

Géneros de foraminíferos bentónicos en zonas mesofóticas superior y media del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad y su potencial como bioindicadores de hábitats y cambios ambientales

Benthic foraminifera genera in the upper and middle mesophotic zones of the Corales de Profundidad Natural National Park and their potential as bioindicators of habitats and environmental changes

Alejandro Henao-Castro^{1*}  y Gabriel R. Navas-S² 

1. Grupo de Investigación en Biología Descriptiva y Aplicada, Programa de Biología, Universidad de Cartagena

2. Grupo de Investigación en Hidrobiología, Programa de Biología, Universidad de Cartagena

Resumen

Los arrecifes coralinos mesofóticos hacen parte del objeto de conservación del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad (PNN CPR). Un paso fundamental para el manejo de un área protegida es la caracterización de su riqueza específica, y uno de los grupos taxonómicos importantes en ambientes arrecifales son los foraminíferos bentónicos. Debido a que no existen investigaciones de este tipo para el PNN CPR, se consideró estudiar los géneros de foraminíferos bentónicos de las zonas mesofótica superior y media, y explorar una posible relación de dicha composición con sus ámbitos geográficos y batimétricos, así como con cambios ambientales. Los resultados permitieron concluir que una submuestra de 50 individuos con conchillas en buen estado, tomadas de diez muestras de 10 g, fue suficiente para estimar la composición de géneros presentes en la zona. La riqueza de géneros encontrada fue de 53, siendo *Amphistegina*, *Quinqueloculina* y *Triloculina* los que presentaron mayor frecuencia de aparición. No se encontraron diferencias significativas entre el conjunto de géneros de foraminíferos bentónicos de los estratos de profundidad superior (34-60 m) y medio (61-90 m). El conjunto de foraminíferos bentónicos del sector Bajo Calamarí difiere significativamente del encontrado en la localidad de Bajo Frijol. El análisis conjunto de la similaridad de muestras mediante clasificación y ordenación permitió identificar tres grupos congruentes con el sitio de muestreo, la época del año y el año de recolecta. El grupo de foraminíferos heterótrofos (*Quinqueloculina*, *Triloculina*, *Cibicides*, *Discorbis*, *Rosalina*, *Poroeponides* y *Textularia*) fue el más frecuente, seguido por el de los foraminíferos simbiotes (*Amphistegina*) y oportunistas (*Elphidium*). Los resultados obtenidos permiten sugerir que los foraminíferos bentónicos mesofóticos tienen potencial de ser bioindicadores para el programa de monitoreo del PNN CPR.

Palabras clave: foraminíferos bentónicos; corales mesofóticos; área marina protegida; bioindicadores

Abstract

The mesophotic coral reefs are part of the conservation object of the Corales de Profundidad Natural National Park (PNN CPR). A fundamental step for managing a protected area is the characterization of its specific richness, and benthic foraminifera is one of the essential taxonomic groups in reef environments. To our knowledge there are not published research about this topic in the PNN CPR, so it was necessary to study the genera of benthic foraminifera of the upper and middle mesophotic zones and explore a possible relationship of its composition in relation to its geographic and bathymetric ranges, as well as environmental changes. The results allowed us to conclude that a subsample of 50 individuals with shells in good condition taken from ten samples of 50 g was enough to estimate the composition of genera present in the study zone. The found genera richness was 53, from which *Amphistegina*, *Quinqueloculina*, and *Triloculina* were the most frequent. There were not significant differences found between the composition of benthic foraminifera genera between the upper (34-60 m) and middle (61-90 m) depth. The assemblage of benthic foraminifera in the Bajo Calamarí sector differs significantly from that found in the Bajo Frijol locality. The analysis of the similarity of samples using classification and ordination allowed us the identification of three groups in relation with the sampling site, time of year, and year of collection. The group of heterotrophs foraminifera (*Quinqueloculina*, *Triloculina*, *Cibicides*, *Discorbis*, *Rosalina*, *Poroeponides*, *Textularia*) was the most frequent, followed by symbiont (*Amphistegina*) and opportunistic foraminifera (*Elphidium*). The results obtained allow us to suggest that mesophotic benthic foraminifera have the potential to be bioindicators for the PNN CPR monitoring program.

Key words: benthic foraminifera; mesophotic corals; marine protected area; bioindicators; Colombian Caribbean

*Autor de correspondencia: henaoc@unicartagena.edu.co

Editora: Vanessa Yepes Narváez

Recibido: 06 de mayo de 2022

Aceptado: 26 de noviembre de 2022

Publicación en línea: 26 de diciembre de 2022

Citar como: Henao-Castro, A. y Navas-S, G.R. 2022. Géneros de foraminíferos bentónicos en zonas mesofóticas superior y media del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad y su potencial como bioindicadores de hábitats y cambios ambientales. *Intropica* 17(2): 262-276.

<https://doi.org/10.21676/23897864.4600>.



Introducción

Los arrecifes coralinos mesofóticos están formados por colonias de corales adaptadas a una baja intensidad de luz, por lo que pueden alcanzar más de 150 m de profundidad (Pyle y Copus, 2019). La composición de especies de corales, octocorales, algas y esponjas que dominan éstos hábitats, cambian de acuerdo con el estrato de profundidad (Kahng *et al.*, 2010). En general, se reconocen tres estratos: (1) zona mesofótica superior (ZMS) entre los 30 m y 60 m, (2) zona mesofótica media (ZMM) entre 61 m y 90 m y (3) zona mesofótica inferior (ZMI) superior a 90 m (Kahng *et al.*, 2010; Rocha *et al.*, 2018; Eyal y Pinheiro, 2020; Laverick *et al.*, 2020).

En muchos casos, estos ecosistemas se pueden considerar como una extensión de los arrecifes coralinos someros, incluyendo especies comunes compartidas, por lo que pueden servir como refugio para especies amenazadas en arrecifes más someros afectados por presiones antrópicas como la contaminación o la sobrepesca (Bongaerts y Smith, 2019). Asimismo, muchas de las especies que los habitan son endémicas en cuanto a sus ámbitos geográfico y batimétrico (Olivera *et al.*, 2019). Además, de forma similar a los ecosistemas coralinos menos profundos, los mesofóticos contienen organismos con defensas especializadas para protegerse de los depredadores y las infecciones microbianas, las cuales podrían utilizarse para desarrollar productos con utilidad industrial (Olson y Kellogg, 2010). Sin embargo, a pesar de estos atributos y de representar aproximadamente el 80 % del potencial de hábitat de arrecifes de corales del mundo, es poco lo que se conoce sobre la ecología de estos ecosistemas (Pyle y Copus, 2019).

En Colombia, las primeras formaciones de corales mesofóticos se registraron en 2005 (Reyes *et al.*, 2005) y fueron consideradas importantes objetos de conservación, que justificaron la creación del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad (PNNCPR) en el año 2014. Este se ubica en la cuenca del gran Caribe colombiano, a 12 km del Parque Nacional Natural Corales del Rosario y San Bernardo, y a 32 km del punto más cercano del continente, la península de Barú (Marrugo y Martínez, 2016; Sánchez *et al.*, 2016).

Un paso fundamental para el manejo de un área protegida es la caracterización de su riqueza específica. En tal medida, se ha reconocido que el PNNCPR alberga una valiosa cantidad de organismos, tales como los registrados por Reyes *et al.* (2005), los peces reportados en trabajos como los de Henao-Castro *et al.* (2019) y García (2021), el zooplancton descrito en Contreras-Vega *et al.* (2021) y en Criales-Hernández *et al.* (2021), entre

otros grupos (Alonso *et al.*, 2015; 2021; Sanjuán-Muñoz *et al.*, 2022).

Los foraminíferos, en particular, son uno de los organismos unicelulares más importantes en ambientes arrecifales puesto que desempeñan un papel esencial en los ciclos biogeoquímicos como los del carbono y nitrógeno, por lo que son considerados reservorios valiosos de estos elementos (Bernhard *et al.*, 2012). Asimismo, se destacan en la eficiente producción del carbonato de calcio para la construcción de sus conchillas (Hohenegger, 2006; Kiss *et al.*, 2021).

La salinidad, la temperatura, la turbidez del agua, el pH, la concentración de nutrientes, el patrón de corrientes, la tasa de sedimentación y el tipo de sustrato condicionan la presencia y abundancia a nivel local de las especies de foraminíferos (Arenillas *et al.*, 2000). Así pues, mientras que algunas soportan grandes y frecuentes cambios, otras mueren ante cambios más pequeños, por lo que se pueden utilizar como bioindicadores de condiciones ambientales (Armstrong y Brasier, 2005; Núñez-Luis *et al.*, 2018).

En efecto, muchas especies de foraminíferos responden ante cambios ambientales de manera similar a como lo hacen los corales escleractínios. Por ejemplo, las conchillas de muchas especies se componen de carbonato de calcio, y algunas especies se consideran constructoras arrecifales y presentan simbiosis con zooxantelas, por lo que sus requerimientos ambientales también son similares (Hallock *et al.*, 2003; Beccari *et al.*, 2020; O'Brien *et al.*, 2021). De tal forma, estos organismos han sido considerados como indicadores biológicos (ambientales y paleoambientales) ideales ya que su ciclo de vida corto (p. ej., pocos días, según Myers, 1938) y tallas pequeñas (desde pocos milímetros a centímetros, conforme lo establecen Hallock y Glenn, 1986) permiten su fácil manipulación y pueden reflejar alteraciones medioambientales a corto plazo (Hallock *et al.*, 2004; Alves *et al.*, 2019; Santa-Rosa *et al.*, 2021). De igual modo, cabe destacar que el muestreo de foraminíferos se puede realizar por medio de técnicas no destructivas en los ecosistemas y son costo efectivas en comparación con otros bioindicadores, o incluso con la medición directa de las variables ambientales como parámetros fisicoquímicos del agua y la sedimentación, entre otras (Hallock *et al.*, 2003; Cooper *et al.*, 2009; Fabricius *et al.*, 2012; Prazeres *et al.*, 2020).

