

DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE PECES EN EL GRADIENTE DE PROFUNDIDAD DE UNA PARED ARRECIFAL DE LA ISLA DE SAN ANDRÉS, CARIBE COLOMBIANO

Karen Melissa Serna Rodríguez

Departamento de Biología, Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

Correo electrónico: karen.serna@correounivalle.edu.co

Fernando A. Zapata

Departamento de Biología, Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

Correo electrónico: fernando.zapata@correounivalle.edu.co

Luz Marina Mejía-Ladino

Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras —Invemar—, Sede Pacífico, Vía Cali-Palmira, Palmira, Colombia.

Correo electrónico: luz.mejia@invemar.org.co

RESUMEN

“Blue Wall” en la isla de San Andrés, Colombia, es una pendiente arrecifal externa con una inclinación cercana a los 90°. El marcado gradiente de profundidad que allí se presenta facilita la identificación de patrones de variación espacial en la abundancia y diversidad de especies. Con el fin de documentar los patrones de distribución, abundancia y diversidad de los peces asociados a éste hábitat a lo largo del gradiente de profundidad de 5 a 30 m, se realizaron 30 censos visuales en transectos de 30 x 2 m, en los cuales se estimó la abundancia y diversidad de especies. Se registraron 2916 individuos pertenecientes a 56 especies, 21 familias y 5 órdenes. Las especies dominantes fueron *Canthigaster rostrata*, *Chromis cyanea*, *Stegastes partitus*, *Thalassoma bifasciatum* y *Clepticus parrae*, las cuales representaron el 83% de la abundancia total. Varias de estas especies son planctívoras y abundantes en todo el Caribe. Estas especies, presentaron amplios rangos de distribución vertical con picos de abundancia en distintas partes del gradiente. Análisis de agrupamiento y escalamiento multidimensional no métrico revelaron que existen ensamblajes distintivos en cada profundidad, que además difirieron significativamente en su diversidad y dominancia. Los ensamblajes más someros se distinguieron claramente de los más profundos, con un recambio de especies en las zonas intermedias. Se concluye que los ensamblajes de peces de “Blue Wall” presentan un orden estructural que puede ser explicado, en parte, por la profundidad y el tipo de hábitat.

Palabras clave: Abundancia, ecología de comunidades, ensamblajes de especies, pendiente arrecifal externa, zonación vertical.

ABSTRACT

"Blue Wall" on the island of San Andres, Colombia, is an outer reef slope with an inclination of about 90°. The steep depth gradient present there facilitates identifying patterns of spatial variation in the abundance and diversity of species. To document patterns of distribution, abundance and diversity of fishes associated with this habitat along the depth gradient between 5-30 m, 30 visual censuses were conducted in transects of 30 x 2 m, in which the abundance and diversity of species was estimated. A total of 2916 individuals belonging to 56 species, 21 families and 5 orders were recorded. The dominant species were *Canthigaster rostrata*, *Chromis cyanea*, *Stegastes partitus*, *Thalassoma bifasciatum* and *Clepticus parrae*, which accounted for 83% of the total abundance. Several of these species are planktivorous and abundant throughout the Caribbean. These species had wide ranges of vertical distribution with abundance peaks in different parts of the gradient. Cluster analysis and non-metric multidimensional scaling revealed that there are distinct assemblages at each depth, which also differed significantly in their diversity and dominance. Shallow assemblages were clearly distinguished from deep ones, with species turnover in the intermediate zones. We conclude that the fish assemblages at "Blue Wall" exhibit an structural order that can be explained, in part, by depth and habitat type.

Key words: Abundance, community ecology, species assemblages, outer reef slope, vertical zonation.

INTRODUCCIÓN

Los gradientes ambientales son una característica notable de la variación espacial, y la documentación de los patrones de distribución, abundancia y diversidad de especies a lo largo de tales gradientes ha sido por mucho tiempo uno de los principales focos de la ecología (Krebs 2001, Begon *et al.* 2006). En ambientes marinos, la profundidad es una importante característica física del hábitat, ya que otras variables como la temperatura, la presión y la luminosidad varían en función de ella (Levinton 2001). Por lo tanto, muchas características de los organismos marinos y de las comunidades que forman varían a lo largo del gradiente de profundidad, lo que a su vez facilita estudiar cómo las variables físicas del ambiente contribuyen a determinar la organización de tales comunidades. Adicionalmente, el creciente deterioro de algunos ecosistemas marinos a nivel global y el declive de su biodiversidad causada por la sobreexplotación, contaminación y destrucción del hábitat, refuerzan la necesidad de entender los procesos determinantes de la estructura y función de estos ecosistemas con el fin de frenar su degradación y contribuir a su conservación.

Los arrecifes coralinos son uno de los ecosistemas marinos más diversos y frágiles del planeta (Sheppard *et al.* 2009). Típicamente, presentan una estructura geomorfológica y un patrón de zonación que varía simultáneamente desde la costa hacia mar afuera en función del gradiente de hidrodinamismo, de energía de las olas y de profundidad (Blanchon 2011). En los arrecifes coralinos se han reconocido, entre otras, dos geoformas o zonas principales: una plataforma arrecifal, con una orientación horizontal, y una pendiente arrecifal externa, con una orientación inclinada, las cuales varían en extensión, composición y estructura de acuerdo a las condiciones locales, aunque presentan características básicas similares reconocibles (Guilcher 1988, Blanchon 2011). La pendiente externa o talud arrecifal se caracteriza por ser la estructura geológica más expuesta, y a su vez, el área menos conocida de la franja arrecifal (Harmelin-Vivien 1977).

Los peces representan uno de los grupos faunísticos más notorios en los arrecifes coralinos. Estos incluyen una variedad de grupos funcionales con papeles ecológicos fundamentales, diversos y complejos (Sale 2002). Se ha demostrado que los ensamblajes de peces de la planicie arrecifal son distintos de aquellos propios de la pendiente arrecifal externa (Russ 1984, Alevizon *et al.* 1985, Galzin & Legendre 1987), la cual soporta una ictiofauna de

gran riqueza y complejidad que no ha sido aún examinada en detalle (Hiatt & Strassburg 1953, Harmelin-Vivien 1977, Edwards & Rosewell 1981, Williams & Hatcher 1983, Galzin 1987, Zapata & Morales 1997). Específicamente se conoce la presencia de un ensamblaje de peces de zonas superficiales, y otro, de zonas profundas (Harmelin-Vivien 1977, Muñoz *et al.* 2008, Bouchon-Navaro *et al.* 2005), presentándose una mayor diversidad de especies en profundidades intermedias, producto del recambio de especies entre los dos ensamblajes (Gosline 1965, Edwards & Rosewell 1981, Harmelin-Vivien 1977). Aunque algunos estudios han incluido a la pendiente arrecifal externa entre sus muestreos, tanto en áreas del Caribe (Bouchon-Navaro *et al.* 2005), Océano Índico (Harmelin-Vivien 1977), Mar Rojo (Edwards & Rosewell 1981), Polinesia Francesa (Galzin 1987) y Pacífico Oriental Tropical (Zapata & Morales 1997), son pocos los estudios que se han enfocado exclusivamente en esta zona (Harmelin-Vivien 1977, Sale & Dybdhal 1978, Sheppard 1980, Williams & Hatcher 1983). Si bien se ha demostrado que la profundidad es un predictor significativo de la diversidad de peces en arrecifes (Sale 1977, Wellington 1982, Russ 1984, Alevizon *et al.* 1985, Roberts & Ormond 1987, McGehee 1994, Friedlander & Parrish 1998, Bouchon-Navaro *et al.* 2005), aún se desconocen los factores determinantes de los patrones de distribución y abundancia vertical de los peces en las pendientes arrecifales externas.

Las paredes arrecifales coralinas o rocosas son un hábitat marino donde se presenta una inclinación del sustrato cercana a los 90 grados (Aburto-Oropeza & Balart 2001, Goldberg & Foster 2002). Aunque estos hábitats ofrecen una excelente oportunidad para examinar cómo varían los ensamblajes de peces a lo largo del gradiente de profundidad, han sido muy poco estudiados debido, en parte, a su baja representatividad, ya que sólo se encuentran en ciertos lugares específicos, principalmente en localidades oceánicas como la isla Malpelo o el archipiélago de San Andrés y Providencia en Colombia.

