



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Ocupación de espacio por esponjas y otros componentes sésiles en arrecifes del Caribe colombiano en relación con la materia orgánica en suspensión

Magaly Elizabeth Ardila Reyes

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá, Colombia
2013

Ocupación de espacio por esponjas y otros componentes sésiles en arrecifes del Caribe colombiano en relación con la materia orgánica en suspensión

Magaly Elizabeth Ardila Reyes

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magister Scientiae en Biología

Director: Sven Zea, Ph.D.
Profesor Titular, Centro de Estudios en Ciencias del Mar – CECIMAR
Universidad Nacional de Colombia, Sede Caribe

Codirector: Luis Chasqui, M.Sc.
Investigador Adjunto, Programa de Investigación Biodiversidad y Ecosistemas Marinos
Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá, Colombia
2013

Agradecimientos

Este estudio fue posible gracias al conocimiento, la dirección y el apoyo constantes del profesor Sven Zea; al apoyo financiero del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR otorgado por el Programa de Biodiversidad y Ecosistemas Marinos, mediante la Beca No. 9 de 2012; a los equipos de trabajo de SIMAC y REDCAM por permitir el uso de la información; a las sugerencias y el apoyo de Luis Chasqui; a Carolina Jaramillo por el apoyo; a Alejandra Romero por compartir la información sobre la clorofila; a Lucía Jaramillo por la elaboración del mapa; a mi familia por la motivación y el apoyo incondicional; a Iveth por su ayuda con la bibliografía; y, a Juan David y a Jerónimo por la felicidad en mi vida y ceder nuestro tiempo compartido.

Resumen

En aquellos arrecifes coralinos que se desarrollan en aguas con relativamente altos niveles de material orgánico en suspensión y producción primaria, se ven favorecidas las algas y los animales sésiles filtradores como las esponjas. Adicionalmente, en situaciones en que los corales están sujetos a estrés y mortalidad, la alta o incrementada nutrificación y producción primaria también favorece a las esponjas, que pueden llegar a colonizar el espacio perdido por los corales e inicialmente ocupado por las algas. Para estudiar la ocupación del espacio entre corales, algas y las esponjas y determinar si hay relación entre la abundancia de esponjas y la cantidad de materia orgánica en suspensión disponible para filtrar, se analizó información secundaria de cobertura de los componentes del bentos y de variables ambientales de seis áreas del Mar Caribe colombiano, generada por el Sistema Nacional de Monitoreo de Arrecifes Coralinos en Colombia – SIMAC, la Red de Monitoreo de la Calidad de aguas Marinas y Costeras de Colombia – REDCAM, y por el sensor satelital “Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor” – SeaWiFS de la Administración del Aire y del Espacio – NASA de EEUU. El análisis espacial a dos escalas, general (Isla de San Andrés, Urabá Chocoano, Islas de San Bernardo, Islas del Rosario y Santa Marta-Tayrona) y local (Isla de San Andrés, Islas del Rosario y Santa Marta-Tayrona), empleando gráficos y regresiones simples confirmó solo a nivel local el favorecimiento de las esponjas en lugares con mayor disponibilidad de alimento en suspensión y menor cobertura de corales. Un análisis temporal de nivel espacial local en dos aproximaciones (gráfico y análisis de varianza de medidas repetidas) no mostró cambios importantes en la cobertura de esponjas desde 1998, ni relación entre cambios de cobertura de corales y de esponjas; las tendencias temporales mostraron que las diferencias en cobertura de esponjas ya existían desde antes de que comenzara el monitoreo.

Palabras clave: Esponjas, Corales, SIMAC, Caribe colombiano, Material orgánico suspendido

Abstract

On those coral reefs which thrive in waters with relatively high levels of suspended organic material and primary production, algae and sessile filter-feeding animals such as sponges are favored. In addition, in situations in which corals are subjected to stress and mortality, the high or increased nutrification favors sponges, which may colonize the space lost by corals and initially occupied by algae. To study the space occupation among corals, algae and sponges, and determine if there is a relationship between sponge abundance and the amount of suspended organic matter available for filtration, secondary information of benthic cover components and of environmental variables from six areas of the Colombian Caribbean Sea, was analyzed, available from the “Sistema Nacional de Monitoreo de Arrecifes Coralinos en Colombia” – SIMAC, the “Red de Monitoreo de la Calidad de aguas Marinas y Costeras de Colombia” – REDCAM, and by the satellite Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor – SeaWiFS from the US National Aeronautics and Space Administration – NASA. The spatial analysis carried out at two scales, general (San Andrés Island, Gulf of Urabá, San Bernardo Islands, Rosario Islands, and Santa Marta-Tayrona), and local (San Andrés Island, Rosario Islands and Santa Marta-Tayrona), employing graphs and simple regression confirmed only at the local level the favoring of sponges in places with greater availability of food in suspension and lower coral cover. A temporal analysis at the local spatial level with two approaches (graphic and repeated measures analysis of variance) showed neither important changes in sponge cover since 1998, nor a relationship between changes in coral and sponge cover; the temporal trends showed that the differences in sponge cover were well established before the beginning of the monitoring.

Keywords: Sponges, Corals, SIMAC, Colombian Caribbean, Suspended organic matter

Contenido

Resumen

Abstract

Lista de Abreviaturas

Introducción

1. Metodología

1.1 Adquisición de la información

1.1.1 SIMAC

1.1.2 REDCAM

1.1.3 Sea-WiFS

1.2 Área de estudio

1.3 Análisis de la información

1.3.1 Análisis espacial

- Nivel general

Esquema de profundidad para la cobertura de corales, algas y esponjas

Relación entre los componentes bentónicos

Relación de la cobertura de esponjas con las variables estudiadas

- Nivel local

Relación de las coberturas de esponjas y corales con las variables estudiadas

1.3.2 Análisis temporal

- Cambio de la cobertura de corales y esponjas
- Análisis gráfico

- Análisis de varianza de medidas repetidas

2. Resultados

2.1 Análisis espacial

2.1.1 Nivel general

- Esquema de profundidad para la cobertura de corales, algas y esponjas
- Relación entre los componentes bentónicos
- Relación de las esponjas con las variables estudiadas

2.1.2 Nivel local

- Relación de las esponjas y corales con las variables estudiadas

2.2 Análisis temporal

2.2.1 Cambio de la cobertura de corales y esponjas

- Análisis gráfico
- Análisis de varianza de medidas repetidas

3. Discusión

3.1 Análisis espacial general

3.2 Análisis espacial local

3.3 Análisis temporal

4. Conclusiones

5. Anexo A

6. Bibliografía

Lista de Abreviaturas

Abreviatura	Localidad	SIMAC	REDCAM
ALC	Alcantarillado		*
BBS	Boya 2 - Bahía de Santa Marta		*
BCR	Banco de coral		*
CHE	Bahía Chengue	*	*
Cl-a	Clorofila <i>a</i>		
CON	Bahía Concha		*
COV	Bahía El Cove		*
CRA	Caño Ratón		*
CRT	Caño Ratón		*
EMI	Emisario	*	
EOC	Emisario 8		*
FBQ	Frente a Boquerón		*
FSH	Frente Sharky		*
GAY	Bahía Gayraca	*	
GRA	Ensenada Granate	*	
IGR	Isla Grande		*
IGU	Iguana	*	
IPM	Isla Palma		*
ISA	Isla de San Andrés	*	
ISB	Islas de San Bernardo	*	
ISR	Islas del Rosario	*	
IST	Islote		*
MRO	El Morro	*	*
OCE	Oceanario		*
PAV	Isla Pavitos	*	
PBT	Punta de Betín	*	*
PCA	Playa Capurganá		*
PTR	Playa Trigana		*
REDCAM	Red de Vigilancia para la Conservación y Protección de las Aguas Marinas y Costeras de Colombia		
SAL	Salinidad		
SeaWiFS	Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor		
SIMAC	Sistema Nacional de Monitoreo de Arrecifes Coralinos en Colombia	*	
SMR	Santa Marta	*	
SMR-TAY	Santa Marta-Tayrona	*	
TSS	Sólidos Suspendidos Totales	*	*

TAY	Tayrona	*
TRA	Transparencia	
TES	Isla Tesoro	*
UCH	Urabá chocoano	*
WLF	WildLife	*

Introducción

Los arrecifes de coral presentan su máximo desarrollo en aguas tropicales claras, cálidas, oligotróficas, bien oxigenadas, y con salinidad relativamente alta (Kleypas *et al.*, 1999; Díaz *et al.*, 2000; Sheppard *et al.*, 2009). No obstante, también lo hacen en condiciones subóptimas donde hay aguas menos saladas, con mayores niveles de materia orgánica en suspensión, mayor carga de nutrientes, y una mayor producción primaria (Werding y Sánchez, 1989; Kleypas, 1996; Sheppard *et al.*, 2009). En esas condiciones se favorece el desarrollo de algas y organismos filtradores bentónicos como los tunicados, los bivalvos, y especialmente las esponjas, que entonces tienen una mayor representatividad en términos de ocupación del espacio y de biomasa (Zea, 1993; Alcolado, 1999). Las esponjas se alimentan filtrando del agua principalmente picofitoplancton y bacterias (Reiswig, 1974, 1975), aunque también aprovechan materia orgánica disuelta (Reiswig, 1981; de Goeij *et al.*, 2013) y reciben insumos de endosimbiontes fotosintéticos (Erwin y Thacker, 2008).

De hecho, en el Caribe se ha mostrado de manera correlativa que las poblaciones de esponjas aumentan su abundancia de acuerdo con la cantidad de material alimentario disponible, especialmente el proveniente de descargas continentales y antropogénicas (Rose y Risk, 1985; Zea, 1993; Zea, 2001). También en Australia se ha visto la importancia de factores ambientales como la disponibilidad de nutrientes que influyen en gradientes de diversidad y abundancia locales para estos organismos (Hooper *et al.*, 2002). De manera similar, la cobertura de algas aumenta cuando incrementa la disponibilidad de nutrientes por descargas de aguas residuales (Pastorok y Bilyard, 1985; Fabricius, 2005); en contraste, los corales se ven afectados negativamente por el enriquecimiento de nutrientes (Pastorok y Bilyard, 1985; Hawker y Connell, 1989), lo que resulta por lo general en cantidades de coberturas de coral más bajas en localidades cercanas a la fuente de

nutrientes (Rose y Risk, 1985; Tomascik y Sander, 1987; Tomascik, 1991; Fabricius *et al.*, 2005; Cleary *et al.*, 2006, Costa *et al.*, 2008; Golbuu *et al.*, 2008; Hennige *et al.*, 2010).

Actualmente los arrecifes de coral de todo el mundo enfrentan un proceso de degradación que inició desde hace siglos, y que se ha agudizado en las últimas tres décadas (Pandolfi *et al.*, 2003). Múltiples causas, tanto de origen natural como antropogénico, producen estrés y muerte de colonias coralinas, entre las que se encuentran tormentas y huracanes (López-Victoria y Zea, 2004), contaminación (Pastorok y Bilyard, 1985; Klaus *et al.*, 2007; Lapointe *et al.*, 2010), sedimentación (Rogers, 1990; Mohamed, 2007; Ryan *et al.*, 2008), sobrepesca (Hughes, 1994; McClanahan, 1997; Jackson *et al.*, 2001; Wilson *et al.*, 2010; Jupiter *et al.*, 2012; O'Leary *et al.*, 2012) y cambio climático (Hughes *et al.*, 2003; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). Generalmente, estas fuentes de estrés no actúan de manera individual, sino que operan en una combinación de amenazas (Spalding *et al.*, 2001).

Uno de los signos de cambio de los arrecifes es la disminución de la cobertura de coral, la cual ha sido ampliamente documentada alrededor del mundo. Varios autores han evidenciado el cambio de estado de los arrecifes entre la dominancia original de los corales por la de las algas como resultado de la combinación de factores como la sobrepesca de peces herbívoros, los factores climáticos, las enfermedades y la adición de nutrientes (Done, 1992; Hughes, 1994; Rogers y Miller, 2006; Ledlie, 2007). De otra parte, el incremento en la productividad de las aguas por exceso de descargas continentales cargadas de nutrientes parece generar un favorecimiento de las esponjas (Rose y Risk, 1985; Zea, 1993; Alcolado, 1999; Zea, 2001; Cháves-Fonnegra *et al.*, 2007) en términos de aumento de su abundancia. Este incremento se da hasta cierto punto, pues cuando la cantidad de materia orgánica en suspensión es demasiado alta (muy cerca a la fuente de origen de las descargas de nutrientes) las esponjas ya no se ven favorecidas (Alcolado, 1999; Cháves-Fonnegra *et al.*, 2007).

Paralelamente, y en cierta medida con independencia de la nutrificación de las aguas, en lugares donde han muerto los corales y además hay sobrepesca de peces herbívoros, las esponjas también se ven beneficiadas; al desaparecer también los depredadores de esponjas, éstas terminan ganándole espacio a los corales, de tal forma que actualmente son uno de los componentes mayoritarios de los arrecifes del Caribe (Pawlik, 2011).

Con el objetivo de conocer el estado de salud y la dinámica de los ecosistemas arrecifales colombianos, en 1998 el Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives de Andrés” (INVEMAR) creó el Sistema Nacional de Monitoreo de Arrecifes Coralinos en Colombia (SIMAC) (Garzón-Ferreira *et al.*, 2002). Es así como durante los últimos 14 años se ha obtenido información primaria sobre estos ecosistemas en el Caribe y el Pacífico colombianos. Con base en esa información, se buscó confirmar o refutar el modelo general del favorecimiento de las esponjas en condiciones de mayor e incrementada nutrificación y productividad primaria, en seis áreas del Caribe colombiano. Para ello, (1) se comparó la ocupación del espacio de los principales componentes bentónicos, con énfasis en las esponjas, contrastando a gran escala entre seis áreas arrecifales del Caribe colombiano, en relación con variables asociadas con la productividad de las aguas circundantes; (2) se exploró la relación entre la cobertura de esponjas y el nivel general de productividad primaria de las aguas circundantes a nivel local; y (3) se analizó la dinámica de cambio en la utilización del espacio por las esponjas y corales, identificando las posibles variables asociadas.

1. Metodología

Este estudio se realizó con base en información secundaria obtenida a partir de diferentes fuentes, el Sistema Nacional de Monitoreo de Arrecifes Coralinos en Colombia – SIMAC, la Red de Vigilancia para la Conservación y Protección de las Aguas Marinas y Costeras de Colombia – REDCAM; y el satélite Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor – SeaWiFS. Se obtuvieron datos sobre cobertura de corales, algas y esponjas de cinco áreas monitoreadas por el SIMAC en el Caribe, además de información sobre tres variables fisicoquímicas registradas en REDCAM (sólidos suspendidos totales (TSS, de sus siglas en inglés) y salinidad (SAL)) y SIMAC (TSS, SAL y transparencia (TRA)), y una variable biológica clorofila *a* (Cl-*a*) captada por el sensor SeaWiFS. Aunque ninguna de estas variables es una indicadora directa de la cantidad de materia orgánica particulada y disuelta en suspensión disponible para los filtradores bentónicos como las esponjas, se emplearon como posibles indicadores indirectos. Relativamente bajas salinidades, bajas transparencia y altos valores de sólidos suspendidos totales se tomaron como indicadores de descargas continentales, que se asumen contienen material orgánico particulado disponible para los filtradores. En general, los porcentajes de material orgánico particulado en mediciones de TSS en aguas costeras varían entre 9,1 y 98,6 % (Rodríguez-Ramírez y Garzón-Ferreira, 2003), y en aguas oceánicas entre 1 y 5 % (Bader, Hood y Smith, 1960). Igualmente, altos valores de clorofila *a* se asumieron asociados a altas biomásas de fitoplancton susceptibles de ser filtrados (Delgado y Marín, 2006). Para ver el comportamiento de los componentes bentónicos y su relación con las variables de interés se efectuó un análisis espacial a dos escalas (general y local) y un análisis temporal.

1.1 Adquisición de la información

1.1.1 SIMAC

A partir de la información recolectada por el Sistema Nacional de Monitoreo de Arrecifes Coralinos en Colombia del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives de Andrés” –INVEMAR- se obtuvieron datos cuantitativos del porcentaje de cobertura de corales, algas y esponjas correspondientes a seis de las áreas geográficas que vienen siendo monitoreadas anualmente desde 1998 (Tabla 1); para efectos de este estudio, se considera como un área SMR-TAY.

Tabla 1. Áreas geográficas en el Caribe colombiano y años de monitoreo del SIMAC. SMR=Bahía de Santa Marta; TAY=Parque Nacional Natural Tayrona; ISR=Islas del Rosario; ISB=Islas de San Bernardo; UCH=Urabá Chocoano e ISA=Isla de San Andrés.

Monitoreo	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011
SMR	*	*				*	*	*						
TAY	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
ISR	*	*		*	*	*	*		*		*	*	*	*
ISB					*	*	*		*		*	*	*	*
UCH					*	*	*		*					*
ISA	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

El diseño experimental del SIMAC se basa en el muestreo anual de cada uno de los cinco transectos permanentes, ubicados en parcelas a tres niveles de profundidad (somero=1,5-7 m, medio=9-13 m y profundo=15-19 m) en las estaciones de cada una de las áreas geográficas (Figura 1; Tablas 1-3). Según el SIMAC, el procedimiento de muestreo consiste en ubicar una cuerda en línea recta entre las estacas que sirven como guía para colocar una cadena liviana siguiendo el contorno del fondo. La cobertura de los componentes sésiles del sustrato se estima a partir del método de intersección continua, contando los eslabones que recubren cada componente (Garzón-Ferreira *et al.*, 2002) (Figura 2). Las categorías de sustrato consideradas en este estudio (y empleadas en los monitoreos del SIMAC), sus formas de crecimiento y código se muestran en la Tabla 2.

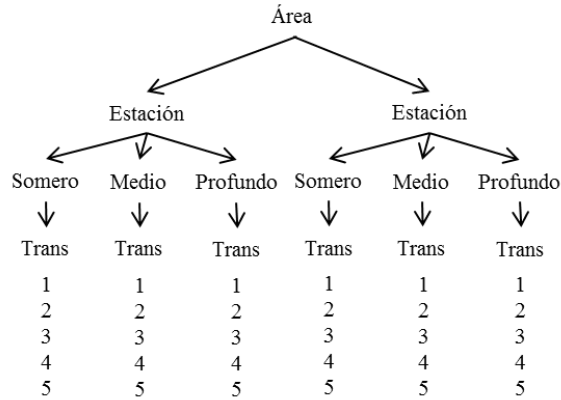


Figura 1. Diseño experimental del monitoreo de la cobertura de corales, algas y esponjas en las áreas geográficas establecidas por el SIMAC. Profundidad: somero (1,5-7 m), medio (9-13 m) y profundo (15-19 m). Trans = Transecto.