Estudios sobre conjuntos de foraminíferos bentónicos en ambientes arrecifales generalmente los clasifican en tres grupos funcionales: (1) portadores de simbiontes, (2) mixótrofos (estrés-tolerantes) y (3) otros foraminíferos pequeños

considerados heterótrofos (Hallock *et al.*, 2003; Hallock, 2012; O'Brien *et al.*, 2021). Esta distinción se debe a que las diferencias entre las proporciones de estos tres grupos son una herramienta práctica y eficiente para determinar si un arrecife se encuentra en buen estado de salud o en degradación crónica o si atraviesa eventos agudos de mortalidad específica de corales (Hallock, 2012; Pisapia *et al.*, 2017; Prazeres *et al.*, 2020). En ese orden de ideas, Hallock *et al.* (2003) propusieron el índice FORAM con especies de foraminíferos bentónicos como un índice de integridad biológica útil para monitorear la salud arrecifal y evidenciar efectos negativos de perturbaciones naturales y antrópicas (Hallock y Glenn, 1986; Hallock, 2000; Hallock *et al.*, 2003; 2004; 2012; Prazeres *et al.*, 2020). Este indicador ha sido ampliamente usado, entre otras, en zonas arrecifales de África, la Gran Barrera Arrecifal Australiana, los cayos de la Florida y el Caribe (Hallock, 2000; Hallock *et al.*, 2003; Cooper *et al.*, 2009; Oron *et al.*, 2022).

A la fecha, poco se conoce sobre la riqueza de especies de foraminíferos bentónicos y la proporción entre grupos funcionales en Colombia (Naranjo, 2016; Sánchez *et al.*, 2016). Así pues, se cuenta con información limitada para evidenciar el grado de exposición de los arrecifes de corales a la escorrentía continental y otras perturbaciones (Velásquez *et al.*, 2011; López-Angarita *et al.*, 2014; Sánchez *et al.*, 2019).

En cuanto a las zonas coralinas más profundas del Caribe colombiano, solo se conocen dos informes técnicos elaborados para Parques Nacionales por Cedeño-Posso *et al.* (2015) y Sánchez *et al.* (2016), y dos trabajos de grado (Gómez, 2015; Naranjo, 2016) en una estación de monitoreo del PNN CPR en la zona más somera de Bajo Frijol, cuyos resultados permiten suponer que la riqueza de foraminíferos bentónicos de dicho parque es alta, como ha sido propuesto para ambientes con características comparables en otros países (Renema, 2019; Núñez-Luis y Herrera, 2021).

Considerando lo anterior, este trabajo se enfocó en estudiar los géneros de foraminíferos bentónicos de la ZMS y la ZMM de arrecifes de corales mesofóticos del PNN CPR, explorando a su vez una posible relación de su presencia y frecuencia con sus ámbitos espacial y batimétrico y su ciclo climático. Los resultados obtenidos de presencia/ausencia de géneros podrán ser utilizados para orientar hacia el estudio de especies en

particular y, a partir de ello, mejorar las estrategias de monitoreo y cálculo de índices como el FORAM, que permitan estimar posibles alteraciones en el ambiente que puedan servir como alertas para tomar medidas de conservación y manejo relevantes ante el cambio climático y cambios ambientales actuales.

Materiales y métodos

Área de estudio

El PNN CPR, localizado entre las coordenadas 9°43'16,591"-10°7'30,277"N y 76°0'16,254"-17°41,091"O, hace parte de la cuenca del gran Caribe colombiano (figura 1) y se encuentra ubicado a 12 km de distancia del Parque Nacional Natural Los Corales del Rosario y de San Bernardo, y a 32 km del punto más cercano del continente, la península de Barú (Morales-Giraldo *et al.*, 2017). Esta área protegida comprende una amplia zona marina frente a los departamentos de Bolívar, Sucre y Córdoba, abarcando un área de 142 19515 ha, con profundidades de 34 a 1 234 m (Morales-Giraldo *et al.*, 2017).

Las muestras analizadas se recolectaron en dos sectores del Parque. Por una parte, se encuentra el Bajo Calamarí (BC), también conocido como "La Herradura", que se localiza en la parte nororiental, encierra una cuenca dentro de la plataforma continental con 1 km de ancho (Morales-Giraldo *et al.*, 2017) y tiene una topografía irregular con pendientes bajas a moderadas. En la zona abundan fondos rocosos coralinos con rodolitos calcáreos, esponjas tipo barril como *Xestospongia muta* (Schmidt, 1870), algunos corales escleractínios (p. ej. porítidos y agarícidos), octocorales y una alta abundancia de colonias del hidrocoral *Stylaster roseus* (Pallas, 1766) (Sánchez *et al.*, 2016). Por otra parte, la localidad del Bajo Frijol (BF) comprende una montaña submarina entre 34 y 150 m de profundidad ubicada al sur occidente del bajo Calamarí (BC), con una longitud de 8,2 km y 1,4 km de ancho (Morales-Giraldo *et al.*, 2017). En ella abundan formaciones de coral duro, rodolitos de algas calcáreas, macroalgas y esponjas aisladas, con una particular abundancia de peces (Alonso *et al.*, 2015; Cedeño-Posso *et al.*, 2015; Marrugo y Martínez, 2016; Sánchez *et al.*, 2016; Chasqui-Velasco y González-Corredor, 2019; Sanjuán-Muñoz *et al.*, 2022).

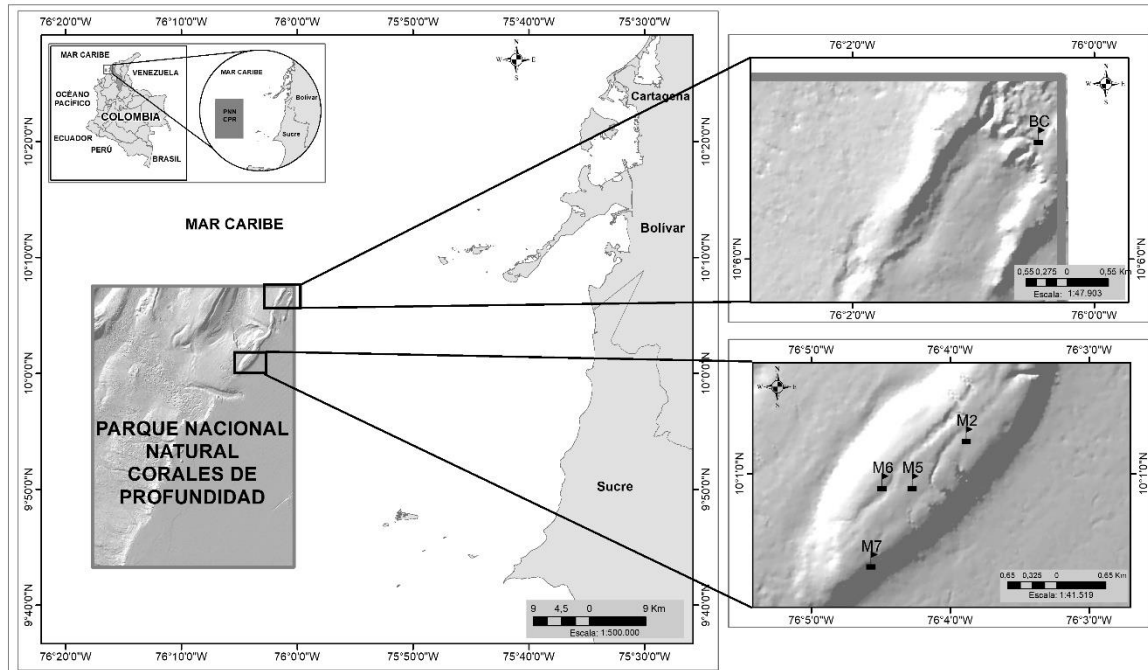


Figura 1. Sitios (M) de recolección de muestras en los sectores Bajo Calamarí-La Herradura (BC) y Bajo Frijol (estaciones de monitoreo M2, M5, M6 y M7), en el PNNCPR. Sitios M2 y M5: 34-37 m de profundidad; M6: 43 m; M7: 60-70 m; BC: 77 m. M2, M5 y M6 corresponden a la zona mesofótica superior, y M7 y BC indican la zona mesofótica media (mapa elaborado por M.P. Molina-Jiménez, 2022).

Recolección y análisis de muestras

Para la caracterización del conjunto de géneros de foraminíferos bentónicos, se realizaron tres campañas de muestreo entre 2014 (junio) y 2015 (junio y noviembre). Las 20 muestras fueron recolectadas en cinco sitios (M) en el sector Bajo Frijol (BF) (año 2014: sitio M2 y año 2015: sitios M5, M6, M7) y en un sitio en el sector Bajo Calamarí o La Herradura (BC), muestreado en el año 2015 (figura 1). En cuanto al estrato de profundidad, los sitios de muestreo se ubicaron entre los 34 -70 m en BF y a los 77 m en BC (figura 1). De este modo, al discriminar según la zonación ecológica de los corales mesofóticos, las muestras de los sitios M2, M5 y M6 fueron recolectadas en la zona mesofótica superior (ZMS) (30-60 m de profundidad), y las muestras de los sitios de muestreo M7 y las de BC se obtuvieron de la zona mesofótica media (ZMM) (61-90 m).

