

An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín	9-21	19-20	Santa Marta Colombia, 1989-1990	ISSN 0120-3959
---------------------------------------	------	-------	------------------------------------	-------------------

ALTAS TEMPERATURAS ESTACIONALES DEL AGUA COMO CONDICION DISTURBADORA DE LAS MACROALGAS DEL PARQUE NACIONAL TAIRONA, CARIBE COLOMBIANO: UNA HIPOTESIS

Germán Bula-Meyer

RESUMEN

Con base en observaciones de campo y en mediciones de los factores temperatura, salinidad, nutrientes, transparencia y movimiento del agua, se analizó cada uno de éstos con el fin de conocer el factor más importante en el control del crecimiento y productividad de las macroalgas del Parque Nacional Tairona en la costa Caribe de Colombia. Se hipotetiza que el factor clave que regula estos aspectos fisiológicos de las macroalgas del Parque es la temperatura. Su ascenso por encima de los 26°C, como resultado de la declinación del afloramiento y de otros fenómenos oceanográficos-meteorológicos, produce la disturbancia (remoción de biomasa) de las macroalgas que se observa anualmente en la estación húmeda mayor.

ABSTRACT

Based on field observations and on measurements of temperature, salinity, nutrients and water transparency and movement, each one of these factors is analyzed to try to find out which is most important in controlling growth and productivity of macroalgae in Tairona National Park, Caribbean coast of Colombia. It is hypothesized that temperature is the key factor regulating these physiological aspects of the Park macroalgae. Its increase to above 26°C as a result of the upwelling decline and of other oceanographic-meteorological phenomena, produces the disturbance (biomass removal) to macroalgae, that is observed annually (wet seasons).

INTRODUCCION

La intervención de los factores ambientales físicos en la distribución, establecimiento, crecimiento y composición florística de las macroalgas marinas ha sido ampliamente demostrada (ver Bula-Meyer, 1977). Más recientemente se ha comprobado que el herbivorismo es un factor biológico que también regula estas características de las macroalgas (Gaines y Lubchenco, 1982; Lewis, 1986). En el aspecto físico, la fase de crecimiento y productividad de las macroalgas marinas es normalmente controlada por la luz, temperatura, nutrien-

tes, movimiento del agua y secundariamente por la salinidad (Doty, 1971, DeBoer, 1981; Larkum, 1981). Como resultado de esta dependencia, las variaciones climáticas anuales incidirán en la productividad y crecimiento de las macroalgas, presentándose por lo general períodos favorables y desfavorables en el año. En algunos casos, un factor ambiental es el más decisivo, como puede ser también una combinación de dos o más factores los que están gobernando la biomasa y crecimiento estacional.

Bula-Meyer (1985) ha observado en el Parque Nacional Tairona (PNT) que todos los años se presenta una marcada fluctuación de la biomasa en las poblaciones de macroalgas desde la zona intermareal hasta por lo menos 40-50 m de profundidad. La biomasa y el crecimiento son máximos durante el período de surgencia (enero-abril) y se reducen dramáticamente en septiembre-noviembre (estación húmeda mayor) cuando la surgencia cesa y el lugar es invadido con frecuencia por la cálida contracorriente de Colombia. En una pradera de macroalgas localizada sobre fragmentos y piedras calcáreas en el PNT en un fondo arenoso-plano a 22 m de profundidad, Bula-Meyer (1987) encontró que durante el período de surgencia la biomasa macroalgal (material seco) fue de 21 g/m² y se redujo a un tercio (7.1 g/m²) en el período de septiembre-noviembre.

El objetivo de este trabajo es analizar los diferentes factores ambientales que están implicados en el crecimiento y productividad de las macroalgas y postular que el ascenso de la temperatura es la principal causa de la disturbancia (definida como factor que limita la biomasa de la planta causando su destrucción parcial o total, Grime, 1979) que sufre la macroflora marina del PNT durante la estación húmeda mayor.

DESCRIPCION AMBIENTAL DEL PARQUE NACIONAL TAIRONA

Las macroalgas del área de Santa Marta (Punta Brava-PNT, Fig. 1) constituyen la vegetación más exuberante y rica en especies de todo el Caribe colombiano (Bula-Meyer, 1990a). En ese litoral, tales características de la flora son más conspicuas en el PNT. El sustrato rocoso es abundante en este parque hasta los 10-25 m de profundidad como resultado de las estribaciones de la Sierra Nevada de Santa Marta que se hunden en el mar. El sustrato rocoso soporta bancos de corales y alcionarios y da refugio a los peces herbívoros (Scaridae y Acanthuridae principalmente). En las aguas someras (hasta 9 m de prof.) de este ambiente, preferentemente en los lugares donde el oleaje es más intenso, prevalecen las algas pardas *Sargassum*, *Cladophyllum*, *Dictyota*, *Lobophora*, *Styopodium* y *Padina*. En algunos sitios más someros (0.2-1 m de prof.), tanto expuestos como protegidos, *Halimeda opuntia* (Linné) Lamouroux domina al punto de constituir praderas. Aunque todas estas algas conviven con los peces herbívoros, estos casi no las consumen probablemente por los metabolitos secundarios que producen (Norris y Fenical, 1982; Paul y Hay 1986; Duarte y Acero, 1988; Bula-Meyer, 1990b).

