

ARTÍCULO / ARTICLE

Estructura de la comunidad de céspedes algales en interacción con corales masivos en el atolón Albuquerque, Reserva de la Biosfera Seaflower, Caribe SW

Structure of the algal turf community in interaction with massive corals in Albuquerque Atoll, Seaflower Biosphere Reserve, SW Caribbean

Helena Benavides-Marchena*

0009-0000-1348-0101
mbenavidesma@unal.edu.co

Catalina Gómez-Cubillos

0000-0003-3384-5969
macgomezcu@unal.edu.co

Carlos Andrés Daza-Guerra

0000-0001-6599-2328
caadazagu@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: 23/04/2025

Aceptado / Accepted: 18/10/2025

Citación / Citation: Benavides-Marchena, H.; Gómez-Cubillos, C.; Daza-Guerra, C.A.; Zea, Sven. 2026 Estructura de la comunidad de céspedes algales en interacción con corales masivos en el atolón Albuquerque, Reserva de la Biosfera Seaflower, Caribe SW Bol. Invest. Mar. Cost., 55(1): 176-197

RESUMEN

En los arrecifes continentales y oceánicos del Caribe colombiano, las perturbaciones antrópicas y naturales han impulsado la transición de comunidades dominadas por corales a macroalgas, resultando en cambios en su estructura y función. Actualmente, los céspedes algales son el componente bentónico más abundante y de allí la importancia de evaluar su composición y estructura comunitaria en interacciones directas con corales masivos. Con el objetivo de avanzar en el conocimiento de los céspedes algales en el Caribe colombiano, en el marco de la Expedición Científica Seaflower - 2018 al atolón Albuquerque, se recolectaron y analizaron 94 núcleos de esqueleto coralino en interacción residual con céspedes algales. Se identificaron 12 órdenes, 22 familias y 31 géneros de algas cespitosas, siendo *Lyngbia*, *Polysiphonia* y *Chondria* los géneros más recurrentes en las diferentes unidades geomorfológicas del atolón. Se sugiere que las variaciones estructurales en la comunidad de céspedes en los bordes de interacción están relacionadas con las condiciones ambientales predominantes en las unidades geomorfológicas, principalmente el grado de exposición al oleaje y profundidad de la columna de agua, y en menor medida con el tipo colonial de los corales; aunque al parecer el tipo de sustrato (especie de coral) puede determinar la presencia de ciertos géneros algales.

Palabras clave: Área Marina Protegida, Albuquerque, interacciones bióticas, corales masivos, céspedes algales

ABSTRACT

In continental and oceanic reefs of the Colombian Caribbean, anthropogenic and natural disturbances have driven the transition from coral-dominated communities to macroalgae, resulting in changes in their structure and function. Currently, algal turfs are the most abundant benthic component, hence the importance of evaluating their composition and community structure in direct interactions with massive corals. With the aim of advancing our knowledge of algal turfs in the Colombian Caribbean, 94 coral skeleton cores in residual interaction with algal turfs were collected and analyzed as part of the Seaflower 2018 Scientific Expedition to the Cayos Albuquerque Atoll. 20 orders, 22 families, and 31 genera of turf algae were identified, with *Lyngbia*, *Polysiphonia*, and *Chondria* being the most common genera in the atoll's different geomorphological units. It is suggested that structural variations in the turf community at interaction boundaries are related to the prevailing environmental conditions within the geomorphological units, primarily the degree of wave exposure and depth of the water column, and to a lesser extent to the colony type of corals, although substratum type (coral species) may apparently determine the presence of certain algal genera.

Keywords: Marine Protected Area, Albuquerque, biotic interactions, massive corals, algal turfs

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos son ecosistemas de gran importancia ecológica, debido a su alta diversidad, productividad y complejidad estructural (Garzón-Ferreira y Kielman, 1994). En estos ecosistemas, los esquemas de distribución de organismos bentónicos son el reflejo de procesos históricos y de las condiciones ambientales predominantes, que en conjunto configuran complejas relaciones ecológicas y biofísicas (Ortegón-Aznar *et al.*, 2013). Es así como las interacciones intra e interespecíficas estructuran e impulsan la configuración de las comunidades coralinas, siendo un factor clave para el crecimiento y reproducción de los organismos que las conforman (Chadwick, 1990; Swierts y Vermeij, 2016). Por ejemplo, las macroalgas juegan un papel ecológico sobresaliente en el bentos arrecifal al ser productoras primarias, y retener y reciclar nutrientes, dando así soporte trófico al ecosistema (Fong y Paul, 2011; Tebbett y Bellwood, 2021).

No obstante, el incremento en la intensidad y frecuencia de las perturbaciones, en su mayoría de carácter antropogénico, ha generado una alteración significativa en los esquemas naturales de interacción (Roy, 2004; Sánchez *et al.*, 2025). Entre sus principales consecuencias se encuentran el aumento de la temperatura superficial del mar, la eutrofización derivada de una mayor disponibilidad de nutrientes y la reducción en la abundancia de herbívoros. En conjunto, estos procesos favorecen la proliferación de macroalgas, al propiciar condiciones ambientales óptimas para su crecimiento y al liberar espacios que pueden ser colonizados de manera acelerada por estos organismos (Inagaki, 2024). Como es el caso de Albuquerque, Bajo Nuevo y Bolívar, donde el bentos estuvo dominado por macroalgas ($69.3 \pm 15.8 - 72 \pm 10.7 \%$), con un peso destacado de los céspedes algales ($43.2 \pm 7.1 - 44.7 \pm 12.7 \%$) (Gómez-Cubillos *et al.*, 2023).

Entre las macroalgas, los céspedes algales son los competidores por espacio más frecuentes contra el tejido coralino (Barott *et al.*, 2012). El término césped algal (algal turf en inglés), se usa para designar ensamblajes mixtos de algas y cianobacterias con altura de dosel no mayor a 2 cm (Williams y Carpenter, 1997; Connell *et al.*, 2014). Los céspedes o tapetes algales son de particular interés en los arrecifes de coral, por ser en la actualidad el componente bentónico más abundante (Harris, 2015) y una fuente importante de productividad primaria (Bellwood *et al.*, 2004). Como colonizadores del sustrato tienen el potencial de limitar el asentamiento de larvas de coral y de otros organismos bentónicos (Arnold *et al.*, 2014). No

INTRODUCTION

Coral reefs are ecosystems of great ecological importance due to their high diversity, productivity, and structural complexity (Garzón-Ferreira and Kielman, 1994). In these ecosystems, the distribution patterns of benthic organisms reflect historical processes and the predominant environmental conditions, which together shape complex ecological and biophysical relationships (Ortegón-Aznar *et al.*, 2013). This is how intra-, and interspecific interactions do structure and drive the configuration of coral communities, being a key factor for the growth and reproduction of the organisms that comprise them (Chadwick, 1990; Swierts and Vermeij, 2016). For example, macroalgae play an outstanding ecological role in the reef benthos by being primary producers and by retaining and recycling nutrients, thereby providing trophic support to the ecosystem (Fong and Paul, 2011; Tebbett and Bellwood, 2021).

However, the increase in the intensity and frequency of disturbances, mostly anthropogenic in nature, has generated a significant alteration in natural interaction patterns (Roy, 2004; Sánchez *et al.*, 2025). Some of the main consequences are the increase in sea surface temperature, eutrophication derived from greater nutrient availability, and the reduction in the abundance of herbivores. Together, these processes favor the proliferation of macroalgae by promoting optimal environmental conditions for their growth and by freeing up space that can be rapidly colonized by these organisms (Inagaki, 2024). This is the case in Albuquerque, and the other Seaflower Reserve atolls, Bajo Nuevo and Bolívar, where the benthos was dominated by macroalgae ($69.3 \pm 15.8 - 72 \pm 10.7 \%$), with a notable weight of algal turfs ($43.2 \pm 7.1 - 44.7 \pm 12.7 \%$) (Gómez-Cubillos *et al.*, 2023).

Among macroalgae, algal turfs are the most frequent spatial competitors against coral tissue (Barott *et al.*, 2012). The term algal turf is used to designate mixed assemblages of algae and cyanobacteria with a canopy height of no more than 2 cm (Williams and Carpenter, 1997; Connell *et al.*, 2014). Algal turfs are of particular interest on coral reefs because they are currently the most abundant benthic component (Harris, 2015) and an important source of primary productivity (Bellwood *et al.*, 2004). As substratum colonizers, they have the potential to limit the settlement of coral larvae and other benthic organisms (Arnold *et al.*, 2014). Nonetheless, corals confront the competitive strategies of turfs in different ways, depending on environmental conditions and species identity (Nugues and Bak, 2006; Cetz-Navarro *et al.*, 2015). Corals

obstante, los corales enfrentan las estrategias competitivas de los céspedes de diferentes maneras, dependiendo de las condiciones ambientales y de la identidad de las especies (Nugues y Bak, 2006; Cetz-Navarro *et al.*, 2015). Los corales pueden estresar a las algas a través de sus mecanismos de defensa y ataque contra competidores, como la extrusión de filamentos mesentéricos acompañado de descarga de nematocistos, barridos por tentáculos, secreción mucosa y alelopatía (O'Brien y Scheibling, 2018). Por su parte, los tipos coloniales: meandroide (ej. *Diploria*), cerioide (ej. *Siderastrea*), plocoid (ej. *Montastraea*) y faceloide (ej. *Favia*), que están determinados por el tipo de crecimiento de las colonias, la forma y el tipo de conexión de sus coralitos, influyen en el resultado de la competencia (Reyes *et al.*, 2010; Swierts y Vermeij, 2016; Gómez-Cubillos *et al.*, 2019). De hecho, la estrategia de crecimiento coralino en altura formando labios ligeramente elevados, más evidente en las formas meandroides, permite evadir la competencia directa con céspedes algales (Gómez-Cubillos *et al.*, 2019).

La proliferación de céspedes en zonas coralinas ha sido evidente, especialmente después de eventos a gran escala que generan mortalidad coralina masiva, como huracanes, epizootias o blanqueamientos (Duran *et al.*, 2024). Además, estudios experimentales han demostrado una relación entre el aumento en la eficiencia fotosintética y la biomasa de los céspedes con estresores de escala global con el aumento de la temperatura y la acidificación de los océanos (Fricke *et al.*, 2014; Johnson *et al.*, 2017). En estos escenarios de perturbación, luego de que el tejido coralino muere, el esqueleto libre es colonizado por céspedes algales (Fricke *et al.*, 2011) y, una vez estas algas se establecen, surge lo que en el presente estudio denominaremos una interacción residual. En esta, los céspedes compiten directamente por espacio con el tejido de coral vivo remanente, ocasionando su muerte lenta y progresiva (ca. $\sim 1 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$) (Gómez-Cubillos, 2018). Sin embargo, en el Caribe pocas investigaciones han relacionado la proliferación de los céspedes como una causa directa de mortalidad de corales pétreos (Roy, 2004; Gómez-Cubillos, 2018) y, se desconocen los efectos de la dinámica de estas interacciones en arrecifes oceánicos remotos.

can stress algae through their defense and attack mechanisms against competitors, such as the extrusion of mesenterial filaments accompanied by nematocyst discharge, tentacular sweeping, mucus secretion, and allelopathy (O'Brien and Scheibling, 2018). Furthermore, the coral colony types meandroid (e.g., *Diploria*), cerioid (e.g., *Siderastrea*), plocoid (e.g., *Montastraea*), and phaceloid (e.g., *Favia*), which are determined by the growth type of the colonies, the shape and the type of connection of their corallites, influence the outcome of the competition (Reyes *et al.*, 2010; Swierts and Vermeij, 2016; Gómez-Cubillos *et al.*, 2019). In fact, the strategy of coral growth in height, forming slightly elevated lips, which is more evident in meandroid forms, allows them to evade direct competition with algal turfs (Gómez-Cubillos *et al.*, 2019).