Las muestras fueron recolectadas por medio de buceo técnico de circuito cerrado O2ptima Rebreather, utilizando mezclas de gases trimix (aire, oxígeno y helio) (Sánchez *et al.*, 2016). Cada muestra consistió en la toma manual de aproximadamente 10 g en peso seco de sedimento arenoso superficial depositado en recipientes plásticos de 50 mL. Una vez en la embarcación, a cada recipiente se le adicionó etanol absoluto en una relación 1:1, y fueron llevados al laboratorio para su posterior análisis. Las muestras se secaron a temperatura ambiente en el

laboratorio de Parques Nacionales Naturales, sede Cartagena, y se extrajeron 2 g de cada una, los cuales se depositaron en cajas de Petri de 90 mm de diámetro de acuerdo con lo recomendado por Velásquez *et al.* (2011) para arrecifes someros del Parque Nacional Natural Los Corales del Rosario y de San Bernardo. Siguiendo la metodología sugerida por Hallock *et al.* (2003), se obtuvo una submuestra de 0,1 g de sedimento a partir de cada muestra, la cual fue observada a través de un estereomicroscopio (Zeiss Discovery V8). Estas submuestras se analizaron hasta contar mínimo 50 individuos que no presentaban daños o signos de deterioro evidentes en sus conchillas (Hallock *et al.*, 2003; Prazeres *et al.*, 2020).

El nivel taxonómico determinado para este trabajo fue el de género. Por lo tanto, con el fin de estimar la representatividad del muestreo se realizaron para cada zona de muestreo (BF y BC) curvas de acumulación de géneros de foraminíferos (riqueza observada-Sobs) y de los estimadores jackknife 1, jackknife 2, Michaelis Menton (MM) y Uglan-Gray-Ellingsen (UGE) (Palmer, 1990; Uglan *et al.*, 2003; González-Oreja *et al.*, 2010).

Los datos obtenidos a partir de la revisión de las muestras fueron organizados en una matriz de presencia/ausencia teniendo en cuenta el sector (BF o BC), el estrato de profundidad (ZMS:30-60 m o ZMM: 61-90 m) y la fecha de muestreo.

Asimismo, con el fin de determinar si existían diferencias

significativas entre el conjunto de géneros de foraminíferos, los sitios y los estratos de profundidad, se realizaron dos pruebas ANOSIM *a priori*.

Para explorar una agrupación de muestras sin tener en cuenta únicamente estos dos factores, se empleó la misma matriz y se calculó la semejanza entre muestras mediante el índice de similitud de Jaccard a partir de la presencia o ausencia. Con base en este índice, se elaboraron una clasificación (dendrograma de similitud con soporte de grupos con SIMPROF) y un análisis multidimensional no métrico (MDS) (Digby y Kempton, 1987; Clarke y Gorley, 2015). Para identificar los géneros responsables de la formación de dichos grupos, se verificó su contribución porcentual mediante un análisis SIMPER. Todos estos análisis se realizaron en el programa Primer V7 (Clarke y Gorley, 2015).

Finalmente, como una primera aproximación a su posible uso en el Programa de Monitoreo del Área Marina protegida (AMP) del PNN CPR, los géneros registrados se agruparon en grupos funcionales según fueran considerados predominantemente

simbióticos, oportunistas y otros heterótrofos pequeños.

Resultados

La composición de foraminíferos bentónicos de ambientes mesofóticos entre los 34-77 m de profundidad en el PNN CPR estuvo representada por las familias Amphisteginidae, Hauerinidae y Eponididae, las cuales presentaron la mayor frecuencia de aparición con 100 %, 100 % y 80 %, respectivamente. La familia Hauerinidae, adicionalmente, tuvo el mayor número de géneros (riqueza (S)=8). En total, se encontraron 53 géneros; entre ellos, *Amphistegina*, *Quinqueloculina* y *Triloculina* fueron los más frecuentes, presentándose en 20, 15 y 14 muestras, respectivamente ([Material suplementario](#); figura 2).

Teniendo en cuenta el ámbito geográfico, los géneros más frecuentes para BC fueron *Amphistegina*, *Textularia*, *Pyrgo*, *Syphonina*, *Planulina*, *Triloculina* y *Eponides*. Mientras, para BF, fueron *Amphistegina*, *Quinqueloculina*, *Cibicides*, *Triloculina* y *Discorbis* (figura 2).

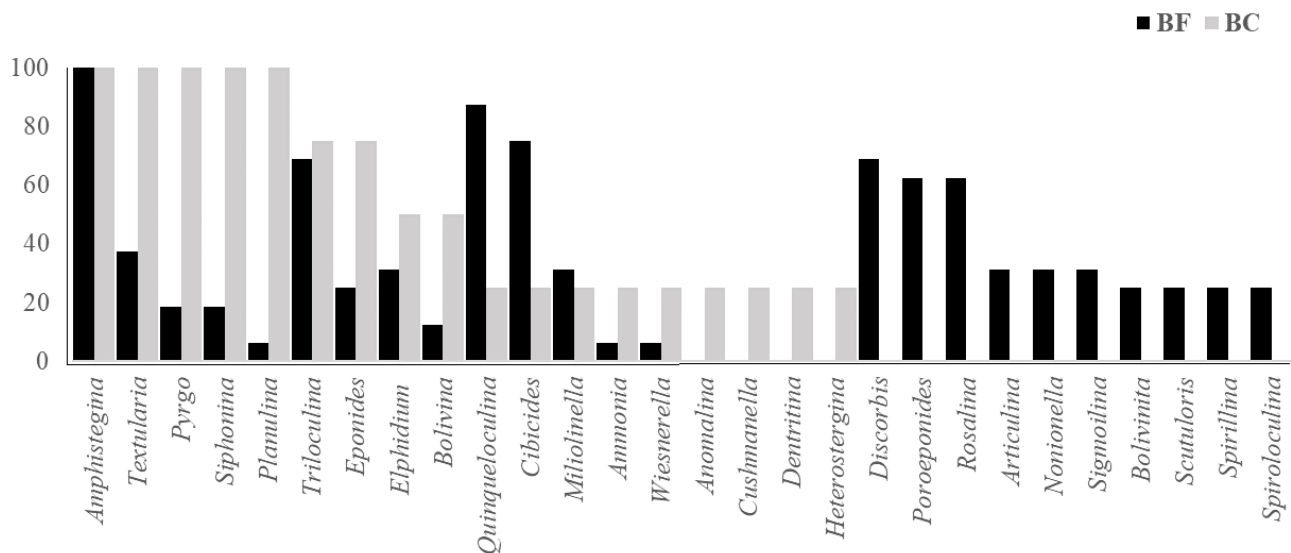


Figura 2. Frecuencia de ocurrencia (>20 % en alguno de los dos sitios) de los géneros más representativos encontrados en ambientes mesofóticos del PNN CPR. Montaña submarina BF y BC.

Suficiencia y representatividad del muestreo

Las curvas de acumulación de géneros para la mayoría de los estimadores (figura 3 a, b) mostraron inflexión con la revisión de al menos 10 muestras para el sector de Bajo Frijol (BF) (figura 3a). En cambio, con cuatro muestras analizadas del sector del Bajo Calamarí (BC), se infiere que es necesario incrementar el número de muestras analizadas para tener una caracterización

más completa de los géneros de foraminíferos bentónicos allí presentes (figura 3b).

Comparación entre estratos de profundidad y sitios de muestreo

No se encontraron diferencias significativas (ANOSIM: $R=0,063$; $p=0,16$) entre el conjunto de géneros de foraminíferos

bentónicos de los estratos de profundidad superior (34-60 m) y medio (61-90 m). Por lo tanto, se considera que los géneros de foraminíferos bentónicos entre la zona mesofótica superior (ZMS) y la zona mesofótica media (ZMM) aparentemente se solapan en los ambientes mesofóticos del PNN CPR. Asimismo, se determinó que la composición de géneros de foraminíferos

bentónicos del sector Bajo Frijol (BF) difiere significativamente de los encontrados en Bajo Calamarí (BC) (ANOSIM: $R= 0,659$; $p= 0,001$), principalmente por la frecuencia de ocurrencia de los géneros *Planulina*, *Pyrgo*, *Siphonina*, *Discorbis*, *Quinqueloculina*, *Textularia*, *Eponides*, *Cibicides*, *Poroeponides* y *Rosalina* (figura 2).

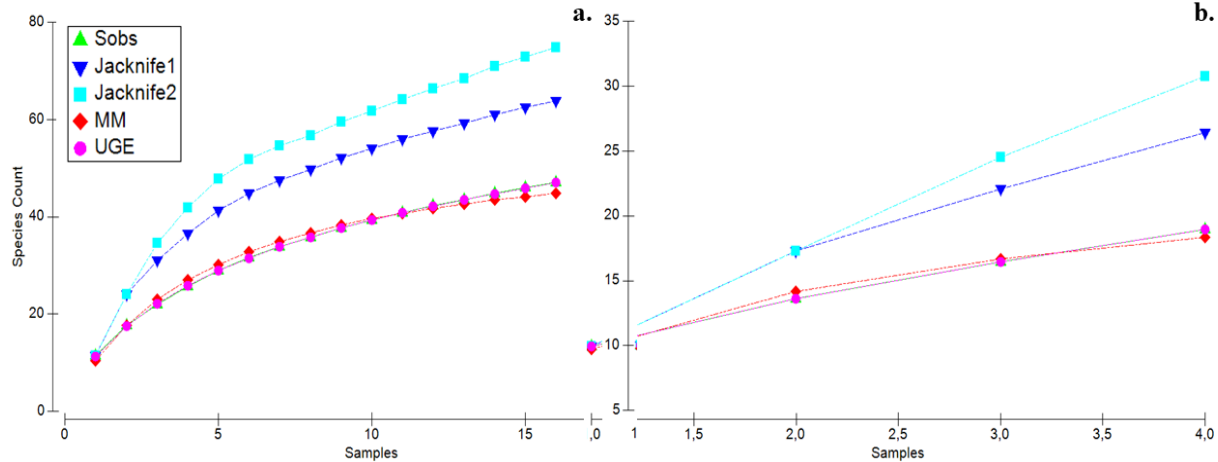


Figura 3. Curvas de acumulación de géneros de foraminíferos bentónicos de ecosistemas de corales mesofóticos del PNN Corales de Profundidad. Bajo Frijol (a) y Bajo Calamarí (b).