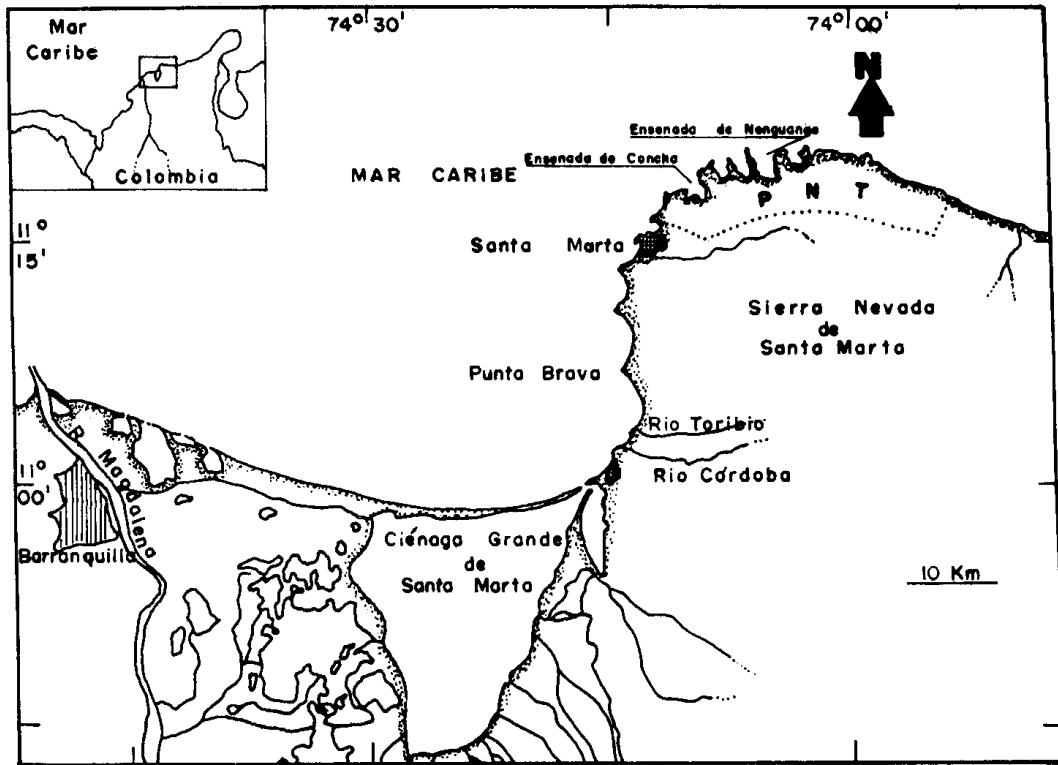


Figura 1. Mapa de la costa entre el Parque Nacional Tairona (PNT) y la desembocadura del río Magdalena.

En los fondos arenosos y planos que se localizan a continuación del rocoso (hasta 40-50 m de prof.), dominan generalmente las algas rojas y en muy pocos sitios las algas verdes calcáreas *Halimeda simulans* Howe *Udotea conglutinata* (Ellis et Slander) Lamx. y *U. occidentalis* A. et. E.S. Gepp. La mayor riqueza de especies se localiza en estos fondos entre los 10 y 26 m de prof., en donde las algas viven sobre fragmentos y piedras calcáreas (coralináceas incrustantes) o epífitamente. En este habitat, los caracoles y erizos herbívoros son raros y más aún los peces herbívoros grandes.

En la zona intermareal las algas son también abundantes tanto en lugares protegidos como expuestos al oleaje violento, prevaleciendo generalmente las rodófitas y el *Sargassum*. En algunas localidades se encuentran estas comunidades intermareales con caracoles y erizos herbívoros, mientras que otras carecen de ellos.

El PNT es afectado por dos fenómenos climáticos estacionales, una surgencia (= afloramiento) costera y una corriente salobre mar adentro (Bula-Meyer, 1985, 1987). El afloramiento ocurre durante las estaciones secas mayor (finales de diciembre-abril) y menor (julio-mediados de agosto), cuando se establecen los vientos Alisios del NE-E (Bula-Meyer, 1985). Las aguas que afloran son relativamente ricas en nutrientes, 2.3-2.4 $\mu\text{m NO}_3\text{-N/l}$ (9-12 veces más ricas en NO_3 que las aguas normales y superficiales del Caribe); temperaturas entre 22 y 25°C; y salinidades mayores de 36.5 ‰ (Bula-Meyer, 1985).

Estas condiciones físicas junto con la fuerte agitación de las aguas, causan varias anomalías en la flora, las cuales son más pronunciadas o se aprecian mejor en la estación seca mayor (Bula-Meyer, 1977, 1985, 1987). Entre otras éstas incluyen: 1) florecimiento de macroalgas bénticas; 2) aumento en el número de especies; 3) crecimiento de los individuos de 2-4 veces mayor que el reportado para las mismas especies en otros lugares del Caribe; 4) zonaciones atípicas de varias especies; 5) ausencia de algunos géneros y especies característicos del Caribe; 6) presencia de algunos géneros y especies de los mares subtropicales a templados cálidos. En general la macroflora algológica del PNT no muestra una composición familiar al Caribe y como resultado, tiende a ser algo subtropical, mostrando cierta similaridad con la flora de primavera-verano de Carolina del Norte (EUA) (Bula-Meyer, 1987).