The proliferation of turfs in coral areas has been evident, especially after large-scale events that generate massive coral mortality, such as hurricanes, epizootics, or bleaching (Duran *et al.*, 2024). In addition, experimental studies have shown a relationship between the increase in photosynthetic efficiency and the biomass of turfs with global-scale stressors such as increasing temperature and ocean acidification (Fricke *et al.*, 2014; Johnson *et al.*, 2017). In these perturbation scenarios, after the coral tissue dies, the free skeleton is colonized by algal turfs (Fricke *et al.*, 2011) and, once these algae are established, what we herein call a residual interaction, i.e., between the live coral tissue edge and the turf fronds, arises. In this interaction, the turfs compete directly for space with the remaining live coral tissue, causing its slow and progressive death (conca. $\sim 1 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$) (Gómez-Cubillos, 2018). However, few investigations in the Caribbean have linked the proliferation of turfs as a direct cause of stony coral mortality (Roy, 2004; Gómez-Cubillos, 2018), and the effects of the dynamics of these interactions on remote oceanic reefs, such as Albuquerque, are unknown.

Therefore, within the framework of the Seaflower – 2018 Scientific Expedition, this research had the following objectives: to characterize the composition and structure (height and density) of algal turf assemblages in interaction with massive corals, and to interpret their differences and similarities in relation to the colony type and the geomorphological unit.

Por ello, en el marco de la Expedición Científica Seaflower – 2018, esta investigación tuvo como objetivos: caracterizar la composición y la estructura (altura y densidad) de los ensamblajes de céspedes algales en interacción con corales masivos, e interpretar sus diferencias y similitudes en relación con el tipo colonial y la unidad geomorfológica.

ÁREA DE ESTUDIO

El atolón de Albuquerque (20°10' N, 81°51' W) se localiza a aproximadamente 37 km al sur de la isla de San Andrés. Presenta una configuración casi circular y un arrecife periférico continuo en su zona de barlovento, con una longitud cercana a los 6 km ([Figura 1](#)). Está conformado por diversas unidades geomorfológicas resultantes de la interacción de procesos geológicos, oceanográficos y biológicos, entre las que se destacan: la terraza prearrecifal o de barlovento (TP), el arrecife periférico de barlovento (B), la terraza lagunar (TL), la laguna con parches coralinos (Lg), y la terraza de sotavento (TS) ([Díaz et al., 1996](#)). La temperatura superficial del mar presenta un rango promedio mensual entre 26.8 °C (febrero-marzo) y 30.2 °C (septiembre-octubre), con un valor intermedio cercano a 27.5 °C. La salinidad superficial, por su parte, oscila entre 34 y 36.3 ([González, 1988](#)).

Albuquerque es parte de La Reserva de Biosfera Seaflower (RB), la que tiene una extensión de ~180 000 km² y está conformada por siete atolones (Albuquerque, Bolívar o Courtown, Quitasueño, Serrana, Roncador, Serranilla y Bajo Nuevo), tres islas habitadas (San Andrés, Providencia y Santa Catalina) y un bajo (Bajo Alicia) ([SIG-Coralina, 2010](#)).

STUDY AREA

The Albuquerque Atoll (12°10' N, 81°51' W) is located approximately 37 km south of San Andrés Island. It has an almost circular configuration and a continuous peripheral reef on its windward side, with a length of about 6 km ([Figure 1](#)). It is made up of various geomorphological units resulting from the interaction of geological, oceanographic, and biological processes, among which the following stand out: the fore-reef or windward terrace (TP), the windward peripheral reef (B), the lagoonal terrace (TL), the lagoon with coral patches (Lg), and the leeward terrace (TS) ([Díaz et al., 1996](#)). Sea surface temperature has an average monthly range between 26.8 °C (February–March) and 30.2 °C (September–October), with an intermediate value close to 27.5 °C. Surface salinity ranges between 34 and 36.3 ([González, 1988](#)). Albuquerque is part of the Seaflower Biosphere Reserve (RB), which has an extension of ~180 000 km². This reserve is composed of seven atolls (Albuquerque, Bolívar or Courtown, Quitasueño, Serrana, Roncador, Serranilla, and Bajo Nuevo), three inhabited islands (San Andrés, Providencia, and Santa Catalina), and one bank (Bajo Alicia) ([SIG-Coralina, 2010](#)).

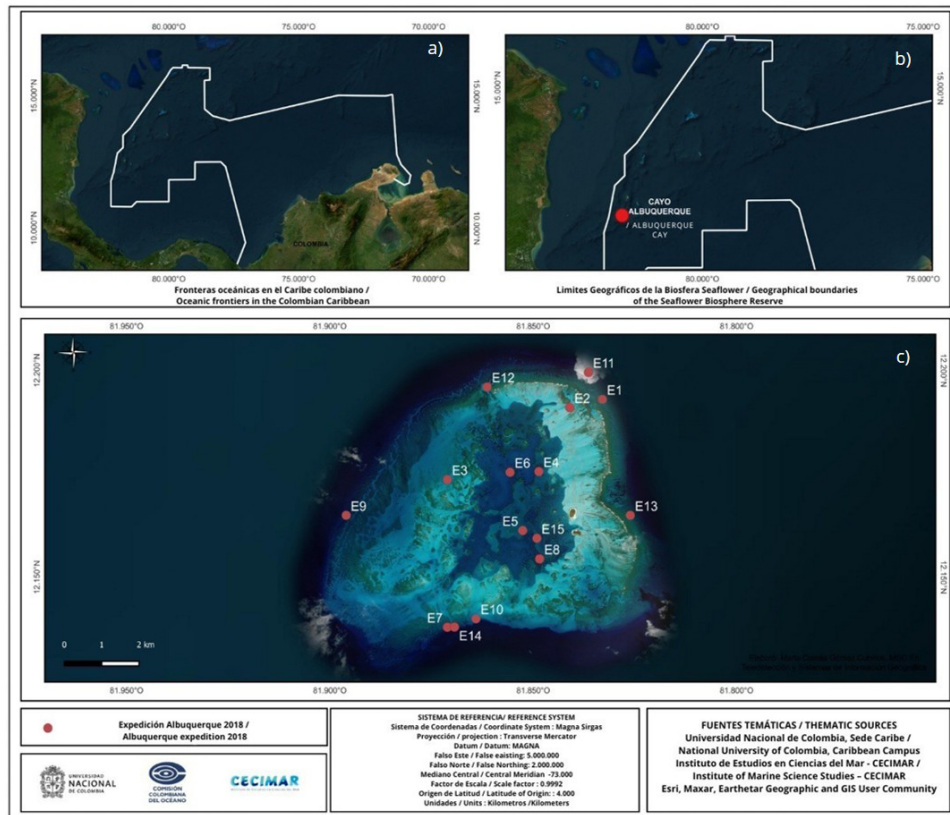


Figura 1. Ubicación de las estaciones evaluadas en la Expedición Albuquerque-2018. a) límites de la Reserva de Biósfera Seaflower, b) ubicación del atolón Albuquerque y c) estaciones de muestreo.

Figure 1. Location of the stations surveyed during the Albuquerque-2018 Expedition: a) boundaries of the Seaflower Biosphere Reserve, b) location of the Albuquerque Atoll, and c) sampling stations.

DISEÑO DE MUESTREO

Fase de campo

En la Expedición Científica Seaflower isla Cayo Albuquerque realizada en el mes de septiembre del 2018, se evaluaron 15 estaciones ubicadas en seis unidades geomorfológicas, entre los 2.5 y 19 m de profundidad. Del total de estaciones, dos estuvieron en la terraza prearrecifal o de barlovento; dos en el arrecife periférico de barlovento; una en la terraza lagunar; cinco en la laguna con parches coralinos y cinco en la terraza de sotavento (Figura 1).

Durante la Expedición, mediante equipo autónomo (SCUBA) se recolectaron 96 muestras de esqueleto coralino empleando la técnica de extracción de núcleos en bordes de interacción entre tejido vivo remanente y céspedes algales (Gómez-Cubillos *et al.*, 2023). Para ello, por estación, se ubicaron entre tres y seis colonias de corales masivos morfológicamente contrastantes según su tipo colonial: meandroides (ej. *Diploria*) con surcos y labios

SAMPLING DESIGN

Field work

In the Seaflower Cayo Albuquerque Scientific Expedition carried out in September 2018, 15 stations located in five geomorphological units, between 2.5 and 19 m deep, were evaluated. Of the total stations, five were in the lagoon basin, five in the leeward terrace, two in the fore-reef or windward terrace, one in the lagoonal terrace, and two in the windward peripheral reef (Figure 1).

During the Expedition, using autonomous equipment (SCUBA), 96 coral skeleton samples were collected using the technique of core extraction at the interaction borders between remnant live tissue and algal turfs (Gómez-Cubillos *et al.*, 2023). For this, per station, between three and six colonies of morphologically contrasting massive corals were located according to their colony type: meandroid (e.g., *Diploria*) with elevated grooves and lips formed by the continuity of the polyps, cerioid (e.g., *Siderastrea*) characterized by adjacent corallites with shared walls, giving rise

elevados formados por la continuidad de los pólipos, cerioides (ej. *Siderastrea*) caracterizado por corallitos adyacentes con paredes compartidas, dando lugar a superficies más compactas y de menor relieve y plocoides (ej. *Montastraea*), donde cada corallito está separado por coenosteum (Santodomingo *et al.*, 2010).

Cada colonia tenía interacciones activas, es decir, donde era evidente que el césped estaba ganando la competencia con el coral (cambios de coloración, pérdida de continuidad tegumentaria o recubrimiento lateral) (Gómez-Cubillos *et al.*, 2020). Sobre la interacción seleccionada, se extrajo un núcleo coralino, correspondiente a una porción del esqueleto y césped, mediante el uso de un sacabocado manual de impacto de 27 mm de diámetro (5,7 cm²), asistido con martillo. El sacabocado se posicionó en la interacción residual de tal manera que cubriera una porción de coral vivo menor a la mitad, y el resto césped algal. Cada núcleo se almacenó en etanol al 96 %, hasta su procesamiento en laboratorio (Gómez-Cubillos *et al.*, 2019; 2023).

Fase de Laboratorio

Cada núcleo se revisó en húmedo empleando estereoscopio Zeiss-Discovery V8 (1.0-4.0 X) y con escáner Epson Perfection-V850Pro se capturaron imágenes para registrar la coloración de las muestras (núcleos de coral). Luego, se determinó la estructura de los ensamblajes de céspedes en términos de la densidad aparente de céspedes (%), altura del dosel (mm) y composición algal a nivel de género (Gómez-Cubillos *et al.*, 2020).

La densidad aparente de céspedes se categorizó a partir de una descripción cualitativa de la cantidad de coral visible, en: (I) tapetes densamente agregados, con apariencia homogénea conformados por céspedes cortos (< 2 mm); (II) tapetes moderadamente tupidos, conformados por filamentos mixtos cortos y largos (~2 a 5 mm) y (III) tapetes dispersos y altos (> 5 mm) conformados por ramas erectas y/o postradas. Por muestra, se tomaron en el laboratorio 10 medidas de la altura del dosel utilizando una regla de acero inoxidable con escala milimétrica (Gómez-Cubillos *et al.*, 2020).

Se identificaron los morfotipos algales a nivel de género presentes en los céspedes de cada muestra o núcleo empleando estereoscopio, claves especializadas (Littler y Littler, 2000; Dawes y Mathieson, 2008 ; Wynne, 2017) y la consulta de expertos. Empleando kit de disección entomológico marca Biológik, se realizó la extracción manual de las algas. Con este material, se realizaron montajes en láminas portaobjeto y con microscopio óptico Zeiss-

to more compact and lower-relief surfaces, and plocoid (e.g., *Montastraea*), where each corallite is separated by coenosteum (Santodomingo *et al.*, 2010).

