

ARTÍCULO / ARTICLE

Comunidades coralinas asociadas al infralitoral rocoso en Santa Marta y el Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano

Coral communities associated with the rocky infralittoral zone in Santa Marta and Tayrona National Natural Park, Colombian Caribbean

Carlos Andrés Daza-Guerra*

0000-0001-6599-2328

caadazagu@unal.edu.co

Catalina Gómez-Cubillos

0000-0003-3384-5969

macgomezcu@unal.edu.co

Helena Benavides-Marchena

0009-0000-1348-0101

mhenavidesma@unal.edu.co

Sven Zea

0000-0002-5657-4877

szeas@unal.edu.co

1. Universidad Nacional de Colombia – Sede Caribe –
Instituto de Estudios en Ciencias del Mar – CECIMAR.
Grupo de Investigación Fauna Marina Colombiana:
Biodiversidad y Usos. Santa Marta, Colombia.

2. * Autor de correspondencia

Recibido / Received: 04/02/2025

Aceptado / Accepted: 13/06/2025

Citación / Citation: Daza-Guerra, C.A.; Gómez-Cubillos, C.;
Benavides-Marchena, H.; Zea, S; Comunidades coralinas asociadas
al infralitoral rocoso en Santa Marta y el Parque Nacional Natural
Tayrona, Caribe colombiano. Bol. Invest. Mar. Cost., 55(1): 61-88

RESUMEN

Las formaciones coralinas en Santa Marta y el Parque Nacional Natural Tayrona (PNN Tayrona) en el Caribe colombiano son poco extensas por presentar condiciones relativamente marginales para su desarrollo. En el infralitoral rocoso (< 5 m) se asientan numerosas colonias de coral, pero aparentemente no logran formar arrecifes. Esta investigación caracterizó esta zona para comenzar a entender los factores que limitan el desarrollo coralino en el área. A lo largo de un gradiente de perturbación del SO al NE, en Santa Marta, Granate, Concha, Chengue y Gayraca, se evaluaron transectos empleando fotocuadrantes. El infralitoral estuvo dominado por macroalgas (66,4 %), seguido por corales pétreos (24,2 %). La mayor riqueza (15 spp.) y cobertura coralina (25,3 %) se registraron sobre los bloques rocosos, y en los costados protegidos de las bahías (11 spp.; 24,2 %). Se observó un mayor número de especies al inicio del gradiente de perturbación en Santa Marta (12 spp.) y Granate (13 spp.), mientras que la cobertura coralina fue alta en la zona central del gradiente (Bahía Concha = 41,3 %) y la más baja en los extremos (Gayraca = 6,9 % y Santa Marta = 12,9 %). No se evidenció un aumento o disminución de la cobertura coralina asociado al gradiente de perturbación, debido a que las formaciones coralinas presentan gran variabilidad por la configuración de la costa y la exposición al oleaje.

Palabras claves: comunidad coralina, entornos marginales, infralitoral rocoso, somero, oleaje.

ABSTRACT

The coral formations of Santa Marta and the Tayrona National Natural Park (Tayrona NNP) in the Colombian Caribbean are minor, owing to relatively marginal conditions for reef development. In the rocky infralittoral zone (< 5 m), numerous coral colonies settle, but apparently fail to form reefs. This research characterized this zone to begin understanding the factors that limit coral development. Along a SW to NE disturbance gradient, in Santa Marta, Granate, Concha, Chengue and Gayraca, transects were evaluated using photoquadrats. The infralittoral was dominated by macroalgae (66.4 %), followed by stony corals (24.2 %). The highest richness (15 spp.) and coral cover (25.3 %) were recorded on rocky blocks, and on the protected sides of the bays (11 spp.; 24.2 %). A greater number of species was observed at the beginning of the disturbance gradient in Santa Marta (12 spp.) and Granate (13 spp.), while coral cover was high in the central zone of the gradient (Concha Bay = 41.3 %) and lowest at the extremes (Gayraca = 6.9 % and Santa Marta = 12.9 %). There was no increase or decrease in coral cover associated with the disturbance gradient, because the coral formations show great variability from the configuration of the coast and exposure to wave action.

Keywords: coral community, marginal environments, rocky infralittoral, shallow, wave.

INTRODUCCIÓN

El litoral rocoso es una unidad ecológica ubicada en la transición entre el mar y la tierra, cubierta y expuesta por los cambios de las mareas. A lo largo y ancho del litoral se desarrollan comunidades biológicas sobre el sustrato rocoso irregular y de composición geológica variable (Osorno, 2008). En esta franja se pueden identificar tres zonas: supralitoral o de salpicadura, el mesolitoral entre el punto de más alta y baja marea y, el infralitoral permanentemente sumergido, debajo de la marea baja (Taylor, 1978; Little *et al.*, 2009). Adicionalmente, de acuerdo con la inclinación y la geomorfología del sustrato, los litorales rocosos pueden clasificarse como acantilados, terrazas (plataformas) o como playas rocosas; estas últimas pueden estar compuestas de gravas ($\varnothing = 2 - 30$ mm), cantos rodados ($\varnothing = 30$ mm – 10 cm), rocas de mayor tamaño ($\varnothing > 10$ cm) y bloques, acumulados por la erosión de los acantilados (McLachlan y Hesp, 1984; López-Victoria *et al.*, 2004). Se ha documentado que los cambios en la geomorfología del sustrato entre playas rocosas y plataformas intermareales generan diferencias en los aspectos reproductivos de una misma especie, variaciones de abundancia poblacional y cambios en los hábitos tróficos en las comunidades (Londoño-Cruz *et al.*, 2014; Ojeda *et al.*, 2017). Además, los individuos o las comunidades responden de manera diferencial a los gradientes de perturbación según la geomorfología del sustrato (Paine, 1980; Dunmore y Schiel, 2003; Sherman *et al.*, 2007).

Este ecosistema presenta condiciones ambientales extremas como desecación, variación en la salinidad, temperatura, intensidad lumínica y en los niveles de oxígeno y, altos valores de pH, turbidez y sedimentación (Díaz-Pulido, 1997; Little *et al.*, 2009; Camp *et al.*, 2018). Se reconoce que algunas de las presiones naturales y antropogénicas tienen la capacidad de modificar la morfología de los litorales rocosos, repercutiendo en la estabilidad de la roca y en el desarrollo de los organismos que allí habitan. Entre las presiones naturales que actúan sobre la acreción y erosión del litoral rocoso están las corrientes, oleaje, mareas, procesos eólicos, aumento del nivel del mar, terremotos, tsunamis y la acción de organismos bioerosionadores (Osorno, 2008). Por su parte, entre las presiones antropogénicas se destacan la extracción de rocas, la construcción de infraestructuras y el turismo por incrementos en el apisonamiento (Franco *et al.*, 1992; Osorno, 2008; Batista-Morales y Díaz-Sánchez, 2010). A pesar de las condiciones adversas presentes en el litoral rocoso, este alberga comunidades

INTRODUCTION

The rocky shore is an ecological unit located at the transition between sea and land, alternately covered and exposed by tidal changes. Throughout the extent of the shore, biological communities develop on an irregular rocky substratum of variable geological composition (Osorno, 2008). Within this zone, three areas can be identified: the supralittoral or splash zone, the mesolittoral between the highest and lowest tide levels, and the infralittoral, which remains permanently submerged below low tide (Taylor, 1978; Little *et al.*, 2009). Additionally, according to the slope and geomorphology of the substratum, rocky shores can be classified as cliffs, terraces (platforms), or rocky beaches. The latter may be composed of gravel ($\varnothing = 2 - 30$ mm), pebbles ($\varnothing = 30$ mm – 10 cm), larger rocks ($\varnothing > 10$ cm), and boulders, accumulated as a result of cliff erosion (McLachlan and Hesp, 1984; López-Victoria *et al.*, 2004). It has been documented that changes in substratum geomorphology between rocky beaches and intertidal platforms generate differences in the reproductive traits of the same species, variations in population abundance, and shifts in the trophic habits of communities (Londoño-Cruz *et al.*, 2014; Ojeda *et al.*, 2017). Furthermore, individuals or communities respond differently to disturbance gradients depending on the substratum geomorphology (Paine, 1980; Dunmore and Schiel, 2003; Sherman *et al.*, 2007).

This ecosystem presents extreme environmental conditions such as desiccation, variations in salinity, temperature, light intensity, and oxygen levels, as well as high values of pH, turbidity, and sedimentation (Díaz-Pulido, 1997; Little *et al.*, 2009; Camp *et al.*, 2018). It is recognized that certain natural and anthropogenic pressures have the capacity to modify the morphology of rocky shores, affecting rock stability and the development of the organisms that inhabit them. Among the natural pressures that influence the accretion and erosion of rocky shores are currents, wave action, tides, aeolian processes, sea-level rise, earthquakes, tsunamis, and the activity of bioeroding organisms (Osorno, 2008). On the other hand, key anthropogenic pressures include rock extraction, infrastructure development, and tourism-related trampling (Franco *et al.*, 1992; Osorno, 2008; Batista-Morales and Díaz-Sánchez, 2010). Despite the adverse conditions present on rocky shores, these environments harbor diverse and abundant coral communities (Craig *et al.*, 2001), with species that exhibit high thermal tolerance (heat-tolerant symbionts), unique bacterial

coralinas diversas y abundantes (Craig *et al.*, 2001), con especies que presentan alta tolerancia térmica (simbiontes tolerantes al calor), una configuración de comunidades bacterianas únicas y diversos mecanismos de aclimatación y adaptación (Oliver y Palumbi, 2011; Ziegler *et al.*, 2017; Safaie *et al.*, 2018; Burt *et al.*, 2020).

En el Caribe colombiano los litorales rocosos consolidados (acantilados, terrazas, bloques) abarcan una longitud aproximada de 370 km (Posada-Posada y Henao-Pineda, 2008). En el área de Santa Marta y el Parque Nacional Natural Tayrona - PNN Tayrona, las estribaciones rocosas de la Sierra Nevada de Santa Marta penetran en el mar, conformando bahías profundas con playas interiores, flancos y puntas de pendientes abruptas. Las formaciones coralinas someras están relegadas a las partes internas, mientras que las zonas someras de los costados presentan un desarrollo coralino incipiente, propio de entornos marginales (Perry y Larcombe, 2003), representado en colonias pequeñas y medianas de variadas especies; mientras que los arrecifes desarrollados se encuentran a profundidad media (> 10 m) (Antonius, 1972; Werding y Sánchez, 1989; Zea, 1993, 1994; López-Victoria *et al.*, 2004). Este patrón se puede atribuir al grado de exposición al oleaje generado por los vientos alisios del NE durante la época seca y por vendavales del SO durante la época de lluvia, que produce una fuerte turbulencia, que incide en el desarrollo natural de las colonias coralinas (Werding y Sánchez, 1989; Bayraktarov *et al.*, 2014a; Eidens *et al.*, 2015). Asimismo, la alta pendiente del sustrato, los derrumbes relativamente frecuentes, la alta intensidad lumínica, la abrasión por los sedimentos con el oleaje y la competencia estacional con macroalgas también puede estar determinando el bajo grado de desarrollo arrecifal en los costados y puntas de las bahías (Werding y Sánchez, 1989; Garzón-Ferreira y Cano, 1991; Zea, 1993; Venera-Pontón *et al.*, 2011). Adicionalmente, las descargas continentales cargadas de sedimentos y nutrientes durante la época de lluvias concentradas hacia el SO del área se traducen en un gradiente de perturbación desde Santa Marta hacia el PNN Tayrona, influyendo en el desarrollo coralino (Antonius, 1972; Werding y Sánchez, 1988, 1989; Zea, 1993, 1994; Bayraktarov y Wild, 2014; Bayraktarov *et al.*, 2014b).

Debido a que las formaciones arrecifales desarrolladas en los flancos de las bahías se encuentran a profundidad media (> 10 m), las zonas litorales someras han sido poco estudiadas,

community configurations, and a variety of acclimatization and adaptation mechanisms (Oliver and Palumbi, 2011; Ziegler *et al.*, 2017; Safaie *et al.*, 2018; Burt *et al.*, 2020).

In the Colombian Caribbean, consolidated rocky shores (cliffs, terraces, blocks) span an approximate length of 370 km (Posada-Posada and Henao-Pineda, 2008). In the Santa Marta area and Tayrona National Natural Park – Tayrona NNP, the rocky foothills of the Sierra Nevada de Santa Marta extend into the sea, forming deep bays with interior beaches, flanks, and steeply sloped headlands. Shallow coral formations are confined to the inner areas, while the shallow zones along the flanks exhibit incipient coral development typical of marginal environments (Perry and Larcombe, 2003), represented by small to medium colonies of various species. In contrast, well-developed reefs are found at mid-depths (> 10 m) (Antonius, 1972; Werding and Sánchez, 1989; Zea, 1993, 1994; López-Victoria *et al.*, 2004). This pattern can be attributed to the degree of wave exposure caused by the NE trade winds during the dry season and by SW squalls during the rainy season, which generate strong turbulence that affects the natural development of coral colonies (Werding and Sánchez, 1989; Bayraktarov *et al.*, 2014a; Eidens *et al.*, 2015). Additionally, the steep substratum slope, relatively frequent landslides, high light intensity, sediment abrasion by waves, and seasonal competition with macroalgae may also be limiting reef development along the sides and headlands of the bays (Werding and Sánchez, 1989; Garzón-Ferreira and Cano, 1991; Zea, 1993; Venera-Pontón *et al.*, 2011). Moreover, continental discharges laden with sediments and nutrients during the rainy season, concentrated toward the SW of the area, result in a disturbance gradient from Santa Marta toward Tayrona NNP, influencing coral development (Antonius, 1972; Werding and Sánchez, 1988, 1989; Zea, 1993, 1994; Bayraktarov and Wild, 2014; Bayraktarov *et al.*, 2014b).

Because the well-developed reef formations along the flanks of the bays are found at mid-depths (> 10 m), shallow coastal zones have been little studied, despite being the most exposed to natural and anthropogenic disturbances. Notable exceptions include the studies conducted by Acosta (1989) and Martínez and Acosta (2005) in areas of Santa Marta and Tayrona NNP. However, although considered marginal environments due to their limited potential for reef construction, these areas are of great importance for coral diversity conservation, as they harbor abundant coral settlement and contribute to coral sediment generation (Perry and

a pesar de ser las más expuestas a perturbaciones naturales y antropogénicas, destacándose las investigaciones realizadas por [Acosta \(1989\)](#) y [Martínez y Acosta \(2005\)](#) en sectores de Santa Marta y el PNN Tayrona. No obstante, pese a ser considerados entornos marginales debido al limitado potencial para la construcción de arrecifes, son ambientes de gran importancia para la conservación de la diversidad coralina, por ser áreas con abundante asentamiento coralino y por generar sedimentos coralinos ([Perry y Larcombe, 2003](#)). A pesar de que allí aparentemente las colonias coralinas no viven mucho tiempo (si lo hicieran ya habría arrecifes), estas pueden resistir condiciones adversas y eventualmente reproducirse, sirviendo como semilla para la restauración coralina de los arrecifes más profundos. Por lo anterior, la presente investigación buscó caracterizar las comunidades coralinas del infralitoral rocoso somero (< 5 m de profundidad) de Santa Marta y PNN Tayrona, y evaluar el efecto de la exposición al oleaje, la geomorfología del sustrato y el gradiente de perturbación ambiental por descargas continentales sobre su estructura.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El presente estudio se realizó en el litoral rocoso de Santa Marta y el PNN Tayrona (Fig. 1), cuyas características geomorfológicas y ecológicas generales están determinadas por las estribaciones noroccidentales de la Sierra Nevada de Santa Marta, que caen directamente al mar formando bahías con flancos abruptos y playas al interior. En general, las formaciones coralinas del área presentan un bajo desarrollo. Al interior de las bahías se desarrollan parches someros que alcanzan la superficie del mar y, en los flancos los arrecifes son de tipo franjeante simple, poco amplios, comenzando a profundidad media (>10 m) y profundizándose hasta los 25-30 m ([Antonius, 1972](#); [Garzón-Ferreira y Cano, 1991](#); [Werding y Sánchez, 1988, 1989](#); [Zea, 1993, 1994](#); [Martínez y Acosta, 2005](#)). Por la orientación general de la costa en relación con los vientos alisios predominantes del NE, los sectores occidentales y suroccidentales de las bahías están más expuestos al viento y al oleaje mientras que los sectores orientales y surorientales lo están menos y las zonas interiores presentan aguas calmas ([Werding y Erhardt, 1976](#); [Díaz y Gómez, 2000](#); [Díaz et al., 2000](#)).

El área presenta una época seca entre diciembre y abril, una

[Larcombe, 2003](#)). Although coral colonies in these areas seemingly do not persist for long periods (if they did, reefs would already be present), they are capable of withstanding adverse conditions and may eventually reproduce, acting as seed populations for the restoration of deeper reefs. Based on this, the present study aimed to characterize the coral communities of the shallow rocky infralittoral (<5 m depth) in Santa Marta and Tayrona NNP, and to evaluate the effects of wave exposure, substratum geomorphology, and the environmental disturbance gradient caused by continental discharges on their structure.

