

VARIACIÓN ESPACIAL DE MACRO-INVERTEBRADOS MARINOS EN EL SUBMAREAL ROCOSO DE ISLA MALPELO

Daniel Eugenio Valencia Giraldo

Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.

Correo electrónico: daniel.valencia@correounivalle.edu.com

Edgardo Londoño-Cruz

Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.

Correo electrónico: edgardo.londono@correounivalle.edu.com

RESUMEN

La biodiversidad de las comunidades naturales es un atributo resultante de la interacción de múltiples factores. La medición de este atributo es importante, entre otras cosas, para conocer la respuesta de las comunidades frente a perturbaciones. Esta medición puede realizarse a partir de la descripción de patrones de riqueza, abundancia y distribución de las comunidades. Con el objetivo de medir la diversidad y determinar los patrones de distribución de las comunidades de macro-invertebrados marinos asociados a fondos rocosos, se fijaron al sustrato rocoso durante 3 meses, en 4 localidades y 3 profundidades (5, 15 y 25m) de la Isla Malpelo, sustratos artificiales duros (SADs) (n=8) para que fueran colonizados. Pasados los tres meses, se recuperaron los SADs y se extrajeron, identificaron (hasta la categoría taxonómica más baja posible) y contabilizaron, todos los macro-invertebrados (>5mm) encontrados. Utilizando análisis paramétricos se observó que la profundidad, como posible factor estructurador de las comunidades, no tuvo efecto significativo sobre la diversidad de las comunidades (EL p) ni sobre la abundancia, tanto de las 10 especies más abundantes por profundidad, como de los grupos taxonómicos principales. En contraste, utilizando análisis multivariados se encontró que el ensamble de las comunidades difirió significativamente entre profundidades y, además, que son pocas las especies que contribuyeron de manera substancial a esta disimilitud. De lo anterior se concluye que hay un efecto importante de la profundidad sobre la estructura de las comunidades y éstas, a su vez, son poco diversas y normalmente dominadas por pocas especies.

Palabras clave: diversidad, distribución, dominancia, isla oceánica, profundidad.

ABSTRACT

Diversity of natural communities is a resulting attribute of the interaction of several factors. Measuring this attribute is important, amongst other things, to know how the communities respond to perturbations. The measurement of biodiversity can be done by describing community richness, abundance and distribution patterns. With the aim of measuring biodiversity and determining distribution patterns of rocky subtidal marine macro-invertebrate communities from Malpelo Island, artificial substrate units (ASU) were deployed (n=8) during 3 months, in 4 localities and 3 depths (5,15 and 25m). After recovering, all macro-invertebrates (>5mm) found in the ASUs were collected, counted and identified to the closest possible taxonomic level. Using parametric statistics, we found that depth, as a structuring factor, did not have significant effect neither over community diversity nor over the abundance of the ten most common species or the main taxonomic groups. Nevertheless, multivariate analysis showed that community assemblages differed between depths and that there are only few species that contribute substantially to overall assemblage dissimilarities. In conclusion, there is an important depth effect on the assemblage of macro-invertebrate communities, and these communities are relatively species poor and normally dominated by few species.

Key words: Diversity, distribution, dominance, oceanic island, depth.

INTRODUCCIÓN

La biodiversidad de las comunidades naturales es un atributo altamente complejo que resulta de la interacción entre múltiples factores físicos y biológicos (Ray 1991). Medir, evaluar y entender este atributo es importante para conocer la respuesta de las

comunidades (y ecosistemas) frente a las perturbaciones antropogénicas cada vez más frecuentes en los hábitats marinos. Esta medición es posible mediante la descripción de las comunidades en términos de patrones de riqueza, abundancia relativa de sus especies y su distribución a diferentes escalas

espaciales y temporales (Ray 1991, Oigman-Pszczol *et al.* 2004).

Los procesos que estructuran los ensambles de las comunidades y dan lugar a los diferentes patrones de distribución aún no son bien entendidos (Underwood & Chapman 2006). Sin embargo, una gran cantidad de estudios se han enfocado en determinar las causas que dan lugar a los patrones de distribución en las comunidades y, a partir de ellos, se ha reconocido ampliamente que la profundidad es uno de los factores que más influencia ejerce sobre estos patrones (Huston 1985, Witman 1985, Frascchetti *et al.* 2001, Rule & Smith 2007). Las respuestas comunitarias con relación al cambio en la profundidad se han relacionado, generalmente, con los diversos factores físicos que co-varían en función de la misma, como la atenuación de la luz, la disminución de la temperatura, la acción de las olas, los diferenciales de salinidad y la inclinación del sustrato (Huston 1985, Witman & Grange 1998, Rule & Smith 2007). Adicionalmente, se conoce que a lo largo de los gradientes tanto verticales como horizontales en el submareal rocoso, la complejidad de hábitat (heterogeneidad) es muy variable, incluso a diferentes escalas espaciales, y es mantenida por una variedad de factores bióticos y abióticos (e.g. perturbaciones) (Thrush *et al.* 1989, Morrissey *et al.* 1992), dando lugar de esta manera a un mosaico de parches donde los ensambles son a menudo extremadamente irregulares a pequeñas escalas espaciales y cuya estructura varía a escalas temporales cortas (Morrissey *et al.* 1992, Thrush *et al.* 1994).

Los invertebrados marinos son los organismos más abundantes y diversos en los ecosistemas marinos. Estos exhiben una gran variedad de adaptaciones que se ven reflejadas, por ejemplo, en las diversas formas corporales que han adquirido, la forma de conseguir el alimento (e.g. filtradores, ramoneadores, carroñeros, carnívoros, etc.) y la fuente de la cual se alimentan (Ogden & Lobel 1978, Strathmann 1985, Smith 1996). Estas características los hacen fundamentales dentro de los ecosistemas marinos, debido a que son capaces de recircular energía desde diferentes niveles dentro de la red trófica, dejándola disponible en el sistema para que pueda ser aprovechada por otros organismos que ocupen una posición superior dentro de la misma. En el ecosistema rocoso, algunas especies de invertebrados (e.g. erizos y balanos) pueden jugar un papel determinante en la distribución de otros organismos, e incluso, pueden cumplir el papel de especies clave cuya alteración (i.e. extinción local) puede significar una modificación completa de la comunidad asociada (Menge *et al.* 1994). Por ello, aunque generalmente se considere la distribución irregular de los hábitats y los gradientes de profundidad como factores físicos que afectan la composición de la fauna bentónica, los factores

biológicos también son preponderantes en la distribución de las comunidades y, entre ellos, se conoce que los patrones de asentamiento inicial y el subsecuente reclutamiento larval se encuentran entre los principales (Rule & Smith 2007).

Uno de los principales problemas a los que se enfrentan los investigadores a la hora de evaluar la variación en la estructura de las comunidades bentónicas a través de diferentes escalas espaciales y temporales, es el sesgo que resulta de los cambios en la estructura del hábitat sobre las mismas escalas, que pueden dar lugar a errores en la interpretación de los datos por no conocer *a priori* el efecto que causó la interacción de los factores sobre las muestras obtenidas o a la atribución de efectos de factores que no correspondían a los patrones encontrados (Morrissey *et al.* 1992, Smith & Rule 2002, Underwood & Chapman 2006). Este problema, sin embargo, puede ser solucionado utilizando sustratos artificiales idénticos, que permitan el control de algunas fuentes de variación (e.g. tamaño y volumen del sustrato, heterogeneidad, historia, etc.) permitiendo el estudio de un solo factor (e.g. la profundidad) como posible determinante de las diferencias (Smith & Rule 2002, Rule & Smith 2005, Underwood & Chapman 2006). Otro de los problemas con el que pueden encontrarse los investigadores es el previo desconocimiento de la línea base de la diversidad biológica, que puede tener una repercusión directa en la correcta estimación de los patrones de diversidad y distribución de las comunidades, por un sesgo producido por la sub o sobre estimación en la riqueza de las comunidades asociadas al ecosistema a estudiar.