Each colony had active interactions, that is, where it was evident that the turf was winning the competition with the coral (color changes, loss of tegumentary continuity, or lateral overgrowth) (Gómez-Cubillos *et al.*, 2020). On the selected interaction, a coral core, corresponding to a portion of the skeleton and turf, was extracted by using a manual impact hole puncher of 27 mm in diameter (5,7 cm²), assisted with a hammer. The hole puncher was positioned in the residual interaction in such a way that it covered a portion of live coral less than half, and the rest algal turf. Each core was stored in 96% alcohol until its processing in the laboratory (Gómez-Cubillos *et al.*, 2019; 2023).

Laboratory work

Each core was reviewed while wet employing a Zeiss-Discovery V8 stereoscope (1.0-4.0 X) and with an Epson Perfection-V850Pro scanner, images were captured to record the coloration of the samples (coral cores). Then, the structure of the turf assemblages was determined in terms of the apparent turf density (%), canopy height (mm), and algal composition at the genus level (Gómez-Cubillos *et al.*, 2020).

The apparent turf density was categorized starting from a qualitative description of the amount of visible coral, into: (I) Densely aggregated mats, with a homogeneous appearance composed of short turfs (< 2 mm); (II) Moderately dense mats, composed of mixed short and long filaments (~2 to 5 mm) and, (III) Sparse and tall mats (> 5 mm) composed of erect and/or prostrate branches. Per sample, 10 measurements of the canopy height were taken in the laboratory using a stainless-steel ruler with a millimetric scale (Gómez-Cubillos *et al.*, 2020).

The algal morphotypes present in the turfs of each sample or core were identified at the genus level employing a stereoscope, specialized keys (Littler and Littler, 2000; Dawes and Mathieson, 2008; Wynne, 2017) and consultation with experts. Employing a Biológik brand entomological dissection kit, manual extraction of the algae was performed. With this material, mounts were made on slides and with a Zeiss-AX10 optical microscope with a DCM510-CMOS digital camera, photographs to scale were taken employing the ScopePhoto3.1 software. Additionally, the relative cover (%) per genus was estimated based on 30 random observation points

AX10 con cámara digital DCM510-CMOS y se tomaron fotografías a escala empleando el software ScopePhoto3.1. Adicionalmente, se estimó la cobertura relativa (%) por género a partir de 30 puntos de observación aleatorios en cada núcleo. El análisis se realizó a nivel de género debido a las dificultades de identificar estas algas a rangos taxonómicos inferiores, dadas sus reducidas dimensiones y la falta de estructuras reproductivas.

Análisis de datos

Los datos fueron procesados en Microsoft Excel 2021. Para la densidad aparente se realizó un diagrama de barras apiladas. Mediante prueba del test exacto de Fisher (Sokal y Rohlf, 1981) se determinaron asociaciones entre la unidad geomorfológica y el tipo colonial con la densidad aparente de céspedes (variable categórica) expresadas en porcentaje.

Para los valores de altura del dosel (mm), se calculó el promedio y se generó un gráfico de violín con la totalidad de las mediciones para su representación visual (Wickham, 2017). Posteriormente, se probaron los supuestos de normalidad (Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianzas (Levene) (Underwood, 1997). Por no cumplir estos supuestos, las diferencias en la altura del dosel entre factores (tipo colonial y unidad geomorfológica) se evaluaron con la prueba Kruskal-Wallis, (Agresti, 2002). Todos los análisis se realizaron utilizando el programa R versión 4.4.2 (R Development Core Team, 2017).

Con el fin de observar cambios en la estructura de la comunidad y la distribución de las abundancias relativas, se construyeron curvas de rango abundancia. Estas curvas permiten observar las diferencias en las distribuciones de las abundancias entre las especies dominantes, raras y la uniformidad de la comunidad. Finalmente, se determinaron diferencias en la composición de los ensamblajes de céspedes (a nivel de género) entre las unidades geomorfológicas y tipo colonial a partir de los datos de cobertura (%) previamente procesados con la transformación angular ($\arcsen\sqrt{(x/100)}$) (Johnson y Wichern, 2002), aplicando un PERMANOVA al 95 % de confianza en el programa R versión 4.4.2 (R Development Core Team, 2017).

in each core. The analysis was performed at the genus level due to the difficulties in identifying these algae at inferior taxonomic ranks, given their reduced dimensions and the lack of reproductive structures.

Data Analyses

The data were processed in Microsoft Excel 2021. For the apparent density, a stacked bar chart was constructed. Through Fisher's exact test (Sokal and Rohlf, 1981), associations were determined between the geomorphological unit and the colony type with the apparent turf density (categorical variable) expressed in percentage.

For the canopy height values (mm), the average was calculated and a violin plot was generated with all the measurements for visual representation (Wickham, 2017). Subsequently, the assumptions of normality (Shapiro-Wilk) and homogeneity of variances (Levene) were tested (Underwood, 1997). Since these assumptions were not met, the differences in canopy height between factors (colony type and geomorphological unit) were evaluated with the Kruskal-Wallis test (Agresti, 2002). All analyses were performed using the R program version 4.4.2 (R Development Core Team, 2017).

In order to observe changes in the community structure and the distribution of relative abundances, rank-abundance curves were constructed. These curves allow observing the differences in the distributions of abundances among dominant and rare species and the community's uniformity. Finally, differences in the composition of turf assemblages (at the genus level) between the geomorphological units and colony type were determined from the cover data (%) previously processed with the angular transformation ($\arcsen\sqrt{(x/100)}$) (Johnson and Wichern, 2002), applying a PERMANOVA at 95 % confidence in the R program version 4.4.2 (R Development Core Team, 2017).

RESULTADOS

Tomando como referencia los criterios propuestos por [Zea \(2001\)](#) and [Garzón-Ferreira et al. \(2002\)](#), del total de estaciones evaluadas, el 46.6 % eran arrecifes con profundidad media (entre 7 y 12 m), el 40 % eran arrecifes profundos (entre 12 y 19 m) y 13.3 % someros (entre 2 y 7 m). De las 15 estaciones, 10 eran ambientes con nula o escasa exposición al oleaje predominante (excluyendo tormentas) ([Tabla 1](#)).

Tabla 1. Ubicación y características generales de las estaciones evaluadas en Albuquerque-2018¹

Estación / Station	Coordenadas / Coordinates		Nivel de Profundidad / Depth level (m)	Nivel de Exposición / Exposure level	Unidad Geomorfológica / Geomorphological unit
	Latitud / Latitude (N)	Longitud / Longitude (W)			
E1	12.93000	-81.83300	Medio / Medium	3	TP
E2	12.191000	-81.84100	Somero / Shallow	2	TL
E3	12.173608	-81.87111	Medio / Medium	1	TS
E4	12.175550	-81.84861	Medio / Medium	0	Lg
E5	12.161299	-81.85259	Medio / Medium	0	Lg
E6	12.175377	-81.85570	Profundo / Deep	0	Lg
E7	12.137910	-81.87111	Profundo / Deep	2	TS
E8	12.154440	-81.84844	Medio / Medium	0	Lg
E9	12.164968	-81.89600	Profundo / Deep	1	TS
E10	12.139963	-81.86407	Profundo / Deep	0	TS
E11	12.199530	-81.83643	Profundo / Deep	3	TP
E12	12.196010	-81.86132	Medio / Medium	3	B
E13	12.164968	-81.82613	Medio / Medium	3	B
E14	12.137949	-81.86936	Profundo / Deep	1	TS
E15	12.15941	81.84909	Somero / Shallow	3	Lg

¹ nivel de profundidad: Somero > 7 m; Medio entre 7 y 12 m; Profundo > 12 ([Garzón-Ferreira et al., 2002](#)). Nivel de exposición: 0 (nulo); 1 (escaso); 3 (fuerte) respecto al oleaje y la profundidad en la columna de agua. Unidad geomorfológica: TP: Terraza prearrecifal o de barlovento; B: Arrecife periférico de barlovento; TL: Terraza lagunar; Lg: Laguna con parches coralinos y TS: Terraza de sotavento ([Díaz et al., 1996](#)).

RESULTS

Taking as a reference the criteria proposed by [Zea \(2001\)](#) and [Garzón-Ferreira et al. \(2002\)](#), out of the total evaluated stations, 46.6 % were medium-depth reefs (between 7 and 12 m), 40 % were deep reefs (between 12 and 19 m), and 13.3 % were shallow reefs (between 2 and 7 m). Of the 15 stations, 10 were environments with null or scarce exposure to the predominant swell (excluding storms) ([Table 1](#)).

Table 1. Location and general characteristics of the evaluated stations in Albuquerque-2018¹

Depth level: Shallow > 7 m; Intermediate between 7 and 12 m; Deep > 12 m ([Garzón-Ferreira et al., 2002](#)). Exposure level: 0 (none); 1 (low); 3 (high), in relation to wave action and position within the water column. Geomorphological unit: TP: Fore-reef or windward terrace; B: Windward fringing reef; TL: Lagoonal terrace; Lg: Lagoon with coral patches; and TS: Leeward terrace ([Díaz et al., 1996](#)).

Densidad aparente de los céspedes

En Albuquerque, los bordes de interacción coral-céspedes algales en todas las unidades geomorfológicas y tipos coloniales, estuvieron dominados por tapetes moderadamente tupidos con céspedes cortos y largos (II) (59.5 %), seguidos por los tapetes cortos densamente agregados (I) (28.1 %) y los tapetes dispersos (III) (12.3 %). En los arrecifes más expuestos al oleaje, como la barrera de barlovento y la terraza prearrecifal, los bordes de interacción estuvieron dominados por ensamblajes de tapetes de céspedes dispersos (III) (>30%). Por el contrario, en ambientes menos expuestos, como la laguna con parcheas coralinas los tapetes densamente agregados (II) tuvieron la mayor densidad (42%) (Figura 2a). Sin embargo, estadísticamente no se encontró dependencia de la densidad con las unidades geomorfológicas (Fisher-Test; dos colas; $p = 0,058$).

Según el tipo colonial, los céspedes moderadamente tupidos (II) fueron dominantes (meandroide: 68,6 %; plocoid: 60,9 %; cerioide: 52,8 %). Es importante destacar que las colonias plocoides no presentaron tapetes dispersos (III) (Figura 2b). Estadísticamente no se encontró dependencia de la densidad aparente con el tipo colonial (Fisher-Test; dos colas; $p = 0,24$).

Apparent Turf Density

In Albuquerque, the coral-algal turf interaction edges across all geomorphological units and colony types were dominated by moderately dense mats with short and long turfs (II) (59.5 %), followed by short, densely aggregated mats (I) (28.1 %), and sparse mats (III) (12.3 %). In reefs more exposed to wave action, such as the windward barrier and the fore-reef terrace, the interaction edges were dominated by assemblages of sparse turf mats (III) (>30 %). Conversely, in less exposed environments, such as the lagoon with coral patches, the densely aggregated mats (II) had the highest density (42 %) (Figure 2a). However, statistically, no dependence of density on the geomorphological units was found (Fisher-Test; two-tailed; $p = 0.058$).

According to the colony type, moderately dense turfs (II) were dominant (meandroid: 68.6 %; plocoid: 60.9 %; cerioid: 52.8 %). It is important to highlight that plocoid colonies did not present sparse mats (III) (Figure 2b). Statistically, no dependence of the apparent density on the colony type was found (Fisher-Test; two-tailed; $p = 0.24$).

