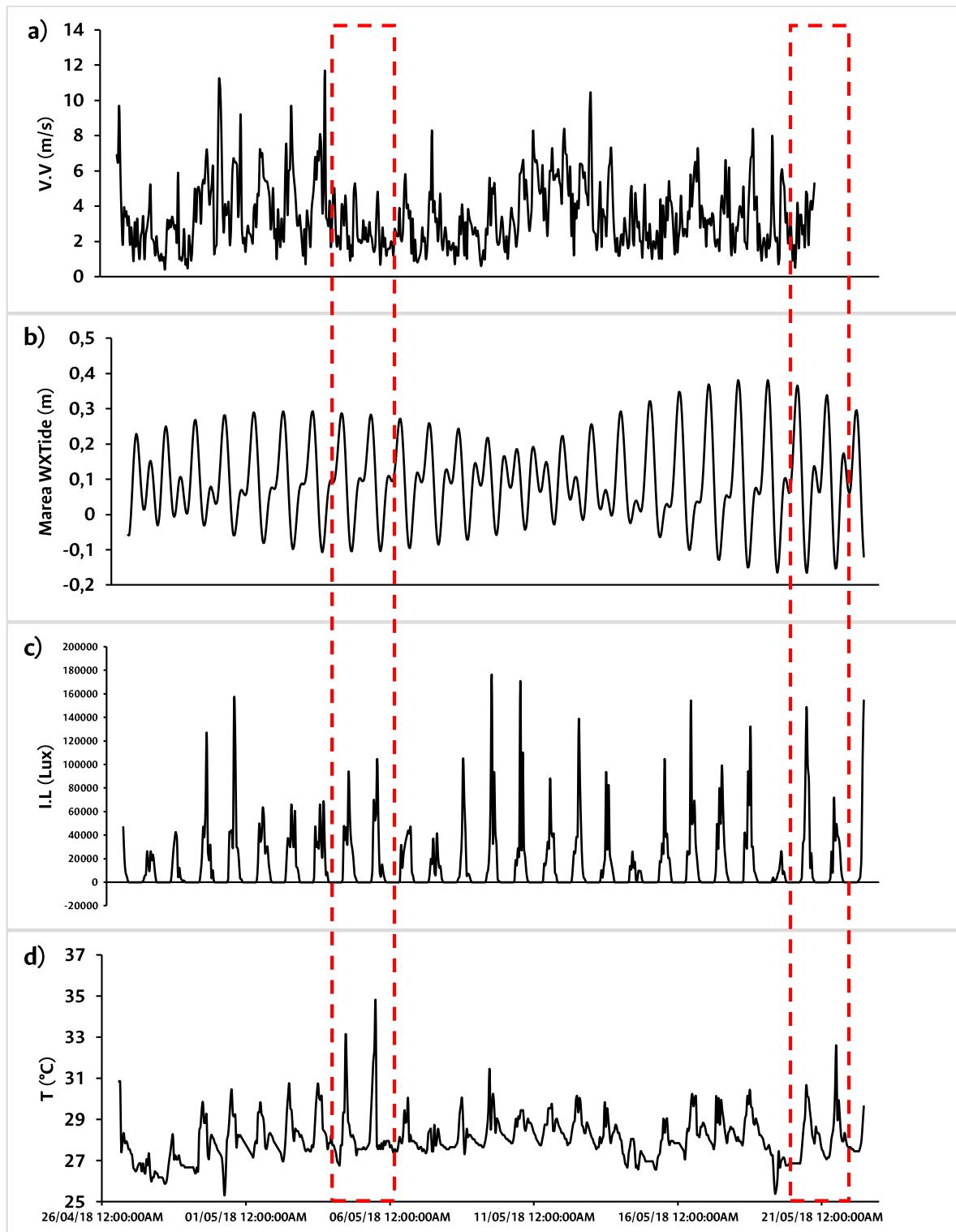


Figura 20. Variación de la a) velocidad del viento (m/s), b) nivel de marea astronómica (m), c) intensidad lumínica (lux) y d) temperatura (°C), entre el 25 de abril y el 22 de mayo del 2018. La velocidad del viento se obtuvo de la estación meteorológica de Punta de Betín, la marea de WXTide 32 (ver métodos). La intensidad lumínica y la temperatura se midieron in-situ cada media hora con un registrador electrónico.

Cambios en la comunidad algal por control ambiental

Para evidenciar cambios en la comunidad algal tras la mortandad masiva de AF, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) en los tratamientos abiertos durante todos los muestreos (diciembre a junio) (ver Figura 21). Este análisis mostró una ligera segregación, con algunas excepciones, en la composición y abundancia de las especies entre las unidades experimentales de mayo a junio, en relación con diciembre a abril (ANOSIM, $R=0,111$, $p=0,023$). Se evidenció una disimilaridad significativa entre los dos últimos meses de muestreo (mayo y junio), con los demás meses (ANOSIM, $R>0,2$, $p<0,05$) (Figura 21), debido a que las especies *Lithophyllum* sp., *Peyssonnelia* sp., y el complejo *Sphacelaria tribuloides/Homoeotrichaceae* spp., contribuyeron a la cobertura algal de los meses posterior a al evento de mortandad.

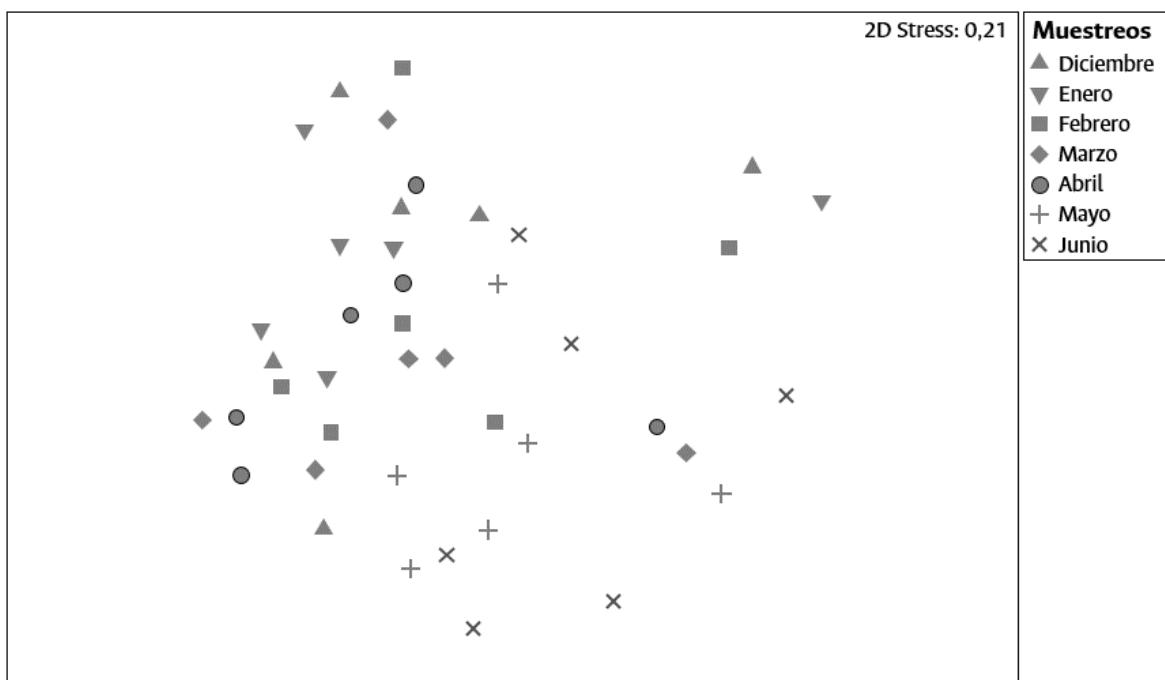


Figura 21. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), realizado con base a la disimilaridad de Bray-Curtis, dependiendo de los muestreos en los tratamientos abiertos. (Datos con una transformación angular).

DISCUSIÓN

De manera general, este estudio confirma la influencia de variables como la baja temperatura y subsidio de nutrientes provenientes del afloramiento costero sobre la comunidad algal intermareal durante la época seca (Bula-Meyer, 1977; 1990; Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira, 2002). Durante exploraciones previas al montaje de los experimentos era notoria la menor cobertura algal, que entre diciembre y enero de 2017 aumentó notoriamente, cuando se inició el afloramiento costero. Se estima que la comunidad algal tarda entre 7 y 30 días en responder a las variaciones físico-químicas asociadas con el afloramiento (Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira, 2002). El florecimiento algal involucra tanto aumento del número de especies, como crecimiento de los individuos entre 2 a 4 veces (Bula-Meyer, 1990). Estos efectos fueron notorios durante los meses de febrero y marzo de 2018, en los cuales se encontraron las mayores coberturas algales en los tratamientos abiertos. El ligero descenso de la cobertura en abril puede ser atribuido al cese del afloramiento costero, que concuerda con el inicio de la elevación de las temperaturas en el litoral por encima de los 28 °C al mediodía (Figura 20d). Es conocido que durante la estación húmeda menor (mayo-junio) y húmeda mayor (septiembre-noviembre) el afloramiento costero se detiene, debido a la caída de los vientos alisios y la llegada de las cálidas aguas de la contracorriente de Colombia, y en este periodo la biomasa algal disminuye considerablemente, tanto en el mesolitoral como en el infralitoral, suceso que es más notorio en la estación húmeda mayor, y atribuido en general a las altas temperaturas del agua (Bula-Meyer, 1990).