En las estaciones húmedas menor (mayo-mediados de junio) y mayor (septiembre-noviembre) la surgencia entra en receso debido a la caída del Alisio y por una circulación atmosférica y marina de sentido opuesto y más o menos frecuentes (Bula-Meyer, 1985). La contracorriente de Colombia al pasar frente a la desembocadura del río Magdalena, transporta hacia el PNT apreciables cantidades de elementos nutritivos (principalmente amonio disuelto y compuestos nitrogenados coloidales) (ver Bula-Meyer, 1985). El arribo de estas aguas fertilizadas al PNT (fenómeno llamado "corriente salobre mar adentro" = CSMA) produce florecimientos fitoplanctónicos que enturbian las claras aguas por algunos días (Bula Meyer, 1985). En adición, la temperatura del agua sube hasta 28.5-30°C; la salinidad puede disminuir en 2-4‰ con respecto a los valores registrados durante el afloramiento (por pocos días); la acción del oleaje decrece pero se presentan fuertes corrientes; las concentraciones de nitrógeno inorgánico pueden ser frecuentemente las mismas o más altas ($3.3 \mu\text{m} (\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-) - \text{N/L}$) que las de surgencia (Ramírez, 1987); y la transparencia del agua varía casi de la misma manera como en los períodos de afloramientos y, más aún, se observan con frecuencia aguas más claras pero también las más turbias (Bula-Meyer, 1985, 1987). Paradójicamente la biomasa de la mayoría de las poblaciones de macroalgas se reduce notablemente, suceso que es más evidente en la estación húmeda mayor (Bula-Meyer, 1985, 1987). Las extensas praderas de *Sargassum*, algunas de hasta 5 m de alto, desaparecen, quedando solo el agarre basal o partes proximales de la planta (pseudoperenne), como en una gran proporción de especies (Bula-Meyer, 1987). En pocas especies la destrucción del talo parece ser total y antes de iniciarse el deterioro, comienzan un intenso proceso reproductivo (también en las pseudoperennes), pasando a un estado microscópico (efímeras o anuales). Esto sucede en *Predaca*, *Scinaia* y *Derbesia*.

La disturbancia es considerada aquí de origen físico y no biológico (por herbívoros), ya que el fenómeno también ocurre en lugares libres de herbívoros. La remoción de biomasa también sucede con las algas de los fondos rocosos someros, como *Sargassum*, *Cladophyllum* y las dictyotáceas, las cuales son evitadas o poco apetecidas por los herbívoros.

OBTENCION DE LOS FACTORES FISICOS

Temperatura y salinidad superficiales y transparencia del agua se han venido midiendo por lo menos 2-3 veces al mes durante diez años en las ensenadas de Nenguange y Concha. Ocasionalmente se efectuaron mediciones en otras localidades del PNT. La Tabla 1 resume la información obtenida durante este tiempo, excepto en lo relativo a nutrientes, medidos por un año y tres meses para la ensenada de Nenguange (Ramírez, 1987) y en 1989 para la misma ensenada y la de Concha (G. Ramírez, com. pers. INVEMAR).

Tabla 1. Rangos de fluctuación estacional de los principales factores físicos en el PNT; temperatura, salinidad y nutrientes'obtenidos de aguas superficiales. Los valores entre paréntesis indican que son ocasionales.

	Estación seca mayor (ene.-abr.) Período de surgencia	Estación húmeda mayor (sep.-nov.) Período de las CSMA
Temperatura	22-25 (26.5)°C	28-30°C
Salinidad	>36.5°/oo	(34) 35-36°/oo
um NO ₃ -N/L	(0.5) 2-2.4	(0.4) 2-2.4 (3)
Nutrientes		
µm PO ₄ [≡] - P/L	0.05-0.15	0.2-0.4
Transparencia (disco de Secchi)	14-20 m	(8) 15-23 (34) m
Movimiento del agua	Oleaje fuerte y corrientes debiles	Oleaje disminuye aprox. a 1/3, pero las corrientes con frecuencia son fuertes.

1. Nitrógeno inorgánico (NO₂⁻ + NO₃⁻) fue medido quincenalmente por un año y tres meses para la ensenada de Nenguange por Ramírez (1987) y NO₂⁻, NO₃⁻ y PO₄[≡] fueron medidos mensualmente en 1989 para la misma ensenada y la de Concha (G. Ramírez, com. pers.)

La Fig. 2 muestra los promedios mensuales (1-3 lecturas semanales) de la transparencia del agua y de la temperatura y salinidad a 0 y 22 m de profundidad, en la ensenada de Nenguange durante el período abril 1984-febrero 1986 (Bula-Meyer, 1987).

Las observaciones sobre composición florística, distribución vertical (hasta 40-50 m) y abundancia estacional de las poblaciones de macroalgas, así como las recolecciones para estudios taxonómicos, se han realizado a lo largo de todo el PNT por un período de diez y seis años. Las observaciones y recolecciones a profundidades mayores de 5-10 m, se realizaron con equipo autónomo de buceo.

