



DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DEL ENSAMBLAJE DE MACROINVERTEBRADOS ASOCIADA AL LITORAL ROCOSO DEL PNN ENSENADA DE UTRÍA, PACÍFICO COLOMBIANO

David L. Herrera-Paz
Universidad del Valle

Edgardo Londoño-Cruz
Universidad del Valle

Juan F. Blanco
Universidad de Antioquia

Recibido: octubre 1, 2013

Aceptado: octubre 30, 2013

Págs. 137-149

Resumen

La distribución de los organismos que habitan en los litorales rocosos del mundo es afectada por diversos factores físicos que varían con respecto a la altura intermareal, la cual se hace particularmente amplia en la costa pacífica colombiana. Debido a esto se estudió cómo la localidad, la exposición al oleaje y la posición en la zona intermareal afectan la riqueza, la abundancia y la distribución de las especies más representativas que se encuentran en los litorales rocosos del Parque Nacional Natural Utría (PNNU). Las especies más abundantes fueron los gasterópodos *Nerita scabricosta*, *N. funiculata*, *Littorina modesta*, *L. aspera* y el cirripedio *Cthamalus panamensis*, y mostraron un claro patrón de segregación dentro de la zona intermareal. La exposición al oleaje dentro de las pequeñas bahías de las tres localidades influyó en la riqueza y el promedio de especies encontradas, pero no en la abundancia. Por otro lado, el patrón de distribución observado en las especies más abundantes se explica principalmente por las características intrínsecas y su capacidad para colonizar áreas específicas a lo largo del litoral rocoso.

Palabras clave: intermareal rocoso, Pacífico colombiano, altura intermareal, distribución, exposición al oleaje, riqueza.

Abstract

The distribution of organisms that inhabit the rocky shores of the world is affected by several physical factors that vary with respect to the intertidal height, which is particularly wide in the Pacific coast of Colombia. This study shows the effect of location, wave exposure and position in the intertidal zone on the richness, abundance and distribution of the most distinctive species found on the rocky shorelines of The Utría National Park (PNNU), Colombia. The most abundant species, gastropods *Nerita scabricosta*, *N. funiculata modest Littorina*, *L. aspera* and barnacle *Cthamalus panamensis*, showed a clear pattern of segregation within the intertidal zone. Wave exposure in the bays of the three locations influenced the richness and average but not the abundance of the species. For the most abundant species, the observed distribution pattern is mainly due to intrinsic features and their ability to colonize specific areas along the rocky shoreline.

Keywords: rocky intertidal, Colombian Pacific, intertidal altitude, distribution, wave exposure, richness.

1. Introducción

En la zona intermareal, las distintas especies están habituadas a vivir en ecosistemas modulados por factores como la variación espacial y temporal de la radiación solar, temperatura, salinidad, humedad, pH, oscilación mareal, exposición al oleaje, tipo y complejidad del sustrato, y la disponibilidad de alimento, entre otros. Estos factores determinan la distribución, la abundancia y la dinámica poblacional de las especies a lo largo de la franja litoral (Doty 1957, Denley y Underwood 1979, Underwood 1979, Blanch 1981, Garrity y Levings 1981, Lowell 1984, Cushman 1989, Giraldo & Gómez 1999, Giraldo et. ál 2002). En los sustratos rocosos intermareales, la distribución de las especies marinas puede seguir el modelo de Connell (1961), el cual sugiere que el límite superior de su distribución es determinada por variables físicas (e.g. temperatura y desecación), mientras que en el inferior está determinada principalmente por interacciones biológicas (e.g. depredación). Por otro lado, la estructura trófica de los ensamblajes de organismos de litorales rocosos se ve afectada por la variación en la exposición al oleaje, los diferentes regímenes de temperatura y tipos de sustrato, los cuales determinan la distribución y abundancia de los grupos tróficos y estructuran la comunidad (Stephenson & Stephenson, 1949, Lewis 1964, Lewis 1972; Olabarría et. ál. 2001). El conocimiento de los grupos funcionales y de las asociaciones bentónicas marinas aporta una idea de cómo y hasta qué punto la energía principal en el ecosistema es utilizada, además de aportar información indirecta de las características físicas del medio ambiente (Williams, 1994). En síntesis, el intermareal rocoso presenta un gradiente ambiental marcado en el cual, en escalas espaciales y temporales pequeñas, poblaciones de moluscos y crustáceos (entre otros) pueden interactuar simultáneamente con diferentes componentes físicos, químicos y biológicos del ecosistema (Black 1979; Begon et. ál, 1996; Giraldo & Gómez, 1999; Giraldo et. ál, 2002; Montoya 2003; García, 2005), los cuales los estructuran.