Las islas oceánicas, en comparación con los continentes o con las islas continentales, presentan comunidades biológicas relativamente simples y una riqueza de especies baja. Además, presentan altos niveles de endemismo y una gran abundancia de individuos (MacArthur & Wilson 1967, Whittaker & Fernández-Palacios 2007). En el Pacífico Oriental Tropical (POT) existen pocas islas, y aquellas que son consideradas estrictamente oceánicas son las Galápagos, Malpelo, Cocos, Clipperton y Revillagigedo. En la Isla Malpelo (SFF Malpelo, Pacífico colombiano) han sido relativamente pocas las investigaciones que se han realizado y la gran mayoría de ellas se dedicaron principalmente a describir el ambiente submareal (Birkeland *et al.* 1975, Prah 1990, Brando *et al.* 1992), y a reportar y listar las especies de invertebrados sésiles y móviles (Abele 1975, Birkeland *et al.* 1975, Downey 1975, Cohen-Rengifo *et al.* 2009, García-Suárez *et al.* 2012), peces (Findley 1975, McCosker & Rosenblatt 1975, Rubio *et al.* 1992, Escobar *et al.* 1993, Fernández, C.E. 2007, Chasqui *et al.* 2011, Rodríguez-Moreno *et al.* 2011), y corales (Birkeland *et al.* 1975, Prah 1990, Brando *et al.* 1992,

Garzon-Ferrerira & Pinzón 1999, Reyes & Vélez 2002, Rodríguez-Ramírez *et al.* 2007) presentes en la isla.

Teniendo en cuenta lo anterior, la presente investigación se realizó con el objetivo de evaluar la biodiversidad de las comunidades de macro-invertebrados marinos asociados a sustratos submareales rocosos en una escala espacial pequeña (decenas de metros), a partir del uso de sustratos artificiales, con el objetivo de responder a las siguientes preguntas: ¿Son las comunidades de macro-invertebrados asociadas al ecosistema submareal rocoso de la Isla Malpelo poco diversas? y ¿Cómo varía dicha diversidad a lo largo de un gradiente batimétrico?

MÉTODOS

Área de estudio

La Isla Malpelo es una de las pocas islas oceánicas en el POT y es la única isla en la dorsal de Malpelo, una cordillera submarina volcánica solitaria que se extiende en dirección noreste-suroeste, con una longitud de 240km y una anchura de 80 km (Graham 1975). Esta isla se encuentra por fuera de la plataforma continental y está separada de la parte continental de América Central por profundidades de más de 3.200m. Nunca se ha conectado, incluso por aguas poco profundas, con otras islas o tierra firme.

El ecosistema litoral es una pared rocosa que tiene, por lo general, una caída abrupta hasta una profundidad aproximada de 60m. Estas paredes están dominadas por balanos, de los cuales un alto porcentaje no tiene vida, seguramente debido a la depredación por especies de caracoles como *Tribulus planospira* (Lamarck, 1822) y *Plicopurpura pansa* (Gould, 1853) y estrellas de mar (Prah 1990).

Metodología: Sustratos Artificiales Duros (SADs)

Durante 6 meses se fijaron sustratos artificiales duros (SADs), simulando nuevo ambiente rocoso disponible. Estos fueron colonizados y utilizados como refugio por macro-invertebrados marinos. Los SADs consistían de canastas plásticas (28,5×19cm en su base, una altura de 15cm y 33,5×24cm en la cubierta), que contenían fragmentos de piedra coralina y concha partida (Fig. 1a). Estos materiales se dispusieron de tal manera que los fragmentos más pequeños se ubicaron en el centro de la canasta y alrededor de estos se dispusieron los más grandes (Fig. 1b). Así el interior estaba conformado por fragmentos de menor tamaño que el exterior, de acuerdo con la metodología planteada por Zimmerman & Martin (2004).

Fase de campo y procesamiento de muestras

Entre el 10 y el 14 de diciembre de 2013 se colocaron SADs en tres profundidades diferentes (5, 15 y 25m), de cuatro localidades de la isla: La Nevera (LN), la Pared del Náufrago (PN), El Arrecife (EA) y el Bajo de Junior (BJ). En cada nivel de profundidad se instalaron 2 SADs ($n = 24$), separados 5m uno del otro para garantizar la independencia de las muestras (Fig. 1c). Tres meses después de iniciado el experimento (Fig. 1d), se pretendía reemplazar y analizar 1 SAD por profundidad por zona ($1 \times 3 \times 4$). Sin embargo, 4 de los 12 SADs que serían colectados durante este periodo no perdieron ser recuperados. Por lo tanto, solo se reemplazaron y analizaron los SADs encontrados ($n = 8$). Finalmente, seis meses después de iniciado el experimento se retiraron los SADs restantes. Los resultados mostrados en esta investigación corresponden únicamente al análisis de las muestras obtenidas en el periodo de tiempo correspondiente a los tres meses iniciales ($n = 8$).

Todos los macro-invertebrados marinos (tamaño > 5mm) contenidos en los SADs recuperados fueron colectados, rotulados y almacenados en etanol al 96% y transportados al laboratorio de Biología Marina de la Universidad del Valle. Una vez en el laboratorio, los organismos colectados se identificaron hasta la categoría taxonómica más específica posible, se contabilizaron por morfos y se almacenaron en etanol al 70%, para su posterior ingreso a la Colección de Referencia de Biología Marina de la Universidad del Valle.

Análisis de datos

Dado que de las unidades experimentales (SADs) analizadas solo una correspondía a la profundidad de 5m, y a que esto viola las asunciones de representatividad y replicación de los análisis estadísticos, se decidió excluir este nivel del factor profundidad de los análisis cuantitativos. Por otro lado, se seleccionaron las 10 especies más abundantes por profundidad (cuya cantidad se consideró un número de especies representativo para evaluar la abundancia en este estudio en particular) y, a cada una, se le realizó un ANOVA de una vía para evaluar el efecto de la profundidad (factor fijo, 2 niveles) sobre las abundancias relativas de dichas especies. De igual forma, utilizando el mismo tipo de análisis se evaluó el efecto de la profundidad sobre las abundancias de los grupos taxonómicos principales. Posteriormente, se estimó la riqueza y abundancia del número total de especies y, la diversidad, se evaluó a partir de los índices de riqueza de Margalef, equitabilidad de Pielou y Shannon-Wiener. Al igual que en el caso anterior, se evaluó el efecto de la profundidad sobre cada una de



Figura 1. SADs A) Disposición del material rocoso, de acuerdo con la metodología estipulada B) SAD armado en su totalidad C) Ubicación del SAD en el fondo rocoso y D) SAD después de tres meses de exposición.

estas variables de la comunidad. En todos los casos se probaron la homocedasticidad y normalidad de los datos utilizando las pruebas de Bartlett y Shapiro-Wilk respectivamente, y los datos fueron transformados utilizando $\text{Log}(x + 1)$ cuando fue necesario.

Adicionalmente, se utilizaron análisis multivariados para comprobar la similitud entre las comunidades de macro-invertebrados marinos que colonizaron los SADs a los 15 y 25m. Inicialmente, se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) basado en una matriz de similitud de Bray-Curtis, con el objetivo de tener un acercamiento visual a los cambios en la estructura que sufrió la comunidad a las diferentes profundidades; dado que este es un análisis visual y solamente en este caso, se incluyó el resultado del SAD a 5m y el resultado del análisis se interpretó con cautela. Posteriormente se realizó un PERMANOVA para evaluar la significancia de las diferencias en la estructura de las comunidades a lo largo del gradiente batimétrico. Por último, se realizó un análisis SIMPER para observar la contribución de algunas especies a los patrones observados. Todos los análisis, tanto uni como multivariados, se realizaron con el software estadístico R.