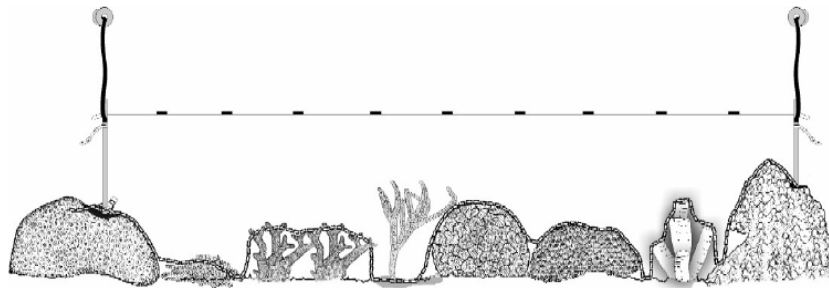


Figura 2. Esquema de un transecto (10 m de largo) permanente instalado en la estación arrecifal y posición de la cadena a lo largo del transecto para estimar la cobertura de organismos sésiles (Garzón-Ferreira *et al.*, 2002).

Tabla 2. Categorías del sustrato arrecifal sésil consideradas en este estudio y las formas de crecimiento que engloba cada una (modificado de Garzón-Ferreira *et al.*, 2002).

Categoría	Forma de crecimiento
Algas	Tapetes (aparición frondosa o fialmentosa pero < 1 cm de altura)
	Frondosas (<i>Lobophora</i> , <i>Caulerpa</i> , <i>Sargassum</i> , <i>Dictyota</i> > 1 cm de altura)
	Calcáreas erectas (<i>Halimeda</i> , <i>Amphiroa</i> , <i>Jania</i>)
	Calcáreas incrustantes (<i>Porolithon</i> , <i>Peyssonnelia</i>)
Corales pétreos	Masivos (<i>Montastrea</i> , <i>Diploria</i> , <i>Colpophyllia</i> , <i>Siderastrea</i>)
	Incrustantes (<i>Mycetophyllia</i> , <i>Agaricia</i> , <i>Diploria clivosa</i>)
	Ramificados (<i>Acropora</i> , <i>Porites porites</i>)
	Foliáceos (<i>Agaricia</i> , <i>Leptoseris</i>)
Esponjas	Milepóridos (<i>Millepora</i>)
	Incrustantes (<i>Cliona</i>)
	Erectas (<i>Aplysina</i> , <i>Agelas</i> , <i>Xestospongia</i>)

Tabla 3. Organización y distribución de las áreas de monitoreo en el Caribe consideradas en este estudio hasta el año 2011. s=somero (1,5-7 m), m=medio (9-13 m), p=profundo (15-19 m) (modificado de Garzón-Ferreira *et al.*, 2002).

Área	Estación	Parcela	Latitud Norte	Longitud Oeste	Transectos
Isla de San Andrés SAI	Iguana IGU	s	12°30'1.5''	81°44'0''	15
		m	12°30'3.6''	81°44'19.2''	
		p	12°30'05.2''	82°44'03.0''	
	Wild Life WLF	s	12°30'47.28''	81°43'52.44''	15
		m	12°30'42.66''	81°43'57.9''	
		p	12°30'47.8''	81°43'57.8''	
Emisario EMI	m	12°34'7.32''	81°43'32.88''	10	
Parque Tayrona TAY	Chengue1 CHE1	s-m-p	11°19'32.2''	74°7'42.1''	15
	Chengue2 CHE2	s-m-p	11°19'47.5''	74°7'43''	15
Santa Marta SMR	El Morro MRO	m	11°14'56.50"	74°13'54.70"	5
	Punta de Betín PBT	m	11°14'59.60"	74°13'15.20"	5
	Granate GRA	m	11°17'45.20"	74°11'34.00"	5
	Gayraca1 GAY1	m	11°20'21.40"	74°6'43.00"	5
	Gayraca2 GAY2	m	11°19'52.90"	74°7'1.00"	5
	Islas del Rosario ISR	Pavitos PAV	s-m-p	10°10'29.5''	75°46'14.3''
Tesoro TES		s-m-p	10°14'3.1''	75°44'47.2''	15
La Coca		m-p	10°10'15.20''	75°47'19.90''	10
Islas de San Bernardo ISB	Ceycen 1	s	9°42'19.9''	75°51'58.1''	3
	Ceycen 1	m	9°42'21''	75°51'57''	3
	Mangle 1	s	9°46'38.7''	75°47'7.4''	3
	Mangle 2	m	9°46'46''	75°47'8''	3
	Minalta	S	9°47'26.1''	75°55'24.2''	3
	Tiosolda	m	9°49'19''	75°53'27''	3
Uraba Chocoano UCH	Aguacate	s	8°37'0.2''	77°19'36.7''	3
	Capurganá1	s	8°38'20.4''	77°20'40.8''	3
	Capurganá2	m	8°38'31.4''	77°20'10.5''	3
	Cabo Tiburón1	m	8°40'19.8''	77°21'24''	3
	Cabo Tiburón2	s	8°40'13.5''	77°21'31.2''	3
	Sapzurro SAP	m	8°39'43.7''	77°20'10.5''	3

1.1.2 REDCAM

Parte de la información de las variables fisicoquímicas consideradas en este estudio fue proporcionada por la Red de Vigilancia para la Conservación y Protección de las Aguas Marinas y Costeras de Colombia – REDCAM del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives de Andrés” –INVEMAR, la cual corresponde a un programa de carácter interinstitucional y una herramienta para la gestión y toma de decisiones del Ministerio del Ambiente y Desarrollo Sostenible, así como de las Corporaciones Autónomas Regionales con injerencia costera, y en general del Sistema Nacional Ambiental – SINA, en temas de contaminación marina-costera (INVEMAR-REDCAM, 2013). Se obtuvieron datos cuantitativos de SAL y TSS para 18 estaciones cercanas a las estaciones de monitoreo del SIMAC (Tabla 4), los

cuales corresponden a la temporada seca y a la lluviosa; los métodos empleados para medir estas dos variables son explicados en Garay-Tinoco *et al.* (2003).

Tabla 4. Estaciones de monitoreo del REDCAM en el Caribe colombiano correspondientes a los valores de salinidad y sólidos suspendidos totales consideradas en este estudio hasta el año 2012.

Área	Estación	Latitud Norte	Longitud Oeste
Isla de San Andrés SAI	Alcantarillado ALC	12°34'29.57"	81°43'28.43"
	Bahía El Cove COV	12°31'40.58"	81°43'44.66"
	Frente Sharky's FSH	12°30'3.09"	81°43'55.00"
Islas de San Bernardo ISB	Frete a Boquerón FBQ	9°41'48.61"	75°42'39.48"
	Isla Palma IPM	9°44'6.70"	75°44'59.92"
	Islote IST	9°47'13.82"	75°51'51.38"
Islas del Rosario ISR	Banco de Coral BCR	10° 9'31.68"	75°45'0.36"
	Isla Grande IGR	10°11'12.30"	75°44'9.05"
	Caño Ratón CRT	10°10'48.15"	75°45'18.40"
	Oceanario OCE	10°10'40.20"	75°46'18.10"
Santa Marta SMR	Morro MRO	11°15'20.30"	74°13'56.61"
	Punta de Betín PBT	11°15'8.28"	74°13'26.51"
	Bahía de Santa Marta BBS	11°14'58.77"	74°13'14.06"
	Emisario EOC	11°15'39.20"	74°13'17.72"
Parque Tayrona TAY	Bahía Chengue CHE	11°19'47.03"	74° 8'1.26"
	Playa Bahía Concha CON	11°18'20.19"	74° 9'37.55"
Uraba Chocoano UCH	Playa Capurganá PCA	8°38'1.39"	77°20'13.77"
	Playa Trigana PTR	8°22'34.15"	77° 6'32.90"

1.1.3 Sea-WiFS

El Sea-viewing Wide Field of view Sensor (SeaWiFS) proporciona datos cuantitativos sobre las propiedades bio-ópticas del océano a nivel global, para lo cual, el proyecto SeaWiFS desarrolla y opera un sistema de datos de investigación que procesa, calibra, valida, archiva y distribuye los datos recibidos de un sensor de color de los océanos que orbita alrededor de la Tierra en el satélite OrbView-2. Los datos sobre *Cl-a* fueron descargados de las bases de datos disponibles en SeaWiFS (2013), con un promedio semanal desde septiembre de 1997 hasta diciembre del 2010. Las imágenes Nivel L3 se descargaron en formato HDF en una grilla regular equidistante con

proyección cilíndrica de 360°, con una resolución de 9,28 km. El algoritmo básico GSFC usado para el cálculo de la clorofila fue descrito en O'Reilly (1998).

Los datos fueron recortados para la cuenca Colombia en la localización 8°18' N y 71°85' W, se les aplicó una transformación logarítmica para eliminar el efecto de la costa. Los errores que aún conserva la transformación, por efecto de los procesos costeros, se consideran constantes en el tiempo, por lo que es posible usarlos y analizar su variabilidad temporal. Además, la *Cl-a* medida por el sensor remoto a nivel mundial ha sido mostrada como asimétrica y por eso la transformación logarítmica la acerca a la normalidad (Nezlin, 2008). Estos datos fueron procesados en el programa MATLAB 10. Los datos incluidos en este estudio corresponden a puntos cercanos a las áreas de monitoreo del SIMAC, los cuales se obtuvieron promediando el valor de 16 puntos alrededor de la coordenada principal (la distancia entre cada punto es de 9 km); es decir, que es un promedio de 36 km alrededor de la coordenada de interés (Romero, 2013).

1.2 Área de estudio

Dentro de la gran variedad de ecosistemas marinos y costeros tropicales que existen en las costas del Caribe colombiano (Botero *et al.*, 2000) se encuentran las cinco áreas coralinas estudiadas en este trabajo: Islas de San Bernardo (ISB), Islas del Rosario (ISR), Urabá Chocoano (UCH), Santa Marta-Tayrona (SMR-TAY) e Isla de San Andrés (ISA) (Figura 3). A nivel general y de acuerdo con la posición de la desembocadura del río Magdalena, las tres primeras áreas pertenecen a la zona suroeste, que se extiende desde el Golfo de Urabá en límites con Panamá hasta la desembocadura del río Magdalena, y cuyas condiciones son típicas de los mares tropicales mientras que SMR pertenece a la zona noreste, que comprende desde el oriente de la desembocadura del río Magdalena hasta la punta de la península de la Guajira, con condiciones oceanográficas estacionales similares a las de aguas subtropicales (Tabla A) (Botero y Álvarez-

León, 2000). De otro lado, ISA es una isla oceánica de origen volcánico ubicada en el Caribe occidental colombiano. Una caracterización geomorfológica, oceanográfica y climatológica para cada área fue realizada por Ward-Taylor (2013).

Tabla 5. Características del Caribe colombiano, al suroeste y noreste de la desembocadura del río Magdalena (Botero y Álvarez-León, 2000).

Característica	Zona suroeste	Zona noreste
Plataforma continental	Lejos	Cerca
Topografía de la costa	Plana con bajas elevaciones	Abrupta con elevaciones hasta de 5775 msnm
Precipitación promedio	Alrededor de 800 mm durante la estación seca y 1200 mm durante la estación húmeda	Menos de 200 mm durante la estación seca y alrededor de 500 mm durante la estación húmeda
Descargas de ríos	Magdalena, Atrato y Sinú (todo el año)	Pequeña, ríos estacionales
Surgencia y/o descarga	Descarga principalmente durante la estación lluviosa	Surgencia durante la estación seca
Clima	Semi-árido y semi-húmedo	Seco-árido
Temperatura de la superficie del agua	Cálida, tropical (>28°C), poca variación estacional	Fría (°C), cambios estacionales drásticos
Promedio de la salinidad del agua de mar	≤35 ppt	≥36 ppt
Arrecifes de coral y lechos de pastos marinos	Bien desarrollado, hasta 50 m de profundidad	Restringidos y poco desarrollados, bajo los 20-20 m de profundidad

Considerando su localización y las condiciones ecológicas de las estaciones, estas fueron clasificadas en tres regiones de acuerdo con Garzón-Ferreira *et al.* (2010): a) la costa principal con arrecifes franjeantes a lo largo de costas metamórficas o volcánicas (SMR-TAY y UCH); b) arrecifes que crecen sobre la plataforma continental rodeando el exterior de la costa de las islas (ISR e ISB); y c) el complejo arrecifal oceánico del Archipiélago de San Andrés (ISA). Los mismos autores realizaron una descripción general de las condiciones ambientales y las características ecológicas de la mayoría de los arrecifes de coral en cada una de las estaciones de monitoreo. A nivel general, se buscó relacionar la productividad de las aguas circundantes a cada área con su abundancia de esponjas, contrastando por ejemplo San Andrés como área oceánica con

las áreas continentales con aguas más productivas, al igual que al interior de las aguas continentales, en relación con la cercanía a las grandes fuentes de descarga continental o de surgencia costera.

Para efectos de un análisis a nivel local, se seleccionaron las áreas ISA, ISR y SMR-TAY debido a la ubicación geográfica de las estaciones, que se encuentran por lo menos parcialmente alineadas respecto a una fuente de emisión de material orgánico particulado. En ISA, las estaciones estudiadas están ubicadas en el costado occidental de la isla, donde queda situado el sistema principal de vertimiento masivo de aguas residuales domésticas. Hasta 2007 las aguas se vertían desde una tubería directamente en la costa, y a partir de 2007 se emiten desde un emisario submarino que llega al mar a través de una tubería de 20'' con longitud total de 473 m (430 m submarinos), a una profundidad máxima de 20 m y con capacidad de vertimiento de 300 a 380 L/s (León-Rubriche *et al.*, 2010). También existe otro punto de vertimiento difuso de aguas residuales locales al sur del emisario submarino, El Cove (Chaves-Fonnegra *et al.*, 2007) que arroja las aguas servidas sin ningún tipo de tratamiento (Figura 3). La estación Emisario (EMI) se encuentra ubicada en cercanías del punto principal de descarga de aguas residuales; comprende dos subestaciones establecidas en un estrato de profundidad media (10 m), y es una de las que presenta menor promedio de cobertura de corales pétreos en la isla entre 1998 y 2002 (Herrón, 2002). Las otras dos estaciones, WLF e IGU están ubicadas progresivamente a mayor distancia de la fuente principal y otras fuentes difusas de aguas residuales.

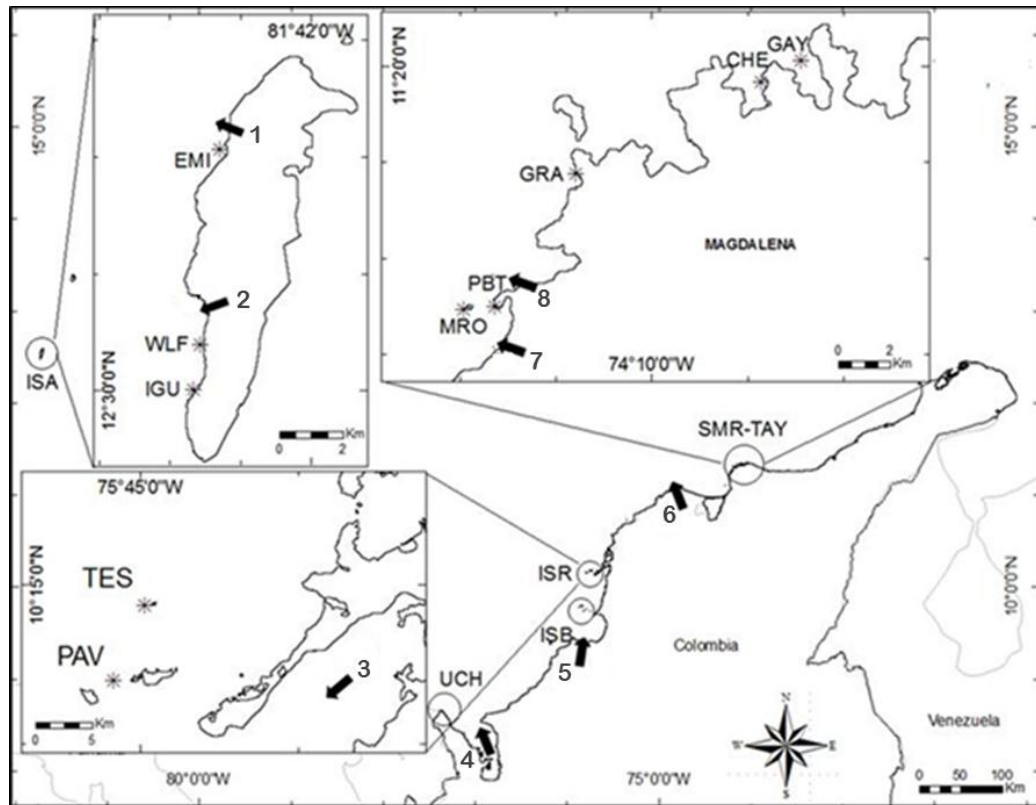


Figura 3. Áreas de monitoreo (círculo) con sus estaciones (estrella) y fuentes de emisión de materia orgánica (flecha). ISA-Isla de San Andrés, ISB-Islas de San Bernardo, ISR-Islas del Rosario, SMR-TAY-Santa Marta y Tayrona, UCH-Urabá chocoano, EMI-Emisario, IGU-Iguana, WLF-WildLife, PAV-Pavitos, TES-Tesoro, MRO-Morro, PBT-Punta Betín, GRA-Granate, CHE-Chengue, GAY-Gayraca, (1)-Emisario submarino ISA, (2)-El Cove, (3)-Pluma del Canal del Dique, (4)-Pluma del río Atrato, (5)-Pluma del río Sinú, (6)-Pluma del río Magdalena, (7)-Pluma del río Manzanares, (8)-Emisario submarino SMR. Mapa elaborado por L. Jaramillo.

El archipiélago ISR tiene una de las formaciones de coral continentales más grandes y mejor desarrolladas de Colombia (Botero *et al.*, 2000). La corriente predominante es la contracorriente Panamá-Colombia, que fluye hacia el noreste siguiendo el contorno de la costa cargada de material nutritivo y bañando el archipiélago durante la época de lluvias. El área también se ve afectada por el delta del Canal del Dique en la bahía de Barbacoas (Botero *et al.*, 2000) y por la pluma del río Magdalena que durante la época seca, al debilitarse el efecto de la contracorriente Panamá-Colombia y por efecto de los vientos alisios junto con la corriente del Caribe, llevan la mancha de sedimentos suspendidos en aguas superficiales en dirección noreste-suroeste (Pujos *et al.*, 1986; Botero y Álvarez-León, 2000). Se consideraron las estaciones PAV y TES (Figura 3), ubicadas

respectivamente al sur y al norte del archipiélago, asumiéndose que PAV recibe una relativa mayor oferta de alimento en suspensión acarreado por la contracorriente Panamá-Colombia.

En el área SMR-TAY se encuentran las principales formaciones de coral de la zona noreste del país (Botero *et al.*, 2000); estos arrecifes costeros sufren afectación por actividades antropogénicas principalmente por el aporte de material particulado (nutrientes, contaminantes y sedimentos) desde el lado suroccidental del área, proveniente de los ríos que tienen origen en la Sierra Nevada de Santa Marta, así como la descarga de aguas servidas del sistema de vertimiento de aguas residuales de la ciudad de Santa Marta a partir de 2002, cuya boca se encuentra ubicada al suroccidente de la bahía de Taganga en el sector del Boquerón a 56 m de profundidad (Márquez, 1982; Botero *et al.*, 2000; Metroagua, 2013) (Figura 3). Dos fenómenos oceanográficos condicionan ésta área, la contracorriente Panamá-Colombia que lleva aguas del río Magdalena cuando los vientos alisios son débiles, y el fenómeno de surgencia local producido por la “brisa” tierra-mar (Márquez, 1982) desde cerca al Cabo de la Aguja hasta Punta Gloria (Ward-Taylor, 2013). Las estaciones consideradas fueron MRO, PBT, GRA, CHE y GAY (Figura 3). MRO y PBT se encuentran en el área de influencia directa de las descargas continentales y residuales y fuentes de materia orgánica en suspensión, mientras que GRA, CHE y GAY se encuentran progresivamente a mayor distancia hacia el nororiente, dirección en la que fluyen las corrientes durante buena parte del año.