En Colombia, la evaluación del componente biótico de los litorales marinos se ha enfocado básicamente en las especies de importancia económica dejando parcialmente de lado componentes de importancia ecológica (Londoño et. ál, 2008). De igual manera, se tiene un conocimiento parcial sobre la flora y la fauna que habita en algunos de estos lugares, lo cual puede estar representando una potencial pérdida económica y biológica, dado que algunos de estos organismos podrían ser recursos potencialmente aprovechables (¿y respecto a la pérdida biológica mencionada? Por otro lado, una de las actividades económicas más comunes en algunos lugares del norte del Pacífico colombiano (Bahía Solano, El Valle, Nuquí) es el turismo, por lo que se debe prestar especial atención, ya que el desarrollo industrial, turístico y urbano podrían generar un deterioro gradual de las condiciones ambientales de estos ecosistemas (Salcedo, et. ál, 1988), si no se toman las medidas pertinentes para mitigar sus efectos. Por estas razones, el presente artículo pretende generar conocimiento básico sobre la distribución espacial a pequeña escala (dentro de localidades) y mediana (entre localidades) de los organismos (moluscos y crustáceos) que habitan el intermareal rocoso del Parque Nacional Natural Utría (PNNU), ubicado en la costa pacífica colombiana en el departamento del Chocó.

2. Materiales y métodos

2.1 Área de estudio

El PNN Utría (figura 1) se encuentra adscrito a la Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales (UAESPNN) del Ministerio del Ambiente y Desarrollo Sostenible de Colombia. El PNNU tiene una extensión de 77.750 ha, de las cuales el 24,2% (18.820 ha) corresponden al área marina. Está ubicado en el departamento del Chocó (Pacífico colombiano), bajo la jurisdicción de los municipios de Bahía Solano (al norte), Nuquí (al sur), y Bojayá y Alto Baudó (al Oriente). El clima es súper húmedo, la precipitación oscila alrededor de los 4000 mm/año, alcanzando en algunos lugares 8000 mm/año. La temperatura en el área oscila alrededor de los 24°C durante la época lluviosa intensa y los 36°C en la época seca intensa, con una media anual de 28°C (Quiceno et. ál., 2008).

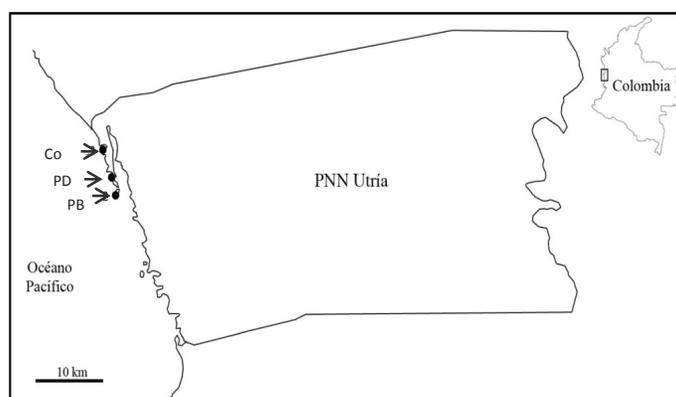


Figura 1. Mapa del PNN Utría (Departamento de Chocó, Colombia) donde se indican las localidades donde se realizó el estudio.

2.2 Diseño experimental

Durante los meses de septiembre y octubre de 2008 se evaluó, con la utilización de cuadrantes fijos, la riqueza y abundancia de los invertebrados marinos asociados al intermareal rocoso del PNNU. Se consideraron dos tipos de escalas espaciales, mediana (entre localidades) y pequeña (dentro de localidades) a lo largo de dos meses. La escala mediana comprendió tres localidades: Punta Diego (PD) (5,9969° N y 77,3529° W), Playa Blanca (PB) (5,9748° N y 77,3487° W), y Cocalito (Co) (6,0161° N y 77,3658° W). En cada una de estas se seleccionaron tres puntos con diferente exposición aparente al oleaje (que en adelante se llamarán Puntos): P1 (baja), P2 (media), y P3 (alta). En estos Puntos la playa fue dividida en dos alturas intermareales: alta (A1) y baja (A2); y en cada altura se fijaron seis cuadrantes de 0,25 m² de área. Los cirripedios fueron contados en cuadrantes de 0,01 m², y posteriormente extrapolados a 0,25 m² para hacer comparable su abundancia con la de las demás especies.

En total se instalaron 108 cuadrantes fijos (3 localidades × 3 puntos por localidad × 2 alturas × 6 cuadrantes por altura) los cuales se muestrearon tres veces cada uno a lo largo del estudio, para un total de 324 muestras. Los organismos que se encontraron se

identificaron *in situ* por medio de guías visuales y evitando al máximo hacer colectas. Cuando no fue posible la identificación, individuos de dichas especies fueron colectados y llevados al laboratorio de la Universidad del Valle para su posterior identificación hasta el mínimo nivel taxonómico posible, con ayuda de guías taxonómicas de Keen, 1971 y Brusca & Brusca, 2003.