Agrupación de muestras

El análisis en conjunto de los resultados del dendrograma de similitud de muestras soportado con la prueba SIMPROF y el ordenamiento no métrico multidimensional (estrés=0,16)

evidenció una segregación de las muestras en tres grupos (figuras 4 y 5). El primero incluye las recolectadas en Bajo Frijol (BF) en junio del 2015, el segundo las provenientes de Bajo Calamarí (BC) y el tercero, las de BC recolectadas en abril de 2014 y noviembre de 2015 (figura 5).

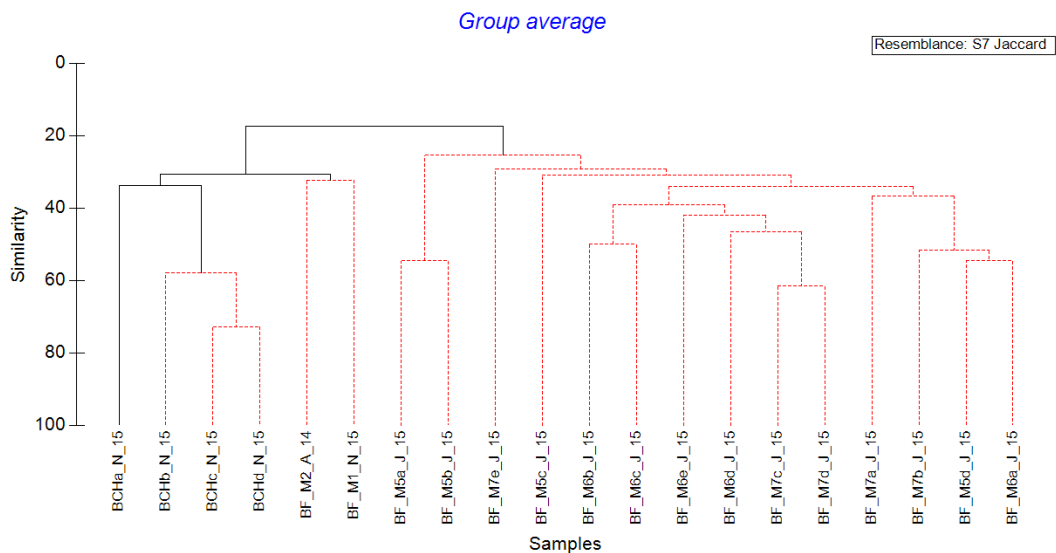


Figura 4. Dendrograma de similitud de Jaccard. Se muestra la separación de las muestras por sectores. Bajo Frijol (BF), Bajo Calamarí o La Herradura (BC), M (sitio), año 2014 (14), año 2015 (15), abril (A), junio (J) y noviembre (N).

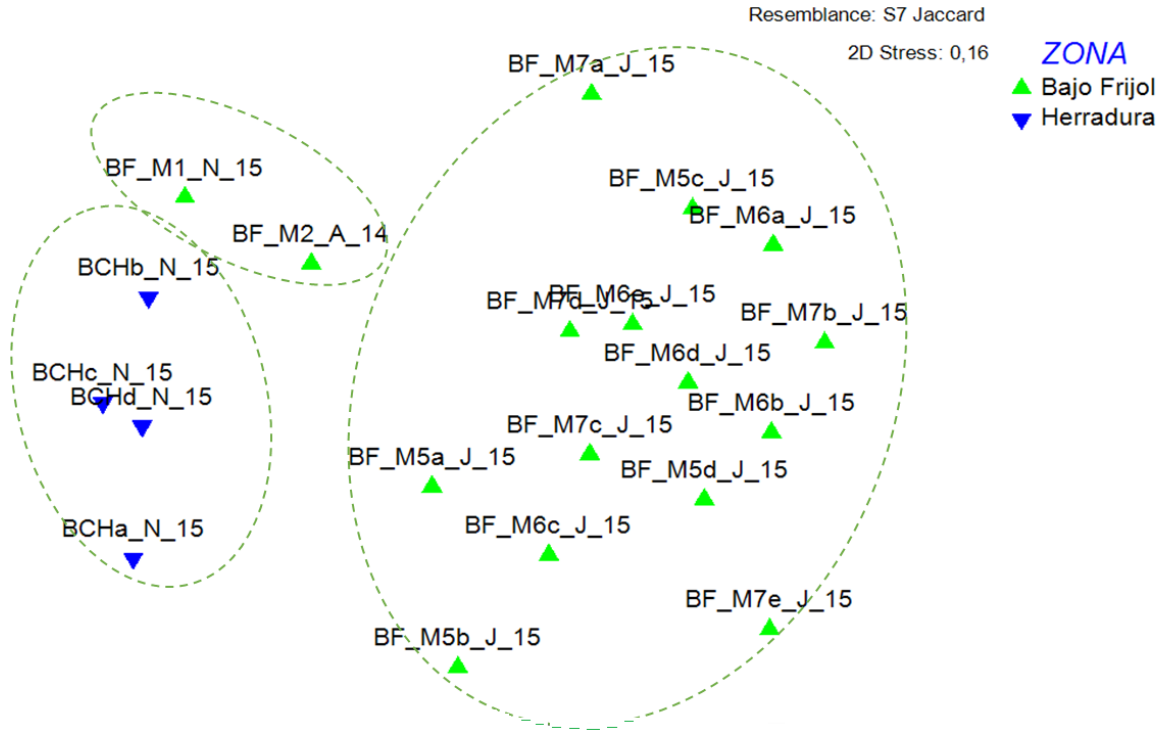


Figura 5. Análisis multidimensional no métrico (MDS). Se muestra la separación de las muestras por sector. Bajo Frijol (BF), Bajo Calamarí o La Herradura (BC), M (sitio), año 2014 (14), año 2015 (15), abril (A), junio (J) y noviembre (N).

Grupos funcionales de foraminíferos bentónicos

Se pudo apreciar que para ambos sectores (BF y BC) las proporciones de los tres grupos funcionales son similares. Los heterótrofos, en particular, fueron el grupo más frecuente (y con mayor riqueza taxonómica) en los ambientes mesofóticos, seguido por los foraminíferos simbiotes y los oportunistas, respectivamente (figura 6). La familia Hauerinidae tuvo el mayor número de géneros dentro de la comunidad de foraminíferos

(n= 8), siendo todos del grupo de heterótrofos pequeños, al igual que los géneros de la familia Eponididae (n= 2). Asimismo, a partir de información secundaria se encontró que cinco géneros se caracterizan por exhibir simbiosis con zooxantelas, de los cuales destacan, *Amphistegina* y los pertenecientes a las familias Elphidiidae (n=2) y Peneroplidae (n=3) ([Material suplementario](#)). No obstante, la mayoría de las especies de estos géneros se consideran heterótrofas y solo cuatro taxa se clasifican como oportunistas.

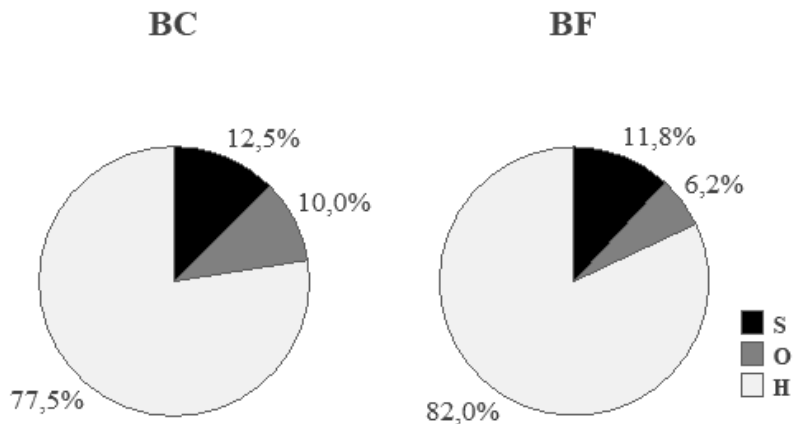


Figura 6. Proporciones de los grupos funcionales de foraminíferos bentónicos de ambientes mesofóticos de los sectores Bajo Calamarí (BC) y Bajo Frijol (BF) del PNCCPR. Grupos funcionales: simbiotes (S), oportunistas (O) y heterótrofos pequeños (H).

Discusión

Suficiencia y representatividad del muestreo

Los resultados de las curvas de acumulación de géneros y de los estimadores permitieron determinar que, con diez muestras de 50 g, y analizando una submuestra de 50 individuos con conchillas en buen estado, se logró una caracterización suficiente del conjunto de géneros de foraminíferos bentónicos presentes en los hábitats estudiados del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad (PNNCPR) en el sitio Bajo Frijol (BF). En cuanto a Bajo Calamarí (BC) se recomienda aumentar el número de muestras analizadas. Para la caracterización a nivel taxonómico de especie Patterson y Fishbein (1989) y Schönfeld *et al.* (2012) sugieren realizar conteos de al menos 200 a 400 individuos mínimo para incluir posibles especies raras.

Composición de foraminíferos bentónicos del PNNCPR

Se encontraron 53 géneros de foraminíferos bentónicos en el PNNCPR entre los 34 m y 77 m de profundidad en ambientes mesofóticos, una riqueza mayor a la mencionada por Gómez (2015) de 25 géneros identificados a partir de dos muestras recolectadas en Bajo Frijol (BF) a 36 m de profundidad, y de 34 géneros identificados por Naranjo (2016) a partir de 14 muestras de Bajo Frijol (BF) recolectadas entre los 37 m y 70 m de profundidad. Esta riqueza es comparable con la conocida para otras áreas del Caribe colombiano como isla Barú (Parada *et al.*, 1985; Parada y Pinto, 1986; Delgado y Parada, 1995; Parada y Reyes, 1999; Gómez, 2015), el PNN Los Corales del Rosario y de San Bernardo (Velásquez *et al.*, 2011; Gómez, 2015) y los bancos de Salmedina (Bernal *et al.*, 2005). La riqueza obtenida también resultó mayor a la encontrada en el mar Caribe, en el archipiélago Jardines de la Reina en Cuba (n= 24), en un ambiente alejado de asentamientos humanos (Núñez-Luis y Leyva, 2020). Estos datos se complementan con otros estudios en Cuba, donde se han registrado 91 especies de foraminíferos bentónicos en tres arrecifes mesofóticos entre 39-56 m de profundidad con una riqueza de 32 a 52 especies por sitio (Núñez-Luis y Herrera, 2021). Las familias encontradas en el presente estudio también son consistentes con las mencionadas para arrecifes en Puerto Rico y el Caribe por Hallock *et al.* (2003) y Prazeres *et al.* (2020) (ej. Amphisteginidae, Soritidae).