MATERIALS AND METHODS

Study Area

The present study was conducted along the rocky shore of Santa Marta and Tayrona NNP (Fig. 1), whose general geomorphological and ecological characteristics are shaped by the northwestern foothills of the Sierra Nevada de Santa Marta. These foothills descend directly into the sea, forming bays with steep flanks and inner beaches. In general, the coral formations in the area exhibit limited development. Shallow coral patches reach the sea surface in the inner parts of the bays, while on the flanks, fringing reefs are narrow and begin at mid-depths (> 10 m), extending to depths of 25-30 m ([Antonius, 1972](#); [Garzón-Ferreira and Cano, 1991](#); [Werding and Sánchez, 1988, 1989](#); [Zea, 1993, 1994](#); [Martínez and Acosta, 2005](#)). Due to the general orientation of the coastline relative to the prevailing NE trade winds, the western and southwestern sectors of the bays are more exposed to wind and wave action, whereas the eastern and southeastern sectors are more sheltered, and the innermost areas are characterized by calm waters ([Werding and Erhardt, 1976](#); [Díaz and Gómez, 2000](#); [Díaz et al., 2000](#)).

The area experiences a dry season from December to April, a transitional period until mid-July with scarce rainfall (known as the San Juan's Little Summer), and a rainy season from August to November (which accounts for more than 65 % of the annual precipitation). During the dry season, a coastal upwelling phenomenon occurs, driven by NE-E trade winds, and is associated with strong wave action, slight increases in nutrients and salinity (> 38), and a decrease in water temperature (20 - 25 °C), often accompanied by massive algal blooms on hard bottoms. In the rainy season, due to local runoff and continental discharges from adjacent rivers, the waters exhibit lower salinity (< 34), are slightly

de transición hasta mediados del mes de julio con escasas precipitaciones (conocida como veranillo de San Juan) y una época de lluvia entre agosto y noviembre (más de 65 % del volumen anual). Durante la época seca ocurre un fenómeno de surgencia costera, debido a los vientos alisios de NE-E, asociado con fuerte oleaje, ligeros incrementos de nutrientes y de la salinidad (> 38) y disminución de la temperatura del agua ($20 - 25\text{ }^{\circ}\text{C}$), acompañados de florecimientos algales masivos en los fondos duros. En la época lluviosa, por la escorrentía local y aguas de descarga continental de los ríos adyacentes, las aguas tienen menor salinidad (< 34), son algo más calientes ($27 - 29\text{ }^{\circ}\text{C}$) y turbias y ocurren episodios puntuales de vientos de tormenta del S y SO (Márquez, 1982; Salzwedel y Müller, 1983; Bula-Meyer, 1985; Blanco, 1988; Díaz *et al.*, 2000; Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira, 2002; Arbeláez *et al.*, 2020). A esta alternancia climática se le atribuye en parte el bajo desarrollo y marginalidad de los arrecifes del área, ya que tanto las aguas relativamente frías como las turbias limitan el crecimiento coralino (Antonius, 1972; Werding y Sánchez, 1989; Garzón-Ferreira y Cano, 1991). Adicionalmente, la concentración de la descarga continental en el lado SO del área y las corrientes predominantes hacia el N-NE en la época de lluvias generan un gradiente de perturbación por las aguas provenientes de la Ciénaga Grande de Santa Marta, las descargas de los ríos Gaira y Manzanares y el emisario submarino de aguas servidas de la ciudad de Santa Marta; aguas subóptimas para el desarrollo coralino desde Santa Marta hacia el PNN Tayrona, lo que sumado al desarrollo urbano y la deforestación en las cuencas de los ríos, han producido en las últimas décadas un efecto de menor cobertura coralina hacia Santa Marta y mayor hacia el PNN Tayrona (Werding y Sánchez, 1988; Garzón-Ferreira y Kielman, 1994; Zea, 1994; Ardila, 2014).

El litoral rocoso está conformado principalmente por rocas metamórficas, con algunas porciones ígneas y en menor medida sedimentarias calcáreas o bioclásticas (Osorno, 2008). Comprende acantilados verticales y terrazas inclinadas, salpicados de grandes bloques caídos con orientaciones verticales variadas (Brattstrom, 1980). Tiene la zonación característica en la que se destaca un cinturón de macroalgas en el intermareal, con un desarrollo máximo durante la época seca (Brattstrom, 1980; Daza-Guerra *et al.*, 2020). En el infralitoral expuesto a la luz dominan los céspedes algales con numerosas colonias coralinas pequeñas, alternados según la exposición al oleaje con bosques de octocorales (Botero, 1987; Zea, 1994); durante la época de surgencia macroalgas del

warmer ($27 - 29\text{ }^{\circ}\text{C}$), and are more turbid, with occasional storm winds from the S and SW (Márquez, 1982; Salzwedel and Müller, 1983; Bula-Meyer, 1985; Blanco, 1988; Díaz *et al.*, 2000; Díaz-Pulido and Garzón-Ferreira, 2002; Arbeláez *et al.*, 2020). This climatic alternation is partly responsible for the limited development and marginal condition of the area's reefs, as both cold and turbid waters restrict coral growth (Antonius, 1972; Werding and Sánchez, 1989; Garzón-Ferreira and Cano, 1991). Additionally, the concentration of continental discharges on the SW side of the area, combined with the prevailing N-NE currents during the rainy season, generates a disturbance gradient caused by waters from the Ciénaga Grande de Santa Marta, the Gaira and Manzanares rivers, and the submarine wastewater outfall of the city of Santa Marta. These suboptimal waters for coral development flow from Santa Marta toward the Tayrona NNP. Combined with urban development and deforestation in the river basins, this has led in recent decades to a pattern of reduced coral cover near Santa Marta and increased cover toward the Tayrona NNP (Werding and Sánchez, 1988; Garzón-Ferreira and Kielman, 1994; Zea, 1994; Ardila, 2014).

The rocky shoreline is primarily composed of metamorphic rocks, with some igneous portions and, to a lesser extent, calcareous or bioclastic sedimentary rocks (Osorno, 2008). It includes vertical cliffs and sloping terraces, scattered with large fallen blocks displaying varied vertical orientations (Brattstrom, 1980). It exhibits a characteristic zonation, highlighted by a belt of macroalgae in the intertidal zone, which reaches its peak development during the dry season (Brattstrom, 1980; Daza-Guerra *et al.*, 2020). In the sunlit infralittoral zone, algal turfs dominate, interspersed with numerous small coral colonies, alternating with octocoral forests depending on wave exposure (Botero, 1987; Zea, 1994). During the upwelling season, macroalgae of the genus *Dictyota*, and in some areas *Sargassum*, colonize the substratum, possibly shading and even smothering corals and other organisms (Díaz-Pulido and Garzón-Ferreira, 2002; Venera-Pontón *et al.*, 2011).

género *Dictyota* y, en algunos puntos, *Sargassum* colonizan el sustrato, posiblemente sombreando y quizá ahogando corales y otros organismos (Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira, 2002; Venera-Pontón *et al.*, 2011).

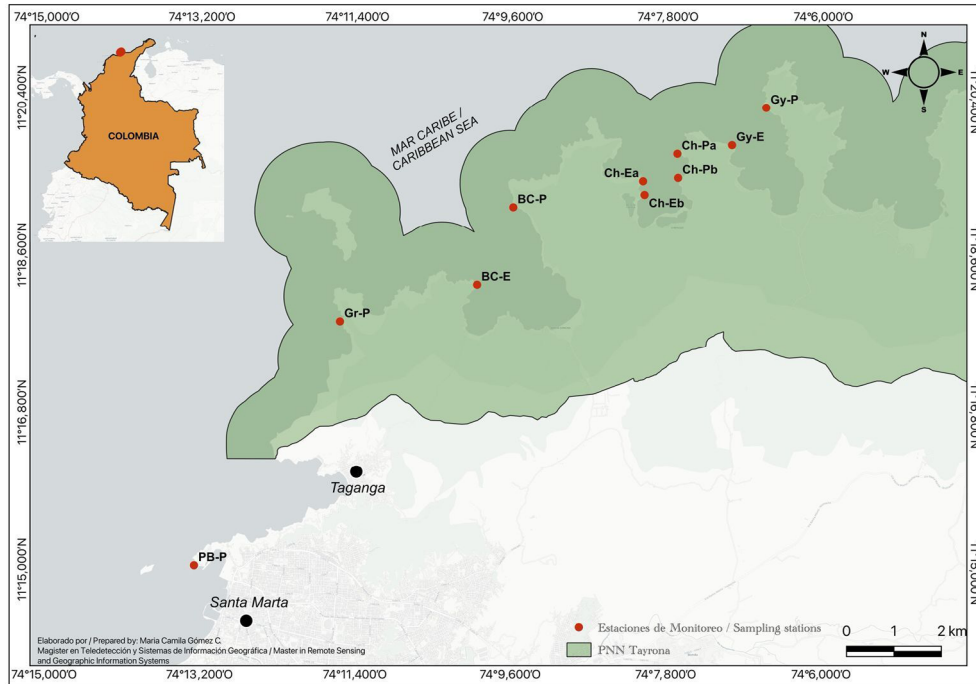


Figura 1. Estaciones de muestreo en Santa Marta y el PNN Tayrona. PB=Punta de Betín en la bahía de Santa Marta, Gr=Granate, BC=Bahía Concha, Ch=Chengue, Gy=Gayraca. P=protegido, E=Expuesto; a y b representan lugares replicados en Chengue. Para detalles ver Tabla 1.

Fase de campo

En el infralitoral rocoso (bloques y terrazas) somero (1,3 a 4,7 m) de cinco bahías, la de Santa Marta (Punta de Betín) y las del PNN Tayrona (Granate, Concha, Chengue, Gayraca), a lo largo del gradiente de perturbación (SO al NE, desde Santa Marta hacia el PNN Tayrona) (Zea, 1994), se definieron estaciones en los flancos protegido y expuesto al oleaje (Fig. 1, Tabla 1). Entre junio y diciembre de 2023, en cada estación se dispusieron tres transectos de 10 m de largo cada uno desplegando flexómetros sobre el fondo, paralelos a la línea de costa y separados entre sí por un par de metros (Díaz-Pulido *et al.*, 2004). En cada transecto, cada metro y alternando de derecha a izquierda se empleó el método fotocuadrante de 0,25 m² implementado por Gómez-Cubillos *et al.* (2019), usando cámara subacuática adosada a un trípode de PVC de 80 cm de altura y base rectangular de 58 x 43 cm (para mantener la relación de aspecto 4:3 de la fotografía y la misma distancia focal). En total se evaluaron 2,5 m² por transecto.

Figure 1. Sampling stations in Santa Marta and Tayrona National Natural Park (Tayrona NNP). PB = Punta de Betín in Santa Marta Bay, Gr = Granate, BC = Concha Bay, Ch = Chengue, Gy = Gayraca. P = protected, E = exposed; a and b represent replicated sites in Chengue. For details, see Table 1.

Field Phase

In the shallow rocky infralittoral zone (blocks and terraces, 1.3 to 4.7 m depth) of five bays, Santa Marta bay (Punta de Betín) and the Tayrona NNP bays (Granate, Concha, Chengue, Gayraca), along the disturbance gradient (SW to NE, from Santa Marta toward the Tayrona NNP) (Zea, 1994), sampling stations were established on both wave-exposed and wave-protected flanks (Fig. 1, Table 1). Between June and December 2023, three 10-meter-long transects were placed at each station using measuring tapes laid on the seafloor, parallel to the coastline and spaced a couple of meters apart (Díaz-Pulido *et al.*, 2004). On each transect, at every meter and alternating sides (right and left), the photo-quadrat method (0.25 m²) described by Gómez-Cubillos *et al.* (2019) was applied, using an underwater camera mounted on a PVC tripod 80 cm in height with a rectangular base of 58 x 43 cm (to maintain a 4:3 aspect ratio and consistent focal distance). A total of 2.5 m² was surveyed per transect. In blocky shorelines, cover was evaluated

La cobertura en litorales de bloques se evaluó solamente en su parte superior (horizontal a inclinada) y no los lados verticales o extraplomados.

only on the upper surfaces (horizontal to inclined), excluding vertical or overhanging sides.

Tabla 1. Características y coordenadas de las estaciones monitoreadas en Santa Marta y el PNN Tayrona. Abreviatura: Geomorfología del sustrato (Geo. del sustrato), Santa Marta (S. Marta) y Bahía Concha (B. Concha).

Table 1. Characteristics and coordinates of the monitored stations in Santa Marta and Tayrona NNP. Abbreviations: Substratum geomorphology (Subst. geomorphology), Santa Marta (S. Marta), and Concha Bay (B. Concha).

Estaciones / Stations	Exposición / Exposure	Geo. del sustrato / Subst. geomorphology	Profundidad / Depth	Imagen / Image	Coordenada / Coordinates
S. Marta (PB-P; Punta de Betín)	Protegido / Protected	Bloques / Blocks	2.5 – 3.9 m		11°15'2.59"N, 74°13'15.67"O / W
Granate (Gr-P)	Protegido / Protected	Bloques / Blocks	2.0 – 3.5 m		11°17'51.65"N, 74°11'35.16"O / W
B. Concha (BC-E)	Expuesto / Exposed	Bloques / Blocks	2.5 – 3.3 m		11°18'20.40"N, 74°10'0.38"O / W
B. Concha (BC-P)	Protegido / Protected	Bloques / Blocks	1.3 – 2.6 m		11°19'9.50"N, 74°9'34.71"O / W
Chengue (Ch-Éa)	Expuesto a / Exposed a	Terraza / Terrace	4.0 – 4.5 m		11°19'29.10"N, 74° 8'5.73"O / W
Chengue (Ch-Éb)	Expuesto b / Exposed b	Terraza / Terrace	1.3 – 2.5 m		11°19'26.33"N, 74° 8'6.02"O / W

Chengue (Ch-Pa)	Protegido a / Protected a	Terraza / Terrace	2.0 – 3.0 m		11°19'45.39"N, 74°7'41.37"W / W
Chengue (Ch-Pb)	Protegido b / Protected b	Terraza / Terrace	1.5 – 2.5 m		11°19'31.05"N, 74°7'40.85"W / W
Gayraca (Gy-E)	Expuesto / Exposed	Bloques / Blocks	3.7 – 4.7 m		11°19'53.40"N, 74°7'3.20"W / W
Gayraca (Gy-P)	Protegido/ Protected	Terraza / Terrace	2.4 – 2.8 m		11°20'19.20"N, 74°6'39.60"W / W

ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN

Procesamiento de imágenes

Las fotografías se procesaron con el programa de acceso libre ImageJ 1.52v (Schneider *et al.*, 2012). Con la herramienta Analyze-Grid se creó una grilla de 100 puntos sistemáticamente espaciados, que se usó para contar por cuadrante cuantos puntos cubrían corales pétreos e hidrocorales (por especie), macroalgas, esponjas, otros invertebrados sésiles (corales blandos, anémonas, entre otros, a nivel de gran grupo) y sustrato abiótico (arena, cascajo y escombros) (Caricomp, 2001; Garzón-Ferreira *et al.*, 2002).

Análisis de datos

La riqueza coralina se determinó como el número de especies. La cobertura absoluta (% del total del sustrato duro) a partir del número de puntos en la grilla, se llevó a un valor total por transecto, para calcular promedios y variación en el gradiente de perturbación (bahías), geomorfología del sustrato (terrazza vs.

INFORMATION ANALYSIS

Image Processing

The photographs were processed using the open-access software ImageJ 1.52v (Schneider *et al.*, 2012). Using the Analyze-Grid tool, a grid of 100 systematically spaced points was created and used to count, per quadrat, how many points covered stony corals and hydrocorals (by species), macroalgae, sponges, other sessile invertebrates (such as soft corals, anemones, etc., at a broad group level), and abiotic substratum (sand, gravel, and rubble) (CARICOMP, 2001; Garzón-Ferreira *et al.*, 2002).

Data Analysis

Coral richness was determined as the number of species. Absolute cover (% of total hard substratum), based on the number of points in the grid, was calculated as a total value per transect to determine averages and variation along the disturbance gradient (bays), substratum geomorphology (terrace vs. block), and wave exposure

bloque) y exposición al oleaje (protegido vs. expuesto) (Tabla 1).

La completitud del muestreo en términos de riqueza de especies se calculó usando el estimador recomendado por [Chao y Jost \(2012\)](#). La completitud del muestreo varía entre 1-100 %, donde valores cercanos a 100 % indicarían que el muestreo es completo con respecto a la técnica de muestreo. La cobertura del muestreo se estimó por estación, combinando los tres transectos, empleando datos de ocurrencia por cuadrante en cada estación ([Roswell et al., 2021](#)). Para realizar las comparaciones de las variables (riqueza y cobertura coralina) entre las geomorfologías del sustrato y los costados protegidos de las bahías (Solo Ch-Pa, en Chengue dado que su ubicación la hace comparable con las estaciones protegidas de las otras bahías) a lo largo del gradiente de perturbación, se realizaron análisis de varianza –ANOVA a una vía, acompañados de las pruebas Tukey o Kruskal-Wallis con la prueba *post hoc* de Dunn en caso de que los datos no cumplieran con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, empleando los paquetes STATS y DescTools de R ([Bolar, 2022](#); [Signorell, 2024](#)); para comparar entre niveles de exposición al oleaje (en aquellas bahías con ambos niveles de exposición), se realizaron Modelos Lineales Mixtos, añadiendo bahía como factor aleatorio, usando el paquete lme4 de R ([Baes, 2024](#)). En estos análisis se usaron como réplicas los transectos asociados a cada factor según el caso (todos los de terrazas y bloques, todos los protegidos y expuestos de las bahías con ambos niveles de exposición y todos los protegidos de cada bahía a lo largo del gradiente de perturbación).