RESULTADOS

En los 8 SADs analizados, se colectó, identificó y contabilizó un total de 1238 individuos, repartidos, batimétricamente (5, 15 y 25m), de la siguiente manera: 61, 728 y 449 individuos respectivamente (Tabla 1). Los 1238 individuos se agruparon en 65 especies: 30 de ellas pertenecientes a Decapodos, 8 a Moluscos, 7 a Peracaridos y Anélidos, 6 a Equinodermos, 2 a Estomatópodos, 2 a Platyhelminths y 1 a Sipunculido, Equiúridos y Cnidarios. En términos de abundancia, la mayor cantidad pertenecieron al Orden Decapoda (954 individuos – 77,1%), seguidos por el Phylum Mollusca (130 individuos – 10,5%), el Superorden Peracarida (75 individuos – 6,04%), y el Phylum Echinodermata (36 individuos – 2,9%) (Tabla 1).

Por otro lado, 21 de las 65 especies fueron encontradas en al menos dos de las tres profundidades (Tabla 1). Vale la pena notar que con excepción de *Pachycheles biocellatus* (Lockington, 1878), *Petrolisthes haigae* Chace, 1962 e *Hirsutodysommene ursula* (Stimpson, 1860), encontradas exclusivamente a 15m y cuyas abundancias fueron 31, 14 y 13 individuos

Tabla 1. Abundancia de macro-invertebrados en los SADs expuestos durante 3 meses a profundidades de 5, 15 y 25m. Las especies que fueron colectadas en al menos dos de las tres profundidades han sido resaltadas en negrita.

Taxón Superior	Clase/Orden	Familia	Categoría Taxonómica Mínima	Profundidad (m)		
				5	15	25
Mollusca	Bivalvia	Arcidae	<i>Acar</i> sp.	-	-	1
		Pteriidae	<i>Isognomon</i> sp.	7	-	107
			<i>Pteria</i> sp.	-	-	1
	Gastropoda	Cypraeidae	<i>Erosaria albuginosa</i>	-	6	-
			<i>Cypraea</i> sp.	-	-	2
			<i>Chiton</i> sp.	1	-	-
		Polyceridae	<i>Tambja eliora</i>	-	-	3
		Pleurobranchidae	<i>Berthellina ilisima</i>	-	2	-
Crustacea	Decapoda	Spongicolidae	<i>Microprosthema emmiltum</i>	-	-	1
		Paguridae	<i>Pagurus nesiotes</i>	5	163	54
			<i>Phimochirus californiensis</i>	-	1	-
			<i>Petrolisthes glasselli</i>	-	198	29
		Porcellanidae	<i>P. haigae</i>	-	14	-
			<i>P. donadio</i>	-	9	1
			<i>P. edwardsii</i>	-	3	-
			<i>Pachycheles biocellatus</i>	-	31	-
			<i>Alpheus bellimanus</i>	-	15	54
			<i>Synalpheus digueti</i>	-	14	3
			<i>S. biunguiculatus</i>	2	1	-
			<i>Synalpheus cf. nobili</i>	-	3	-
			<i>Synalpheus</i> sp.	-	3	-
			<i>Pomagnathus cf. corallinus</i>	-	3	-
		Palaemonidae	<i>Cuapetes americanus</i>	-	-	8
			<i>Brachycarpus biunguiculatus</i>	-	-	2
		Hippolytidae	<i>Lysmata galapagensis</i>	-	1	-
			<i>Trachycaris restricta</i>	-	-	1
		Inachidae	<i>Stenorhynchus debilis</i>	-	-	2
		Majidae	<i>Teleophrys cristulipes</i>	10	46	27
			<i>Mithrax pygmaeus</i>	1	26	45
		Acidopsidae	<i>Acidops fimbriatus</i>	-	-	1
		Xanthidae	<i>Glyptoxanthus labyrinthicus</i>	1	-	-
			<i>Medaeus spinulifer</i>	-	13	17
			<i>Microcassiope cf. xantusii</i>	11	90	10
			<i>Nanocassiope cf. polita</i>	-	12	2
			<i>Eupilumnus xantusii</i>	-	3	-
		Panopeidae	<i>Hexapanopeus</i> sp.	-	1	2
		Dynomenidae	<i>Hirsutodynomene ursula</i>	-	13	-
		Parthenopidae	<i>Daldorfia trigona</i>	-	-	2

	Stomatopoda	Gonodactylidae	<i>Neogonodactylus zacaе</i>	-	-	3
		Pseudosquillaidae	<i>Pseudosquilla adistalta</i>	-	-	1
	Peracarida/Amphipoda		Anfipodo sp.1	-	23	32
			Anfipodo sp.2	-	1	1
		Gammaridae	Gammaridae sp.1	-	10	3
			Gammaridae sp.2	-	-	1
	Peracarida/Isopoda		Isopoda sp.	-	-	1
	Peracarida/Tanaidacea		Tanaidacea sp.1	-	1	-
			Tanaidacea sp.2	-	2	-
Echinodermata	Diadematoidea	Diadematidae	<i>Centrostephanus coronatus</i>	3	-	-
	Cidaroida		<i>Eucidaris thouarsii</i>	4	-	2
	Ophiurida	Ophiocomidae	Ophiocomidae sp.	-	1	-
		Ophiotrichidae	<i>Ophiotrix (Ophiotrix) spiculata</i>	-	1	-
		Ophiactidae	<i>Ophiactis savignyi</i>	-	7	12
			<i>Ophiactis simplex</i>	-	1	5
Annelida	Polychaeta		Polychaeto sp.1	-	-	2
			Polychaeto sp.2	-	-	1
			Polychaeto sp.3	-	-	1
			Polychaeto sp.4	-	-	1
			Polychaeto sp.5	-	3	-
			Polychaeto sp.6	-	1	-
			Polychaeto sp.7	1	-	-
Platyhelminthes	Rhabditophora		Tricladida	-	3	4
		Stylochidae	Stylochidae sp.	-	-	1
Echiura			Echiura sp.	7	1	1
Sipuncula	Phascolosomatidea	Phascolosomatidae	Phascolosomatidae sp.	-	-	1
Cnidaria	Anthozoa		Anthozoa	8	2	1
Total Especies			65	12	38	42
Total Abundancia				61	728	449

respectivamente, la abundancia de las especies exclusivas de cada profundidad fue alrededor de 1 y 2 individuos y nunca superó los 8 individuos (Tabla 1).

Entre las especies encontradas, vale la pena resaltar cuatro cuyo hallazgo amplía su rango de distribución y se manifiestan como nuevos reportes para la Isla Malpelo, el Pacífico colombiano e incluso el POT. La primera de ellas es *Glyptoxanthus labyrinthicus* (Stimpson, 1860) (Decapoda: Brachyura), la cual había sido reportada en la Isla Gorgona, Pacífico colombiano; esta es la primera vez que se reporta para la Isla Malpelo. Las especies *Trachycaris restricta* (A.Milne-Edwards, 1878) (Decapoda: Caridea) y *Microprosthemma emmiltum* Goy, 1987 (Decapoda: Stenopodidea) distribuidas en el Mar Caribe, Océano Atlántico, Islas Galápagos y Costa Rica en el primer caso y el Golfo de California, Panamá e Islas

Galápagos en el segundo caso, se reportan por primera vez para el Pacífico colombiano. Finalmente, *Cuapetes americanus* (Kingsley, 1878) (Decapoda: Caridea), se reporta por primera vez en el POT, Esta especie está distribuida principalmente en el Mar Caribe y en algunas zonas costeras del Océano Atlántico (e.g. costa Brasileira).