El predominio de las AF durante los meses de muestreo coincide con lo reportado por Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira (2002) en un arrecife de coral rocoso de 9 a 12 m de profundidad en la bahía de Chengue. El grupo, catalogado por los autores como macroalgas, presenta un patrón estacional bimodal, en el cual aumentan sus coberturas durante la época de afloramiento (febrero y agosto) y disminuyen durante la época de lluvia (abril-junio y octubre a diciembre), presentando una relación inversa con los céspedes algales. Esta estacionalidad de las AF, podría estar relacionado principalmente con la variación en la temperatura, en comparación con otros

factores como la salinidad y la turbidez (Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira, 2002), ya que los cambios térmicos afectan directamente el protoplasma de las macroalgas y alteran el ambiente físico y biológico, limitando así mismo la productividad primaria (Kinne, 1970). Por el contrario, los céspedes algales compuesto principalmente por algas filamentosas, aumentan sus coberturas durante la época de lluvia cuando las condiciones son adversas, debido a que algunas especies presentan adaptaciones morfológicas, que le permiten mayor tolerancia a altos niveles de estrés, mayor retención de partículas de sedimentos proveniente de los ríos y acumulación de materia rica en fosforo orgánico, elemento importante para su crecimiento (Kendrick, 1991; Airolidi y Virgilio, 1998; Purcell, 2000; Purcell y Bellwood, 2001).

Según Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira (2002), las ACI y las AC presentan variaciones en su cobertura a lo largo de todo el año sin evidenciarse un patrón. En la presente investigación, desarrollada en la temporada de afloramiento costero, estos grupos funcionales presentaron las coberturas más bajas, las ACI no presentaron un comportamiento claro, coincidiendo a lo reportado por Díaz-pulido y Garzón-Ferreira (2002), mientras las AC aumentaron gradualmente entre diciembre a abril.

Efecto de los tratamientos

Se evidencio un efecto significativo de los tratamientos solamente en las ACI y las AFIL. Pero, sin embargo, hubo efectos asociados a la presencia de las jaulas que no permitieron concluir la influencia directa de la herbivoría sobre estos tipos de algas, algunos autores han reportado que las jaulas pueden disminuir la intensidad lumínica, el flujo de agua, afectar el movimiento del aire e influir en el comportamiento de los organismos (Connell, 1974; Virnstein, 1978; Dayton y Oliver, 1980; Hall, et al., 1990), lo cual puede repercutir en las coberturas algales. Sin embargo, se notó una tendencia significativa al incremento en la cobertura de las ACI en los tratamientos con *C. pica*, en relación con los tratamientos abiertos, lo cual podría indicar que el pastoreo ejercido por esta especie sobre otro grupo funcional de algas, estaría beneficiando el desarrollo de las ACI (*Lithophyllum sp.*).

Paine y Vadas (1969) y Vine (1974) afirman que las ACI requieren de pastoreo para su establecimiento y persistencia. Estos resultados coinciden con lo reportado por Paine (1980), el cual encontró una relación inversa entre el crecimiento excesivo de las algas incrustantes (*Bossiella*, *Lithothamnium*, *Lithophyllum* y *Mesophyllum*), en las conchas de las lapas *Acmaea mitra* y la influencia combinada del pastoreo del chiton *Katharina tunicata* con la presencia del alga *Hedophyllum*. Estos factores presentaron una relación positiva con la supervivencia de las algas incrustantes después de 3 meses, lo que el autor se lo atribuye a que, en ausencia de herbivoría, este tipo de algas se vuelven demasiado grandes, cubiertas por diatomeas formadoras de cadenas, *Ulva* y *Halosaccion*, y posteriormente mueren. Randall (1964) encontró en el contenido estomacal de *C. pica* partículas calcáreas y detritos, entre ellos trozos de conchas y fragmentos de algas calcáreas como *Halimeda*, lo cual podría evidenciar que *C. pica* se estaría alimentando o pastoreando sobre las ACI.

En el caso de Santa Marta, se insinúa, pero no se demuestra inequívocamente, un favorecimiento de las ACI por la presencia de *C. pica*. Otros estudios han comprobado la influencia positiva de los herbívoros y las ACI. Es el caso del de Steneck (1982), que, en ambientes submareales en el Golfo de Maine, encontró que la lapa *Acmaea testudinalis* se asienta y se alimenta preferiblemente de la ACI *Clathromorphum circumscriptum*, encontrándose la abundancia de ambas correlacionada positivamente. *A. testudinalis* posee una rádula adaptada para alimentarse de *C. circumscriptum*, el cual es un alimento de bajo contenido calórico pero muy abundante en su zona de distribución, que adicionalmente le proporciona una mejor sujeción al sustrato. Cuando la lapa se alimenta de *C. circumscriptum*, elimina epifitas potencialmente letales para esta, pero el alga no se ve afectada por el pastoreo debido a que posee un tejido protector grueso sobre la región de crecimiento, y la tasa de eliminación de células por parte de los herbívoros coincide con la tasa de producción de células de *C. circumscriptum*; de igual forma, esta alga posee sus estructuras reproductivas cubiertas bajo la superficie, por lo que el daño generado por el pastoreo es mínimo. Sin embargo, encontró que el erizo de mar *Strongylocentrotus droebachiensis* pareció no tener un efecto importante sobre *C. circumscriptum*.

De otro lado, aunque en este estudio no hubo efecto claro de la remoción de herbívoros sobre ningún tipo de alga, otros estudios sí han demostrado su detrimento, especialmente de ACI, en favor de otros grupos de algas. Por ejemplo, Himmelman *et al.* (1983), encontraron en la costa norte del estuario de San Lorenzo, Québec, que cuando se redujo la densidad del erizo de mar *S. droebachiensis* en zonas dominadas por el alga coralina *Clathromorphum*, estas fueron cubiertas en un mes por diatomeas, y a los dos meses las diatomeas por el alga *Ulvaria obscura*, seguida de otras especies de AF e invertebrados. Por su parte, el estudio de Fletcher (1987) en la costa este de Australia, encontró que el efecto de la remoción de herbívoros depende del tipo y especie. La remoción del erizo de mar *Centrostephanus rodgersii* y/o de tres especies de lapa (*Patelloida alticostata*, *Patelloida mufria* y *Cellana tramoserica*), generó un incremento en las coberturas de algas no costosas, a costa de las ACI *Lithothamnion*, *Melobesia* y *Neogoniolithon*. En cambio, este efecto no se observó al remover los gasterópodos turbinarios *Australium tentiforme* y *Turbo torquata*. Esto llevó a concluir que el pastoreo de los invertebrados, principalmente el erizo *C. rodgersii*, es necesario para el desarrollo de las algas calcáreas incrustantes, al igual que para la presencia de invertebrados como las lapas. Con estos resultados se evidencia la compleja relación funcional entre organismos, mostrando que los efectos de la herbivoría podrían no ser siempre lineales (Fletcher, 1987).

Adicionalmente se han identificado que las ACI liberan señales de asentamiento que atraen a los herbívoros. Barnes y Gonor (1973), encontraron que las larvas del quitón *Tonicella* se asentaban casi exclusivamente en algas coralinas, y este comportamiento era generado por un extracto de las algas soluble en el agua. Morse *et al.* (1979) identificaron químicamente un conocido neurotransmisor de vertebrados (γ -aminobutírico) en algas coralinas costosas y demostraron que induce el asentamiento de herbívoros. En este caso se evidencia un mutualismo entre ambos (herbívoros-ACI), mediante el cual los herbívoros dominantes protegen a las algas coralinas del crecimiento excesivo por algas carnosas (Paine, 1980).

De otro lado, a pesar de que en los controles abiertos había acceso libre a todos los herbívoros, hubo una menor cobertura de ACI en relación con el tratamiento de adición de *C. pica*. Como la

abundancia natural de *C. pica* en el área de estudio es muy baja por sobre pesca, esto podría indicar que las otras especies de herbívoros presentes en el intermareal rocoso no favorecen las ACI. El erizo *Echinometra lucunter*, y los pequeños gasterópodos herbívoros *Rhombinella laevigata* y *Echinolittorina meleagris*, puede que no se alimenten de las epifitas, o de sus algas competidoras, por lo cual no se evidenciaría un efecto importante en estos tratamientos sobre las ACI. Adicionalmente *E. lucunter* podría estar pastoreando de forma excesiva al alga incrustante *Lithophyllum sp.*, ya que se ha reportado un alto porcentaje de sedimento de carbonato de calcio en su contenido estomacal, lo cual podría sugerir que las algas epi y endolíticas son parte fundamental de su dieta (McClanahan y Muthiga, 2007).

Para el caso de las AFIL, se encontró una baja cobertura en las jaulas completamente cerradas (inclusión y exclusión), mientras las coberturas más altas se estimaron en los tratamientos controles (abierto y control metodológico). Esto indica un efecto negativo de la presencia de la jaula cerrada. Sin embargo, es posible que este efecto tenga una base biológica; por un lado, *C. pica* podría estar consumiéndolas predominantemente (Randall, 1964). Por el otro, en ausencia de herbívoros la proliferación de otras algas podría desfavorecer las AFIL. Lewis (1986), Miller y Hay (1998) y Smith et al. (2010), estudiando la herbivoría sobre comunidades algales asociadas y su efecto sobre los arrecifes de coral, han encontrado una disminución en las coberturas de algas filamentosas en aquellos tratamientos en los cuales han sido excluidos los herbívoros. Inicialmente reportaron un aumento de algas filamentosas oportunistas que posteriormente fueron vencidas y reemplazadas por diversas especies de algas frondosas que proliferan por falta de depredadores.

En conclusión, no se evidenció un efecto de herbivoría por parte de *C. pica*, sobre la comunidad algal del mesolitoral superior, al menos en las escalas espaciales, temporales y de densidad y tallas de *C. pica* usadas, indicando que quizás este caracol no es una especie clave actualmente, como se ha venido afirmando (Ballesteros et al., 2013). De hecho, autores como Macussi y Deepananda (2013) afirman que el concepto de especie clave no puede aplicarse a las comunidades tropicales asociadas a los litorales rocosos, teniendo en cuenta que estos ecosistemas se presentan una gran cantidad de efectos indirectos, requisitos de alimentos superpuestos y una depredación difusa debido a diversos factores que pueden enmascarar el efecto de una especie.