El objetivo principal del presente trabajo fue describir los patrones de abundancia, distribución y diversidad de los peces en el gradiente de profundidad de una pared arrecifal de la Isla de San Andrés, en el Caribe colombiano. Además, buscó aportar insumos científicos para el manejo efectivo de las Áreas Marinas Protegidas de San Andrés (Sale 2002, Coralina 2007). Este trabajo se enfocó en las siguientes preguntas: ¿Cuál es la composición taxonómica de la ictiofauna típica asociada a la pared arrecifal *Blue wall*? ¿Cuáles son los patrones de

consignaban los peces pequeños y de hábitos crípticos en el sustrato. Se realizaron cinco réplicas por zona para un total de 30 censos visuales (Fig. 3).

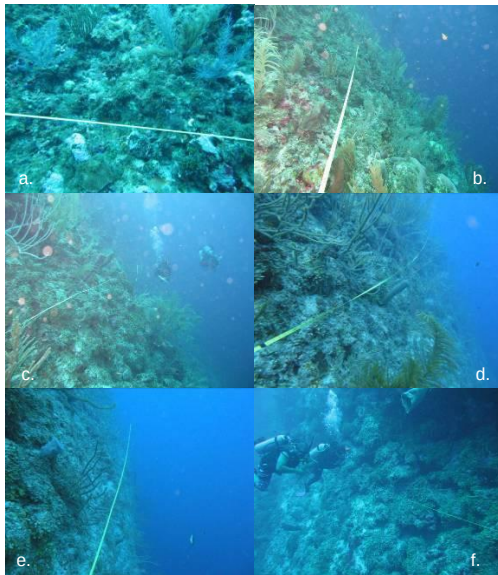


Figura 3. Seis estratos censados en la pared arrecifal “Blue wall” a lo largo del gradiente de profundidad de 5 a 30 m: a) 5 m; b) 10 m; c) 15 m; d) 20 m; e) 25 m y f) 30 m.

Análisis de datos. Para identificar los patrones de diversidad, con los datos de cada censo en cada zona se estimó la riqueza de especies, el número total de individuos, la diversidad de *Shannon-Wiener*, la dominancia de *Simpson* y la equitabilidad de *Pielou* (Magurran 2004). Adicionalmente, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía para determinar posibles diferencias entre las zonas en estas variables. Para examinar la distintividad de los ensamblajes de especies entre las zonas se hicieron análisis de escalamiento multidimensional no métrico (EMDNM) basados en el índice de similitud de Jaccard y en el índice de disimilitud de *Bray-Curtis* (Ludwig & Reynolds 1988), y un análisis de agrupamiento con base en el índice de *Bray-Curtis*. Se empleó el programa estadístico “PAST versión 2.14” (Hammer *et al.* 2001) para el análisis de la información. Finalmente se realizó un análisis cualitativo de la distribución de las especies censadas, clasificándolas según la amplitud y continuidad del rango de distribución vertical.

RESULTADOS

Composición taxonómica y variación espacial de la abundancia

Dentro de los transectos hechos en “Blue Wall” se registraron 2916 individuos, en total, representados por 46 especies, 22 familias y 6 órdenes (Tabla 1). Otras 10 especies (*Gymnothorax funebris*, *Lutjanus mahogoni*, *Calamus* sp., *Abudefduf taurus*, *Scarus guacamaia*, *Caranx lugubris*, *Haemulon sciurus*, *Chaetodon striatus*, *Holacanthus tricolor* y *Stegastes adustus*) fueron observadas fuera de los transectos y fueron consideradas para el estimativo de riqueza total (56 especies) pero fueron excluidas de los análisis estadísticos. También se registra la presencia de *Carcharhinus* sp. en la terraza arrecifal del área de estudio, pero no se incluyó en el estimativo total de riqueza debido a que se observó a 40 m, por fuera del rango de profundidad considerado en este estudio. Los complejos de especies [*Acanthurus bahianus* - *A. chirurgus*] y [*Coryphopterus personatus* - *C. hyalinus*] fueron agrupados y tratados como un sólo taxón debido a la dificultad para distinguir hasta especie en campo, debido a su semejanza en hábitos, forma y coloración (Alevizon *et al.* 1985, Reyes-Nivia *et al.* 2004).

Con base en la densidad promedio por especie, nueve especies dominantes representaron el 92% del ensamblaje de peces a lo largo del gradiente de profundidad. *Canthigaster rostrata* fue la especie con mayor dominancia (37.4%), seguida por *Chromis cyanea* (18.8%), *Stegastes partitus* (10.9%), *Thalassoma bifasciatum* (10.0%), *Clepticus parrae* (5.3%), *Coryphopterus personatus/hyalinus* (3.2%), *Halichoeres garnoti* (2.6%), *Grama loreto* (2.4%) y *Melichthys niger* (1.5%) (Fig. 4). Estas especies fueron observadas con frecuencias que variaron del 20% al 100% (Tabla 1). Entre las especies raras, 14 fueron vistas una sola vez en todo el muestreo y 17 presentaron 1 ó 2 individuos. Las familias más ricas en especies fueron Pomacentridae (10 especies), Scaridae (6 especies), Labridae (5 especies), Serranidae, Carangidae, Lutjanidae, Haemulidae, Chaetodontidae y Pomacanthidae (con 3 especies cada una) y Muraenidae, Grammatidae y Acanthuridae (con 2 especies cada una). Doce familias presentaron sólo una especie cada una (Tabla 1).

Tabla 1. Especies observadas y densidad promedio (No. Individuos/60 m²) a lo largo del gradiente de profundidad (m) en la pared arrecifal “Blue Wall”. F.O.: Frecuencia de observación. Se indica con “X” la presencia de especies por fuera de los transectos

Especie	DENSIDAD PROMEDIO POR PROFUNDIDAD (m)						F.O.
	5	10	15	20	25	30	
ANGUILLIFORMES							
Muraenidae							
<i>Gymnothorax funebris</i> *			X				*
<i>Gymnothorax moringa</i>				0,2 ± 0,45			3%
BERYCIFORMES							
Holocentridae							
<i>Holocentrus rufus</i>	0,2 ± 0,44			0,2 ± 0,45			7%
GASTEROSTERIFORMES							
Aulostomidae							
<i>Aulostomus maculatus</i>	0,2 ± 0,44	0,2 ± 0,45		0,4 ± 0,55			13%
SCORPAENIFORMES							
Scorpaenidae							
<i>Pterois volitans</i>	0,2 ± 0,44		0,4 ± 0,55	X		0,8 ± 1,3	17%
PERCIFORMES							
Serranidae							
<i>Cephalopholis cruentata</i>			X			0,2 ± 0,45	3%
<i>Cephalopholis fulva</i>	0,4 ± 0,89		X	X			3%
<i>Serranus tigrinus</i>	0,2 ± 0,44		0,8 ± 1,79	0,6 ± 0,89			13%
Grammatidae							
<i>Gramma Loreto</i>			0,8 ± 0,84	0,6 ± 0,89	4,2 ± 4,09	8,8 ± 5,36	43%
<i>Gramma melacara</i>						0,4 ± 0,55	7%
Carangidae							
<i>Caranx lugubris</i> *		X					*
<i>Caranx ruber</i>	0,2 ± 0,44		0,2 ± 0,45		0,2 ± 0,45	0,8 ± 1,3	17%
<i>Elagatis bipinnulata</i>					1 ± 2,24		3%
Lutjanidae							
<i>Lutjanus apodus</i>			X			0,6 ± 0,55	10%
<i>Lutjanus mahogoni</i> *	X						*
<i>Ocyurus chrysurus</i>				X	0,6 ± 1,34		3%