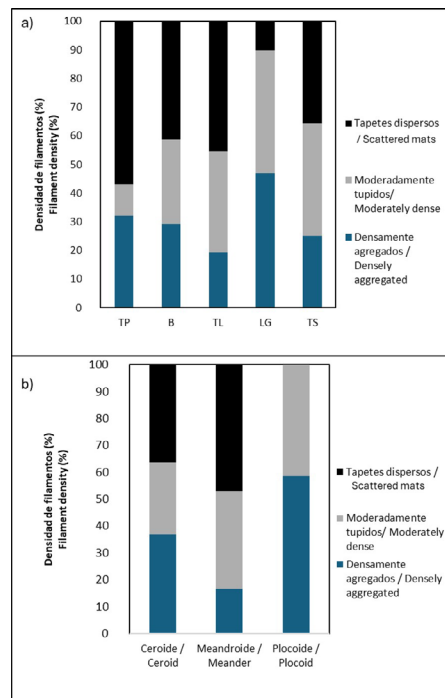


Figura 2. Densidad aparente de los céspedes (%) de céspedes algales en bordes de interacción coral-césped en arrecifes de Albuquerque entre: a) unidades geomorfológicas y b) tipo colonial [Abreviatura: TP: Terraza prearrecifal o de barlovento; B: Arrecife periférico de barlovento; TL: Terraza lagunar; Lg: Laguna con parches coralinos; TS: Terraza de sotavento (Díaz *et al.*, 1996)].

Figure 2. Apparent turf density (%) of algal turfs at coral-turf interaction edges on Albuquerque reefs between: a) geomorphological units and b) colony type [Abbreviation: TP: Fore-reef or windward terrace; B: Windward peripheral reef; TL: Lagoonal

Altura del dosel

En los bordes de interacción evaluados, la altura promedio del dosel del césped algal fue de $3,44 \pm 0,22$ mm ($\bar{x} \pm$ desviación estándar), siendo la altura de 2 mm la más frecuente (moda) y 1 mm la menor altura en las diferentes unidades geomorfológicas y tipos coloniales; no obstante, el rango de los datos fue amplio (entre 1 y 15 mm) (Figura 3). En la terraza prearrecifal de barlovento se registraron los ensamblajes con mayor altura (Max = 18 mm), seguido por la terraza lagunar (Max = 15 mm) y la barrera de barlovento Max = 14 mm) (Figura 3a).

El tipo colonial meandroide registró la mayor altura promedio ($3,66 \pm 0,25$ mm; Max = 15 mm), seguido del tipo cerioide (Max = 12 mm) y plocoides (Max = 11 mm) (Figura 3b). No se encontraron diferencias significativas estadísticamente en la altura del dosel entre unidades geomorfológicas (Kruskal-Wallis, Pseudo- $F_{\text{Unidad}} = 0,64$; $p = 0,76$) ni tipo de sustrato (Pseudo- $F_{\text{sustrato}} = 7,76$; $p = 0,94$).

Canopy Height

In the interaction edges evaluated, the average height of the algal turf canopy was 3.44 ± 0.22 mm ($\bar{x} \pm$ standard deviation), with a height of 2 mm being the most frequent (mode) and 1 mm the lowest height across the different geomorphological units and colony types; however, the data range was wide (between 1 and 15 mm) (Figure 3). The windward fore-reef terrace had the assemblages with the greatest height (Max = 18 mm), followed by the lagoonal terrace (Max = 15 mm) and the windward barrier (Max = 14 mm) (Figure 3a).

The meandroid colony type registered the greatest average height (3.66 ± 0.25 mm; Max = 15 mm), followed by the cerioid type (Max = 12 mm) and plocoid type (Max = 11 mm) (Figure 3b). No statistically significant differences in canopy height were found between geomorphological units (Kruskal-Wallis, Pseudo- $F_{\text{Unidad}} = 0.64$; $p = 0.76$) or substratum type (Pseudo- $F_{\text{sustrato}} = 7.76$; $p = 0.94$).

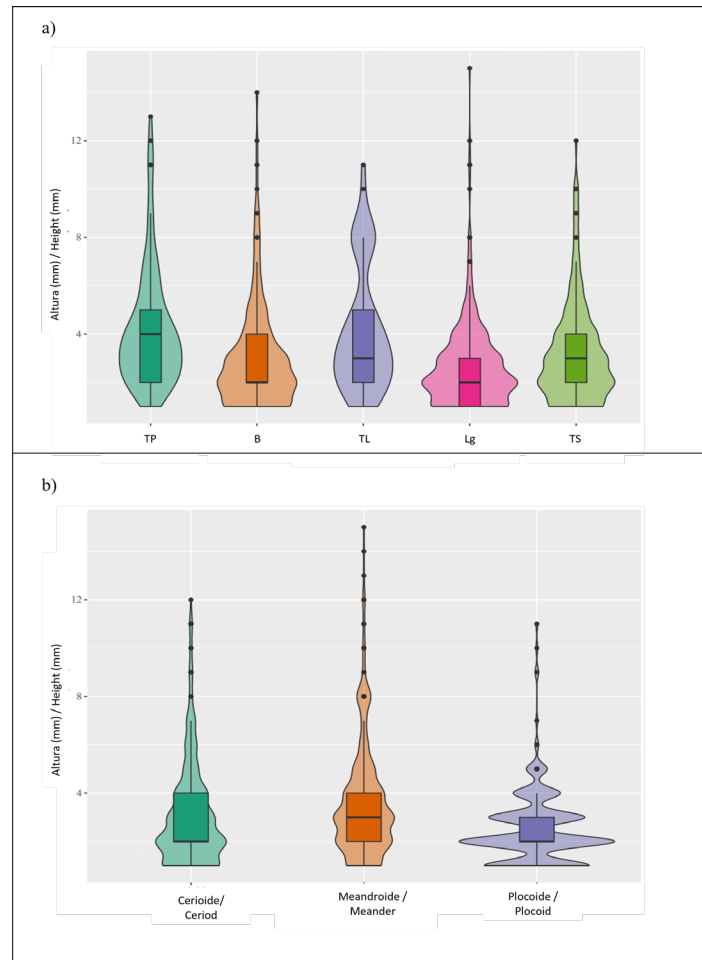


Figura 3. Gráfico de violín de la altura del dosel (mm) de los céspedes que crecen sobre esqueleto coralino comparando entre a) unidades geomorfológicas y b) tipo colonial. [TP: Terraza prearrecifal o de barlovento; B: Arrecife periférico de barlovento; TL: Terraza lagunar; Lg: Laguna con parches coralinos y TS: Terraza de sotavento] (Díaz et al., 1996).

Figure 3. Violin plot of the canopy height (mm) of turfs growing on coral skeleton comparing between a) geomorphological units and b) colony type. [TP: Fore-reef or windward terrace; B: Windward peripheral reef; TL: Lagoonal terrace; Lg: Lagoon with coral patches and TS: Leeward terrace] (Díaz et al., 1996).

El gráfico de violín permite interpretar la distribución de la altura del dosel (mm). El ancho del violín indica la densidad de datos en cada valor: zonas más anchas representan alturas más frecuentes. La línea central marca la mediana y los extremos de la figura muestran el rango de valores observados (Wickham y Grolemond, 2017).

Composición de los céspedes algales

En el atolón de Albuquerque se identificaron 48 morfotipos de algas cespitosas, pertenecientes a 12 órdenes, 22 familias y 30 géneros. Las algas Rhodophyta fueron el filo más diverso (16 géneros), seguido por los Heterokontophyta de la clase Ochrophyta (8), las Chlorophyta (6) y las cianobacterias (3). Entre unidades geomorfológicas, la mayor riqueza de géneros se registró en la terraza de sotavento (25), seguida por la laguna con parches coralinos (23), la terraza prearrecifal de barlovento (22), la terraza lagunar (21) y los arrecifes periféricos de barlovento (17). Los géneros *Hypnea* e *Hydroclathrus* fueron exclusivos de la barrera arrecifal; mientras que *Anadyomene* y *Ulva* (Figura 4c; 4i) se registraron sólo en la terraza prearrecifal de sotavento y la terraza lagunar, respectivamente (Anexo A). Según el tipo colonial coralino, los esqueletos de colonias plocoides y cerioides favorecen el desarrollo de una mayor riqueza de géneros algales (30 y 29, respectivamente) respecto a los meandroides (27). Además, se encontró que *Ulva* sólo se desarrolla sobre el esqueleto de colonias de tipo meandroide.

Los géneros más recurrentes (presencia y cobertura relativa %) tanto en unidades geomorfológicas como en tipos coloniales fueron la cianofita *Lyngbia*, y las algas rojas *Polysiphonia*, *Herposiphonia* y *Chondria* (Figura 5a, 5b). No se presentaron diferencias significativas en la composición y cobertura de géneros de algas entre las unidades geomorfológicas (PERMANOVA, Pseudo-F_{Unidad} = 1,38; p = 0,06) ni entre los tipos coloniales (PERMANOVA, Pseudo-F_{Sustrato} = 1,79; p = 0,77). Asimismo, la interacción entre unidad geomorfológica y tipo colonial no resultó significativa (PERMANOVA, Pseudo-F = 1,01; p = 0,48).

The violin plot allows for the interpretation of the distribution of the canopy height (mm). The width of the violin indicates the density of data at each value: wider areas represent more frequent heights. The central line marks the median, and the extremes of the figure show the range of observed values (Wickham y Grolemond, 2017).

Algal Turf Composition

In the Albuquerque Atoll, 48 morphotypes of turf algae were identified, belonging to 12 orders, 22 families, and 30 genera. Rhodophyta algae were the most diverse phylum (16 genera), followed by Heterokontophyta from the class Ochrophyta (8), Chlorophyta (6), and cyanobacteria (3). Among geomorphological units, the highest generic richness was recorded in the leeward terrace (25), followed by the lagoon with coral patches (23), the windward fore-reef terrace (22), the lagoonal terrace (21), and windward peripheral reefs (17). The genera *Hypnea* and *Hydroclathrus* were exclusive to the peripheral reef; while *Anadyomene* and *Ulva* (Figure 4c; 4i) were recorded only on the leeward terrace and the lagoonal terrace, respectively (Appendix A). According to the coral colony type, the skeletons of plocoid and cerioid colonies favored the development of a higher generic richness of algae (30 and 29, respectively) compared to meandroid colonies (27). Additionally, the genus *Ulva* (sin. *Enteromorpha*) was found to develop only on the skeleton of meandroid-type colonies.

The most recurrent genera (presence and relative % cover) in both geomorphological units and colony types were the cyanobacteria *Lyngbia*, and the red algae *Polysiphonia*, *Herposiphonia*, and *Chondria* (Figure 5a, 5b). No statistically significant differences were found in the composition and cover of algal genera between the geomorphological units (PERMANOVA, Pseudo-F_{Unit} = 1.38; p = 0.06) nor between the colony types (PERMANOVA, Pseudo-F_{Substratum} = 1.79; p = 0.77). Likewise, the interaction between geomorphological unit and colony type was not significant (PERMANOVA, Pseudo-F = 1.01; p = 0.48).