Por lo anterior, se infiere que la riqueza de géneros de foraminíferos bentónicos para el PNNCPR es alta, pues se ha sugerido que zonas arrecifales coralinas con 16 a 37 especies puede considerarse una riqueza media, mientras que aquellas con más de 30 especies exhiben una riqueza alta (Emrich *et al.*,

2017; Núñez-Luis y Leyva, 2020; Núñez-Luis y Herrera, 2021).

Si bien la presente investigación se limitó al nivel taxonómico de género, los resultados son consistentes con estudios de comunidades de foraminíferos bentónicos en zonas como Bocas del Toro, Panamá, en los que se ha reportado dominancia de las especies *Adelosina bicornis* (Walker & Jacob, 1798), *Amphistegina gibbosa* d'Orbigny, 1839, *Cycloforina columnosa* (Cushman, 1922), *Neoeponides antillarum* (d'Orbigny, 1839), *Nodobacularella cassis* (d'Orbigny, 1839), *Pseudohauerina fragilissima* (Brady, 1884), *Pyrgo subsphaerica* (d'Orbigny, 1839), *Quinqueloculina lamarckiana* d'Orbigny, 1839, *Q. tricarinata* d'Orbigny, 1839, *Rotorbinella umbonata* Sellier de Civrieux, 1977, *Rotorbis auberii* (d'Orbigny, 1839), *Sahulia conica* (d'Orbigny, 1839) y *Tidwellella exorna* (Phleger & Parker, 1951) (Havach y Collins, 1997) en ambientes arrecifales con profundidades entre 6-82 m. Adicionalmente, Triffleman *et al.* (1991) registraron una riqueza de 92 taxa para bancos coralinos del Caribe (Serranilla), con dominio de *Rotorbinella rosea* (d'Orbigny in Guérin-Méneville, 1832), seguido por *Amphistegina gibbosa*, *Asterigerina carinata* d'Orbigny, 1839, *Archais angulatus* (Fichtel & Moll, 1798), *Rosalina floridana* (Cushman, 1922), *Quinqueloculina* spp., *Textularia agglutinans* d'Orbigny, 1839, *Nodobacularella cassis* (d'Orbigny, 1839), *Articulina pacifica* Cushman, 1944, *Cyclorbiculina compressa* (d'Orbigny, 1839), *Neoconorbina terquemi* (Rzehak, 1888), *Planorbulina mediterraneensis* d'Orbigny, 1826, *Caribbeanella polystoma* Bermúdez, 1952, *Elphidium* spp. y *Triloculina* spp. Son precisamente los géneros de la mayoría de estas especies los que resultaron más frecuentes en los ambientes mesofóticos encontrados en el PNNCPR.

Comparación entre estratos de profundidad y sitios de muestreo, y agrupación de muestras.

Los resultados permitieron determinar que entre los 34 m y los 77 m de profundidad no se presentaron diferencias que sugieran la presencia de conjuntos discretos de géneros de foraminíferos bentónicos relacionados con ese ámbito batimétrico. Esto resulta contrario a lo reportado en investigaciones relacionadas, en las que sí se ha demostrado una composición de especies diferencial en el estrato de profundidad (Triffleman *et al.*, 1991; Havach y Collins, 1997) lo que se puede atribuir a la incidencia directa en la penetración de la luz y la presión (como factor ligado a la temperatura y profundidad), condiciones que intervienen en la solubilidad del CO₂ y que afectan procesos de calcificación para construir conchas de carbonato de calcio (Núñez-Luis *et al.*, 2018).

Aunque el número de muestras estudiadas para Bajo Calamarí (BC) fue bajo, las pruebas estadísticas aplicadas permiten afirmar que el conjunto de foraminíferos bentónicos allí presente era diferente del encontrado en Bajo Frijol (BF), con una comunidad distinta en este ambiente mesofótico. En términos de composición por sitios, los resultados mostraron que los géneros *Quinqueloculina*, *Cibicides* y *Discorbis* fueron característicos del conjunto de foraminíferos de BF, mientras que *Planulina*, *Pyrgo*, *Siphonina* y *Textulina* son característicos del conjunto encontrado en BC. Asimismo, esto coincide con lo señalado por Gómez (2015), quien además de *Amphistegina*, encontró que los géneros que más aportaron a la segregación de las muestras fueron *Quinqueloculina*, *Discorbis*, *Rosalina*, *Miliolinella* y *Triloculina*, sugiriendo que su contribución a la disimilaridad puede atribuirse a las fluctuaciones de sus abundancias en respuesta a las variaciones en la disponibilidad de alimento debido a sus hábitos tróficos. No se conocen las condiciones oceanográficas ni las características estructurales de los hábitats en los diferentes sectores del PNNCPR. Sin embargo, considerando que Bajo Calamarí (BC) está ubicado más al norte y ligeramente más cerca de la costa que Bajo Frijol (BF), es posible sugerir la existencia de un gradiente de aporte continental que podría causar una variación en la disponibilidad de carbono orgánico disuelto y otros nutrientes, así como en la abundancia de bacterias, diatomeas, ciliados, flagelados, foraminíferos pequeños, copépodos y pequeños crustáceos, entre otros, los cuales componen la fuente de alimento de la mayoría de los foraminíferos (Hallock *et al.*, 2003; Ward *et al.*, 2003; Hallock, 2012; Núñez-Luis *et al.*, 2018; Prazeres *et al.*, 2020). Lo anterior es consistente con resultados obtenidos en investigaciones en otras zonas del Caribe (archipiélago Jardines de la Reina, Cuba), en las que se han encontrado diferencias a pequeña escala entre los conjuntos de foraminíferos con similitudes en sus comunidades del 70 %, las cuales se atribuyeron a variaciones en la calidad del agua arrecifal (Núñez-Luis y Leyva, 2020).

En términos geomorfológicos, la forma de herradura de BC (Morales-Giraldo *et al.*, 2017), diferente a la de montaña submarina de BF, puede estar causando la acumulación de sedimentos gruesos de origen calcáreo con baja resuspensión de material particulado y pocos aportes terrígenos, lo que posiblemente esté contribuyendo con las diferencias de los grupos de géneros de foraminíferos encontrados. Adicionalmente, según observaciones de Sánchez *et al.* (2016) y Sanjuán-Muñoz *et al.* (2022), en el sector de Bajo Calamarí (BC) el sustrato está dominado por macroalgas, octocorales e

hidrocorales (del género *Stylaster*), mientras que en Bajo Frijol (BF) es más común encontrar algas frondosas, colonias de corales escleractinios dispersas, rodolitos calcáreos y esponjas barril de gran tamaño, por lo que se asume que la comunidad arrecifal bentónica podría ser un factor que estaría influyendo en el conjunto de géneros de foraminíferos bentónicos recientes del PNNCPR.

Estudios como el de Girard *et al.* (2022) han evidenciado que la estructura comunitaria del fondo arrecifal coralino (Sulawesi, Indonesia) puede influenciar las asociaciones de foraminíferos bentónicos recientes. Por ejemplo, especies de foraminíferos como *Amphistegina lobifera* Larsen, 1976, *Calcarina spengleri* (Gmelin, 1791) y *Heterostegina depressa* d'Orbigny, 1826, son comunes en arrecifes dominados por corales duros, mientras que *Neorotalia gaimardi* (d'Orbigny in Fornasini, 1908) y *Calcarina mayori* Cushman, 1924 prevalecen en arrecifes coralinos dominados por macroalgas (carnosas). Finalmente, las variaciones de abundancias de especies como *Elphidium* spp., *Peneroplis planatus* (Fichtel & Moll, 1798) y *Sphaerogypsina globulus* (Reuss, 1848), pueden reflejar patrones de gradientes temporales y espaciales de contaminación antropogénica (Girard *et al.*, 2022).

Es importante resaltar que independientemente del ambiente estudiado, la utilidad de los foraminíferos bentónicos para caracterizar microhábitats ha sido utilizada por diversos estudios. Por ejemplo, Hromic (2009) empleó los foraminíferos para delinear hábitats y parámetros ambientales asociados a ambientes de fiordos de Chile, mencionando que pueden ser usados para establecer un referente para estudios posteriores sobre localización y nivel de impacto por acción antrópica. Por otra parte, Hallock *et al.* (2003), Prazeres *et al.* (2020) y Girard *et al.* (2022) los proponen como candidatos idóneos para el estudio del nivel de degradación de arrecifes de corales a nivel mundial, en gran parte por su distribución circuntropical.

Grupos funcionales de foraminíferos bentónicos

Al igual que Velásquez *et al.* (2011), Gómez (2015) y Naranjo (2016), en esta investigación se encontró que el género con mayor abundancia fue *Amphistegina*. Bernal *et al.* (2005) mencionan como especie más abundante dentro del grupo de simbióticos a *A. gibbosa* en los bancos de Salmedina, un bajo a aproximadamente 40 km de distancia del PNNCPR. *Amphistegina* es un género de distribución circuntropical (Hallock, 2000), y las especies de este género son comunes en aguas con condiciones oligotróficas (Reymond *et al.*, 2012), por lo que es muy abundante en ambientes arrecifales con baja

presencia de materia orgánica (Hallock, 2000). Con base en lo anterior, la abundancia de este género es considerada como un bioindicador importante en arrecifes de coral de buena calidad del agua para formaciones arrecifales (Hallock *et al.*, 2003; Hallock, 2012; Prazeres *et al.*, 2020).