Tabla 1. Continuación

Especie	DENSIDAD PROMEDIO POR PROFUNDIDAD						F.O.
	5	10	15	20	25	30	
Haemulidae							
<i>Haemulon flavolineatum</i>	0,2 ± 0,45		0,6 ± 0,89				10%
<i>Haemulon plumierii</i>	0,4 ± 0,55		0,4 ± 0,55			0,2 ± 0,45	17%
<i>Haemulon sciurus</i> *			X				*
Sparidae							
<i>Calamus</i> sp.*	X						*
Mullidae							
<i>Mulloidichthys martinicus</i>		0,2 ± 0,45	0,2 ± 0,45	X			7%
Chaetodontidae							
<i>Chaetodon capistratus</i>		0,6 ± 0,89	1,6 ± 1,34	0,2 ± 0,45	0,6 ± 0,89	0,4 ± 0,89	33%
<i>Chaetodon striatus</i> *	X						*
<i>Prognathodes aculeatus</i>				X	0,2 ± 0,45		3%
Pomacanthidae							
<i>Holacanthus ciliaris</i>	X	0,2 ± 0,45		0,2 ± 0,45	0,2 ± 0,45	0,2 ± 0,45	13%
<i>Holacanthus tricolor</i> *	X					X	*
<i>Pomacanthus arcuatus</i>	0,2 ± 0,45		0,2 ± 0,45		0,2 ± 0,45	X	10%
Pomacentridae							
<i>Abudefduf saxatilis</i>	0,2 ± 0,45						3%
<i>Abudefduf taurus</i> *	X						*
<i>Chromis cyanea</i>	1 ± 2,24	19 ± 5,48	49,2 ± 14,34	29,6 ± 13,35	7,4 ± 3,91	3,6 ± 2,3	83%
<i>Chromis insolata</i>				0,2 ± 0,45	1,2 ± 1,64	1,4 ± 2,19	17%
<i>Chromis multinileata</i>	0,8 ± 1,3	3 ± 4,12					17%
<i>Microspathodon chrysurus</i>	0,6 ± 0,55						10%
<i>Stegastes adustus</i> *	X						
<i>Stegastes leucostitus</i>		0,4 ± 0,55	0,4 ± 0,55			0,4 ± 0,55	20%
<i>Stegastes partitus</i>	23 ± 6,71	19,8 ± 12,95	13,4 ± 10,14	6 ± 3,61	1,4 ± 2,19		70%
<i>Stegastes variabilis</i>		0,2 ± 0,45					3%
Labridae							
<i>Bodianus rufus</i>	0,4 ± 0,89						3%
<i>Clepticus parrae</i>			0,2 ± 0,45	5,8 ± 8,14	7,4 ± 7,4	17,6 ± 8,08	43%
<i>Halichoeres garnoti</i>	1,4 ± 1,52	2,4 ± 1,95	4,4 ± 2,3	5 ± 3,39	1,6 ± 1,52	0,4 ± 0,55	83%
<i>Halichoeres maculipinna</i>	X	0,2 ± 0,45					3%
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	37,4 ± 9,63	18 ± 17,89	3 ± 4,47				33%

Tabla 1. Continuación.

Especie	DENSIDAD PROMEDIO POR PROFUNDIDAD						F.O.
	5	10	15	20	25	30	
Scaridae							
<i>Scarus coelestinus</i>				0,2 ± 0,45			3%
<i>Scarus guacamaia</i> *	X						
<i>Scarus iseri</i>	0,4 ± 0,55						7%
<i>Scarus taeniopterus</i>	1,8 ± 1,79	3,2 ± 6,61	X		0,4 ± 0,89		20%
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	1,6 ± 1,14	0,4 ± 0,55	0,6 ± 0,89	0,2 ± 0,45			30%
<i>Sparisoma viride</i>	0,4 ± 0,55						7%
Gobiidae							
<i>Coryphopterus personatus/hyalinus</i>			2,2 ± 4,38	7,4 ± 15,45	3 ± 6,71	6,2 ± 8,5	23%
Acanthuridae							
<i>Acanthurus bahianus/chirurgus</i>	2,2 ± 4,38	0,4 ± 0,55	0,6 ± 1,34	0,2 ± 0,45	0,2 ± 0,45	X	23%
<i>Acanthurus coeruleus</i>	3 ± 2,92	1 ± 0,71	0,2 ± 0,45	0,8 ± 1,79	0,4 ± 0,55		40%
TETRAODONTIFORMES							
Balistidae							
<i>Melichthys niger</i>	8,4 ± 10,01	0,6 ± 0,89					20%
Monacanthidae							
<i>Cantherhines pullus</i>		0,2 ± 0,45					3%
Ostraciidae							
<i>Acanthostracion polygonius</i>	0,2 ± 0,45						3%
Tetraodontidae							
<i>Canthigaster rostrata</i>	9,8 ± 7,12	20 ± 12,75	29 ± 15,57	49 ± 18,17	46,8 ± 14,96	64 ± 13,87	100%
Diodontidae							
<i>Diodon holacanthus</i>		0,2 ± 0,45					3%

Las especies dominantes tuvieron claras tendencias de variación de la densidad en cada zona, a excepción de *Coryphopterus personatus/hyalinus*, cuya variación en la densidad pareció aleatoria. Se presentaron picos de densidad para cada especie dominante, con valores máximos en distintas partes del gradiente. Algunas especies incrementaron su densidad a medida que aumentó la profundidad. Tal fue el caso de *Canthigaster rostrata*, *Clepticus parrae* y *Gramma loreto* que alcanzaron sus picos de abundancia a los 30 m. En otras especies, tales como *Stegastes partitus*, *Thalassoma bifasciatum* y *Melichthys niger*, su densidad promedio decreció con el aumento de la profundidad, presentando valores máximos a los 5 m. Las restantes especies dominantes (*Chromis cyanea* y *Halichoeres garnoti*) presentaron mayores densidades en profundidades intermedias (15 y 20 m, respectivamente; Tabla 2, Fig. 4).

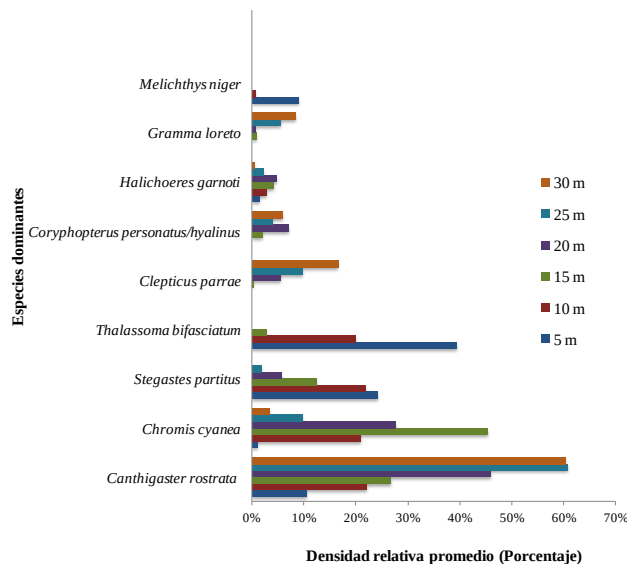


Figura 4. Variación de la densidad promedio de las especies dominantes de la ictiofauna asociada a la pared arrecifal “Blue Wall” entre los 5 y 30 m.

Propiedades del ensamblaje de peces

La riqueza total de especies fue más alta (35 especies) en la planicie arrecifal (5 m), seguida de la profundidad intermedia de 15 m (26 especies), mientras que en las zonas de 25 y 30 m se presentaron los valores más bajos de riqueza total (19 especies en cada una). Sin embargo, la riqueza a lo largo de toda la pared (10 – 30 m) fue mayor que la de la planicie, ya que se registraron 45 especies, de las cuales, 22 no se observaron en la planicie y 23 se distribuyeron en los dos hábitats. En contraste, sólo 12 especies fueron exclusivas de la planicie.