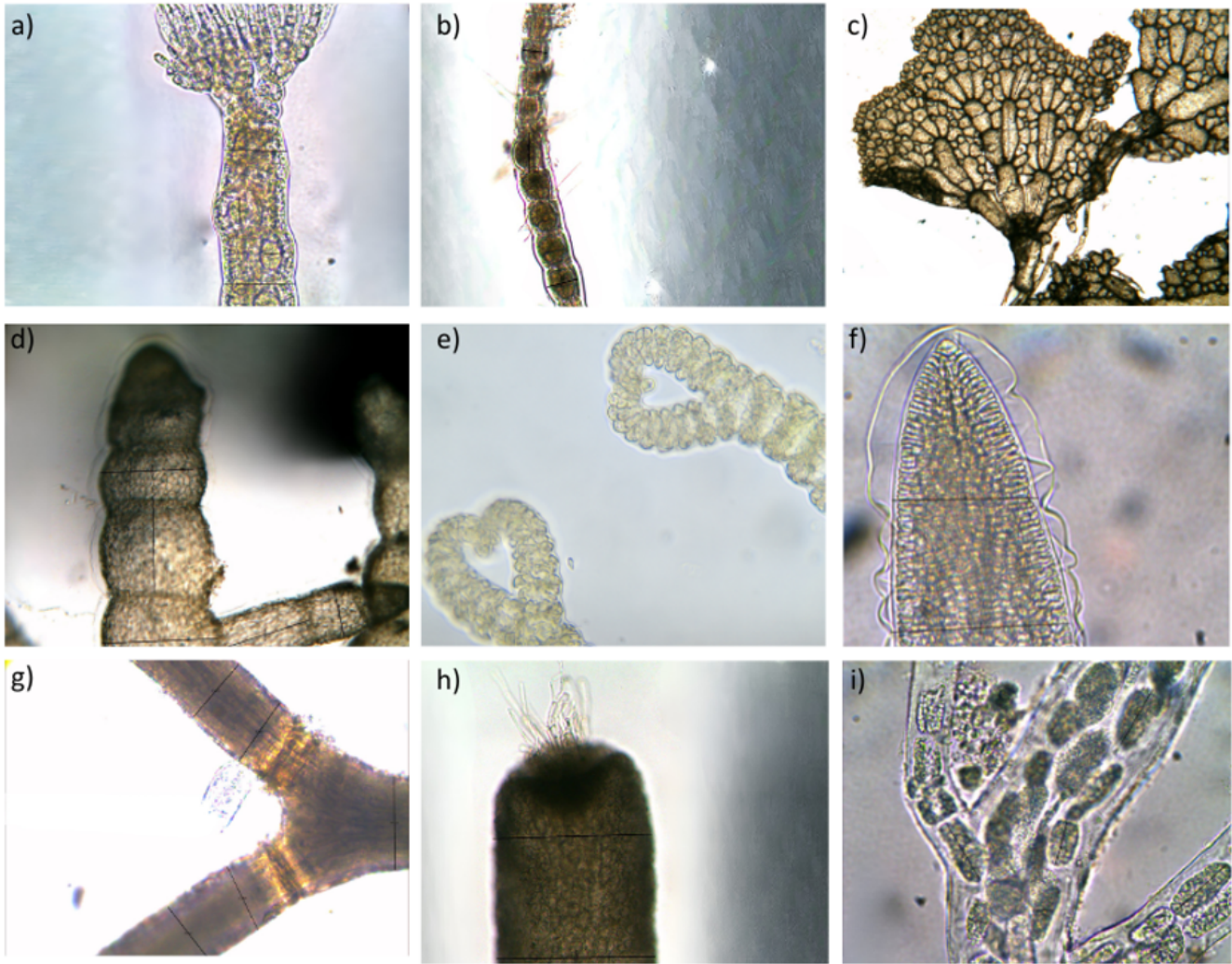


Figura 4. a) Ápice de *Polysiphonia* cf. *atlanticus*, b) Cistocarpos en el talo de *P.* cf. *atlanticus*, c) Fronda de *Anadyomene*, d) Estructura del talo de *Champia*, e) Ápice de *Ceramium*, f) Ápice de *Gelidiella*, g) Genícula de *Amphiroa*, h) Ápice de *Champia*, i) Cloroplastos observados en *Ulva* (sin. *Enteromorpha*).

Figure 4. a) Apex of *Polysiphonia* cf. *atlanticus*, b) Cystocarps on the thallus of *P.* cf. *atlanticus*, c) Frond of *Anadyomene*, d) Thallus structure of *Champia*, e) Apex of *Ceramium*, f) Apex of *Gelidiella*, g) Geniculum of *Amphiroa*, h) Apex of *Champia*, i) Chloroplasts observed in *Ulva* (syn. *Enteromorpha*).

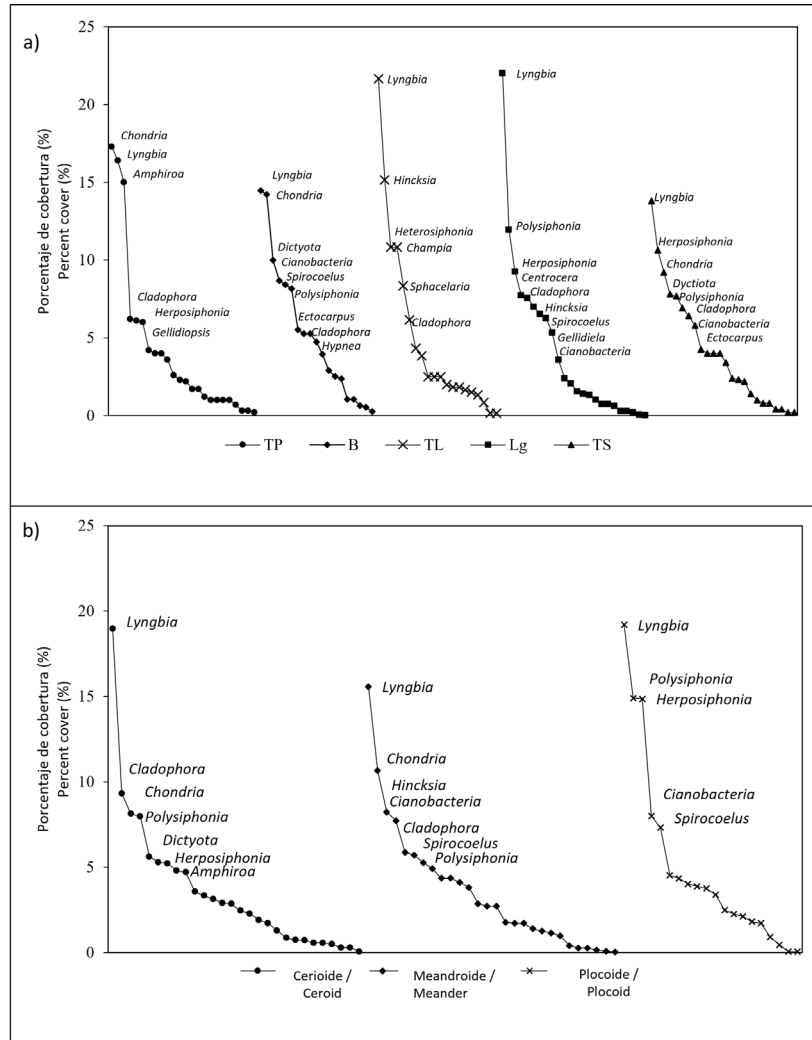


Figura 5. Curvas de rango de abundancia construidas con datos de cobertura (%) por a) unidad geomorfológica y b) tipo colonial coralino de géneros de céspedes algales que crecen en bordes de interacción con tejido coralino en las diferentes unidades geomorfológicas en el arrecife de Albuquerque – RB Seaflower.

Figure 5. Rank-abundance curves constructed with cover data (%) by a) geomorphological unit and b) coral colony type, of algal turf genera growing at interaction edges with coral tissue in the different geomorphological units in the Albuquerque atoll – Seaflower BR. See previous figures for geomorphological unit codes.

DISCUSIÓN

Este es el primer trabajo que describe la composición a nivel de género y la estructura comunitaria de céspedes algales en bordes de interacción con corales masivos en arrecifes oceánicos del Caribe colombiano. Aunque las pruebas estadísticas no revelaron diferencias significativas entre los factores considerados (unidad geomorfológica, tipo colonial coralino), es importante señalar que los datos presentaron un comportamiento altamente disperso. Esta variabilidad puede deberse a la compleja dinámica espacial de los céspedes algales. No obstante, el análisis de los datos mostró tendencias consistentes: variaciones en la composición y abundancia por género algal, así como en la densidad de los

DISCUSSION

This is the first work that describes the composition at the genus level and the community structure of algal turfs at interaction edges with massive corals in oceanic reefs of the Colombian Caribbean. Although the statistical tests did not reveal significant differences between the factors considered (geomorphological unit, coral colony type), it is important to point out that the data presented a highly dispersed behavior. This variability may be due to the complex spatial dynamics of the algal turfs. Nevertheless, the analysis of the data showed consistent trends: variations in the composition and abundance by algal genus, as well as in the turf density and canopy height, were more marked between

céspedes y la altura del dosel, resultaron más marcadas entre unidades geomorfológicas que entre tipos coloniales de coral.

Aunque no se evidenciaron diferencias significativas entre unidades geomorfológicas y tipos coloniales respecto a la densidad aparente de los céspedes, se destaca que los céspedes que colonizan los esqueletos de corales masivos por lo general forman tapetes moderadamente tupidos de filamentos cortos y postrados, que usualmente están, a su vez, recubiertos parcialmente por consorcios de cianobacterias, especialmente del género *Lyngbia*. Estas asociaciones entre algas y cianobacterias son frecuentes sobre esqueletos coralinos (McCook, 1996) y, bajo condiciones ambientales específicas, pueden aflorar reemplazando temporalmente a las algas eucarióticas en las comunidades de céspedes (Díaz-Pulido y McCook, 2002; Inagaki, 2024). La proliferación de parches dominados por cianobacterias fue evidente en Albuquerque. Aunque estas representaron únicamente el 1,9% dentro del 43.5% de cobertura de tapetes algales (Gómez-Cubillos *et al.*, 2024), se encontraron entremezcladas y actuando como epífitas sobre los talos de algas cespitosas. Según Fricke *et al.*, (2011), el predominio de las cianobacterias en estos ensamblajes puede estar asociado con su alto contenido de metabolitos secundarios nitrogenados, los cuales disuaden a los herbívoros y actúan como defensa química contra depredadores potenciales (Nagle y Paul 1998; Roach *et al.*, 2020). En Albuquerque, la altura del dosel varió entre 1 a 15 mm, intervalo que coincide con los reportes de Whorff *et al.* (1995) y Harris *et al.* (2015). A pesar de que en el presente estudio no se demostraron diferencias estadísticamente significativas entre unidades geomorfológicas, las alturas en las terrazas lagunar y de sotavento fueron mayores respecto a las otras unidades geomorfológicas. Es plausible considerar que estas diferencias pueden estar moduladas por la herbivoría (Foo y Asner, 2021). Al respecto, Bellwood y Fulton (2008), asocian una menor tasa de pastoreo con una disminución en el valor nutricional de los céspedes que se desarrollan en ambientes dominados por planos sedimentarios, debido a que la acumulación de sedimentos en las frondas de los céspedes reduce su palatabilidad. Estos hallazgos confirman que diferencias de tan sólo unos pocos milímetros en la altura del dosel es un factor clave en la ecología de los ensamblajes de césped en arrecifes coralinos (Airoldi y Virgilio, 1998; Gowan *et al.*, 2014; Foo y Asner, 2021). De igual manera, los céspedes con mayores alturas en Albuquerque se encontraron sobre sustratos meandroides, resultado que respalda la hipótesis de que en bordes de interacción

geomorphological units than between coral colony types.

Although no significant differences were evidenced between geomorphological units and colony types regarding the apparent density of the turfs, it is highlighted that the turfs that colonize the skeletons of massive corals generally form moderately dense mats of short and prostrate filaments, which are usually, in turn, partially covered by cyanobacteria consortia, especially of the genus *Lyngbia*. These associations between algae and cyanobacteria are frequent on coral skeletons (McCook, 1996) and, under specific environmental conditions, can bloom, temporarily replacing eukaryotic algae in turf communities (Díaz-Pulido and McCook, 2002; Inagaki, 2024). The proliferation of patches dominated by cyanobacteria was evident in Albuquerque. Although these represented only 1.9 % within the 43.5 % turf cover (Gómez-Cubillos *et al.*, 2024), they were found intermixed and acting as epiphytes on the thalli of turf algae.