1.3 Análisis de la información

Las variables bióticas que se tuvieron en cuenta fueron los porcentajes de cobertura total de algas, corales duros (en adelante corales) y esponjas en las cinco áreas del Caribe colombiano mencionadas (ver Abreviaturas y Tabla 3). Se consideraron como unidades básicas los valores de cobertura de cada grupo para cada uno de los transectos. A partir de estos valores se calcularon

promedios de porcentaje de cobertura y sus desviaciones estándar, dependiendo de la pregunta. La cantidad de datos por año estuvo entre seis y 15, con un promedio de 10,3.

Como variables indicadoras de la cantidad de material orgánico en suspensión y producción primaria, se tomaron la concentración de *Cl-a* (mg/m^3) y los TSS (mg/l). La SAL (UPS) también se analizó, como un indicador indirecto de influencia de la escorrentía continental, que acarrea nutrientes y aumenta la producción primaria. La transparencia (TRA), que también es un indicador indirecto de la producción, solamente se incluyó en el análisis local para SMR porque no se obtuvo información suficiente para las demás estaciones. Aquí también se consideraron los promedios y las desviaciones estándar de cada variable, para la *Cl-a* se contó con promedios mensuales para cada año, mientras que para los TSS y SAL obtenidas en REDCAM los valores correspondieron a la época seca y/o lluviosa (siendo estos por lo tanto uno o dos datos); así mismo, los colectados por SIMAC para TSS, SAL y TRA estuvieron entre tres y 51 datos por año (en promedio 33,1).

1.3.1 Análisis espacial

▪ Nivel general

Esquema de profundidad para la cobertura de corales, algas y esponjas

Para hacer un análisis espacial a gran escala se construyeron bases de datos con información de cada área geográfica sobre estación, profundidad y porcentaje de cobertura de tres componentes sésiles (corales, algas y esponjas) para los transectos. Inicialmente se obtuvo un solo valor de cobertura de cada componente en cada transecto promediando todos sus valores en la serie temporal. Luego se obtuvieron los valores promedio por área, por separado para cada nivel de profundidad (somero, medio y profundo, combinando todos los transectos y estaciones), para hacer comparaciones gráficas de las coberturas de los componentes entre las áreas.

Relación entre los componentes bentónicos

Para determinar la naturaleza de la relación entre los porcentajes de cobertura de algas, corales y esponjas se efectuaron regresiones simples entre pares de estas variables tomando los valores promedio de su cobertura por transecto.

Relación de la cobertura de esponjas con las variables estudiadas

Para la comparación de las coberturas de los componentes sésiles con la cantidad de material particulado, se contrastaron con los datos de *Cl-a* del Proyecto SeaWiFS (SeaWiFS Project 2012), así como con la información obtenida de sólidos suspendidos totales y salinidad. Se utilizaron los promedios por profundidad y globales por área para hacer análisis de correlación y regresión y gráficas entre estas variables y las coberturas de los componentes bentónicos. Para representar la variabilidad en cobertura en las gráficas se tomaron los promedios por estación como réplica. Para representar la variabilidad de las variables oceanográficas se tomaron los promedios temporales de los puntos geográficos escogidos como réplica.

▪ Nivel local

Para las tres áreas en particular se efectuaron los mismos análisis pero considerando la información a nivel de estación, así: en SMR-TAY se incluyeron las estaciones de MRO, PBT, GRA, CHE y GAY, para analizar el gradiente de influencia de la descarga continental y la productividad; en ISR las estaciones de PAV y TES, para contrastar el efecto de la dirección S-N predominante de las corrientes cargadas de alimento; y en ISA las de EMI, IGU y WLF, para determinar la influencia de las descargas del emisario submarino; es decir, que la selección de las áreas estuvo de acuerdo fundamentalmente con la ubicación geográfica de las estaciones respecto a una fuente de emisión de material particulado.

Relación de las coberturas de esponjas y corales con las variables estudiadas

Se analizó el comportamiento de las coberturas de corales y esponjas y su contraste con las variables mencionadas (*Cl-a*, sólidos suspendidos totales, transparencia y salinidad), por separado

para los diferentes niveles de profundidad de acuerdo con los datos disponibles para cada área y estación.

1.3.2 Análisis temporal

▪ Cambio de la cobertura de corales y esponjas

En el análisis temporal del comportamiento de los tres componentes bentónicos principales se consideraron las áreas de ISA, SMR-TAY e ISR por poseer las series de datos más largas. La unidad muestral fue la estación (se obtuvo el promedio de los cinco transectos de cada estación). El análisis se abordó en dos formas: gráficamente y con un análisis de varianza de medidas repetidas.

Análisis gráfico

Se efectuaron comparaciones con diagramas de líneas para ver las tendencias en el tiempo de las coberturas de corales y esponjas para ISA, ISR y SMR a nivel de estación; en una segunda aproximación, se graficaron los cambios en el promedio de cobertura de un año a otro (Δ Coral y Δ Esponja) para identificar las estaciones donde hubo pérdida en cobertura de coral y aumento en la de esponjas (Figura 4), y posteriormente, éstas se analizaron por regresión simple para ver la relación entre la pérdida o aumento de coral y de esponjas.

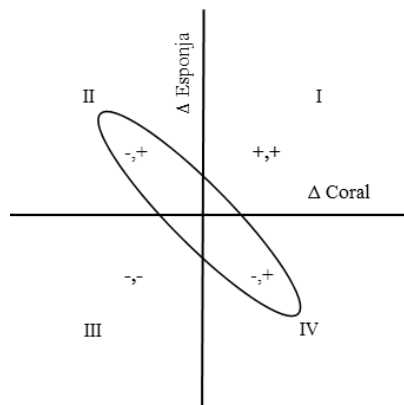


Figura 4. Modelo del gráfico empleado para determinar la dirección de los cambios en el promedio de cobertura de un año a otro (Δ Coral y Δ Esponja) (posición de la línea de tendencia en el plano cartesiano), el óvalo representa la situación en que la variación en la cobertura de corales y esponjas ocurre de manera opuesta.

Análisis de varianza de medidas repetidas

Se consideraron los valores de cobertura de esponjas y corales por transecto en las áreas de ISA (IGU y WLF), ISR (PAV y TES) y TAY (CHE 1 y CHE 2), por tener las estaciones con series de datos más largas (mediciones anuales entre los años 1998 y 2011; en total 14 años). Cuando un año no tuvo datos, éste se completó promediando la información de los años inmediatamente anterior y siguiente (101 datos de una total de 812 datos), y en el caso de dos años consecutivos sin información se procedió a eliminar el transecto del análisis (ISA-WLF somero 3 e ISR-PAV somero 4). La unidad experimental fue la estación y las unidades de muestra fueron los cinco transectos en cada profundidad. Considerando que las estimaciones de cobertura son hechas cada año en los mismos transectos (medidas repetidas) se trata de datos correlacionados, y esta estructura de datos se ajusta a un diseño de medidas repetidas con réplicas con tres factores: estación, profundidad y año de muestreo (factor de medidas repetidas).

Las hipótesis planteadas son:

- a) Hay diferencias entre las estaciones en cuanto al porcentaje de cobertura de cada componente bentónico (esponjas y corales).
- b) Hay diferencias entre las profundidades en cuanto al porcentaje de cobertura de cada componente bentónico (esponjas y corales).
- c) No hay interacciones entre los factores principales (estación, profundidad).
- d) El porcentaje de cobertura de cada componente bentónico (esponjas y corales) cambia en los transectos a través del tiempo de monitoreo.
- e) La tendencia temporal hallada para cada componente bentónico (esponjas y corales) en los transectos es diferente entre las estaciones y entre las profundidades.

Para probar estas hipótesis se utilizó la técnica de análisis de varianza de medidas repetidas usada por Gurevich y Chester (1986), con la cual se obtuvieron cuatro nuevas variables: (1) total, sumando los promedios de cada año por transecto; y los contrastes (2) lineal, (3) cuadrático y (4)

cúbico resultado de la multiplicación de cada promedio por su correspondiente coeficiente ortogonal (lineal, cuadrático y cúbico) (Tabla 6) y de sumar estos productos en cada transecto.

Tabla 6. Coeficientes para los contrastes lineal, cuadrático y cúbico en el tiempo (Fisher, 1963).

Contraste	Coeficientes del factor tiempo (Año)													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Lineal	-13	-11	-9	-7	-5	-3	-1	1	3	5	7	9	11	13
Cuadrático	13	7	2	-2	-5	-7	-8	-8	-7	-5	-2	2	7	13
Cúbico	-143	-11	66	98	95	67	24	-24	-67	-95	-98	-66	11	143

Se realizaron análisis de varianza multifactoriales por separado para cada una de las nuevas variables dependientes obtenidas (total, y contrastes lineal, cuadrático y cúbico) para las tres áreas por separado, con dos factores (estación y profundidad) para evaluar si hay una relación estadísticamente significativa entre la variable dependiente y las variables predictoras, y sus interacciones. Con la prueba de Shapiro-Wilk se determinó si los residuales de cada análisis pueden modelarse adecuadamente con una distribución normal; y con la prueba de Levene se comprobó la homocedasticidad de los datos evaluando la hipótesis que la desviación estándar de la variable dependiente dentro de cada uno de los 4 niveles existentes es la misma; un diagrama de cajas permitió detectar observaciones atípicas. Para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad para el grupo de datos de las esponjas en ISR, los promedios del porcentaje de cobertura en cada uno de los años para cada transecto se transformaron con arcoseno (Zar, 1996); mientras que en el caso de las esponjas de SMR-CHE1 fue necesario eliminar un transecto (4) del nivel somero por tener un dato atípico en 2006 (el cual se debió a un error del observador).

Las hipótesis a), b) y c) fueron probadas con los valores de F asociados con las fuentes de variación estación y profundidad y sus interacciones de la tabla de ANOVA total. Para probar la hipótesis (d), a la tabla de ANOVA obtenida para cada contraste se le adicionó una nueva fila

denominada media total, cuyo valor F se obtuvo a partir del cociente entre el cuadrado del total de valores dividido por el número de transectos y el cuadrado medio de los residuales de la correspondiente tabla de ANOVA, con 1 grado de libertad. Este valor F prueba la hipótesis que el gran promedio es igual a cero, lo que equivale a probar la hipótesis de si existen o no tendencias (lineal, cuadrática y cúbica) iguales a cero, indicando que los valores medidos en los transectos no cambiaron durante el curso del monitoreo. La hipótesis (e) se probó con los valores de F de los contrastes asociados con las fuentes de variación estación y profundidad, pues permiten determinar si existe diferencia entre tendencias de cambio a través del tiempo de las estaciones y las profundidades, respectivamente (Gurevitch y Chester, 1986; Giraldo y Campos, 1997).

2. Resultados

2.1 Análisis espacial

2.1. 1 Nivel general

▪ Esquema de profundidad para la cobertura de corales, algas y esponjas

De manera general, las coberturas de corales, algas y esponjas para las cinco áreas no presentaron un esquema común con la profundidad; aunque sí se evidenciaron dos patrones en la cobertura de los tres componentes bentónicos, uno en el área oceánica (ISA) y el otro en las áreas de tipo continental (UCH, ISB, ISR y SMR). Es así que en ISA la cobertura de coral aumentó consistentemente con la profundidad, contrastando con las demás áreas donde el nivel somero fue el que tuvo los mayores valores de cobertura. Las algas presentaron los porcentajes de cobertura más altos, y fueron más abundantes en el nivel medio de todas las áreas, excepto en ISA donde su mayor porcentaje de cobertura estuvo en el nivel somero. Por su parte, las esponjas tuvieron los menores valores de cobertura, y fueron más abundantes a nivel medio; se destaca ISR por registrar la mayor cantidad de esponjas particularmente en los niveles somero y medio (Figura 5).

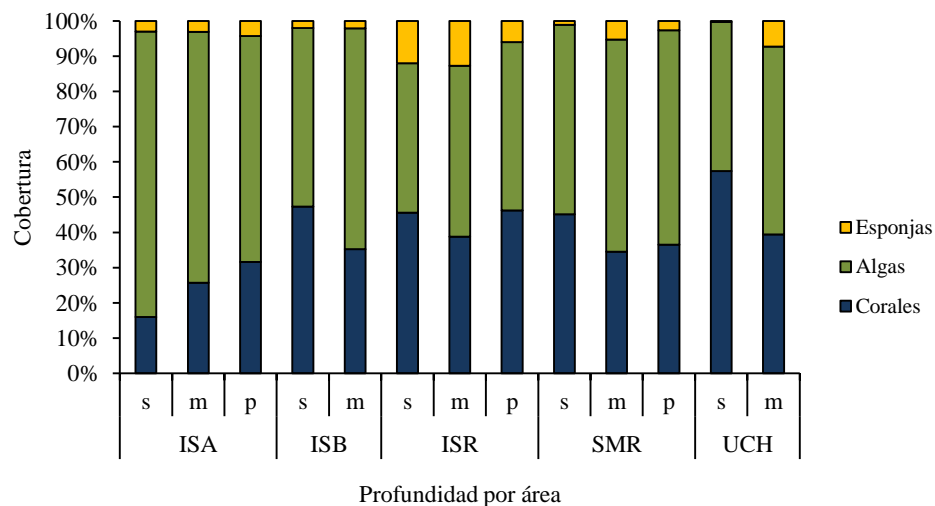


Figura 5. Cobertura (%) de corales, algas y esponjas en tres niveles de profundidad: somero (s), medio (m) y profundo (p), en cinco áreas coralinas del Caribe colombiano: ISA, ISB, ISR, SMR y UCH. Los valores son promedios de todos los transectos presentes por nivel de profundidad y área. Para cada transecto se tomó un solo valor de cobertura por grupo promediando todos los valores de la serie temporal.

▪ **Relación entre los componentes bentónicos**

Las coberturas por transecto (promedio de la serie temporal) de corales, algas y esponjas no resultaron relacionadas entre sí (regresión simple). Para esponjas vs. corales ($R^2=0,013$, $p=0,001$), únicamente el 1,3 % de la variación en la cobertura de esponjas dependió de la variación en la cobertura de corales. Para esponjas vs. algas ($R^2=0,057$, $p=0,002$) solo hubo un 5,7 % de dependencia de las esponjas por las algas. Para algas vs. corales ($R^2=0,345$, $p=3,05E-17$) hubo una mayor dependencia de la cobertura de algas por la de corales (34,3 %) (Figura 6).

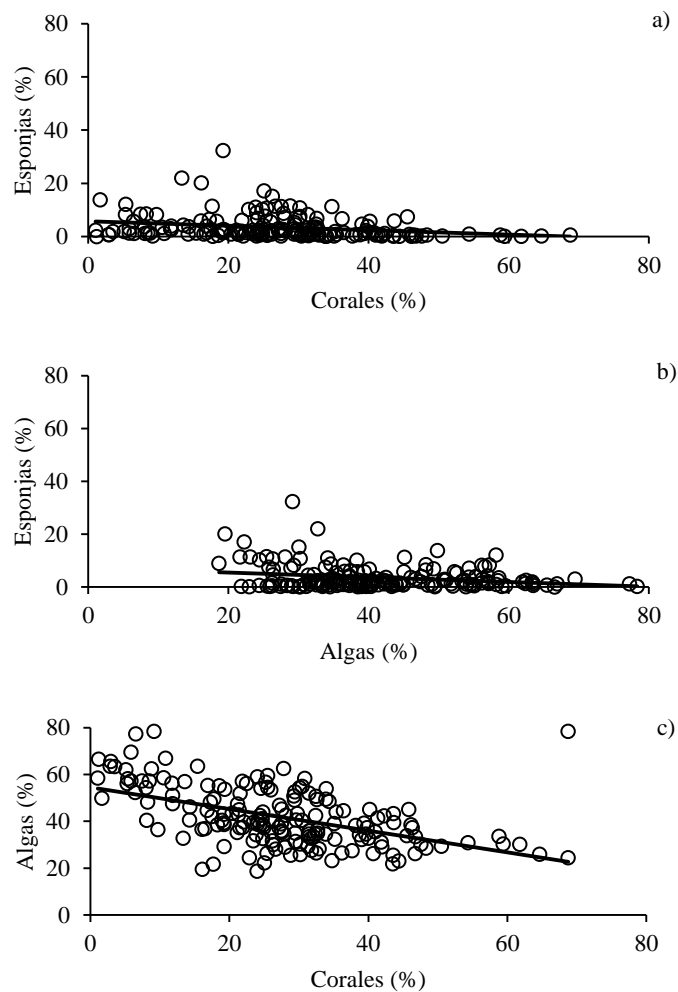


Figura 6. Análisis de regresión entre el porcentaje de cobertura de los tres componentes bentónicos estudiados: a) esponjas vs. corales, b) esponjas vs. algas y c) algas vs. corales en las cinco áreas coralinas del Caribe colombiano estudiadas. Los círculos representan un valor por transecto (promedio de la serie temporal). La línea es el ajuste de la regresión.

▪ Relación de las esponjas con las variables estudiadas

A nivel general, no se observó una relación clara entre la Cl-*a*, los TSS y la SAL con la cobertura de esponjas en las cinco áreas. La cantidad de alimento en suspensión (medido como Cl-*a* a partir de imágenes satelitales) no mostró relación con la cobertura de esponjas en las diferentes áreas. La correlación entre la Cl-*a* y la cobertura de esponjas (promedio total, todos los niveles de profundidad combinados) no evidenció una relación significativa entre éstas (regresión simple, $R^2=0,05$, $p=0,72$); únicamente el 5,3 % de la variación en la cobertura de esponjas dependió de la concentración de Cl-*a* (Figura 7). Se obtuvieron resultados similares en las regresiones simples realizadas para evaluar el comportamiento entre la concentración de Cl-*a* en la superficie y la cobertura de esponjas en cada una de las tres profundidades por separado (somero: $R^2=0,03$, $p=0,77$; medio: $R^2=0,05$, $p=0,72$; y, profundo: $R^2=0,07$, $p=0,83$). ISB e ISA presentan el mayor (1,36 mg/m^3) y menor (0,12 mg/m^3) valor de Cl-*a* respectivamente. Por su parte, las esponjas mostraron mayor cobertura en ISR (5,5 %) y UCH (3,8 %), mientras que ISB tuvo el menor valor (1,4 %) (Figura 7).