Considerando sólo los datos de los transectos, en promedio la diversidad de *Shannon-Wiener* disminuyó mientras que la dominancia de *Simpson* aumentó significativamente a medida aumentaba la profundidad (Fig. 5). Ya que tanto la riqueza de especies como la equitatividad tendieron a disminuir, aunque no significativamente (Fig. 5), con un aumento de la profundidad, las diferencias en diversidad y dominancia entre profundidades parecen ser debidas al efecto combinado de la riqueza y equitatividad. Por otro lado, el número total de individuos no mostró ninguna tendencia en relación con la profundidad (Fig. 5). Las profundidades de 5 y 10 m fueron las más diversas, ya que presentaron los valores más altos de riqueza (media $\pm$ D.E.; 5 m: 11.8 ± 2.28 ; 10 m: 9.8 ± 2.39), diversidad de *Shannon-Wiener* (5 m: 1.68 ± 0.074 ; 10 m: 1.63 ± 0.144) y equitatividad de *Pielou* (10 m: 0.73 ± 0.038). La profundidad de 30 m registró los valores más bajos de diversidad de *Shannon-Wiener* (1.20 ± 0.253) y equitatividad de *Pielou* (0.58 ± 0.061). La variación significativa de la diversidad fue debida solamente a las diferencias entre los 5 y 30 m (Prueba de Tukey, $p = 0.028$), mientras que en el caso de la dominancia fue debida sólo a diferencias entre los 10 y 25 m ($p = 0.032$) y los 10 y 30 m ($p = 0.039$). Finalmente, la profundidad de 15 m fue la que presentó el mayor número total de individuos en promedio (108.4 ± 33.36).

Distribución batimétrica

La matriz mixta basada en los datos de presencia-ausencia y densidad, reflejó la distribución batimétrica de cada una de las especies asociadas a “Blue Wall” (Tabla 2). Las especies con el rango de distribución más estrecho fueron aquellas que estuvieron limitadas a una sola profundidad, por lo cual se denominaron especies “exclusivas”. Estas especies se caracterizaron por presentar una densidad relativa promedio menor al 1.5%, y una baja frecuencia de observación, incluso siendo algunas observadas sólo una vez en todo el muestreo. La planicie arrecifal fue el estrato con mayor número de especies exclusivas (12 especies), seguida por el de los 10 m (4 especies), los de 15 y 20 m (2 especies) y finalmente los de 25 y 30 m (1 especie cada uno; Tabla 2). Así mismo, hubo 15 especies con una distribución disjunta, es decir, que se observaron en profundidades diferentes pero no adyacentes. Finalmente, 19 especies presentaron una distribución continua, es decir que se encontraron en franjas adyacentes a lo largo del gradiente de profundidad, con un límite superior e inferior de distribución vertical bien definido (Tabla 2).

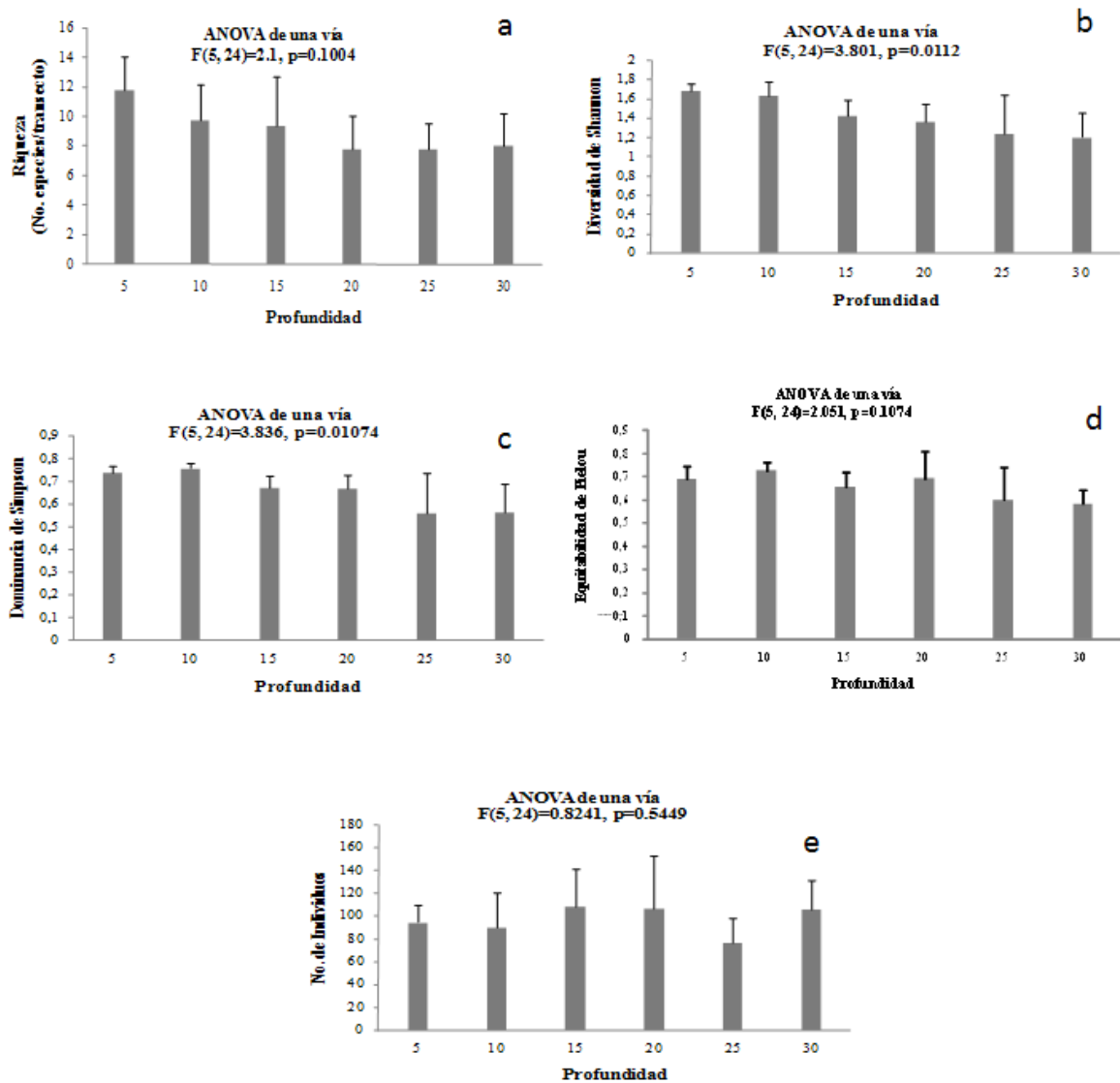


Figura 5. Variación espacial entre las zonas de profundidad en propiedades del ensamblaje de peces de la pared arrecifal “Blue Wall” (media $\pm$ desviación estándar): a) riqueza de especies (S); b) diversidad de Shannon (H’); c) dominancia de Simpson (D); d) equitabilidad de Pielou (J’) y e) número total de individuos (N).

Tabla 2. Distribución batimétrica de las especies exclusivas y las especies de distribución continua a lo largo del gradiente de profundidad (5-30 m) en la pared arrecifal “Blue Wall”. Los porcentajes representan la densidad promedio en cada profundidad. Se indica con “X” la presencia de especies observadas por fuera de los transectos.