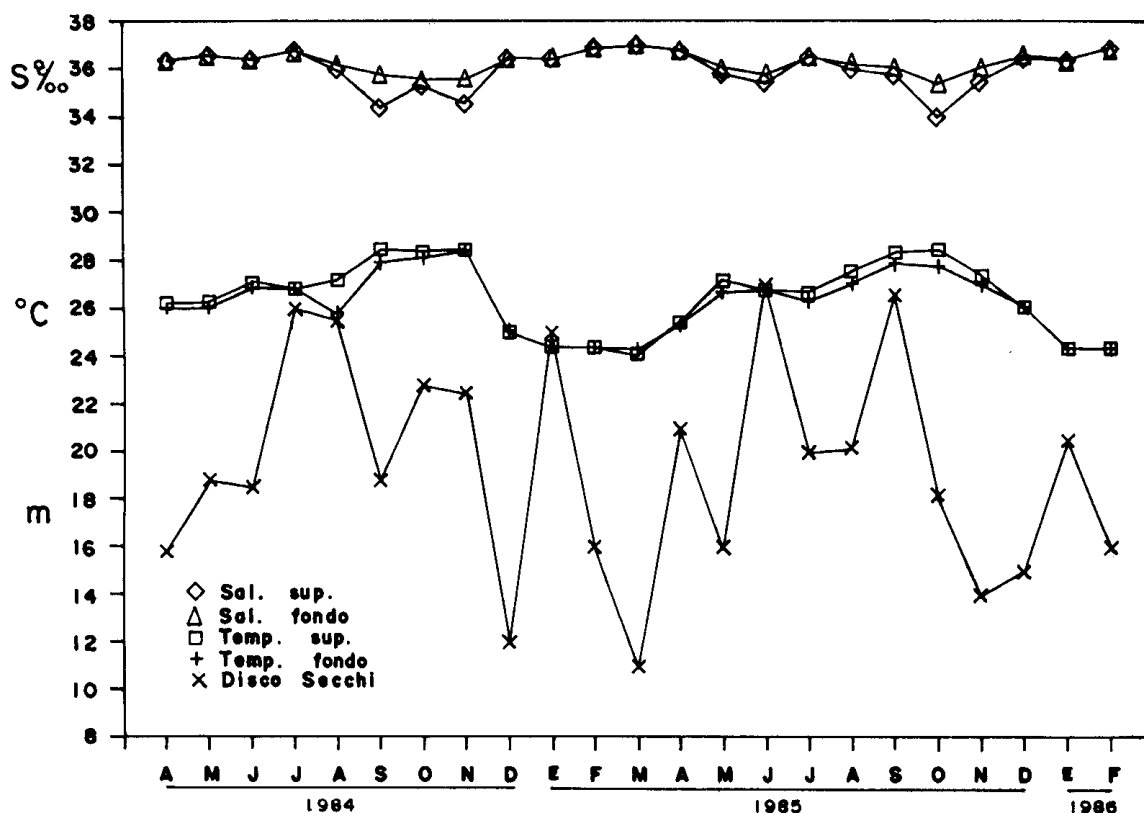


Figura 2. Lecturas promedio mensuales (1-3 valores obtenidos semanalmente) de la temperatura (en superficie y fondo a 22 m), salinidad (en superficie y fondo a 22 m) y del disco Secchi en la ensenada de Nenguange entre abril de 1984 y febrero de 1986 (según Bula-Meyer, 1987).

ANÁLISIS DE LOS FACTORES FÍSICOS QUE REGULAN EL CRECIMIENTO Y PRODUCTIVIDAD DE LAS MACROALGAS

Luz

La luz se descarta como factor responsable de la disturbancia, simplemente porque el fenómeno ocurre en la zona intermareal y aguas someras claras donde este factor no es limitante. Más aún, si consideramos las poblaciones más profundas, la luz tampoco es limitante, pues los valores mensuales promedio de las lecturas del disco Secchi son más altos durante las estaciones húmedas (Fig. 2). Los valores más bajos que se dan durante estas estaciones como consecuencia de los florecimiento fitoplanctónicos por las CSMA, no distan mucho de los más bajos obtenidos en los períodos de surgencias. Por ejemplo, en los meses de afloramiento, abril de 1984 y febrero-marzo de 1985 (Fig. 2), las lecturas fueron tan bajas como en las épocas húmedas del año. Los valores tan bajos de octubre y noviembre de 1985 se debieron a lluvias excepcionalmente intensas que ocasionaron deslizamientos de tierra de las montañas adyacentes al mar, lo cual causó un incremento en la turbiedad; sin embargo, la declinación de la biomasa de este año fue normalmente como la de otros años con precipitaciones habituales.

Nutrientes

Los lugares de afloramientos están usualmente correlacionados con una alta productividad. Sin embargo, esta productividad es baja en el área de surgencia en Colombia (Fig. 3) si se compara con la del Perú. Corredor (1977, 1979) comprobó que las aguas de surgencia en el Caribe colombiano son relativamente pobres en nutrientes inorgánicos, siendo la productividad solo dos veces mayor que la de las aguas normales y estratificadas del Caribe, como por ejemplo las de los bancos someros del noroeste caribeño y frente a las costas de Cuba. Corredor (1979) y Ramírez (1987) midieron concentraciones de nitrógeno inorgánico de $2.4 \mu\text{m NO}_3\text{-N/L}$ y $2.3 \mu\text{m (NO}_2 + \text{NO}_3)\text{-N/L}$, respectivamente, para las aguas de la surgencia colombiana. Por otro lado, durante las estaciones húmedas las concentraciones de nitrógeno suelen ser como las de los períodos de surgencia o un poco mayores ($3.3 \mu\text{m (NO}_2 + \text{NO}_3)\text{-N/L}$) (Ramírez, 1987). Estos niveles de concentración de nitrógeno, junto con las aguas estratificadas del período húmedo mayor en el PNT, son probablemente las condiciones que permiten los florecimientos fitoplanctónicos que tornan el agua de un color verdoso. El fósforo tampoco es un limitante. Por el contrario, las concentraciones de este elemento son mayores en la estación húmeda mayor (G. Ramírez, com. pers.) (Tabla 1).