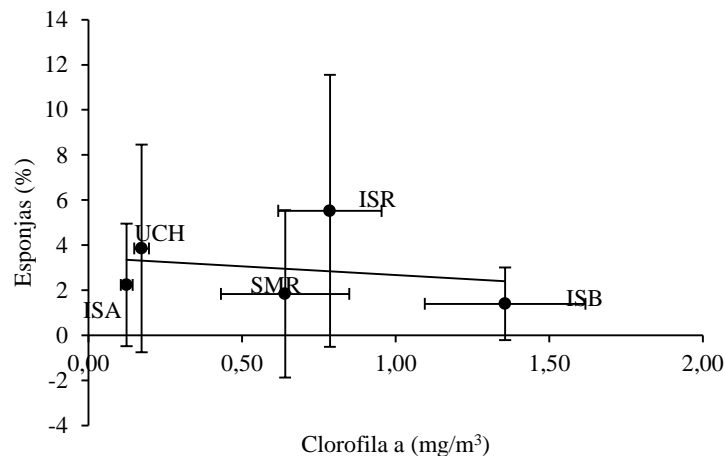


Figura 7. Análisis de regresión entre el porcentaje promedio total de cobertura de esponjas (todas las profundidades combinadas) y la concentración de Cl-*a* superficial en cinco áreas coralinas del Caribe colombiano: ISA, ISB, ISR, SMR y UCH. Los datos de Cl-*a* son promedios mensuales a partir de registros diarios (entre uno y cuatro), y los de esponjas son promedios de todos los transectos y todas las profundidades (datos individuales por transecto son promedios de las series temporales). Las barras de error representan la desviación estándar de los datos. La línea representa la regresión lineal.

Así mismo, regresiones entre la cobertura de esponjas por área geográfica y la concentración de TSS, y la SAL no fueron significativas. Solamente el 12,1 % de la variación en cobertura total de esponjas fue explicada por los TSS ($R^2=0,12$, $p=0,56$) presentando en general los promedios alrededor de 27 mg/l, y registrando el promedio más alto para TSS en UCH (45,6 mg/l), y el menor en ISA (5,46 mg/l) (Figura 8a); y solamente el 6,6 % de la variación en la cobertura de esponjas estuvo relacionado con la SAL ($R^2=0,07$, $p=0,68$), en general la salinidad estuvo por encima de 31 UPS, excepto en UCH (27,88 UPS) (Figura 8b).

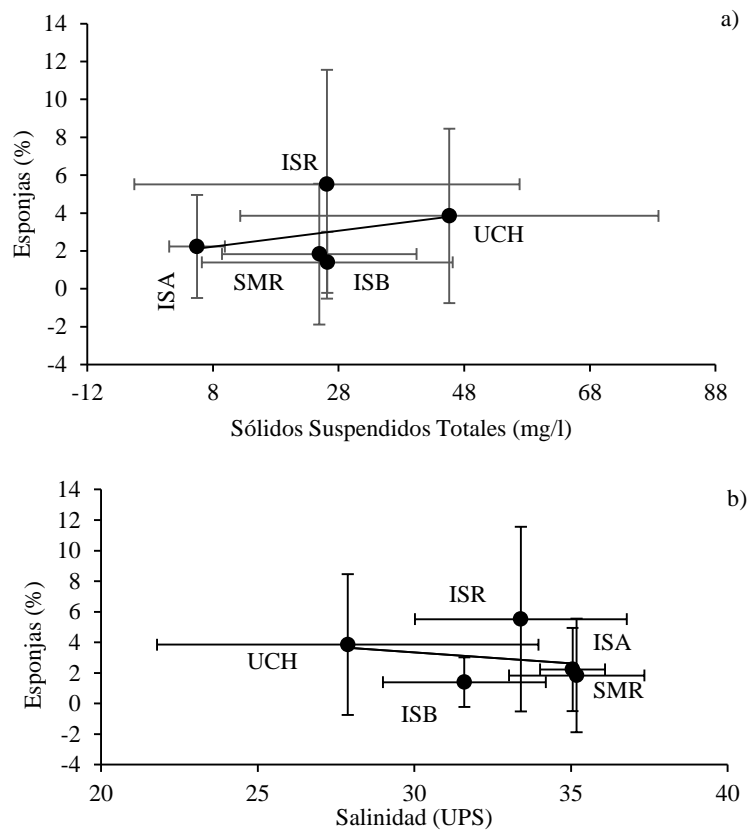


Figura 8. Análisis de regresión entre el porcentaje promedio total de cobertura de esponjas (todas las profundidades combinadas) y a) la concentración de sólidos suspendidos totales, y b) la SAL, en las cinco áreas estudiadas. Los datos de TSS y SAL son promedios de dos datos anuales correspondientes a las épocas seca y lluviosa, y los de esponjas son promedios de todos los transectos y todas las profundidades (datos individuales por transecto son promedios de las series temporales). Las barras de error representan la desviación estándar de los datos. La línea representa la regresión lineal.

2.1.2 Nivel local

▪ Relación de las esponjas y corales con las variables estudiadas

Al interior de las áreas en donde hubo estaciones alineadas a lo largo de un gradiente hipotético de oferta de alimento en suspensión (ISA, ISR y SMR), se relacionó de manera gráfica la cobertura de esponjas y corales frente a una o cuatro variables ambientales de acuerdo con la disponibilidad de los datos obtenidos, así ISA e ISR (TSS y SMR-TAY (C1-a, TSS, TRA y SAL). En ISA, el análisis se hizo teniendo en cuenta el orden de las estaciones con respecto a la ubicación del punto de expulsión de aguas municipales servidas (EMI) (Figura 3). Allí, de acuerdo con lo esperado, los corales tuvieron un esquema de aumento de cobertura con la distancia de la fuente principal de emisión de materia orgánica. En EMI, el punto más cercano, la cobertura fue de 7,3 %, y en IGU, el más lejano de 25,3 %. En contraste y contrario a lo esperado, las esponjas tuvieron el mayor valor de cobertura (2,3 %) en la estación intermedia (WLF) (Figura 9a). Sin embargo, la variable TSS como variable ambiental asociada con el alimento en suspensión, apenas tuvo una ligera diferencia entre EMI e WLF-IGU; el promedio de la concentración de TSS fue ligeramente mayor en cercanías a la estación EMI (6,4 %) mientras que en los alrededores de IGU fue menor (5,7 %), indicando quizás que la disponibilidad de alimento para las esponjas es en general similar para todas las estaciones (Figura 9b).

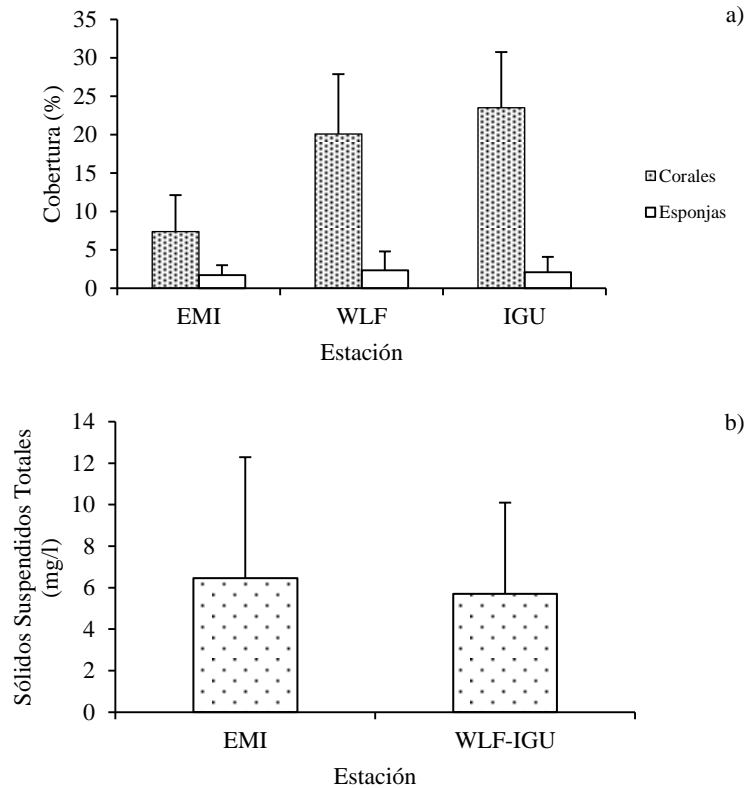


Figura 9. Comportamiento de a) la cobertura de corales y esponjas (solo el nivel medio de profundidad) y b) de la concentración de TSS en tres estaciones de ISA: EMI, WLF e IGU. Las coberturas son promedios ± 1 desviación estándar (DE) a partir de valores por transecto (que a su vez son promedios de las series temporales). Para TSS son promedios ± 1 desviación estándar (DE) de dos datos anuales correspondientes a las épocas seca y lluviosa.

En ISR, en donde las corrientes predominantes del sur podrían estar distribuyendo de manera diferencial el alimento en suspensión, se compararon la estación de PAV ubicada al sur y enfrentando las corrientes, y la de TES ubicada en el extremo norte. Como se esperaba, de acuerdo con la posible disponibilidad de alimento entre las dos estaciones, con excepción del nivel medio, los corales tuvieron en general mayor cobertura (en los niveles somero y profundo (79,6 %) en la estación más al norte (TES) que en la más al sur (PAV) (53,1 %), y las esponjas tuvieron un esquema inverso con valores menores en TES (2,3 %) y los mayores en PAV (14,4 %) (Figura 10a). Concomitantemente, el promedio de la concentración de TSS fue ligeramente mayor en PAV (42,6 mg/l) frente a TES (37,5 mg/l) (Figura 10b).

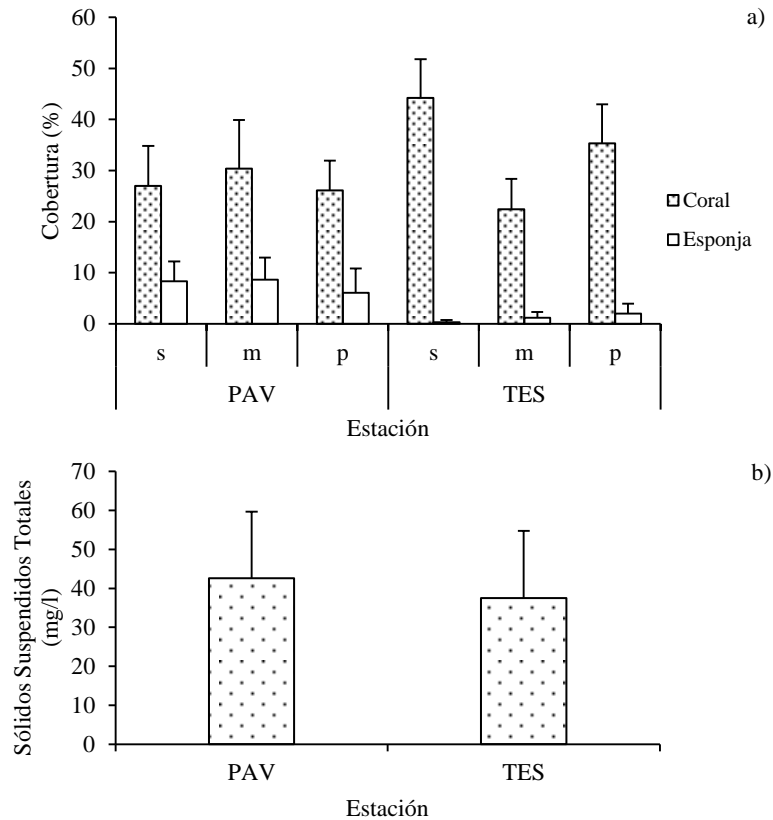
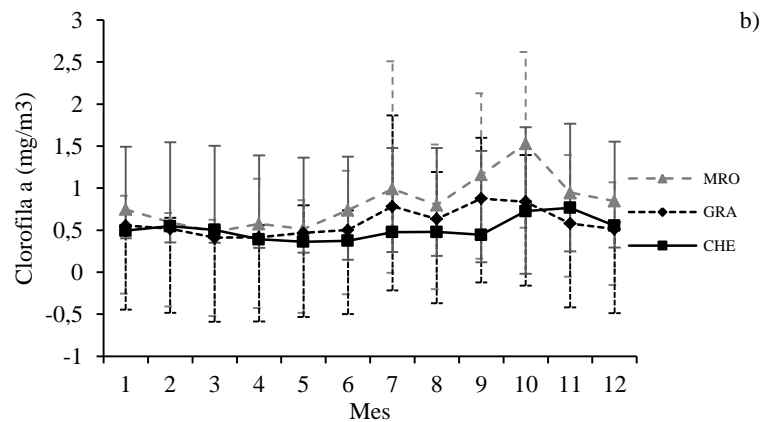
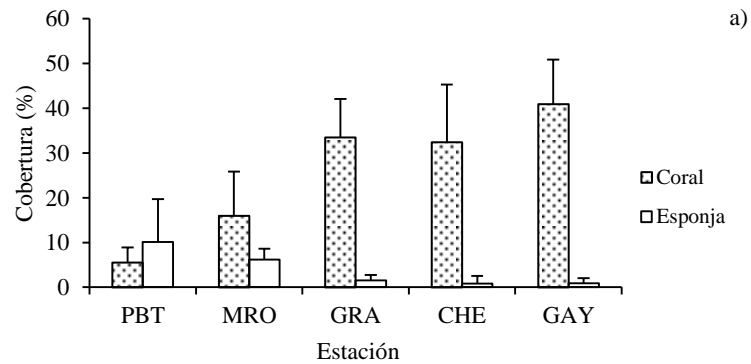


Figura 10. Comportamiento de a) la cobertura de coral y esponjas en los niveles somero (s), medio (m) y profundo (p) y b) de la concentración de TSS, para las estaciones PAV y TES del área ISR. Las coberturas son promedios ± 1 desviación estándar (DE) a partir de valores por transecto (que a su vez son promedios de las series temporales). Para TSS son promedios ± 1 DE de dos datos anuales correspondientes a las épocas seca y lluviosa.

El área SMR, en donde ocurre un gradiente de influencia de la descarga continental, mayor en el suroccidente hacia la ciudad de Santa Marta, y menor en el nororiente, en el Parque Tayrona, se muestra claramente el patrón de mayor cobertura de corales y menor cobertura de esponjas de acuerdo con la distancia de la fuente de emisión de material orgánico en la ciudad de Santa Marta. GAY, la estación más distante obtuvo el mayor valor (40,9 %) de cobertura de coral, en contraste con PBT la más cercana, ubicada directamente en la Bahía de Santa Marta y con el menor valor (5,5 %). Las esponjas tuvieron el comportamiento opuesto; el mayor valor estuvo en PBT (10.1 %) frente a CHE (0,8 %), una de las estaciones más distantes al noreste (Figura 11a). La concentración de Cl-a tuvo el mayor promedio en MRO (0,83 mg/m³), fuera de la Bahía de Santa Marta, seguido por GRA (0,59 mg/m³) y CHE (0,51 mg/m³) (Figura 11b). En contraste, los valores de TSS fueron

en promedio muy similares para los sitios, oscilando entre 23 y 28 mg/l (Figura 11c). Sin embargo, la transparencia sí estuvo asociada con el gradiente de descarga continental, con el mayor valor promedio en la localidad distante de CHE (12,9 m), un valor intermedio en MRO (9,9 m), localidad ubicada fuera de la Bahía de Santa Marta, y el valor más bajo en PBT (8,3 m), ubicada directamente en la Bahía de Santa Marta (Figura 11d). Aunque los valores de SAL tuvieron un comportamiento estacional similar para las tres estaciones se evidenció un gradiente de mayor a menor valor promedio de acuerdo con la cercanía a la costa y a las descargas continentales: $PBT < MRO < CHE$ (35,4, 35,8 y 36,3 UPS, respectivamente), mostrándose este contraste especialmente en la época de lluvia mayor (sept.-nov.) (Figura 11e).



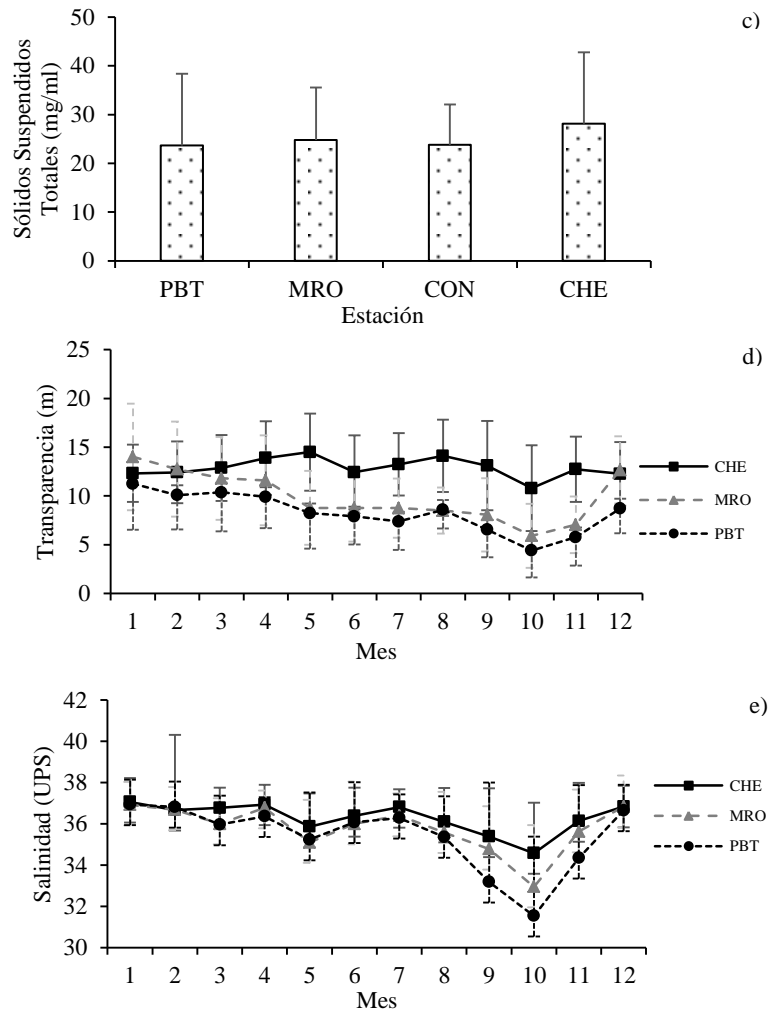


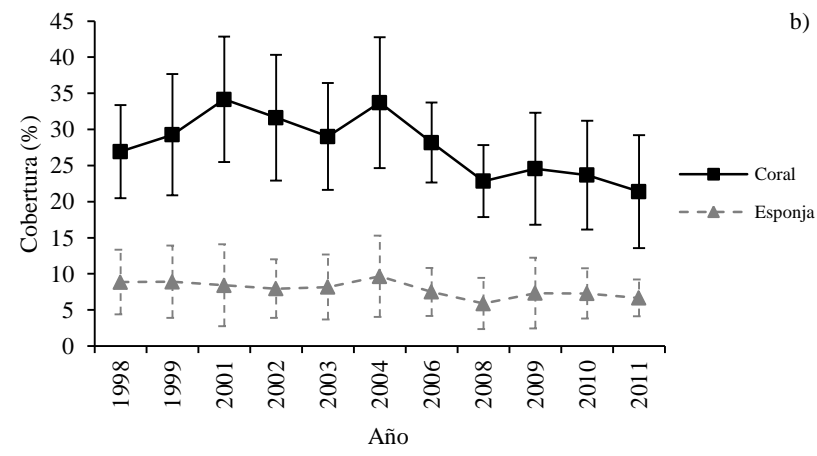
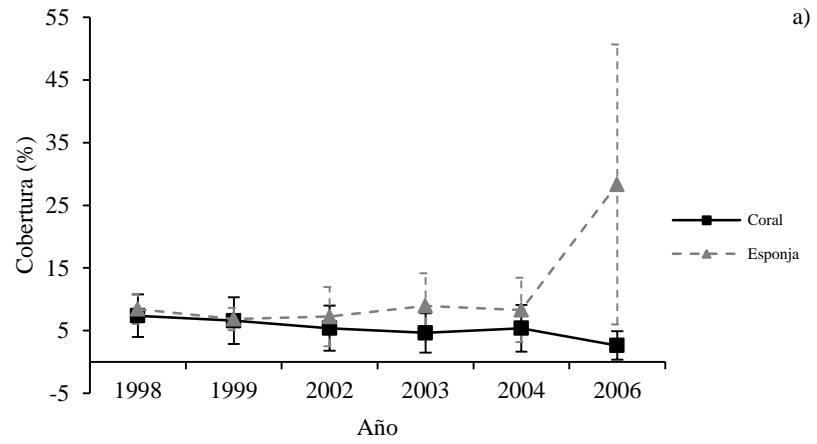
Figura 11. Comportamiento de las variables bióticas y abióticas en las estaciones del área de Santa Marta. a) Cobertura de coral y esponjas en el nivel medio (m) para las estaciones PBT, MRO, GRA, CHE y GAY. Las coberturas son promedios \pm 1 desviación estándar (DE) a partir de valores por transecto (que a su vez son promedios de las series temporales). b) Concentración de Cl-a en el ciclo anual para MRO, GRA y CHE (valores promedio \pm 1 desviación estándar (DE) por mes de las series temporales). c) Concentración de TSS en el ciclo anual para PBT, MRO, CON y CHE (valores promedio \pm 1 desviación estándar (DE) de dos datos anuales correspondientes a las épocas seca y lluviosa). d) Transparencia en el ciclo anual registrada en PBT, MRO y CHE (valores promedio \pm 1 desviación estándar (DE) por mes de las series temporales). e) SAL (UPS) en el ciclo anual para CHE, MRO y PBT (valores promedio \pm 1 desviación estándar (DE) de las series temporales).