Entre las 10 especies más abundantes por profundidad, se encontró que siete de ellas estuvieron presentes tanto a 15 como a 25m. Entre estas, *Petrolisthes glasselli* Haig, 1957, *Pagurus nesiotes* Haig & McLaughlin, 1991 y *Microcassiope cf. xantusii* (Stimpson, 1871) se destacan como las más abundantes a 15m. Se observó que la abundancia de estas especies disminuyó considerablemente con el incremento en la profundidad. Por el contrario, la abundancia de *Mithrax pygmaeus* Bell, 1835, Anfípodo sp.1, *Alpheus*

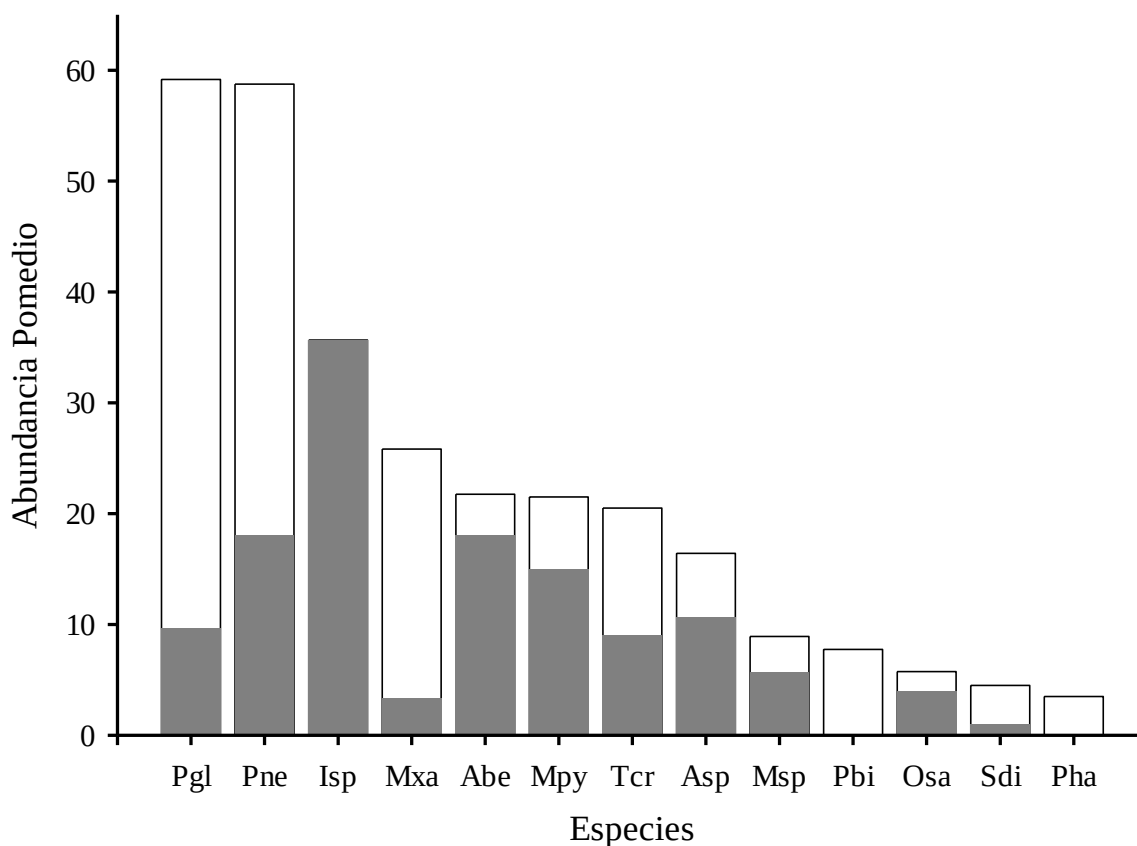


Figura 2. Abundancia promedio de las 10 especies más comunes a 15 (Blanco) y 25 (Negro) metros de profundidad. Las abreviaturas representan la primera letra del género y las dos primeras letras el epíteto de cada una de las especies: Pgl = *P. glaselli*; Pne = *P. nesiotis*; Isp = *Isognomon* sp.; Mxa = *M. xantusii*; Abe = *A. bellimanus*; Mpy = *M. pygmaeus*; Tcr = *T. cristulipes*; Asp = *Anfipodo* sp.1; Msp = *M. spinulifer*; Pbi *P. biocellatus* =; *O. savignyi* = Osa; *S. diqueti* = Sdi; *P. haiquae* = Pha.

bellimanus Lockington, 1877, *Medaeus spinulifer* (Rathbun, 1898) y *Ophiactis savignyi* (Müller & Troschel, 1842), aumentó con el incremento de la profundidad (Fig. 2). De las 3 especies (de las 10 más abundantes) que sólo se encontraron en alguna de las dos profundidades, *Pachycheles biocellatus* (Lockington, 1878) y *Petrolisthes haigae* Chace, 1962 se encontraron solo a 15m, mientras que *Isognomon* sp. Lightfoot, 1786 se encontró solo a 25m (Fig. 2). A pesar de las aparentes tendencias en la distribución de algunas de las especies, el ANOVA mostró que el cambio en la profundidad tiene un efecto significativo únicamente sobre la abundancia de *A. bellimanus* ($p \leq 0,01$) cuya abundancia, como ya se había mencionado anteriormente, incrementó conforme aumentó la profundidad.

Al analizar la diversidad general, se encontró que la cantidad promedio de especies encontradas fue similar en ambas profundidades; a 15m se encontraron 20 especies y a 25m se encontraron 21 (Fig. 3). En el caso

contrario, la abundancia resultó ser mayor a 15m con un promedio de 183 individuos por SAD, mientras que a 25m se encontraron en promedio 150 individuos (Fig. 3). Los índices de diversidad utilizados mostraron mayores valores con el aumento en la profundidad: la riqueza de Margalef (I) pasó de 3,7 a 4,1, la equitabilidad de Pielou (J') de 0,71 a 0,78 y la diversidad de Shannon-Wiener (H') de 3,1 a 3,4 (Fig. 3). Sin embargo, los ANOVAs mostraron que no hubo un efecto significativo de la profundidad sobre la biodiversidad de las comunidades estudiadas (Tabla 2).

En contraste con la carencia de diferencias significativas que muestran los ANOVA en los casos anteriores, el nMDS mostró una diferenciación clara en la composición y estructuración de las comunidades analizadas a 5, 15 y 25m (Fig. 4).

Es importante mencionar que no se observó ningún grado de traslape entre los tres grupos.