According to Fricke *et al.* (2011), the predominance of cyanobacteria in these assemblages may be associated with their high content of nitrogenous secondary metabolites, which dissuade herbivores and act as a chemical defense against potential predators (Nagle and Paul 1998; Roach *et al.*, 2020). In Albuquerque, the canopy height varied between 1 to 15 mm, an interval that coincides with the reports of Whorff *et al.* (1995) and Harris *et al.* (2015). Despite the fact that no statistically significant differences were demonstrated between geomorphological units in the present study, the heights on the lagoon and leeward terraces were greater compared to the other geomorphological units. It is plausible to consider that these differences can be modulated by herbivory (Foo and Asner, 2021). In this regard, Bellwood and Fulton (2008) associate a lower grazing rate with a decrease in the nutritional value of the turfs that develop in environments dominated by sedimentary plains, due to the accumulation of sediments on the turf fronds reducing their palatability. These findings confirm that differences of just a few millimeters in canopy height are a key factor in the ecology of turf assemblages on coral reefs (Airoldi and Virgilio, 1998; Gowan *et al.*, 2014; Foo and Asner, 2021). Similarly, the turfs with the greatest heights in Albuquerque were found on meandroid substrata, a result that supports the hypothesis that at coral-turf interaction edges, the growth in height of the coral tissue (a few mm) is a strategy that allows it to escape the opponent (Gómez-Cubillos *et al.*, 2020) and, in turn, this neutralization in competition favors the growth (height) of the algal filaments.

coral-césped, el crecimiento en altura del tejido coralino (unos pocos mm) es una estrategia que le permite escapar del oponente (Gómez-Cubillos *et al.*, 2020) y, a su vez esta neutralización en la competencia favorece el crecimiento (altura) de los filamentos algales.

A escala regional (km y cientos de km) la configuración y los esquemas de zonación entre y al interior de los complejos arrecifales de la RB Seaflower, son modulados por variables ambientales como la profundidad, la exposición al oleaje y la intensidad lumínica (Díaz *et al.* 1996; Díaz, 2005). En tal sentido, aunque en Albuquerque no se encontraron diferencias estadísticamente significativas para las métricas evaluadas, es importante resaltar que entre unidades geomorfológicas, la presencia de géneros exclusivos en la terraza prearrecifal (*Anadyomene*) (Figura 5), la barrera (*Hypnea* e *Hydroclathrus*) y la terraza lagunar (*Ulva*), zonas con diferente grado de exposición al viento y el oleaje (Díaz *et al.*, 1996), sugieren un potencial efecto de estas variables ambientales a escala de borde de interacción (mm) (Harris, 2015). No obstante, los patrones encontrados también pueden reflejar escenarios con diferentes etapas de colonización del césped (O'Brien y Scheibling, 2018; Fricke *et al.*, 2014).

En arrecifes del Caribe se ha relacionado que las formas menos complejas —como los filamentos oportunistas de rápido crecimiento y las cianobacterias— tienden a establecerse primero en los sustratos recién disponibles (Fricke *et al.*, 2014). Estos morfotipos tempranos forman el tapiz basal sobre el cual, con el paso del tiempo y bajo la influencia de factores como herbivoría, disponibilidad de nutrientes y sedimentación (Mcclanahan *et al.*, 2007), desarrollan formas más complejas y competitivas (macroalgas carnosas, algas calcáreas o algas rojas estructuralmente elaboradas) (Hughes *et al.*, 2007; Birrell *et al.*, 2005). De este modo, las formas simples, como *Ulva*, proliferan en ambientes con una alta herbivoría o eventos recientes de mortalidad (Underwood, 1980; Martins *et al.*, 2010). En contraste, los géneros más complejos de lento crecimiento como *Amphiroa* o *Peyssonnelia* suelen indicar bordes de interacción más antiguos con una presión de pastoreo reducida.

Adicionalmente, Fricke *et al.* (2014), sugieren que a medida que la luz disminuye al aumentar la profundidad en la columna de agua, los céspedes tienden a ser más altos y densos. En los arrecifes de Albuquerque, los céspedes con mayor altura de dosel se registraron en la terraza de sotavento (6.4 a 18.8 m) y en la laguna

On a regional scale (km and hundreds of km), the configuration and zonation patterns between and within the reef complexes of the Seaflower BR are modulated by environmental variables such as depth, exposure to swell, and light intensity (Díaz *et al.* 1996; Díaz, 2005). In this sense, although no statistically significant differences were found for the metrics evaluated in Albuquerque, it is important to highlight that among geomorphological units, the presence of exclusive genera on the fore-reef terrace (*Anadyomene*) (Figure 5), the barrier (*Hypnea* and *Hydroclathrus*), and the lagoonal terrace (*Ulva*)—zones with different degrees of exposure to wind and swell (Díaz *et al.*, 1996)—suggests a potential effect of these environmental variables at the interaction edge scale (mm) (Harris, 2015). However, the patterns found may also reflect scenarios with different stages of turf colonization (O'Brien and Scheibling, 2018; Fricke *et al.*, 2014).

In Caribbean reefs, it has been reported that the less complex forms—such as fast-growing opportunistic filaments and cyanobacteria—tend to establish first on newly available substrata (Fricke *et al.*, 2014). These early morphotypes form the basal mat upon which, over time and under the influence of factors such as herbivory, nutrient availability, and sedimentation (Mcclanahan *et al.*, 2007), more complex and competitive forms develop (fleshy macroalgae, calcareous algae, or structurally elaborate red algae) (Hughes *et al.*, 2007; Birrell *et al.*, 2005). In this way, simple forms, like *Ulva*, proliferate in environments with high herbivory or recent mortality events (Underwood, 1980; Martins *et al.*, 2010). In contrast, the more complex, slow-growing genera like *Amphiroa* or *Peyssonnelia* usually indicate older interaction edges with reduced grazing pressure.

Additionally, Fricke *et al.* (2014) suggest that as light decreases with increasing depth in the water column, turfs tend to be taller and denser. In the Albuquerque reefs, the turfs with the greatest canopy height were recorded in the leeward terrace (6.4 to 18.8 m) and the lagoon (7.5 to 13.7 m) at the deep stations, where red algae (Rhodophyta) dominated, and the highest generic richness of algae was recorded (25 and 23, respectively). This can be related to the optimization that red algae possess in light absorption by increasing the proportion of photosynthetic pigments (Falkowski and Owens, 1978; Sukenik and Shelef, 1984).

For their part, in the more exposed geomorphological units, such as the fore-reef terrace and the windward barrier reef, the development of corticated and branched filaments (*Chondria* and *Champia*) is

(7.5 a 13.7 m) en las estaciones profundas, donde dominaron las algas rojas (Rhodophyta) y, se registró la mayor riqueza de géneros algales (25 y 23, respectivamente). Esto puede relacionarse con la optimización que poseen las algas rojas en la absorción de luz mediante el aumento de la proporción de pigmentos fotosintéticos (Falkowski y Owens, 1978; Sukenik y Shelef, 1984). Por su parte, en las unidades geomorfológicas más expuestas, como la terraza prearrecifal y el arrecife de barrera en barlovento, se favorece el desarrollo de filamentos corticados y ramificados (*Chondria* y *Champia*), que están fuertemente adheridos al sustrato mediante estolones gruesos e incrustantes (López et al., 2017); mientras que en las unidades con planos sedimentarios, parcialmente vegetados por macroalgas carnosas erectas como en la terraza lagunar y la cuenca lagunar, dominan los céspedes compuestos por filamentos delgados, con o sin ramificaciones, que varían en su nivel de organización interna (ej. *Polysiphonia* y *Gelidiella*), y que forman tapetes densos con un alto potencial para retener y atrapar sedimentos (Råberg et al., 2005; López et al., 2017).

Finalmente, aunque no exhibieron diferencias significativas en la composición de géneros entre tipos coloniales, en este estudio se encontró que los esqueletos de colonias plocoides y cerioides favorecieron el desarrollo de una mayor riqueza de géneros (30 y 29, respectivamente) respecto a los meandroides (27). Estas diferencias señalan que los esqueletos de corales masivos con corallitos continuos y/o yuxtapuestos bien definidos (plocoides y cerioides), pueden ser mejores sustratos que los esqueletos con corallitos dispuestos en series múltiples (meandroides) (Reyes et al., 2010), permitiendo sugerir que la microtopografía del sustrato (esqueleto coralino), modula el anclaje de rizoides y estolones, en función del área disponible y la dureza de la matriz calcárea.

Como respaldo a esta hipótesis, se encontró que *Ulva* (género pionero) fue exclusiva de sustratos meandroides, mostrando la preferencia de esta alga por estructuras heterogéneas, y con lugares de total oscuridad entre las estrías propias del pólipo, ofreciendo un entorno adecuado para la sedimentación y germinación de esporas (Santelices, 2002). Es decir, las diferencias morfológicas entre tipos coloniales de coral pueden influir en la colonización algal (Cetz-Navarro et al., 2015), mientras los plocoides y cerioides parecen promover comunidades más diversas, los meandroides ofrecen condiciones favorables para colonizadores tempranos.

favorecidos, que están fuertemente adheridos al sustrato por espesores y estolones incrustantes (López et al., 2017); mientras que en las unidades con planos sedimentarios, parcialmente vegetados por macroalgas carnosas erectas como en la terraza lagunar y la cuenca lagunar, dominan los céspedes compuestos por filamentos delgados, con o sin ramificaciones, que varían en su nivel de organización interna (e.g., *Polysiphonia* y *Gelidiella*), y que forman tapetes densos con un alto potencial para retener y atrapar sedimentos (Råberg et al., 2005; López et al., 2017) dominan.

Finalmente, aunque no exhibieron diferencias significativas en la composición de géneros entre tipos coloniales, en este estudio se encontró que los esqueletos de colonias plocoides y cerioides favorecieron el desarrollo de una mayor riqueza de géneros (30 y 29, respectivamente) respecto a los meandroides (27). Estas diferencias señalan que los esqueletos de corales masivos con corallitos continuos y/o yuxtapuestos bien definidos (plocoides y cerioides), pueden ser mejores sustratos que los esqueletos con corallitos dispuestos en series múltiples (meandroides) (Reyes et al., 2010), permitiendo sugerir que la microtopografía del sustrato (esqueleto coralino), modula el anclaje de rizoides y estolones, en función del área disponible y la dureza de la matriz calcárea.

Como respaldo a esta hipótesis, se encontró que *Ulva* (género pionero) fue exclusiva de sustratos meandroides, mostrando la preferencia de esta alga por estructuras heterogéneas, y con lugares de total oscuridad entre las estrías propias del pólipo, ofreciendo un entorno adecuado para la sedimentación y germinación de esporas (Santelices, 2002). Es decir, las diferencias morfológicas entre tipos coloniales de coral pueden influir en la colonización algal (Cetz-Navarro et al., 2015), mientras los plocoides y cerioides parecen promover comunidades más diversas, los meandroides ofrecen condiciones favorables para colonizadores tempranos.

CONCLUSIONES

En arrecifes oceánicos, las variaciones estructurales de los ensamblajes de céspedes algales que interactúan con tejido coralino vivo remanente están influenciadas por las condiciones ambientales predominantes como el grado de exposición al oleaje, la profundidad de la columna de agua y en menor proporción con el tipo colonial. No obstante, las características de estos sustratos (esqueleto coralino), al parecer, condicionan la presencia de ciertos géneros algales.

AGRADECIMIENTOS

Se expresa el más sincero agradecimiento a la docente de la Universidad Nacional de Colombia Brigitte Gavio por su colaboración identificando y confirmando las especies de algas. De igual manera, a la Comisión Colombiana del Océano (CCO) y a la Armada de Colombia (ARC), por su invaluable labor en la organización de la Expedición Seaflower de Albuquerque. Se agradece profundamente su compromiso con la ciencia y la protección del mar, así como la gestión de los permisos de recolección y demás autorizaciones que hicieron posible esta investigación. A la Universidad Nacional de Colombia, por hacer posible la participación en la expedición a través del proyecto: "Interacción coral-céspedes algales y su efecto sobre la comunidad arrecifal de Isla Cayos de Albuquerque, Reserva de la Biósfera SeaFlower" (Hermes 50901). Al laboratorio de docencia del Instituto de Estudios en Ciencias Marinas (Cecimar) por brindar el espacio para la realización de los análisis. Contribución 587 del Cecimar

CONCLUSIONS

In oceanic reefs, the structural variations of algal turf assemblages interacting with remnant live coral tissue are influenced by the predominant environmental conditions such as the degree of exposure to swell, the depth of the water column, and to a lesser extent, the colony type. Nonetheless, the characteristics of these substrata (coral skeleton) condition the presence of certain algal genera.