ESTRATOS	ESPECIES	PROFUNDIDAD (m)					
		5	10	15	20	25	30
A. ESPECIES EXCLUSIVAS							
(5 m)	<i>Lutjanus mahogoni*</i>	X					
	<i>Calamus sp.*</i>	X					
	<i>Chaetodon striatus*</i>	X					
	<i>Abudefduf saxatilis</i>	0,2%					
	<i>Abudefduf taurus*</i>	X					
	<i>Microspathodon chrysurus</i>	0,6%					
	<i>Stegastes adustus*</i>	X					
	<i>Bodianus rufus</i>	0,4%					
	<i>Scarus guacamaia*</i>	X					
	<i>Scarus iseri</i>	0,4%					
	<i>Sparisoma viride</i>	0,4%					
	<i>Acanthostracion polygonius</i>	0,2%					
(10 m)	<i>Caranx lugubris*</i>		X				
	<i>Stegastes variabilis</i>		0,2%				
	<i>Cantherhines pullus</i>		0,2%				
	<i>Diodon holacanthus</i>		0,2%				
(15 m)	<i>Gymnothorax funebris*</i>			X			
	<i>Haemulon sciurus*</i>			X			
(20 m)	<i>Gymnothorax moringa</i>				0,2%		
	<i>Scarus coelestinus</i>				0,2%		
(25 m)	<i>Elagatis bipinnulata</i>					1,3%	
(30 m)	<i>Gramma melacara</i>						0,4%

Tabla 2. Continuación

ESTRATOS (RANGO)	ESPECIES	PROFUNDIDAD (m)					
		5	10	15	20	25	30
B. ESPECIES DE DISTRIBUCIÓN CONTINUA							
2 (5-10 m)	<i>Chromis multinileata</i>	0,8%	3%				
	<i>Halichoeres maculipinna</i>	X	0,2%				
	<i>Melichthys niger</i> §	9%	0,7%				
3 (5-15 m)	<i>Thalassoma bifasciatum</i> §	39%	20%	3%			
4 (5-20 m)	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	2%	0,4%	0,6%	0,2%		
5 (5-25 m)	<i>Stegastes partitus</i> §	24%	22%	12%	6%	2%	
	<i>Acanthurus coeruleus</i>	3%	1,1%	0,2%	0,7%	0,5%	
Todos (Especies ubícuas)	<i>Chromis cyanea</i> §	1,1%	21%	45%	28%	10%	3%
	<i>Halichoeres garnoti</i> §	1,5%	3%	4%	5%	2%	0,4%
	<i>Acanthurus bahianus/chirurgus</i>	2%	0,4%	0,6%	0,2%	0,3%	X
	<i>Canthigaster rostrata</i> §	10%	22%	27%	46%	61%	60%
5 (10-30 m)	<i>Chaetodon capistratus</i>		0,7%	1,5%	0,2%	0,8%	0,4%
4 (15-30 m)	<i>Gramma loreto</i> §			0,7%	0,6%	5%	8%
	<i>Clepticus parrae</i> §			0,2%	5%	10%	17%
	<i>Coryphopterus personatus/hyalinus</i> §			2%	7%	4%	6%
3 (20-30 m)	<i>Chromis insolata</i>				0,2%	2%	1,3%
2 (20-25 m)	<i>Ocyurus chrysurus</i>				X	0,8%	
	<i>Prognathodes aculeatus</i>				X	0,3%	
3(10-20 m)	<i>Mulloidichthys martinicus</i>		0,2%	0,2%	X		

* Especies observadas sólo por fuera de los transectos

§** Especies dominantes

Tabla 3. Matriz triangular de especies compartidas entre niveles del gradiente de profundidad.

	5	10	15	20	25	30
5	35	14	16	13	10	10
10		21	12	11	9	7
15			26	15	13	15
20				23	14	11
25					19	12
30						19

De éstas, 15 especies se observaron en 2 a 5 zonas. Nueve de ellas fueron las mismas especies numéricamente dominantes ya mencionadas (Fig. 4). Las cuatro restantes (*Chromis cyanea*, *Halichoeres garnoti*, *Acanthurus bahianus/chirurgus*, *Canthigaster rostrata*) fueron especies ubicuas que estuvieron presentes en todas las profundidades a lo largo de todo el gradiente de profundidad examinado. En cuanto a las especies que se registraban en más de una zona la profundidad de 15 m fue el estrato que compartió 16 especies con los estratos de 5 y 30 m. En contraste, el estrato de 10 m sólo compartió 7 especies con las profundidades de 25 y 30 m (Tabla 3).

Análisis de agrupamiento y escalamiento multidimensional no métrico (EMDNM)

Los análisis basados en el índice de similitud de Jaccard y en el índice de disimilitud de Bray-Curtis evidenciaron que existe un patrón de diferenciación entre los ensamblajes de peces distintivos que definieron zonas en el gradiente de profundidad de 5 a 30 m. Con base en los datos de presencia-ausencia de especies, el análisis de escalamiento multidimensional no métrico basado en el índice de similitud de Jaccard reveló una clara separación de los grupos de censos realizados a las profundidades de 5, 10, 25 y 30 m. Sin embargo, se observó una superposición entre los estratos de 15 y 20 m (Fig. 7). Cuando se considera en conjunto la composición y la abundancia, mediante el índice de disimilitud de Bray-Curtis, el análisis de escalamiento multidimensional no métrico revela de una manera más diferenciada un alto grado de estructuración del ensamblaje de peces en relación con la profundidad, con los grupos de profundidad definidos claramente con un bajo grado de superposición entre ellos (Fig. 7). A su vez el análisis de agrupamiento denotó, que con un nivel de diferenciación de 0.6 se distinguen claramente cinco grupos con profundidades consecutivas intercaladas (de izquierda a derecha): Grupo 1) 4 transectos, 3 de 10 m y 1 de 15 m; Grupo 2) 7 transectos, 4 de 15 m y 3 de 20 m; Grupo 3) 5 transectos, 2 de 20 m y 3 de 25 m; Grupo 4) 7 transectos, 2 de 25 m, 5 de 30 m; y Grupo 5) 7 transectos, 2 de 10 m y 5 de 5 m. Con un menor nivel de diferenciación (0.5) las unidades de muestreo se separan en tres grupos: el de la zona somera (5 y 10 m), los de la zona intermedia (10, 15 y 20 m) y los de la zona profunda (20, 25 y 30 m) (Fig. 6).

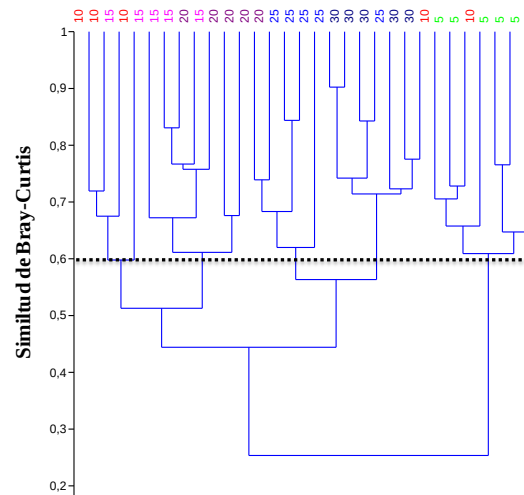


Figura 6. Dendrograma con el patrón de agrupamiento obtenido con el índice de similitud de Bray-Curtis para los censos de peces realizados en la pared arrecifal “Blue Wall” a diferentes profundidades. Los números en la parte superior de la figura indican la profundidad (en m) en que se realizaron los censos.

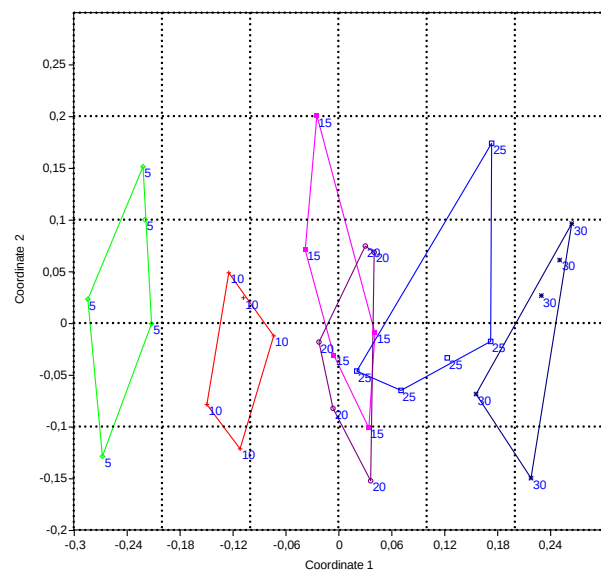


Figura 7. Análisis de escalamiento multi-dimensional no métrico basado en el índice de disimilitud de Bray-Curtis. Los números en cada punto indican la profundidad (en m).