2.2 Análisis temporal

2.2.1 Cambio de la cobertura de corales y esponjas

▪ Análisis gráfico

Visualmente, las series temporales de cobertura de esponjas y corales en las tres áreas estudiadas en detalle (ISA, ISR y SMR), no mostraron cambios importantes en la cobertura de esponjas, ni relación general evidente entre los cambios de cobertura de corales y esponjas; las cuatro estaciones con mayor promedio en la cobertura de esponjas fueron PBT>PAV>MRO>WLF (10,1; 7,7; 6,2 y 3,2 %, respectivamente) (Figura 12); las demás tuvieron promedios entre (1,9 % y 0,5 %). Interesantemente, en PBT (Figura 12a) se encontró un aumento muy importante (de 8,3 % a 28,3 %) de 2004 a 2006, asociado con una disminución de la cobertura de coral a su menor punto en la serie desde 1998 (5,4 a 2,6 %). En el cercano MRO (figura 2c), la cobertura promedio de esponjas siguió el mismo esquema de los corales con disminución progresiva hacia 2003 y recuperación para 2004, pero al volver a disminuir los corales en 2008 a su menor valor (12,3 %) las esponjas en cambio continuaron aumentando hasta su nivel mayor (7,3 %). Ni en PAV en Islas del Rosario (Figura 12b) ni en WLF en San Andrés (Figura 12d) parece haber una tendencia al aumento de las esponjas con la disminución de la cobertura coralina.



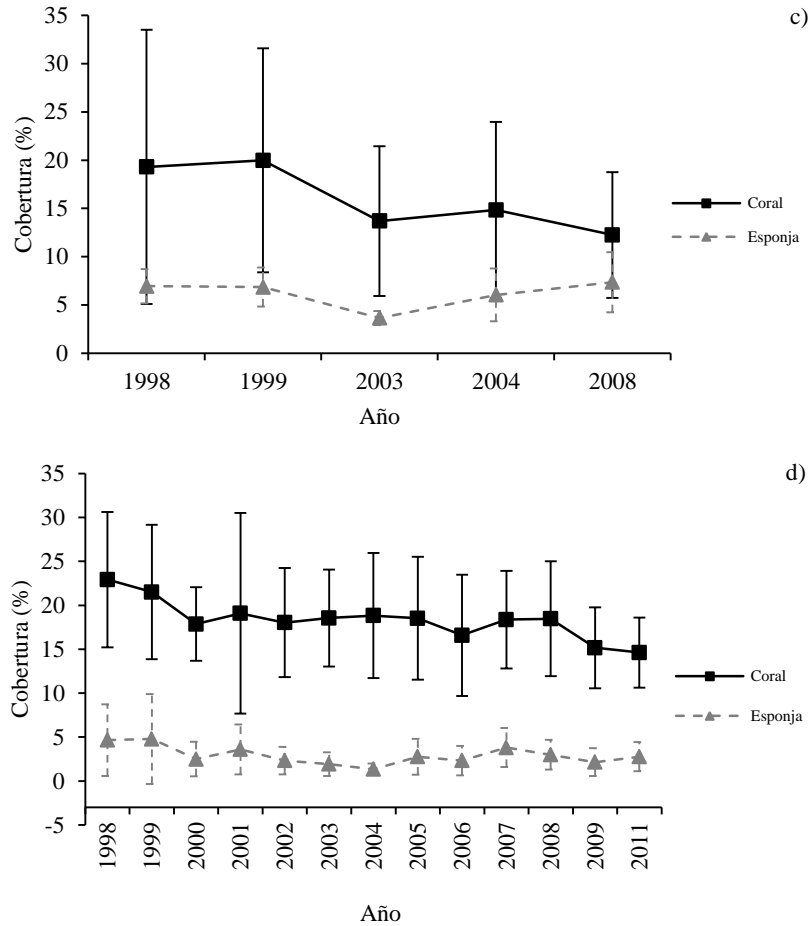


Figura 12. Series temporales de cobertura de esponjas y corales en las cuatro localidades con mayor promedio de cobertura de esponjas (%) a) PBT, b) PAV, c) MRO y d) WLF (valores promedio \pm 1 desviación estándar (DE) de las series temporales).

En el análisis gráfico, para ver los cambios (Δ) en el promedio de cobertura de esponjas y corales de un año a otro, ocho resultaron con relaciones significativas ($p > 0,05$), aunque no se halló una dependencia funcional entre estos cambios en cobertura ya que ningún coeficiente de determinación se acercó suficientemente a uno (Tabla 7). Se destacan cuatro de las estaciones por mostrar una variación de la cobertura de esponjas y corales en sentido opuesto (dirección negativa) GRA, EMI, PBT y CHE (Tabla 7), aunque la relación entre las coberturas de corales y esponjas es relativamente débil dado que la variación compartida estuvo por debajo del 16 % (16,0; 2,3; 0,1 y 0,03 % respectivamente). Estas estaciones forman parte del área SMR, excepto EMI que se

encuentra en ISA. Las estaciones restantes mostraron una variación conjunta en el mismo sentido, WLF tuvo el R^2 más alto (Tabla 7), indicando que la variabilidad en la cobertura de esponjas depende en un 28,4 % de la cobertura de corales.

Tabla 7. Valores de coeficiente de determinación (R^2) y de probabilidad (p) para las regresiones simples entre los promedios de cobertura de un año a otro (1998-2011) (Δ Coral y Δ Esponja) en las áreas coralinas estudiadas (ISA, ISR y SMR). * indica variación de la cobertura de esponjas y corales en sentido opuesto.

Área	Estación	R^2	p	Dirección
ISA	EMI	0,022	0,528	negativa*
	IGU	0,039	0,130	Positiva
	WLF	0,284	0,000	Positiva
ISR	PAV	0,086	0,038	Positiva
	TES	0,026	0,260	Positiva
SMR	CHE	0,000	0,881	negativa*
	GAY	0,066	0,356	Positiva
	GRA	0,160	0,252	negativa*
	MRO	0,130	0,118	Positiva
	PBT	0,001	0,893	negativa*

Así mismo, regresiones entre el cambio en la cobertura de esponjas y el cambio en los corales de acuerdo con los niveles de profundidad no mostraron dependencia funcional, y las estaciones que presentaron las correlaciones de mayor valor fueron CHE (profundo $R^2=0,29$, $p=0,0021$), WLF (profundo $R^2=0,14$, $p=0,0267$), y TES (medio $R^2=0,18$, $p=0,0024$) correspondientes a las áreas de SMR, ISA e ISR respectivamente.

▪ **Análisis de varianza de medidas repetidas**

Más allá de las diferencias esperadas en cobertura de corales en ISA entre profundidades, dependiendo de la estación (Tabla 8a, contraste total), existió una tendencia lineal significativa (Tabla 8b, media total, $p=0,0025$) a la baja con el tiempo (Figuras 13a y 13c), aunque diferente entre las profundidades (Tabla 8b, profundidades, $p=0,0026$). Para las esponjas no hubo diferencias significativas en la cobertura entre estaciones y profundidades (Tabla 9a, contraste total) y solo ocurrieron diferencias entre profundidades en la tendencia lineal (Tabla 9b, $p=0,0333$),

y una tendencia cúbica general (Tabla 9d, media total, $p=0,0266$), que se manifiesta en un aspecto ligeramente sinusoidal en las series temporales (Figuras 13b y 13d).

Tabla 8. Análisis de varianza de medidas repetidas para estudiar las coberturas de corales de acuerdo con la estación (IGU y WLF) y la profundidad (somero y medio) en la ISA.

a. Prueba de hipótesis para efectos entre estaciones (contraste total)						
Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p	
Estación	5666,14	1	5666,14	1,29	0,2745	
Profundidad	75219,6	1	75219,6	17,08	0,0009	
Estación*Profundidad	33468,9	1	33468,9	7,60	0,0147	
Residuo	66055,9	15	4403,73			
Total (corregido)	187543,	18				
b. Análisis de tendencias (contraste lineal)						
Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Razón-F	Valor-p	
Media Total	12521774,99	1	12521774,99	1,3E+01	0,0025	
Estación	60486,0	1	60486,0	1,21	0,2884	
Profundidad	649336,	1	649336,	13,00	0,0026	
Estación*Profundidad	377,606	1	377,606	0,01	0,9319	
Residuo	748995,	15	49933,0			
c. Análisis de tendencias (contraste cuadrático)						
Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p	
Media Total	266680,0816	1	266680,0816	1,8E+00	0,202	
Estación	38,6809	1	38,6809	0,00	0,9452	
Profundidad	27455,8	1	27455,8	3,47	0,0821	
Estación*Profundidad	2509,15	1	2509,15	0,32	0,5815	
Residuo	118600,	15	7906,69			
d. Análisis de tendencias (contraste cúbico)						
Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p	
Media Total	8154424,887	1	8154424,887	1,8E-01	0,6774	
Estación	186916,	1	186916,	0,08	0,7832	
Profundidad	1,24918E6	1	1,24918E6	0,52	0,4801	
Estación*Profundidad	1,14701E6	1	1,14701E6	0,48	0,4984	
Residuo	3,5735E7	15	2,38233E6			

Tabla 9. Análisis de varianza de medidas repetidas para estudiar las coberturas de esponjas de acuerdo con la estación (IGU y WLF) y la profundidad (somero y medio) en ISA.

a. Prueba de hipótesis para efectos entre estaciones (contraste total)						
Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p	
Estación	65,2007	1	65,2007	0,25	0,6210	
Profundidad	13,034	1	13,034	0,05	0,8245	
Estación*Profundidad	0,0179438	1	0,0179438	0,00	0,9934	
Residuo	3838,01	15	255,867			
Total (corregido)	3913,69	18				
b. Análisis de tendencias (contraste lineal)						
Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p	
Media Total	73025,9	1	73025,9	0,56	0,4658	
Estación	127,369	1	127,369	0,02	0,8938	
Profundidad	37941,2	1	37941,2	5,49	0,0333	
Estación*Profundidad	477,342	1	477,342	0,07	0,7963	
Residuo	103650,	15	6910,0			
c. Análisis de tendencias (contraste cuadrático)						
Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p	
Media Total	255540,2	1	255540,2	4,16	0,0594	
Estación	9850,57	1	9850,57	3,04	0,1015	

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p
Profundidad	1383,46	1	1383,46	0,43	0,5231
Estación*Profundidad	56,4021	1	56,4021	0,02	0,8967
Residuo	48541,5	15	3236,1		

d. Análisis de tendencias (contraste cúbico)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p
Media Total	67239660,1	1	67239660,1	6,04	0,0266
Estación	10383,7	1	10383,7	0,02	0,8959
Profundidad	91506,4	1	91506,4	0,16	0,6982
Estación*Profundidad	263999,	1	263999,	0,45	0,5122
Residuo	8,78656E6	15	585771,		

En resumen, la cobertura de coral se comporta de manera lineal disminuyendo en el tiempo de muestreo (Figura 13a y c), contrastando con el comportamiento de las esponjas cuya tendencia es cúbica con un patrón ligeramente sinusoidal (Figura 13b y d), que no parece tener relación directa con la disminución de los corales.

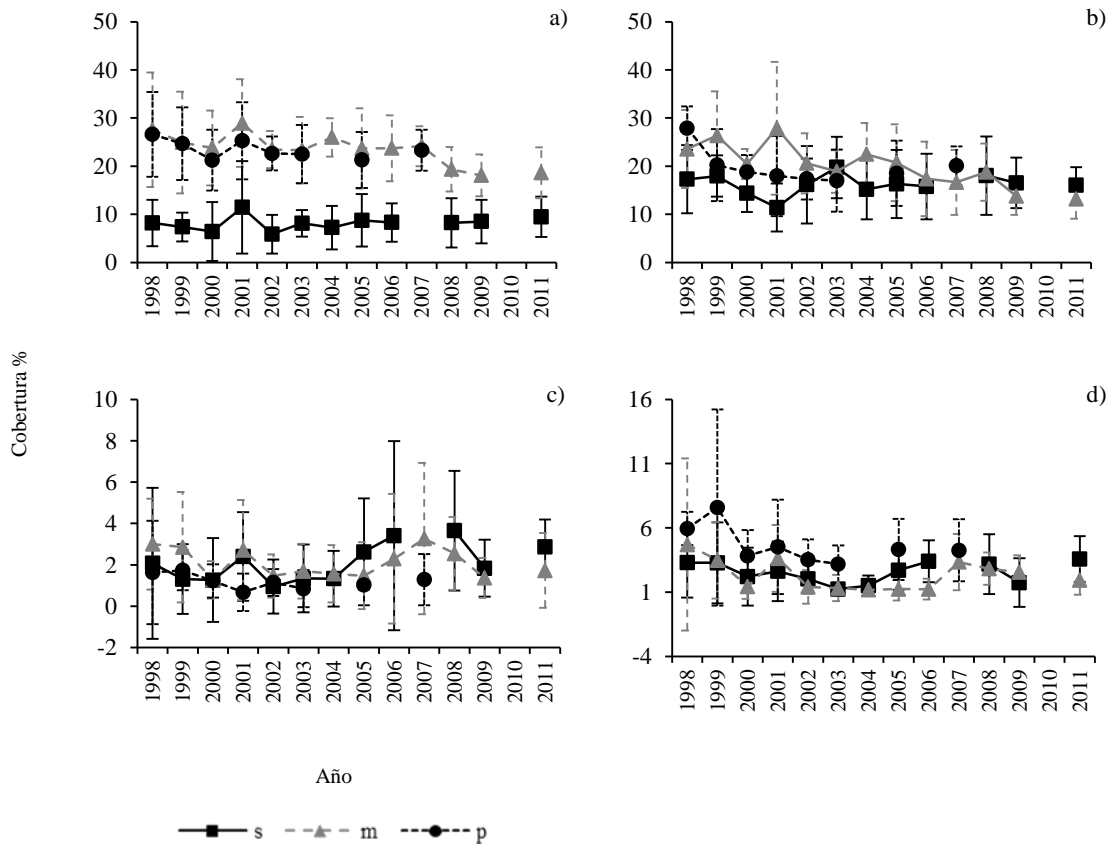


Figura 13. Promedio anual de cobertura de corales en a) IGU y b) WLF y de esponjas en c) IGU y d) WLF. s=somero, m=medio y p=profundo.

Como ya se mostró en la Figura 10a, las diferencias entre profundidades en la cobertura de coral dependieron de la estación para ISR (Tabla 10a, factor Estación*Profundidad, $p=0,000$). Igual que en ISA, hubo una tendencia lineal total significativa hacia la baja en promedio (Tabla 10b, media total, $p=0,0005$, Figuras 14a y 14b), con diferencias entre estaciones según la profundidad (Tabla 10b, $p=0,0433$), y con una curva de aumento hacia 2000-2004 y un descenso mayor posteriormente, lo que se manifiesta en un contraste cuadrático significativo (Tabla 10c, media total, $p=0,0029$). En cuanto a las esponjas de ISR, las fuertes diferencias en cobertura entre las dos estaciones, mostradas en la Figura 11a se confirmaron en el ANOVA (Tabla 11a, contraste total, $p=0,000$), con diferencias temporales también entre las estaciones en los contrastes cuadrático (Tabla 11c, $p=0,0009$) y cúbico (Tabla 11d, $p=0,0000$), que se observan en una mayor sinuosidad en las series de PAV (Figura 14c) y una mayor constancia en las de TES (Figura 14d).