2.3 Análisis

Los datos de riqueza (número de especies diferentes), del promedio de especies por cuadrante y la abundancia en las diferentes combinaciones del estudio (e.g. localidades \times punto o punto \times alturas) fueron valorados para Normalidad utilizando la prueba de D'Agostino-Pearson – K^2 (Zar, 1999). Como los datos no se ajustaron, fueron transformados usando logaritmo natural de la variable ($\ln(X+1)$). Una vez cumplidas las asunciones de los análisis paramétricos, se utilizó un análisis de varianza (Anova) factorial sobre la riqueza, el promedio de especies y las abundancias de los invertebrados, con localidad (3 niveles fijos), punto (3 niveles fijos) y altura intermareal (2 niveles fijos) como factores explicativos o fuentes de variación. Cuando se encontraron diferencias significativas, se utilizó la prueba post-Anova de Student-Newman-Keuls (SNK) para identificar las diferencias. Para evitar incurrir en problemas de independencia entre las muestras, el componente temporal se removió promediando los resultados de los tres muestreos (fechas). Todos los análisis se desarrollaron con el programa Statistica 8. Adicionalmente los datos se exploraron de forma multivariada con nMDS utilizando una matriz de similitud de Bray-Curtis entre las diferentes estaciones de muestreo y posteriormente se hizo un análisis de porcentajes de similitud (Simper) comparando las alturas intermareales; estas pruebas se hicieron con el software Primer 5.

3. Resultados

3.1 Observaciones generales

El número de individuos promedio por muestreo, considerando las tres localidades juntas, fue de 2796 agrupados en 15 especies (Tabla 1). Del total de individuos, 80% fueron moluscos y 20% fueron crustáceos. La mayoría de especies se encontraron en todas las localidades, con excepción de los gastrópodos *Fisurella microtrema*, *Thais melones*, y *Plicopurpura (patula) pansa*, las cuales se encontraron solo en Cocalito, Punta Diego y Playa Blanca, respectivamente. Por otro lado, la especie con mayor abundancia promedio por muestreo fue el cirripedio *Chthamalus panamensis*, la cual representó el 40,5%, 35,8% y 40% del total de individuos en Playa Blanca, Punta Diego y Cocalito, respectivamente. Las siguientes especies de mayor abundancia fueron los gastrópodos ramoneadores *Nerita scabricosta* (Ns) y *Nerita funiculata* (Nf). Las mayores abundancias se presentaron en Playa Blanca (Ns: 290, Nf: 271), seguidas por Punta Diego (Ns: 224, Nf: 232), y finalmente Cocalito (Ns: 135, Nf: 143). En términos generales, se pudo observar que la localidad con mayor abundancia de macroinvertebrados fue Playa Blanca, y que los géneros más frecuentes y abundantes durante todo el estudio fueron *Nerita*, *Littorina*, *Fisurella* y *Chthamalus*.

Tabla 1. Abundancia acumulada en los 108 cuadrantes en cada localidad (Punta Diego, Cocalito y Playa Blanca) promediada entre los 3 muestreos en el PNN Utría.

Grupo	Especie	Punta Diego	Playa Blanca	Cocalito
Moluscos	<i>Nerita funiculata</i> (Nf)	232	271	143
	<i>Nerita scabricosta</i> (Ns)	224	290	135
	<i>Littorina aspera</i> (La)	43	30	19
	<i>Littorina modesta</i> (Lm)	40	27	79
	<i>Fissurella virescens</i> (Fv)	17	22	11
	<i>Fissurella microtrema</i> (Fm)	0	0	1
	<i>Nucella melones</i> (Nm)	1	0	0
	<i>Thais brevidentata</i> (Tb)	1	2	15
	<i>Siphonaria gigas</i> (Sg)	5	2	20
	<i>Plicopurpura patula pansa</i> (Pp)	0	1	0
	<i>Chiton stokesii</i> (Cs)	1	1	4
	<i>Planaxis planicostatus</i> (Ppla)	1	3	10
	Crustáceos	<i>Calcinus obscurus</i> (Co)	8	4
<i>Pachygrapsus transversus</i> (Pt)		2	1	6
<i>Chthamalus panamensis</i> (Cp)		319	445	322
Total especies		13	13	13
Total individuos		892	1099	805

3.2 Distribución espacial del ensamblaje de moluscos y crustáceos en el litoral rocoso del PNN Utría

El nMDS basado en el porcentaje de similitud (Simper) calculado para la matriz de unidades de muestreo y las especies de mayor abundancia (promedio de los tres muestreos) permitió determinar si existían diferencias en la composición de especies con respecto a la altura intermareal, la exposición al oleaje y la localidad (figura 2). El nMDS mostró, con un estrés de 0.1 (siendo 2.0 el máximo estrés aceptable para este tipo de prueba), que existió un patrón de agrupación en dos conjuntos correspondientes a los dos niveles de la altura intermareal. Este mismo análisis no mostró patrones distintivos para la composición de especies entre las tres localidades y los tres puntos dentro de cada una.

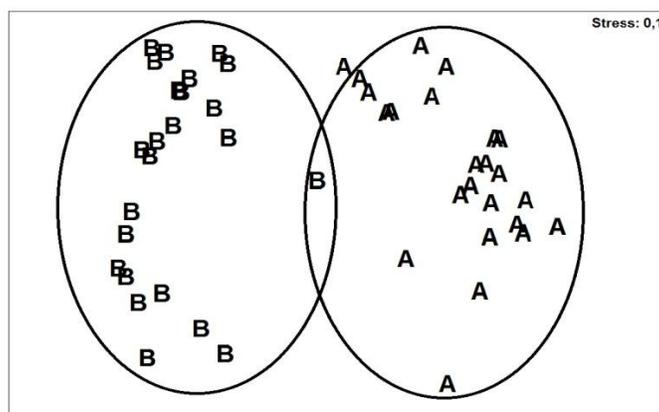


Figura 2. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) basado en el Índice de similitud de Bray-Curtis de la composición del ensamblaje, en términos de abundancia acumulada de cada especie en 108 cuadrantes (promedio entre tres fechas de muestreo). Se observa la marcada diferenciación con respecto al factor altura intermareal, donde A es zona intermareal alta y B es zona intermareal baja.