En esta investigación se encontró que el grupo funcional de heterótrofos pequeños resultó ser de mayor frecuencia de ocurrencia (77,5 % para BC y 82 % para BF), seguido por los foraminíferos simbios (12,5 % para BC y 11,8 % para BF) y los oportunistas, lo cual se atribuye a un mayor número de especies del grupo de heterótrofos pequeños en las comunidades de foraminíferos bentónicos, siendo consistente con estudios de

ensamblajes de comunidades de este grupo taxonómico en distintos arrecifes del Caribe (Prazeres *et al.*, 2020). A escala local, el patrón de mayor riqueza de géneros de heterótrofos pequeños vs simbios se repite (Sánchez *et al.*, 2016). Gómez (2015) reportó, en una muestra recolectada en la zona mesofótica superior de BF (34 m de profundidad), la presencia de siete géneros simbios, seis oportunistas y 34 heterótrofos pequeños. Resultados similares fueron obtenidos por Naranjo (2016), quien determinó el índice FORAM para tres puntos de muestreo, también en BF, e identificó cuatro géneros simbios, cuatro oportunistas y 27 heterótrofos pequeños (tabla 1).

Tabla 2. Comparación histórica de proporciones entre grupos funcionales de foraminíferos bentónicos en diferentes zonas arrecifales someras del Caribe colombiano y BF del PNNCPR con el presente estudio. Grupos funcionales: simbios (Sim.), oportunistas (Opo.) y heterótrofos pequeños (Het.), PNNCPR (Parque Nacional Natural Corales de Profundidad) y la de PNNCRSB (Parque Nacional Natural Los Corales del Rosario y de San Bernardo).

	Velásquez <i>et al.</i> (2011)			Gómez (2015)			Naranjo (2016)			Este trabajo		
	Sim	Opo	Het	Sim	Opo	Het	Sim	Opo	Het	Sim	Opo	Het
Riqueza (S)	10	4	16	7	6	34	4	4	27	5	4	35
Media (%)	67,1	1,82	31,07	6,47	4,19	89,33	53,29	1,9	44,79	26,00	20,00	24,29
Error estandar (%)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18,60	5,40	3,47
Observaciones	Isla Fuerte (5 sitios), PNNT (5 sitios) y PNNCRSB (4 sitios). Datos de abundancias relativas por grupos. Sim=2246, Opo=61 y Het=1040 individuos.			Barú (9 sitios), PNNCRSB (1 sitio) y PNNCPR (1 sitio-BF). Datos de abundancias relativas por grupos. Solo para PNNCPR Sim=53, Opo=1 y Het= 108 individuos.			Bajo Frijol del PNNCPR (N=14, año 2015). Datos de abundancias relativas por grupos. Sim=420, Opo=15 y Het= 353 individuos.			Montañas submarinas del PNNCPR. Datos de frecuencia de ocurrencia por muestra. N=20. Datos de frecuencia de ocurrencia por muestras. Matriz presencia/ausencia.		

De otra parte, la segregación de las muestras según el sitio de muestreo (BF o BC) y el año y mes de muestreo, y las variaciones en los grupos funcionales encontradas en los resultados de este trabajo, aunque preliminares y a nivel taxonómico de género, muestran por primera vez que los conjuntos de foraminíferos bentónicos mesofóticos, además de mostrar diferencias a pequeña escala espacial (microhábitats), pueden ser útiles para mostrar variaciones estacionales y multianuales.

Recomendaciones

En el PNNCPR es evidente la presencia variable de aguas con material particulado, sedimentos finos, nieve marina y macrófitas de agua dulce como *Eichhornia crassipes* (Mart.)

Solms, 1883 (Henao-Castro, 2013; Henao-Castro *et al.*, 2015a, b). La principal fuente de aportes de aguas continentales es el Canal del Dique, a aproximadamente 32 km de distancia a través de la bahía de Barbacoas y la bahía de Cartagena (Marrugo y Martínez, 2016). Se espera que este aporte, la escorrentía continental, el desarrollo no planificado en la zona costera, el tráfico marino y otros factores asociados al turismo vayan en aumento, afectando de manera progresiva los ambientes del área protegida. Estos impactos no serán constantes, sino que presentarán periodos de elevada intensidad, relacionados también con el régimen climático (épocas secas y de lluvias) y eventos climáticos como El Niño o La Niña, los cuales pueden causar graves efectos en las comunidades marinas (Claar *et al.*,

2018). Por esta razón, es fundamental contar con un sistema de vigilancia y monitoreo para la alerta temprana ante amenazas a la vida marina y costera, con lo cual se podría disponer a tiempo de medidas necesarias para mitigarlas y evitar la pérdida de servicios ambientales.

Los resultados obtenidos permiten sugerir que los foraminíferos bentónicos tienen potencial de ser bioindicadores para el programa de monitoreo del PNN CPR, en particular por el reducido costo y la facilidad de recolección (Turner *et al.*, 2017). Para su uso se recomienda identificar los ejemplares a nivel taxonómico de especie, estimar el tamaño de los individuos, cuantificar su abundancia y asignarles grupos funcionales. Con esto se podría calcular el índice FORAM (Hallock *et al.*, 2003) y realizar otras comparaciones a nivel regional para emplearlos como bioindicadores de condiciones del agua (Zarkogiannis *et al.*, 2020; O'Brien *et al.*, 2021; Girard *et al.*, 2022).

Asimismo, cabe anotar que, debido a la dificultad y el costo de obtener muestras de ambientes mesofóticos, las que se recolecten deben ser aprovechadas al máximo, estableciendo la representatividad de los resultados obtenidos para lograr interpretaciones apropiadas.

Finalmente, se recomienda estudiar la posibilidad de seleccionar para el programa de monitoreo a otros grupos de organismos (p. ej., foraminíferos planctónicos, comunidad fitoplanctónica y zooplanctónica), que tengan características comparables a los foraminíferos bentónicos, tales como ser especialmente sensibles a cambios de hábitat, profundidad, ambiente, temperatura, salinidad, productividad, concentración de oxígeno y presencia de sustancias tóxicas.

Agradecimientos

Este manuscrito es producto del proyecto de investigación titulado "Estudio preliminar de las comunidades planctónicas y bentónicas del arrecife mesofótico de Bajo Fríjol del PNN CPR", avalado por Parques Nacionales Naturales de Colombia (memorando 20152200002063 11-25-15) y cobijado bajo el convenio de asociación N° 006 de 2017, suscrito entre Parques Nacionales Naturales de Colombia y la Universidad de Cartagena. Se agradece al personal del PNN CPR, en especial al jefe de área protegida Querubín Rodríguez por su apoyo facilitando las muestras del Programa de Monitoreo del PNN CPR. A Deibis Seguro, Juan Vega y al Dr. Juan Armando Sánchez por el apoyo con buceo *Rebreather* para la toma de muestras de sedimentos. A la bióloga marina (M. Sc) María Paula Molina-Jiménez por la elaboración del mapa del área de

estudio. Se agradece también a los estudiantes del programa de Biología de la Universidad de Cartagena Edwin Villegas y Mauricio Arbeláez, quienes gracias al apoyo a semilleros dado por la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Cartagena apoyaron con el procesamiento de muestras y la identificación taxonómica de los géneros de foraminíferos. Finalmente, al editor y a los evaluadores por la revisión del presente manuscrito, quienes con sus aportes contribuyeron significativamente a la mejora del documento.

Referencias

- Alonso, D., Vides, M.P., Cedeño, C., Marrugo, M., Henao, A., Sánchez, J.A., Dueñas, L., Andrade, J.C., González, F. y Gómez M. 2015. Parque Nacional Natural Corales de Profundidad: Descripción de comunidades coralinas y fauna asociada. Serie de Publicaciones Generales del Invemar. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés. Santa Marta.
- Alonso, D., Vides-Casado, M.P., Arias-Isaza, F.A., Zambrano, H., Rodríguez, E., Rocha-Gutiérrez, V., Herrón P. y Castillo, A. 2021. Behind the Scenes for the Designation of the Corales de Profundidad National Natural Park of Colombia. *Frontiers in Marine Science* 8: 567438. Doi: <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.567438>.
- Alves, M.V., Yamashita, C., De Mello e Sousa, S.H., Koutsoukos, E.A.M., Disaró, S.T., Debenay, J.P. y Duleba, W. 2019. Response of Benthic Foraminifera to Environmental Variability: Importance of Benthic Foraminifera in Monitoring Studies. En: Bachari, F.H., Editor. *Monitoring of Marine Pollution*. IntechOpen, London.
- Arenillas, I., Alegret, L., Arz, J.A. y Molina, E. 2000. El uso didáctico de los foraminíferos en la Enseñanza de Ciencias de la Tierra: su distribución Paleocanográfica en el tránsito Cretácico-Terciario. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra* 8(2): 108-118.
- Armstrong, H.A. y Brasier, M.D. 2005. *Microfossils*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Beccari, V., Spezzaferri, S., Stainbank, S., Hallock, P., Basso, D., Caragnano, A., Pisapia, C., Adams, A., Angeloz, A., Del Piero, N., Dietsche, P., Eymard, Farley, N., Fau, M., Foubert, A., Lauper, B., Lehmann, A., Maillet, M., Negga, H., Ordonez, L., Peyrotty, G., Rime, V., Rüggeberg A., Schoellhorn, I. y Vimper, L. 2020. Responses of reef bioindicators to recent temperature anomalies in distinct areas of the North Ari and Rasdhoo atolls (Maldives). *Ecological Indicators* 112: 106128. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106128>.