Tabla 10. Análisis de varianza de medidas repetidas para estudiar las coberturas de corales de acuerdo con la estación (PAV y TES) y la profundidad (somero y medio) en ISR.

a. Prueba de hipótesis para efectos entre estaciones (contraste total)						
Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p	
Estación	23661,7	1	23661,7	6,71	0,0205	
Profundidad	73563,2	1	73563,2	20,86	0,0004	
Estación*Profundidad	161852,	1	161852,	45,90	0,0000	
Residuo	52895,2	15	3526,35			
Total (corregido)	323626,	18				

b. Análisis de tendencias (contraste lineal)						
Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p	
Media Total	26677415,17	1	26677415,17	19,83	0,0005	
Estación	215666,	1	215666,	3,05	0,1014	
Profundidad	45935,3	1	45935,3	0,65	0,4331	
Estación*Profundidad	344899,	1	344899,	4,87	0,0433	
Residuo	1,06202E6	15	70801,3			

c. Análisis de tendencias (contraste cuadrático)						
Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p	
Media Total	15546143,49	1	15546143,49	12,53	0,0029	
Estación	30571,7	1	30571,7	0,47	0,5043	
Profundidad	46462,8	1	46462,8	0,71	0,4123	
Estación*Profundidad	10072,8	1	10072,8	0,15	0,7001	
Residuo	979896,	15	65326,4			

d. Análisis de tendencias (contraste cúbico)						
Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p	
Media Total	174942192,4	1	174942192,4	1,49	0,2410	
Estación	9,4263E6	1	9,4263E6	1,52	0,2362	
Profundidad	7,94852E6	1	7,94852E6	1,28	0,2749	
Estación*Profundidad	2,06658E6	1	2,06658E6	0,33	0,5720	
Residuo	9,28507E7	15	6,19005E6			

Tabla 11. Análisis de varianza de medidas repetidas para estudiar las coberturas de esponjas de acuerdo con la estación (PAV y TES) y la profundidad (somero y medio) en ISR.

a. Prueba de hipótesis para efectos entre estaciones (contraste total)						
Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p	
Estación	147123,	1	147123,	137,89	0,0000	
Profundidad	2873,57	1	2873,57	2,69	0,1216	
Estación*Profundidad	2196,59	1	2196,59	2,06	0,1719	
Residuo	16004,5	15	1066,97			
Total (corregido)	169769,	18				
b. Análisis de tendencias (contraste lineal)						
Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p	
Media Total	283409,3673	1	283409,3673	0,86	0,3684	
Estación	38079,8	1	38079,8	2,20	0,1591	
Profundidad	6416,87	1	6416,87	0,37	0,5521	
Estación*Profundidad	5518,76	1	5518,76	0,32	0,5810	
Residuo	260184,	15	17345,6			
c. Análisis de tendencias (contraste cuadrático)						
Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p	
Media Total	5845416,79	11	5845416,79	29,82	65,7182	
Estación	173450,	1	173450,	16,81	0,0009	
Profundidad	274,447	1	274,447	0,03	0,8726	
Estación*Profundidad	555,087	1	555,087	0,05	0,8197	
Residuo	154764,	15	10317,6			
d. Análisis de tendencias (contraste cúbico)						
Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p	
Media Total	1254990144	1	1254990144	95,47	0,0677	
Estación	2,95274E7	1	2,95274E7	42,68	0,0000	
Profundidad	2,69289E6	1	2,69289E6	3,89	0,0672	
Estación*Profundidad	91483,5	1	91483,5	0,13	0,7212	
Residuo	1,03783E7	15	691889,			

En resumen, los corales en ISR mostraron una tendencia global a la baja durante el tiempo de estudio (contraste lineal) con cierto aumento intermedio (contraste cuadrático) (Figura 14a y c), mientras que las esponjas no mostraron tendencias generales de cambio temporal, con algunas diferencias particulares entre estaciones (Figura 14c y d).

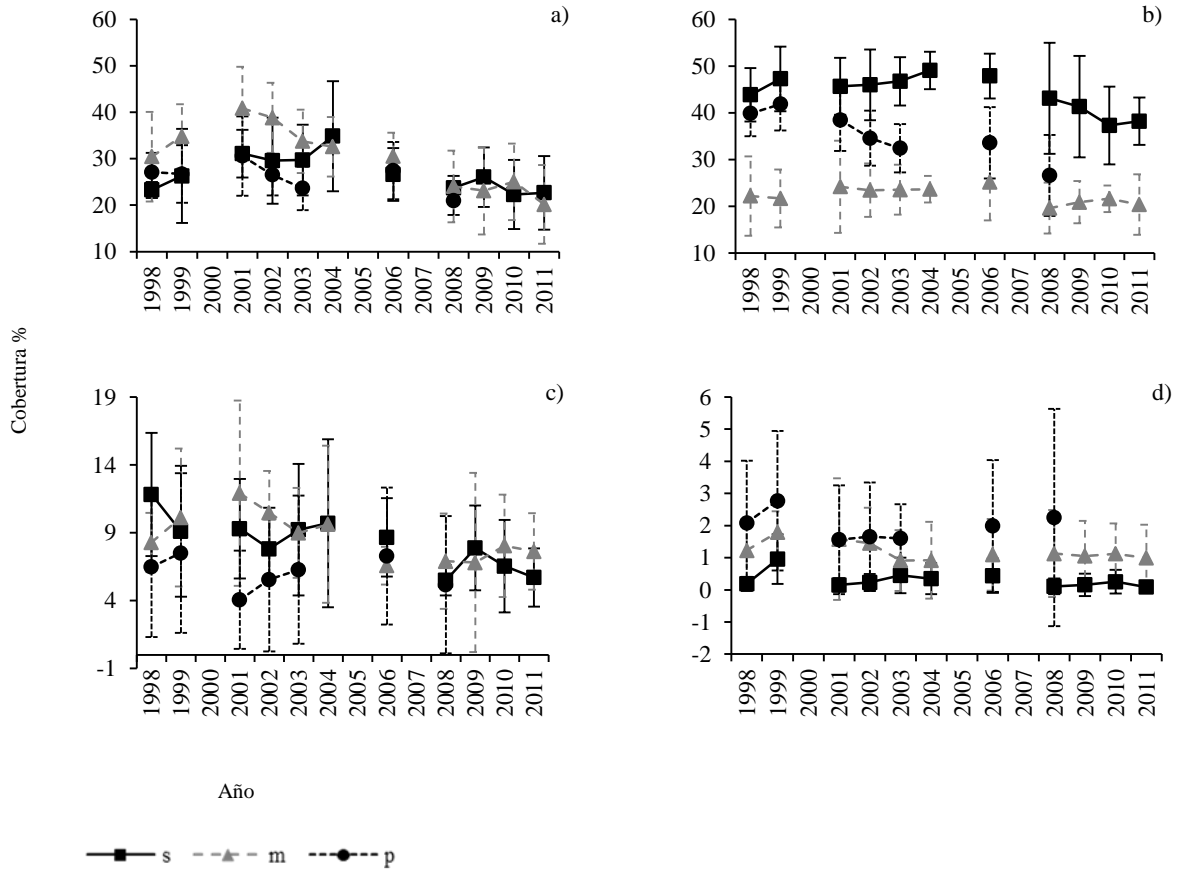


Figura 14. Promedio anual de cobertura de a) corales en PAV, b) esponjas en PAV, c) corales en TES y d) esponjas en TES.

En el área TAY, el porcentaje de cobertura de corales mostró diferencias entre las (sub) estaciones CHE1 y CHE2 (para las que hay series completas, Tabla 12a, $p=0,0087$) y una significancia en la tendencia lineal a la baja global en cobertura (Tabla 12b, $p=0,0117$), con cierta sinuosidad (tendencia cúbica, Tabla 12d, $p=0,0006$, Figuras 15a y b).

Tabla 12. Análisis de varianza de medidas repetidas para estudiar las coberturas de corales de acuerdo con la estación (CHE1 y CHE2) y la profundidad (somero y medio) en TAY.

a. Prueba de hipótesis para efectos entre estaciones (contraste total)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p
Estación	172885,	1	172885,	8,94	0,0087
Profundidad	18,6052	1	18,6052	0,00	0,9756
Estación*Profundidad	18863,9	1	18863,9	0,98	0,3381
Residuo	309499,	16	19343,7		
Total (corregido)	501267,	19			

b. Análisis de tendencias (contraste lineal)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p
Media Total	11461160,14	1	11461160,14	8,22	0,0117
Estación	192464,	1	192464,	2,76	0,1159
Profundidad	2017,64	1	2017,64	0,03	0,8670
Estación*Profundidad	4357,15	1	4357,15	0,06	0,8057
Residuo	1,11433E6	16	69645,5		

c. Análisis de tendencias (contraste cuadrático)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p
Media Total	115348,9377	1	115348,9377	0,15	0,7039
Estación	33896,9	1	33896,9	0,90	0,3558
Profundidad	5900,64	1	5900,64	0,16	0,6968
Estación*Profundidad	169366,	1	169366,	4,52	0,0494
Residuo	599708,	16	37481,7		

d. Análisis de tendencias (contraste cúbico)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p
Media Total	569414778,1	1	569414778,1	18,30	0,0006
Estación	699279,	1	699279,	0,45	0,5121
Profundidad	1,66172E6	1	1,66172E6	1,07	0,3167
Estación*Profundidad	2,02969E6	1	2,02969E6	1,30	0,2702
Residuo	2,48911E7	16	1,55569E6		

Para las esponjas de las dos subestaciones CHE1 y CHE2 en TAY, sus coberturas no tuvieron diferencias entre ellas ni con las profundidades (Tabla 13a). Solo hubo cierta tendencia sinusoidal general (Tabla 13d, contraste cúbico, media total, $p=0,0443$), manifestadas por algunos picos irregulares (Figuras 15c y 15d).

Tabla 13. Análisis de varianza de medidas repetidas para estudiar las coberturas de esponjas de acuerdo con la (sub)estación (CHE1 y CHE2) y la profundidad (somero y medio) en TAY.

a. Prueba de hipótesis para efectos entre estaciones (contraste total)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p
Estación	62,9692	1	62,9692	1,37	0,2596
Profundidad	162,04	1	162,04	3,53	0,0798
Estación*Profundidad	22,1595	1	22,1595	0,48	0,4977
Residuo	688,125	15	45,875		
Total (corregido)	936,502	18			

b. Análisis de tendencias (contraste lineal)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p
Media Total	73025,91	1	73025,91	1,02	0,3285
Estación	3474,05	1	3474,05	0,92	0,3519
Profundidad	8173,01	1	8173,01	2,17	0,1613
Estación*Profundidad	444,376	1	444,376	0,12	0,7359
Residuo	56456,5	15	3763,77		

c. Análisis de tendencias (contraste cuadrático)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p
Media Total	255540,18	1	255540,18	2,98	0,1048
Estación	2450,98	1	2450,98	0,54	0,4723
Profundidad	1301,41	1	1301,41	0,29	0,5990
Estación*Profundidad	974,694	1	974,694	0,22	0,6486
Residuo	67632,8	15	4508,85		

d. Análisis de tendencias (contraste cúbico)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p
---------------------	-------------------	----	----------------	---------	---------

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Valor-F	Valor-p
Media Total	67239660,07	1	67239660,07	4,82	0,0443
Estación	24422,2	1	24422,2	0,03	0,8576
Profundidad	3386,96	1	3386,96	0,00	0,9467
Estación*Profundidad	237059,	1	237059,	0,32	0,5780
Residuo	1,09953E7	15	733019,		

En resumen, en la estación CHE del área TAY la cobertura de coral se comporta de manera lineal disminuyendo en el tiempo (Figuras 15a y b), mientras que la cobertura de esponjas se ajusta más a una tendencia cúbica que presenta altibajos irregulares (Figuras 15c y d).

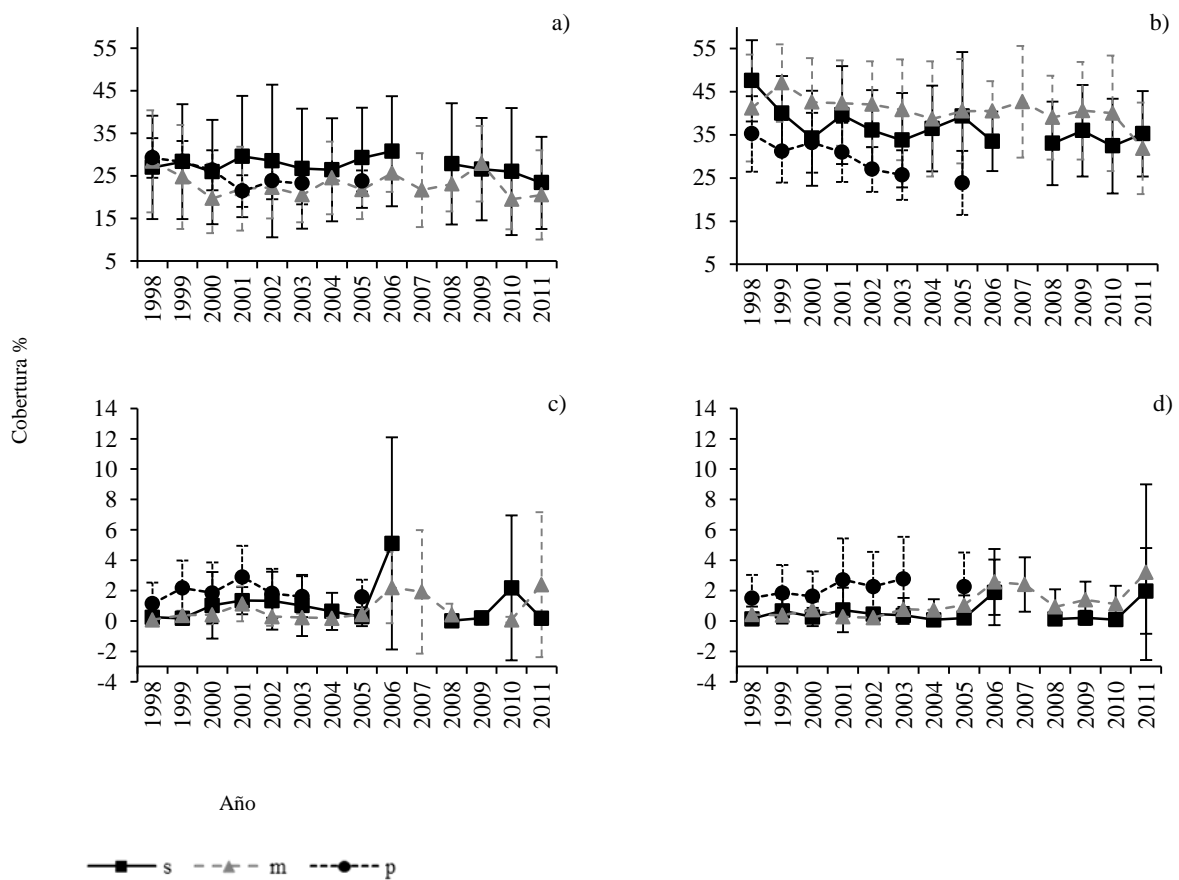


Figura 15. Promedio anual de cobertura de a) corales en CHE 1, b) esponjas en CHE 1, c) corales en CHE 2 y d) esponjas en CHE 2.

En el Anexo A. se relacionan los estadísticos y valores p obtenidos en las pruebas de normalidad y de homocedasticidad correspondientes a cada uno de los ANOVAs realizados en el análisis de varianza de medidas repetidas.

3. Discusión

3.1 Análisis espacial general

A gran escala no se cumplió el patrón esperado de favorecimiento de las esponjas en aquellos lugares con mayor cantidad directa o indirectamente inferida de alimento en suspensión quizá debido a la variabilidad de las áreas estudiadas y a la escala empleada, teniendo en cuenta que ésta fue de cientos de km y que la heterogeneidad espacial incrementa con la escala espacial (Karlson, 1999), esta misma variabilidad espacial fue encontrada por Rodríguez-Ramírez *et al.* (2010), quienes estudiaron los patrones temporales de algas y corales en seis de las áreas monitoreadas por el SIMAC. Los promedios de cobertura de los organismos estudiados mostraron un comportamiento similar (algas>corales>esponjas) al hallado en otros estudios (Cendales, 2002; Rodríguez-Ramírez y Garzón Ferreira, 2003; Costa *et al.*, 2008; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2010; Villamizar *et al.*, 2013). Sin embargo, éstas coberturas no mostraron un esquema generalizado de acuerdo con la profundidad, lo cual puede estar relacionado con la naturaleza de las áreas arrecifales consideradas ya que una de ellas es oceánica y las demás son continentales y poseen diferencias de acuerdo con sus historias geológicas, la oceanografía del área, la frecuencia y duración de los regímenes de perturbación y estrés, así como las estrategias de vida de las especies en cada comunidad (Díaz-Pulido *et al.*, 2004). Así mismo, no hubo relación significativa entre las coberturas (regresión simple), de hecho, las esponjas fueron las que menos cambiaron de acuerdo con la variación de los otros dos componentes ($R^2=0,013$ y $0,057$, para corales y algas respectivamente), en contraste con los resultados hallados para el área de Santa Marta donde se ha observado una disminución de la cobertura de coral y un aumento de la cobertura de esponja, cambios atribuidos a peculiaridades bastante locales como la morfología de la línea de costa, así como a las cargas de nutrientes y sedimentos producto de la deforestación y las descargas continentales (Werding y Sánchez, 1989; Zea, 1994); estos hallazgos localizados apoyan la teoría

de la importancia de la escala de estudio empleada en el análisis de la dinámica de los sistemas marinos de aguas someras (Myers, 1994).

Tampoco se observó una relación clara entre *Cl-a*, TSS y SAL con la cobertura de esponjas de las cinco áreas, probablemente debido a cuestiones de escala como se mencionó arriba y a la gran variabilidad de las coberturas y las variables, como se observa en las barras que representan la desviación estándar (Figuras 7 y 8). Es importante mencionar además que los valores de *Cl-a* obtenidos a partir de un sensor remoto poseen una alta variabilidad de acuerdo con las condiciones espaciales y temporales de la productividad del lugar medido por ejemplo, la batimetría y las características hidrográficas locales provocan diferencias en los valores absolutos registrados (Quispe, 2010; Novoa *et al.*, 2012); de otro lado, si bien es cierto que los datos se obtuvieron de puntos cercanos a las áreas de monitoreo del SIMAC, éstos corresponden a un promedio de 36 km alrededor de la coordenada de interés (Romero, 2013) lo cual disminuye el ajuste entre la *Cl-a* estimada por el sensor y el valor que se pueda obtener de ésta *in situ*, así como probablemente puede añadir ruido a la posible relación que puedan tener el comportamiento de la cobertura de esponjas con el comportamiento de las variables mencionadas. De igual forma, los valores de SAL reflejan el comportamiento de esta variable en las dos grandes zonas en que se divide el Caribe colombiano (Botero y Álvarez-León, 2000) la nororiental con mayores valores (SMR: 35,18 UPS) y la suroccidental un poco más dulce (UCH: 27,88 UPS); los datos de TSS se ajustan también a este esquema regional, y el valor superior para UCH (45,62 mg/l) se puede explicar también por el mayor aporte de aguas de origen continental en la zona suroccidental (Botero y Álvarez-León, 2000).

3.2 Análisis espacial local

De manera general, en las tres áreas estudiadas en detalle las coberturas de corales y esponjas tuvieron el comportamiento esperado de disminución-aumento (y viceversa) según se acerca o se

aleja de la fuente de emisión de materia orgánica, respectivamente, en concordancia con lo encontrado en otras localidades en Colombia (Werding y Sánchez, 1989; Zea, 1994; Aerts y Soest, 1997 y Cháves-Fonnegra *et al.*, 2007) y en el mundo (Rose y Risk, 1985; Tomascik y Sander, 1987; Tomascik, 1991; Fabricius *et al.*, 2005; Cleary *et al.*, 2006, Costa *et al.*, 2008; Golbuu *et al.*, 2008; Hennige *et al.*, 2010). Sin embargo, en la estación más cercana a la boca del emisario submarino en ISA se registró el valor de cobertura de esponjas más bajo del área (1,69 %), explicado tal vez por su estrecha cercanía con la fuente de material orgánico en suspensión; al respecto Cháves-Fonnegra *et al.* (2007) encontró que probablemente el favorecimiento de la esponja *Cliona delitrix* es neutralizado por el efecto negativo que el exceso de sedimentación tiene sobre la ella y sus procesos vitales. Así mismo, la presencia de una fuente adicional de material particulado ubicada aproximadamente a la mitad del posible gradiente, en la bahía El Cove (Figura 3), seguramente influye en el promedio de cobertura de esponjas registrado, provocando que éste fuera el más alto (2,33 %); adicionalmente, la similitud en la cantidad de TSS entre las estaciones indica quizás que la disponibilidad de alimento para las esponjas es en general similar para todas ellas. Otro factor que puede influir en que las esponjas no hayan presentado claramente el patrón esperado en el comportamiento del porcentaje de cobertura, es la cantidad de estaciones consideradas en este estudio a lo largo del posible gradiente (tres, dos de las cuales están bastante cercanas); sin embargo, Cháves-Fonnegra (2006) demostró la presencia de este gradiente para la esponja *C. delitrix* muestreando en siete estaciones ubicadas en el mismo costado de la isla.