Para determinar las especies dentro del ensamblaje que más contribuían a las diferencias arriba mencionadas se utilizó la prueba de porcentaje de similitud (Simper). Esta mostró que las especies con mayor contribución fueron *N. scabricosta*, *N. funiculata*, *Littorina modesta*, *L. aspera* y *Chthamalus panamensis* (tabla 2). *N. funiculata* y *L. aspera* presentaron mayor abundancia en la zona intermareal baja mientras que *N. scabricosta* y *L. modesta* lo hicieron en la zona intermareal alta, evidenciando un patrón de distribución segregado entre las dos zonas entre especies del mismo género (figura 3). Por otro lado, *Chthamalus panamensis* presentó una abundancia mucho más alta en la zona intermareal baja.

Tabla 2. Datos aportados por la prueba Similitud Percentage (SIMPER) comparando la estructura del ensamblaje de moluscos y crustáceos en relación con el factor altura intermareal (A: zona alta, B: zona baja). Con una disimilitud de 89,57% aportada por la prueba, teniendo como unidad de muestreo la abundancia promedio de especies en 0,25m² y la desviación estándar (DS).

Especies	Abundancia Media		DS	% Contribución	% Acumulado
	Intermareal: A	Intermareal: B			
<i>N. scabricosta</i>	11,51	0,42	1,88	27,17	27,17
<i>N. funiculata</i>	0,12	11,72	2,05	26,99	54,15
<i>Ch. panamensis</i>	4,59	13,09	1,21	24,52	78,67
<i>L. modesta</i>	3,37	0,08	0,98	8,14	86,81
<i>L. aspera</i>	0,04	2,12	0,8	6,09	92,9

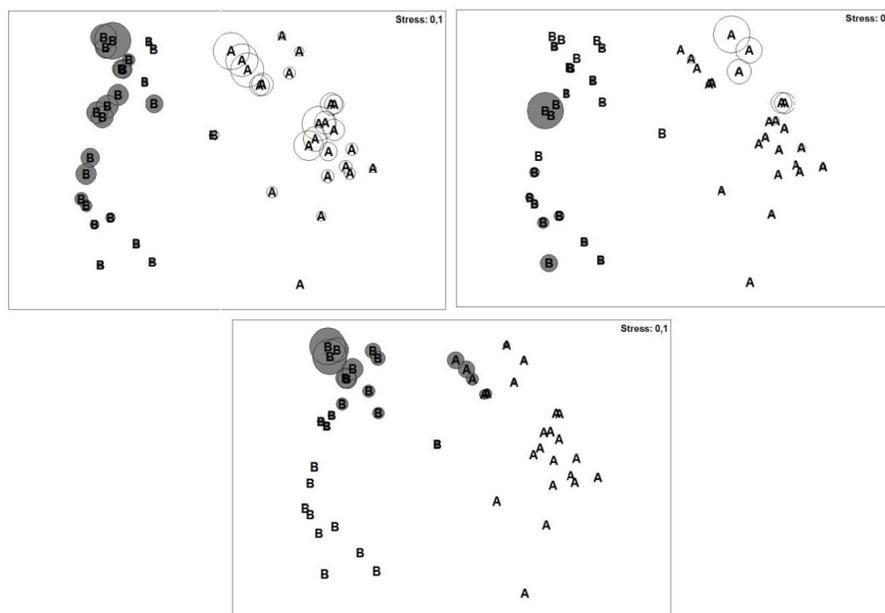


Figura 3. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) usando el índice de similitud de Bray-Curtis de la composición del ensamblaje en términos de abundancia promedio de las especies más representativas para el factor Altura intermareal. Arriba izquierda – *Nerita funiculata* (círculos grises) y *Nerita scabricosta* (círculos blancos); arriba derecha – *Littorina aspera* (círculos grises) y *Littorina modesta* (círculos blancos); abajo – *Chthamalus panamensis*

3.3 Factores que afectan la riqueza y abundancia en el ensamblaje de moluscos y crustáceos en el PNN Utría

Dentro de los diferentes factores evaluados, solo el factor “Punto” y una interacción entre este y el factor “Localidad” presentaron diferencias significativas en la riqueza y el número promedio de especies (Tabla 3). En el caso del número promedio de especies, las diferencias fueron ligeramente marginales en la combinación entre los factores “Punto” y “Altura intermareal”. Por otro lado, la abundancia no se vio afectada por ninguno de los factores evaluados.

Tabla 3. Valores de Fisher y las probabilidades asociadas del ANOVA factorial para la riqueza, el número promedio de especies y la abundancia promedio entre localidades, puntos (exposición al oleaje), y altura intermareal y las diferentes interacciones.