- Bernal, G., Agudelo, A.C., López, S.M. y Domínguez J.G. 2005. Textura, composición y foraminíferos bentónicos de los sedimentos superficiales en los Bancos de Salmedina, Caribe colombiano. *Boletín Científico CCCP* 12: 95-112.
- Bernhard, J.M., Casciotti, K.L., McIlvin, M.R., Beaudoin, D.J., Visscher, P.T. y Edgcomb, V.P. 2012. Potential importance of physiologically diverse benthic foraminifera in sedimentary nitrate storage and respiration. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 117(G3): G03003. Doi: <https://doi.org/10.1029/2012JG001949>.
- Bongaerts, P. y Smith, T. 2019. Large Benthic Foraminifera in Low-Light Environments. En: Loya, Y., Puglise, K., Bridge, T., Editor. *Mesophotic Coral Ecosystems*. Coral Reefs of the World, Vol. 12. Springer, Cham.
- Cedeño-Posso, C., Alonso, D., Vides, M.P., Rocha, V., Morales, D., Bastidas, M., Aguirre J.C., Chasqui, L., Ballesteros, D., Henao-Castro, A., Marrugo, M., Martínez, C., Preziosi, R. y Barrios, L.M. 2015. Caracterización de las comunidades coralinas del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad en el Caribe colombiano: Una aproximación a la conservación de su biodiversidad. Informe Técnico Final. Invemar, Santa Marta.
- Chasqui-Velasco, L.H. y González-Corredor, J.D. 2019. Peces registrados en ambientes mesofóticos de Bajo Frijol, la porción más somera del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad, usando buceo técnico CCR. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 48(1): 89-101. Doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2019.48.1.759>.
- Claar, D.C., Szostek, L., McDevitt-Irwin, J.M., Schanze, J.J. y Baum, J.K. 2018. Global patterns and impacts of El Niño events on coral reefs: A meta-analysis. *PLoS ONE* 13(2): e0190957. Doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190957>.
- Clarke, K.R. y Gorley, R.N. 2015. Getting started with PRIMER V7. PRIMER-E, Plymouth, Reino Unido. Url: http://updates.primer-e.com/primer7/manuals/Getting_started_with_PRIMER_7.pdf. Consultado: 05 de marzo de 2022.
- Contreras-Vega, L., Henao-Castro, A., y Navas-S, G.R. 2021. Composition of the zooplankton community associated with mesophotic corals in "Corales de Profundidad" National Natural Park, Colombian Caribbean. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 45(176): 747-760. Doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1396>.
- Cooper, T.F., Gilmour, J.P. y Fabricius, K.E. 2009. Bioindicators of changes in water quality on coral reefs: review and recommendations for monitoring programmes. *Coral Reefs* 28(3): 589-606. Doi: <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0512-x>.
- Criales-Hernández, M.I., Jerez-Guerrero, M., Rodríguez-Rubio, E. y Benavides-Serrato, M. 2021. Zooplankton community associated with mesophotic coral reefs in the Colombian Caribbean Sea. *Regional Studies in Marine Science* 45: 01843. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101843>.
- Delgado, C. y Parada, C. 1995. Foraminíferos bentónicos de tres playas en Isla Barú (Caribe colombiano) y su relación con algunos parámetros sedimentológicos. *Acta Biológica Colombiana* 2(9): 7-21.
- Digby, P.G.N. y Kempton, R.A. 1987. *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman and Hall, London.
- Emrich, K., Martínez-Colon, M. y Alegria, H. 2017. Is Untreated Sewage Impacting Coral Reefs of Caye Caulker, Belize? *Journal of Foraminiferal Research* 47(1): 20-33. Doi: <https://doi.org/10.2113/gsjfr.47.1.20>.
- Eyal, G., y Pinheiro, H.T. 2020. Mesophotic Ecosystems: The Link Between Shallow and Deep-Sea Habitats. *Diversity* 12(11): 411. Doi: <https://doi.org/10.3390/d12110411>.
- Fabricius, K.E., Cooper T.F., Humphrey, C., Uthicke, S., De'ath, G., Davidson, J., LeGrand, H., Thompson, A. y Schaffelke, B. 2012. A bioindicator system for water quality on inshore coral reefs of the Great Barrier Reef. *Marine Pollution Bulletin* 65(4-9): 320-330. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.09.004>.
- García, C. B. 2021. Ictiofauna demersal profunda del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad, Caribe Colombiano: primera aproximación a su biodiversidad. *Actualidades Biológicas* 43 (114): 1-9. Doi: <https://doi.org/10.17533/udea.acbi.v43n114a02>.
- Girard E.B., Estradivari, S.F., Ambo-Rappe, R., Jompa J. y Renema W. 2022. Dynamics of large benthic foraminiferal assemblages: A tool to foreshadow reef degradation? *Science of The Total Environment* 811: 151396. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151396>.
- Gómez, M. 2015. Foraminíferos como bioindicadores de calidad del agua marina en el norte de Isla Barú (Caribe colombiano), empleando el Foram Index. Tesis de Pregrado, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia.
- González-Oreja, J.A., De la Fuente-Díaz-Ordaz, A.A., Hernández-Santín, L., Buzo-Franco, D. y Bonache-Regidor, C. 2010.

- Evaluación de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Un ejemplo con aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México. *Animal Biodiversity and Conservation* 33(1): 31-45. Doi: <https://doi.org/10.32800/abc.2010.33.003>.
- Hallock, P. 2000. Larger Foraminifera as Indicators of Coral-Reef Vitality. En: Martin, R.E., Editor. *Environmental Micropaleontology: the application of microfossils to environmental geology*. Springer, New York.
- Hallock, P. 2012. The ForAM Index revisited: Uses, challenges, and limitations. *Proceedings of the 12th International Coral Reef Symposium* 9-13.
- Hallock, P. y Glenn, E.C. 1986. Larger Foraminifera: A Tool for Paleoenvironmental Analysis of Cenozoic Carbonate Depositional Facies. *Palaios* 1(1): 55-64. <https://doi.org/10.2307/3514459>.
- Hallock, P., K'wasi, B. y Fisher, E.M. 2004. Coral-reef risk assessment from satellites to molecules: A multi-scale approach to environmental monitoring and risk assessment of coral reefs. *Environmental Micropaleontology, Microbiology and Meiobenthology* 1: 11-39.
- Hallock, P., Lidz, B.H., Cockey-Burkhard, E.M. y Donnelly, K.B. 2003. Foraminifera as bioindicators in coral reef assessment and monitoring: The ForAM Index. *Environmental Monitoring and Assessment* 81: 221-238. Doi: <https://doi.org/10.1023/A:1021337310386>.
- Havach, S.M. y Collins L.S. 1997. The distribution of Recent benthic Foraminifera across habitats of Bocas del Toro, Caribbean Panama. *Journal of Foraminiferal Research* 27(3): 232-249. Doi: <https://doi.org/10.2113/gsjfr.27.3.232>.
- Hayward, B.W., Cedhagen, T., Kaminski, M. y Gross, O. 2016. World Foraminifera Database. URL: <http://www.marinespecies.org/foraminifera> . Consultado: 3 de febrero 2021.
- Hayward, B.W., Le Coze, F., Vachard, D. y Gross, O. 2022. World Foraminifera Database. URL: <https://www.marinespecies.org/foraminifera> . Consultado: 5 de marzo 2021.
- Henao-Castro, H.A. 2013. Efectos de los aportes del Canal del Dique sobre el reclutamiento de especies de coral en los arrecifes del Archipiélago Nuestra Señora del Rosario, área marina protegida. Tesis de Maestría, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia.
- Henao-Castro, A., Comba, N., Alvarado, E.M. y Santamaría, J. 2015a. Bacterias autótrofas y heterótrofas asociadas a nieve marina lodosa en arrecifes con escorrentía continental. *Universitas Scientiarum* 20(1): 9-16. Doi: <https://doi.org/10.11144/Javeriana.SC20-1.baha>.
- Henao-Castro, H.A., Alvarado, E.M., Rodríguez, L.C. y Santamaría, J. 2015b. Presencia de bacterias asociadas a nieve marina en arrecifes influenciados por escorrentía continental del Caribe colombiano: primer acercamiento. *Revista Mutis* 5(1): 14-20. Doi: <https://doi.org/10.21789/22561498.1014>.
- Henao-Castro, A., Rojas, M., Marrugo-Pascuales, M.P., Molina, M.P., Sanabria, M.J., Barrios, L. y Preziosi, R. 2019. Estudio preliminar del ensamble de peces mesofóticos como herramienta para el monitoreo del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad. Asociación Colombiana de Zoología, Resúmenes V Congreso Colombiano de Zoología. Bogotá.
- Hohenegger, J. 2006. The importance of symbiont-bearing benthic foraminifera for West Pacific carbonate beach environments. *Marine Micropaleontology* 61(1-3): 4-39. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2006.05.007>.
- Hromic, T. 2009. Estructura comunitaria del taxa Foraminiferida (Protozoa), según profundidad, en el fiordo Comau, Chiloé, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia* 37(1): 39-51. Doi: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-686X2009000100004>.
- Kahng, S.E., García-Sais, J.R., Spalding, H.L., Brokovich, E., Wagner, D., Weil, E., Hinderstein, L. y Toonen, R.J. 2010. Community ecology of mesophotic coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 29(2): 255-275. Doi: <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0593-6>.
- Kiss, P., Jonkers, L., Hudáčková, N., Reuter, R.T., Donner, B., Fischer, G. y Kucera, M. 2021. Determinants of Planktonic Foraminifera Calcite Flux: Implications for the Prediction of Intra- and Inter-Annual Pelagic Carbonate Budgets. *Global Biogeochemical Cycles* 35(9): e2020GB006748. Doi: <https://doi.org/10.1029/2020GB006748>.
- Laverick, J.H., Tamir, R., Eyal, G. y Loya, Y. 2020. A generalized light-driven model of community transitions along coral reef depth gradients. *Global Ecology and Biogeography* 29(9): 1554-1564. Doi: <https://doi.org/10.1111/geb.13140>.
- Loeblich, A.R. y Tappan, H. 1987. *Foraminiferal Genera and Their Classification*. Springer, New York.
- López-Angarita, J., Moreno-Sánchez, R., Maldonado, J.H. y Sánchez, J.A. 2014. Evaluating Linked Social-Ecological Systems in Marine Protected Areas. *Conservation Letters* 7(3): 241-252.