Los cambios en composición y estructura de la comunidad coralina entre los factores de interés (geomorfología del sustrato, exposición al oleaje y bahía a lo largo del gradiente de perturbación) fueron analizados con la técnica de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), utilizando como medida de distancia el índice de similitud de Bray-Curtis binario, acompañado a posteriori por un análisis de similitud (ANOSIM), con los datos de cobertura en % previamente procesados con la transformación angular ($\arcsen\sqrt{(x/100)}$, donde x = cobertura). Adicionalmente, se determinó las especies coralinas que caracterizaron los factores de interés basado en sus coberturas, mediante la prueba de porcentaje de similitud (SIMPER). Los análisis se realizaron con el paquete vegan ([Oksanen et al., 2019](#)). Las pruebas estadísticas se efectuaron en el programa R versión 4.4.2 ([R Development Core Team, 2017](#)).

(protected vs. exposed) (Table 1).

Sampling completeness in terms of species richness was calculated using the estimator recommended by [Chao and Jost \(2012\)](#). Sampling completeness ranges from 1-100 %, where values close to 100 % indicate that the sampling is complete with respect to the method used. Sampling coverage was estimated per station by combining the three transects and using species occurrence data per quadrat at each station ([Roswell et al., 2021](#)). To compare the variables (coral richness and cover) between substratum geomorphologies and the protected sides of the bays (only Ch-Pa in Chengue, given that its location makes it comparable to the protected stations in the other bays) along the disturbance gradient, one-way ANOVAs were performed, followed by Tukey's test or the Kruskal-Wallis test with Dunn's post hoc test in cases where the data did not meet normality or homoscedasticity assumptions. These analyses were performed using the STATS and DescTools packages in R ([Bolar, 2022](#); [Signorell, 2024](#)). To compare between levels of wave exposure (in those bays with both exposure levels), Linear Mixed Models were used, including bay as a random factor, with the lme4 package in R ([Baes, 2024](#)). In these analyses, the transects associated with each factor were used as replicates, depending on the comparison (e.g., all terrace and block transects, all protected and exposed transects in bays with both exposure levels, and all protected transects from each bay along the disturbance gradient).

Changes in coral community composition and structure across the factors of interest (substratum geomorphology, wave exposure, and bay along the disturbance gradient) were analyzed using non-metric multidimensional scaling (nMDS), with the binary Bray-Curtis similarity index as the distance measure. This was followed by an Analysis of Similarities (ANOSIM), using coral cover data (%) previously transformed with an angular transformation ($\arcsin\sqrt{(x/100)}$, where x = cover). Additionally, the coral species that characterized each factor based on their cover were identified using a Similarity Percentage (SIMPER) analysis. All analyses were performed using the vegan package ([Oksanen et al., 2019](#)). Statistical tests were conducted in R version 4.4.2 ([R Development Core Team, 2017](#)).

RESULTADOS

Cobertura bentónica

El infralitoral rocoso somero de S. Marta y el PNN Tayrona se encuentra dominado por macroalgas ($\bar{x} \pm 1$ error estándar = $66,4 \pm 2,4$ %), principalmente céspedes algales, seguido por corales pétreos ($24,2 \pm 2,5$ %), otros organismos sésiles (corales blandos, anémonas, foraminíferos, poliquetos, tunicados y zoantídeos) ($5,2 \pm 1,2$ %) y poríferos ($1,3 \pm 0,3$ %). El sustrato abiótico (roca, cascajo, escombros, esqueleto coralino y arena) ocupó $2,9 \pm 0,5$ %. Se encontraron diferencias significativas (Test de Dunn, $p < 0,05$) en la cobertura entre los corales pétreos con las macroalgas y, entre estos grupos con las demás categorías bentónicas.

Al comparar las coberturas bentónicas de las diferentes categorías entre las geomorfologías del sustrato (bloques y terrazas) se evidenció poca variación. Los corales pétreos presentaron una mayor cobertura sobre los bloques rocosos ($25,3 \pm 3,1$ %), sin diferir con la cobertura registrada en las terrazas ($23,2 \pm 4,1$ %) (ANOVA, $F = 1,6$; $p = 0,689$) (Fig. 2a); mientras que las macroalgas presentaron una cobertura más alta en las terrazas ($69,1 \pm 3,7$ %), sin presentar diferencias con los bloques rocosos ($63,7 \pm 3$ %) (ANOVA, $F = 1,3$; $p = 0,257$) (Fig. 2a). La cobertura de los otros invertebrados fue similar entre las geomorfologías del sustrato, encontrándose entre $5,1 \pm 1,4$ % en bloques y $5,3 \pm 2$ % en terrazas, sin presentar diferencias significativas (Kruskal-Wallis, $H = 0,001$; $p = 0,967$) (Fig. 2a). Particularmente, la cobertura de poríferos fue mayor sobre los bloques ($2 \pm 0,6$ %), presentando diferencias con las registradas en las terrazas ($0,6 \pm 0,1$ %) (Kruskal-Wallis, $H = 4,9$; $p = 0,026$) (Fig. 2a). Por último, la mayor cobertura del sustrato abiótico se encontró en los bloques ($4 \pm 0,7$ %), presentando diferencias significativas con lo observado en las terrazas ($1,8 \pm 0,5$ %) (Kruskal-Wallis, $H = 5,6$; $p = 0,018$) (Fig. 2a).

Al analizar el oleaje en las bahías con ambos niveles de exposición (B. Concha, Gayraca y Chengue), se observó un comportamiento uniforme entre las coberturas bentónicas, similar al evidenciado entre las geomorfologías del sustrato; siendo las bahías (factor aleatorio) la variable que explicó en gran medida el comportamiento (> 90 %) de la cobertura de corales pétreos y macroalgas. Los corales pétreos presentaron coberturas similares (no significativas) entre los costados expuestos (occidentales) ($23,9 \pm 3,6$ %) y protegidos (orientales) ($24,2 \pm 5,4$ %) (ANOVA, $F = 0,004$; $p = 0,95$) (Fig. 2b). Las macroalgas presentaron una

RESULTS

Benthic Cover

The shallow rocky infralittoral of S. Marta and Tayrona NNP is dominated by macroalgae ($\bar{x} \pm 1$ standard error = 66.4 ± 2.4 %), mainly algal turfs, followed by scleractinian corals (24.2 ± 2.5 %), other sessile organisms (soft corals, anemones, foraminifera, polychaetes, tunicates, and zoanthids) (5.2 ± 1.2 %), and sponges (1.3 ± 0.3 %). Abiotic substratum (rock, rubble, debris, coral skeleton, and sand) accounted for 2.9 ± 0.5 %. Significant differences were found (Dunn's test, $p < 0.05$) in cover between scleractinian corals and macroalgae, and between these groups and the other benthic categories.

When comparing the benthic cover of the different categories between substratum geomorphologies (blocks and terraces), little variation was observed. Scleractinian corals had higher cover on rocky blocks (25.3 ± 3.1 %), but not significantly different from that on terraces (23.2 ± 4.1 %) (ANOVA, $F = 1.6$; $p = 0.689$) (Fig. 2a). Macroalgae showed higher cover on terraces (69.1 ± 3.7 %), but without significant differences compared to rocky blocks (63.7 ± 3 %) (ANOVA, $F = 1.3$; $p = 0.257$) (Fig. 2a). The cover of other invertebrates was similar between substratum geomorphologies, ranging from 5.1 ± 1.4 % on blocks to 5.3 ± 2 % on terraces, with no significant differences (Kruskal-Wallis, $H = 0.001$; $p = 0.967$) (Fig. 2a). Notably, sponge cover was higher on blocks (2 ± 0.6 %), showing significant differences compared to that on terraces (0.6 ± 0.1 %) (Kruskal-Wallis, $H = 4.9$; $p = 0.026$) (Fig. 2a). Finally, the highest cover of abiotic substratum was found on blocks (4 ± 0.7 %), with significant differences from that on terraces (1.8 ± 0.5 %) (Kruskal-Wallis, $H = 5.6$; $p = 0.018$) (Fig. 2a).

When analyzing wave exposure in the bays with both exposure levels (B. Concha, Gayraca, and Chengue), a uniform pattern was observed in benthic cover, similar to that seen between substratum geomorphologies. The bays (random factor) explained a large portion (> 90 %) of the variation in scleractinian coral and macroalgal cover. Scleractinian corals showed similar (non-significant) cover between the exposed (western) (23.9 ± 3.6 %) and protected (eastern) sides (24.2 ± 5.4 %) (ANOVA, $F = 0.004$; $p = 0.95$) (Fig. 2b). Macroalgae had slightly higher, but not significant, cover on the exposed sides (68.9 ± 3.6 %) (ANOVA, $F = 0.472$; $p = 0.503$) (Fig. 2b). Other sessile invertebrates showed higher cover on the protected sides than on the exposed ones (7.3 ± 3.3 %).

cobertura ligeramente mayor pero no significativa en los costados expuestos ($68,9 \pm 3,6$ %) (ANOVA, $F = 0,472$ $p = 0,503$) (Fig. 2b). Los otros invertebrados sésiles presentaron coberturas más altas en los costados protegidos que en los expuestos ($7,3 \pm 3,3$ % vs $4,1 \pm 1,4$ %). Los poríferos no difirieron entre niveles de exposición al oleaje (expuesto = $1 \pm 0,2$ %; protegido = $0,6 \pm 0,1$ %) (ANOVA, $F = 3,179$; $p = 0,096$), aunque las bahías tuvieron poco efecto sobre la cobertura de este grupo (< 1 %) (Fig. 2b). Finalmente, el sustrato abiótico presentó poca variación entre niveles de exposición (expuesto = $2,1 \pm 0,7$ %; protegido = $2,6 \pm 0,8$ %) (Fig. 2b).

% vs. 4.1 ± 1.4 %). Sponges did not show significant differences between wave exposure levels (exposed = 1 ± 0.2 %; protected = 0.6 ± 0.1 %) (ANOVA, $F = 3.179$; $p = 0.096$), and the bays had little effect on sponge cover (< 1 %) (Fig. 2b). Lastly, abiotic substratum showed little variation between exposure levels (exposed = 2.1 ± 0.7 %; protected = 2.6 ± 0.8 %) (Fig. 2b).

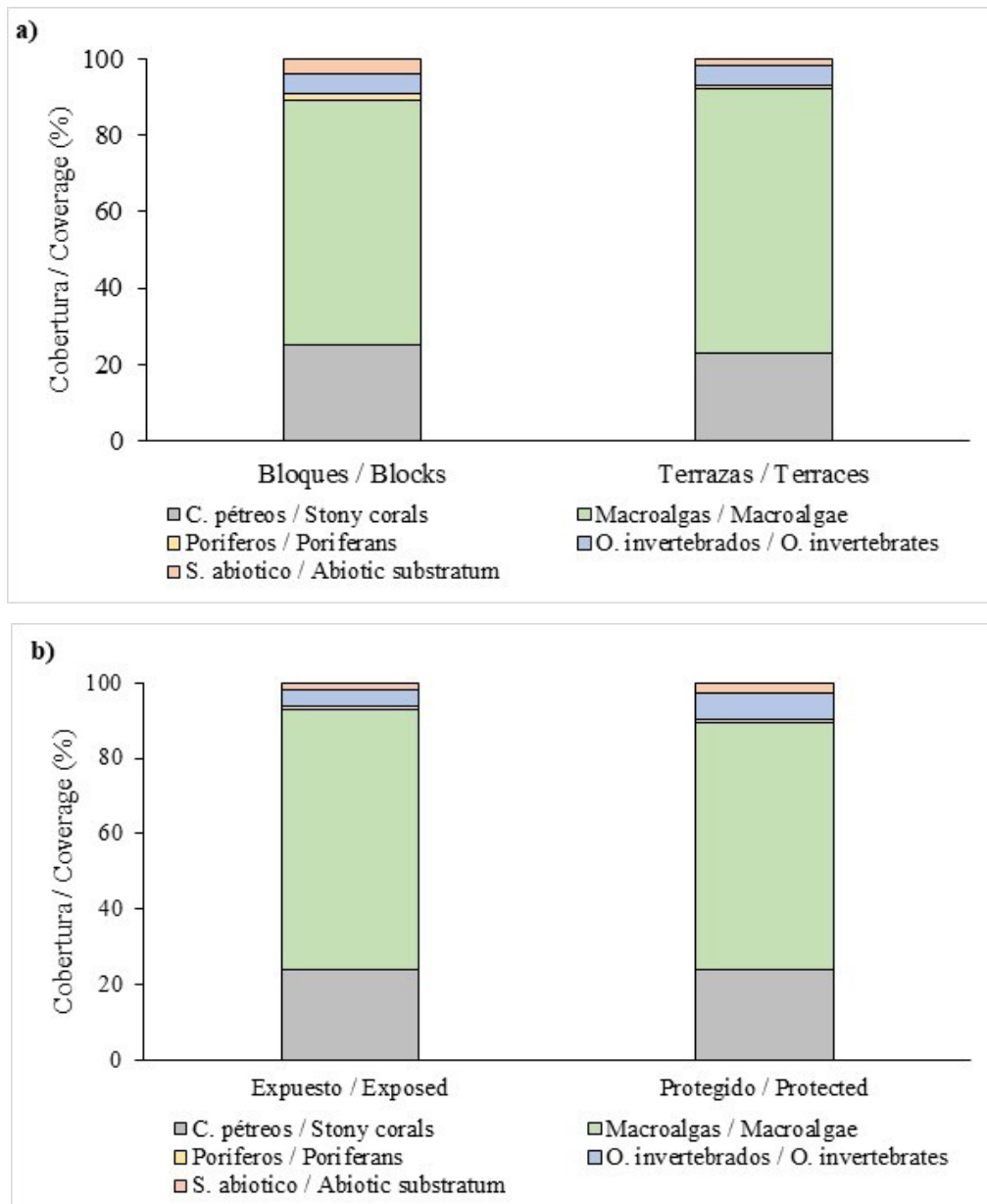


Figura 2. Cobertura bentónica en el infralitoral rocosos de Santa Marta y el PNN Tayrona según a) la geomorfología del sustrato y b) el nivel de exposición al oleaje.

Figure 2. Benthic cover in the shallow rocky infralittoral of Santa Marta and Tayrona National Natural Park (Tayrona NNP) according to a) substratum geomorphology and b) wave exposure level.

Contrario a lo esperado (a partir del conocimiento recabado en arrecifes de profundidad media, ver Zea, 1994 y Ardila, 2014), al analizar las coberturas bentónicas entre los costados protegidos de las bahías a lo largo del gradiente de perturbación, se encontró que los corales pétreos presentaron las coberturas más altas en la zona central del gradiente de perturbación, principalmente en B. Concha (41.3 ± 2.5 %) y la más baja en los extremos, especialmente en Gayraca (6.9 ± 0.7 %), presentándose diferencias entre B. Concha y las demás bahías (Tukey HSD, $p < 0.05$) (Fig. 3). Las macroalgas registraron un patrón inverso al de corales pétreos; es decir, baja cobertura al centro del gradiente de perturbación (B. Concha = 47.2 ± 3.1 %) y aumentó gradualmente hacia los extremos, alcanzado sus valores más altos en Gayraca (79 ± 9.6 %) y S. Marta (70.2 ± 2.6 %), con diferencias significativas entre B. Concha y Gayraca (Tukey HSD, $Q = 5.7$; $p = 0.016$) (Fig. 3).

Coincidiendo con lo registrado por Zea (1994), los poríferos presentaron las coberturas más altas al inicio del gradiente de perturbación, S. Marta (3.5 ± 0.7 %) y Granate (4.5 ± 1.9 %), disminuyendo hacia el centro del PNN Tayrona, con la cobertura más baja en B. Concha (0.4 ± 0.2 %) y diferencias entre Concha y Chengue con S. Marta y Granate (test de Dunn, $p < 0.05$) (Fig. 3). Los otros invertebrados y el sustrato abiótico no mostraron un patrón claro a través del gradiente. La cobertura de los otros invertebrados fluctuó entre 2.7 ± 1.1 % en Granate y 12.1 ± 9.2 % en Gayraca, sin presentarse diferencias significativas entre las bahías (ANOVA, $F = 0.5$; $p = 0.807$) (Fig. 3); mientras que, el sustrato abiótico varió entre 1.4 ± 0.6 % en Gayraca y 7.2 ± 1.2 % en S. Marta, presentando diferencias significativas (Test de Dunn, $p = 0.025$) (Fig. 3).

Contrary to expectations (based on knowledge gathered from mid-depth reefs; see Zea, 1994 and Ardila, 2014), when analyzing benthic cover on the protected sides of the bays along the disturbance gradient, stony corals showed the highest cover in the central part of the gradient, mainly in B. Concha (41.3 ± 2.5 %), and the lowest at the extremes, especially in Gayraca (6.9 ± 0.7 %), with significant differences between B. Concha and the other bays (Tukey HSD, $p < 0.05$) (Fig. 3). Macroalgae exhibited an inverse pattern to stony corals, that is, low cover in the center of the disturbance gradient (B. Concha = 47.2 ± 3.1 %) and a gradual increase toward the extremes, reaching the highest values in Gayraca (79 ± 9.6 %) and S. Marta (70.2 ± 2.6 %), with significant differences between B. Concha and Gayraca (Tukey HSD, $Q = 5.7$; $p = 0.016$) (Fig. 3).