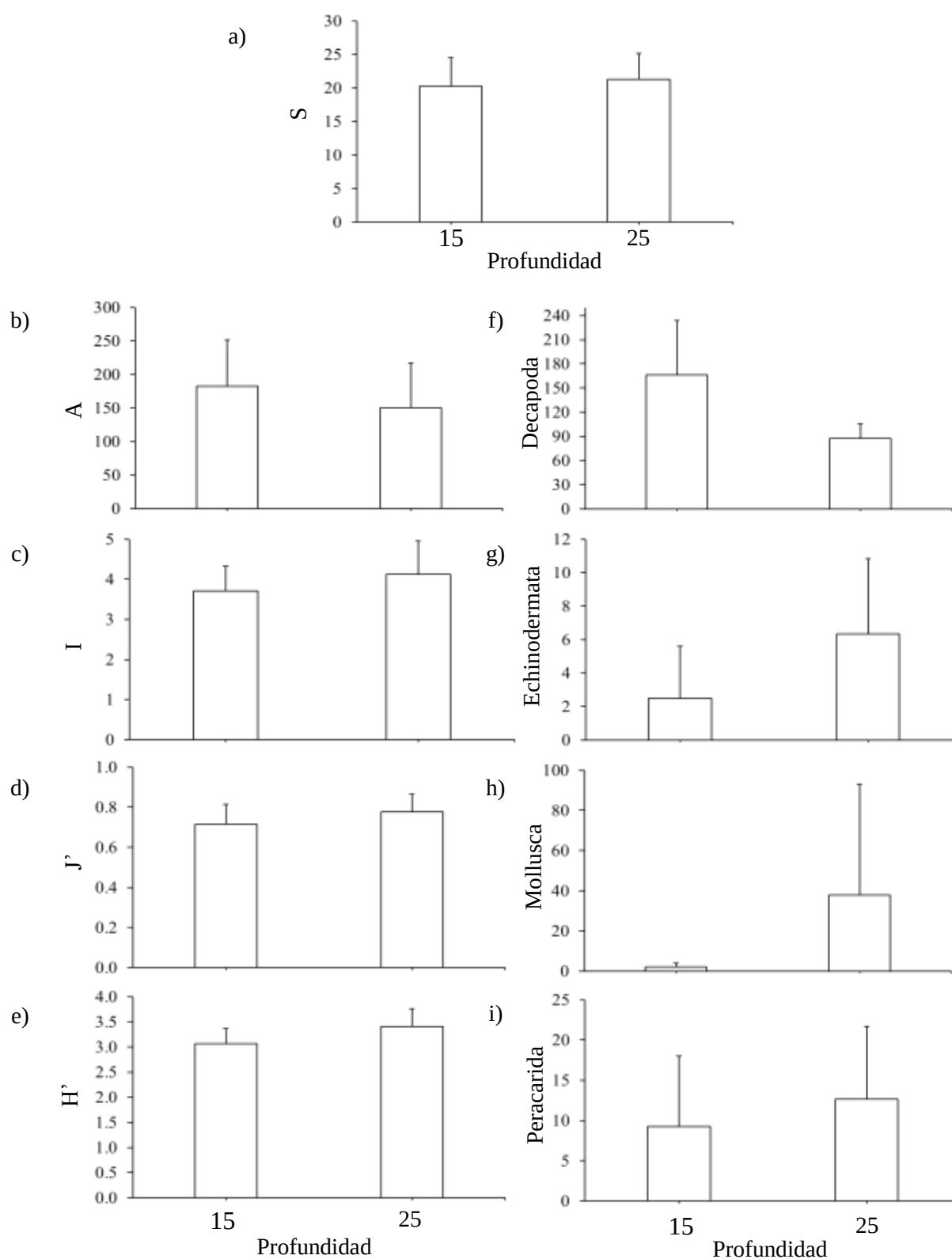


Figura 3. Promedios ($\pm$ D.E.) de (a) Número de especies, (b) Abundancia, (c) Riqueza de Margalef, (d) Equitabilidad de Pielou, (e) Diversidad de Shannon-Wiener y abundancias de los grupos taxonómicos principales: (f) Decapoda, (g) Echinodermata, (h) Mollusca e (i) Peracarida en las dos profundidades evaluadas.

Tabla 2. Resultado de los ANOVA para evaluar el efecto de la profundidad sobre la abundancia promedio de cada uno de los grupos taxonómicos principales y sobre la Abundancia total (A), Número de especies (S), Riqueza de Margalef (I), Equitabilidad de Pielou (J') y Diversidad de Shannon-Wiener (H').

Grupo taxonómico	Annelida Log(x+1)					Decapoda				Echinodermata				Mollusca Log(x+1)				Peracarida			
Fuente de variación	df	Sq	Ms	F	P	Sq	Ms	F	P	Sq	Ms	F	P	Sq	Ms	F	P	Sq	Ms	F	P
Profundidad	1	0,001	0,001	0,97	0,77	11,11	11,11	3,72	0,11	0,70	0,70	1,80	0,24	0,31	0,31	0,3	0,19	0,41	0,41	0,25	0,63
Residuales	5	0,048	0,010			14,92	2,98							0,68	0,13			8,03	1,61		
Fauna Total		A				S				I				J'				H'			
Fuente de Variación	df	Sq	Ms	F	P	Sq	Ms	F	P	Sq	Ms	F	P	Sq	Ms	F	P	Sq	Ms	F	P
Profundidad	1	1811	1811	0,39	0,56	2,01	2,01	0,12	0,74	0,29	0,29	0,59	0,47	0,2	0,2	1,97	0,2	0,007	0,007	0,75	0,42
Residuales	5	23251	4650			83,4	16,68			2,49	0,49			0,51	0,1			0,04	0,009		

Coherentemente, el análisis PERMANOVA mostró que hay un efecto significativo de la profundidad sobre la estructura de la comunidad de macro-invertebrados marinos estudiados ($p = 0,026$) y, por lo tanto, es posible inferir que las comunidades de 15 y 25m son diferentes, al menos durante la época trabajada. Finalmente, el análisis SIMPER mostró que la disimilitud promedio entre los grupos de 15 y 25m es del 68,03% y que hay 5 especies que contribuyen con el 60% de la disimilitud entre las dos profundidades (Tabla 3).

DISCUSION

Los primeros organismos en colonizar un sustrato disponible pueden surgir de dos maneras diferentes: reclutamiento larval y migración de adultos. En el primer caso, las larvas de los invertebrados marinos pueden permanecer disponibles en la columna de agua durante un tiempo muy variable (desde días hasta meses) y pueden alejarse o no de la costa, procesos que pueden durar desde pocos minutos hasta años (Scheltema 1986, Gaines & Bertness 1992, Landeira *et al.* 2009), mientras encuentran las condiciones apropiadas para asentarse. Son muchos los factores que pueden afectar el reclutamiento larval, desde disposición de larvas en la columna de agua, variaciones ambientales, características del hábitat, hasta el asentamiento diferencial como respuesta a organismos de la misma especie y otras especies (Chapman 2002) y es imposible, a partir de los resultados obtenidos o la metodología establecida, comprobar cuál (o cuales) de ellos afectaron o favorecieron el reclutamiento larval de las comunidades estudiadas. Sin embargo, la presencia de organismos que presentan un estadio larval pelágico (e.g. algunos Decapodos, *Isognomon* sp.) o con una movilidad reducida (e.g. *Erosaria albuginosa* (Gray, 1825)) en las muestras obtenidas, sugiere que este

mecanismo de colonización opera en el área de estudio, al menos durante la época estudiada.

En el segundo caso, los organismos que se encuentran alrededor del nuevo sustrato migran hacia el mismo y lo pueden lograr activa (nadando o reptando) o pasivamente (siendo arrastrados por el agua) (Martel & Chia 1991, Chapman 2002). En este caso, es factible pensar tres cosas: i) en un periodo corto, este mecanismo va a ser tal vez el más importante en la constitución del ensamble de la comunidad en el nuevo sustrato, por lo cual, ii) una de las características anatómicas que puede favorecer la colonización inicial de los invertebrados es el desarrollo de apéndices adaptados para reptar de manera rápida y eficaz, pues es más probable que estos organismos colonicen un sustrato disponible en un menor tiempo que aquellos que no presentan esta característica, y por último, iii) la fauna que coloniza un sustrato disponible inicialmente puede ser un reflejo de la fauna que habita alrededor del sustrato. Teniendo en cuenta que una gran cantidad tanto de individuos como de especies de macro-invertebrados que colonizaron los SADs tienen una movilidad relativamente bien desarrollada, es posible pensar que, al igual que en el caso anterior, el mecanismo de colonización por migración de adultos también operó durante el periodo de exposición de los SADs. Este aspecto ha sido previamente abarcado por Rule & Smith (2005), argumentando que los estudios de colonización que utilizan SADs tienden a subestimar la cantidad de especies colectadas que tienen desarrollo larval pelágico.