En el presente estudio se empleó una densidad alta de *C. pica* en comparación con lo registrado para litorales rocosos del mar Caribe en estudios previos (Castell, 1987; Debrot, 1990a; Debrot, 1990b; Schmidt *et al.*, 2002; Toller y Gordon, 2005; Osorno, 2005, Osorno y Díaz, 2006; Osorno y Gil, 2009; García *et al.*, 2011; Correa *et al.*, 2012; Daza-Guerra *et al.*, 2018). Se emplearon individuos de tamaños pequeños (<41,3 mm) según la categoría propuesta por Robertson (2003), Osorno (2005) y Osorno y Díaz (2006), teniendo en cuenta que estos son los tamaños más frecuentes actualmente en los litorales rocosos colombianos (Osorno, 2005; Osorno y Díaz, 2006) y en nuestra área de estudio (Daza-Guerra *et al.*, 2018), ya que la explotación de este recurso se centra en ejemplares de tallas medianas (41,3-73,3 mm) y grandes (>73,3 mm), las cuales se han reducido en las últimas décadas (Osorno y Díaz, 2006; Osorno *et al.*, 2009; Osorno *et al.*, 2012). Randall (1964) analizó el contenido estomacal de 40 individuos de *C. pica* con tallas entre 25 y 70 mm, afirmando que el tamaño del caracol y su estructura radular le limitan físicamente la ingesta de algas de gran tamaño y textura firme, por lo cual, al dominar ejemplares de tallas pequeñas, el control descendente que podrían haber ejercido en el pasado ejemplares de tallas grandes sobre la comunidad macroalgal no se podrían evidenciar en la actualidad como consecuencia a la sobreexplotación de este recurso.

Por su parte, la importancia que poseen las algas para *C. pica* radica en que es una especie básicamente herbívora-detritívora (Robertson, 2003), además de que ofrecen refugio ante depredadores y la desecación (Robertson, 2003). Su dieta consiste primordialmente de algas, tanto macroscópicas como microscópicas (Randall, 1964). Según Castell (1987), es posible que exista un cierto grado de selectividad por parte de *C. pica* en cuanto al alimento, puesto que la diversidad de especies de algas en la comunidad del litoral rocoso suele ser mayor que la hallada en los contenidos estomacales. La textura, no palatabilidad y/o toxicidad de ciertas algas (Dawes, 1981) pueden jugar un papel importante en la selectividad alimenticia de *C. pica* (Osorno, 2005).

Temporalidad

Se observó una variación significativa en el tiempo en las ACI, AC y las AFIL. Las AC y las ACI coincidieron al presentar coberturas más bajas en diciembre, cuando se está iniciando la temporada de afloramiento costero, y las AC aumentaron gradualmente hasta alcanzar su

mayor valor en abril. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, autores como Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira (2002), en un estudio realizado en un arrecife de coral en la bahía de Chengue, han afirmado que las coberturas de las algas costrosas (*Coralinas* y *Peyssonnelia* spp.) varían a lo largo del año sin presentar un patrón claro. Las algas costrosas (ACI y AC), son características de los intermareales rocosos y submareales profundos de todo el mundo, cubriendo principalmente el sustrato desnudo (Bosence, 1983; Dethier, 1994). El aumento gradual de la cobertura de las AC a lo largo de los meses puede ser debido a que son algas de crecimiento lento en comparación con la mayoría de las macroalgas (Dethier, 1994). Mientras que muchas macroalgas crecen cm o m por año, la mayoría de algas costrosas presentan un crecimiento <1 cm por año; adicionalmente al crecimiento lento y bidimensional de las algas costrosas, otros organismos crecen por encima de estas afectando la captación de luz y nutrientes (Dethier y Steneck, 2001).

Las AFIL presentaron su mayor cobertura en diciembre, la que posteriormente desciende hasta alcanzar su valor más bajo en abril. Estos resultados coinciden con lo encontrado por Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira (2002), en el cual los céspedes disminuyen sus coberturas durante el afloramiento costero y aumentan durante la época de lluvia, comportamiento inverso al reportado para los demás grupos funcionales, debido a que algunas especies de algas filamentosas presentan adaptaciones morfológicas que le permiten tolerar las condiciones adversas al finalizar el fenómeno de afloramiento costero (Kendrick, 1991; Airoldi y Virgilio, 1998; Purcell, 2000; Purcell y Bellwood, 2001). Cabe resaltar que en la categoría céspedes de Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira (2002), incluyen como una de las especies dominantes a *Oscillatoriaceae* spp., lo cual es similar a lo encontrado en la presente investigación (*Oscillatoriales* sp1, *Oscillatoriales* sp2, Anexo 1) para el grupo de las AFIL. La disminución gradual de las AFIL durante esta época es atribuida a una disminución en la temperatura del agua, la cual favorece la formación de los bosques de macroalgas durante los meses de afloramiento costero (Bula-Meyer, 1990), que en este caso son las AF.

Interacción Tratamiento x Tiempo

Las AF mostraron que la diferencia entre tratamientos varía con el tiempo, pero solo hubo diferencias significativas entre los tratamientos abierto y control metodológico durante

diciembre. Ya que en este momento se inició el experimento, todavía no podría haber efectos, por lo cual estas diferencias pueden ser debido a características propias del sustrato y a las coberturas algales iniciales donde se instalaron los tratamientos. Además, algunas especies pertenecientes a este grupo funcional como lo son *Sargassum* spp., *Dyctiota* spp., *Padina* spp., entre otras, son poca apetecidas por herbívoros, posiblemente debido a los metabolitos secundarios que producen (Bula-Meyer, 1990).

Fauna acompañante

En el presente estudio *E. lucunter* fue el invertebrado herbívoro que presentó la mayor densidad, siendo esta inferior a la reportada por Osorno (2005) para el área de Santa Marta y PNNT (9,56 ind/m²). Esta especie es abundante en los litorales rocosos tropicales del Atlántico, desde la zona intermareal hasta los 45 m de profundidad (Hendler et al., 1995). Estos organismos son herbívoros generalistas que se alimentan principalmente de macroalgas y ocasionalmente consumen invertebrados (corales, moluscos y esponjas) (McClanahan y Muthiga, 2007).

Reyes-Luján et al. (2015) analizaron el contenido estomacal de ejemplares de *E. lucunter* en la ensenada de Turpialito, Venezuela, encontrando que las algas con mayor biomasa anual fueron *Halimeda opuntia*, *Acanthophora spicifera*, *Sargassum vulgare* y *Centroceras clavulatum*; mientras los ítems alimentarios que aparecieron con mayor frecuencia fueron las algas filamentosas *Sphacelaria* sp. y *Herposiphonia* sp. y la foliácea *Dictyota* sp. En cuanto a invertebrados, encontraron esponjas, moluscos bivalvos y crustáceos cirrípedos. *E. lucunter* es una de las especies más abundantes de los litorales rocosos del Caribe colombiano, y una de los principales competidores por espacio con *C. pica* en el intermareal; se ha evidenciado que en los litorales rocosos en los cuales se presentan altas densidades de *E. lucunter*, el gasterópodo *C. pica* se encuentra escaso (Osorno, 2005).

En cuanto a los invertebrados carnívoros presentes en el área de estudio se encontraron los gasterópodos *P. patula* y *S. rustica*, cercanos a las densidades estimadas por Osorno (2005), para Santa Marta y el PNNT. Ambas especies han sido registradas como principales depredadoras de *C. pica* (Randall, 1964; Debrot, 1990a). Randall (1964) registró un individuo de *P. patula* de 35 mm alimentarse de un *C. pica* de 37 mm; y Osorno (2005) estimó una correlación positiva entre *C. pica* y *P. patula*, sugiriendo que la presencia de *C. pica* determina aparentemente la de *P. patula*,

lo que quiere decir que a mayor abundancia de *C. pica*, más individuos de *P. patula* estarán presentes en la comunidad. De igual forma dicha autora encontró una correlación estadísticamente significativa de *S. rustica* con *C. pica*.

Composición de especies y tratamientos experimentales

Al analizar la relación entre los factores (tratamientos, tiempo y bloques) y las coberturas de las diferentes especies de algas, se evidenció también que los tratamientos no presentan un efecto significativo sobre la composición de la comunidad algal. Por el contrario, el factor bloques el cual es una variable aleatoria, y sus interacciones con las demás variables, si mostraron un efecto sobre las coberturas algales, indicando que la disposición de las jaulas dispersas en el mesolitoral pudo haber abarcado diferentes características del sustrato como pequeñas hendiduras, grietas, hoyos y canales, los cuales crean condiciones particulares que generan una gran variedad de microhábitats, modificando la composición de especies a pequeña escala (McGuinness y Underwood, 1986; Ardito y García, 2009). Cabe resaltar que en el presente estudio se buscó elegir zonas homogéneas en el litoral rocoso, evitando grietas de gran tamaño y pozas intermareales, pero no se midieron características propias de cada bloque experimental.

Igualmente, el factor tiempo y sus interacciones, presentó un efecto significativo con el comportamiento de la comunidad algal. Debido a que algunas de las especies de AF, ACI y AC presentaron bajas coberturas y algunas completamente ausentes durante los primeros meses de muestreo (diciembre, enero), y las más altas coberturas durante los meses posteriores (febrero a abril), patrón contrario a lo observado con algunas especies de AFIL. Este aumento de las AF durante el fenómeno de afloramiento costero, y la alternancia estacional con AFIL, coincide con lo reportado por Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira (2002).

Relación con las variables ambientales

Durante los meses posteriores al inicio del afloramiento costero (enero-febrero), se observó una fuerte correlación con altos valores de salinidad y por el contrario bajas temperaturas en la zona intermareal, evidenciando que las variaciones en las características fisicoquímicas del agua generadas por este fenómeno se acentúan durante este periodo. Estos resultados coinciden con

lo reportado en el PNNT por Bula-Meyer (1990), en la bahía de Santa Marta, por Mancera *et al.* (2013b) y en los arrecifes de corales someros de la bahía de Chengue por Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira (2002).