En cambio, en ISR, si bien sólo se consideraron dos estaciones éstas mostraron claras diferencias en las coberturas de corales y esponjas de acuerdo con la dirección de la materia orgánica proveniente del costado suroriental del área, TES la más distante tuvo el valor más alto en cobertura de corales (33,8 %) y más bajo para esponjas (1,1 %), mientras que PAV registró 28,1 % para corales y 7,9 % para esponjas; estos resultados pueden atribuirse en general a la heterogeneidad (Villamizar *et al.*, 2013) en las condiciones de las estaciones relacionadas con la

distancia a la fuente de emisión de material orgánico en suspensión (la Bahía de Barbacoas), la topografía, y la fuerza y dirección de las corrientes (Cendales *et al.*, 2002), y particularmente a la pendiente de las terrazas (PAV>TES), la turbulencia (PAV>TES) y la sedimentación (PAV>TES) en cada uno de los sitios (Díaz *et al.*, 1978) lo cual afecta positiva y negativamente a esponjas y corales (respectivamente) en el tipo y disponibilidad de nutrientes, la actividad fotosintética, la cantidad de energía empleada en la limpieza en el caso de los corales, las tasas de crecimiento de corales escleractinios pueden verse afectadas negativamente por la asfixia, la reducción de los niveles de luz y la reducción de la fotosíntesis por las zooxantelas (Tomasick y Sander, 1985; Sheppard *et al.*, 2009).

SMR fue el área donde se evidenció con mayor claridad el patrón de favorecimiento de las esponjas y declinación de los corales de acuerdo con la cantidad de material orgánico en suspensión, para las esponjas Parra y Zea (2003) encontraron que la densidad y el tamaño de los individuos del género *Ircinia* fueron significativamente mayores en la localidad con mayor turbidez; así mismo, vale la pena mencionar que en este análisis se consideraron más estaciones (cinco) y que además, éstas se encuentran dispuestas prácticamente a lo largo de la costa donde las condiciones de escorrentía continental son similares y la fuente de emisión de material particulado se ubica al extremo suroccidental, donde desembocan los ríos Gaira y Manzanares, el emisario submarino y adicionalmente, ha sido registrado (Lozano-Duque *et al.*, 2010) un evento de surgencia en la Ensenada de Gaira que al parecer ocurre estacionalmente. De otro lado, en SMR los datos de las variables fueron tomados en los mismos sitios de monitoreo de corales y esponjas y estas se relacionaron más claramente con el comportamiento de los componentes bentónicos, además se contó con series mensuales para tres de ellas (Cl-a, TRA y SAL), las cuales tuvieron un comportamiento estacional con picos en la época de lluvias. La Cl-a tuvo el valor más alto en MRO (0,83 mg/m³) una de las estaciones más cercanas a la fuente de emisión de material particulado, y el menor en la más distante CHE (0,51 mg/m³) indicando un gradiente en la biomasa

del plancton (Quezada *et al.* 2011) probablemente producto del enriquecimiento de nutrientes en el área (Rodríguez-Ramírez y Garzón-Ferreira, 2003; Novoa *et al.*, 2012) y con un patrón de variación estacional relacionado con los meses de lluvia (jul., ago., sep. y oct.) (Rodríguez-Ramírez y Garzón-Ferreira, 2003). La transparencia mostró un comportamiento similar a la *Cl-a*, en asocio con el gradiente de descarga continental ya que registró el menor valor en la estación más cercana PBT (8,3 m) contrastando con la estación más nororiental CHE (12,9 m); Rodríguez-Ramírez y Garzón-Ferreira (2003) atribuyen el comportamiento de esta variable en CHE a florecimientos fitoplanctónicos promovidos por el enriquecimiento de las aguas continentales que contribuyen a disminuir la transparencia del agua, además, a la corriente del Caribe transporta los materiales en suspensión, así como a la baja influencia de los vientos Alisios en época de lluvia que facilitarían el asentamiento de los sólidos en suspensión. La salinidad también mostró un comportamiento estacional (con una fuerte disminución en época de lluvias) y estuvo de acuerdo con el gradiente estudiado, registrando el valor más bajo en PBT (35,4 UPS) y el más alto en CHE (36,3 UPS) concordando con la cercanía a la costa y a las descargas continentales que aportan grandes cantidades de agua dulce (Rodríguez-Ramírez y Garzón-Ferreira, 2003). Finalmente, los valores de TSS fueron muy similares entre las estaciones discrepando con el comportamiento de las demás variables estudiadas en SMR. Al respecto, Rodríguez-Ramírez *et al.* (2010) concluyen que los valores de coberturas de los componentes bentónicos deben ser interpretados cuidadosamente y combinados con información adicional como el tipo de arrecife, la profundidad, los componentes bióticos, el contexto histórico y las condiciones medioambientales locales.

3.3 Análisis temporal

Los análisis visuales hechos a las series temporales de cobertura de esponjas y corales en las tres áreas estudiadas en detalle, no mostraron cambios importantes para las esponjas, así como tampoco evidenciaron una relación aparente entre los cambios de cobertura de ambos componentes

considerando las profundidades juntas ni separándolas. Aunque cuatro de las estaciones mostraron una variación de la cobertura de esponjas y corales en sentido opuesto GRA, EMI, PBT y CHE (dirección negativa, con ganancia en esponjas y pérdida en corales), no se halló una dependencia funcional entre estos cambios en cobertura ya que ningún coeficiente de determinación se acercó suficientemente a uno, de hecho, la variación compartida estuvo por debajo del 16 % (16,0; 2,3; 0,1 y 0,03 % para las estaciones mencionadas arriba) evidenciando una relación relativamente débil. Los resultados anteriores sugieren que la dinámica de corales y esponjas depende de múltiples factores, lo cual ha sido evidenciado anteriormente en el área de SMR (Zea, 1994); y, que probablemente, el método empleado para medir la cobertura de estos componentes bentónicos no permite ver los cambios de estos organismos en el tiempo y en el espacio con el detalle requerido como para establecer claramente qué tanto varía la cobertura de esponjas de acuerdo con el cambio de los corales en los arrecifes estudiados. Una de las desventajas del monitoreo con transectos de cadena es la imposibilidad de colocar la cadena exactamente en el mismo lugar en cada muestreo (es así que los cambios notados durante muestreos repetitivos pueden reflejar movimientos en la posición de la cadena en lugar de cambios reales en las coberturas de los componentes bentónicos), así mismo, el tiempo de monitoreo transcurrido entre cada registro debe permitir determinar la fluctuación de las poblaciones de los componentes bentónicos que pueden depender de los flujos locales de nutrientes (a veces asociados a lluvias fuertes o eventos de surgencia) y cambios en temperatura (Rogers *et al.*, 2001). Adicionalmente, de manera visual se identificó que después de 2004 la cobertura de corales disminuyó progresivamente mientras que la de esponjas en ese mismo período aumentó aunque en diferente grado de acuerdo a la estación (Figura 12), esta disminución de coral podría atribuirse al blanqueamiento ocurrido en 2005 que afectó en gran medida a los arrecifes considerados en este estudio, los cuales además de haber estado asociados a temperaturas altas estuvieron relacionados con valores altos de $Cl-a$, turbidez y caudal (Romero, 2013). Así mismo, periodos de tiempo más largos en el estudio de las coberturas permiten ver más claramente los cambios en la abundancia relativa grupos de bentos, Villamizar *et*

al. (2013) encontraron cambios drásticos estudiando las coberturas de corales, esponjas y algas del cayo Carrie Bow de Belice entre 1995 y 2009.

Las tendencias temporales muestran que las diferencias grandes en cobertura de esponjas posiblemente debidas a la cantidad de alimento disponible se establecieron desde antes de este estudio, y aunque los corales siguen disminuyendo, la cobertura de las esponjas sigue alta o baja según estaba. Quizás ese proceso se dio antes del monitoreo efectuado, o ha sido siempre así (tanto por la productividad como por otros factores) estudios realizados en los años 80s y 90s muestran que las esponjas se ubican en un gradiente de acuerdo con factores como la profundidad, el oleaje, la sedimentación, la contaminación y las descargas continentales (Reichelt *et al.*, 1986; Zea, 1994; Alcolado, 1999), recientemente, Pawlik *et al.* (2013) sugiere que la estructura de las comunidades de esponjas en los arrecifes del Caribe se da en primer lugar por factores *top-down*, como la acción de esponjívoros, quienes controlan el crecimiento de las esponjas que compiten por espacio con los corales formadores de arrecifes.

Adicionalmente, Jackson (1997) luego de una revisión muestra que los ecosistemas costeros en el Caribe estaban severamente degradados antes de que los ecólogos comenzaran a estudiarlos, y Zea en 1994 concluye que el gradiente hallado en el área de la ciudad de Santa Marta probablemente tiene origen natural, y que se ha acentuado como resultado de la actividad antropogénica alrededor de este centro urbano. Un caso especial se da en PBT, en donde parecen haber aumentado las esponjas luego de la mortalidad coralina, al respecto Zea (1994) encontró en Punta de Betín una ligera disminución en los corales y un aumento significativo para las esponjas, este último debido probablemente a la disminución de los tapetes algales y las algas carnosas.

4. Conclusiones

A escala regional no se cumplió el patrón esperado de aumento en la cobertura de esponjas y disminución en la de corales de acuerdo con la distancia a las fuentes de descarga, representado en la ausencia de un esquema generalizado con la profundidad; aunque se observaron dos esquemas relacionados con las áreas oceánicas y continentales. De manera similar, a nivel global las coberturas de los tres componentes bentónicos no se relacionaron significativamente entre ellas, de hecho las esponjas fueron las que menos variaron de acuerdo con los otros dos componentes. Y, en cuanto a la relación de la cobertura de esponjas con la variable biológica (CI-*a*) y las fisicoquímicas (TSS y SAL) ésta no fue observada claramente. Estos resultados fueron atribuidos tanto a la escala empleada en el estudio, a la naturaleza de las áreas estudiadas (oceánica vs. continentales), así como a la amplitud del rango de los valores encontrados tanto en las coberturas como en las variables consideradas.

En contraposición, a escala local se confirmó el modelo general del favorecimiento de las esponjas en condiciones de mayor e incrementada nutricación y producción primaria en ISA, ISR y SMR, siendo la última área la que presentó el patrón con mayor claridad; al respecto, se sugiere que el número de estaciones puede influir en la determinación de la existencia de un patrón de acuerdo con la distancia a la fuente de emisión de material particulado en suspensión, así como la ubicación de dicha fuente en uno de los extremos del posible gradiente; las diferencias encontradas también se atribuyen a particularidades de las áreas estudiadas en cuanto a las características topográficas, las corrientes y la sedimentación.

Así mismo, se evidenció una relación entre la CI-*a*, la TRA y la SAL con el modelo de las esponjas mencionado al insinuar cada una un gradiente entre las estaciones, contribuyendo así al entendimiento de los valores registrado para la cobertura de esponjas; considerando que el comportamiento estacional de las variables pudo atribuirse al aporte de material orgánico

suspendido y agua dulce por parte de los drenajes continentales, a los vientos y corrientes predominantes en el área, así como a eventos de surgencia localizados.

Los análisis visuales hechos a las series temporales de cobertura de esponjas y corales en las tres áreas estudiadas en detalle no mostraron cambios importantes en la cobertura de esponjas, así como tampoco evidenciaron una relación aparente entre los cambios de cobertura de corales y esponjas considerando las profundidades juntas ni separándolas; sugiriendo que otros factores inciden en esta dinámica, así como la necesidad de emplear otros métodos para evaluarla.

Las tendencias temporales muestran que las diferencias grandes en cobertura de esponjas posiblemente debidas a la cantidad de alimento disponible se establecieron desde antes de este estudio, y aunque los corales siguen disminuyendo, la cobertura de las esponjas sigue alta o baja según estaba; a este respecto varios estudios apoyan la idea de que ese proceso se dio antes del monitoreo efectuado, o ha sido siempre así y que puede atribuirse tanto a la productividad como a otros factores. El aparente aumento de las esponjas a expensas de la mortalidad coralina en PBT (Zea, 1994) podría ser atribuido al hecho de que las algas se ven desfavorecidas por la turbidez del agua en esa localidad.

La cobertura de coral en las tres áreas estudiadas disminuyó y predominó el comportamiento de tipo lineal, presentando diferencias en las profundidades y dependiendo de la estación en ISR, mientras que en SMR sólo hubo diferencias entre las sub-estaciones (CHE 1 y CHE 2). Por su parte, las esponjas tuvieron tendencias más dinámicas pues presentaron altibajos en todas las áreas, es así que en ISA la tendencia fue cúbica con diferencias entre las profundidades cuando la curva sinusoidal tendió a ser lineal, en ISR las esponjas tuvieron fuertes diferencias entre estaciones las cuales a su vez tuvieron tendencias cuadrática y cúbica en el tiempo, y en TAY la cobertura de

esponjas con una tendencia cúbica presentó altibajos irregulares sin diferencias entre estaciones ni entre profundidades.

5. Anexo A

Estadísticos y valores p para la prueba de normalidad (W de Shapiro-Wilk) y para la verificación de varianza (Levene) en los contrastes realizados para esponjas y corales en las áreas de ISA, ISR y SMR.

Área	Componente	Contraste	Prueba	Estadístico	Valor- p
ISA	Corales	Total	Normalidad	0,925316	0,146921
			Homocedasticidad	0,125305	0,94367
		Lineal	Normalidad	0,965987	0,686398
			Homocedasticidad	0,543469	0,659954
		Cuadrático	Normalidad	0,938574	0,256089
			Homocedasticidad	0,287664	0,833583
	Cúbico	Normalidad	0,98542	0,976932	
		Homocedasticidad	0,947575	0,442542	
	Esponjas	Total	Normalidad	0,982779	0,956271
			Homocedasticidad	1,09844	0,380369
		Lineal	Normalidad	0,933147	0,204636
			Homocedasticidad	0,628493	0,607759
Cuadrático		Normalidad	0,941318	0,286205	
		Homocedasticidad	2,06909	0,147388	
Cúbico	Normalidad	0,965186	0,670803		
	Homocedasticidad	0,629462	0,607183		
ISR	Corales	Total	Normalidad	0,936727	0,237405
			Homocedasticidad	0,634929	0,603946
		Lineal	Normalidad	0,927938	0,164293
			Homocedasticidad	1,07015	0,391318
		Cuadrático	Normalidad	0,965324	0,6735
			Homocedasticidad	0,0222368	0,995306
	Cúbico	Normalidad	0,955052	0,482833	
		Homocedasticidad	1,31231	0,307134	
	Esponjas	Total	Normalidad	0,980448	0,931603
			Homocedasticidad	0,502435	0,686312
		Lineal	Normalidad	0,941579	0,289228
			Homocedasticidad	1,0674	0,392399
Cuadrático		Normalidad	0,962667	0,622043	
		Homocedasticidad	0,777894	0,524399	
Cúbico	Normalidad	0,94302	0,306379		
	Homocedasticidad	0,227758	0,875609		
SMR	Corales	Total	Normalidad	0,979316	0,908703
			Homocedasticidad	0,108097	0,954133
		Lineal	Normalidad	0,959777	0,544517
			Homocedasticidad	1,63358	0,221163
		Cuadrático	Normalidad	0,967244	0,691161
			Homocedasticidad	1,64757	0,218123
	Cúbico	Normalidad	0,9473	0,340053	
		Homocedasticidad	0,446625	0,723051	
	Esponjas	Total	Normalidad	0,913875	0,0896676
			Homocedasticidad	0,09373	0,962342

Área	Componente	Contraste	Prueba	Estadístico	Valor-p
	Lineal		Normalidad	0,911073	0,0793745
			Homocedasticidad	1,39803	0,282064
	Cuadrático		Normalidad	0,926916	0,157305
			Homocedasticidad	0,242549	0,865296
	Cúbico		Normalidad	0,920751	0,120769
			Homocedasticidad	0,323808	0,808115

6. Bibliografía

1. Aerts, L. A. M. y R. W. M. van Soest. 1997. Quantification of sponge/coral interactions in a physically stressed reef community, NE Colombia. *Mar. Ecol-Prog. Ser.*, 148:125-134.
2. Alcolado, P. M. 1999. Comunidades de esponjas de los arrecifes del archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 28: 95-124.
3. Bader, R.G., D.W. Hood and J.B. Smith. 1960. Recovery of dissolved organic matter in seawater and organic sorption by particulate material. *Geochim. Cosmochim. Ac.*, 19: 236-213.
4. Botero, L. and R. Álvarez-León. 2000. The Caribbean coast of Colombia. 663-675. In: C. Sheppard (Ed.). *Seas at the millennium: an environmental evaluation*. Elsevier Science, Amsterdam. 934 p.
5. Cendales, M. H., S. Zea y J. M. Díaz. 2002. Geomorfología y unidades ecológicas del complejo de arrecifes de las Islas del Rosario e Isla Barú (Mar Caribe, Colombia). *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 101:497-510.
6. Chaves-Fonnegra, A. 2006. Mecanismos de agresión de esponjas excavadoras incrustantes y consecuencias sobre corales arrecifales en el Caribe colombiano. Tesis Mag. Biol., Universidad Nacional de Colombia, Santa Marta. 116 p.
7. Chaves-Fonnegra, A., S. Zea and M. L. Gómez. 2007. Abundance of the excavating sponge *Cliona delitrix* in relation to sewage discharge at San Andrés Island, SW Caribbean, Colombia. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 36: 63-78.
8. Cleary, D. F. R., Suharsono and B.W. Hoeksema. 2006. Coral diversity across a disturbance gradient in the Pulau Seribu reef complex off Jakarta, Indonesia. *Biodivers. Conserv.*, 15: 3653-3674.
9. Costa, O. S., M. Nimmo and M. J. Attrill. 2008. Coastal nutrification in Brazil: a review of the role of nutrient excess on coral reef demise. *J. S. Am. Earth Sci.*, 25: 257–270.