In line with what was reported by Zea (1994), sponges showed the highest cover at the beginning of the disturbance gradient, S. Marta (3.5 ± 0.7 %) and Granate (4.5 ± 1.9 %), decreasing toward the interior of the Tayrona NNP, with the lowest cover recorded in B. Concha (0.4 ± 0.2 %). Significant differences were found between B. Concha and Chengue compared to S. Marta and Granate (Dunn's test, $p < 0.05$) (Fig. 3). Other invertebrates and abiotic substratum did not show a clear pattern along the gradient. The cover of other invertebrates ranged from 2.7 ± 1.1 % in Granate to 12.1 ± 9.2 % in Gayraca, with no significant differences among bays (ANOVA, $F = 0.5$; $p = 0.807$) (Fig. 3). Meanwhile, abiotic substratum varied from 1.4 ± 0.6 % in Gayraca to 7.2 ± 1.2 % in S. Marta, with significant differences (Dunn's test, $p = 0.025$) (Fig. 3).

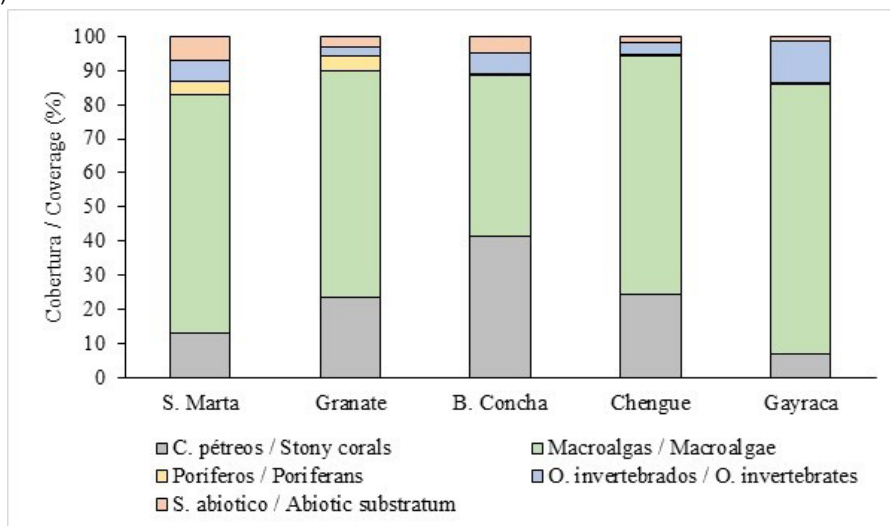


Figura 3. Cobertura bentónica de los litorales rocosos someros (solo costados protegidos del oleaje) en las diferentes bahías de Santa Marta y el PNN Tayrona.

Figure 3. Benthic cover of shallow rocky shores (only wave-protected sides) in the different bays of Santa Marta and Tayrona NNP.

COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD CORALINA

Riqueza coralina

En el infralitoral rocoso somero de Santa Marta y el PNN Tayrona la completitud del muestreo en términos de riqueza de especies por estación fue alta, entre 96,8 - 100 %; registrándose un total de 16 especies de corales pétreos (15 corales escleractinios y un hidrocoral) (Anexo 1). Se registró una mayor riqueza sobre los bloques rocosos (15 especies; $8,3 \pm 0,4$ especies) en comparación con las terrazas (13 especies; $6,7 \pm 0,4$ especies) (Anexo 1), presentándose diferencias significativas entre las geomorfologías del sustrato (ANOVA, $F = 8,6$; $p = 0,009$). En los costados protegidos al oleaje se encontraron 11 especies ($6,7 \pm 0,6$ especies); mientras que, en sus costados expuestos se observaron 10 especies ($7,4 \pm 0,4$ especies) (Anexo 1), sin diferencias significativas entre los niveles de exposición al oleaje (ANOVA, $F = 1,6$; $p = 0,229$), teniendo en cuenta que las bahías como factor aleatorio explican 84,7 % de la variación de los datos. Respecto al efecto del gradiente de perturbación sobre la riqueza coralina en los costados protegidos de las bahías, se observó un mayor número de especies al inicio del gradiente en las bahías de S. Marta (12 especies; $8,7 \pm 1,2$ especies) y Granate (13 especies; $9,3 \pm 1,2$ especies), en comparación con las bahías hacia el interior del PNN Tayrona, particularmente en Gayraca (6 especies; $4,7 \pm 0,3$ especies); pero sin presentarse diferencias significativas entre las bahías (Kruskal-Wallis, $H = 7,8$; $p = 0,098$) (Fig. 4, Anexo 1).

CORAL COMMUNITY COMPOSITION AND STRUCTURE

Coral Richness

In the shallow rocky infralittoral zone of Santa Marta and Tayrona NNP, sampling completeness in terms of species richness per station was high, ranging from 96.8 % to 100 %. A total of 16 species of stony corals were recorded (15 scleractinian corals and one hydrocoral) (Appendix 1). Greater richness was found on rocky blocks (15 species; 8.3 ± 0.4 species) compared to terraces (13 species; 6.7 ± 0.4 species) (Appendix 1), with significant differences between substratum geomorphologies (ANOVA, $F = 8.6$; $p = 0.009$). On the wave-protected sides, 11 species were recorded (6.7 ± 0.6 species), while the exposed sides had 10 species (7.4 ± 0.4 species) (Appendix 1), with no significant differences between wave exposure levels (ANOVA, $F = 1.6$; $p = 0.229$), noting that the bays, as a random factor, explained 84.7 % of the data variation. Regarding the effect of the disturbance gradient on coral richness in the wave-protected sides of the bays, a higher number of species was observed at the beginning of the gradient in the bays of S. Marta (12 species; 8.7 ± 1.2 species) and Granate (13 species; 9.3 ± 1.2 species), compared to bays farther inside the Tayrona NNP, particularly in Gayraca (6 species; 4.7 ± 0.3 species). However, no significant differences were found among the bays (Kruskal-Wallis, $H = 7.8$; $p = 0.098$) (Fig. 4, Appendix 1).

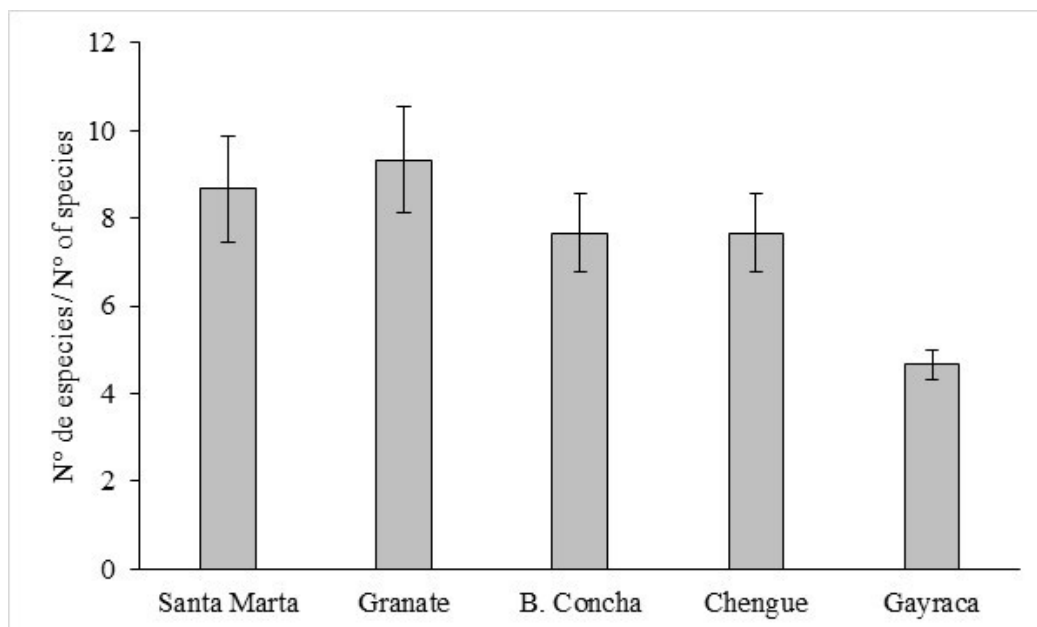


Figura 4. Riqueza de corales pétreos en los infralitorales rocosos (costados protegidos) de Santa Marta y el PNN Tayrona. $\bar{x} \pm 1$ error estándar.

Figure 4. Stony coral richness in the rocky infralittoral zones (sheltered sides) of Santa Marta and Tayrona NNP. $\bar{x} \pm 1$ standard error.

Distribución/coertura de especies coralinas

Al considerar todas las estaciones monitoreadas ($n = 10$), se observó que en los costados protegidos de las bahías se encontraron especies exclusivas como *Madracis decactis*, *Meandrina meandrites*, *Montastraea cavernosa*, *Orbicella annularis*, *Porites porites* y *Stephanocenia intersepta*. Asimismo, al comparar entre geomorfologías del sustrato, *P. porites* sólo se observó en las terrazas; mientras que *M. meandrites*, *O. annularis* y *S. intersepta* sólo se encontraron sobre bloques rocosos. Respecto al gradiente de perturbación, en las estaciones cercanas al inicio del gradiente se registraron cuatro especies exclusivas *O. annularis* en S. Marta, *M. decactis* y *M. meandrites* en Granate y, *S. intersepta* en ambas bahías. Hacia el interior del PNN Tayrona, B. Concha y Chengue comparten la presencia de *Acropora palmata*, especie que también se ha observado en los costados expuestos de Gayraca, y *P. porites* sólo se registró en Chengue (Anexo 1).

Respecto al total de la cobertura bentónica, las especies de corales pétreos más abundantes fueron *Pseudodiploria strigosa* (5.3 ± 0.9 %), *P. clivosa* (5 ± 1.5 %), *Porites astreoides* (3.6 ± 0.5 %), *Siderastrea siderea* (3.5 ± 0.7 %), *Millepora complanata* (3.4 ± 0.5 %) y *A. palmata* (1.5 ± 0.6 %). Los aportes individuales de las demás especies coralinas (11 especies) fueron menores a 1 % (Anexo 1). No se evidenció una segregación en el espacio multivariado (nMDS) al comparar la composición y abundancia coralina de las unidades monitoreadas con respecto a la exposición al oleaje (ANOSIM; $R = 0.12$, $p = 0.04$) o la geomorfología del sustrato (ANOSIM; $R = 0.16$, $p = 0.01$) (Fig. 5). Sin embargo, *P. strigosa* presentó mayor cobertura sobre los bloques (8.5 %) y *Favia fragum* sobre las terrazas rocosas (1.2 %), mientras que *Pseudodiploria clivosa* (8.8 %) y *A. palmata* (3.3 %) registraron su mayor cobertura en los costados expuestos de las bahías (SIMPER, $p < 0.05$) (Anexo 1).

Teniendo en cuenta las bahías, se observó una ligera segregación en el espacio multivariado (ANOSIM; $R = 0.24$, $p = 0.01$), la cual se atribuyó principalmente a las diferencias entre B. Concha ubicada en la zona central del gradiente de perturbación con las bahías ubicadas en el extremo inicial (S. Marta: ANOSIM; $R = 0.86$, $p = 0.007$ y Granate: ANOSIM; $R = 0.79$, $p = 0.013$) y final del gradiente (Gayraca: ANOSIM; $R = 0.7$, $p = 0.003$) (Fig. 5). Estas diferencias se atribuyen principalmente a las altas coberturas de *P. strigosa* en B. Concha (13.5 %), en comparación con las otras bahías donde no superó el 8 % (SIMPER, $p < 0.05$) (Anexo 1).

Distribution/cover of coral species

Considering all monitored stations ($n = 10$), several species were exclusively observed on the protected sides of the bays, including *Madracis decactis*, *Meandrina meandrites*, *Montastraea cavernosa*, *Orbicella annularis*, *Porites porites*, and *Stephanocenia intersepta*. When comparing between substratum geomorphologies, *P. porites* was only observed on terraces, whereas *M. meandrites*, *O. annularis*, and *S. intersepta* were only found on rocky blocks. Regarding the disturbance gradient, four exclusive species were recorded near the beginning of the gradient: *O. annularis* in S. Marta, *M. decactis* and *M. meandrites* in Granate, and *S. intersepta* in both bays. Toward the interior of the Tayrona NNP, *Acropora palmata* was present in both B. Concha and Chengue, has also been observed on the exposed sides of Gayraca. *P. porites* was only recorded in Chengue (Appendix 1).

Regarding total benthic cover, the most abundant species of stony corals were *Pseudodiploria strigosa* (5.3 ± 0.9 %), *P. clivosa* (5 ± 1.5 %), *Porites astreoides* (3.6 ± 0.5 %), *Siderastrea siderea* (3.5 ± 0.7 %), *Millepora complanata* (3.4 ± 0.5 %), and *Acropora palmata* (1.5 ± 0.6 %). The individual contributions of the remaining coral species (11 species) were below 1 % (Appendix 1). No clear segregation in multivariate space (nMDS) was observed when comparing coral composition and abundance in the monitored units according to wave exposure (ANOSIM; $R = 0.12$, $p = 0.04$) or substratum geomorphology (ANOSIM; $R = 0.16$, $p = 0.01$) (Fig. 5). However, *P. strigosa* showed greater cover on rocky blocks (8.5 %) and *Favia fragum* on rocky terraces (1.2 %), whereas *Pseudodiploria clivosa* (8.8%) and *A. palmata* (3.3 %) had their highest cover on the exposed sides of the bays (SIMPER, $p < 0.05$) (Appendix 1).

Considering the bays, a slight segregation was observed in the multivariate space (ANOSIM; $R = 0.24$, $p = 0.01$), mainly attributed to differences between B. Concha, located in the central zone of the disturbance gradient, and the bays located at the initial (S. Marta: ANOSIM; $R = 0.86$, $p = 0.007$ and Granate: ANOSIM; $R = 0.79$, $p = 0.013$) and final ends of the gradient (Gayraca: ANOSIM; $R = 0.7$, $p = 0.003$) (Fig. 5). These differences are primarily attributed to the high cover of *P. strigosa* in B. Concha (13.5%), compared to the other bays where it did not exceed 8% (SIMPER, $p < 0.05$) (Appendix 1).

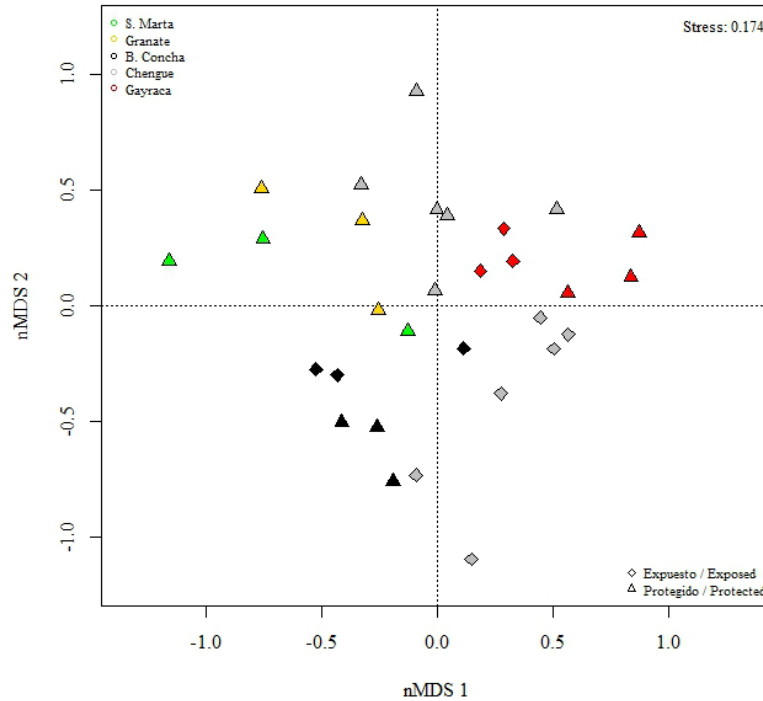


Figura 5. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), basado en una matriz de similitud de Bray-Curtis, teniendo en cuenta la cobertura coralina (%) en los litorales rocosos someros de Santa Marta y el PNN Tayrona. Cada punto representa un transecto.

Figure 5. Non-metric multidimensional scaling analysis (nMDS), based on a Bray-Curtis similarity matrix, considering coral cover (%) in the shallow rocky shores of Santa Marta and Tayrona NNP. Each point represents a transect.