Por otro lado, es muy notoria la gran cantidad de especies de decápodos que colonizaron los SADs con respecto a los demás grupos taxonómicos. Es altamente probable que en la isla, la mayor cantidad de larvas disponibles en la columna de agua pertenezcan a este grupo taxonómico, como lo demostraron Landeira *et al.* (2009) en una isla oceánica en el

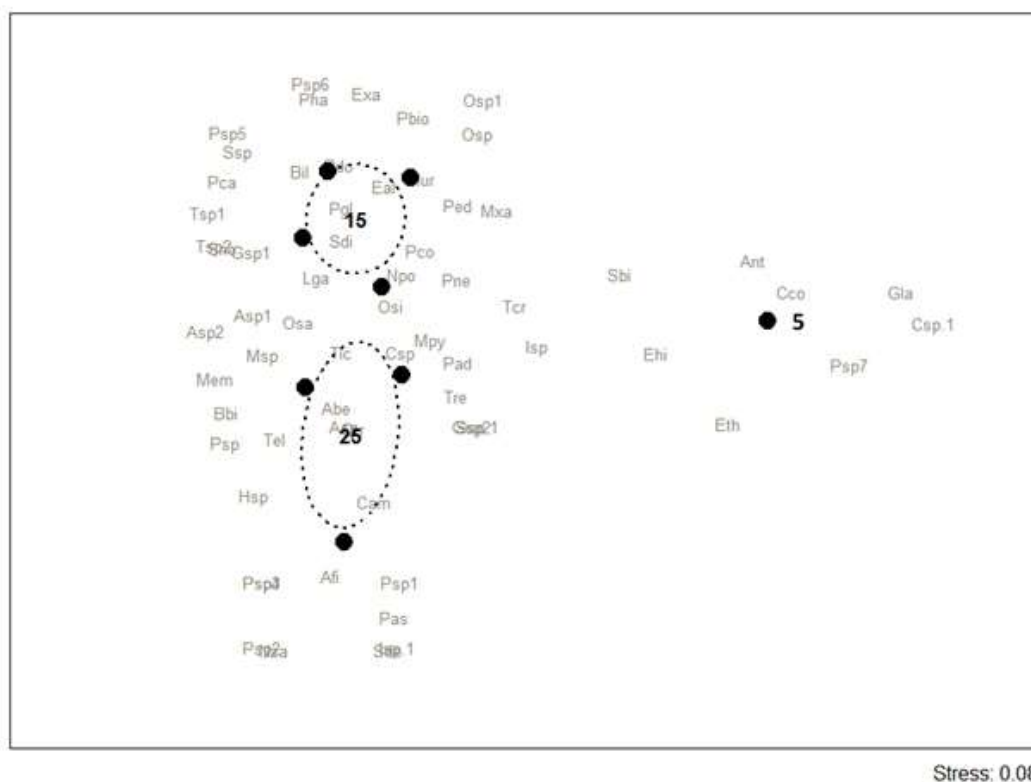


Figura 4. Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS) basado en una matriz de similitud Bray-Curtis, de la estructura de la comunidad en las tres profundidades (5, 15 y 25 m). Los puntos negros representan los SADs analizados. Las letras representan las especies colectadas abreviadas con la primera letra del género, seguido de las dos primeras letras del epíteto específico.

Mediterráneo. De manera similar ocurre con el estudio de Rule & Smith (2007), quienes reportan una dominancia de anfípodos, a tal punto, que en sus análisis este grupo es tratado como un taxa separado y no dentro de Decapoda. En cuanto a los moluscos, peracaridos y equinodermos, el gradiente vertical de la abundancia no es claro, por la baja representatividad durante la exposición de los SADs. En el caso de los equinodermos, una de las posibles causas que pueden explicar este hecho es la baja disponibilidad de larvas durante la época muestreada. Se conoce, por ejemplo, que algunos equinodermos pueden liberar sus gametos anualmente y en sincronía con otras especies de equinodermos (e.g. *D. mexicanum*, *Ophiocoma aethiops* Lütken y *O. alexandri* Lyman), (Lessios 1981). Por otro lado, la colonización de ambos grupos también puede estar limitada principalmente al asentamiento larval y, por lo tanto, esté influenciada en gran medida por los patrones de sucesión y las interacciones inter-específicas que se puedan dar en los SADs. En cuanto a la preferencia de profundidad, otros estudios han reportado que algunos erizos tienen preferencia por el asentamiento en hábitats someros, mientras que la abundancia en algunos ofiuros puede

mostrar una fuerte correlación positiva con la cantidad de sedimento en el sustrato, y por lo tanto preferir zonas de mayor sedimentación (Smith 1996, Hereu *et al.* 2004). Dejando de lado el limitante que impone la baja representatividad de individuos, los estudios anteriormente mencionados son coherentes con lo encontrado en este estudio, en donde el patrón observado fue que la mayor cantidad de erizos se encontraron a 5 m (a pesar que fue la profundidad con menor cantidad de SADs analizados), mientras que la mayor cantidad de ofiuros se encontraron a 25 m. En el caso particular de los peracaridos, Rule & Smith (2007) encontraron que algunas especies de anfípodos pueden presentar picos de abundancia a poca profundidad, mientras que otras pueden ser abundantes en una profundidad mayor. Este resultado también es coherente con lo encontrado en este estudio, donde se podría considerar que algunas especies muestran cierto grado de preferencia por alguna de las dos profundidades (15 o 25 m).

A pesar de la carencia de soporte estadístico que evidencie un efecto de la profundidad sobre los taxa encontrados, la predilección individual de algunos el

Tabla 3. Resultado del SIMPER. Se listan las especies que aportan más (hasta aproximadamente 60% acumulado) de la disimilitud entre las muestras a 15 y 25 metros de profundidad.

Especies	Contribución %	C. acumulada%
<i>Petrolisthes glasselli</i>	16,61	16,61
<i>Pagurus nesiotes</i>	14,12	30,73
<i>Isognomon</i> sp.	13,60	44,33
<i>Microcassiope</i> cf. <i>xantusii</i>	8,33	52,66
<i>Alpheus bellimanus</i>	6,86	59,52

organismos por ciertas profundidades es evidente. En este caso, la predilección de algunos organismos por ciertas profundidades puede estar relacionada en principio con su historia de vida. Por ejemplo, el patrón de distribución de algunos organismos como los cangrejos porcelanidos puede relacionarse con sus requerimientos alimenticios y su modo de alimentación; esto es, tomar el alimento en suspensión de la columna de agua e incluso modificar su comportamiento de acuerdo con las condiciones de flujo (Valdivia & Stotz 2006) y para ello, es posible que necesiten que la cantidad de flujo de agua sea suficiente para resuspender el sedimento encontrado en el fondo. Smith (1996) encontró que la profundidad afecta significativamente la distribución de los organismos suspensívoros (entre ellos una especie de porcelanido) y, al mismo tiempo, encontró una correlación significativamente negativa entre la abundancia de estos organismos y el sedimento encontrado en el sustrato colectado. A pesar que en el presente estudio no se evaluó la cantidad de sedimento encontrado, algunas observaciones personales indican que la cantidad de sedimento en el área estudiada se ve incrementada con la profundidad, a tal punto, que por debajo de los 20-25m en todas las localidades donde se expusieron los SADs, el sustrato rocoso se mezcla con sustrato arenoso, generando incluso una variación en la abundancia de ciertos organismos normalmente conspicuos y abundantes en el sustrato rocoso submareal en el área, como el erizo *Diadema mexicanum* A. Agassiz, 1863 (datos sin publicar). De igual forma, se ha demostrado que la deposición de sedimentos, puede llevar a la exclusión de algunos taxa o ciertos grupos funcionales (Smith 1996), lo que podría reforzar aún más la hipótesis planteada. También, se conoce que los porcelanidos se encuentran normalmente en zonas rocosas con exposición a las corrientes (Hiller *et al.* 2006); si se tiene en cuenta que el movimiento del agua tiende a disminuir con la profundidad, está evidencia refuerza aún más la explicación sobre la preferencia de este grupo por los hábitats someros. Por lo tanto, lo encontrado en esta investigación, en cuanto a preferencia de profundidad

por parte de los porcelanidos, es congruente con lo anteriormente mencionado al observarse una preferencia por colonizar los SADs expuestos a 15m.

Por otro lado, aunque la disponibilidad de alimento y las condiciones físicas del ambiente pueden influenciar la distribución batimétrica y preferencia de las especies por ciertas profundidades, la competencia inter-específica también podría ser un factor determinante. Por ejemplo, las especies *Teleophrys cristulipes* Stimpson, 1860 y *Mithrax pygmaeus* Bell, 1835 se distribuyen a lo largo de todo el gradiente batimétrico. Sin embargo, mientras la primera tiende a disminuir con la profundidad, la segunda aumenta. En este caso, es factible pensar que ambos compitan por un mismo recurso, llegando así a excluirse mutuamente en determinadas zonas y a abarcar diferencialmente todo el gradiente vertical como se ha mostrado previamente en otros ecosistemas (Herrera-Paz *et al.* 2013).