10. de Goeij, J.M., D. van Oevelen, M.J.A. Vermeij, R. Osinga, J.J. Middelburg, A. de Goeij and W. Admiraal 2013. Surviving in a marine desert: the sponge loop retains resources within coral reefs. *Science*, 342:108-110.
11. Delgado, L.E. y V.H. Marín. 2006. Determinación de zonas de alta concentración de clorofilas en la región norte de los fiordos y canales australes (Crucero CIMAR 9 Fiordos) por medio de sensoramiento remoto. *Cienc. Tecnol. Mar.*, 29(2): 87-94.
12. Díaz Díaz G., E. Angel Cárdenas, R. Parra Suárez, G. Vernet, D. Cortecero Olea, A. Vidal, C. Carbonell y M. Muñoz Núñez. 1978. Estudio oceanográfico de las Islas del Rosario. Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas, Cartagena de Indias. 136 p.
13. Díaz, J. M., L. M. Barrios, M. H. Cendales, J. Garzón-Ferreira, J. Geister, M. López-Victoria, G. H. Ospina, F. Parra-Velandia, J. Pinzón, B. Vargas-Angel, F. A. Zapata y S. Zea. 2000. Áreas coralinas de Colombia. Serie Publicaciones Especiales de Invemar No. 5, Santa Marta. 176 p.
14. Díaz-Pulido, G., J. A. Sánchez, S. Zea, J. M. Díaz y J. Garzón-Ferreira. 2004. Esquemas de distribución espacial en la comunidad bentónica de arrecifes coralinos continentales y oceánicos del Caribe colombiano. *Rev. Acad. Col. Cienc.*, 108: 337-347.
15. Done, T. J. 1992. Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia*, 247: 121-132.
16. Erwin, P.M., R.W. Thacker. 2008. Phototrophic nutrition and symbiont diversity of two Caribbean sponge-cyanobacteria symbioses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 362:139-147.
17. Fabricius, K. E. 2005. Effects of terrestrial runoff on the ecology corals and coral reefs: review and synthesis. *Mar. Pollut. Bull.*, 50:125-146.
18. Fabricius, K., G. De'ath, L. McCook, E. Turak and D. McB. Williams. 2005. Changes in algal, coral and fish assemblages along water quality gradients on the inshore Great Barrier Reef. *Mar. Pollut. Bull.*, 51:384-398.

19. Garay Tinoco, J., G. Ramírez T., J. Betancourt P., B. Marín S., B. Cadavid, L. Panizzo, L. Lesmes, J. E. Sánchez S., H. Lozano y A. Franco. 2003. Manual de técnicas analíticas para la determinación de parámetros fisicoquímicos y contaminantes marinos: aguas, sedimentos y organismos. Serie Documentos Generales No. 13. INVEMAR, Santa Marta. 177 p.
20. Garzón-Ferreira, J., M. C. Reyes-Nivia y A. Rodríguez-Ramírez. 2002. Manual de métodos del SIMAC: Sistema Nacional de Monitoreo de Arrecifes Coralinos en Colombia. INVEMAR, Santa Marta. 61 p. <http://www.invemar.org.co/noticias.jsp?id=1837&idcat=105>
21. Garzón-Ferreira, J. and A. Rodríguez-Ramírez. 2010. SIMAC: development and implementation of a coral reef monitoring network in Colombia. *Rev. Biol. Trop.*, 58(1): 667-80.
22. Giraldo, R. y N. H. Campos. 1997. Una aplicación del análisis de varianza de medidas repetidas en un experimento con metales pesados. *Rev. Acad. Col. Cienc. Exac.*, 81(21): 467-472.
23. Golbuu, Y., K. Fabricius, S. Victor and R. H. Richmond. 2008. Gradients in coral reef communities exposed to muddy river discharge in Pohnpei, Micronesia. *Estuar. Coast. Shelf S.*, 76: 14-20.
24. Gurevitch, J. and S. T. Chester. 1986. Analysis of repeated measures experiments. *Ecology*. 1(67): 251-255.
25. Hawker, D. W. and D. W. Connell. 1989. An evaluation of the tolerance of corals to nutrients and related water quality characteristics. *Int J. Environ. Stud.*, 34(3): 179-188.
26. Hennige, S. J., D. J. Smith, S-J. Walsh, M. P. McGinley, M. E. Warner and D. J. Suggett. 2010. Acclimation and adaptation of scleractinian coral communities along environmental gradients within an Indonesian reef system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 391: 143–152.
27. Herrón, P. 2002. Tendencias de cambio en la estructura y estado de los arrecifes coralinos de San Andrés, Providencia y Santa Catalina: Programa de Monitoreo de CORALINA durante el período 1998 – 2002. Informe. CORALINA, San Andrés. 31 p.

28. Hoegh-Guldberg, O., P. J. Mumby, A. J. Hooten, R. S Steneck, P. Greenfield, E. Gómez, C. D Harvell, P. F. Sale, A. J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C. M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R. H. Bradbury, A. Dubi and M. E. Hatziolos. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318: 1737-1742.
29. Hooper, J. N. A., J. A. Kennedy and R. J. Quinn. 2002. Biodiversity “hotspots”, patterns of richness and endemism, and taxonomic affinities of tropical Australian sponges. *Biodivers. Conserv.*, 11: 851–885.
30. Hughes, T. P. 1994. Catastrophes, phase-shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral-reef. *Science*, 265: 1547–1551.
31. Hughes, T. P., Baird A. H., Bellwood D. R., Card M., Connolly S. R., C. Folke, R. Grosberg, O. Hoegh-Guldberg, J. B. C. Jackson, J. Kleypas, J. M. Lough, P. Marshall, M. Nyström, S. R. Palumbi, J. M. Pandolfi, B. Rosen and J. Roughgarden. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301: 929–933.
32. INVEMAR-REDCAM. 2013. Sistema de Información Ambiental Marina de Colombia – SIAM. Red de Vigilancia para la Conservación y Protección de las Aguas Marinas y Costeras de Colombia – REDCAM. http://www.invemar.org.co/siam/redcam._10/04/2013 INVEMAR.
33. Jackson, J. B. C. 1997. Reefs since Columbus. *Coral Reefs*, 16:S23-S32.
34. Jackson, J. B. C., M. X. Kirby, W. H. Berger, K. A. Bjorndal, L. W. Botsford, B. J. Bourque, R. H. Bradbury, R. Cooke, J. Erlandson, J. A. Estes, T. P. Hughes, S. Kidwell, C. B. Lange, H. S. Lenihan, J. M. Pandolfi, C. H. Peterson, R. S. Steneck, M. J. Tegner and R. R. Warner. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293: 629-638.
35. Jupiter, S. D., R. Weeks, A. P. Jenkins, D. P. Egli and A. Cakacaka. 2012. Effects of a single intensive harvest event on fish populations inside a customary marine closure. *Coral Reefs*, 31(2):321-334.

36. Karlson, R. H. 1999. Dynamics of coral communities. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 250 p.
37. Klaus, J. S., I. Janse, J. M. Heikoop, R. A. Sanford and B. W. Fouke. 2007. Coral microbial communities, zooxanthellae and mucus along gradients of seawater depth and coastal pollution. *Environ. Microbiol.*, 9(5): 1291–1305.
38. Kleypas, J. A. 1996. Coral reef development under naturally turbid conditions: fringing reefs near Broad Sound, Australia. *Coral Reefs*, 15: 153-167.
39. Kleypas, J. A., J. W. McManus and L. A. B. Menez. 1999. Environmental limits to coral reef development: where do we draw the line? *Am. Zool.*, 39: 146-159.
40. Lapointe, B. E., R. Langton, B. J. Bedford, A. C. Potts, O. Day and C. Hud. 2010. Land-based nutrient enrichment of the Buccoo Reef Complex and fringing coral reefs of Tobago, West Indies. *Mar. Pollut. Bull.*, 60: 334–343.
41. Ledlie, M. N., A. J. Graham, J.C. Bythell, S. K. Wilson, S. Jennings, N. V. C. Polunin and J. Hardcastle. 2007. Phase shifts and the role of herbivory in the resilience of coral reefs. *Coral Reefs*, 26: 641–653.
42. León-Rubriche J. A. y J. E. Mancera. 2010. Cambios en el ensamblaje zooplanctónico de San Andrés Isla y su relación con las descargas del emisario submarino. Pp 488-493. En: INVEMAR y ACIMAR. (Eds.) Libro de resúmenes extendidos XIV Seminario Nacional de Ciencias y Tecnologías del Mar (SENALMAR). Serie de Publicaciones Especiales de Invemar No. 21. Santa Marta, 578 p.
43. Lesser, M. P. 2006. Benthic-pelagic coupling on coral reefs: feeding and growth of Caribbean sponges. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 328: 277-288.
44. López-Victoria, M. and S. Zea. 2004. Storm-mediated coral colonization by an excavating Caribbean sponge. *Clim. Res.*, 26: 251-256.
45. Lozano-Duque, Y., J. Medellín-Mora y G. R. Navas S. 2010. Contexto climatológico y oceanográfico del Mar Caribe colombiano. Pp. 53-84. En: INVEMAR (Ed.). Biodiversidad del

- margen continental del Caribe colombiano. Serie de Publicaciones Especiales, INVEMAR No. 20, Santa Marta. 457 p.
46. Márquez, G. 1982. Los sistemas ecológicos marinos del sector adyacente a Santa Marta, Caribe colombiano I: generalidades. *Ecología Tropical*. 1(2): 5-19.
 47. McClanahan, T. R. 1997. Primary succession of coral-reef algae: differing patterns on fished versus unfished reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 218: 77–102.
 48. Metroagua. 2010. Características fisicoquímicas y microbiológicas de la descarga del emisario submarino de la Bahía de Santa Marta (Colombia) (2000 – 2009). 1-35. En: Universidad del Magdalena. Estudio oceanográfico y de la calidad del agua del área del emisario submarino en la bahía de Santa Marta. , Santa Marta. 2010.
 49. Mohamed Selim, A. E. 2007. Sedimentation Threats to Red Sea corals: an ecological study of reefs in the Hurghada Region, Egypt. Thesis Doctor of Philosophy, Univ. Hull. Hull. 207 p.
 50. Myers, A. A. 1994. Biogeographic patterns in shallow-water marine systems and the controlling processes at different scales. 547-574. In: Giller, P. S, A. G. Hildrew and D. G. Raffaelli. (Eds.). *Aquatic ecology: scale, pattern and process*. Blackwell Science, Oxford. 649 p.
 51. Nezlin, N. P. 2008. Seasonal and interannual variability of remotely sensed chlorophyll. *Hdb. Env. Chem*. 5(Part Q): 333-349.
 52. Novoa, S., G. Chust, Y. Sagarminaga, M. Revilla, A. Borja And J. Franco. 2012. Water quality assessment using satellite-derived chlorophyll-a within the European directives, in the southeastern Bay of Biscay. *Mar. Pollut. Bull.*, 64:739-750.
 53. O’Leary, J. K., D. C. Potts, J. C. Braga and T. R. McClanahan. 2012. Indirect consequences of fishing: reduction of coralline algae suppresses juvenile coral abundance. *Coral Reefs*, 1-13. <http://41.215.122.106:80/dspace/handle/0/4712>. 05/08/2013.
 54. O’Reilly, J. E., S. Maritorena, B. G. Mitchell, D. A. Siegel, K. L. Carder, S. A. Garver, M. Kahru, and C. McClain. 1998. Ocean color chlorophyll algorithms for SEAWIFS. *Marine*

- Science Faculty Publications. Paper 6. http://scholarcommons.usf.edu/msc_facpub/6. 08/08/2013.
55. Pandolfi, J.M., R. H. Bradbury, E. Sala, T. P. Hughes, K. A. Bjorndal, R. G. Cooke, D. McArdle, L. McClenachan, M. J. H. Newman, G. Paredes, R. R. Warner and J. B. C. Jackson. 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*, 301: 955–958.
56. Parra-Velandia, F. J. y S. Zea. 2003. Comparación de la abundancia y distribución de algunas características de las esponjas del género *Ircina* (Porifera: Demospongiae) en dos localidades contrastantes del área de Santa Marta, Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 32:75-91.
57. Pastorok, R. A. and G. R. Bilyard. 1985. Effects of sewage pollution on coral-reef communities. *Mar. Ecol-Prog. Ser.*, 21: 175-189.
58. Pawlik, J. R. 2011. The chemical ecology of sponges on Caribbean reefs: natural products shape natural systems. *BioScience*, 61(11): 888-898.
59. Pawlik, J. R., T-L. Loh, S. E. McMurray and C. M. Fienly. 2013. Sponge communities on Caribbean coral reefs are structured by factors that are top-down, not bottom-up. *Plos-One*, 8(5): e62573. Doi:10.1371/journal.pone.0062573.
60. Pujos, M. y J. Pagliardini. 1986. Influencia de la contracorriente norte colombiana para la circulación de las aguas en la plataforma continental. Su acción sobre la dispersión de los efluentes del río Magdalena. *Bol. Cient. CIOH.*, 6: 3-15.
61. Quezada García, M. G., R. I. Paredes Peñafiel, F. Carrillo Gomero y J. Rojas Acuña. 2011. Modelo físico de la estimación de la concentración de clorofila-a en el mar peruano usando imágenes MODIS. *Rev. Inv. Fis.* 14: 1-6.
62. Quispe, D., R. Calienes, J. Tam, M. Graco, J. Ledesma, G. Flores, D. Correa y C. Quispe. 2010. Análisis comparativo entre clorofila *a* satelital e *in situ* en el ecosistema de afloramiento peruano, entre 1998-2007. *Ecol. Apl.*, 9(2):151-159.

63. Reichelt, R. E., Y. Loya and R. H. Bradbury. 1986. Patterns in the use of space by benthic communities on two coral reefs of the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 5:73-79.
64. Reiswig, H.M. 1974. Water transport, respiration and energetics of three tropical marine sponges. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 14:231-249.
65. Reiswig, H.M. 1975. Bacteria as food for temperate-water marine sponges. *Can. J. Zool.*, 53:582-589.
66. Reiswig, H.M. 1981. Partial carbon and energy budgets of the bacteriosponge *Verongia fistularis* (Porifera: Demospongiae) in Barbados. *Mar. Ecol.*, 2:273-293.
67. Rodríguez-Ramírez, A. y J. Garzón Ferreira. 2003. Monitoreo de arrecifes coralinos, pastos marinos y manglares en la bahía de Chengue (Caribe colombiano) 1993-1999. INVEMAR, Serie de Publicaciones Especiales No. 8, Santa Marta. 170 p.
68. Rodríguez-Ramírez, A., M. C. Reyes-Nivia, S. Zea, R. Navas-Camacho, J. Garzón-Ferreira, S. Bejarano, P. Herrón y C. Orozco. 2010. Recent dynamics and condition of coral reefs in the Colombian Caribbean. *Rev. Biol. Trop.*, 58(1):107-131.
69. Rogers, C. S. 1990. Responses of coral reefs and organisms to sedimentation. *Mar. Ecol-Prog. Ser.*, 62: 185-202.
70. Rogers, C. S., G. Garrison, R. Grober, Z.-M. Hillias y M. A. Franke. 2001. Manual para el monitoreo de arrecifes de coral en el Caribe y el Atlántico occidental. Parque Nacional de Islas Vírgenes, St. John. 123 p.
71. Rogers, C. S. and J. Miller. 2006. Permanent “phase shifts” or reversible declines in coral cover? Lack of recovery of two coral reefs in St. John.US Virgin Islands. *Mar. Ecol-Prog. Ser.*, 306: 103–114.
72. Romero R., D.A. 2013. Variables ambientales durante eventos de blanqueamiento coralino en el Caribe colombiano. Tesis Mag. Med. Amb. Des., Universidad Nacional de Colombia, Medellín. 113 p.

73. Rose, C. S. and M. J. Risk. 1985. Increase in *Cliona delitrix* infestation of *Montastrea cavernosa* heads on an organically polluted portion of the Grand Cayman fringing reef. *Mar. Ecol.*, 6(4): 345-363.
74. Ryan, K.E., J.P. Walsh, D.R. Corbett and A. Winter. 2008. A record of recent change in terrestrial sedimentation in a coral-reef environment, La Parguera, Puerto Rico: a response to coastal development? *Mar. Pollut. Bull.*, 56:1177–1183.
75. SeaWiFS Project. 2013. <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/browse.pl?sen=sw&typ=GAC>. 02/11/2013.
76. Sheppard, C. R. C., S. K. Davy and G. M. Pilling. 2009. *The biology of coral reefs*. Oxford University Press, Oxford. 339 p.
77. Spalding, M. D., C. Ravilious and E. P. Green. 2001. *World atlas of coral reefs*. University of California Press, Berkeley. 424 p.
78. Tomascik, T. 1991. Settlement patterns of Caribbean *scleractinian* corals on artificial substrata along a eutrophication gradient, Barbados, West Indies. *Mar. Ecol-Prog. Ser.*, 77:261-269.
79. Tomascik, T. and F. Sander. 1985. Effects of eutrophication on reef-building corals. *Mar. Biol.*, 87:143-155.
80. Tomascik, T. and F. Sander. 1987. Effects of eutrophication on reef-building corals. II. Structure of scleractinian coral communities on fringing reefs, Barbados, West Indies. *Mar. Biol.*, 94: 53-75.
81. Villamizar, E., M. C. Díaz, K. Rützler and R. De Nóbrega. 2013. Biodiversity, ecological structure, and change in the sponge community of different geomorphological zones of the barrier fore reef at Carrie Bow Cay, Belize. *Mar. Ecol.*: 1-11.
82. Ward-Taylor, D. 2013. Análisis del conocimiento oceanográfico y climatológico del Caribe colombiano. Tesis Ing. Geog. Amb., Univ. Ciencias Aplicadas y Ambientales, Bogotá. 109 p.

83. Werding, B. and H. A. Sánchez. 1989. The coral formations and their distributional pattern along a wave exposure gradient in the area of Santa Marta, Colombia. *Medio Ambiente*, 10(2):61-68.
84. Wilkinson, C. L. 1981. Significance of sponges with cyanobacterial symbionts on Davies reef, Great Barrier Reef. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium*. Manila, Philippines, 18-22 May. Vol. 2: 704-712.
85. Wilkinson, C. R. 1986. The nutritional spectrum of coral reef benthos: or sponging off one another for dinner. *Oceanus*, 29(2):68-75.
86. Wilkinson, C. L. 1987. Interocean differences in size and nutrition of coral reef sponge populations. *Science*, 236:1601-1704.
87. Wilkinson, C. R. and A. C. Cheshire. 1990. Comparisons of sponge populations across the Barrier Reefs of Australia and Belize: evidence for higher productivity in the Caribbean. *Mar. Ecol-Prog. Ser.*, 67: 285-294.
88. Wilson, S. K., R. Fisher, M. S. Pratchett, N. A. J. Graham, N. K. Dulvy, R. A. Turner and A. Cakacaka. 2010. Habitat degradation and fishing effects on the size structure of coral reef fish communities. *Ecol. Appl.*, 20(2):442-451.
89. Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey. 662 p.
90. Zea, S. 1993. Cover of sponges and other sessile organisms in rocky and coral reef habitats of Santa Marta, colombian Caribbean sea. *Caribb. J. Sci.*, 29(1-2): 75-88.
91. Zea, S. 1994. Patterns of coral and sponge abundance in stressed coral reefs at Santa Marta, Colombian Caribbean. 257-264. In: *Sponges in time and space*. Soest, R. W. M. van, T. M. G. van Kempen and J. C. Braeckman (Eds.). Balkema, Rotterdam. 544 p.
92. Zea, S. 2001. Patterns of sponge (Porifera, Demospongiae) distribution in remote, oceanic reef complexes of the southwestern Caribbean. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 25: 579-592.