Enero y febrero también mostraron una correlación positiva con el amonio (NH_4^+), a pesar de que marzo presentó el valor más alto de este nutriente durante el estudio, siendo superior a lo reportado para la bahía de Gaira ($7,84 \mu\text{g-at/L}$) por Campos *et al.* (2004) y en la bahía de Santa Marta ($7,68 \mu\text{g-at/L}$) por Mancera *et al.* (2013b). Independientemente a presentarse estos valores puntuales elevados durante el afloramiento costero, los autores reportan promedios generales de amonio (NH_4^+) menores en la época seca en comparación con la época de lluvia, lo cual es atribuido a que este nutriente es consumido principalmente por el fitoplancton (Furnas, 1992; Mancera *et al.*, 2013b), mientras el aumento en la época de lluvia está influenciado por la entrada por escorrentía de compuestos orgánicos nitrogenados, que al oxidarse en presencia de altas concentraciones de oxígeno, genera como primer producto inorgánico la forma reducida de NH_4^+ (Franco-Herrera, 2005; Pinto, 2005; Mancera *et al.*, 2013b).

La luz es un factor importante en el control ascendente, que alimenta gran parte de la producción primaria a nivel global. Se ha evidenciado la luz como limitante de la producción bentónica primaria en ecosistemas submareales en los cuales los efectos del estrés térmico y desecación son bajos (Ruiz y Romero, 2001; Harley, 2002). Al afectar la producción primaria, se genera un impacto sobre los otros niveles tróficos; herbívoros y depredadores (Hopkins, 1976; Hill *et al.*, 1995). Autores como Bula-Meyer (1990), afirman que la luz no es un factor limitante en el desarrollo de la comunidad algal en PNNT, debido a que la perturbación por alta temperatura que se presenta al finalizar el afloramiento costero ocurre en la zona intermareal y aguas someras claras. Pero se ha reportado que el aumento de la intensidad lumínica también puede generar estrés térmico y desecación en los litorales rocosos, lo cual puede afectar los organismos que habitan en el intermareal (Knox, 2001). Como consecuencia, la correlación entre la irradiación y la producción o abundancia tienden a ser negativas, como se evidencia en los meses de enero y febrero, principalmente en el supralitoral. Rivas (2013), mediante estudios experimentales en Valdivia, Chile, observó que factores como la temperatura y la

radiación son más estresantes para las algas del mesolitoral e infralitoral, mientras las algas del supralitoral son más tolerantes al efecto de estas variables.

Por el contrario, los meses de mayo y junio presentaron una relación inversa con las variables ambientales en comparación con los meses de enero y febrero, lo cual evidencia el cese del fenómeno de afloramiento costero y el inicio de las lluvias menores (Bula-Meyer, 1990; Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira, 2002), repercutiendo en las coberturas algales en los litorales rocosos del PNNT (Bula-Meyer, 1990). Al analizar el comportamiento de las especies de algas con relación a los muestreos, se observó que la especie *H. musciformis* se correlacionó con enero y febrero, debido a que presentó las coberturas más altas durante estos meses a pesar de reportarse en todos los muestreos. Cabe resaltar que algunos estudios han reportado esta especie solo en octubre durante época de lluvia en la bahía de Chengue (Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira, 2002). En Punta la Loma esta especie fue observada durante las dos épocas climáticas, principalmente durante la época de lluvia (García y Díaz-Pulido, 2006), y de igual forma en Punta la Loma y Nenguange esta especie se reportó a lo largo de todo el año, presentando mayores coberturas en julio y diciembre (Márquez y Patiño, 1986). En el caso de la especie *W. argus*, que en el presente estudio solo se presentó durante el mes de mayo, Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira (2002) y García y Díaz-Pulido (2006), la reportan en las dos épocas climáticas, para la bahía de Chengue y en Punta la Loma respectivamente; lo anterior podría indicar que estas especies no caracterizan una época climática en específico y que otras variables ambientales o biológicas podrían estar influenciando su desarrollo.

Mortandad algal

Posterior al muestreo de abril se presentó una mortandad de algas, principalmente de AF, en el mesolitoral superior del litoral rocoso de la ensenada de Bonito Gordo que repercutió en los meses siguientes (mayo y junio). Este evento se observó en litorales aledaños como se pudo constatar simultáneamente en el intermareal rocoso de Granate, y de manera recurrente en abril de 2019 (*obs. per.*). En ambos lugares se observó *Sargassum* spp. con sus hojas quemadas y bajas coberturas algales en general (Ver

Anexo 5). Bula-Meyer (1990) afirma que el afloramiento costero cesa durante la época húmeda menor (mayo-mediados de junio) y húmeda mayor (septiembre-noviembre) debido a la caída

de los vientos alisios y por una circulación atmosférica y marina de sentido opuesto. Durante la época húmeda se presenta una disminución en las coberturas de las macroalgas, fenómeno que se hace más evidente durante la época húmeda mayor, lográndose observar fragmentos de algas principalmente *Sargassum* a la deriva o sobre el fondo, dos o tres meses después de haber finalizado el afloramiento costero (Bula-Meyer, 1985; 1987).

Según Bula-Meyer (1990) la temperatura del agua parece ser un factor importante en la regulación del crecimiento y la producción de las macroalgas en PNNT, desde la zona intermareal hasta las profundidades límites de la vegetación, ya que las variaciones térmicas generan cambios físicos y biológicos en el ambiente, afectando el protoplasma de las algas. Dicho autor encontró que el aumento de la temperatura en la época de lluvia mayor fue la única variable que presentó una correlación con la mortandad algal general que se presenta en el PNNT. Comportamiento similar fue reportado por Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira (2002) para los arrecifes de coral de la bahía de Chengue. El PNNT presenta un comportamiento oceanográfico y un componente de flora característico de zonas subtropicales durante el fenómeno de afloramiento costero; en estas zonas las macroalgas presentan un mayor crecimiento y productividad entre los 21 y 26 °C, por lo cual temperaturas superiores a 26 °C generaría la mortandad algal. Adicionalmente a la temperatura, la intensa turbulencia que acompaña al afloramiento costero, contribuye al gran tamaño presentando por las algas durante esta época (Bula-Meyer, 1990).

Durante el presente estudio la mortandad algal ocurrió finalizando el afloramiento costero e iniciándose la época de lluvia menor, pero se trató más de un evento extremo puntual, que del fenómeno generalizado que ocurre durante la época de lluvia mayor y que describió Bula-Meyer (1990). La coincidencia entre bajas velocidades del viento (y poco oleaje) y mareas bajas al medio día, hizo que la insolación recalentara el mesolitoral superior a temperaturas de 33 a 35 °C, lo que generó la mortandad. De hecho, se registraron dos episodios, uno el 4-5 de mayo y el otro el 20-21 de mayo. Sin embargo, es probable que este tipo de fenómenos sean recurrentes y sean los responsables en buena medida del inicio de la disminución de la cobertura durante la época lluviosa menor y que también describe Bula-Meyer (1990). En las zonas tropicales los litorales rocosos están expuestos a factores estresantes como la temperatura y la desecación, lo cual puede influir indirectamente en la estructura de la

comunidad (Good, 2004). El grado de exposición a estos factores determinará así mismo el nivel de los efectos; por ejemplo, en la zona baja de los litorales rocosos se presenta principalmente un control biológico por depredación, mientras que la zona alta es regulada por factores físicos (Macussi y Deepananda, 2013). Este parece ser el caso del mesolitoral superior del área de Santa Marta, en que no se encontró mayor influencia de la herbivoría en la comunidad algal, y sí un fuerte control ambiental por eventos extremos.

Con respecto a los grupos funcionales, no todos respondieron de la misma forma a al evento de mortandad; las más afectadas fueron las AF, las cuales disminuyeron considerablemente sus coberturas los últimos dos meses de muestreo. Por su mayor tamaño, fue evidente el efecto de la insolación al encontrarse abundantes macroalgas quemadas. Posterior al fenómeno de afloramiento costero, las macroalgas son afectadas principalmente por el aumento de la temperatura y por la desecación debido a la disminución de los vientos (Márquez y Guillot, 1983; Bula-Meyer, 1990; Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira, 2002). Las AFIL disminuyeron sus coberturas el mes de mayo después de la mortandad, pero posteriormente en el mes de junio presentaron un incremento, coincidiendo con lo reportado por Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira (2002), quienes encontraron que los céspedes algales presentan un comportamiento inverso a las macroalgas arrecifales, debido a que este grupo funcional puede tolerar condiciones adversas durante esta época, al presenta adaptaciones morfológicas como por ejemplo mayor acumulación de sedimento y de nutrientes aportado por las descargas continentales (Kendrick, 1991; Airoldi y Virgilio, 1998; Purcell, 2000; Purcell y Bellwood, 2001).

En el caso de las ACI y las AC, sus coberturas aumentaron alcanzando su mayor valor en mayo, posterior a la mortandad, pero en junio decayeron. Estos grupos de algas predominan en zonas con altas tasas de abrasión por la arena y zonas de alto estrés (Steneck y Dethier, 1994), por lo cual en los primeros meses del año su crecimiento pudo haberse favorecido debido al oleaje más fuerte, y luego haber decaído de mayo a junio por los episodios puntuales de altas temperaturas y desecación mencionados anteriormente.

También es probable que mientras las AFIL comenzaran a recuperarse de mayo a junio, las coberturas de ACI y AC se vieran disminuidas por sobrelapamiento de las AFIL. Se ha evidenciado que las ACI logran vivir como sotobosque en hábitat dominados por macroalgas

erectas, y por lo general terminan recubiertas por otras especies que se desarrollan en sustratos duros (Dethier, 1994; Airolldi, 2000). Esto se pudo observar en el presente estudio en el cual el complejo *Ulrella* spp./*Cyanophyceae* spp., recubría al alga calcárea *Lithophyllum* sp. con posterioridad a la mortandad, principalmente durante el mes de junio.