DISCUSIÓN

La pared arrecifal “*Blue wall*” es una pendiente arrecifal externa que hace parte del complejo arrecifal de una ecorregión conocida como el Caribe suroccidental (Kramer 2003). Los peces observados han sido hallados en arrecifes coralinos del Caribe colombiano (Fowler 1950, Barriga *et al.* 1969, Victoria & Gómez 1984, Gómez & Victoria 1986, Mejía *et al.* 1998, Reyes-Nivia *et al.* 2004, Bolaños 2005) y aguas adyacentes (Human & Deloach 2002), lo cual evidencia la relativa homogeneidad de la ictiofauna arrecifal de esa ecorregión. Es notable el hecho de que *Canthigaster rostrata*, la especie más dominante en este estudio, no se haya registrado como dominante en trabajos previos realizados en el archipiélago. Sin embargo, se ha reportado que es particularmente característica de áreas arrecifales que están densamente pobladas por abanicos de mar, látigos y coral de fuego, tales como las paredes arrecifales, lo cual podría explicar su dominancia (Böhlke & Chaplin 1993).

La composición taxonómica de la comunidad de peces y especies dominantes en la pared arrecifal “*Blue Wall*” fue similar a la reportada para el ecosistema de arrecifes coralinos en el Caribe suroccidental, ya que en cuanto a su abundancia, siete de las especies dominantes para la pared también son dominantes en diversos hábitats de esa ecorregión. Las especies *Chromis cyanea*, *Stegastes partitus*, *Thalassoma bifasciatum*, *Clepticus parrae* y *Gramma Loreto* fueron las más abundantes en las cuatro zonas geomorfológicas (arrecife periférico de barlovento, arrecifes lagunares, terraza de sotavento y terraza de barlovento) censadas por Mejía & Garzón-Ferreira (2000) en los cayos y bancos del Archipiélago. Por otro lado, Bolaños (2005) encontró que en estaciones de monitoreo localizadas en diferentes lugares de la isla de San Andrés, las especies *Coryphopterus personatus* y *Halichoeres garnoti* estuvieron junto con las anteriores entre las 10 más dominantes.

Sin embargo, aunque las mismas especies están presentes en todos los hábitats arrecifales, previas investigaciones han encontrado evidencia de la preferencia de esas especies por hábitats profundos, la cual es determinada por su abundancia. En los cayos y bancos del archipiélago, las especies *Chromis cyanea*, *Stegastes partitus*, *Thalassoma bifasciatum*, *Clepticus parrae* y *Gramma Loreto* fueron las más abundantes en zonas geomorfológicas profundas (Mejía & Garzón-Ferreira 2000). En otras ecorregiones adyacentes al Caribe suroccidental se ha encontrado algo similar: en las Antillas mayores,

Bouchon-Navarro *et al.* (2005) encontraron que *Halichoeres garnoti*, *Stegastes partitus* y *Chromis cyanea* son las especies que mejor se adaptan a la pendiente arrecifal externa. Y en el Golfo de México nor-occidental, hallaron que las especies dominantes de la zona de arrecifes coralinos de bancos (*Thalassoma bifasciatum* y *Clepticus parrae*) también lo son en la pendiente arrecifal externa de arrecifes del Caribe (Dennis & Bright 1988).

Se ha reportado que en pendientes o sitios profundos en contacto con corrientes oceánicas, tal como la pared arrecifal analizada, se observan unas pocas especies planctívoras con un gran número de individuos o biomasa, lo cual coincide con lo encontrado en este estudio, ya que varias de las especies dominantes fueron planctívoras (*Chromis cyanea*, *Clepticus parrae*, *Stegastes partitus*, *Melichthys niger*, *Thalassoma bifasciatum* y *Gramma loreto*). Este hecho se podría explicar en función a la disponibilidad de alimento, debido a que el plancton se distribuye de una manera desigual, siendo más abundante en sitios adyacentes a aguas profundas donde se produce el fenómeno de surgencia de agua rica en nutrientes (Edwards & Roswell 1981, Williams & Hatcher 1983, Friedlander & Parrish 1998, Mejía & Garzón-Ferreira 2000). Aunque en el área de estudio no se ha encontrado reportes directos de este fenómeno, se infiere su posible existencia debido a la influencia de los Vientos Alisios en algunos meses del año (Barriga *et al.* 1969).

El hecho de que el 92% de los individuos pertenecieran a nueve especies, manifiesta un patrón de abundancia interespecífico usualmente observado en comunidades biológicas, en el cual unas pocas especies son muy abundantes y la mayoría son raras (Edwards & Rosewell 1991, Brown *et al.* 1995, Aburto-Oropeza & Balart 2001, Muñoz *et al.* 2008). La abundancia y la distribución están intrínsecamente relacionadas, de modo que las especies dominantes suelen tener distribuciones amplias y las raras distribuciones restringidas (Brown 1984). Los perfiles de variación de la abundancia de las especies dominantes permitieron hacer inferencias sobre sus preferencias del hábitat a lo largo del gradiente físico. De acuerdo con la distribución por zonación que postula Edwards & Roswell (1981), en el presente estudio se observó que ciertas especies mostraron una marcada preferencia por la zona somera (*Stegastes partitus*, *Thalassoma bifasciatum*, *Melichthys niger*), otras por la zona intermedia (*Chromis cyanea* y *Halichoeres garnoti*) o por la zona profunda (*Canthigaster rostrata*, *Clepticus parrae*, *Gramma loreto*) en la pared arrecifal.

Se detectó un patrón de abundancia intraespecífica para las especies *Chromis cyanea* y *Halichoeres garnoti*, en el cual la densidad de su población fue mayor cerca del centro de su rango de distribución (a los 15 y 20 m, respectivamente), y declinó hacia los límites. Aunque se espera que la abundancia de la mayoría de esas especies decline relativamente de manera gradual y simétrica con el incremento de la distancia en cada dirección a partir de sus picos, es posible que *Canthigaster rostrata*, *Clepticus parrae* y *Gramma loreto* tengan una distribución que se extiende más allá del gradiente medido, pues fueron las especies que alcanzaron su pico de abundancia cerca del extremo final del gradiente de profundidad. Otra posibilidad es que algunas especies alcancen sus mayores densidades cerca de un extremo del gradiente, de modo que una cola de la distribución estuvo ausente, tal como se observó con las especies *Stegastes partitus*, *Thalassoma bifasciatum* y *Melichthys niger* que alcanzaron sus picos de abundancia en el extremo inicial de gradiente de profundidad a los 5 m (Brown 1984, Brown *et al.* 1995).

En cuanto a las especies de distribución discontinua y exclusivas, es probable que para algunas, su condición sea, en parte, un resultado del corto muestreo en cada profundidad por lo cual, sólo se analizaron los perfiles de distribución vertical de las especies con distribución continua.. Debido a que el rango de tolerancia al gradiente puede variar de una especie a otra, algunas de esas especies estuvieron confinadas a partes particulares de la pared, mientras que otras estuvieron distribuidas ubicuamente..

Las especies exclusivas y aquellas distribuidas en franjas continuas posiblemente ocupan un rango restringido dentro del gradiente de profundidad, debido a su limitada tolerancia al ambiente físico o quizás por interacciones con otras especies (McGehee, 1994). También es probable que sean predominantemente especialistas respecto al hábitat, es decir, que presenten estrechos requerimientos de hábitat, dividiendo finamente el espacio de vida disponible, de manera que cada especie utiliza un tipo de espacio ligeramente diferente (Sale, 1977). En contraste, las especies ubicuas estuvieron presentes en todo el gradiente analizado, aparentemente sin verse afectadas por ningún factor ambiental, por ende, debido a sus altos niveles de traslape, se podría inferir que son generalistas, en el sentido de que tienen las mismas necesidades ecológicas y pueden coexistir en los mismos hábitats (Aburto-Oropeza & Balart 2001, Mejía & Garzón-Ferreira 2000).