DISCUSIÓN

El infralitoral rocoso somero (< 5 m) de Santa Marta y el PNN Tayrona constituye un ambiente marginal para el desarrollo de arrecifes coralinos. En esta área, la comunidad coralina está compuesta predominantemente por colonias masivas e incrustantes de tamaño pequeño a mediano, dispersas sobre el sustrato. Esta formación se contrasta con las formaciones coralinas de profundidad media, donde predominan colonias de mayor tamaño, crecimiento compacto y una estructura tridimensional mejor definida (Garzón-Ferreira y Cano, 1991). A pesar del menor desarrollo, se encontró entre 48,5 % y 50 % del total de especies de corales pétreos registradas para esta área en estudios previos (32 - 33 spp.) en profundidades con mayor desarrollo coralino (Martínez y Acosta, 2005; Vega-Sequeda et al., 2008; Acevedo, 2010), y 30,2 % del listado de especies de corales pétreos registrados para el área (53 spp.) (Díaz et al., 2000). Lo anterior confirma que comunidades coralinas con relativamente alta diversidad no siempre implican acumulación de estructura calcárea (Perry, 2003). La alta riqueza coralina encontrada resalta la importancia de estos

DISCUSSION

The shallow rocky infralittoral zone (< 5 m) of Santa Marta and Tayrona NNP constitutes a marginal environment for the development of coral reefs. In this area, the coral community is predominantly composed of small to medium-sized massive and encrusting colonies, scattered across the substratum. This contrasts with the coral formations found at intermediate depths, where larger colonies with compact growth and a better-defined three-dimensional structure dominate (Garzón-Ferreira and Cano, 1991). Despite the limited development, between 48.5 % and 50 % of the total number of stony coral species previously recorded for this region (32 - 33 spp.) at deeper, better-developed reef zones (Martínez and Acosta, 2005; Vega-Sequeda et al., 2008; Acevedo, 2010) were found, as well as 30.2 % of the stony coral species listed for the area (53 spp.) (Díaz et al., 2000). This confirms that coral communities with relatively high diversity do not always imply significant accumulation of reef structure (Perry, 2003). The high coral richness found highlights the importance of these marginal environments for the conservation of biodiversity (Perry

entornos marginales para la conservación de su diversidad (Perry y Larcombe, 2003), teniendo en cuenta que, a pesar de encontrarse bajo condiciones ambientales extremas características del litoral rocoso (variación en la salinidad, temperatura e intensidad lumínica), conservan comunidades coralinas diversas. La investigación de estos entornos marginales permitirá comprender mejor la supervivencia de los corales bajo condiciones ambientales futuras, al actuar como refugio y/o reservorio genético de especies adaptadas a condiciones ambientales extremas (Camp et al., 2017, 2018).

Según Zea (1993), donde el crecimiento de coral es limitado, las macroalgas y las esponjas dominan los sustratos duros, como por ejemplo el litoral rocoso somero. En tal sentido, el dominio de las macroalgas (principalmente los céspedes algales) en la zona rocosa somera, coincide por lo registrado por Garzón-Ferreira y Cano (1991) para el PNN Tayrona y por Batista-Morales y Díaz-Sánchez (2010) para el litoral rocoso de Chengue (61,5 %). Este patrón de dominancia de céspedes algales puede explicarse en parte por la disminución de la herbivoría debido a la sobrepesca y a la mortalidad masiva del erizo *Diadema antillarum* (Morrison, 1988; Hughes, 1994; Díaz-Pulido et al., 2005; Vega-Sequeda et al., 2008), sumado a las altas tasas de sedimentación de origen terrestre que pueden fomentar el dominio de los céspedes sobre otros grupos algales (Birkeland, 1977; Sousa et al., 1981; Nugues y Roberts, 2003; Vega-Sequeda et al., 2008). Es de resaltar que las macroalgas frondosas carnosas del género *Dictyota* (y a veces *Sargassum*) colonizan ampliamente el infralitoral (incluyendo los arrecifes de profundidad media) durante el primer semestre del año (Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira, 2002); sin embargo, su presencia y abundancia no fue registrada durante el muestreo realizado durante el segundo semestre de 2023.

La cobertura de los corales pétreos registrada en esta investigación coincide con lo documentado por Vega-Sequeda et al. (2008) en arrecifes de profundidad media en Santa Marta y el PNN Tayrona (4 y 15 m). Los resultados de Vega-Sequeda et al. (2008) muestran que el dominio de las macroalgas, y en menor medida de corales pétreos en las estaciones someras, está relacionado con las interacciones entre algas y corales, dado que las macroalgas son mejores competidoras por sus mayores tasas de crecimiento y alta capacidad para colonizar rápidamente el sustrato disponible, proceso favorecido por una alta disponibilidad de luz en entornos someros (Birkeland et al., 1981; Rogers et al., 1984; Zea, 1993;

and Larcombe, 2003), especialmente considerando that, despite being exposed to extreme environmental conditions typical of rocky shores (such as fluctuations in salinity, temperature, and light intensity), they still harbor diverse coral communities. Research on these marginal habitats will allow for a better understanding of coral survival under future environmental conditions, as they may serve as refuge and/or genetic reservoirs of species adapted to extreme environments (Camp et al., 2017, 2018).

According to Zea (1993), in areas where coral growth is limited, macroalgae and sponges tend to dominate hard substrata, such as shallow rocky infralittoral zones. In this context, the dominance of macroalgae (primarily algal turfs) observed in the shallow rocky zone is consistent with the findings of Garzón-Ferreira and Cano (1991) for the Tayrona NNP, and Batista-Morales and Díaz-Sánchez (2010) for the rocky shoreline of Chengue (61.5 %). This pattern of turf algal dominance can be partly explained by the reduction in herbivory due to overfishing and the mass mortality of the sea urchin *Diadema antillarum* (Morrison, 1988; Hughes, 1994; Díaz-Pulido et al., 2005; Vega-Sequeda et al., 2008), as well as high sedimentation rates from terrestrial sources, which can promote the prevalence of turfs over other algal groups (Birkeland, 1977; Sousa et al., 1981; Nugues and Roberts, 2003; Vega-Sequeda et al., 2008). It is worth noting that fleshy foliose macroalgae of the genus *Dictyota* (and occasionally *Sargassum*) widely colonize the infralittoral zone (including mid-depth coral reefs) during the first half of the year (Díaz-Pulido and Garzón-Ferreira, 2002); however, their presence and abundance were not recorded during the sampling conducted in the second half of 2023.

The cover of scleractinian corals recorded in this study is consistent with the findings of Vega-Sequeda et al. (2008) for mid-depth reefs in Santa Marta and Tayrona NNP (4 and 15 m). According to Vega-Sequeda et al. (2008), the dominance of macroalgae and the relatively low coral cover in shallow stations is largely associated with coral-algae interactions. Macroalgae are superior competitors due to their faster growth rates and high colonization capacity of available substrata, a process enhanced by the greater light availability in shallow environments (Birkeland et al., 1981; Rogers et al., 1984; Zea, 1993; Lirman, 2001). This competitive advantage can inhibit both the growth of adult coral colonies and the settlement of coral recruits (Garzón-Ferreira et al., 2000; Rogers and Miller, 2006). In the case of turf algae, the negative effect is mainly attributed to their ability to trap sediments within

Lirman, 2001), impidiendo así el crecimiento de corales adultos y el asentamiento de los reclutas (Garzón-Ferreira *et al.*, 2000; Rogers y Miller, 2006). En el caso de los céspedes algales, el efecto se atribuye a la captura de sedimentos en sus frondas, mientras que las algas frondosas adicionalmente pueden generar sombreado, abrasión y agotamiento del oxígeno (McCook *et al.*, 2001; Birrell *et al.*, 2008; Rasher y Hay, 2010; Venera-Pontón *et al.*, 2011).

En los corales pétreos, las colonias masivas con formas hemisféricas o costrosas dominaron en las diferentes estaciones, independientemente del nivel de exposición o la geomorfología del sustrato. En estas colonias, a pesar de presentar una baja densidad esquelética (porosos), su forma hemisférica y amplia área basal de unión con el sustrato las hace resistentes al efecto de las tormentas y huracanes; sumado a una alta tolerancia al estrés que presenta este grupo de corales (Jackson y Hughes, 1985; Hughes, 1987; Ng *et al.*, 2012). En los corales masivos, la mayor cobertura de *P. strigosa* y *P. clivosa* coincidió con Martínez y Acosta (2005), quienes indican que estas especies son frecuentes en las estaciones someras entre 1,5 y 9 m de profundidad en Santa Marta y el PNN Tayrona. Sus altas coberturas pueden atribuirse a que estas especies tienen una mayor habilidad para remover sedimentos mediante la secreción de mucus, son agresivas a la hora de ocupar espacio y pueden crecer en forma de costras para resistir las fuerzas hidrodinámicas y la baja energía lumínica (Bak y Elgershuizen, 1976; Garzón-Ferreira y Cano, 1991; Pinzón *et al.*, 1998; Nugues *et al.*, 2004).

Zea (1993) y Martínez y Acosta (2005) registraron *P. astreoides*, *S. siderea*, *A. agaricites* y *Millepora* spp. como especies características de las comunidades coralinas someras, coincidiendo con los registrado en esta investigación. Estas especies, también registradas para otros arrecifes del Caribe colombiano [Magdalena, Bolívar y Chocó (Osorno, 2016), Bocachica y Tierra Bomba – Bolívar (Núñez *et al.*, 1999) y del Cove en San Andrés isla (López, 2009)], se catalogan colonizadoras rápidas (Garzón-Ferreira y Cano, 1991; Garzón-Ferreira *et al.*, 2004). *Porites astreoides* y *A. agaricites* poseen alta capacidad de recolonización, alta tasa de fecundidad, producción larval e incubación (Vidal *et al.*, 2005; Green *et al.*, 2008). Por su parte *M. complanata* presenta un rápido crecimiento, corta vida larval y es aparentemente tolerante a la depredación, las enfermedades y los daños físicos (Lewis, 1989). En contraste, *S. siderea* presenta tolerancia a distintas condiciones físicas del hábitat (contaminación, sedimentación y abrasión)

their filaments, while fleshy macroalgae can also cause shading, abrasion, and oxygen depletion (McCook *et al.*, 2001; Birrell *et al.*, 2008; Rasher and Hay, 2010; Venera-Pontón *et al.*, 2011).

In scleractinian corals, massive colonies with hemispherical or encrusting shapes dominated across the different stations, regardless of the level of exposure or substratum geomorphology. Despite having low skeletal density (porous structure), their hemispherical shape and broad basal attachment to the substratum make them resistant to the effects of storms and hurricanes, along with a high tolerance to stress exhibited by this coral group (Jackson and Hughes, 1985; Hughes, 1987; Ng *et al.*, 2012). Among massive corals, the greater cover of *Pseudodiploria strigosa* and *P. clivosa* is consistent with Martínez and Acosta (2005), who reported these species as common in shallow stations between 1.5 and 9 m depth in Santa Marta and Tayrona NNP. Their high cover may be explained by their ability to remove sediments through mucus secretion, their competitive advantage in occupying space, and their encrusting growth form, which enhances resistance to hydrodynamic forces and low light availability (Bak and Elgershuizen, 1976; Garzón-Ferreira and Cano, 1991; Pinzón *et al.*, 1998; Nugues *et al.*, 2004).

Zea (1993) and Martínez and Acosta (2005) recorded *Porites astreoides*, *Siderastrea siderea*, *Agaricia agaricites*, and *Millepora* spp. as characteristic species of shallow coral communities, which coincides with the findings of this study. These species, also reported for other reefs in the Colombian Caribbean [Magdalena, Bolívar, and Chocó (Osorno, 2016), Bocachica and Tierra Bomba – Bolívar (Núñez *et al.*, 1999), and El Cove in San Andrés Island (López, 2009)], are classified as rapid colonizers (Garzón-Ferreira and Cano, 1991; Garzón-Ferreira *et al.*, 2004). *Porites astreoides* and *A. agaricites* exhibit high recolonization capacity, high fecundity, larval production, and brooding (Vidal *et al.*, 2005; Green *et al.*, 2008). *Millepora complanata*, on the other hand, shows rapid growth, short larval duration, and apparent tolerance to predation, diseases, and physical damage (Lewis, 1989). In contrast, *S. siderea* displays tolerance to various physical habitat conditions (pollution, sedimentation, and abrasion) and recruits in disturbed environments, with its abundance being more dependent on space availability (Acosta *et al.*, 2005).

These findings are consistent with reports for mid-depth reefs in Santa Marta and the Tayrona NNP by authors such as Vega-Sequeda *et al.* (2008) and Acevedo (2010), who, in addition to *Pseudodiploria* spp., reported *Acropora palmata* as a species that

y recluta en ambientes perturbados, siendo su abundancia dependiente en mayor medida de la disponibilidad de espacio (Acosta *et al.*, 2005).

Lo anterior coincide con lo registrado para arrecifes de profundidad media en Santa Marta y PNN Tayrona por autores como Vega-Sequeda *et al.* (2008) y Acevedo (2010), quienes adicional a *Pseudodiploria* spp., registraron *A. palmata* como una especie que no está ampliamente distribuida en el área, si no confinada en ambientes someros con alta intensidad del oleaje (Werding y Sánchez, 1989; Garzón-Ferreira *et al.*, 2004), como se evidenció en el presente estudio, especialmente en la bahía de Chengue. Adicionalmente, se resalta la cobertura relativamente alta de *F. fragum* y *Siderastrea radians*, a pesar de su menor talla en comparación con las demás especies. *Siderastrea radians* se considera una de las especies más tolerantes al estrés en el Caribe al desarrollarse en lugares con alto grado de perturbación como baja salinidad y altas tasas de sedimentación; además, se recupera rápidamente luego de perder una gran cantidad de tejido (Lirman *et al.*, 2002). Por su parte, *F. fragum* tiene una baja capacidad de dispersión larvaria, su asentamiento en el sustrato adyacente aumenta rápidamente su abundancia local (Knowlton, 2001; Carlon, 2002) y, registra baja mortalidad posterior al asentamiento (Edmunds, 2000; Lozano-Cortés y Zapata, 2015).

La mayor riqueza y cobertura coralina sobre los bloques se atribuyó a una mayor heterogeneidad superficial que favorece el asentamiento coralino por el aumento de la superficie y mayor disponibilidad de microhábitats y superficies crípticas, mejorando así la colonización y la supervivencia de las especies (Carleton y Sammarco, 1987; Aguilera *et al.*, 2014; Kikuzawa *et al.*, 2020; Lee *et al.*, 2021). Por su parte, una menor riqueza de especies en los costados expuestos vs. los costados protegidos puede ser una respuesta a la acción del oleaje proveniente del nororiente, que limita la formación de estructuras calcáreas. De hecho, en los costados expuestos de las bahías, el crecimiento es principalmente de tipo costroso (predominantemente *P. clivosa* en la presente investigación) y la diversidad es baja; mientras que el mayor desarrollo coralino en estos costados ha sido registrado por debajo de 15 m, sin ser la pendiente demasiado vertical en comparación con los costados protegidos, donde hay mayor desarrollo y diversidad coralina, con formas de crecimiento masivas y ramificadas (Garzón-Ferreira y Cano, 1991; Bayraktarov *et al.*, 2014a).

is not widely distributed in the area, but rather confined to shallow environments with high wave exposure (Werding and Sánchez, 1989; Garzón-Ferreira *et al.*, 2004), as evidenced in the present study, especially in Chengue Bay. Additionally, the relatively high cover of *Favia fragum* and *Siderastrea radians* is noteworthy, despite their smaller size compared to other species. *S. radians* is considered one of the most stress-tolerant coral species in the Caribbean, capable of thriving in highly disturbed areas such as those with low salinity and high sedimentation rates; it also recovers quickly after significant tissue loss (Lirman *et al.*, 2002). *Favia fragum*, in turn, has low larval dispersal capacity, and its settlement on adjacent substrata rapidly increases local abundance (Knowlton, 2001; Carlon, 2002), with low post-settlement mortality (Edmunds, 2000; Lozano-Cortés and Zapata, 2015).

The higher coral richness and cover observed on rocky blocks was attributed to greater surface heterogeneity, which enhances coral settlement by increasing available area and providing more microhabitats and cryptic surfaces, thereby improving species colonization and survival (Carleton and Sammarco, 1987; Aguilera *et al.*, 2014; Kikuzawa *et al.*, 2020; Lee *et al.*, 2021). In contrast, lower species richness on exposed sides compared to protected sides may be a response to wave action from the northeast, which limits the formation of calcareous structures. In fact, on the exposed sides of the bays, coral growth is mainly encrusting (predominantly *P. clivosa* in this study), and diversity is low. On the other hand, greater coral development on these exposed sides has been reported below 15 m, though the slope is not significantly steeper than on protected sides, where coral development and diversity are higher, with massive and branching growth forms prevailing (Garzón-Ferreira and Cano, 1991; Bayraktarov *et al.*, 2014a).