Factor	Riqueza		Promedio Spp.		Abundancia	
	F	P	F	P	F	P
Localidad	1,60	0,21	0,04	0,96	0,52	0,60
Punto	5,73	0,005	6,42	0,003	1,44	0,24
Altura intermareal	0,52	0,47	0,41	0,52	0,92	0,34
Localidad × Punto	6,75	0,0001	2,81	0,03	1,97	0,11
Localidad × Altura intermareal	0,82	0,44	1,87	0,16	0,17	0,85
Punto × Altura intermareal	0,39	0,68	2,68	0,07	1,55	0,22
Localidad × Punto × Altura intermareal	1,66	0,17	1,35	0,26	0,14	0,97

El análisis post-Anova para el factor punto reveló que las diferencias se presentaron entre la exposición media (P2) y las otras dos exposiciones, en donde P2 mostró menor riqueza y menor número promedio de especies que la exposición baja (P1) y alta (P3) (figura 4). Entre estas últimas no se observaron diferencias significativas, aunque el valor fue ligeramente superior en la exposición alta.

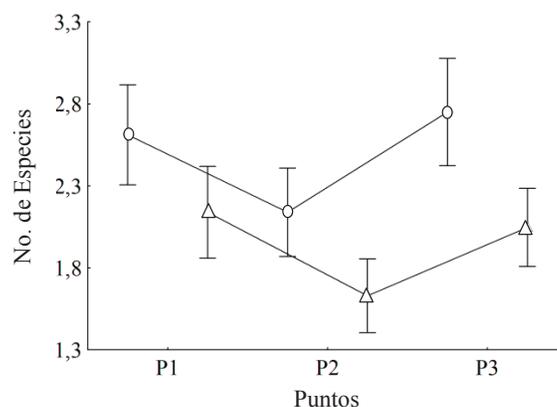


Figura 4. Riqueza (círculos) y promedio de especies (triángulos) para el factor Punto (P1: exposición baja, P2: exposición intermedia, P3: exposición alta).

Para la interacción entre los factores Localidad-Punto, se encontraron 10 diferencias para la riqueza (tabla 4), donde el punto de mayor exposición de Cocalito (CoP3) junto con el punto de menor exposición en Playa Blanca (PBP1) mostraron el mayor número de diferencias (4 y 3 respectivamente). Las diferencias más altas se presentaron entre

CoP3-PBP2 y CoP3-PDP3, seguidos por las diferencias entre los diferentes puntos de exposición al interior de Playa Blanca. Por otro lado, entre PBP3-PDP3 y PBP3-CoP1 las diferencias fueron solo marginales (figura 5A). Para la misma interacción, el número promedio de especies solo presentó dos diferencias: PBP1-PBP2 ($P = 0.003$) y CoP3-PBP2 ($P = 0.03$) (figura 5B). Según lo anterior, la riqueza presentó más variación que el número promedio de especies.

Tabla 4. Probabilidades significativas de Newmann-Keuls para la riqueza y el efecto de la interacción localidad-punto.

Comparación	PBP1	PBP2	PBP3	PDP2	PDP3	CoP1
PBP2	0.003					
PBP3		0.005				
PDP3	0.02		0.04			
CoP1	0.04		0.048			
CoP3		0.0006		0.04	0.0006	0.01

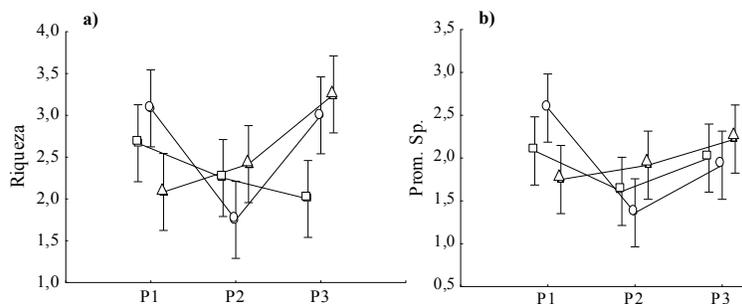


Figura 5. Comportamiento de a) la Riqueza y b) el Número promedio de especies para la interacción entre los diferentes puntos y localidades. Punta Diego: cuadrados, Playa Blanca: círculos y Cocalito: triángulos.

4. Discusión

4.1 Riqueza y abundancia de especies en el PNN Utría

Los grandes cambios mareales que experimentan los litorales rocosos del Pacífico colombiano afectan la distribución de los organismos que los habitan, tal como se comprobó en este estudio. La riqueza de especies encontradas durante este estudio fue baja en comparación con estudios hechos en otros litorales rocosos del Pacífico colombiano (e.g. isla Gorgona; Giraldo & Gómez, 1999, 2002) y por estudios anteriores en la misma ensenada (Giraldo et. ál., 2002), o en zonas cercanas como Punta Cruces en Cabo Marzo (Londoño-Cruz et. ál., 2008). Es posible que esto se deba a que los sitios muestreados consistían básicamente de una plataforma rocosa basáltica maciza y poco rugosa, con pocas excepciones. Estos sitios normalmente presentan un menor número de especies si se comparan con, por ejemplo, zonas de cantos rodados (MacGuinness, 1984), los cuales pueden proveer más refugios. Por otra parte, diversos fenómenos naturales como por ejemplo la bioerosión, afectan la heterogeneidad del sustrato, la cual es de gran importancia pues proporciona una mayor diversidad de hábitats y microambientes principalmente en la parte baja del intermareal (Little & Kitching, 1996; Montoya, 2003), los cuales pueden ser usados por multitud de organismos, fenómeno de gran