Como se ha venido discutiendo, son muchos los factores que pueden influir en los patrones de distribución de las especies a lo largo de un gradiente vertical. Sin embargo, el resultado más importante que muestra esta investigación es que la profundidad, considerada en este caso como un factor a pequeña escala (pocos metros), juega un papel muy importante en la distribución de las comunidades de macro-invertebrados en el ecosistema estudiado, al menos durante la época estudiada. Este resultado es coherente con lo concluido en otras investigaciones (Smith 1996, Rule & Smith 2007) y puede estar modulado tanto por los factores físicos que co-varian con la profundidad, como por factores biológicos como la interacción inter e intra específica. Sin embargo, contrario a lo que reportan otros autores que utilizaron SADs (Rule & Smith 2007), son pocas las especies que generan las diferencias en las comunidades a lo largo del gradiente batimétrico, por lo cual el conjunto de especies que habita a una profundidad en particular no es muy diferente del conjunto que habita la otra. Esto implica que las comunidades de macro-invertebrados estudiadas son dominadas por pocas especies que

podrían considerarse comunes y abundantes en el ecosistema, aunque puedan tener predilección por alguna profundidad en particular. En consecuencia, es factible plantear que estas especies pueden ser competidoras fuertes y oportunistas, con un potencial reproductivo alto que permita un flujo constante de larvas o reclutas capaces de colonizar un sustrato disponible rápidamente, excluyendo así, en principio, a otras especies cuyos requerimientos pueden ser similares. Sin embargo, esto es meramente hipotético y para comprobarlo es necesario ampliar el tiempo de exposición, investigar los patrones de sucesión y además incluir temporadas diferentes.

Por otro lado, las condiciones de aislamiento de esta isla favorecen que la cantidad de especies encontradas sea relativamente baja y haya cierto grado de dominancia de pocas especies, como lo han expuesto Whittaker & Fernández-Palacios (2007), corroborando los resultados encontrados en esta investigación. Adicionalmente, teniendo en cuenta este grado de aislamiento geográfico, podría considerarse a la Isla Mapelo como un ecosistema relativamente homogéneo, en donde los factores físicos que pueden afectar los patrones de diversidad y distribución de las comunidades (e.g. corrientes, termoclinas, haloclinas etc.) afectan todas las localidades y hábitats en igual magnitud y proporción, dando lugar a condiciones similares en los fondos rocosos de todas ellas y, de esta manera, apoyar la hipótesis en la cual se favorece la proliferación de pocas especies que puedan ser competidoras fuertes. Además, la distancia entre la región continental y la isla propone una barrera geográfica a especies con poca capacidad de dispersión y por lo tanto, la colonización de organismos puede estar supedita a aquellas que estén en la columna de agua alrededor de la isla y estas pueden provenir normalmente de los organismos previamente asentados.

Finalmente, los nuevos reportes encontrados en la isla ponen de manifiesto las pocas investigaciones realizadas con una metodología que permita acercarse al conocimiento de la fauna de macro-invertebrados bentónicos y entre ellos, algunas especies que pueden ser poco conspicuas, raras o poco abundantes. Es la primera vez que se utiliza esta metodología en la Isla Malpelo, y una de las pocas veces que se han utilizado SADs en el Pacífico colombiano, dando un resultado muy satisfactorio con respecto a la pregunta inicial, por lo cual se recomienda seguir utilizándola en estudios sobre patrones de colonización y distribución de las comunidades bentónicas. Por último, para obtener un mayor acercamiento a los factores que afectan los patrones de diversidad de las comunidades bentónicas en la Isla, es necesario realizar estudios en donde, además de otras cosas, se involucren diferentes tiempos de exposición de los SADs en diferentes épocas del año.

Agradecimientos

En primer lugar, debo agradecer a David Leonardo Herrera y Juan Felipe Lazarus Agudelo por su ayuda durante el trabajo de campo. Adicionalmente, a este último quiero agradecer su posterior colaboración en la identificación de crustáceos y el análisis de datos. Al Dr. Jose Christopher Escaño Mendoza por su colaboración en la identificación de crustáceos. Al Dr. Gordon Hendler por su ayuda en la identificación de ofiuros. A Parques Naturales Nacionales por los permisos concedidos para el ingreso al SFF Malpelo y Fundación Malpelo por el apoyo en la movilización y logística durante las salidas de campo. Finalmente, quiero agradecer a la Universidad del Valle por facilitar los equipos, materiales e instalaciones para llevar a cabo la investigación

LITERATURA CITADA

- Abele, L.G. (1975), "The macruran decapod crustacean of Malpelo Island", in Graham, J. (Ed.), *The biological investigation of Malpelo Island, Colombia*, Smithsonian institution press, Washington, pp. 69-85.
- Birkeland, C., Meyer, D.L., Stames, J.P. and Buford, C.L. (1975), "Sub tidal communities of Malpelo Island", in Graham, J. (Ed.), *The biological investigation of Malpelo Island, Colombia*, Smithsonian institution press, Washington, pp. 55-68.
- Brando, A., Prahl, H.V. and Cantera, J.R. (1992), *Malpelo: Isla oceánica de Colombia*, Banco de Occidente, Cali.
- Chapman, M.G. (2002), "Early colonization of shallow subtidal boulders in two habitats", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 275, pp. 95-116.
- Chasqui, L., Gil-Agudelo, D. and Nieto, R. (2011), "Endemic shallow reef fishes from Malpelo Island: abundance and distribution", *Bol. Invest. Mar. Cost.*, Vol. 40 Supl. Esp., pp. 107-116.

- Cohen-Rengifo, M., Bessudo, S. and Soler, G. (2009), "Echinoderms, Malpelo Fauna and Flora Sanctuary, colombian Pacific: new reports and distributional issues", *Check List*, Vol. 5 No.3, pp. 702–711.
- Downey, M.E. (1975), "Asteroidea from Malpelo Island with a description of a new species of the genus *Tamaria*", in Graham, J. (Ed.), *The biological investigation of Malpelo Island, Colombia*, Smithsonian institution press, Washington, pp. 86-90.
- Escobar, J., Castillo, F. and Barbosa, C. (1993), "Estudio preliminar del fitoplancton y la estructura de la comunidad coralina de la isla de Malpelo en el Pacífico colombiano durante el Crucero Henry Von Prah", *Boletín Científico CIOH*, No. 14, pp. 117-130.
- Fernández, C.E. (2007), "IV El fitoplancton: trayecto Buenaventura-Malpelo", in: DIMAR-CCCP and UAESPNN-DTSO (Eds.), *Santuario de Fauna y Flora Malpelo: descubrimiento en marcha*, Serie Publicaciones Especiales CCCP Vol. 5, Bogotá, pp. 59-72.
- Findley, L.T. (1975), "A new species of goby from Malpelo Island (Teleostei: Gobiidae: *Chriolepis*)", in Graham, J. (Ed.), *The biological investigation of Malpelo Island, Colombia*, Smithsonian institution press, Washington, pp. 94-98.
- Fraschetti, S., Bianchi, N.C., Terlizzi, A., Fanelli, G., Morri, C. and Boero, F. (2001), "Spatial variability and human disturbance in shallow subtidal hard substrate assemblages: a regional approach", *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 212, pp. 1-12.
- Gaines, S.D. and Bertness, M.D. (1992), "Dispersal of juveniles and variable recruitment in sessile marine species", *Nature*, Vol. 30, pp. 579-580.
- García-Suárez, S.D., Acosta, A., Londoño-Cruz, E. and Cantera, J.R. (2012), *Organismos sésiles y móviles del litoral rocoso en el Pacífico colombiano: una guía visual para su identificación*, INVEMAR Serie de documentos especiales, Bogotá.
- Garzon-Ferrerira, J. and Pinzón, J.H. (1999), "Evaluación rápida de estructura y salud de las formaciones coralinas de la Isla de Malpelo (Pacífico colombiano)", *Bol. Invest. Mar. Cost.*, No.28, pp. 137–154.
- Graham, J. (1975), *The biological investigation of Malpelo Island, Colombia*, Smithsonian institution press, Washington.
- Hereu, B., Zabala, M., Linares, C. and Sala, E. (2004), "Temporal and spatial variability in settlement of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the NW Mediterranean", *Marine Biology*, Vol. 144, pp. 1011-1018.
- Herrera-Paz, D.L., Londoño-Cruz, E. and Blanco, J.F. (2013), "Distribución especial del ensamblaje de macroinvertebrados asociada al litoral rocoso del PNN Ensenada de Utría, Pacífico colombiano", *Revista de Ciencias*, Vol. 17, No. 2, pp. 137-149.
- Hiller, A., Kraus, H., Almon, M. and Werdling, B. (2006), "The *Petrolisthes galathinus* complex: Species boundaries based on color pattern, morphology and molecules, and evolutionary interrelationships between this complex and other Porcellanidae (Crustacea: Decapoda: Anomura)", *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Vol. 40, pp. 547-569.
- Huston, M. (1985), "Patterns of species diversity in relation to depth at Discovery Bay, Jamaica", *Bulletin of marine science*, Vol. 37, No. 3, pp. 928-935.
- Landeira, J.M., Lozano-Soldevilla, F., Hernández-León, S. and Barton, E.D. (2009), "Horizontal distribution of invertebrate larvae around the oceanic island of Gran Canaria: the effect of mesoscale variability", *Scientia Marina*, Vol. 73, No. 4, pp. 757-767.
- Lessios, H.A. (1981), "Reproductive periodicity of the echinoids *Diadema* and *Echinometra* on the two coasts of Panama", *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 50, pp. 47-61.