Doi: <https://doi.org/10.1111/conl.12063>.

Marrugo, M. y Martínez, C. 2016. Plan de manejo del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad 2016-2017. Sistema de Parques Nacionales Naturales, Cartagena.

Morales-Giraldo, D.F., Rocha-Gutiérrez, V.L. y Posada-Posada, B.O. 2017. Geomorfología de los fondos submarinos del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad, mar Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 46(2): 73-90. Doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2017.46.2.727>.

Myers, E.H. 1938. The Present State of our Knowledge Concerning the Life Cycle of the Foraminifera. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 24(1): 10-17. Doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.24.1.10>.

Naranjo, K. 2016. Calidad del agua a partir de la aplicación del Foram Index (FI) como herramienta bioindicadora en la montaña submarina Bajo Frijol del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad (PNN CPR), Caribe colombiano. Tesis de Pregrado, Universidad del Bosque, Bogotá, Colombia.

Núñez-Luis, J.Y. y Herrera, M. 2021. Exploración de la comunidad de foraminíferos bentónicos en sedimento de tres arrecifes mesofóticos de Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 41(1): 106-120.

Núñez-Luis, J.Y. y Leyva, S. 2020. Comunidades de foraminíferos bentónicos en los arrecifes coralinos del archipiélago Jardines de la Reina. *Revista de Investigaciones Marinas* 40(2): 11-25.

Núñez-Luis, J.Y., Suárez, A.M., Herrera, M., Fernández, M.C., Hernández A. y Cruz, P.M. 2018. Los foraminíferos como herramienta para la evaluación de la salud de los arrecifes coralinos frente al cambio climático. En: Hernández-Zanuy A.C., Editor. *Adaptación basada en Ecosistemas: alternativa para la gestión sostenible de los recursos marinos y costeros del Caribe*. Instituto de Oceanología, La Habana.

O'Brien, P.A.J., Polovodova, I. y Bouchet, V.M.P. 2021. Benthic Foraminiferal Indices and Environmental Quality Assessment of Transitional Waters: A Review of Current Challenges and Future Research Perspectives. *Water* 13(14): 1898. Doi: <https://doi.org/10.3390/w13141898>.

Olivera, M., Lopes, T. y Macêdo P. 2019. Mesophotic ecosystems: Distribution, impacts and conservation in the South Atlantic. *Diversity and Distributions* 25(2): 255-268. Doi: <https://doi.org/10.1111/ddi.12846>.

Olson, J.B. y Kellogg, C.A. 2010. Microbial ecology of corals, sponges, and algae in mesophotic coral environments. *FEMS Microbiology Ecology* 73(1): 17-30. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00862.x>.

Oron, S., Friedlander, A.M., Sala, E. y Goodman-Tchernov, B.N. 2022. Recent shallow water foraminifera from the Selvagens Islands (Northeast Atlantic)-Assemblage composition and biogeographic significance. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 264: 107671. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107671>.

Palmer, M.W. 1990. The Estimation of Species Richness by Extrapolation. *Ecology* 71(3): 1195-1198. Doi: <https://doi.org/10.2307/1937387>.

Parada, C.P. y Pinto, J.P. 1986. Foraminíferos bentónicos recientes de la plataforma continental interna de Isla Barú. Fondo para la Protección del Medio Ambiente José Celestino Mutis, Bogotá.

Parada, C. y Reyes, L. 1999. Aproximación a la hidrodinámica de la Ciénaga de los Vásquez (Isla Barú-Caribe Colombiano) mediante taxocenosis de foraminíferos y ostrácodos bentónicos. *Acta Biológica Colombiana* 4(2): 70-78.

Parada, C., Castillo, E. y Miranda, M.C. 1985. Ecología, sistemática y distribución de Foraminíferos Bentónicos entre la desembocadura del río Sinú y Coveñas, Caribe Colombiano. *Caldasia* 14(67): 299-327.

Patterson, R. y Fishbein, E. 1989. Re-examination of the statistical methods used to determine the number of point counts needed for micropaleontological quantitative research. *Journal of Paleontology* 63(2): 245-248. Doi: <https://doi.org/10.1017/S0022336000019272>.

Pisapia, C., El Kateb, A., Hallock, P. y Spezzaferri, S. 2017. Assessing coral reef health in the North Ari Atoll (Maldives) using the FoRAM Index. *Marine Micropaleontology* 133: 50-57. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2017.06.001>.

Prazeres, M., Martínez-Colón, M. y Hallock, P. 2020. Foraminifera as bioindicators of water quality: The FoRAM Index revisited. *Environmental Pollution* 257: 113612. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.113612>.

Pyle, R.L. y Copus, J.M. 2019. Mesophotic Coral Ecosystems: Introduction and Overview. En: Loya, Y., Puglise, K. y Bridge, T., Editores. *Mesophotic Coral Ecosystems*. Coral Reefs of the World. Springer, Cham.

- Renema, W. 2019. Large Benthic Foraminifera in Low-Light Environments. En: Loya, Y., Puglise, K. y Bridge, T., Editores. *Mesophotic Coral Ecosystems. Coral Reefs of the World*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_31.
- Reyes, J.O., Santodomingo, N., Gracia, M.A, Borrero-Pérez, G., Navas G.R., Mejía-Ladino, L.M., Bermúdez, A. y Benavides M. 2005. Southern Caribbean azooxanthellate coral communities off Colombia. En: Freiwald, A. y Roberts, J.M., Editores. *Cold-Water Corals and Ecosystems*. Erlangen Earth Conference Series. Springer, Berlin.
- Reymond, C.E., Uthicke, S. y Pandolfi J.M. 2012. Tropical Foraminifera as indicators of water quality and temperature. *Proceedings of the 12th International Coral Reef Symposium*, Cairns, Australia.
- Rocha, L.A., Pinheiro, H.T., Shepherd, B., Papastamatiou, Y.P., Luiz, O.J., Pyle R.L. y Bongaerts, P. 2018. Mesophotic coral ecosystems are threatened and ecologically distinct from shallow water reefs. *Science* 361(6399): 281-284. <https://doi.org/10.1126/science.aag1614>.
- Sánchez, J.A., Dueñas, L.F., González, F., Gómez, M. y Andrade, J. 2016. Primeras exploraciones en los arrecifes mesofóticos del PNN Corales de Profundidad mediante recirculadores (CCR-Trimix), Caribe colombiano. Informe técnico. Biomar. Universidad de los Andes.
- Sánchez, J.A., Gómez-Corrales, M., Gutiérrez-Cala, L., Vergara, D.C., Roa, P., González-Zapata, F.L., Gnecco, M., Puerto, N., Neira, L. y Sarmiento, A. 2019. Steady Decline of Corals and Other Benthic Organisms in the Seaflower Biosphere Reserve (Southwestern Caribbean). *Frontiers of Marine Science* 6: 73. Doi: <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00073>.
- Sanjuán-Muñoz, A., Bustos-Montes, D., Polo-Silva, C.J., Henao-Castro, A., Marrugo, M., Delgado-Huertas, A., Vinyoles-Cartanya, D. y Acero, P.A, 2022. Biology and ecology of lionfish (Pterois volitans) in the Corales de Profundidad Natural National Park, Colombian Caribbean. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 51(1): 75-98. Doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2022.51.1.1087>.
- Santa-Rosa, L.C., Disaró, S.T., Totah, V., Watanabe, S. y Guimarães, A.T.B. 2021. Living Benthic Foraminifera from the Surface and Subsurface Sediment Layers Applied to the Environmental Characterization of the Brazilian Continental Slope (SW Atlantic). *Water* 13 (13): 1863. Doi: <https://doi.org/doi.org/10.3390/w13131863>.
- Schönfeld, J., Alve, E., Geslin, E., Jorissen, F., Korsun, S. y Spezzaferri, S. 2012. The FOBIMO (FORaminiferal Blo-MONitoring) initiative-Towards a standardised protocol for soft-bottom benthic foraminiferal monitoring studies. *Marine Micropaleontology* 94-95: 1-13. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2012.06.00>.
- Triffleman, N.J., Hallock, P., Hine, A. C., y Peebles, M.W. 1991. Distribution of foraminiferal tests in sediments of Serranilla Bank, Nicaraguan Rise, southwestern Caribbean. *Journal of Foraminiferal Research* 21(1): 39-47. Doi: <https://doi.org/10.2113/gsjfr.21.1.39>.
- Turner, J.A., Babcock, R.C., Hovey, R. y Kendrick, G.A. 2017. Deep thinking: a systematic review of mesophotic coral ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 74(9): 2309-2320. Doi: <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx085>.
- Ugland, K.I., Gray, J.S. y Ellingsen, K.E. 2003. The species-accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology* 72(5): 888-897. Doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00748.x>.
- Velásquez, J., López-Angarita, J. y Sánchez, J.A. 2011. Evaluation of the FORAM index in a case of conservation. *Biodiversity and Conservation* 20(14): 3591-3603. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0152-7>.
- Ward, J.N., Pond, D.W. y Murray, J.W. 2003. Feeding of benthic foraminifera on diatoms and sewage-derived organic matter: an experimental application of lipid biomarker techniques. *Marine Environmental Research* 56(4): 515-530. [https://doi.org/10.1016/S0141-1136\(03\)00040-0](https://doi.org/10.1016/S0141-1136(03)00040-0).
- Zarkogiannis, S., Kontakiotis, G. y Antonarakou, A. (2020). Recent planktonic foraminifera population and size response to Eastern Mediterranean hydrography. *Revue de Micropaléontologie* 69: 100450. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.revmic.2020.100450>.