Siendo las concentraciones de nitrógeno las mismas en ambas estaciones o un poco mayores en el período húmedo, y las del fósforo mayores en esta

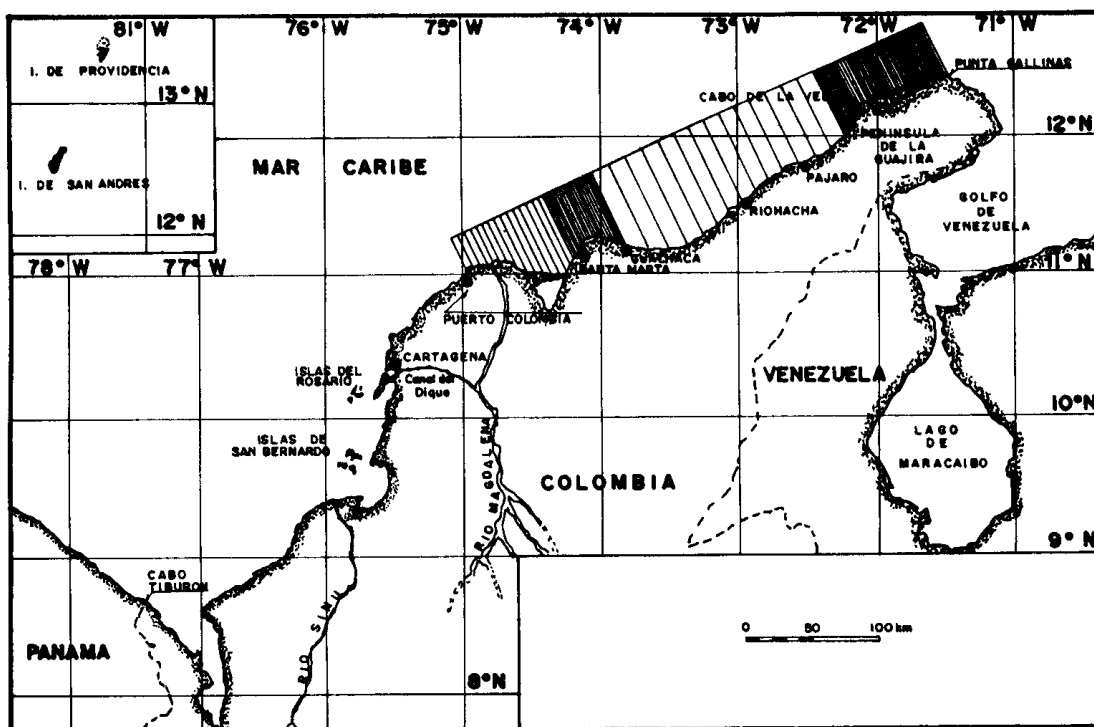


Figura 3. Localización del área de surgencia de carácter significativo (Punta Gallinas-Puerto Colombia) en el Caribe colombiano. Entre más juntas se encuentren las líneas paralelas, el fenómeno es más intenso (según Bula-Meyer, 1985).

estación, entonces el factor nutrientes no puede considerarse como el disturbador de las macroalgas.

Salinidad

Las fluctuaciones de la salinidad tampoco muestran ser la causa disturbadora. El promedio mensual de la salinidad a 22 m de profundidad en la ensenada de Nenguange varió en el período abril 1984-febrero 1986 entre 35.5 y 37.2‰ (una diferencia de 1.7‰), mientras que en la superficie, solo en septiembre (34.5‰) y noviembre (34.6‰) de 1984 y octubre (34.3‰) de 1985, tuvieron promedios por debajo de 35‰. Por otro lado, la presencia en aguas someras y a lo largo de todo el PNT de las algas pardas *Dictyota mertensii* (Martius) Kützing, *Styopodium zonale* (Lamouroux) Papenfuss y el alga roja *Ochtodes secundiramea* (Montagne) Howe, especies marcadamente estenohalinas, que por lo general se hallan en islas libres de las influencias de aguas continentales como San Andrés, Providencia y Bahamas, indica un alto grado de estabilidad halina en el PNT.

La disturbancia durante la estación húmeda mayor no solo ocurre con la flora algológica del PNT sino también con la de Punta Brava (Fig. 1) (obser. pers.). Este lugar está sometido todo el año a CSMA provenientes de la Ciénaga Grande de Santa Marta y de los ríos Córdoba y Toribio. Como resultado, la característica flora de ambiente relativamente estuarino, está sometida a una variación de 8‰ de salinidad (fluctuando entre 27 y 35‰) (Durán, 1990). Si con esta amplia fluctuación de la salinidad, la biomasa se incrementa en la estación seca mayor, entonces este factor no podría ser el disturbador principal. Pareciera indicar que hasta el momento hay un factor disturbador común a ambas localidades.

