



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

**PATRONES DE CAMBIO EN LA TALLA DE LA MEGAFUNA BENTÓNICA DE
FONDOS BLANDOS TROPICALES: CORRELATIVOS BIOLÓGICOS Y
AMBIENTALES**

**SIZE CHANGE PATTERNS OF TROPICAL SOFT BOTTOMS BENTHIC
MEGAFUNA: BIOLOGICAL AND ENVIRONMENTAL CORRELATIONS**

Luis Alonso Gómez Lemos

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS, DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
BOGOTÁ, COLOMBIA
2011**

**PATRONES DE CAMBIO EN LA TALLA DE LA MEGAFUNA BENTÓNICA DE
FONDOS BLANDOS TROPICALES: CORRELATIVOS BIOLÓGICOS Y
AMBIENTALES**

**SIZE CHANGE PATTERNS OF TROPICAL SOFT BOTTOMS BENTHIC
MEGAFUNA: BIOLOGICAL AND ENVIRONMENTAL CORRELATIONS**

Luis Alonso Gómez Lemos

Código 190249

**Tesis para optar al título de Magíster en Ciencias en Biología – Línea
Biología Marina**

Director:

***Dr.rer.nat* Camilo Bernardo García Ramírez**

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS – SEDE BOGOTÁ
CENTRO DE ESTUDIOS EN CIENCIAS DEL MAR (CECIMAR) – SEDE CARIBE**

CONVENIO UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA - INVEMAR

Santa Marta, D.T.C.H., 2011

La ciencia se nutre día a día con esfuerzos que buscan entender mejor el entorno que nos rodea. Apostándole a la construcción colectiva de conocimientos, cimientos para un buen destino del hombre y su hogar.

Agradecimientos

En primer lugar agradezco al equipo de trabajo del Museo de Historia Natural Marina de Colombia (MHNMC) del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives De Andrés”- INVEMAR: Gabriel Rodolfo Navas, Adriana Bermúdez, Adriana Gracia Clavijo, Milena Benavides Serrato, Marta Cecilia Díaz, Paola Flores, Andrea Polanco, Erica Montoya y Miguel Martelo López, por el apoyo durante la exploración de datos y la fase de laboratorio. A José Luis Espriella de LabSIS - INVEMAR por el apoyo en los aspectos cartográficos.

Dos personas claves para el desarrollo de la parte estadística de esta investigación fueron el profesor de la Universidad del Magdalena Jorge Páramo y la profesora Sandra Vergara Cardozo de la Universidad Nacional de Colombia, quienes me introdujeron y guiaron en el uso de los Modelos Aditivos Generalizados. Un agradecimiento especial a mi director de tesis Camilo Bernardo García Ramírez quien supo mostrarme el camino para llevar a buen término este proceso académico.

RESUMEN

Este estudio se realizó para identificar tendencias de cambio en la talla de la megafauna bentónica de fondos sedimentarios en el ámbito geográfico y batimétrico del Caribe colombiano, y conocer la influencia de variables y procesos que pueden producir variaciones en el tamaño de estos organismos. El área de estudio abarcó desde Cabo Tiburón (frontera con Panamá) hasta La Guajira (límite con Venezuela). Los ejemplares se colectaron con red demersal tipo semi-globo, a 10, 20, 50, 70, 150, 300 y 500 m de profundidad. Se escogieron las especies mejor representadas en el ámbito geográfico y batimétrico del área de estudio: *Eudolium crosseanum*, *Cosmioconcha nitens*, *nuculana acuta* (moluscos), *Astropecten alligator*, *Brissopsis atlantica*, *B. elongata* (equinodermos), *Anasimus latus*, *Chasmocarcinus cylindricus* y *Portunus spinicarpus* (crustáceos). Las medidas estándar de los ejemplares se hicieron con un calibrador digital de dos decimales de precisión. Para detectar tendencias significativas de cambio de tamaño, e inferir la influencia de variables bióticas y ambientales, se emplearon Modelos Aditivos Generalizados (GAM), donde la talla fue la variable respuesta y las variables predictoras: profundidad, temperatura, densidad intra-específica, densidad inter-específica, riqueza, latitud y longitud. Se midieron 7.000 ejemplares de las nueve especies estudiadas. Como resultados se obtuvo que seis especies (*A. alligator*, *A. latus*, *B. elongata*, *C. cylindricus*, *E. crosseanum*, *P. spinicarpus*) presentaron un incremento de la talla con el aumento de la profundidad y la disminución de temperatura. Todas las especies que incrementaron su tamaño con la disminución de temperatura, abarcaron ámbitos batimétricos que superaron los 10°C de diferencia entre zonas someras y profundas. Geográficamente se presentó una abrupta disminución de tallas en la mitad del Caribe colombiano (principalmente en *A. alligator*, *A. latus*, *B. atlantica*, *B. elongata*, *C. cylindricus* y *N. acuta*), hacia la desembocadura del río Magdalena, debida posiblemente a los fuertes cambios físicos-químicos que este río genera, principalmente porque es la zona con menos productividad primaria planctónica de toda la costa norte de Sur América. Hacia el norte de la desembocadura del río Magdalena se presentó un notorio aumento de tamaños entre los -74° y -71° de longitud y 11° y 13° de latitud en siete especies (*A. alligator*, *A. latus*, *B. atlantica*, *B. elongata*, *C. cylindricus*, *C. nitens*, *N. acuta*); que puede estar relacionado con la surgencia que se presenta en el norte del Caribe colombiano. La relación entre la densidad de individuos y la talla no fue clara, sin embargo cinco especies mostraron una relación inversa con la densidad intra-específica (*B. atlantica*, *C. cylindricus*, *E. crosseanum*, *P. spinicarpus* y *N. acuta*), y tres (*A. latus*, *E. crosseanum* y *P. spinicarpus*) con la inter-específica. Tampoco se presentó una relación definida entre la riqueza y los tamaños, solamente *A. latus*, *E. crosseanum* y *P. spinicarpus* mostraron disminución de talla con el incremento de la riqueza. Temperatura y profundidad fueron las variables que mejor explicaron los cambios de talla detectados; la mayoría de especies presentaron un aumento de dimensiones con la disminución de la temperatura en el perfil batimétrico. La tendencia al aumento de tallas con la profundidad es contrario a lo indicado por los modelos teóricos de talla óptima