importancia en el sur del Pacífico colombiano donde predominan ecosistemas de rocas sedimentarias con algunas excepciones (e.g PNN isla Gorgona). Otra explicación para las diferencias observadas es el tipo de muestreo utilizado por los diferentes estudios, ya que los cuadrantes fijos disminuyen la probabilidad de encontrar especies raras (poco abundantes) durante los muestreos. Sin embargo, los cuadrantes fijos pueden mostrar variaciones temporales en la estructura y composición de poblaciones y comunidades que de otra manera pueden ser difíciles de cuantificar. Sin embargo, la riqueza (ya fuese acumulada o promedio por cuadrante) fue consistentemente baja y similar en todas las localidades estudiadas y la composición fue similar, lo cual sugiere que el muestreo fue robusto en términos de esfuerzo. Finalmente, la variabilidad de la riqueza dentro de las localidades entre puntos con diferente exposición al oleaje podría representar en alguna medida una respuesta a la heterogeneidad del hábitat, en interacción con el régimen de perturbación.

La dominancia de especies fue alta debido a la gran abundancia de *Nerita scabricosta*, *N. funiculata*, *Littorina modesta*, *Littorina aspera* y *Chthmalus panamensis*. Esta última, en particular, fue muy abundante, en especial en la zona intermareal baja. Es posible que la gran abundancia de este cirripedio en esta zona se deba a su alta resistencia al régimen de perturbación y a la poca competencia por espacio que se observa en el ambiente rocoso de las zonas de estudio, lo cual se evidenció con la gran cantidad de espacio disponible, posiblemente por la remoción mecánica que ejerce el embate del oleaje sobre las especies de mayor tamaño o formas más globulares. Esto ha sido demostrado en otros estudios (Connell, 1961). Por otro lado, la distribución de las especies en los litorales rocosos está condicionada por factores ecológicos en el intermareal bajo y a factores físicos y fisiológicos en el intermareal alto. Por ello, la distribución de las especies en estos ecosistemas está ligada a interacciones y características tanto ecológicas como fisiológicas de las especies. Debido a esto se sugiere que las grandes abundancias de *L. aspera* y *N. funiculata* en el litoral bajo se debieron a la gran capacidad que poseen estas dos especies, de colonizar esta zona y a la poca presión de depredadores y especies competitivas. Sin embargo, *N. scabricosta* y *L. modesta* se distribuyeron con mayor abundancia en el intermareal alto, lo que sugiere que estas dos especies están mejor adaptadas para tolerar estrés térmico, permitiéndoles habitar zonas del intermareal alto, donde la presión de competidores y depredadores es mucho menor.

4.2 Zonación intermareal de la fauna dominante

Dado que *N. scabricosta*, *N. funiculata*, *L. modesta*, *L. aspera*, y *Chthmalus panamensis* (particularmente para las especies del mismo género) presentaron una clara segregación dentro de la zona intermareal, su presencia o ausencia en las zonas más altas del intermareal rocoso, donde los factores físicos (e.g. estrés térmico, tiempo de exposición al aire) son más extremos (aumentando el grado de desecación) podría ser explicada principalmente por las características intrínsecas de cada especie. Entre estas características se pueden incluir la relación superficie volumen y la tolerancia a la desecación, la cual aumenta con el tamaño. Se ha mostrado que el tamaño del individuo está directamente relacionado con la capacidad de almacenar líquido visceral extra (Connell, 1961; Menge et. ál, 1986

García, 2005). Esto explicaría la distribución de las especies encontradas en el PNNU, ya que *N. funiculata* y *L. aspera* ocuparon las zonas bajas, y *N. scabricosta* y *L. modesta* se presentaron solo en la zona alta. Las dos especies de la zona alta son de mayor tamaño que sus contrapartes en la zona baja, lo que les confiere más capacidad de almacenar agua y por lo tanto mayor resistencia a la desecación. Una explicación adicional ante la ausencia de *N. scabricosta* y *L. modesta* en la zona intermareal baja podría ser la fuerte presión de depredación ejercida por peces, crustáceos y algunos moluscos, como lo reportan Cuéllar (2001) y García (2005). Por otra parte, no es común encontrar especies del género *Littorina* al igual que *Chthamalus* en niveles bajos del intermareal (con excepción de unas pocas especies como *Littorina neritoides* que habita en la zona del mesolitoral bajo en latitudes templadas donde las mareas son de baja magnitud) (Raffaelli, & Hughes. 1978). Esto se debe no solo a los factores físicos antes mencionados, sino también por la competencia por espacio entre congéneres como litorinas y neritas, y competencia entre especies como es el caso de *Chthamalus* y *Balanus*. Dado que en el estudio no se encontraron *Balanus*, *Chthamalus panamensis* pudo colonizar la parte inferior del intermareal. Lo contrario se observó en litorinas, donde *Littorina modesta* mostró mayor densidad en el intermareal alto, lo que aumenta la competencia por el espacio con *Littorina aspera*. De esta forma se puede suponer que *L. modesta* desplaza las poblaciones de *L. aspera* a niveles inferiores del intermareal (Connell, 1961, Nybakken, 1988).