Movimiento del Agua

El movimiento del agua es considerado en términos de flujo o corriente y acción de la ola. El movimiento del agua puede afectar a las plantas acuáticas mecánicamente o fisiológicamente (Parker, 1981; Hiscock, 1983). También puede regular y modificar la distribución y la biomasa de las macroalgas por medio del transporte de nutrientes, gases disueltos, productos de desechos, fragmentos de la planta y esporas y por daño o desprendimiento de la planta (Parker, 1981). Las investigaciones y observaciones realizadas en este tópico han llevado al consenso general de que el movimiento del agua estimula, en las macroalgas bentónicas, el metabolismo y la tasa de absorción de nutrientes, presumiblemente porque la turbulencia intensifica la difusión de los gases y nutrientes, supliendo constantemente los que han sido utilizados (Parker, 1981; Hiscock, 1983).

En el PNT la acción del oleaje es mucho mayor durante las estaciones secas por efectos de los veloces Alisios, pero no se sienten corrientes fuertes en

la superficie ni en el fondo (por lo menos hasta 40 m). En las estaciones húmedas la acción del oleaje decrece pero se presentan corrientes fuertes, una superficial (probablemente la contracorriente de Colombia) en dirección a la Guajira y otra de fondo en las ensenadas del PNT dirigiéndose al norte. Dos a tres meses después de haber finalizado la surgencia en abril, es común ver fragmentos de algas a la deriva o sobre el fono, principalmente de *Sargassum*; el fenómeno no se observa durante el primer período de afloramiento. Esto es el resultado de un proceso de deterioro en que la planta se va fragmentando hasta su destrucción parcial o total, después que ha liberado sus estructuras reproductivas. La actividad reproductiva comienza en muchas especies a mediados de abril-mayo (declinación de la surgencia-comienzo de las CSMA).

Puesto que en ambas estaciones climáticas se presentan movimientos del agua que favorecen la difusión de los gases y nutrientes, el factor movimiento del agua también se descarta como disturbador. Las observaciones en el PNT llevan a concluir que la intensa turbulencia que acompaña al afloramiento, sin duda alguna, contribuye a la talla excepcional que alcanzan las algas en este lugar. Ejemplo de ello son *Sargassum*, *Styopodium*, *Halymenia* y *Grateloupia*, cuyas tallas son de dos a cinco veces mayores que las que logran en otras localidades del Caribe.

Temperatura

De acuerdo a las observaciones, la temperatura parece ser el factor más importante en la regulación del crecimiento y la producción de las macroalgas en el PNT. Con relación a la vida en la tierra, la temperatura es, después de la luz, el componente ambiental más potente (Kinne, 1970). Günter (1957) afirma que la temperatura es el factor más importante en el control de la ocurrencia de la vida en el mar. Los cambios térmicos afectan el protoplasma directamente y así mismo alteran el ambiente físico y biológico. Temperaturas subóptimas limitan la productividad primaria (Kinne, 1970).

A causa del fenómeno de la surgencia, el ecosistema marino del PNT no puede ser considerado típicamente tropical, y más bien se ubica entre tropical y subtropical. La mayoría de las especies de macroalgas de áreas subtropicales o tendiendo a estas condiciones, muestran una tasa de crecimiento y productividad óptima entre 21 y 26°C como se muestra a continuación. Conover (1964) observó en algunas lagunas costeras de Texas que el crecimiento estacional de las algas era máximo en primavera y principios de verano, cuando la temperatura del agua fluctuaba entre 22 y 26°C. Mathieson y Dawes (1974) midieron fotosíntesis en cinco especies de *Eucheuma* de los cayos de Florida y encontraron que la tasa óptima estaba entre 21 y 24°C, temperaturas relativamente bajas si se comparan con el régimen estacional de temperaturas en donde ellas crecen. Al sur (Bahía Honda) y oeste (Anclote Key) de Florida, se presenta un florecimiento de buen número de especies (mayoría comunes al PNT) durante

invierno-primavera, cuando las temperaturas son las más bajas (B. Honda: 20-22°C; A. Key: 16-20°C Mathieson y Dawes, 1975). *Sargassum polyceratum* Montagne que es abundante en el PNT en el período de surgencia, desde la zona intermareal hasta los 15 m de profundidad, tiene una tasa de crecimiento máximo en Florida desde mediados de otoño hasta mediados de invierno, cuando las temperaturas fluctúan entre 18 y 25°C (Prince, 1980). En Hawaii, el desarrollo máximo del talo (incluyendo biomasa) de tres especies locales de *Sargassum* ocurrió en el período de temperaturas más bajas 22-25°C (Wreede, 1976). En Carolina del Norte, Schneider y Searles (1978) midieron un incremento de la biomasa de las macroalgas durante la primavera y verano (21-26°C) y concluyeron que la baja biomasa (si se compara con la de las latitudes más altas) refleja la naturaleza tropical-subtropical de la flora frente a esa costa. Lo mismo ocurre con la flora de Georgia, EUA (Searles, 1987). Es interesante anotar que aproximadamente el 60% de las especies de macroalgas de Carolina del Norte (Serales y Schneider, 1978) se hallan en el PNT.

El efímero esporófito de *Derbesia tenuissima* (DeNotier) Crouan, una especie del mediterráneo europeo que se encuentra entre las raíces de *Rhizophora mangle* en el PNT, solo aparece en el período de surgencia de enero-abril (Bula-Meyer y Schnetter, 1978). Cuando esta especie fue cultivada en el laboratorio, el esporófito apareció solamente cuando la temperatura fue de 24°C (Schnetter *et al.*, 1981), que es la temperatura promedio de las aguas que afloran durante la estación seca mayor. *Gracilaria tikvaiae* McLachlan, una especie común en los fondos arenosos entre 12 y 25 m de profundidad en el PNT, mostró un crecimiento máximo entre los 20-25°C en cultivos unialgales (van den Hoek, 1982). Los trabajos Searles (1984) y Yarish *et al.* (1984) demostraron que varias especies del este de los Estados Unidos, que también están presentes en el PNT, tuvieron un crecimiento máximo cuando la temperatura fue de 20-25°C.