(pero acorde con algunos estudios recientes), que predicen un decrecimiento del tamaño de los organismos con el incremento de la profundidad, debido a la disminución de nutrientes hacia zonas profundas del océano. Es posible que el aumento de tamaño sea una estrategia adaptativa para la maximización de la energía, como ocurre con muchos organismos en las porciones más frías de su ámbito de distribución. Además los ejemplares grandes pueden ser menos vulnerables a la depredación, abarcar áreas más extensas para conseguir alimento y acceder a un espectro más amplio de ítems alimentarios.

Palabras clave: Variaciones adaptativas, Tamaño, Megafauna bentónica, Fondos sedimentarios tropicales, Caribe colombiano.

ABSTRACT

This study was developed in order to identify change tendencies in the size of the sedimentary bottom benthonic megafauna in the geographical and batimetric environment of the Colombian Caribbean Sea, and to know the influence of variables and processes that may produce variations in the size of these organisms. The area extended from Cabo Tiburón (Panamá border) to La Guajira (Venezuelan border). The samples were collected with semi globe demersal type of nets, to 10, 20, 50, 70, 150, 300 and 500 m depth. The best represented species in the geographical and batimetric area of the study were chosen: *Eudolium crosseanum*, *Cosmioconcha nitens*, *nuculana acuta* (mollusks), *Astropecten alligator*, *Brissopsis atlantica*, *B. elongata* (equinoderms), *Anasimus latus*, *Chasmocarcinus cylindricus* and *Portunus spinicarpus* (crustaceous). The samples standard measurements were made with a 2 decimal precision digital calibrator. To detect size change significant tendencies, and to infer the influence of biotic and environmental variables, Generalized Additive Models (GAM) were used, where size was the dependent variable, and the predicting variables: depth, temperature, intra specific density, inter specific density, richness, latitude and longitude. 7.000 individuals from the nine studied species were measured. As a result it was found that six species (*A. alligator*, *A. latus*, *B. elongata*, *C. cylindricus*, *E. crosseanum*, *P. spinicarpus*) presented size increment as long as depth increase and temperature diminished. All species that increased their size with the decrease of temperature extended batimetric environments which exceeded 10°C of difference between superficial and deep waters. Geographically speaking there was an abrupt size diminishing along the middle part of the Colombian Caribbean Sea (mainly in *A. alligator*, *A. latus*, *B. atlantica*, *B. elongata*, *C. cylindricus* and *N. acuta*), towards Magdalena River mouth, possibly due to the strong physical-chemical changes this river produces, mainly because this is the zone with the least plankton primary productivity along the South American northern coast. Towards the north of Magdalena River there was an evident increase in sizes between 74° and 71° longitude and 11°y 13° latitude in seven species (*A. alligator*, *A. latus*, *B. atlantica*, *B. elongata*, *C. cylindricus*, *C. nitens*, *N. acuta*); which may be related to the upwelling that takes place at north of the Colombian Caribbean Sea. Relation between individual density and size was not very clear; however, five species showed an inverse relation with intraspecific density (*B. atlantica*, *C. cylindricus*, *E. crosseanum*, *P. spinicarpus* and *N. acuta*), and three (*A. latus*, *E. crosseanum* and *P. spinicarpus*) with inter specific density. There wasn't either a defined relation between richness and sizes, only *A. latus*, *E. crosseanum* and *P. spinicarpus* showed size diminishing with richness increase. Temperature and depth were the variables which better explained detected changes in size; most of the species presented increase in size along with decrease in temperature in the batimetric profile. The tendency to size increment with depth is opposite to what optimal size theoretical models indicate (but in agreement with some recent studies) which predict a decrease in organisms size as long as depth increases, due to the diminishing of nutrients towards the deepest zones of the ocean. It is

possible that increase in size be an adaptable strategy to maximize energy, as it occurs in many organisms in the coldest areas of their distribution environment. Besides, large individuals may be less vulnerable to depredation, embrace more extensive areas to feed and access to a food item wider spectrum.