4.3 Otros factores que influyen sobre el ensamblaje de moluscos y crustáceos

Dentro de las localidades se encontró una variabilidad significativa de la riqueza acumulada y la promedio por cuadrante entre los puntos de muestreo con diferente grado de exposición al oleaje. Esto sugiere que la acción combinada de las corrientes y el golpe de las olas influencia directamente la colonización y sobrevivencia de especies raras e indirectamente la estructura del ensamblaje. Varias especies que dominan los litorales rocosos del Pacífico colombiano tienen tolerancia a este tipo de disturbio (ver también Giraldo & Gómez, 1999; Gómez et. ál 2001; Montoya, 2003) ya que presentan formas aplanadas o variaciones morfométricas a lo largo de gradientes ambientales. Se espera que las especies raras también estén adaptadas al movimiento de las olas, aunque dentro de límites más estrechos.

Sin embargo, no fue clara la dirección de influencia del gradiente de exposición al oleaje debido a que los extremos (alto y bajo) presentaron valores altos de riqueza. Dada la interacción con el factor localidad es posible que la exposición al oleaje esté modulada por factores a microescala como la heterogeneidad espacial impuesta por la rugosidad de la superficie rocosa o por la inclinación del litoral. El punto de mayor exposición al oleaje (P3) en Punta Diego y el de oleaje intermedio (P2) en Playa Blanca, fueron los que presentaron menor riqueza acumulada, lo cual podría sugerir que son los menos complejos en términos de microhábitat. Por el contrario, Cocalito y Playa Blanca presentaron la mayor riqueza en el punto de mayor exposición (P3), sugiriendo que la mayor complejidad de microhábitat confiere un refugio suficiente a pesar de tener el mayor régimen de disturbio. Por lo tanto, la selección de hábitats en los litorales rocosos intermareales parece ser crítica, tal como se ha encontrado en otros estudios

(Shanks & Wright 1986). Se sugiere que estudios futuros cuantifiquen aspectos como la rugosidad e inclinación del sustrato, a lo largo de gradientes de exposición al oleaje, para correlacionarlo con la riqueza de las especies dentro de cada cuadrante de muestreo, para establecer el papel que tienen sobre la presencia de especies raras, y sobre la morfología y abundancia de las especies dominantes.

Agradecimientos

Este proyecto fue financiado por el Convenio de Asociación “Estrategias de manejo sostenibles de la actividad pesquera en el PNN Utría” celebrado entre la Unidad Administrativa Especial de Parques Naturales Nacionales, la Universidad de Antioquia (Corporación Académica Ambiental) y el Fondo de Patrimonio Natural.

Grupo de investigación de excosistemas rocosos inter y submareales someros LITHOS. Departamento de Biología; Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad del Valle..

Referencias bibliográficas

- [1] Begon, M., J. L. Harper, & C. R. Townsend (1996). Ecology. Individuals, populations and communities. 3 rd edition. Blackwell Science, USA, 1068 pp.
- [2] Black, R. (1979). Competition between intertidal limpets: and ¿instructive? niche on a steep resource gradient. J. Anim. Ecol. 48: 401-411.
- [3] Blanch, G. (1981). The biology of limpets: ¿Physical? factors, energy flow and ecological interactions. Oceanogr. Mar. Bio. Annu. Rev. 19: 235-380.
- [4] Brusca, R.C. & G. J. Brusca. (2003). Invertebrates. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 936 p.
- [5] Connell, J.B. (1961). The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chatamalus stellatus*. Ecology 42: 710-723.
- [6] Cuéllar, J. L. (2001). Relación entre la abundancia de tres posibles presas (banalos, lapas y neritas) y la distribución de *Thais melones* (gasterópoda: Muricidae) en un acantilado de la isla de Palma, Pacífico Colombiano. Tesis de Pregrado. Cali Colombia. Universidad del Valle. 41 pp.
- [7] Cushman, J. H. (1989). Vertical size gradients and migratory parents of two *Nerita* species in the northern gulf of California. Vol. 32: 147-151.
- [8] Denley, E. & A, Underwood. (1979). Experiments on factors influencing the settlement survival and growth of two species of barnacles in New South Wales. J. Exp.Mar. Biol. Ecol. 13: 111-158.
- [9] Doty, S. (1957). Rocky intertidal surfaces. E.W. Hedgth (ed). Treatise on Marine Ecology and Paleocology. Geol. Soc. Amer. Mem. 67: 535-545.