Control ascendente

Teniendo en cuenta lo anterior, se podría sugerir que la herbivoría realizada por *C. pica* no ejerce un control importante sobre la estructura de la comunidad macroalgal en el litoral rocoso de Bonito Gordo. Sino por el contrario, la comunidad macroalgal está siendo controlada por los factores reguladores (temperatura, velocidad del viento y oleaje). Los recursos (nutrientes) jugarían un papel en impulsar el crecimiento algal en los litorales rocosos del PNNT durante la temporada de afloramiento, mientras las temperaturas estén bajas y el oleaje sea suficiente para mantener húmedas las algas, pero no en controlarlo, puesto que durante la temporada de lluvias también hay aporte de nutrientes por la descarga continental (Márquez, 1982). De modo que el proceso aquí, al menos la interacción de las algas con *C. pica* podría ser un control ascendente de estas sobre el caracol.

Al intentar generalizar los resultados de estudios, para diseñar un modelo global templado-tropical de la organización de las comunidades en los litorales rocosos, se han presentado dificultades, debido a que el intermareal rocoso tropical presenta un mayor grado de estrés en comparación con las zonas templadas, en relación con la temperatura y la desecación. Adicionalmente se presenta variabilidad entre litorales rocosos tropicales (Moore, 1972; Brosnan, 1992); por ejemplo, el estrés producido por el oleaje parece tener un mayor efecto en los litorales rocosos de Costa Rica que en Panamá (Ortega, 1986). Adicionalmente los litorales rocosos del Mar Caribe son afectados por factores físicos diferentes a aquellos que se ubican en las costas del Pacífico (Menge y Lubchenco, 1981).

Un comportamiento similar al presentado en el presente estudio fue reportado por Wieters (2005) en la costa central chilena, el cual determinó que el crecimiento del césped algal formado principalmente por *Gelidium chilense*, se encuentra mediado por efectos directos o indirectos de los nutrientes. Los factores perturbadores como alta intensidad de luz, desecación y altas temperaturas, que se presentan durante la marea baja en primavera o verano,

interactúan con los nutrientes para afectar el crecimiento y longitud de las frondas, llegándose a evidenciar céspedes blanqueados, y posteriormente necróticos con gran frecuencia en las costas centrales de Chile después de días de alta intensidad lumínica; también se evidenciaron mayores tasas de crecimiento en zonas más frías, por lo cual sugiere que la temperatura superficial del agua no es el principal factor de control. (Wieters, 2005).

Por el contrario, Flores *et al.* (2015), descartan el efecto de la desecación y las tensiones térmicas en las costas subtropicales en el sureste de Brasil, teniendo en cuenta que estas variables son moderadas y constantes en estas costas, por lo cual sugieren que el efecto principal de las olas es en la modulación de los regímenes de nutrientes. El efecto del estrés ambiental presenta una menor magnitud, en comparación con las costas tropicales (Moore, 1972; Williams, 1993). Adicional a los factores ambientales, mediante experimentos en el litoral rocoso subtropical, esos estudios determinaron que los herbívoros controlan la proliferación de algas efímeras en el intermareal protegido al oleaje (Flores *et al.*, 2015). Cabe resaltar que, en comparación con las zonas templadas, las macroalgas perennes son poco abundantes en la zona intermareal media de las costas rocosas tropicales y subtropicales, y estos ecosistemas son dominados por algas efímeras (Flores *et al.*, 2015).

CONCLUSIONES

- Las coberturas algales en el mesolitoral superior de diciembre a abril, especialmente las AF, AC y ACI, se asocian con el fenómeno climático de afloramiento costero, siendo menores en diciembre, cuando inicia, llegando a su apogeo entre enero y marzo, y decayendo en mayo, cuando termina el afloramiento, suben las temperaturas, bajan los vientos y aumenta la desecación.
- Las AFIL presentaron un comportamiento opuesto, disminuyendo sus coberturas durante el afloramiento costero y aumentando al final de éste e inicio de la época de lluvia menor, probablemente por competencia con los demás grupos algales.
- La insolación y desecación en el litoral superior puede llegar a ser extrema durante momentos de coincidencia de poco oleaje con mareas bajas al medio día, generando altas temperaturas y mortandades masivas de macroalgas.
- La herbivoría por *C. pica* y otros herbívoros no tuvo un efecto claro y consistente sobre la comunidad macroalgal, tanto a nivel de grupo funcional como a nivel de composición de especies. Solamente se insinuó un ligero efecto positivo de la herbivoría sobre las ACI, al remover algunas de las algas que las recubren en condiciones normales. Estas algas fueron relativamente bajas en los tratamientos abiertos probablemente por una baja presencia natural de herbívoros.
- La comunidad algal tuvo variación significativa a pequeña escala espacial (reflejada en un efecto significativo del factor Bloque) por la disposición de las jaulas en el mesolitoral abarcando diferentes micro hábitats.
- En los litorales rocosos del área de Santa Marta y el PNNT, en lugar de *C. pica* ejercer control por herbivoría sobre la estructura de la comunidad algal, esta estaría siendo mayormente controlada por los factores reguladores (temperatura, velocidad del viento y oleaje), mientras los recursos (nutrientes) solo impulsan su desarrollo cuando las temperaturas bajan durante el afloramiento costero.
- Los resultados arrojados por el presente estudio advierten acerca de la importancia de orientar los esfuerzos de conservación al ecosistema de litorales rocosos como unidad ecológica integral, y no solo encausarlos en especies focales, como *C. pica*, puesto que

el deterioro de éste ecosistema compromete los recursos que ésta y otras especies utilizan para su supervivencia, como las algas, aumentando así un factor más de amenaza a los ya existentes como la sobreexplotación.

RECOMENDACIONES

- Realizar el experimento en el infralitoral superior, empleando *C. pica* de tallas más grandes, teniendo en cuenta que en la zona baja de los litorales rocosos se presenta principalmente un control biológico por depredación, mientras que la zona alta es regulada por factores físicos (Macussi y Deepananda, 2013).
- Estudiar cómo la disminución de las poblaciones de *C. pica* generada por la sobreexplotación afecta a su competidor *E. lucunter* y a sus depredadores *P. patula* y *S. rustica*.
- Desarrollar e implementar artefactos de exclusión teniendo en cuenta las condiciones propias de los litorales rocosos tropicales, con el objetivo de disminuir la intromisión de estos en los resultados.
- Aumentar el número de estudios en ecología experimental en los litorales rocosos tropicales para profundizar el conocimiento de los procesos que se desarrollan en este ecosistema, teniendo en cuenta que la mayoría de literatura disponible se concentra en las zonas subtropicales y templadas.
- Estudiar el efecto del afloramiento costero sobre la fauna asociada en los litorales rocosos del PNNT.
- Fomentar y promover la investigación y conservación tanto de *C. pica* como la de todo el ecosistema de litoral rocoso.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilera, M. (2010). Functional organization in intertidal molluscan herbivores: Consequences of spatial and behavioral patterns, and interspecific competition in the assemblage structure. (Tesis de doctorado). Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Aguilera, M. y Navarrete, S. (2007). Effects of *Chiton granosus* (Frembly, 1827) and other molluscan grazers on algal succession in wave exposed mid-intertidal rocky shores of central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 349(1), 84-98.
- Airoldi, L. (2000). Effects of disturbance, life histories, and overgrowth on coexistence of algal crusts and turfs. *Ecology*, 81(3), 798-814.
- Airoldi, L. y Virgilio, M. (1998). Responses of turf-forming algae to spatial variations in the deposition of sediments. *Marine ecology progress series*, 165, 271-282.
- Aponte, M. (1985). *Evaluación taxonómica de las algas marinas de la costa noreste de la Isla de Margarita, Venezuela* (Tesis de Maestría). Universidad de Oriente, Instituto Oceanográfico, Cumaná.
- Ardila, N., Navas, G. & Reyes, J. (2002). *Libro rojo de invertebrados marinos de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia*. Bogotá, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio del Medio Ambiente.
- Ardito, S. y García, M. (2009). Estudio ficológico de las localidades de Puerto Francés y San Francisquito, estado Miranda, Venezuela. *Acta Botanica Venezolana*, 32(1), 113-143.
- Ballesteros, C., Castro, E. y Bent, H. (2013). Actividades de estudio y conservación de especies claves en el archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Reserva de Biosfera Seaflower. Congreso llevado a cabo en la 66th Reunión Anual Gulf and Caribbean Fisheries Institute, Corpus Christi, Texas, USA.
- Barnes, J. y Gonor, J. (1973). The larval settling response of the lined chiton *Tonicella lineata*. *Marine Biology*, 20(3), 259-264.
- Barr, N., Kloppel, A., Rees, T., Scherer, C., Taylor, R. y Wenzel, A. (2008). Wave surge increases rates of growth and nutrient uptake in the green seaweed *Ulva pertusa* maintained at low bulk flow velocities. *Aquatic biology*, 3(2), 179-186.
- Bosence, D. (1983). Coralline algal reef frameworks. *Journal of the Geological Society*, 140(3), 365-376.
- Brosnan, D. (1992). Ecology of tropical rocky shores: plant animal interactions in tropical and temperate latitudes. En D. John, S. Hawkins y J. Price (Eds.) *Plant-animal interaction in the marine bentos* (pp. 101-131). Oxford: Clarendon Press.
- Bula-Meyer, G. (1977). Algas marinas benticas indicadoras de un área afectada por aguas de surgencia frente a la costa caribe de Colombia. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*, 9, 45-71.
- Bula-Meyer, G. (1985). Un núcleo nuevo de surgencia en el Caribe colombiano detectado en correlación con las macroalgas. *Boletín Ecotrópica*, 12, 3-25.