Key words: Adaptable variations, Size, Benthonic megafauna, Tropical sedimentary bottoms, Colombian Caribbean Sea.

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	1
1. METODOLOGÍA	6
1.1 Área de estudio	6
1.2 Tratamiento de información y fase de laboratorio	7
1.3 Procedimientos estadísticos	8
2. RESULTADOS	11
2.1 Comprobación de supuestos paramétricos	11
2.2 Modelos Aditivos Generalizados (GAM)	14
2.2.1 Relación talla - profundidad	14
2.2.2 Relación talla - temperatura	17
2.2.3 Relación talla - densidad intra-específica	17
2.2.4 Relación talla - densidad inter-específica	19
2.2.5 Relación talla - riqueza	22
2.2.6 Relación talla - latitud	22
2.2.7 Relación talla - longitud	24
3. DISCUSIÓN DE RESULTADOS	27
4. CONCLUSIONES	37
BIBLIOGRAFÍA	40

Lista de Figuras

Figura 1.1 Área de estudio con la ubicación de los sitios de colecta de los ejemplares.	6
Figura 2.1 Resultados de la modelación GAM de las relaciones funcionales entre la talla de las especies y la profundidad. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza.....	16
Figura 2.2 Resultados de la modelación GAM de las relaciones funcionales entre la talla de las especies y la temperatura. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza.....	18
Figura 2.3 Resultados de la modelación GAM de las relaciones funcionales entre la talla de las especies y la densidad intra-específica. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza.....	20
Figura 2.4 Resultados de la modelación GAM de las relaciones funcionales entre la talla de las especies y la densidad inter-específica. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza.....	21
Figura 2.5 Resultados de la modelación GAM de las relaciones funcionales entre la talla de las especies y la riqueza (número de especies). Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza.....	23
Figura 2.6. Resultados de la modelación GAM de las relaciones funcionales entre la talla de las especies y la latitud. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza.	25
Figura 2.7 Resultados de la modelación GAM de las relaciones funcionales entre la talla de las especies y la longitud. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza.	26
Figura 3.1. Modelo de talla optima de Sebens (1982, 1987) aplicado a organismos de mar profundo. Energy= energía, body mass= masa corporal, Es= energía excedente, intake= toma, cost= costo, optimal size= talla óptima, maximum size= talla máxima (tomado de Rex y Etter, 1998).	28

Lista de Tablas

Tabla 1. Comparación de modelos de predicción de cambio del tamaño de los organismos bentónicos en el perfil batimétrico.	4
Tabla 2.1 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie <i>Astropecten alligator</i>	11
Tabla 2.2 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie <i>Anasimus latus</i>	11
Tabla 2.3 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie <i>Brissopsis atlantica</i>	12
Tabla 2.4 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie <i>Brissopsis elongata</i>	12
Tabla 2.5 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie <i>Chasmocarcinus cylindricus</i>	12
Tabla 2.6 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie <i>Cosmioconcha nitens</i>	12
Tabla 2.7 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie <i>Eudolium crosseanum</i>	13
Tabla 2.8 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie <i>Nuculana acuta</i>	13
Tabla 2.9 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie <i>Portunus spinicarpus</i>	13
Tabla 2.10. Resultados de la modelación GAM entre el tamaño de los ejemplares (mm) y las variables predictoras de acuerdo al porcentaje de la devianza explicada por el modelo y el criterio AIC. Las celdas resaltadas muestran las variables que mejor predicen la modelación de las tallas de los organismos megabentónicos de fondos sedimentarios en el Caribe colombiano. Dev: devianza explicada por el modelo. AIC: criterio de información Akaike. R: radio mayor. LC: largo de caparazón. LT: largo de la testa. AL: altura de la concha. L: largo de las valvas.	15
Tabla 2.11. Resultados de la modelación GAM entre el tamaño de los ejemplares (mm) y las variables predictoras de acuerdo al porcentaje de la devianza explicada por el modelo y el criterio AIC. Las celdas resaltadas muestran las variables que mejor predicen la modelación de las tallas de los organismos megabentónicos de fondos sedimentarios en el Caribe colombiano. Dev: devianza explicada por el modelo. AIC: criterio de información Akaike. R: radio mayor. LC: largo de caparazón. LT: largo de la testa. AL: altura de la concha. L: largo de las valvas.	15

INTRODUCCIÓN

Comúnmente se ha considerado que la característica más notoria de los invertebrados marinos de zonas profundas, es la pequeña talla exhibida por la mayoría de especies, en comparación con su contraparte de aguas someras (Gage y Tyler, 1991; Warwick y Clarke, 1996). Este patrón fue detectado a partir de la realización de grandes expediciones de mar profundo en el siglo XIX (Rex y Etter, 1998). Sin embargo, algunos estudios recientes reportan resultados discordantes con este patrón, ya que las tallas de una amplia variedad de taxones y grupos funcionales de mar profundo, incrementan, decrecen, o no muestran patrones consistentes con la profundidad.