Contrary to expectations regarding the disturbance gradient, lower coral richness was recorded toward the interior of the Tayrona NNP compared to bays near the city of Santa Marta (S. Marta and Granate). This may be attributed to the remoteness of these bays from direct disturbance sources, which may render their species and genotypes more vulnerable to variations in environmental conditions and disturbances, which have been increasing at local, regional, and global scales (Martínez and Acosta, 2005) (Souter *et al.*, 2021). Perry (2003) documented high coral richness (160 spp.) in disturbed environments, a pattern consistent with the findings of this study. In Inhaca Island (Mozambique), characterized by high turbidity and sedimentation, coral communities were found to be

Opuesto a lo esperado con el gradiente de perturbación, se registró una menor riqueza coralina hacia al interior del PNN Tayrona en comparación con las bahías cercanas a la ciudad de S. Marta (Santa Marta y Granate). Esto se atribuye a la lejanía de estas bahías a las fuentes de perturbación directa, generando que sus especies y genotipos sean más vulnerables a las variaciones en las condiciones ambientales y perturbaciones, las cuales han venido en aumento (Martínez y Acosta, 2005) a nivel local, regional y mundial (Souter *et al.*, 2021). Perry (2003) registró una alta riqueza coralina (160 spp.) en entornos perturbados, tendencia coincidente con lo observado en esta investigación. Estos autores encontraron que en la isla Inhaca (Mozambique), caracterizada por una alta turbidez y sedimentación, las comunidades coralinas se restringen a los primeros 6 m, son de carácter efímero y están sujetas a una mortalidad periódica impulsada por la movilización de sedimentos. No obstante, a pesar de la alta riqueza coralina en la estación S. Marta, la cobertura fue baja, sólo por encima de Gayraca, en respuesta a la fuerte perturbación que somete a las formaciones coralinas cercanas a la ciudad. Al inicio del gradiente de perturbación, los altos valores de sedimentación y nutrientes limitan la fijación y el reclutamiento de las larvas, el desarrollo coralino, y la regeneración de tejidos (Werding y Sánchez, 1988; 1989; Acosta, 1989, 1994; Garzón-Ferreira y Cano, 1991; Zea, 1994; Martínez y Acosta, 2005; Fabricius, 2005; Wilkinson, 2006). Se destaca que, en función a este gradiente, las comunidades coralinas de Bahía Concha (punto medio en el gradiente) presentaron las coberturas coralinas más altas (> 40 %) y las coberturas de macroalgas más bajas (< 50 %).

Una cobertura más alta de macroalgas en la estación S. Marta coincide con lo registrado por Vega-Sequeda *et al.* (2008), quienes relacionaron estos valores con la cercanía a las actividades humanas y las descargas continentales (sedimentación y contaminación). Al respecto, Núñez *et al.* (1999) atribuyen una mayor abundancia de macroalgas en el infralitoral rocoso de Bocachica, isla de Tierra Bomba (Cartagena), seguido por las esponjas y otros grupos, a la cantidad de materia orgánica e inorgánica disuelta y/o en suspensión proveniente de la bahía de Cartagena, proporcionándole mayor disponibilidad de nutrientes a estos organismos.

Similar a lo registrado por Zea (1994) y Vega-Sequeda *et al.* (2008), en S. Marta y Granate se registraron las coberturas más altas de esponjas. Estos altos valores de coberturas cerca de la ciudad

limited to the upper 6 meters, ephemeral in nature, and subject to periodic mortality driven by sediment movement. However, despite the high coral richness at the S. Marta site, coral cover was low and only slightly higher than at Gayraca, due to the strong disturbances affecting coral formations near the city. At the beginning of the disturbance gradient, high levels of sedimentation and nutrients limit larval settlement and recruitment, coral development, and tissue regeneration (Werding and Sánchez, 1988; 1989; Acosta, 1989; Garzón-Ferreira and Cano, 1991; Acosta, 1994; Zea, 1994; Martínez and Acosta, 2005; Fabricius, 2005; Wilkinson, 2006). Notably, along this gradient, coral communities in B. Concha (the midpoint of the gradient) exhibited the highest coral cover (> 40 %) and the lowest macroalgal cover (< 50 %).

A higher macroalgal cover at the S. Marta station is consistent with the findings of Vega-Sequeda *et al.* (2008), who linked these values to proximity to human activities and continental runoff (sedimentation and pollution). In this regard, Núñez *et al.* (1999) attributed the greater abundance of macroalgae in the rocky infralittoral zone of Bocachica, Tierra Bomba Island (Cartagena), followed by sponges and other groups, to the amount of dissolved and/or suspended organic and inorganic matter coming from Cartagena Bay, which provides increased nutrient availability for these organisms.

Similar to what was reported by Zea (1994) and Vega-Sequeda *et al.* (2008), the highest sponge coverages were recorded at S. Marta and Granate. These high values near the city of Santa Marta are attributed to the optimal development of filter-feeding organisms in environments where conditions are unfavorable for coral development, such as high levels of suspended organic matter used as a food source, high turbidity, sedimentation, and reduced light. Similarly, Osorno (2016) found a comparable pattern for the rocky intertidal zones of the Colombian Caribbean (Magdalena, Bolívar, and Chocó), with greater sponge abundance in areas close to continental nutrient discharges and an opposite trend for corals. Additionally, the S. Marta station showed the highest coverage of zoanthids within the category "other sessile invertebrates" (Appendix 1). These fast-growing organisms (Hughes *et al.*, 2007) have been reported in shallow environments with high sedimentation rates (Mueller and Haywick, 1995; Torres and Morelock, 2002), as they have a high capacity to incorporate sediments (< 125 µm) into their tissues and use them for growth, becoming secondary colonizers in disturbed areas (Haywick and Mueller, 1997; Acevedo, 2007;

de Santa Marta se atribuyen al óptimo desarrollo de organismos filtradores en ambientes donde las condiciones son adversas para el desarrollo coralino; es decir, alta materia orgánica en suspensión que aprovechan como fuente de alimento, alta turbidez, sedimentación y menor iluminación. Por su parte, [Osorno \(2016\)](#), encontró para los intermareales rocosos del Caribe colombiano (Magdalena, Bolívar y Chocó) un patrón similar, con una mayor abundancia de esponjas en zonas cercanas a descargas continentales de nutrientes, y un comportamiento inverso por parte de los corales. Adicionalmente, la estación S. Marta presentó la cobertura más alta de zoantídeos dentro de la categoría “otros invertebrados sésiles” (Anexo 1). Estos organismos de crecimiento rápido ([Hughes et al., 2007](#)), han sido registrados en ambientes someros con altas tasas de sedimentación ([Mueller y Haywick, 1995](#); [Torres y Morelock, 2002](#)), dado que tienen una alta capacidad para incorporar sedimentos dentro de sus tejidos (partículas < 125 µm) y aprovecharlo para su crecimiento, convirtiéndose en colonizadores secundarios en áreas perturbadas ([Haywick y Mueller, 1997](#); [Acevedo, 2007](#); [Marrugo, 2009](#)).

La bahía de Gayraca presentó un compartimiento particular, con los valores de riqueza y cobertura coralina bajos, a pesar de estar en la parte central del PNN Tayrona, lo que se atribuye a diversos factores. Por un lado, [Garzón-Ferreira y Cano \(1991\)](#) registraron comunidades densas de octocorales cercanas al sector monitoreado, lo que se evidenció en uno de los transectos del presente estudio; sin embargo, en los transectos restantes, desprovistos de octocorales, no se reflejó un incremento en la cobertura coralina. Por su parte, [Martínez y Acosta \(2005\)](#) encontraron que el porcentaje absoluto de pérdida de coral siguió un patrón inverso al de cobertura a lo largo del gradiente de deterioro (estimado entre 1989 y 2002), siendo Gayraca la bahía más afectada (22 %) a pesar de su lejanía a las fuentes de contaminación vinculadas con la bahía de Santa Marta y siendo esta pérdida más significativa en las porciones someras (< 9 m). Estos autores relacionaron este comportamiento con la pesca con dinamita ([Garzón-Ferreira y Cano, 1991](#)), actividad que, si bien no se evidenció durante el desarrollo del presente estudio, fue confirmado por las comunidades locales, quienes afirmaron que esta práctica era usual décadas atrás. Finalmente, [Vega-Sequeda et al. \(2008\)](#) proponen que dentro del PNN Tayrona las formaciones coralinas de profundidad media (4 y 15 m) presentan gran variabilidad en su cobertura, debido a la configuración de la costa y la exposición al oleaje (desprendimiento de colonias y/o

[Marrugo, 2009](#)).

Gayraca Bay exhibited a particular pattern, with low values of coral richness and cover, despite being in the central zone of the Tayrona NNP, which is attributed to various factors. On the one hand, [Garzón-Ferreira and Cano \(1991\)](#) reported dense octocoral communities near the monitored sector, which was evident in one of the transects of the present study; however, in the remaining transects, which lacked octocorals, no increase in coral cover was observed. [Martínez and Acosta \(2005\)](#) found that the absolute percentage of coral loss followed an inverse pattern to coral cover along the degradation gradient (estimated between 1989 and 2002), with Gayraca being the most affected bay (22 %) despite its distance from the pollution sources linked to Santa Marta Bay, and this loss was more significant in the shallow zone (< 9 m). These authors associated this pattern with dynamite fishing ([Garzón-Ferreira and Cano, 1991](#)), an activity that, although not observed during the present study, was confirmed by local communities, who reported that this practice was common decades ago. Finally, [Vega-Sequeda et al. \(2008\)](#) proposed that within the Tayrona NNP, mid-depth coral formations (4 and 15 m) show high variability in their cover due to coastal configuration and wave exposure (colony detachment and/or encrusting growth); conditions that may be accentuated in shallow environments, as observed in this study. Although long-term monitoring of coral colony fate is still underway (as part of a parallel study), it is suggested that turbulence, coastal slope, and seasonal competition with macroalgae are the main limiting factors for reef development in the shallow rocky infralittoral zone of Santa Marta and the Tayrona NNP.

crecimiento costroso); tales condiciones podrían acentuarse en los entornos someros, como se evidenció en esta investigación. Aunque el seguimiento temporal del destino de las colonias aún está en proceso (como parte de un estudio paralelo), se sugiere que la turbulencia, la pendiente del litoral y la competencia estacional con macroalgas constituyen los principales factores limitantes del desarrollo arrecifal en el infralitoral rocoso somero de Santa Marta y el PNN Tayrona.

CONCLUSIONES

En el infralitoral rocoso somero (< 5 m) de Santa Marta y el PNN Tayrona, la comunidad coralina se desarrolla en forma de colonias pequeñas a medianas y dispersas sobre el sustrato, albergando un número significativo de las especies coralinas registradas para el área de estudio. La mayor riqueza y cobertura coralina en los bloques rocosos se debe a su mayor heterogeneidad superficial, lo que favorece el asentamiento de corales y una mayor diversidad. Una menor riqueza coralina en los costados expuestos de las bahías es una consecuencia de la acción del oleaje proveniente del nororiente, que limita la formación de estructuras calcáreas y, por ello el crecimiento es principalmente de tipo costroso. La menor riqueza coralina al interior del PNN Tayrona sugiere que su lejanía a fuentes de perturbación directa ha modelado especies y genotipos más vulnerables a las variaciones en las condiciones ambientales. A pesar de la alta riqueza coralina en S. Marta, su baja cobertura es producto de las perturbaciones que someten a las formaciones coralinas cercanas a la ciudad de Santa Marta (alta materia orgánica en suspensión, turbidez, sedimentación y menor iluminación). Los bajos valores de riqueza y cobertura coralina en Gayraca, a pesar de estar en la porción central del PNN Tayrona, se explica por el dominio de comunidades densas de octocorales y al efecto residual de la pesca con dinamita que se realizaba años atrás en la bahía. Contrario a lo que sucede en los arrecifes de profundidad media, no se evidenció en el infralitoral estudiado un aumento de la cobertura coralina vinculado con un gradiente de perturbación, si no que estas formaciones presentan gran variabilidad en su cobertura, debido a la configuración de la costa y a la exposición al oleaje.

CONCLUSIONS

In the shallow rocky infralittoral zone (< 5 m) of Santa Marta and the Tayrona NNP, the coral community develops as small to medium-sized, scattered colonies on the substratum, hosting a significant number of the coral species reported for the study area. The higher coral richness and cover observed on rocky blocks is attributed to their greater surface heterogeneity, which favors coral settlement and increased diversity. Lower coral richness on the exposed sides of the bays is a consequence of wave action from the northeast, which limits the formation of calcareous structures, resulting in predominantly encrusting growth forms. The lower coral richness within the Tayrona NNP suggests that distance from direct sources of disturbance may have led to the development of species and genotypes that are more vulnerable to variations in environmental conditions. Despite the high coral richness in S. Marta, low coral cover is the result of disturbances affecting coral formations near the city of Santa Marta, such as high levels of suspended organic matter, turbidity, sedimentation, and reduced light availability. The low values of coral richness and cover in Gayraca, despite its location in the central area of the Tayrona NNP, are explained by the dominance of dense octocoral communities and the residual effects of past dynamite fishing in the bay. Contrary to what is observed in mid-depth reefs, no increase in coral cover was recorded in relation to a disturbance gradient in the studied infralittoral zone. Instead, these formations show great variability in cover due to coastal configuration and wave exposure.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Alejandro Lozano, Nicoll Lizarazo, Jerónimo Díaz, Valentina Ceballos y Sarha García por su apoyo en la toma de datos en campo; a Cecil Bolaño por su apoyo logístico en la fase inicial del proyecto; a los capitanes de las embarcaciones del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras – Invemar, en especial a Eduardo Vilarate y Daniel Parra y a la Casa de Buceo y Aventura por su apoyo logístico en las salidas de campo. A la Universidad Nacional de Colombia por la financiación con la Convocatoria Nacional “Fortalecimiento de la Formación a través del Apoyo de Proyectos de Investigación, Creación Artística e Innovación 2022-2024”, a través del proyecto “Influencia de gradientes ambientales en la estructura y patrones de competencia de corales masivos en arrecifes del Parque Nacional Natural Tayrona.” (Código Hermes, 57619)”. Contribución 573 del Instituto de Estudios en Ciencias Marinas (Cecimar) y del programa de posgrado en Ciencias-Biología, Línea Biología Marina, Universidad Nacional de Colombia, sede Caribe. Igualmente se agradece a la Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales – Parque Nacional Natural Tayrona (UAESPNN – PNN Tayrona) por respaldar el proyecto de investigación e incluirlo dentro de su portafolio.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank Alejandro Lozano, Nicoll Lizarazo, Jerónimo Díaz, Valentina Ceballos, and Sarha García for their support in field data collection; María Camila Gómez for map elaboration; Cecil Bolaño for his logistical support in the initial phase of the project; the captains of the Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR boats, especially Eduardo Vilarate and Daniel Parra, and Casa de Buceo y Aventura for their logistical assistance during fieldwork. The Universidad Nacional de Colombia is thanked for funding through the National Call “Fortalecimiento de la Formación a través del Apoyo de Proyectos de Investigación, Creación Artística e Innovación 2022-2024” under the project “Influencia de gradientes ambientales en la estructura y patrones de competencia de corales masivos en arrecifes del Parque Nacional Natural Tayrona” (Hermes Code, 57619)”. This is Contribution 573 from the Instituto de Estudios en Ciencias Marinas (Cecimar) and the postgraduate program in Sciences-Biology, Marine Biology Line, Universidad Nacional de Colombia, Caribbean campus. Likewise, the Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales – Parque Nacional Natural Tayrona (UAESPNN – PNN Tayrona) is acknowledged for endorsing the research project and including it within its portfolio.

ANEXOS

Anexo 1. Cobertura bentónica en los litorales rocosos de Santa Marta y el PNN Tayrona. $\bar{x} \pm 1$ error estándar. (-) = ausente en los transectos. Se definieron como algas calcáreas a aquellas algas costrosas con coloración que varía entre rosado a rojo.

APPENDICES

Appendix 1. Benthic cover on rocky shores of Santa Marta and Tayrona NNP. $\bar{x} \pm 1$ standard error. (-) = absent in transects. Crustose algae with pink to red coloration were classified as calcareous algae.