La temperatura es el único factor físico que fluctúa en la misma proporción (6.7°C) y en el mismo intervalo (22.5-29.2°C) tanto en la superficie como en el fondo (22 m) en la ensenada de Nengüange (Bula-Meyer, 1987). Este comportamiento de la temperatura probablemente ocurre de la misma manera o muy parecida en todo el PNT debido a que las temperaturas superficiales son las mismas en un instante dado (obs. pers.), excepto en el extremo oriental del parque donde hay un ligero enfriamiento (Bula-Meyer, 1985). Este cambio coincide con la variación que experimenta la biomasa de las algas desde la zona intermareal hasta las profundidades límite de la vegetación (Bula-Meyer, 1985, 1987). El ascenso de la temperatura es la única condición, de las aquí analizadas, que muestra correlación con la disturbancia que ocurre en el PNT.

La variación anual de la temperatura del agua en el PNT fluctúa entre 5.5 y 6.7°C, con los valores más bajos entre 22 y 25°C. En el Caribe, tales temperaturas son solamente registradas para las costas colombiana y venezolana afectadas por afloramientos (ver Bula-Meyer, 1977). Las floras de estas áreas

de surgencia han estado adaptadas a condiciones de aguas relativamente frías por millones de años; más aún, la surgencia era más extensa y probablemente más intensa antes de que emergiera el istmo de Panamá. Parrish y Curtis (1982) demostraron que por lo menos desde el Eoceno (hace aprox. 46 millones de años) las surgencias han afectado el Caribe sur. Según estos autores, antes de formarse el istmo centroamericano, la surgencia se extendía por toda la costa colombiana. La presencia del istmo, desde finales del Mioceno a principios del Plioceno (hace aprox. 3.8 millones de años; Berggren y Hollister, 1974; Kaneps, 1979), trajo como consecuencia un relativo encajonamiento de las aguas y por lo tanto su calentamiento al suroeste del Caribe (ver Bula-Meyer, 1985). De ahí que el litoral Cartagena-Cabo Tiburón (Fig. 3) presenta las condiciones ambientales más favorables de Colombia para las comunidades corali-nas típicas del Caribe (Bula-Meyer, 1985). Del planteamiento presentado en este artículo, queda manifiesto que la temperatura parece ser el factor más importante, de cuya variación depende el crecimiento y productividad de las macroalgas del PNT. Su ascenso por encima de los 26°C parece ser la razón de la disturbancia. Sin embargo, esta hipótesis debe ser examinada mediante estudios metabólicos.

AGRADECIMIENTOS

Manifiesto mis agradecimientos a Leonor Botero, Sara Newball y Jaime Garzón por sus valiosas sugerencias a este artículo.

BIBLIOGRAFIA

- Berggren, W.A. y C.D. Hollister. 1974. Paleogeography, paleobiogeography and the history of circulation in the Atlantic Ocean. SEPM Special publ. 20: 126-186.
- Bula-Meyer, G. 1977. Algas marinas bénticas indicadoras de un área afectada por aguas de surgencia frente a la costa Caribe de Colombia. An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín, 9: 45-71.
- _____. 1985. Un núcleo nuevo de surgencia en el Caribe colombiano detectado en correlación con las distribuciones de las macroalgas. Boletín Ecotrópica, 12: 3-25.
- _____. 1987. Taxonomic and ecologic studies of a subtidal sand plain macroalgal community in the Colombian Caribbean. Tesis de Ph.D., Coll. Mar. Stud., Univ. Delaware, Newark, USA, 189 p.
- _____. 1990a. La macroflora marina del Caribe colombiano. En: Caribe colombiano. FEN Colombia, Bogotá: en prensa.
- _____. 1990b. Micro-macroalgas alelopáticas: biología, toxinas y significado ecofisiológico. Boletín Ecotrópica, 18: en prensa.
- _____. y R. Schnetter. 1978. Notas preliminares sobre el género *Derbesia* (Derbesiaceae, Caulerpales, Chlorophyceae) en las Costa Atlántica de Colombia. An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín, 10: 245-248.
- Conover, J.T. 1964. The ecology, seasonal periodicity, and distribution of benthic plants in some Texas lagoons. Bot. Marina, 7: 4-41.
- Corredor, I.E. 1977. Aspects of phytoplankton dynamics in the Caribbean Sea and adjacent regions. FAO Fish. Rep., 200: 101-104.