Los análisis de agrupamiento y EMDNM evidenciaron un particionamiento de la pared arrecifal “Blue Wall” en una escala local, en el cual se evidencia una relación espacial de los censos dentro de un continuum? ecológico como el gradiente de profundidad de 5 a 30 m, que agrupó los censos realizados en una misma profundidad de acuerdo a su similaridad. Cada grupo se puede considerar como un ensamblaje de peces, el cual se define como un conjunto de poblaciones biológicas de diferentes especies filogenéticamente relacionadas que interactúan en un ámbito ecológico y espacio-temporal definido (Fauth *et al.* 1996, Magurran 2004). En el presente estudio se encontraron ensamblajes distintivos en cada estrato de profundidad considerado, lo cual sugiere que existe un orden estructural en la escala espacial analizada.

El alto grado de traslape entre los censos realizados a los 15 y 20 m según el análisis de NMDS basado en el índice de Jaccard, refleja porque el mayor número de individuos se registró a esas profundidades, explicado en parte, por el poco número de especies exclusivas en ambas profundidades (dos especies), así como, por las especies compartidas, las cuales tuvieron su mayor número en esas profundidades, infiriendo con lo anterior, que los ensamblajes de la zona intermedia no se comportan como una comunidad distintiva y estructurada, sino más bien como una zona de traslape, es decir de recambio de especies entre los ensamblajes de las zonas somera y profunda, lo cual es consistente con previos estudios (Harmelin-Vivien 1977, Muñoz *et al.* 2008).

A pesar de que la profundidad censada de 5 m estuvo en el borde de la pared arrecifal, se considera como un hábitat diferente, ya que la inclinación del suelo es diferente y estaría más relacionada con la planicie arrecifal. De esta manera, con un nivel de similitud menor de 0.4 se comprobó que dentro de la planicie arrecifal, los ensamblajes someros de la son bastante diferentes de aquellos ensamblajes profundos.. En este trabajo el ensamblaje somero fue más diverso, ya que presentó un mayor número de especies exclusivas, así como, máximos valores en riqueza total, y valores promedio endiversidad, dominancia y equitabilidad. Lo contrario se encontró en el ensamblaje profundo, que presentó menores valores en diversidad y equitabilidad, lo cual no coincide con previos estudios realizados en Hawaii y en el Mar Rojo donde se evidencian ensamblajes más diversos en las zonas profundas de la planicie (Edwards & Rosewell 1981, Friedlander & Parrish 1998).

Sin embargo, en cuanto al número de individuos, los valores encontrados fueron mayores para los ensamblajes profundos, asimismo, se registró que la pendiente arrecifal externa albergó un mayor número de individuos en relación a los ambientes someros. Lo anterior es consistente con varios estudios, donde se ha observado que hábitats arrecifales rodeados por aguas profundas, tales como las pendientes externas oceánicas (p.e. pendientes de frente arrecifal en Turks o Caicos) o sitios de alto relieve (p.e. bancos del Golfo de México) tienden a atraer una gran cantidad de peces, ya que se comportan como islas de sustrato duro en medio de vastas áreas de no relieve (efecto oasis). Lo anterior coincide con lo expuesto por otros autores que afirman que esas áreas tendrán mayores densidades de peces que aquellas donde el hábitat está distribuido más homogéneamente (Dennis & Bright 1988, Kramer 2004).

Por lo general han asociado la zonación vertical de los ensamblajes de peces con la zonación natural encontrada en organismos sésiles del sustrato como corales o algas (Harmelin-Vivien 1977, Muñoz *et al.* 2008). Aunque el límite inferior del ensamblaje de la zona profunda fue de 30 m, debido al alcance del estudio, varios estudios apuntan a que el límite de profundidad de la ictiofauna propia de pendientes arrecifales externas y/o hábitats verticales coralinos sigue los límites del crecimiento arrecifal coralino. En el Golfo de México encontraron que la profundidad límite de la ictiofauna típica del arrecife fue de 45 m, y a partir de allí, se desarrollaron otros tipos de hábitats distintos a los de las comunidades de corales hermatípicos arrecifales, tales como, la zona de algas y esponjas, seguida por la más profunda zona de antipatarios (Dennis & Bright, 1988).

Los resultados de la investigación demostraron que las especies de peces dominantes presentan una preferencia por hábitats profundos, asimismo, se evidencia un agrupamiento estructural en la comunidad de peces con ensamblajes que se adecúan a las condiciones ambientales. La profundidad y el sustrato son los principales factores que determinan esos agrupamientos, sin embargo, es necesario considerar otros factores físicos, tales como disponibilidad de alimento y grado de inclinación de la pendiente. La composición coralina del arrecife podría explicar parte de la variación espacial de la ictiofauna, sin embargo es necesario realizar más estudios para verificar si existen diferencias entre pendientes de diferente inclinación y tipo de sustrato como los coralinos o rocosos.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue realizado gracias al apoyo logístico brindado por la Universidad del Valle, el Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras – INVEMAR y la Corporación para el desarrollo sostenible del Archipiélago de San Andrés y Providencia - CORALINA. Agradecemos al personal profesional y técnico de estas entidades que colaboró con la realización de esta investigación, especialmente a Elizabeth Taylor y Nacor Bolaños Cubillos. Carlos Álvaro Molina supervisó los buceos y fue de gran ayuda en el trabajo de campo. Héctor Guzmán del STRI Panamá hizo varias recomendaciones para la construcción de la propuesta inicial.

LITERATURA CITADA

- Aburto-Oropeza, O. & Balart, E. 2001, 'Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California', *Marine Ecology*, 22, 4, 283-305.
- Ackerman, J. & Bellwood, D. (2000). Reef fish assemblages: a re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Marine Ecology Progress Series*. 206, 227-237.
- Alevizon, W, Richardson, R, Pitts, P & Serviss, G. 1985, 'Coral zonation and patterns of community structure in Bahamian reef fishes', *Bulletin of Marine Science*, 36, 304-318.
- Baine, M, Howard, M, Kerr, S, Edgar, G & Toral, V. 2007, 'Coastal and marine resource management in the Galapagos Islands and the Archipelago of San Andres: Issues, problems and opportunities', *Ocean & Coastal Management*, 50, 148-173.
- Barriga, E, Hernández, I, Jaramillo, R, Jaramillo, L, Mora, P, Pinto, P y Ruiz, P. 1969, La isla de San Andrés: contribuciones al conocimiento de su ecología, flora, fauna y pesca, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 152 pp.
- Begon, M, Townsend, C & Harper, J 2006, *Ecology: from individuals to ecosystems*, 4ª. Edición, Blackwell Publishing, Malden, Massachusetts, EE.UU, 738 pp.
- Bellwood, DR & Hughes, T 2001, 'Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs', *Science*, 292, 1532-1534.
- Blanchon, P. 2011. Geomorphic zonation. p. 469-486. In: *Encyclopedia of modern coral reefs: structure, form and process*. D. Hopley (Ed.). *Encyclopedia of Earth Sciences Series*. Springer, Dordrecht, The Netherlands. 1205 pp.
- Böhlke, J & Chaplin, C 1993, *Fishes of the Bahamas and Adjacent Tropical Waters*. 2nd Ed. University of Texas Press Edition. The academy of Natural Sciences of Philadelphia. 771 pp.
- Bolaños, N 2005, 'Variaciones espaciales y temporales en la estructura de la comunidad de peces arrecifales de la Isla de San Andrés y su relación con el estado de los arrecifes'. Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. Programa Académico de Biología.
- Bouchon-Navaro, Y, Bouchon, C, Louis, M & Legendre, P 2005, 'Biogeographic patterns of coastal fish assemblages in the West Indies', *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 315, 31-47.
- Brock, R.E. (1982). A critique of the visual census method for assessing coral reef fish populations. *Bulletin of Marine Science*, 32, 269-276.
- Brown, JH 1984, 'On the relationship between abundance and distribution of species', *The American Naturalist*, 124, 2, 255-279.
- Brown, JH, Mehlman DW & Stevens GC 1995, 'Spatial variation in abundance', *Ecology*, 76, 7, 2028-2043.
- CORALINA 2007, *Plan de acción trienal 2007-2011*. Corporación para el desarrollo sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina.
- Dennis, GD & Bright, TJ 1988, 'Reef fish assemblages on hard banks in the Northwestern Gulf of Mexico', *Bulletin of Marine Science*, 43, 2, 280-307.
- Díaz, J 2005, 'Esquemas espaciales de zonación ecológica y morfología de las lagunas de los atolones y complejos arrecifales de un archipiélago oceánico del Caribe: San Andrés y Providencia (Colombia)', *Revista Academia Colombiana de Ciencias*, 29, 112, 357-369.