	S. Marta	Granate	B. Concha		Chengue				Gayraca		Total
	Bloque / Block	Bloque / Block	Bloque / Block	Bloque / Block	Terraza / Terrace				Bloque / Block	Terraza / Terrace	
	PB-P	Gr-P	BC-E	BC-P	Ch-Ea	Ch-Eb	Ch-Pa	Ch-Pb	Gy-E	Gy-P	
<i>Acropora palmata</i>	-	-	4.47 ± 2.38	2.2 ± 2.2	1.63 ± 1.63	7 ± 4.54	-	-	-	-	1.53 ± 0.63
<i>Agaricia agaricites</i>	0.67 ± 0.33	0.5 ± 0.1	0.43 ± 0.28	0.43 ± 0.3	-	0.33 ± 0.33	0.53 ± 0.23	1.23 ± 0.55	1.1 ± 0.38	-	0.43 ± 0.13
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.37 ± 0.27	0.83 ± 0.83	0.47 ± 0.26	-	-	-	0.13 ± 0.13	-	0.33 ± 0.33	0.37 ± 0.37	0.25 ± 1
<i>Favia fragum</i>	0.23 ± 0.19	0.23 ± 0.33	0.5 ± 0.46	0.23 ± 0.67	2.4 ± 0.32	0.4 ± 0.28	0.97 ± 0.45	0.77 ± 0.67	1.17 ± 0.23	1.4 ± 0.35	0.83 ± 0.14
<i>Madracis decactis</i>	-	0.13 ± 0.67	-	-	-	-	-	0.13 ± 0.13	-	-	0.27 ± 0.16
<i>Meandrina meandrites</i>	-	0.27 ± 0.27	-	-	-	-	-	-	-	-	0.27 ± 0.27
<i>Millepora complanata</i>	2.43 ± 0.47	4.83 ± 1.49	2.2 ± 0.85	1.63 ± 0.49	7.17 ± 2.7	3.93 ± 2.56	4.23 ± 1.49	2.4 ± 1.12	2.47 ± 0.91	3 ± 0.76	3.43 ± 0.49
<i>Montastraea cavernosa</i>	0.2 ± 0.12	0.1 ± 0.1	-	-	-	-	0.3 ± 0.3	-	-	-	0.6 ± 0.34
<i>Orbicella annularis</i>	0.77 ± 0.77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.77 ± 0.77
<i>Porites astreoides</i>	0.8 ± 0.49	2.63 ± 0.88	2.83 ± 0.76	9.5 ± 1.51	2.5 ± 0.51	6.83 ± 1.25	4.5 ± 0.28	1.57 ± 0.66	3.43 ± 0.58	0.9 ± 0.32	3.55 ± 0.52
<i>Porites porites</i>	-	-	-	-	-	-	-	0.1 ± 0.1	-	-	0.1 ± 0.1
<i>Pseudodiploria clivosa</i>	0.8 ± 0.53	0.63 ± 0.63	4.5 ± 0.24	12.33 ± 4.84	4.2 ± 0.84	24.43 ± 6.87	0.7 ± 0.7	-	2.2 ± 0.57	0.13 ± 0.13	4.99 ± 1.54
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	5.87 ± 1.89	7.97 ± 1.56	12.9 ± 3.18	14.17 ± 0.68	3.83 ± 1.15	2.67 ± 0.78	2.3 ± 1.69	1.87 ± 0.9	1.6 ± 0.32	-	5.32 ± 0.95
<i>Siderastrea radians</i>	0.57 ± 0.22	0.4 ± 0.58	0.67 ± 0.67	0.13 ± 0.67	-	0.33 ± 0.33	0.6 ± 0.28	0.13 ± 0.88	-	-	0.19 ± 0.53
<i>Siderastrea siderea</i>	0.7 ± 0.17	4.7 ± 1.17	4.57 ± 1.44	0.67 ± 0.23	1.3 ± 0.61	2.27 ± 1.74	1.1 ± 4.37	5.8 ± 3.27	3.53 ± 1.23	1.1 ± 0.25	3.47 ± 0.73
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	0.13 ± 0.13	0.67 ± 0.67	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2 ± 0.15
Gorgonáceos erectos / Erect gorgonians	0.37 ± 0.37	0.33 ± 0.33	1.53 ± 0.46	5.7 ± 4.67	0.27 ± 0.18	-	2.17 ± 0.93	4.9 ± 1.22	4 ± 1.42	11.8 ± 8.95	3.17 ± 1.76
Gorgonáceos incrustantes / Encrusting gorgonians	-	1.37 ± 0.82	-	-	-	-	-	1.3 ± 1.3	-	-	0.27 ± 0.16
Algas calcáreas / Calcareous algae	0.17 ± 0.88	6.8 ± 0.26	3.43 ± 1.28	5.93 ± 0.59	17.4 ± 1.76	5.27 ± 0.65	11.93 ± 1.22	12.57 ± 7.82	1.87 ± 1.96	3.67 ± 1.93	7.74 ± 1.18
Algas costrosas / Crustose algae	0.67 ± 0.67	3.4 ± 1.42	1.2 ± 0.56	4.63 ± 0.84	12.9 ± 0.44	2.87 ± 1.27	8.67 ± 2.36	11.37 ± 2.72	3.33 ± 0.43	0.87 ± 0.68	4.93 ± 0.87
Césped / Turf algae	69.97 ± 2.69	54.7 ± 0.35	55.57 ± 8.97	34.53 ± 2.8	41.8 ± 4.19	41.4 ± 2.95	48.1 ± 3.49	51 ± 1.39	6.1 ± 4.97	75.67 ± 12.15	53.22 ± 2.81
Macroalgas carnosas / Fleshy macroalgae	-	1.57 ± 0.15	-	2.1 ± 0.29	0.2 ± 0.1	-	1.13 ± 0.3	0.33 ± 0.33	-	-	0.53 ± 0.14
<i>Palythoa</i> spp	5.67 ± 4.17	0.67 ± 0.33	0.43 ± 0.33	0.63 ± 0.48	1.83 ± 0.9	1.67 ± 1.24	1.13 ± 1.35	0.83 ± 0.13	4 ± 1.9	0.3 ± 0.3	1.72 ± 0.52
Poríferos / Sponges	3.53 ± 0.72	4.53 ± 1.91	0.73 ± 0.23	0.43 ± 0.18	1.3 ± 0.17	0.13 ± 0.67	0.63 ± 0.23	0.17 ± 0.12	0.83 ± 0.57	0.6 ± 0.28	1.29 ± 0.32
Otros Invertebrados sésiles / Other sessile invertebrates	0.13 ± 0.33	0.3 ± 0.12	0.27 ± 0.18	-	-	-	0.2 ± 0.2	0.1 ± 0.00	-	-	0.1 ± 0.32
Esqueleto coralino / Coral skeleton	0.1 ± 0.58	1.77 ± 0.69	1.33 ± 0.55	0.9 ± 0.17	0.97 ± 0.3	0.17 ± 0.88	0.5 ± 0.12	1.8 ± 0.96	0.13 ± 0.88	0.67 ± 0.67	0.74 ± 0.16
Sustrato abiótico / Abiotic substratum	7.67 ± 1.25	1.27 ± 0.54	2.87 ± 1.93	3.83 ± 1.76	0.3 ± 0.58	0.9 ± 0.7	1.17 ± 0.88	1.93 ± 1.63	0.9 ± 0.76	1.33 ± 0.52	2.16 ± 0.44

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Acevedo, D. (2010). Estado actual de las formaciones coralinas en la región de Santa Marta, Bahía de Gaira y el Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano. Tesis de pregrado. Universidad Jorge Tadeo Lozano.
- Acevedo, V. (2007). Effects of sedimentation on the distribution and ecology of the reef zoanthid *Palythoa caribaeorum*. Master's thesis. Universidad de Puerto Rico.
- Acosta, A. (1989). Composición y estructura de la comunidad de corales hermatípicos en tres zonas representativas de la región de Santa Marta (Punta de Betín, isla Morro Grande y ensenada Granate, mar Caribe colombiano). Tesis de pregrado. Universidad Nacional de Colombia.
- Acosta, A., Bernal, J.K., Jaramillo-González, J., Mariño-Correa, D., Ordóñez, M., Camacho, J., Ruiz, M. y Álvarez, D. (2005). Investigaciones desde la perspectiva de la conectividad y el reclutamiento coralino para el entendimiento del estado, estructura y dinámica de los arrecifes coralinos (Caribe). En: Invemar, ed. Informe del estado del estado de los ambientes marinos y costeros en Colombia. Santa Marta: Invemar, Serie Publicaciones Periódicas 8. pp.96-134.
- Acosta, L. (1994). Contamination gradient and its effect on the coral community structure in the Santa Marta area, Colombian Caribbean. En: R.N. Ginsburg, ed. Proceedings of the Colloquium on Global Aspect of Coral Reefs: Health, Hazards and History. Miami, USA: RSMAS, University of Miami. pp.233-239.
- Aguilera, M.A., Broitman, B.R. and Thiel, M. (2014). Spatial variability in community composition on a granite breakwater versus natural rocky shores: Lack of microhabitats suppresses intertidal biodiversity. *Marine Pollution Bulletin*, 87(1-2), pp.257-268. doi: <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.07.046>
- Antonius, A. (1972). Occurrence and distribution of stony corals (Anthozoa and Hydrozoa) in the vicinity of Santa Marta, Colombia. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 6, pp.89-103. doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.1972.6.0.561>
- Arbeláez, N., Franco-Angulo, J. y Espinosa, L. (2020). Incidencia estacional de mareas rojas en la bahía de Santa Marta y sectores adyacentes, Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 49(2), pp.49-66. doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2020.49.2.940>
- Ardila, M.E. (2014). Ocupación de espacio por esponjas y otros componentes sésiles en arrecifes del Caribe colombiano en relación con la materia orgánica en suspensión. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia.
- Baes, D., Maechler, M., Bolker, B. and Walker, S. (2024). The lme4 package. Linear Mixed-Effects Models using 'Eigen' and S4. R Core Team. doi: <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/lme4.pdf>
- Bak, R. and Elgershuizen, J. (1976). Patterns of oil-sediment rejection in corals. *Mar. Sci.*, 37, pp. 105-113. [https://doi.org/10.1016/0146-6291\(77\)90012-1](https://doi.org/10.1016/0146-6291(77)90012-1)
- Batista-Morales, A.M. y Díaz-Sánchez, C.M. (2010). Estado de los litorales rocosos. En: Invemar, ed. Informe del Estado de los Ambientes y Recursos Marinos y Costeros en Colombia: Año 2009. Santa Marta: Invemar, Serie Publicaciones Periódicas 8. pp.133-158.
- Bayraktarov, E. and Wild, C. (2014). Spatiotemporal variability of sedimentary organic matter supply and recycling processes in coral reefs of Tayrona National Natural Park, Colombian Caribbean. *Biogeosciences*, 11(11), pp.2977-2990. doi: <https://doi.org/10.5194/bg-11-2977-2014>
- Bayraktarov, E., Bastidas-Salamanca, M.L. and Wild, C. (2014a). The physical environment in coral reefs of the Tayrona National Natural Park (Colombian Caribbean) in response to seasonal upwelling. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 43(1), pp.137-157. doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2014.43.1.38>
- Bayraktarov, E., Pizarro, V. and Wild, C. (2014b). Spatial and temporal variability of water quality in the coral reefs of Tayrona National Natural Park, Colombian Caribbean. *Environmental Monitoring and Assessment*, 186(6), pp.3641-3659. doi: <https://doi.org/10.1007/s10661-014-3647-3>
- Birkeland, C. (1977). The importance of rate of biomass accumulation in early successional stages of benthic communities to the survival of coral recruits. In: D.L. Taylor, ed. Proceedings of the Third International Coral Reef Symposium. Miami, USA: University of Miami Press. pp.16-21.
- Birkeland, C., Rowley, D. and Randall, R. (1981). Coral recruitment patterns at Guam. In: E.D. Gomez, C.E. Birkeland, R.W. Buddemeier, R.E. Johannes, J.A. Marsh and R.T. Tsuda. The reef and man. Manila, Philippines: Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium, University of Philippines. pp.339-344.
- Birrell, C.L., McCook, L.J., Willis, B.L. and Díaz-Pulido, G.A. (2008). Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs. *Oceanography and Marine Biology*, 46, pp. 25-65. doi: <https://doi.org/10.1201/9781420065756-4>
- Blanco, J. (1988). Las variaciones ambientales estacionales en las aguas costeras y su importancia para la pesca en la región de Santa Marta, Caribe colombiano. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia.
- Bolar, K. (2022). The STATS package. Interactive Document for Working with Basic Statistical Analysis. R Core Team. doi: <https://cran.r-project.org/web/packages/STAT/STAT.pdf>
- Botero, L. (1987). Zonación de octocorales gorgonáceos en el área de Santa Marta y Parque Nacional Tayrona, costa Caribe colombiana. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 17, pp.61-80. doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.1987.17.0.455>
- Brattström, H. (1980). Rocky-shore zonation in the Santa Marta area, Colombia. *Sarsia*, 65 (3-4), pp. 163-226. doi: <https://doi.org/10.1080/00364827.1980.10431482>
- Bula-Meyer, G. (1985). Un núcleo nuevo de surgencia en el Caribe colombiano detectado en correlación con las macroalgas. *Boletín Ecotrópica*, 12, pp.3-25.
- Burt, J.A., Camp, E.F., Enochs, I.C., Johansen, J.L., Morgan, K.M., Riegl, B. and Hoey, S. (2020). Insights from extreme coral reefs in a changing world. *Coral Reefs*, 39, pp. 495-507. doi: <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01966-y>
- Camp, E.F., Nitschke, M.R., Rodolfo-Metalpa, R., Houlbreque, F., Gardner, S.G., Smith, D.J., Zampighi, M. and Suggett, D.J. (2017). Reef-building corals thrive within hot-acidified and deoxygenated waters. *Scientific Reports*, 7(1), pp. 2434. doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-02383-y>
- Camp, E.F., Schoepf, V., Mumby, P.J., Hardtke, L.A., Rodolfo-Metalpa, R., Smith, D.J. and Suggett, D.J. (2018). The future of coral reefs subject to rapid climate change: lessons from natural extreme environments. *Frontiers in Marine Science*, 5, p.4. doi: <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00433>
- Caribbean Coastal Marine Productivity (CARICOMP). (2001). Methods manual

- levels 1 and 2: Manual of Methods for mapping and monitoring of physical and biological parameters in the coastal zone of the Caribbean. St. Petersburg, USA: Centre for Marine Sciences, University of the West Indies, Mona, Kingston, Jamaica and Florida Institute of Oceanography, University of South Florida.
- Carleton, J.H. and Sammarco, P.W. (1987). Effects of substratum irregularity on success of coral settlement: quantification by comparative geomorphological techniques. *Bulletin of Marine Science*, 40, pp.85-98.
- Carlton, D. (2002). Production and supply of larvae as determinants of zonation in a brooding tropical coral. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 268, pp.33-46. doi: [https://doi.org/10.1016/s0022-0981\(01\)00369-0](https://doi.org/10.1016/s0022-0981(01)00369-0)
- Chao, A. and Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), pp.2533-2547. doi: <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Craig, P., Birkeland, C. and Belliveau, S. (2001). High temperatures tolerated by a diverse assemblage of shallow-water corals in American Samoa. *Coral Reefs*, 20, pp.185-189. doi: <https://doi.org/10.1007/s003380100159>
- Daza-Guerra, C.A., Osorno-Arango, A.M., Gómez-Cubillos, M.C. y Zea, S. (2020). Efecto de la herbivoría de *Cittarium pica* (Gastropoda: Tegulidae) y la estacionalidad climática en el ensamblaje algal del litoral rocoso de Bonito Gordo, Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91, e913192, pp.1-16. doi: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3192>
- Díaz, J. y Gómez L. eds. (2000). Programa nacional de investigación en biodiversidad marina y costera - PNIBM. Santa Marta, Colombia: INVEMAR, FONADE, MMA.
- Díaz, J.M., Barrios, L.M., Cendales, M.H., Garzón-Ferreira, J., Geister, J., López-Victoria, M., Ospina, G.H., Parra-Velandia, F.J., Pinzón, J., Vargas-Ángel, B., Zapata, F.A. y Zea, S. (2000). Áreas coralinas de Colombia. Santa Marta: Invemar, Serie Publicaciones Especiales 5.
- Díaz-Pulido G. (1997). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad en Colombia. Informe final. Santa Marta: INVEMAR.
- Díaz-Pulido, G. and Garzón-Ferreira, J. (2002). Seasonality in algal assemblages on upwelling-influenced coral reefs in the Colombian Caribbean. *Botanica Marina*, 45, pp.284-292. doi: <https://doi.org/10.1515/bot.2002.028>
- Díaz-Pulido, G., Sánchez, J., Zea, S., Díaz, J. y Garzón-Ferreira, J. (2004). Esquemas de distribución espacial en la comunidad bentónica de arrecifes coralinos continentales y oceánicos del Caribe colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 24(108), pp.337-347. doi: [https://doi.org/10.18257/raccefyn.28\(108\).2004.2130](https://doi.org/10.18257/raccefyn.28(108).2004.2130)
- Díaz-Pulido, G., Rangel-Campo, A., Díaz-Ruiz, M., Flores-Leiva, L. y Venera-Pontón, D.E. (2005). Efectos sinérgicos de la sedimentación, herbivoría, asentamiento algal y localidad sobre el reclutamiento y desarrollo de algas en los arrecifes del Parque Tayrona, Caribe colombiano. En: Invemar, ed. Informe del estado de los Ambientes Marinos y Costeros en Colombia: Año 2005. Santa Marta. Invemar, Serie Publicaciones Periódicas No.8. pp.111-113
- Dunmore, R.A. and Schiel, D.R. (2003). Demography, competitive interactions and grazing effects of intertidal limpets in southern New Zealand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 288(1), pp.17-38. doi: [https://doi.org/10.1016/s0022-0981\(02\)00579-8](https://doi.org/10.1016/s0022-0981(02)00579-8)
- Edmunds, P.J. (2000). Patterns in the distribution of juvenile corals and coral reef community structure in St. John, U.S. Virgin Islands. *Marine Ecology Progress Series*, 202, pp.113-24. doi: <https://doi.org/10.3354/meps202113>
- Eidens, C., Hauße, T., Bayraktarov, E., Wild, C. and Wilke, T. (2015). Multi-scale processes drive benthic community structure in upwelling-affected coral reefs. *Frontiers in Marine Science*, 2, pp.2. doi: <https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00002>
- Fabrizius, K.E. (2005). Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis. *Marine Pollution Bulletin*, 50(2), pp.125-146. doi: <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.11.028>
- Franco, A., Avendaño, D. y Pino, J.C. (1992). Descripción, distribución y anotaciones ecológicas de la comunidad algas en el litoral rocoso artificial de Marbella, Cartagena. En: Comisión Colombiana del Océano - CCO, ed. *Memorias VIII Seminario Nacional de Ciencias y Tecnologías del Mar*, Santa Marta. Bogotá: CCO. pp.544-555.
- Garzón-Ferreira, J. y Cano, M. (1991). Tipos, distribución extensión y estado de conservación de los ecosistemas marinos costeros del Parque Nacional Natural Tayrona. Bogotá: 7o Concurso Nacional de Ecología "Enrique Pérez Arbeláez", Fondo para la Protección del Medio Ambiente – FEN.
- Garzón-Ferreira, J. and Kielman, M. (1994). Extensive mortality of corals in the Colombian Caribbean during the last two decades. In: R.N. Ginsburg, ed. *Proceedings of the Colloquium on Global Aspect of Coral Reefs. Health, Hazards and History*. Miami, USA: RSMAS, University of Miami. pp.247-253
- Garzón-Ferreira, J., Gil-Agudelo, D., Marín, B., Mejía-Niño, N., Rodríguez-Ramírez, A. y Rojas-Ruiz, J. (2000). Evaluación preliminar de algunos indicadores de contaminación de origen terrestre en áreas coralinas de la región de Santa Marta, Caribe colombiano: informe de resultados. Santa Marta: Invemar.
- Garzón-Ferreira, J., Reyes-Nivia, M.C. y Rodríguez-Ramírez, A. (2002). Manual de métodos del SIMAC - Sistema Nacional de Monitoreo de Arrecifes Coralinos en Colombia. Informe Final. Santa Marta, Colombia: Invemar.
- Garzón-Ferreira, J., Moreno-Bonilla, M. y Valderrama, J. (2004). Condición actual de las formaciones coralinas de *Acropora palmata* y *A. cervicornis* en el Parque Nacional Natural Tayrona (Colombia). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 33, pp.117-136. doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2004.33.0.251>
- Gómez-Cubillos, C., Gómez-Cubillos, M.C., Sanjuan-Muñoz, A. y Zea, S. (2019). Interacciones de corales masivos con céspedes algales y otros organismos en arrecifes del Parque Nacional Natural Tayrona. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 48(2), pp.143-171. doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2019.48.2.770>
- Green, D., Edmund, P. y Carpenter, R. (2008). Increasing relative abundance of *Porites astreoides* on Caribbean reef mediated by an overall decline in coral cover. *Marine Ecology Progress Series*, 359, pp.1-10. doi: <https://doi.org/10.3354/meps07454>
- Haywick, D. and Mueller, E. (1997). Sediment retention in encrusting *Palythoa* spp. a biological twist to a geological process. *Coral Reefs*, 16, pp.39-46. doi: <https://doi.org/10.1007/s003380050057>
- Hughes, T.P. (1987). Skeletal density and growth form of corals. *Marine Ecology Progress Series*, 35, pp.259-266. doi: <https://doi.org/10.3354/meps035259>
- Hughes, T.P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265(5178), pp.1547-1551. doi: <https://doi.org/10.1126/science.265.5178.1547>
- Hughes, T.P., Rodrigues, M.J., Bellwood, D.R., Ceccarelli, D., Hoegh-Guldberg,