En elementos importantes de la meiofauna como los nemátodos, se ha encontrado que la talla aumenta (Shirayama, 1983; Tietjen, 1984, 1989), disminuye (Pfannkuche, 1985), o no tiene ninguna relación con la profundidad (Jensen, 1988). El tamaño promedio del megabentos como un todo no exhibe patrones claros con la profundidad (Haedrich *et al.*, 1980; Lampitt *et al.*, 1986), pero decrece significativamente cuando los individuos más grandes son omitidos de los análisis (Lampitt *et al.*, 1986). Los equinodermos no presentan una relación talla-profundidad definida (Polloni *et al.*, 1979). Las dimensiones de los crustáceos decápodos pueden decrecer con la profundidad (Sardà y Cartes, 1993), o no mostrar relación (Polloni *et al.*, 1979). Y en moluscos se ha registrado un aumento significativo del tamaño con la profundidad (Rex *et al.*, 1999).

En macroecología hay un creciente interés en la relación entre talla corporal, riqueza (número de especies) y abundancia de individuos, pero la naturaleza e implicaciones de estas relaciones no son bien conocidas (Warwick y Clark, 1996). En muchos organismos terrestres existe una relación inversa entre abundancia animal y talla (May, 1988); igualmente en zonas marinas someras, pero en zonas profundas a pesar de que existe un marcado patrón de disminución de la densidad de organismos bentónicos con la profundidad (Abele, 1974), su relación con la

talla no es muy clara, ya que se ha registrado que el tamaño de estos organismos decrece, aumenta o no cambia con la profundidad. La relación entre talla y riqueza es mejor conocida en ambientes terrestres que en marinos, y aparentemente es inversa en muchos casos (May, 1988). Algunos estudios han registrado que el aumento en tamaño de los organismos con la profundidad es acompañado por una disminución en la riqueza, sugiriendo que la baja disponibilidad de nutrientes en zonas profundas del océano no permite la coexistencia de muchas especies grandes (Rex y Etter, 1998). Además no se conoce a fondo cómo las relaciones entre tamaño del cuerpo, riqueza y abundancia, varían de una comunidad a otra y en diferentes escalas espaciales (Blackburn y Gaston, 1994).

La temperatura juega un papel muy importante en la determinación de las tallas. En organismos poikiloterms como los invertebrados marinos la tasa metabólica generalmente aumenta con la temperatura; así un cambio de 10°C dobla el costo metabólico (ley de Van Hoff). Aun pequeñas variaciones en la temperatura entre hábitats pueden causar grandes diferencias en los tamaños máximos observados, tasas de crecimiento y distribución de frecuencia de tallas de las poblaciones. El tamaño individual de muchos poikiloterms puede ser incrementado experimentalmente manteniendo los organismos a bajas temperaturas. Además los animales tienden a ser de mayor tamaño en los hábitats más fríos o en las porciones más frías de su ámbito geográfico, posiblemente como una adaptación para la retención de calor y conservación de la energía (Sebens, 1987). Andrade y Barton (2005) registran diferencias de temperatura de hasta 17 °C entre 0 y 400 m de profundidad en el Caribe colombiano, y teniendo en cuenta que el área de estudio del presente trabajo abarca hasta los 500 m de profundidad la temperatura puede ser un factor relacionado con los cambios de tamaño de los organismos.

De otra parte, los modelos teóricos de talla óptima para invertebrados marinos, propuestos por Sebens (1982, 1987), predicen un decrecimiento general en el tamaño de los organismos con la profundidad. Estos modelos se fundamentan en las funciones: “toma” de alimento, “costo”, que es la energía consumida en los procesos metabólicos básicos para la supervivencia del organismo; y “excedente”,

energía que no es usada en dichos procesos y puede emplearse para reproducción o crecimiento. La talla óptima se logra cuando se presenta la mayor diferencia entre “toma” y “costo”, quedando más energía disponible para crecimiento o reproducción; cuando toda esta energía excedente es invertida únicamente en crecimiento, se alcanza la talla máxima. Los modelos de talla óptima para invertebrados marinos indican un decrecimiento del tamaño de los organismos con la profundidad, debido al ampliamente documentado fenómeno de disminución de la oferta de alimento hacia zonas profundas del océano (Sanders y Hessler, 1969; Parsons *et al.*, 1977; Hoey *et al.*, 2004), que reduce la “toma” y aumenta el “costo” de las funciones de alimentación con la profundidad, quedando menos energía disponible para crecimiento y reproducción.

Contrario a las predicciones de los modelos de talla óptima (Sebens, 1982, 1987), otros autores (Peters, 1983; Mahaut *et al.*, 1995; Rex y Etter, 1998; Rex *et al.*, 1999) sugieren que la disminución en la oferta de alimento con la profundidad debería favorecer tamaños grandes, ya que organismos de mayor talla, incluyendo los de mar profundo, son metabólicamente más eficientes por unidad de masa; así, el costo energético para mantener una biomasa dada es menor que el requerido por organismos pequeños para mantener la misma biomasa [sin embargo, los requerimientos energéticos totales (no por unidad de masa) de los organismos grandes en el sistema, son mayores que los de los organismos pequeños]. Un buen ejemplo lo constituyen especies de crustáceos y peces pelágicos que viven en zonas profundas, ya que presentan tasas metabólicas mucho más bajas que las especies de aguas someras, haciendo sus demandas metabólicas relativas a su biomasa mucho menores en profundidad que en superficie (Childress y Thuesen, 1993). Por otra parte, los individuos de gran tamaño pueden ser menos vulnerables a depredadores, abarcar áreas más extensas para la consecución de alimento, y acceder a un espectro mayor de partículas alimentarias, confiriéndoles una ventaja competitiva sobre organismos más pequeños (Tabla 1).