- [10] García, J. L. (2005). Distribución, movimiento y selección de microhábitats en los gasterópodos intermareales, *Nerita funiculata* y *Nerita scabricosta*. Tesis de Pregrado. Cali Colombia. Universidad del Valle. 74 pp.
- [11] Garrity, S. & H. Levings. (1981). A predator-prey interaction between two physically and biologically constrained tropical rocky shore gastropods: direct and community effects. *Ecol. Monogr.* 51: 267-286.
- [12] Giraldo, L. A & C. Gómez. (1999). Variación de concha de *Siphonaria gigas* (Sowerby, 1825) como respuesta al efecto de la intensidad de las olas. *Ciencias Marinas*, Junio, Vol. 25: 002 p.
- [13] Giraldo, L. A., Gómez, C. & E. Rodríguez. (2002). Tamaño de la concha de *Noctoacmea biridiata* (Archeogastropoda: Acmaeidae) como respuesta a la densidad de gasterópodos y altura intermareal en la costa pacífica de Colombia. *Ciencias Marinas*. Vol. 28: 003 p.
- [14] Keen, M. A. (1971). *Sea Shells of Tropical Western America*. 2nd. Ed. Stanford Univ. Press. Stanford, California. 1064 p.
- [15] Lewis, R. J. (1964). *The ecology of rocky shore*. London. English. University Press. London, England. 323 pp.
- [16] Lewis R.J. (1972). The ecology of rocky shores. A biological or physical entity. *Oikos* 12: 280-301.
- [17] Little, C. & J. A. Kitching. (1996). *The biology of rocky shores*. Oxford University Press. Great Britain. 240 pp.
- [18] Lowell, B. R. (1984). Desiccation of intertidal limpets: effects of shell size, fit to substratum and shape. *J. Exp. Mar. Biol.* 77: 197-207.
- [19] Londoño, E., Cuéllar, J., Castellanos, G. (2008). Fauna asociada a la zona rocosa intermareal en las localidades de Cambura (Punta Cruces) y El Acuario (Cabo Marzo). Chocó. Paraíso Por Naturaleza: Punta Cruces y Cabo Marzo. En: Colombia ed: Editorial Universidad Del Valle. Cali, Colombia, 77-89 ¿resto de datos?
- [20] Menge, B., Lubchenco, J., Ashkenas, L., & Ramse, F. (1986). Experimental separation of effects of consumers on sessile prey in the low zone of a rocky shore in the Bay of Panama: direct and indirect consequences of food web complexity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 100, Issues 1-3: 225-269 pp.
- [21] McGuinness, K. A. (1984). Species-area relations of communities on intertidal boulders: testing the null hypothesis. *Journal of Biogeography*, Vol. 11: 439-456.
- [22] Montoya, C. (2003). Estructura de la comunidad de gasterópodos: diversidad, distribución y abundancia con relación a la heterogeneidad espacial en dos acantilados rocosos intermareales de isla Palma, Pacífico colombiano. Tesis de pregrado. Cali Colombia. Universidad del Valle. 82 pp.

- [23] Nybakken, J. W., (1988). Marine biology an ecological approach. 2nd, edition. Harper and Row, Publishers. Nueva York, 514 pp.
- [24] Olabarría, C., Caraballo J. & C. Vega. (2001). Cambios espacio-temporales en la estructura trófica de asociaciones de moluscos del intermareal rocoso en un sustrato tropical. *Ciencia y Mar*. Vol 27: 235-254.
- [25] Quiceno, P. A., Castaño, R. & A. Cañas. (2008). Estado del arte de los ecosistemas de manglar, arrecifes de coral y litoral rocoso en el Parque Nacional Natural Utría. Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia.
- [26] Underwood, A. J. (1979). The ecology of the intertidal gastropods. *Adv. Marine Biology*. 11: 11-210.
- [27] Salcedo, S., Green, G., Gamboa, A., & P. Gómez. (1988). Inventario de macroalgas y macroinvertebrados bénticos, presentes en áreas rocosas de la región de Zihuatanejo, Guerrero, México. Universidad Autónoma de México.
- [28] Shanks, A. & W. Wright. (1986). Adding teeth to wave action: the destructive effects of wave-borne rocks on intertidal organisms. *Oecologia* 69: 420-428.
- [29] Sthephenson, T. & A. Sthephenson. (1949). The universal features of zonation between tide on rocky coast. *Ecology*. Vol 37: 289-305.
- [30] Raffaelli, D. G. & R. N. Hughes. 1978. The effects of crevice size and availability on populations of *Littorina rudis* and *Littorina neritoides*. *J. Ani Eco*, Vol. 47, 1: 71-83 pp.
- [31] Williams, G. (1994). The relations between shade and molluscan grazing in structuring communities on a moderately-exposed tropical rocky shore. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol 178: 79-95.
- [32] Zar, J.H. (1999). *Biostatistical analysis*. Illinois, Pearson 4 ed. 663 p.

Dirección de los autores

David Leonardo Herrera Paz
Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali - Colombia
davidhepaz@gmail.com

Edgardo Londoño Cruz
Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali - Colombia
edgardo.londono@correounivalle.edu.co

Juan Felipe Blanco L.
Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín - Colombia
blanco@exactas.udea.edu.co