- O., McCook, L., Moltschanowskyj, N., Pratchett, M.S., Steneck, R.S. and Willis, B. (2007). Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology*, 17, pp.360-365. doi: <https://doi.org/10.3410/f.1076783.529697>.
- Jackson, J.B. and Hughes, T.P. (1985). Adaptive strategies of coral-reef invertebrates: coral-reef environments that are regularly disturbed by storms and by predation often favor the very organisms most susceptible to damage by these processes. *American Scientist*, 73(3), pp.265-274. doi: <https://doi.org/10.1017/cbo9780511804472.017>
- Kikuzawa, Y.P., Ng, C.S.L., Toh, T.C., Sam, S.Q., Lee, Y.L., Loo, P.L., Chua, Y.Z., Tan, K.S. and Chou, L.M. (2020). Diversity of subtidal benthic and hard coral communities on sloping and vertical seawalls in Singapore. *Marine Biodiversity*, 50, pp.1-14. doi: <https://doi.org/10.1007/s12526-020-01118-z>
- Knowlton N. (2001). The future of coral reefs. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 98, pp.5419-5925.
- Lee, Y.L., Lam, S.Q.Y., Tay, T.S., Kikuzawa, Y.P. and Tan, K.S. (2021). Composition and structure of tropical intertidal hard coral communities on natural and man-made habitats. *Coral Reefs*, 40(3), pp. 685-700. doi: <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02059-0>
- Lewis, J.B. (1989). The ecology of *Millepora*: a review. *Coral Reefs*, 8, pp.99-107. doi: <https://doi.org/10.1007/bf00338264>
- Lirman, D. (2001). Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs*, 19(4), pp.392-399. doi: <https://doi.org/10.1007/s003380000125>
- Lirman, D., Manzello, D. and Maciá, S. (2002). Back from the dead: The resilience of *Siderastrea* radians to severe stress. *Coral Reefs*, 21, pp.291-292. doi: <https://doi.org/10.1007/s00338-002-0244-7>
- Little C., Williams, G.A. and Trowbridge, C.D. (2009). *The Biology of Rocky Shores*. New York: Oxford University Press. doi: <https://doi.org/10.1093/oso/9780198564904.002.0002>
- Londoño-Cruz, E., López de Mesa-Agudelo, L.A., Arias-Gálvez, F., Herrera-Paz, D.L., Prado, A., Cuellar, L.M. and Cantera, J. (2014). Distribution of macroinvertebrates on intertidal rocky shores in Gorgona Island, Colombia (Tropical Eastern Pacific). *Revista de Biología Tropical*, 62(1), pp.189-198. doi: <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i0.16275>
- López, L.P. (2009). Dinámica espacio temporal en la estructura de la comunidad y de la población móvil y sésil del litoral rocoso, San Andrés (Cove). Tesis de pregrado. Pontificia Universidad Javeriana.
- López-Victoria M., Cantera, J.R., Díaz, J.M., Roza, D., Posada-Posada, B.O. y Osorno, A. (2004). Estado de los litorales rocosos en Colombia, acantilados y playas rocosas. En: INVEMAR, ed. Informe del estado de los Ambientes Marinos y Costeros en Colombia: Año 2003. Santa Marta: Invemar, Serie Publicaciones Periódicas No. 8. pp.171-181.
- Lozano-Cortés, D.F. and Zapata, F.A. (2015). Abundance and composition of juvenile scleractinian corals on a fringing reef (Little Reef) off San Andres Island, Colombian Caribbean. *Marine Biology Research*, 11(3), pp. 304-312. doi: <https://doi.org/10.1080/17451000.2014.914222>
- Márquez G. (1982). Los sistemas ecológicos marinos del sector adyacente a Santa Marta. Caribe colombiano. I. Generalidades. *Ecología Tropical*, 2(1), pp.5-19.
- Marrugo, M.D.P. (2009). Composición de la comunidad bentónica de parches coralinos dentro y fuera de un área marina protegida (Parque Nacional Natural Tayrona) en zonas con y sin impacto turístico. Tesis de pregrado. Universidad Jorge Tadeo Lozano.
- Martínez, S. y Acosta, A. (2005). Cambio temporal en la estructura de la comunidad coralina del área de Santa Marta-Parque Nacional Natural Tayrona (Caribe colombiano). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 34, pp.161-191. doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2005.34.0.239>
- McCook, L., Jompa, J. and Díaz-Pulido, G. (2001). Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*, 19(4), pp.400-417. doi: <https://doi.org/10.1007/s003380000129>
- McLachlan A. and Hesp, P. (1984). Faunal response to morphology and water circulation of a sandy beach with cusps. *Marine Ecology Progress Series*, 19, pp.133-144. doi: <https://doi.org/10.3354/meps019133>
- Morrison, D. (1988). Comparing fish and urchin grazing in shallow and deep coral reef algal communities. *Ecology*, 69(5), pp.1367-1382. doi: <https://doi.org/10.2307/1941634>
- Mueller, E. and Haywick, D.W. (1995). Sediment assimilation and calcification by the western Atlantic reef zoanthid, *Palythoa caribaeorum*. *Bulletin de l'Institut océanographique*, 14, pp. 89-100.
- Ng C.S.L., Chen, D. and Chou, L.M. (2012). Hard coral assemblages on seawalls in Singapore. *Contributions in Marine Science*, pp.75-79.
- Nugues, M.M. and Roberts, C.M. (2003). Coral mortality and interaction with algae in relation to sedimentation. *Coral Reefs*, 22, pp.507-516. <https://doi.org/10.1007/s00338-003-0338-x>
- Nugues, M.M., Smith, G.W., Van Hooidonk, R.J., Seabra, M.I. and Bak, R.P. (2004). Algal contact as a trigger for coral disease. *Ecology Letters*, 7(10), pp.919-923. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00651.x>
- Núñez, S.G., López, N.H., García, C.B. y Navas, G.R. (1999). Caracterización y comportamiento bimensual de la comunidad sésil asociada con el litoral rocoso de Bocachica, Isla de Tierra Bomba, Caribe colombiano. *Ciencias Marinas*, 25(4), pp.629-646.
- Ojeda, J., Rodríguez, J., Rosenfeld, S. y Vega, N. (2017). Comparación de la estructura comunitaria entre plataformas y bolones del intermareal en isla Navarino, Reserva de Biósfera Cabo de Hornos. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 45, pp.33-43. <https://doi.org/10.4067/s0718-686x2017000300033>
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Antoniazzi, H., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M., Lahti, L., McGlinn, D., Ouellette, M., Ribeiro, E., Smith, T., Stier, A., Ter C. and Weedon, J. (2019). The vegan package. Community ecology package. The R Project for Statistical Computing. R Core Team. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>
- Oliver, T.A. and Palumbi, S.R. (2011). Many corals host thermally resistant symbionts in high-temperature habitat. *Coral Reefs*, 30, pp.241-250. doi: <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0696-0>
- Osorno, A. (2008). Estado de los litorales rocosos en Colombia. En: Invemar, ed. Informe del Estado de los Ambientes Marinos y Costeros en Colombia: Año 2007. Santa Marta: Invemar, Serie Publicaciones Periódicas No. 8. pp.111-146.
- Osorno-Arango, A. (2016). Caracterización y diagnóstico del estado de los litorales rocosos del Caribe colombiano con fines de determinar los indicadores de

- integridad ecológica. Fase II: Ecorregiones Darién, Archipiélagos Coralinos y Tayrona. Santa Marta: Invemar.
- Paine, R.T. (1980). Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49(3), pp.667-685. doi: <https://doi.org/10.2307/4220>
- Perry, C.T. (2003). Coral reefs in a high-latitude, siliciclastic barrier island setting: reef framework and sediment production at Inhaca Island, southern Mozambique. *Coral Reefs*, 22(4), pp.485-497. doi: <https://doi.org/10.1007/s00338-003-0339-9>
- Perry, C.T. and Larcombe, P. (2003). Marginal and non-reef-building coral environments. *Coral Reefs*, 22, pp.427-432. <https://doi.org/10.1007/s00338-003-0330-5>
- Pinzón, J.H., Perdomo, A.M. y Díaz, J.M. (1998). Isla Arena, una formación coralina saludable en el área de influencia de la pluma del río Magdalena, plataforma continental del Caribe colombiano. *Boletín de Investigación Marinas Costeras*, 37, pp.21-37. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.1998.27.0.329>
- Posada-Posada, B.O y Henao-Pineda, W. (2008). Diagnóstico de la erosión en la zona costera del Caribe. Santa Marta: Invemar, Serie de Publicaciones Especiales No. 13.
- R Development Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Obtenido de: <https://www.R-project.org/>
- Rasher, D.B. and Hay, M.E. (2010). Chemically rich seaweeds poison corals when not controlled by herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(21), pp. 9683-9688. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.0912095107>
- Rogers, C. and Miller, J. (2006). Permanent 'phase shifts' or reversible declines in coral cover? Lack of recovery of two coral reefs in St. John, US Virgins Islands. *Marine Ecology Progress Series*, 306, pp. 103-114. doi: <https://doi.org/10.3354/meps306103>
- Rogers, C., Fitz, H., Gilnack, M., Beets, J. and Hardin, J. (1984). Scleractinian coral recruitment patterns at salt river submarine canyon, St. Croix, US Virgin Islands. *Coral Reefs*, 3(2), pp.69-76. doi: <https://doi.org/10.1007/bf00263756>
- Roswell, M., Dushoff, J. and Winfree, R. (2021). A conceptual guide to measuring species diversity. *Oikos*, 130(3), pp.321-338. doi: <https://doi.org/10.1111/oik.07202>
- Safaie, A., Silbiger, N.J., McClanahan, T.R., Pawlak, G., Barshis, D.J., Hench, J.L., Rogers, J.S., Williams, G.J. and Davis, K.A. (2018). High frequency temperature variability reduces the risk of coral bleaching. *Nature Communications*, 9, pp.1671. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04074-2>
- Salzwedel, H. and Müller, K. (1983). A summary of meteorological and hydrological data from the Bay of Santa Marta, Colombian Caribbean. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras*, 13, pp.67-83. doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.1983.13.0.483>
- Schneider, C.A., Rasband, W.S. and Eliceiri, K.W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods*, 9(7), pp.671-675. doi: <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Sherman, C.D., Peucker, A.J. and Ayre, D.J. (2007). Do reproductive tactics vary with habitat heterogeneity in the intertidal sea anemone *Actinia tenebrosa*?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 340(2), pp.259-267. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.09.016>
- Signorell, A. (2024). The DescTools package. Tools for Descriptive Statistics. R Core Team. <https://cran.r-project.org/web/packages/DescTools/DescTools.pdf>
- Sousa, W.P., Schroeter, S.C. and Gaines, S.D. (1981). Latitudinal variation in intertidal algal community structure: the influence of grazing and vegetative propagation. *Oecologia*, 48, pp.297-307. doi: <https://doi.org/10.1007/bf00346486>
- Souter, D., Serge, P., Wicquart, J., Logan, M., Obura, D. and Staub, F. (2021). Status of Coral Reefs of the World: 2020 Executive Summary. Australia, Townsville: Coral Reef Initiative, Global Coral Reef Monitoring Network.
- Taylor, J.D. (1978). Zonation of rocky intertidal surfaces. In: D.R Stoddart y R.E. Johannes, eds. *Coral Reefs: Research Methods*. UNESCO: UK. pp.139-148
- Torres, J.L. and Morelock, J.N. (2002). Effect of terrigenous sediment influx on coral cover and linear extension rates of three Caribbean massive coral species. *Caribbean Journal of Science*, 38(3), pp. 222-229.
- Vega-Sequeda, J., Rodríguez-Ramírez, A., Reyes-Nivia, M.C. y Navas-Camacho, R. (2008). Formaciones coralinas del área de Santa Marta: estado y patrones de distribución espacial de la comunidad bentónica. *Boletín Investigaciones Marinas y Costeras*, 37(2), pp. 87-105. doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2008.37.2.193>
- Venera-Pontón, D.E., Díaz-Pulido, G., McCook, L.J. and Rangel-Campo, A. (2011). Macroalgae reduce growth of juvenile corals but protect them from parrotfish damage. *Marine Ecology Progress Series*, 421, pp.109-115. doi: <https://doi.org/10.3354/meps08869>
- Vidal, A.M., Villamil, C.M. y Acosta, A. (2005). Composición y densidad de corales juveniles en dos arrecifes profundos de San Andrés isla, Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 34, pp.211-225. doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2005.34.0.241>
- Warding, B. y Erhardt, H. (1976). Los corales (Anthozoa y Hydrozoa) de la bahía de Chengue en el Parque Nacional Tayrona (Colombia). *Mitteilungen aus dem Instituto Colombo-Alemán de Investigaciones Científicas* 8, pp. 45-57. doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.1976.8.0.533>
- Warding, B. and Sánchez, H. (1989). The coral formations and their distributional pattern along a wave exposure gradient in the area of Santa Marta, Colombia. *Medio Ambiente*, 10(2), pp. 61-68.
- Warding, B. y Sánchez, H. (1988). Deterioro observado en las formaciones coralinas de la bahía de Santa Marta, Colombia. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 18, pp.9-16. doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.1988.18.0.439>
- Wilkinson, C. (2006). Earthquakes, tsunamis and other stresses to coral reefs and coastal resources. In: C. Wilkinson, D. Souter and J. Goldberg, eds. *Status of Coral Reefs in Tsunami Affected Countries: 2005*. Australian Institute of Marine Science: Townsville, Queensland. pp.31-42.
- Zea, S. (1993). Cover of sponges and other sessile organisms in rocky and coral reef habitats of Santa Marta, Colombian Caribbean Sea. *Caribbean Journal of Science*, 29(1-2), pp.75-88.
- Zea, S. (1994). Patterns of coral and sponge abundance in stressed coral reefs at Santa Marta, Colombian Caribbean. In: R. Soest, T. van Kempen and J. Brackman, eds. *Sponges in time and space*. Rotterdam: Balkema. pp.257-264.

Ziegler, M., Seneca, F.O., Yum, L.K., Palumbi, S.R. and Voolstra, C.R. (2017).
Bacterial community dynamics are linked to patterns of coral heat tolerance.
Nat. Commun., 8, pp.14213. <https://doi.org/10.1038/ncomms14213>



Este es un manuscrito de acceso abierto bajo la licencia
CC Reconocimiento-No Comercial-Compartir Igual /
This is an open Access article under the CC BY-NC-SA