- Díaz, J, Garzón-Ferreira, J & Zea, S 1995, 'Los arrecifes coralinos de la isla de San Andrés, Colombia: estado actual y perspectivas para su conservación'. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras'. 95 p.
- Díaz, J, Sánchez J, Zea, S & Garzón-Ferreira, J 1996, 'Morphology and Marine habitats of two Southwestern Caribbean Atolls: Albuquerque and Courtown', *Atoll Research Bulletin*, 435, 1-33.
- Díaz-Pulido, G, 1997, Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad en Colombia. Ecosistemas marinos y costeros. Programa de biodiversidad y ecosistemas marinos. Invemar, Santa Marta, Colombia.
- Edwards, A & Rosewell, J 1981, 'Vertical zonation of coral reef fishes in the Sudanese Red Sea', *Hydrobiologia*, 79, 1, 21-31.
- Fauth, JE, Bernardo, J, Camara, M, Resetarits, WJ, Van Buskirk, J & McCollum, SA 1996 'Simplifying the Jargon of community ecology: A conceptual approach', *The American Naturalist*, 147, 2, 282-286.
- Fowler, H 1944, 'Results of the Fifth Vanderbilt expedition (1941) the fishes', *Academy of Natural Sciences of Philadelphia Monographs*, 6, 57-529.
- Friedlander, A & Parrish, J 1998, 'Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef', *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 224, 1-30.
- Galzin, R 1987, 'Structure of fish communities of French Polynesian coral reefs. I. Spatial scales', *Marine Ecology Progress Series*, 41, 129-136.
- Galzin, R & Legendre, P 1987, 'The fish communities of a coral reef transect', *Pacific Science*, 41, 158-165.
- Garzón-Ferreira, J, Reyes-Nivia, MC y Rodríguez-Ramírez, A 2002, *Manual de métodos del SIMAC Sistema Nacional de Monitoreo de Arrecifes Coralinos en Colombia*, Invemar, Santa Marta, 102 p.
- Geister, J & Diaz, JM 1997, 'A Field guide to the oceanic barrier reefs and atolls of the Southwestern Caribbean (Archipelago of San Andrés and Providencia, Colombia)', *Proceedings 8th International Coral Reef Symposium*, 1, 235-262.
- Goldberg, NA & Foster MS 2002, 'Settlement and post-settlement processes limit the abundance of the geniculate coralline algae *Calliarthron* on subtidal walls', *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 278, 31-45.
- Gómez, DP y Victoria, P 1986, 'Peces de la Isla de San Andrés y noreste de la Isla de Providencia (mar Caribe de Colombia). Inventario en arrecifes coralinos, praderas marinas y aguas costeras' *Boletín Ecotrópica*, 13, 41-85.
- Guilcher, A., 1988. Coral Reef Geomorphology. New York: Wiley, 256 pp.
- Hammer, Q, Harper, DAT & Ryan, PD 2001, 'PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis'. *Palaeontologia Electrónica*, 4, 1, 9 p.
- Harmelin-Vivien, ML 1977, 'Ecological distribution of fishes on the outer slope of Tulear reef (Madagascar)', *Proceedings 3rd International Coral Reef Symposium*, 1, 289-295.
- Hiatt, RW & Strasburg, DW 1960, 'Ecological relationships of the fish fauna of Coral Reefs of the Marshall Islands', *Ecological Monographs*, 30, 1, 65-127.
- Human, P & Deloach, N 2002, *Reef fish identification: Florida, Caribbean, Bahamas*. New World Publications. Jacksonville, Florida, U.S.A. 396 pp.

- Kramer, PA 2003, *Synthesis of coral reef health indicators for the Western Atlantic: results of the AGRRA program (197-2000)*.
- Krebs, CJ 2001, *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*, 5a. Edición, Benjamin Cummings, San Francisco, California, E.E.U.U. 695 pp.
- Levinton, JS 2001, *Marine biology: Function, biodiversity, ecology*. 2da. Edición, Oxford University Press, New York, New York, E.E.U.U. 515 pp.
- Ludwig, JA & Reynolds, JF 1988. *Statistical Ecology: A primer on Method and Computing*. United States of America.
- Mejía, LJ, Garzón-Ferreira, J & Acero, A 1998, 'Peces registrados en los complejos arrecifales de los cayos Courtown, Albuquerque y los bancos de Serrana y Roncador, Caribe occidental, Colombia', *Boletín Ecotrópica*, 32, 25-42.
- Mejía LJ & Garzón-Ferreira J 2000, 'Estructura de comunidades de peces arrecifales en cuatro atolones del Archipiélago de San Andrés y Providencia (Caribe Sur Occidental)', *Revista Biología Tropical*, 48,4, 883-896.
- McGehee, A 1994, 'Correspondence between assemblages of coral reef fishes and gradients of water motion, depth, and substrate size off Puerto Rico', *Marine Ecology Progress Series*, 105, 243-255.
- Muñoz, C, Alzate, A & Zapata, F 2008. Estudio preliminar sobre la relación entre la profundidad, la composición del sustrato y la comunidad de peces en isla Malpelo, Pacífico colombiano.
- Roberts, CM & Ormond, RFG 1987, 'Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs', *Marine Ecology Progress Series*, 41, 1– 8.
- Russ, GR 1984, 'Distribution and abundance of herbivorous grazing fishes in the central Great Barrier Reef. II: Patterns of zonation of mid-shelf and outer-shelf', *Marine Ecology Progress Series*, 20, 35-44.
- Sale, PF 1977, 'Maintenance of high diversity in coral reef fish communities' *American Naturalist*, III, 337-359.
- Sale, PF (Ed.) 2002, *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem*, Academic Press, San Diego.
- Sale, PF & Dybdahl, R 1975, 'Determinants of community structure for coral reef fishes in an experimental habitat', *Ecology*, 56, 1343-1355.
- Sheppard, CRC 1980, 'Coral cover, zonation and diversity on reef slopes of Chagos atolls, and population structures of the major species', *Marine Ecology Progress Series*, 2, 193-205.
- Sheppard CRC, Davy SK, Pilling, GM (2009) *The biology of coral reefs*. Oxford University Press, New York. 339 pp.
- Smith, C.L. & Tyler, J.C. (1972). Space resource sharing in a coral reef community. *Science Bulletin and Contributions in Science of the Natural History Museum of Los Angeles County*, 14, 125-170.
- Victoria, P & Gómez DP 1984, 'Nuevos registros de peces para la isla de San Andrés (Mar Caribe de Colombia)'. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betín*, 14, 115-132.
- Wellington, GM 1982, 'Depth zonation in the Gulf of Panama: control and facilitation by resident reef fishes', *Ecological Monographs*, 53, 223–241.
- Williams, DMcB & Hatcher, AL 1983, 'Structure of fish communities on outer-slopes of inshore, mid-shelf and outer shelf reefs of the Great Barrier reef', *Marine Ecology Progress Series*, 10, 23-34.

- Worm, B, Barbier, EB, Beaumont, N, Emmett-Duffy J, Folke, C, Halpern, BS, Jackson, JBC, Lotze, HK, Micheli, F, Palumbi, SR, Sala, E, Selkoe KA, Stachowicz, JJ & Watson, R 2006, 'Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services', *Science*, 314, 787-790.
- Zapata, FA & Morales, YA 1997, 'Spatial and temporal patterns of fish diversity in a coral reef at Gorgona Island, Colombia' *Proceedings 8th International Coral Reef Symposium*, 1, 1029-1034.