- Bula-Meyer, G. (1987). Taxonomic and ecologic studies of a subtidal sand plain macroalgal community in the Colombian Caribbean. (Tesis de doctorado). University Of. Delawer, Newark, Estados Unidos.
- Bula-Meyer, G. (1990). Altas temperaturas estacionales del agua como condición disturbadora de las macroalgas del Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe Colombiano: una hipótesis. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*, 19-20, 9-21.
- Campos, M., J. Orejarena y Palomino, M. (2004). *Dinámica de la biomasa fitoplanctónica en la capa de mezcla y su relación con la oceanometereología de la bahía de Gaira, Caribe colombiano, Fase II; febrero-mayo de 2004*. Informe final, Univiversidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Santa Marta.
- Castell, L. (1987). *Algunos aspectos de la biología y ecología de Cittarium pica (L.)*, "Quigua" (Prosobranchia, en el Parque Nacional Archipiélago de los Roques (Tesis de pregrado)). Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Chapman, V. (1961). The marine algae of Jamaica. Part I. Myxophyceae and Chorophyceae. *Bulletin of the Institute of Jamaica, Science Series*, 12, 1-159.
- Chapman, V. (1963). The marine algae of Jamaica. Part II. Phaeophyceae and Rhodophyceae. *Bulletin of the Institute of Jamaica, Science Series*, 10, 1-201.
- Clarke, K., y Warwick, R. (2001). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth, United Kingdom: PRIMER-E.
- Correa, T., Toro, B. y Rosique, J. (2012). Some aspects of the bioecology of the West Indian Topshell *Cittarium pica* (Mollusca:Gasteropoda) in the Darien Colombian Caribbean. *Boletín Científico - Centro de Museos - Museo de Historia Natural*, 16(2), 162-172.
- Davies, M. y Hawkins, S. (1998). Mucus from marine molluscs. *Advances in marine biology*, 34, 1-71.
- Dawes, C. (Ed.). (1981). *Marine Botany*. New York: Wiley-Interscience Publication.
- Daza-Guerra, C., Martínez-Hernández, N. y Narváez-Barandica, J. (2018). Aspectos poblacionales del burgao *Cittarium pica*, (Gastropoda: Tegulidae) en el litoral rocoso de Santa Marta, Magdalena, Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(2).
- Debrot, A. (1990a). Temporal aspects of population dynamics and dispersal behavior of the West Indian topshell, *Cittarium pica* (L.), at selected sites in the Exuma Cays, Bahamas. *Bulletin of Marine Science*, 47(2), 431-447.
- Debrot, A. (1990b). Survival, growth, and fecundity of the West Indian topshell, *Cittarium pica* (Linnaeus), in various rocky intertidal habitats of the Exuma Cays, Bahamas. *Veliger*, 33(4), 363-371.
- Dethier, M. (1994). The ecology of intertidal algal crusts: variation within a functional group. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 177(1), 37-71.
- Dethier, M. y Steneck, R. (2001). Growth and persistence of diverse intertidal crusts: survival of the slow in a fast-paced world. *Marine Ecology Progress Series*, 223, 89-100.
- Díaz, J. y Gómez, L. (Eds.) (2000). *Programa Nacional de Investigación en Biodiversidad Marina y Costera PNIBM*. Santa Marta: INVEMAR, FONADE, MMA.

- Díaz, M (2010). *El papel de la densidad de propágulos algales, la herbivoría y la sedimentación en la estructura de la comunidad de macroalgas de los arrecifes coralinos del Caribe colombiano.* (Tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Santa Marta, Colombia.
- Díaz-Pulido, G. y Garzón-Ferreira, J. (2002). Seasonality in algal assemblages on upwelling-influenced coral reefs in the Colombian Caribbean. *Botánica Marina*, 45(3), 284-292.
- Doolan, B. y Macdonald, W. (1976). Structure and Metamorphism of Schists of the Santa Marta Area, Colombia. En Memorias Congreso Colombiano de Geología, Bogotá, Universidad Nacional de Colombia.
- Durango, L. (2009). *Climatología de los principales puertos del Caribe Colombiano.* Cartagena, Colombia: DT Boletín Científico CIOH.
- Faith, D., Minchin, P. y Belbin, L. (1987). Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* 69:57-68.
- Fletcher, W. (1987). Interactions among subtidal Australian sea urchins, gastropods, and algae: effects of experimental removals. *Ecological Monographs*, 57(1), 89-109.
- Flores, A., Christofoletti, R., Peres, A., Ciotti, A. y Navarrete, S. (2015). Interactive effects of grazing and environmental stress on macroalgal biomass in subtropical rocky shores: Modulation of bottom-up inputs by wave action. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 463, 39-48
- Franco-Herrera, A. (2005). *Oceanografía de la ensenada de Gaira: El Rodadero, más que un centro turístico en el Caribe colombiano.* Bogotá: Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano.
- Furnas, M. (1992). The behavior of nutrients in tropical aquatic ecosystems. En D. Connell y D. Wawiker (Eds.). *Pollution in tropical aquatic systems* (pp. 29-65). Boca Ratón, EE. UU: CRC Press.
- García, C. y Díaz-Pulido, G. (2006). Dynamics of a macroalgal rocky intertidal community in the Colombian Caribbean. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 35(1), 7-18.
- García, M., Pacheco, A., Murcia, G., Llanos, C. y Ramírez, D. (2011). Plan De Conservación de *Cittarium pica* Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. San Andrés Isla: Corporación para el desarrollo sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina.
- Garzón-Ferreira, J. y Cano, M. (1991). *Tipos, distribución, extensión y estado de conservación de los ecosistemas marinos costeros del Parque Nacional Natural Tayrona.* Informe no publicado, INVEMAR, 82 pp.
- Good, T. P. (2004). Distribution and abundance patterns in Caribbean rocky intertidal zones. *Bulletin of Marine Science*, 74(2), 459-468.
- Gracia, A. y Díaz, J. (2002). *Cittarium pica.* En N. Ardila, G. Navas y J. Reyes (Eds.). *Libro rojo de invertebrados marinos de Colombia* (pp. 69-70). Bogotá: INVEMAR, Ministerio del Medio Ambiente.
- Hammer, Ø., Harper, D. y Ryan, P. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1), 9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

- Harley, C. (2002). Light availability indirectly limits herbivore growth and abundance in a high rocky intertidal community during the winter. *Limnology and Oceanography*, 47(4), 1217-1222.
- Hendler, G., Miller, J., Pawson, D. y Kier, P. (1995). *Sea Stars, Sea Urchins, and Allies: Echinoderms of Florida and the Caribbean*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Hepburn, C., Holborow, J., Wing, S., Frew, R. y Hurd, C. (2007). Exposure to waves enhances the growth rate and nitrogen status of the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Marine Ecology Progress Series*, 339, 99-108.
- Hill, W., Ryon, M. y Schilling, E. (1995). Light limitation in a stream ecosystem: responses by primary producers and consumers. *Ecology*, 76(4), 1297-1309.
- Himmelman, J., Lavergne, Y., Axelsen, F., Cardinal, A. y Bourget, E. (1983). Sea urchins in the Saint Lawrence Estuary: their abundance, size-structure, and suitability for commercial exploitation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40(4), 474-486.
- Hopkins, C. (1976). Estimate of biological production in some stream invertebrates. *New Zealand journal of marine and freshwater research*, 10(4), 629-640.
- Joly, A. (1967). *Géneros de algas marinhas da costa Atlântica latino-americana*. Brasil: Edit. Universidad de São Paulo.
- Kaehler, S. y Williams, G. (1998). Early development of algal assemblages under different regimes of physical and biotic factors on a seasonal tropical rocky shore. *Marine Ecology Progress Series*, 172, 61-71.
- Kendrick, G. A. (1991). Recruitment of coralline crusts and filamentous turf algae in the Galapagos archipelago: effect of simulated scour, erosion and accretion. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 147(1), 47-63.
- Kinne, O. (1970). Temperature: general introduction. En O. Kinne (Ed.). *Marine ecology*, Vol 1, Part. 1. (pp. 321-346). New York: John Wiley.
- Knox, G. (2001). *The ecology of seashores*. New York: CRC press.
- Legendre, P. y Legendre, L. (1998). *Numerical ecology. Developments in Environmental Modelling* 20. Amsterdam, Holanda: Elsevier Science.
- Lemus, A. (1979). Las algas marinas del Golfo de Paria, Venezuela. I. Chlorophyta y Phaeophyta. *Boletín del Instituto de Oceanografía de la Universidad de Oriente*, 18, 17-36.
- Lemus, A. (1984). Las algas marinas del Golfo de Paria, Venezuela. II. Rhodophyta. *Boletín del Instituto de Oceanografía de la Universidad de Oriente*, 23, 55-112.
- Lewis, J. (1964). *The Ecology of Rocky Shores*. London, Reino Unido: English University Press.
- Lewis, S. (1986). The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs*, 56(3), 183-200.
- Littler, M. y Littler, D. (1980). The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *The American Naturalist*, 116(1), 25-44.
- Longhurst, A. (1998). *Ecological geography of the sea*. San Diego: Academic Press.
- López, V., Cantera, J., Díaz, J., Rozo D., Posada B. y Osorno, A. (2004). Estado de los litorales rocosos en Colombia: acantilados y playas rocosas. En INVEMAR. *Informe del estado de*