ACKNOWLEDGEMENTS

We express our sincerest thanks to the National University of Colombia professor Brigitte Gavio for her collaboration in identifying and confirming the algal species. Likewise, to the Colombian Ocean Commission (CCO) and the Colombian Navy (ARC), for their invaluable work in organizing the Seaflower Expedition to Albuquerque. We deeply appreciate their commitment to science and the protection of the sea, as well as the management of the collection permits and other authorizations that made this research possible. To the National University of Colombia, for making our participation in the expedition possible through the project: "Coral-algal turf interaction and its effect on the reef community of Albuquerque Cays Island, SeaFlower Biosphere Reserve" (Hermes 50901). To the teaching laboratory of the Institute of Marine Science Studies (CECIMAR) for providing the space for carrying out the analyses. CECIMAR Contribution 587.

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Agresti, A. (2002) *Categorical data analysis*. John Wiley & Sons, Inc., New Jersey, p. 721.
- Airoidi, L. and Virgilio, M. (1998) Responses of turf-forming algae to spatial variations in the deposition of sediments, *Marine Ecology Progress Series*, 165, pp. 271–282. doi: <https://doi.org/10.3354/meps165271>.
- Arnold, S.M., Steneck, R.S. and Mumby, P.J. (2014) Running the gauntlet: Inhibitory effects of algal turfs on the process of coral recruitment, *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 41, pp. 161–236. doi: <https://doi.org/10.3354/meps08724>.
- Birrell, C.L., McCook, L.J. and Willis, B.L. (2005) Effects of algal turfs and sediment on coral settlement, *Marine Pollution Bulletin*, 51, pp. 408–414. doi: <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.10.022>.
- Barott, K.L., Williams, G.J., Vermeij, M.J., Harris, J., Smith, J.E., Rohwer, F.L. and Sandin, S.A. (2012) Natural history of coral-algae competition across a gradient of human activity in the Line Islands, *Marine Ecology Progress Series*, 460, pp. 1–12. doi: <https://doi.org/10.3354/meps09874>.
- Bellwood, D.R., Hughes, T.P., Folke, C. and Nystrom, M. (2004) Confronting the coral reef crisis, *Nature*, 429, pp. 827–833. doi: <https://doi.org/10.1038/nature02691>.

- Bellwood, D.R. and Fulton, C.J. (2008) Sediment-mediated suppression of herbivory on coral reefs: Decreasing resilience to rising sea-levels and climate change?, *Limnology and Oceanography*, 53, pp. 2695–2701. doi: <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.6.2695>.
- Chadwick, H. (1990) Studien zum Romanushymnus des Prudentius, *Journal of Ecclesiastical History*, 41, pp. 506–516.
- Cetz-Navarro, N.P., Quan-Young, L.I. and Espinoza-Avalos, J. (2015) Morphological and community changes of turf algae in competition with corals, *Scientific Reports*, 5, 12814. doi: <https://doi.org/10.1038/srep12814>.
- Connell, S.D., Foster, M.S. and Airoldi, L. (2014) What are algal turfs? Towards a better description of turfs, *Marine Ecology Progress Series*, 495, pp. 299–307. doi: <https://doi.org/10.3354/meps10513>.
- Dawes, C.J. and Mathieson, A.C. (2008) *The Seaweeds of Florida*. University Press of Florida, Gainesville, EE. UU., p. 591.
- Díaz, J.M., Sánchez, J.A., Zea, S. and Garzón, J. (1996) Morphology and marine habitats of two southwestern Caribbean atolls: Albuquerque and Courtown, *Atoll Research Bulletin*, 61, pp. 435–46.
- Díaz-Pulido, G. and McCook, L.J. (2002) The fate of bleached corals: patterns and dynamics of algal recruitment, *Marine Ecology Progress Series*, 232, pp. 115–128. doi: <https://doi.org/10.3354/meps232115>.
- Díaz-Pulido, G., Sánchez, J., Sven, Z., Díaz, J.M. and 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*, 28, 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, J.M. (2005) Esquemas espaciales de zonación ecológica y morfología de las lagunas de los atolones y complejos arrecifales de un archipiélago oceánico del Caribe: San Andrés y Providencia (Colombia), *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 112, pp. 357–369.
- Duran, A., Speare, K., Fuchs, C., Adam, T.C., Palma, L., Miller, M.W., Collado-Vides, L., Harborne, A. and Burkepile, D.E. (2024) Long sediment-laden algal turf likely impairs coral recovery on Florida's coral reefs, *Coral Reefs*, 43, pp. 1109–1120. doi: <https://doi.org/10.1007/s00338-024-02532-6>.
- Falkowski, P.G. and Owens, T.G. (1978) Effects of light intensity on photosynthesis and dark respiration in six species of marine phytoplankton, *Marine Biology*, 45, pp. 289–295.
- Fricke, A., Teichberg, M., Beilfuss, S. and Bischof, K. (2011) 'Succession patterns in algal turf vegetation on a Caribbean coral reef', *Botanica Marina*, 54, pp. 111–126. doi: <https://doi.org/10.1515/bot.2011.021>.
- Fricke, A., Teichberg, M., Nugues, M., Beilfuss, M. and Bischof, K. (2014) Effects of depth and ultraviolet radiation on coral reef turf algae, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 461, pp. 73–84. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.07.017>.
- Foo, S.A. and Asner, G.P. (2021) Depth-dependent indicators of algal turf herbivory throughout the Main Hawaiian Islands, *Coral Reefs*, 40, pp. 1397–1408. doi: <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02162-2>.
- Fong, P. and Paul, V.J. (2011) Coral reef algae, in Dubinsky, Z. and Stambler, N. (eds.) *Coral reefs: an ecosystem in transition*. Springer, London, pp. 241–272.
- Garzón-Ferreira, J. and Kielman, M. (1994) Extensive mortality of corals in the Colombian Caribbean during the last two decades, *Oceanographic Literature Review*, 230, pp. 247–253.
- Garzón-Ferreira, J., Reyes-Nivia, M.C. and Rodríguez-Ramírez, A. (2002) *Manual de métodos del SIMAC (Sistema Nacional de Monitoreo de Arrecifes Coralinos) en Colombia*. INVEMAR, Santa Marta, 61 p.
- Gómez-Cubillos, C. (2018) *Interacciones coral-césped de algas y sus efectos en la comunidad coralina en el área de Santa Marta, Caribe colombiano*. Tesis maestría Cien. Bio., Univ. Nacional de Colombia, Sede Caribe, Santa Marta, 123 p.
- Gómez-Cubillos, C., Sanjuan-Muñoz, A. and 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, pp. 143–171. doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2019.48.2.770>.
- Gómez-Cubillos, C., Gavio, B. and Zea, S. (2020) Estructura de la comunidad de céspedes algales en interacciones con corales masivos en arrecifes del Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano, *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 49, pp. 45–72. doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2020.55.1.1362>.
- Gómez-Cubillos, C., Daza-Guerra, C.A., Márquez, J.C. and Zea, S. (2023) Evaluación de interacciones entre corales masivos con otros organismos bentónicos, in Sánchez, J.A., Alvarado, M.A., Barrios, L.F. and Ochoa, E. (eds.) *Manual de procedimientos y metodologías para buceo científico*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, p. 15.
- Gómez-Cubillos, M.C., Daza-Guerra, C.A., Franco-León, L.C., Benavides-Marchena, M.H., Duque-Díaz, R.A. and Zea, S. (2024) Estado de la comunidad coralina en tres complejos arrecifales de la Reserva de la Biosfera Seaflower, Caribe colombiano, *Boletín Científico CIOH*, 43, pp. 31–55. doi: <https://doi.org/10.26640/22159045.2024.633>.
- González, E. (1988) Oceanografía física descriptiva del archipiélago de San Andrés y Providencia con base en el análisis de 10s cruceros océano IV a IX, *Boletín Científico CIOH*, 7, pp. 73–100.
- González-Gamboa, I. (2019) *Estructura morfofuncional y taxonómica de los arrecifes coralinos en la Zona de Sotavento de la Isla de San Andrés, Caribe Colombiano*. Tesis maestría Cien. Biol., Univ. Pedagógica y tecnológica de Colombia, Tunja, p. 40.
- Gowan, J.C., Tootell, J.S. and Carpenter, R.C. (2014) The effects of water flow and sedimentation on interactions between massive Porites and algal turf, *Coral Reefs*, 33, pp. 651–663. doi: <https://doi.org/10.1007/s00338-014-1154-1>.
- Harris, J.L. (2015) *The ecology of turf algae on coral reefs*. Doctoral Thesis Mar. Biol., Univ. California, San Diego, p. 182.
- Harris, J.L., Lewis, L.S. and Smith, J.E. (2015) Quantifying scales of spatial variability in algal turf assemblages on coral reefs, *Marine Ecology Progress Series*, 532, pp. 41–57.
- Hughes, T.P., Rodrigues, M.J., Bellwood, D.R., Ceccarelli, D., Hoegh-Guldberg, O., McCook, L., Moltschanivskyj, 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/10.1016/j.cub.2006.12.049>.
- Inagaki, K.Y. (2024) *Diferentes perspectivas das interações ecológicas entre corais, algas e herbívoros*. Tesis de Doctorado, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, Brasil.