- Martel, A. and Chia, F.S., (1991), "Drifting and dispersal of small bivalves and gastropods with direct development", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 150, pp. 131-147.
- MacArthur, R.H. and Wilson, E.O. (1967), *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Menge, B.A., Berlow, E.L., Blanchette, C.A., Navarrete, S.A. and Yamada, S.B. (1994), "The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat", *Ecological Monographs*, Vol. 64, pp. 249-286.
- McCosker, J.E. and Rosenblatt, R.H. (1975), "Fishes collected at Malpelo Island", in Graham, J. (Ed.), *The biological investigation of Malpelo Island, Colombia*, Smithsonian institution press, Washington, pp. 91-93.
- Morrissey, D.J., Howitt, L., Underwood, A.J. and Stark, J.S. (1992), "Spatial variation in soft-sediment benthos", *Marine ecology progress series*, Vol. 81, pp. 197-204.
- Oigman-Pszczol, S.S., Figueiredo, M.A. and Creed, J. (2004), "Distribution of benthic communities on the tropical rocky subtidal of Armacao dos Búzios, Southeastern Brazil", *Marine Ecology*, Vol. 25 No.3, 173-190.
- Ogden, J.C. and Lobel, P.S. (1978), "The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities", *Env. Biol. Fish*, Vol. 3, No. 1, pp. 49-63.
- Palma, A.T., Steneck, R.S. and Wilson, C. (1999), "Settlement-driven, multiscale demographic patterns of large benthic decapods in the Gulf of Maine", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 241, pp. 107-136.
- Prahl, H.V. (1990), *Malpelo la roca viviente*, FEN Colombia, Ed. Presencial, Bogotá.
- Ray, C. (1991), "Coastal zone biodiversity patterns", *BioScience*, Vol. 41 No.7, pp. 490-498.
- Reyes, J. and Vélez, A. (2002), *Expedición al Santuario de Fauna y Flora Malpelo 2002*, INVEMAR, Santa Marta.
- Rodríguez-Moreno, M., López-Victoria, M. and Zapata, F. (2011), "First record of the beabrummel (*Stegastes flavilatus*) in reef habitats of Malpelo Island", *Bol. Invest. Mar. Cost.*, Vol. 40 Supl. Esp., pp. 181-184.
- Rodríguez-Ramírez, A., Navas-Camacho, R., Reyes-Nivia, M.C., Bejarano-Chavarro, S. and Garzón-Ferreira, J. (2007), "VI Implementación del sistema nacional de monitoreo de arrecifes coralinos SIMAC en la Isla Malpelo", in: DIMAR-CCCP and UAESPNN-DTSO (Eds.), *Santuario de Fauna y Flora Malpelo: descubrimiento en marcha*, Serie Publicaciones Especiales CCCP Vol. 5, Bogotá, pp. 98-112.
- Rubio, E.A., Suárez, A., Estupiñán, F., Henao, W. and Vargas, B. (1992), "Los recursos ictiológicos de la Isla Malpelo (Colombia) I. Una revisión de su conocimiento y nuevos reportes para la ictiofauna de la isla", in: CCO (Ed.), *Memorias del VIII Seminario Nacional de las Ciencias y las Tecnologías del Mar y Congreso Centroamericano y del Caribe en Ciencias del Mar, TomoII*, Santa Marta, pp. 642-658.
- Rule, M.J. and Smith, S.D.A. (2005), "Spatial variation in the recruitment of benthic assemblages to artificial substrata", *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 290, pp. 67-78.
- Rule, M.J. and Smith, S.D.A. (2007), "Depth-associated patterns in the development of benthic assemblages on artificial substrata deployed on shallow, subtropical reefs", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 345, pp. 38-51.
- Scheltema, R.S. (1986), "On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems", *Bulletin of Marine Science*, Vol. 39, No. 2, pp. 290-322.
- Smith, S.D. (1996), "The macrofaunal community of *Ecklonia radiata* holdfasts: Variation associated with sediment regime, sponge cover and depth", *Australian Journal of Ecology*, Vol. 21, pp. 144-153.

- Smith S.D.A. and Rule, M.J. (2002), "Artificial substrata in a shallow sublittoral habitat: do they adequately represent natural habitats or the local species pool?", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 277, pp. 25-41.
- Strathmann, R.S. (1985), "Feeding and nonfeeding larval development and life-history evolution in marine invertebrates", *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, Vol. 16, pp. 339-361.
- Thrush, S.F., Hewitt, J.E. and Pridmore, R.D. (1989), "Patterns in the spatial arrangements of polychaetes and bivalves in intertidal sandflats", *Marine biology*, Vol. 102, pp. 529-535.
- Thrush, S.F., Pridmore, R.D. and Hewitt, J.E. (1994), "Impacts on softsediment macrofauna: the effects of spatial variation on temporal trends", *Ecological Applications*, Vol. 4, pp. 31-41.
- Underwood, A.J. and Chapman, M.G. (2006), "Early development of subtidal macrofaunal assemblages: relationships to period and timing of colonization", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 330, pp. 221-233.
- Valdivia, N. and Stotz, W. (2006), "Feeding behavior of the porcellanid crab *Allopetrolisthes spinifrons*, symbiont of the sea anemone *Phymactis papillosa*", *Journal of Crustacean Biology*, Vol. 26, No. 3, pp. 308-315.
- Whittaker, R.J. & Fernández-Palacios, J.M. (2007), *Island Biogeography: Ecology, evolution, and conservation*, second edition, Oxford University Press, Oxford.
- Witman, J.D., (1985), "Refuges, biological disturbance, and rocky subtidal community structure in New England", *Ecological Monographs*, Vol. 55, No. 4, pp. 421-445.
- Witman, J.D. and Grange, K.R. (1998), "Links between rain, salinity and predation in a rocky subtidal community", *Ecology*, Vol. 79, No. 7, pp. 2429-2447.
- Zimmerman, T. and Martin, J. W. (2004), "Artificial reef matrix structures (ARMS): and inexpensive and effective method for collecting coral reef-associated invertebrates", *Gulf and Caribbean Research*, Vol. 16, pp. 59-64.