- los ambientes marinos y costeros en Colombia: año 2003 (pp. 171-182). Santa Marta: INVEMAR.
- Lubchenco, J., Menge, B., Garrity, S., Lubchenco, P., Ashkenas, L., Gaines, S., Emlet, R., Lucas, J. y Strauss, S. (1984). Structure, persistence, and role of consumers in a tropical rocky intertidal community (Taboguilla Island, Bay of Panama). *Journal of experimental marine biology and ecology*, 78(1-2), 23-73.
- Macusi, E. y Deepananda, K. (2013). Factors that structure algal communities in tropical rocky shores: what have we learned?. *International Journal of Scientific and Research Publications*, 490.
- Mancera, J., Gavio, B. y Lasso, Jairo. (2013a) Principales amenazas a la biodiversidad marina. *Revista Actualidades Biológicas*, 35(99), 111-133.
- Mancera, J., Pinto, G. y Vilardy, S. (2013b). Patrones de distribución estacional de masas de agua en la bahía de Santa Marta, Caribe colombiano: importancia relativa del upwelling y outwelling. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 2, 329-360.
- Manrique, N., Bejarano, S. y Garzón, J. (2006). Crecimiento del abanico de mar *Gorgonia ventalina* (Linnaeus, 1758) (Cnidaria: Gorgoniidae) en el área de Santa Marta, Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* (35), 77-90.
- Márquez, G. (1982). Los sistemas ecológicos marinos del sector adyacente a Santa Marta, Caribe colombiano I: Generalidades. *Ecología tropical*, 2(1), 5-18.
- Márquez, G. y Patiño, F. (1986). Aspectos ecológicos en la producción primaria de algas y comunidades benthicas vegetales de la región de Santa Marta, Caribe colombiano. *Acta Biológica Colombiana*, 1(2), 35-62.
- McClanahan, T., y Muthiga, N. (2007). Ecology of Echinometra. En J. Lawrence (Ed.). *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology* (pp. 297-317). Amsterdam: Elsevier.
- McGuinness, K. y Underwood, A. (1986). Habitat structure and the nature of communities on intertidal boulders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 104(1-3), 97-123.
- McLean, R. (1967). Measurements of beachrock erosion by some tropical marine gastropods. *Bulletin of Marine Science*, 17(3), 551-556.
- Menge, B. y Lubchenco, J. (1981). Community organization in temperate and tropical rocky intertidal habitats: prey refuges in relation to consumer pressure gradients. *Ecological Monographs*, 51(4), 429-450.
- Miller, M. y Hay, M. (1998). Effects of fish predation and seaweed competition on the survival and growth of corals. *Oecologia*, 113(2), 231-238.
- Miloslavich, P. y Carbonini, A. (2010). *Manual de Muestreo Para Comunidades Costeras, Protocolo para litorales rocosos y praderas de fanerógamas marinas*. Caracas: Universidad Simón Bolívar.
- Mittelbach, G. (1981). Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. *Ecology*, 62(5), 1370-1386.
- Moore, H. (1972). Aspects of stress in the tropical marine environment. *Advances in Marine Biology*, 10, 217-269.
- Moreno, C. y Jaramillo, E. (1983). The role of grazers in the zonation of intertidal macroalgae of the Chilean coast. *Oikos*, 73-76.

- Morse, D., Hooker, N., Duncan, H. y Jensen, L. (1979). γ -Aminobutyric acid, a neurotransmitter, induces planktonic abalone larvae to settle and begin metamorphosis. *Science*, 204(4391), 407-410.
- Naeem, S. (1998). Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation biology*, 12(1), 39-45.
- Ormond, R. y Banaimoon, S. (1994). Ecology of intertidal macroalgal assemblages on the Hadramout coast of southern Yemen, an area of seasonal upwelling. *Marine Ecology-Progress Series*, 105, 105-120.
- Ortega, S. (1986). Fish predation on gastropods on the Pacific coast of Costa Rica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 97(2), 181-191.
- Osorno, A. (2005). Bioecología de la 'cigua' o 'burgao' *Cittarium pica* (Linnaeus, 1758) (Mollusca: Gastropoda: Trochidae) en la costa continental del Caribe colombiano. Santa Marta (Tesis de pregrado). Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia.
- Osorno, A. y Díaz, J. (2006). Explotación, usos y estado actual de la cigua o burgao *Cittarium pica* (Mollusca: Gastropoda: Trochidae) en la costa continental del Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 35, 133-148.
- Osorno, A. y Gil, D. (2009). Explotación, abundancia y estado de wilks *Cittarium pica* (Linnaeus, 1758) (Mollusca: Gastropoda: Trochidae) en las islas de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, último eslabón para conocer el estado de sus poblaciones en Colombia. Santa Marta: INVEMAR, Conservación internacional, UAESPNN, CORALINA.
- Osorno, A., Gil, D. y Gomez, L. (2009). Plan de investigación para la conservación de *Cittarium pica* en Colombia (Linnaeus, 1758). Santa Marta, Colombia: INVEMAR, Serie de Publicaciones Especiales No. 16.
- Osorno, A.; Gil-Agudelo, D.; Murcia, G. y Posada, S. (2012). Caracterización y estado de las poblaciones de Wilks (*Cittarium pica* Linnaeus, 1758) en el archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. En CORALINA-INVEMAR. *Atlas de la Reserva de Biósfera Seaflower. Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina* (pp. 87-128). Santa Marta, Colombia: INVEMAR, Serie de Publicaciones Especiales No. 28.
- Paine, R. (1969). A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist*, 103(929), 91-93.
- Paine, R. T. (1980). Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of animal ecology*, 49(3), 667-685.
- Paine, R. y Vadas, R. (1969). The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal populations. *Limnology and Oceanography*, 14(5), 710-719.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. y R Core Team (2018). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-137, <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Pinto, G. (2005). Patrones de distribución espacial de la concentración de nitrógeno, fosforo y sílice en la bahía de Santa Marta, Caribe colombiano (Trabajo de pregrado). Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Santa Marta.
- Purcell, S. (2000). Association of epilithic algae with sediment distribution on a windward reef in the northern great barrier reef, Australia. *Bulletin of Marine Science*, 66(1), 199-214.

- Purcell, S. y Bellwood, D. (2001). Spatial patterns of epilithic algal and detrital resources on a windward coral reef. *Coral Reefs*, 20(2), 117-125.
- R Development Core Team (2008). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Randall, H. (1964). A study of the growth and other aspects of the biology of the West Indian Top Shell *Cittarium pica* (Linnaeus). *Bulletin of Marine Science*, 14, 424-443.
- Reyes-Luján, J., Barrios, J., Arrieche, D., Zapata-Vívenes, E., Salgado, W. y Lodeiros, C. (2015). Dieta del erizo negro *Echinometra lucunter* (Echinometra: Echinoidea) en el Nororiente de Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 63(2), 233-242.
- Rivas, P. (2013). *Efecto de la radiación UV y la temperatura sobre la fisiología de algas rojas en el contexto de la zonación intermareal* (Tesis de pregrado). Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- Robertson, R. (2003). The edible West Indian "whelk" *Cittarium pica* (Gastropoda: Trochidae): Natural history with new observations. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 153(1), 27-47.
- Ruiz, J. y Romero, J. (2001). Effects of *in situ* experimental shading on the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Marine Ecology Progress Series*, 215, 107-120.
- Russell, L. (2018). *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*. R package version 1.3.0. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.
- Santelices, B. y Bobadilla, M. (1996). Gastropod pedal mucus retains seaweed propagules. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 197(2), 251-261.
- Santelices, B. y Ugarte, R. (1987). Algal life-history strategies and resistance to digestion. *Marine Ecology Progress Series*, 35, 267-275.
- Schmidt, S., Wolff, M. y Vargas, J. A. (2002). Population ecology and fishery of *Cittarium pica*. *Revista de Biología Tropical*, 50, 3-4.
- Scudder, S. y Quitmyer, I. (1998). Evaluation of evidence of pre-Columbian human occupation at Great Cave, Cayman Brac, Cayman Islands. *Caribbean Journal of Science*, 34, 41-49.
- Smith, J., Hunter, C. y Smith, C. (2010). The effects of top-down versus bottom-up control on benthic coral reef community structure. *Oecologia*, 163(2), 497-507.
- Steneck, R. S. (1982). A limpet-coralline alga association: adaptations and defenses between a selective herbivore and its prey. *Ecology*, 63(2), 507-522.
- Steneck, R. y Dethier, M. (1994). A functional group approach to the structure of algal dominated communities. *Oikos*, 69, 476-498.
- Stephenson, T. y Stephenson, A. (1972). *Life Between Tidemarks On Rocky Shores*. San Francisco: Freeman.
- Strickland, J. y Parsons, T. (1972). *A practical handbook of seawater analysis*. Ottawa: Fisheries Research Board of Canada.
- Taylor, W. (1960). *Marine algae of the eastern tropical and subtropical coast of the Americas*. Michigan: Lord Baltimore Press, INC., Universidad de Michigan.

- Toller, W. y Gordon, S. (2005). A population survey of the west indian topshell or whelk (*Cittarium pica*) in the U.S. Virgin Islands. Virgin Islands, Final Report. Department of planning and Natural Resources Government of the U.S. Virgin Islands.
- Vine, P. (1974). Effects of algal grazing and aggressive behaviour of the fishes *Pomacentrus lividus* and *Acanthurus sohal* on coral-reef ecology. *Marine Biology*, 24(2), 131-136.
- Vinueza, L., Branch, G., Branch, M. y Bustamante, R. (2006). Top-down herbivory and bottom-up el niño effects on galápagos rocky-shore communities. *Ecological Monographs*, 76(1), 111-131.
- Walker, B. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation biology*, 6(1), 18-23.
- Wheeler, W. (1980). Effect of boundary layer transport on the fixation of carbon by the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Marine Biology*, 56(2), 103-110.
- White, T. (1978). The importance of relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* 33, 233-242.
- Wieters, E. (2005). Upwelling control of positive interactions over mesoscales: a new link between bottom-up and top-down processes on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*, 301, 43-54.
- Williams, G. (1993). Seasonal variation in algal species richness and abundance in the presence of molluscan herbivores on a tropical rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 167(2), 261-275.
- Wing, E. (2001). The sustainability of resources used by native Americans on four Caribbean islands. *International Journal of Osteoarchaeology*, 11(1-2), 112-126.
- WWF. (2015). *Living blue planet report: Species, habitats and human well-being*. Gland, Suiza: WWF.
- Wynne, M. (2011). A check-list of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic: third revision. *Nova Hedwigia*, 140, 1-166.

ANEXOS

Anexo 1. Lista de especies de algas y grupos funcionales encontradas en el estudio.