- Johnson, R.A. and Wichern, D.W. (2002) *Applied multivariate statistical analysis*. 5ª ed. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall, p. 767.
- Johnson, M.D., Comeau, S., Lantz, C.A., C.A. and Smith, J.E. (2017) Complex and interactive effects of ocean acidification and temperature on epilithic and endolithic coral-reef turf algal assemblages, *Coral Reefs*, 36, pp. 1059–1070.
- McClanahan, T.R., Carreiro-Silva, M. and DiLorenzo, M. (2007) Effect of nitrogen, phosphorous, and their interaction on coral reef algal succession in Glover's Reef, Belize, *Marine Pollution Bulletin*, 54(12), pp. 1947–1957. doi: <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2007.09.023>.
- Martins, G.M., Thompson, R.C., Neto, A.L., Hawkins, S.J. and Jenkins, S.R. (2010) Exploitation of intertidal grazers as a driver of community divergence, *Journal of Applied Ecology*, 47(6), pp. 1282–1289.
- McCook, L.J. (1996) Effects of herbivores and water quality on Sargassum distribution on the central Great Barrier Reef: cross-shelf transplants, *Marine Ecology Progress Series*, 139, pp. 179–192.
- Nagle, D.G. and Paul, V.J. (1998) Chemical defense of a marine cyanobacterial bloom, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 225, pp. 29–38.
- Nugues, M.M. and Bak, R.P. (2006) Differential competitive abilities between Caribbean coral species and a brown alga: a year of experiments and a long-term perspective, *Marine Ecology Progress Series*, 315, pp. 75–86.
- Littler, D.S. and Littler, M.M. (2000) *Caribbean Reef Plants: An Identification Guide to the Reef Plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico*. Offshore Graphics, Washington, D. C., p. 542.
- López, N., Candelaria, C., Ramírez-García, P. and Rodríguez, D. (2017) Structure and temporal dynamic of tropical turf-forming macroalgal assemblages of the western coast of Mexico, *Latin American Journal of Aquatic Research*, 45(2), pp. 329–340.
- O'Brien, J.M. and Scheibling, R.E. (2018) Turf wars: competition between foundation and turf-forming species on temperate and tropical reefs and its role in regime shifts, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 590, pp. 1–17.
- Ortegón-Aznar, I., González-Vásquez, D.J., Tuz-Sulub, A. and Aguilar-Perera, A. (2013) *Cambio de fase alga-coral en el Parque Nacional Arrecife Alacranes, México: una aproximación por grupos funcionales*, 6, pp. 134–139.
- R Core Team (2017) *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Disponible en: <https://www.R-project.org/>
- Råberg, U., Edlund, M.L., Terziev, N. and Land, C.J. (2005) Testing and evaluation of natural durability of wood in above ground conditions in Europe—an overview, *Journal of Wood Science*, 51, pp. 429–440.
- Reyes, J., Santodomingo, N. and Flórez, P. (2010) *Corales escleractíneos de Colombia*. Invemar, Serie de Publicaciones Especiales, No. 14, Santa Marta, p. 246.
- Roach, T.N.F., Little, M., Arts, M.G.I., et al. (2020) A multiomic analysis of in situ coral-turf algal interactions, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117, pp. 13588–13595. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1915455117>.
- Rogers, C.S. (1990) Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation, *Marine Ecology Progress Series*, 62, pp. 185–202.
- Roy, R.E. (2004) Akumal's reefs: Stony coral communities along the developing Mexican Caribbean coastline, *Revista de Biología Tropical*, 52, pp. 869–881.
- Sánchez, J.A., Murgueitio, A., Rivera-Forero, C., Marín-Casas, D.H. and Gómez, C.E. (2025) Tropical reefs in the aftermath of climate change, *Discover Conservation*, 2, p.23. doi: <https://doi.org/10.1007/s44353-025-00044-0>.
- Santodomingo, N., Flórez, P. and Reyes, J. (2010) *Corales Escleractinios de Colombia*. INVEMAR – INCODER, p. 246.
- Santelices, B. (2002) Recent advances in fertilization ecology of macroalgae, *Journal of Phycology*, 38, pp. 4–10.
- Sistema de Información Geográfica (SIG-CORALINA) (2010) *Centro de Análisis de Información Geográfica*. San Andrés Isla, Colombia: CORALINA.
- Sokal, R.R. and Rohlf, F.J. (1981) *Biometry: The principles and practices of statistics in biological research*. 2nd edition. W. H. Freeman, San Francisco, p. 867.
- Steneck, R.S. and Dethier, M.N. (1994) A functional group approach to the structure of algal dominated communities, *Oikos*, 430, pp. 476–498.
- Sukenik, A. and Shelef, G. (1984) Algal autoflocculation—verification and proposed mechanism, *Biotechnology and Bioengineering*, 26, pp. 142–147.
- Swierts, T. and Vermeij, M.J. (2016) Competitive interactions between corals and turf algae depend on coral colony form, *PeerJ*, 4, e1984. doi: <https://doi.org/10.7717/peerj.1984>.
- Tebbett, S.B. and Bellwood, D.R. (2021) Algal turf productivity on coral reefs: A meta-analysis, *Marine Environmental Research*, 168, 105311. doi: <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105311>.
- Underwood, A. (1997) *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, New York, p. 504.
- Underwood, A.J. (1980) The effects of grazing by gastropods and physical factors on the upper limits of distribution of intertidal macroalgae, *Oecologia*, 46, pp. 201–213.
- Williams, S.L. and Carpenter, R.C. (1997) Grazing effects on nitrogen fixation in coral reef algal turfs, *Marine Biology*, 130, pp. 223–231.
- Wickham, H. and Grommund, G. (2017) *R for data science*. O'Reilly Media, Inc., Sebastopol, p. 522.
- Whorff, J.S., Whorff, L.L. and Sweet, M.H. (1995) Spatial variation in an algal turf community with respect to substratum slope and wave height, *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 75(2), pp. 429–444.
- Wynne, M.J. (2017) *A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic: fourth revision*. Nova Hedwigia, Beiheft, 140, pp. 1–166.
- Zea, S. (2001) Patterns of sponge (Porifera, Demospongiae) distribution in remote, oceanic reef complexes of the southwestern Caribbean, *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 25, pp. 579–593.

ANEXO

Anexo A. Listado taxonómico de géneros y posibles especies [identificación tentativa] que conforman los ensamblajes céspedes algales que interactúan con tejido vivo de corales masivos en el atolón de Albuquerque, Reserva de la Biosfera Seaflower. Se registra la abundancia relativa (%) acompañado del error estándar por género y la presencia de los morfotipos (X); las mayores abundancias se encuentran resaltadas en color amarillo. Convenciones: † Taxón registrado en RB Seaflower (Díaz-Pulido y Díaz-Ruiz, 2004); ‡ Presencia de estructuras reproductivas.

ANNEXES

Annex A. Taxonomic listing of genera and possible species [tentative identification] that comprise the algal turf assemblages interacting with live tissue of massive corals in the Albuquerque atoll, Seaflower Biosphere Reserve. Relative abundance (%) accompanied by the standard error per genus and the presence of morphotypes (X) are recorded; the highest abundances are highlighted in yellow. Conventions: † Taxon recorded in Seaflower BR (Díaz-Pulido y Díaz-Ruiz, 2004); ‡ Presence of reproductive structures.

Taxón	Arrecife periférico de barlovento	Terraza prearrecifal o de barlovento	Terraza lagunar	Laguna con parches coralinos	Terraza de sotavento
Cyanophyceae					
Oscillatoriales					
Oscillatoriaceae					
Oscillatoria	10 ± 0.52	-	-	-	10 ± 0.42
Oscillatoria sp1	x				x
Lyngbya	27.5 ± .163	27.3 ± 2.42	65.0 ± 1.54	39.4 ± 2.29	34.5 ± 2.55
Lyngbya sp1	x	x	X	x	x
Pseudanabaenaceae					
Spirocoleus	41.2 ± 3.93	10	-	31.7 ± 2.99	27.5 ± 1.80
Spirocoleus sp1 †	x	x		x	x
Otras cianobacterias	32.0 ± 3.64	7.2 ± 0.37	3.0 ± 0.14	30.3 ± 3.58	22.8 ± 2.35
Cianobacteria sp1	x	x	X	x	x
Cianobacteria sp2		x		x	
Rhodophyta					
Rhodophyceae					
Corallinales					
Lithophyllaceae					
Amphiroa	5 ± 0.16	37.5 ± 1.33	-	24 ± 2.16	21.3 ± 1.47
Amphiroa sp1	x	x			x
Gelidiales					
Gelidiaceae					
Gelidiella					
Gelidiella sp1 [Gelidiella cf. acerosa (Forsskål) Feldmann & Hamelt]	24 ± 1.65	4.3 ± 0.38	5 ± 1.43	21.3 ± 2.93	25 ± 2.21
Gelidiella sp2 [Gelidiella cf. setacea (Feldmann) Feldmann & Hamelt]	x	x	x	x	x
Gelidiella sp3 [Gelidiella cf. trinitatis W.R.Taylor†]					
Pterocladaceae					
Pterocladella	-	-	-	3.5 ± 0.16	100
Pterocladella sp1				X	x
Florideophyceae					
Rhodymeniales					
Lomentariaceae					
Gelidiopsis	22.5 ± 1.81	20 ± 1.47	-	12.5 ± 0.77	19.3 ± 2.23
Gelidiopsis sp1	x	x		X	x
Gelidiopsis sp2 [Gelidiopsis cf. scoparia (Montagne & Millardet) De Toni†]	x	x			x
Champiaceae					

Champia Champia sp1 [Champia cf. parvula (C. Agardh) Harvey†]	-	6.0 ± 0.41 X	32.5 ± 2.83 X	- X	5.0 ± 1.48
Ceramiales					
Ceramiales					
Ceramium Ceramium sp1 [Ceramium cf. cimbricum H.E. Petersen †]	11 ± 0.75 x	5.75 ± 0.57 x	5.0 ± 0.37 x	8.83 ± 0.58 x	5.0 x
Ceramium sp2 [Ceramium cf. cruciatum Collins & Hervey †]	x				x
Centroceras Centroceras sp3 [Centroceras cf. internitens Collins & Hervey †]	18.75 ± 1.38	11.0 ± 0.92	7.7 ± 0.21 x	29.22 ± 2.24 x	- x
Centroceras sp4 [Centroceras cf. clavulatum Collins & Hervey]	x	x	x	x	x
Griffithsia					
Griffithsia Griffithsia sp1 [Griffithsia cf. schousboei Montagne]	10 ± 0.02 x	5.7 ± 0.34 x	7.5 ± 0.25 X	1.0 X	15 ± 0.82 x
Rhodomelaceae					
Chondria Chondria sp1 [Chondria cf. floridiana (Collins) M. Howe†]	20.7 ± 1.45 x	15.7 ± 1.64 x	2.0 ± 0.41 X	11.6 ± 1.51 X	7.5 ± 1.95 x
Chondria sp2					
Herposiphonia Herposiphonia sp1	6.0 ± 0.41 X	22.5 ± 1.46 x	5.5 ± 0.46 x	1.0 ± 1.49 x	14.8 ± 2.25 x
Herposiphonia sp2		x	x	x	x
Herposiphonia sp3		x	x	x	x
Polysiphonia Polysiphonia sp1 [Polysiphonia cf. atlantica Kapraun & J.N. Norris††]	31.0 ± 2.12 x	27.3 ± 0.48 x	5.5 ± 0.46 x	19.3 ± 1.90 x	14.7 ± 1.67 x
Polysiphonia sp2	x	x	x	x	x
Polysiphonia sp3	x	x	x	x	x
Polysiphonia sp4	x	x	x	x	x
Polysiphonia sp5					
Bostrychia Bostrychia sp1	-	8.7 ± 0.82 x	3.8 ± 0.38 X	5.0 ± 0.19 X	2.0 ± 1.52 X
Delesseriaceae					
Dasya Dasya sp1	-	-	26 ± 1.15 X	12.5 ± 0.77 X	-
Heterosiphonia Heterosiphonia sp1	-	12.2 ± 0.11 x	32.5 ± 1.80 X	22.5 ± 1.84 X	17.5 ± 0.77 x
Callithamnaceae					
Aglaothamnion Aglaothamnion sp1 †	- x	20.0 ± 1.03 x	2.7 ± 0.17 X	17.5 ± 0.78 X	5.0 ± 1.44 x
Gigartinales					
Cystocloniaceae					
Hypnea Hypnea sp1	100 x	-	-	-	-
Heterokontophyta					
Ocrophyta					
Phaeophyceae					
Ectocarpales					
Ectocarpaceae					
Ectocarpus Ectocarpus sp1	26.3 ± 3.22 x	3.5 ± 0.15 x	-	10.0 ± 0.48 X	20.7 ± 1.39 x
Sphacelariales					
Sphacelariaceae					
Sphacelaria Sphacelaria sp1 [Sphacelaria cf. rigidula Kützinger]		2.0 ± 0.22 x	12.5 ± 1.04 X	35.0 ± 1.54	x
Sphacelaria sp2	x			X	
Acinetosporaceae					

Hincksia Hincksia sp1	18.0 ± 2.17 x	1.5 ± 0.05 x	45.5 ± 4.58 x	29.8 ± 3.49 X	17.6 ± 1.12 x
Scytosiphonaceae					
Hydroclathrus Hydroclathrus sp1	10 ± 0.04 x	-	-	-	-
Dictyotales					
Dictyotaceae					
Dictyota Dictyota sp1 Dictyota sp2	27.14 ± 1.45 x	5.75 ± 0.46 x x	5.0 ± 0.05 x	29.2 ± 0.30 X	5.0 ± 1.71 x x
Clorophyta					
Clorophyceae					
Cladophorales					
Cladophoraceae					
Cladophora Cladophora sp1 Cladophora sp2 [Cladophora cf. prolifera (Roth) Kützinger†]	20.0 ± 0.72 x x	20.6 ± 2.16 x	12.3 ± 1.28	11.5 ± 2.52 x x	19.2 ± 1.55 x x
Chaetomorpha Chaetomorpha sp1	-	10.0 ± 0.71 x	-	22.5 ± 1.28 x	10.0 x
Anadyomenaceae					
Anadyomene Anadyomene sp1	-	1.0 x	-	-	-
Valoniaceae					
Valonia Valonia sp1 [Valonia cf. ventricosa J.Agardh]	10 ± 1.97 x	-	-	1.0 ± 2.75 x	12.5 ± 0.77 x
Ulva					
Ulva					
Ulva Ulva sp1	-	-	1.0 x	-	-
Peyssonneliales					