- _____. 1979. Phytoplankton response to low level nutrient enrichment through upwelling in the Colombian Caribbean Basin. *Deep-Sea Res.*, 26A: 731-741.
- DeBoer, J.A. 1981. Nutrients: 356-392. En Loban, C.S. y M.J. Wynne (ed.): *The biology of seaweeds*, Vol. 17. Botanical Monogr., Univ. California Press, Los Angeles, 786 p.
- Doty, M.S. 1971. Physical factors in the production of tropical benthic marine algae: 99-121. En Costlow, J.D. (ed.): *Fertility of the sea*, Vol I. Gordon and Breach Sci. Publ., New York, 308 p.
- Duarte, S.A. y A. Acero P. 1988. Hábitos alimentarios de los peces del género *Acanthurus* (Perciformes: Acanthuridae) en la región de Santa Marta (Caribe colombiano). *Rev. Biol. Trop.*, 36 (2B): 399-405.
- Durán, A. 1990. Algunos aspectos ecológicos de la agarófito *Gracilaria cornea* J. Agardh (Gracilariaceae, Rhodophyta) al sur de Santa Marta, Colombia. Tesis, Fac. Cienc. Mar, Univ. Bogotá, J.T.L., Bogotá, Colombia, 28 p.
- Gaines, S.D. y J. Lubchenco. 1982. A unified approach to marine plant-herbivore interactions. II. Biogeography. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 111-138.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and Sons, New York, 222 p.
- Günter, G. 1957. Temperature: 159-184. En Hedgepeth, J.W. (ed.): *Treatise on marine ecology and paleoecology*, Vol 67. Mem. Geol. Soc. Amer.
- Hiscock, K. 1983. Water movement: 58-96. En Earll, R. and D.G. Erwin (ed.): *Sublittoral ecology-The ecology of the shallow sublittoral benthos*. Clarendon Press, Oxford.
- Hoek, C. van den. 1982. World-wide latitudinal and longitudinal seaweed distribution patterns and their possible causes, as illustrated by the distribution of Rhodophyta genera. *Helgoländer Meeresunters*, 38: 227-257.
- Kaneps, A.G. 1979. Gulf Stream: velocity fluctuations during the late Cenozoic. *Science*, 204: 297-301.
- Kinne, O. 1970. Temperature, general introduction: 321-346. En Kinne, O. (ed.): *Marine ecology*, Vol I, part. I. John Wiley, New York, 681 p.
- Larkum, A.W.D. 1981. Marine primary productivity: 369-385. En Clayton, M. and R. King (ed.): *Marine botany, an australasian perspective*. Longman-Cheshire, Melbourne, 468 p.
- Lewis, S.M. 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs*, 56: 183-200.
- Mathieson, A.C. y C.J. Dawes. 1974. Ecological studies of Floridian *Euclima* (Rhodophyta, Gigartinales). II. Photosynthesis and respiration. *Bull. Mar. Sci.*, 24: 274-285.
- _____ y _____. 1975. Seasonal studies of Florida sublittoral marine algae. *Bull. Mar. Sci.*, 25: 46-65.
- Norris, J.N. y W. Fenical. 1982. Chemical defense in tropical marine algae: 417-431. En Rutzler K. y I.G. MacIntyre (ed.): *The Atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, I: Structure and communities*. Smiths. Contr. Mar. Sci., Vol. 12.
- Parker, H.S. 1981. Influence of relative water motion on the growth, ammonium uptake and carbon and nitrogen composition of *Ulva lactuca* (Chlorophyta). *Mar. Biol.*, 63: 309-318.
- Parrish, J.T. y R.L. Curtis. 1982. Atmospheric circulation, upwelling, and organic-rich rocks in the Mesozoic and Cenozoic eras. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 40: 31-66.
- Paul, V.J. y M.E. Hay. 1986. Seaweed susceptibility to herbivory: Chemical and morphological correlates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 33: 255-264.
- Prince, J.S. 1980. The ecology of *Sargassum pteropleuron* Grunow (Phaeophyceae, Fucales) in the waters off south Florida II. Seasonal photosynthesis and respiration of *S. pteropleuron* and comparison of its phenology with that of *S. polyceratum* Montagne. *Phycologia*, 19: 190-193.
- Ramírez, G. 1987. Características hidroquímicas y composición química de los sedimentos de la Bahía de Nenguange, Caribe colombiano. *An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín*, 17: 15-26.

- Schneider, C.W. y R.B. Searles. 1978. Stading crop of benthic seaweeds on the Carolina continental shelf. *Proc. Int. Seaweed Symp.*, 9: 293-301.
- Schnetter, R., B. Mohr, G. Bula-Meyer y G. seibold. 1981. Ecology, life history and DNA contents of sporophyte nuclei of *Debersia tenuissima* from the Caribbean coast of Colombia, *Proc. Int. seaweed Symp.*, 10: 357-362.
- Searles, R.B. 1984. Seaweed biogeography of the mid-Atlantic coast of the United States. *Helgoländer Meeresunters*, 38: 259-271.
- _____. 1987. Phenology and floristics of seaweeds from the waters of Georgia. *Northeast Gulf Sci.*, 9: 99-108.
- _____. 1987. Phenology and floristics of seaweeds from the waters of Georgia. *Northeast Gulf Sci.*, 9: 99-108.
- _____. y C. W. Schneider. 1978. A checklist and bibliography of North Carolina seaweeds. *Bot. Marina*, 21: 99-108.
- Wreede, R.E. 1976. The phenology of three species of *Sargassum* (Sargassaceae, Phaeophyta) in Hawaii. *Phycologia*, 15: 175-183.
- Yarish, C., A.M. Breeman y C. van den Hoek. 1984. Temperature, light, and photoperiod response of some northeast American and west European endemic rhodophytes in relation to their geographic distribution. *Helgoländer Meeresunters*, 38: 273-304.

Dirección del autor:

Departamento de Biología, Universidad del Magdalena, Apartado Aéreo 890, Santa Marta, Colombia.