Phylum o clase	Orden	Familia	Genero	Especie	GF
Chlorophyta	Cladophorales	Anadyomenaceae	Anadyomene	<i>Anadyomene stellata</i>	AF
Chlorophyta	Cladophorales	Boodleaceae	Phyllodictyon	<i>Phyllodictyon anastomosans</i>	AF
Chlorophyta	Cladophorales	Boodleaceae	Phyllodictyon	<i>Phyllodictyon pulcherrimum</i>	AF
Chlorophyta	Cladophorales	Valoniaceae	Valonia	<i>Valonia ventricosa</i>	AF
Chlorophyta /Cyanobacteria	Ulvales	Ulvellaceae	Ulrella	Complejo <i>Ulrella</i> <i>spp./Cyanophyceae spp.</i>	AFIL
Cyanobacteria	Oscillatoriales			<i>Oscillatoriales sp2.</i>	AFIL
Cyanobacteria	Oscillatoriales			<i>Oscillatoriales sp1.</i>	AFIL
Phaeophyceae	Dictyotales	Dictyotaceae	Padina	<i>Padina sp.</i>	AF
Phaeophyceae	Dictyotales	Dictyotaceae	Canistrocarpus	<i>Canistrocarpus cervicornis</i>	AF
Phaeophyceae	Dictyotales	Dictyotaceae	Dictyota	<i>Dictyota crenulata</i>	AF
Phaeophyceae	Ectocarpales	Scytosiphonaceae	Colpomenia	<i>Colpomenia sinuosa</i>	AF
Phaeophyceae	Ectocarpales			<i>Ectocarpales spp.</i>	AFIL
Phaeophyceae	Fucales	Sargassaceae	Sargassum	<i>Sargassum sp.</i>	AF
Phaeophyceae	Ralfsiales	Ralfsiaceae	Ralfsia	<i>Ralfsia sp</i>	AC
Phaeophyceae/Cyanobacteria	Sphaelariales /Oscillatoriales	Sphaelariaceae/Homoeotrichaceae		Complejo <i>Sphaelaria tribuloides/Homoeotrichaceae spp.</i>	AFIL
Rhodophyta	Ceramiales	Callithamniaceae	Crouania	<i>Crouania pumila</i>	AFIL
Rhodophyta	Ceramiales	Ceramiaceae	Centroceras	<i>Centroceras clavulatum</i>	AFIL
Rhodophyta	Ceramiales	Rhodomelaceae	Acanthophora	<i>Acanthophora spicifera</i>	AF
Rhodophyta	Ceramiales	Rhodomelaceae	Chondria	<i>Chondria floridana</i>	AF
Rhodophyta	Ceramiales	Rhodomelaceae	Digenea	<i>Digenea simplex</i>	AF
Rhodophyta	Ceramiales	Rhodomelaceae	Herposiphonia	<i>Herposiphonia bipinnata</i>	AFIL
Rhodophyta	Ceramiales	Rhodomelaceae	Laurencia	<i>Laurencia cervicornis</i>	AF
Rhodophyta	Ceramiales	Rhodomelaceae	Laurencia	<i>Laurencia obtusa</i>	AF
Rhodophyta	Ceramiales	Rhodomelaceae	Palisada	<i>Palisada perforata</i>	AF
Rhodophyta	Ceramiales	Spyridiaceae	Spyridia	<i>Spyridia hypnoides</i>	AFIL
Rhodophyta	Ceramiales	Wrangeliaceae	Wrangelia	<i>Wrangelia argus</i>	AFIL
Rhodophyta	Corallinales	Corallinaceae	Amphiroa	<i>Amphiroa sp</i>	AF
Rhodophyta	Corallinales	Corallinaceae	Lithophyllum	<i>Lithophyllum sp</i>	ACI
Rhodophyta	Gelidiales	Gelidiellaceae	Gelidiella	<i>Gelidiella acerosa</i>	AF
Rhodophyta	Gigartinales	Cystocloniaceae	Hypnea	<i>Hypnea musciformis</i>	AF
Rhodophyta	Gigartinales	Cystocloniaceae	Hypnea	<i>Hypnea valentiae</i>	AF
Rhodophyta	Gracilariales	Gracilaraceae	Hydropuntia	<i>Hydropuntia cornea</i>	AF
Rhodophyta	Halymeniales	Halymeniaceae	Grateulopia	<i>Grateulopia sp1.</i>	AF
Rhodophyta	Peyssonneliales	Peyssonneliaceae	Peyssonnelia	<i>Peyssonnelia sp</i>	AC

Anexo 2. Lista de especies de fauna encontrada en el estudio.

Phylum	Orden	Familia	Genero	Especie
Arthropoda	Decapoda	Diogenidae	Calcinus	<i>Calcinus tibicen</i>
Arthropoda	Decapoda	Eriphiidae	Eriphia	<i>Eriphia gonagra</i>
Arthropoda	Decapoda	Grapsidae	Pachygrapsus	<i>Pachygrapsus transversus</i>
Arthropoda	Decapoda	Mithracidae	Omalacantha	<i>Omalacantha bicornuta</i>
Echinodermata	Camarodonta	Echinometridae	Echinometra	<i>Echinometra lucunter</i>
Mollusca	Caenogastropoda	Cerithiidae	Cerithium	<i>Cerithium litteratum</i>
Mollusca	Aplysiida	Aplysiidae	Aplysia	<i>Aplysia fasciata</i>
Mollusca	Chitonida	Chitonidae	Acanthopleura	<i>Acanthopleura granulata</i>
Mollusca	Lepetellida	Fissurellidae	Fissurella	<i>Fissurella angusta</i>
Mollusca	Lepetellida	Fissurellidae	Fissurella	<i>Fissurella nimbosa</i>
Mollusca	Littorinimorpha	Littorinidae	Echinolittorina	<i>Echinolittorina meleagris</i>
Mollusca	Neogastropoda	Columbellidae	Mitrella	<i>Mitrella ocellata</i>
Mollusca	Neogastropoda	Columbellidae	Rhombinella	<i>Rhombinella laevigata</i>
Mollusca	Neogastropoda	Costellariidae	Atlantilux	<i>Atlantilux puella</i>
Mollusca	Neogastropoda	Muricidae	Claremontiella	<i>Morula nodulosa</i>
Mollusca	Neogastropoda	Muricidae	Plicopurpura	<i>Plicopurpura patula</i>
Mollusca	Neogastropoda	Muricidae	Stramonita	<i>Stramonita rustica</i>
Mollusca	Neogastropoda	Muricidae	Vasula	<i>Vasula deltoidea</i>
Mollusca	Neogastropoda	Pisiidae	Gemophos	<i>Gemophos auritulus</i>
Mollusca	Trochida	Tegulidae	Cittarium	<i>Cittarium pica</i>
Mollusca		Lottiidae	Lottia	<i>Lottia antillarum</i>

Anexo 3. Cobertura promedio de las especies de algas en el tratamiento abierto durante los meses de muestreo.

Sp	Grupo funcional	27/12/ 2017	24/01/ 2018	5/03/ 2018	31/03/ 2018	26/04/ 2018	22/05/ 2018	21/06/ 2018
<i>Anadyomene stellata</i>	AF	2,65	2,55	3,00	2,10	1,42	1,22	0,26
<i>Phyllodictyon anastomosans</i>	AF	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,59	0,75
<i>Phyllodictyon pulcherrimum</i>	AF	0,00	0,00	0,00	0,37	0,00	0,13	0,00
Complejo <i>Ulvella spp/Cyanophyceae spp</i>	AFIL	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,91	0,71
<i>Padina sp</i>	AF	15,16	12,40	11,25	5,22	4,72	0,40	0,00
<i>Canistrocarpus cervicornis</i>	AF	10,35	16,65	3,23	10,00	8,30	0,00	0,00
<i>Dictyota crenulata</i>	AF	0,00	0,00	0,00	0,00	0,69	0,00	0,00
<i>Colpomenia sinuosa</i>	AF	0,00	0,00	0,00	0,00	0,50	0,00	0,00
<i>Ectocarpales spp</i>	AFIL	0,94	2,90	4,65	0,00	1,22	0,00	0,00
<i>Sargassum cymosum</i>	AF	5,62	6,39	9,14	13,13	13,63	8,29	4,85
<i>Ralfsia sp</i>	AC	0,65	0,13	0,00	0,00	0,52	1,40	0,35
Complejo <i>Sphaelaria tribuloides/Homoeotrichaceae spp</i>	AFIL	5,02	2,38	0,41	0,00	0,00	0,00	6,41
<i>Crouania pumila</i>	AFIL	0,00	0,55	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Centroceras clavulatum</i>	AFIL	0,90	1,12	2,45	0,90	0,00	0,68	0,00
<i>Acanthophora spicifera</i>	AF	20,98	21,39	15,08	14,80	16,60	9,47	12,26
<i>Chondria floridana</i>	AF	0,00	0,00	0,00	0,62	0,50	0,00	0,00
<i>Digenea simplex</i>	AF	0,65	6,87	4,47	12,18	11,04	9,00	2,96
<i>Herposiphonia bipinnata</i>	AFIL	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,35	0,00
<i>Palisada perforata</i>	AF	19,85	13,62	26,04	22,30	16,70	35,44	30,66
<i>Spyridia hypnoides</i>	AFIL	2,45	0,00	2,90	2,05	3,75	0,00	0,00
<i>Wrangelia argus</i>	AFIL	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,30	0,00
<i>Lithophyllum sp</i>	ACI	5,12	3,63	3,65	3,32	3,62	8,64	1,08
<i>Gelidiella acerosa</i>	AF	0,49	0,39	0,00	0,00	0,00	0,53	1,74
<i>Hypnea musciformis</i>	AF	1,25	2,80	5,92	5,26	4,72	0,80	1,46
<i>Hypnea valentiae</i>	AF	1,50	1,84	3,94	3,11	4,05	0,00	0,00
<i>Hydropuntia cornea</i>	AF	0,00	0,00	0,00	0,44	0,86	1,12	1,43
<i>Peyssonnelia sp</i>	AC	0,65	0,55	1,30	2,23	2,48	2,51	2,73

Anexo 4. Sitio de muestreo en la Ensenada de Bonito Gordo dentro de Bahía Concha.



Anexo 5. Algas resecas y *Sargassum* sp. quemada en el mesolitoral superior en el área de estudio.