Tabla 1. Comparación de modelos de predicción de cambio del tamaño de los organismos bentónicos en el perfil batimétrico.

MODELO TEÓRICO DE TALLA OPTIMA	MODELOS Y PREDICCIONES ANTAGÓNICAS
<p>Predicción: decrecimiento del tamaño de los organismos con el aumento de la profundidad.</p> <p>Causa: disminución paulatina de la oferta de alimento con el incremento de la profundidad.</p> <p>Argumentación: este modelo se basa en tres funciones: “toma” de alimento; “costo” metabólico (energía necesaria para la sobrevivencia del organismo) y “excedente”, energía que no es usada en dichos procesos y se emplea en reproducción o crecimiento.</p> <p>La talla óptima es alcanzada cuando se presenta la mayor diferencia entre “toma” de alimento y “costo” metabólico, quedando más energía disponible; la talla máxima se logra cuando toda la energía excedente únicamente es usada para crecimiento.</p> <p>Como en zonas profundas hay menos nutrientes, la escasa energía disponible sería gastada principalmente en procesos metabólicos (costo) quedando menos energía para crecimiento.</p> <p>Autores: Sebens (1982; 1987)</p>	<p>Predicción: aumento del tamaño de los organismos con el incremento de la profundidad.</p> <p>Causas y argumentación: los organismos de mayor talla son metabólicamente más eficientes por unidad de masa; así, el costo energético para mantener una biomasa dada es menor que el requerido por organismos pequeños para mantener la misma biomasa.</p> <p>El aumento de tamaño también puede disminuir la presión por depredación, permite abarcar mayores áreas para encontrar alimento, y acceder a un espectro mayor de partículas alimentarias.</p> <p>Ley de Van Hoff: en organismos poikiloterms la tasa metabólica aumenta con la temperatura (un incremento de 10° C dobla el costo metabólico), por esto los organismos que habitan zonas más profundas y frías disminuyen su tasa metabólica, quedando más energía para crecimiento y/o reproducción.</p> <p>Autores: Peters (1983), Mahaut <i>et al.</i>, (1995); Rex y Etter (1998), Rex <i>et al.</i> (1999).</p>

Pero ya que se ha registrado que la talla de los organismos bentónicos puede decrecer con la profundidad, se cree que las ventajas metabólicas y competitivas de un cuerpo más grande posiblemente son contrarrestadas por otros factores. Gage y Tyler (1991) plantean que la baja oferta de alimento en zonas profundas del océano impide el desarrollo de animales grandes; su elevada demanda energética total (no por unidad de masa) no puede ser suplida por el ambiente, ya que organismos grandes tienen mayores tasas de respiración, imponiendo altas demandas sobre los recursos del medio.

Debido a que las repuestas adaptativas de la talla de los invertebrados marinos bentónicos frente a la riqueza de especies, a la abundancia de individuos y a otros factores que la determinan en el gradiente de profundidad no han sido suficientemente estudiadas y comprendidas (Warwick y Clarke, 1996; Rex y Etter, 1998) y a que se han realizado pocas investigaciones al respecto en ambientes bentónicos tropicales, este trabajo pretende identificar tendencias de cambio en la talla de la megafauna epibentónica de fondos blandos en el ámbito batimétrico y geográfico del Caribe colombiano, e inferir la influencia relativa de las variables y procesos que potencialmente pueden producir cambios en el tamaño de estos organismos. Para esto se escogieron especies con amplia distribución batimétrica y geográfica en el área de estudio y por medio de Modelos Aditivos generalizados (GAM) se establecieron las tendencias de cambio de tamaño de los organismos y su relación con variables biológicas y ambientales como: profundidad, temperatura, densidad intra-específica, densidad inter-específica, riqueza (número de especies), latitud y longitud.

1. METODOLOGÍA

1.1 Área de estudio

El estudio abarca los fondos blandos del Mar Caribe colombiano desde los 10 hasta los 500 m de profundidad. El territorio marino de Colombia cubre aproximadamente 540.876 km² a lo largo de una línea costera de 1.600 km, desde Cabo Tiburón, en la frontera con Panamá, hasta la zona limítrofe con Venezuela en la Península de la Guajira (Figura 1.1) (Díaz *et al.*, 1996). Dentro de esta área hay una gran variedad de ecosistemas marinos como arrecifes coralinos y rocosos, praderas marinas y algales, manglares, zonas estuarinas, y fondos blandos que constituyen el ecosistema más extenso (INVEMAR, 2002A).

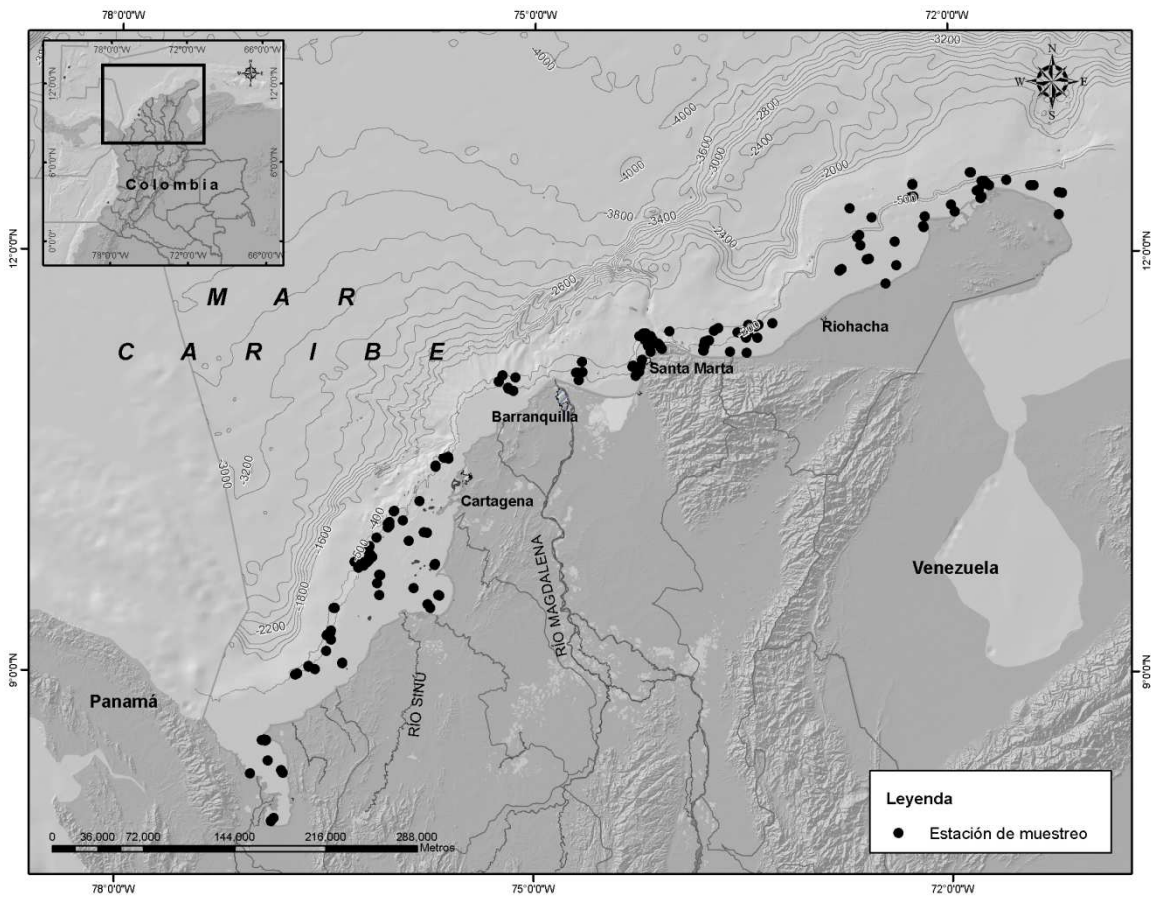


Figura 1.1 Área de estudio con la ubicación de los sitios de colecta de los ejemplares.

El área marina del Caribe colombiano puede ser dividida en dos categorías oceanográficas principales. La zona sur, desde el Golfo de Urabá hasta la desembocadura del Río Magdalena, cuenta con las condiciones típicas de los mares tropicales. La zona norte, desde unos pocos kilómetros al este del Río Magdalena, hasta la Península de La Guajira, se caracteriza por condiciones oceanográficas similares a las de aguas subtropicales, con eventos de surgencia que la convierten en la zona más productiva de todo el Caribe colombiano (Botero y Álvarez-León, 2000). Andrade y Barton (2005) registraron valores máximos de clorofila a en La Guajira (hasta 3 mg m^{-3} Chl-a), y los menores del departamento del Atlántico hacia el sur ($0,5 \text{ mg m}^{-3}$ Chl-a).

1.2 Tratamiento de información y fase de laboratorio

El estudio se realizó con material biológico colectado durante los cruceros Macrofauna I y II e Inveemar-CorpoGuajira, realizados en 1998, 2001, y 2005 respectivamente (INVEMAR, 2000; INVEMAR, 2002B; INVEMAR-CORPOGUAJIRA, 2006). La metodología empleada fue la misma en las tres campañas de muestreo. Se realizaron arrastres sobre fondos blandos con una red demersal tipo semi-globo, durante 10 minutos a tres nudos de velocidad, en las isobatas próximas a los 10, 20, 50, 70, 150, 300 y 500 metros. Los ejemplares actualmente se encuentran depositados en el Museo de Historia Natural Marina de Colombia del INVEMAR.

Se escogieron las especies mejor representadas en el ámbito geográfico y batimétrico del Caribe colombiano, con base en la información consignada en el Sistema de Información sobre Biodiversidad Marina (SIBM) del INVEMAR. Las especies estudiadas fueron los moluscos *Eudolium crosseanum*, *Cosmioconcha nitens* (clase Gastropoda), *nuculana acuta* (clase Bivalvia). Los equinodermos *Astropecten alligator* (clase Asteroidea), *Brissopsis atlantica*, *Brissopsis elongata* (clase Echinoidea). Y los crustáceos decápodos *Anasimus latus*, *Chasmocarcinus cylindricus* y *Portunus spinicarpus*.

Estas especies además fueron elegidas porque cuentan con estructuras rígidas que son relativamente poco afectadas por los métodos de colecta y preservación, como a menudo ocurre con los organismos de cuerpo blando (Rex *et al.*, 1999), y debido a que las dimensiones pueden ser medidas con mayor exactitud. Los ejemplares se midieron con un calibrador digital de dos decimales de precisión. A los gasterópodos se les determinó el alto y ancho de la concha; a los bivalvos el largo y alto de las valvas (Vakily, 1992); a los asteroideos el radio mayor y menor, y a los echinoideos el largo y ancho de la testa. En los crustáceos decápodos se midió la longitud y el ancho del caparazón (Cruz-Castaño, 2001).

Las estimaciones de densidad intra-específica e inter-específica por área barrida, se calcularon a partir de las matrices de abundancia correspondientes a cada campaña de muestreo. El área barrida se halló multiplicando la distancia recorrida en el tiempo efectivo de arrastre (10 minutos), por la abertura horizontal de la boca de la red (relinga superior de 7,7 m por 0,6, éste último corresponde al porcentaje teórico establecido para el Caribe por Okonski y Martín (1977), que asume una efectividad de apertura de la boca del 60 %). De esta forma se obtuvo la densidad por hectárea (ha) de cada especie individualmente (intra-específica) y todas las especies (inter-específica) presentes en cada arrastre.

La profundidad, la temperatura, la riqueza de especies y las coordenadas geográficas de los sitios de muestreo se establecieron a partir de la información consignada en bases de datos y en el SIBM del INVEMAR. La riqueza se estimó como el número total de especies registrado en cada arrastre.

1.3 Procedimientos estadísticos

Para detectar tendencias significativas de cambio en la talla de los individuos a nivel de especie, e inferir la influencia relativa de las variables que potencialmente pueden producir dichos cambios, se emplearon Modelos Aditivos Generalizados (GAM, por sus siglas en inglés, Generalized Additive Modeling) (Agenbag *et al.* 2003), donde la talla fue la variable respuesta y las variables predictoras fueron:

profundidad, temperatura, densidad intra-específica, densidad inter-específica, riqueza (número de especies), latitud y longitud. De tal manera que en todas las estaciones la talla de cada ejemplar medido fue pareada con cada uno de los valores de las variables predictoras correspondientes a la estación. Los GAM se realizaron por medio del programa S-plus.

Hastie y Tibshirani (1986) introdujeron los GAM con los cuales reemplazan la forma lineal por funciones de suavizamiento. Estas funciones de suavizamiento son estimadas usando diagramas de dispersión suavizados, en un procedimiento iterativo llamado algoritmo de puntaje local, que generaliza el procedimiento usual del puntaje de Fisher por computar estimativos de máxima probabilidad. Una de las ventajas del algoritmo de puntaje local es que a diferencia del suavizamiento multidimensional, pasan de la regresión multivariada a una secuencia de regresiones univariadas, siendo más fácil de calcular (Kauermann y Opsomer, 2002) y sus funciones de suavizamiento pueden ser usadas como una descripción de los datos, para predicción, o para sugerir transformaciones de covariables (Hastie y Tibshirani, 1986).

Esta técnica fue empleada ya que no requiere los supuestos de la estadística paramétrica, que no se cumplieron para los datos del presente estudio. Para verificar la normalidad de los residuos de cada una de las variables estudiadas, se realizaron pruebas de Shapiro Wilks con el programa Infostat (Tabla 2.1 a Tabla 2.9). Los GAM son una técnica estadística moderna que no requiere cumplir con los supuestos de la estadística paramétrica y permite el ajuste de modelos estadísticos acordes con la teoría ecológica (Katsanevakis y Maravelias, 2009), por lo que cada vez están siendo más empleados para entender la relación de las especies marinas con su hábitat (Venables y Dichmont, 2004). Un modelo aditivo es una extensión de los modelos lineales, pero permite que las funciones lineales de las variables predictoras (en este caso: profundidad, temperatura, densidad intra-específica, densidad inter-específica, riqueza, latitud y longitud) sean reemplazados por funciones de “suavizamiento” y no necesita supuestos de las formas funcionales (Zuur *et al.*, 2007):

$$y = \alpha + \sum_{i=1}^n f_i(X_i) + \varepsilon$$

Donde y es la variable respuesta (en este caso la talla de los individuos), X_i son las variables predictoras, α es una constante y ε es el error. Los f_i son estimados usando suavizadores. En este trabajo se utilizó suavizador tipo spline (s) para estimar estas funciones no paramétricas. El procedimiento diagnóstico del GAM contempló el valor de significancia (p), el criterio de información Akaike (AIC) y la devianza explicada por el modelo. El AIC es una medida de la devianza del modelo corregido para el número de variables predictoras; el mejor modelo es el que arroje el AIC más bajo (Paramo *et al.*, 2009). La devianza es análoga a la varianza y la devianza nula es análoga a la varianza total; así, la devianza nula menos la devianza residual es la varianza explicada por el modelo:

$$\text{Devianza explicada} = \frac{\text{Devianza nula} - \text{Devianza residual}}{\text{Devianza nula}}$$

2. RESULTADOS

Para realizar este estudio se determinaron las dimensiones de 7.000 ejemplares de las nueve especies estudiadas (*Astropecten alligator*, *Anasimus latus*, *Brissopsis atlantica*, *B. elongata*, *Chasmocarcinus cylindricus*, *Cosmioconcha nitens*, *Eudolium crosseanum*, *Nuculana acuta* y *Portunus spinicarpus*).

2.1 Comprobación de supuestos paramétricos

A continuación se muestran los resultados de las pruebas realizadas para verificar la distribución normal de los residuos de todas las variables incluidas en el estudio.

Tabla 2.1 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie *Astropecten alligator*.

Variable	n	Media	D.E.	W*	p(Unilateral D)
Profundidad	420	0,00	80,90	0,89	<0,0001
Temperatura	420	0,00	3,81	0,89	<0,0001
Densidad intra-específica	420	0,00	17,74	0,89	<0,0001
Densidad inter-específica	376	0,00	577,55	0,88	<0,0001
Riqueza	420	0,00	15,67	0,90	<0,0001
Latitud	419	0,00	0,73	0,89	<0,0001
Longitud	420	0,00	1,00	0,90	<0,0001
Radio mayor	420	0,00	5,18	0,97	0,0002

Tabla 2.2 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie *Anasimus latus*.

Variable	n	Media	D.E.	W*	p(Unilateral D)
Profundidad	246	0,00	31,18	0,93	<0,0001
Temperatura	246	0,00	1,68	0,92	<0,0001
Densidad intra-específica	198	0,00	12,67	0,96	<0,0001
Densidad inter-específica	198	0,00	408,15	0,93	<0,0001
Riqueza	198	0,00	19,09	0,94	<0,0001
Latitud	246	0,00	0,85	0,95	<0,0001
Longitud	246	0,00	1,22	0,94	<0,0001
Radio mayor	246	0,00	2,57	0,98	0,0033

Tabla 2.3 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie *Brissopsis atlantica*.

Variable	n	Media	D.E.	W*	p(Unilateral D)
Profundidad	300	0,00	1,42	0,14	<0,0001
Temperatura	300	0,00	0,04	0,14	<0,0001
Densidad intra-específica	300	0,00	56,42	0,28	<0,0001
Densidad inter-específica	300	-2,0E ⁻¹²	97,57	0,28	<0,0001
Riqueza	300	0,00	3,45	0,28	<0,0001
Latitud	300	0,00	0,06	0,11	<0,0001
Longitud	300	0,00	0,04	0,11	<0,0001
Radio mayor	300	0,00	9,78	0,96	<0,0001

Tabla 2.4 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie *Brissopsis elongata*.

Variable	n	Media	D.E.	W*	p(Unilateral D)
Profundidad	101	0,00	3,42	0,21	<0,0001
Temperatura	101	0,00	0,29	0,21	<0,0001
Densidad intra-específica	99	0,00	8,34	0,30	<0,0001
Densidad inter-específica	100	0,00	203,56	0,29	<0,0001
Riqueza	100	0,00	5,69	0,29	<0,0001
Latitud	101	0,00	0,11	0,24	<0,0001
Longitud	101	0,00	0,07	0,23	<0,0001
Radio mayor	101	0,00	4,34	0,96	0,0622

Tabla 2.5 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie *Chasmocarcinus cylindricus*.

Variable	n	Media	D.E.	W*	p(Unilateral D)
Profundidad	1075	0,00	57,79	0,82	<0,0001
Temperatura	1075	0,00	3,13	0,89	<0,0001
Densidad intra-específica	1004	0,00	125,12	0,98	<0,0001
Densidad inter-específica	909	2,1E ⁻¹²	1090,11	0,94	<0,0001
Riqueza	913	0,00	21,19	0,98	<0,0001
Latitud	1075	0,00	1,05	0,93	<0,0001
Longitud	1075	0,00	1,43	0,87	<0,0001
Radio mayor	1075	0,00	0,72	0,98	<0,0001

Tabla 2.6 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie *Cosmioconcha nitens*.

Variable	n	Media	D.E.	W*	p(Unilateral D)
Profundidad	279	0,00	46,92	0,93	<0,0001
Temperatura	279	0,00	2,54	0,96	<0,0001
Densidad intra-específica	51	0,00	8,12	0,73	<0,0001
Densidad inter-específica	51	0,00	456,21	0,74	<0,0001
Riqueza	50	0,00	6,10	0,74	<0,0001
Latitud	279	0,00	0,36	0,64	<0,0001
Longitud	279	0,00	0,59	0,58	<0,0001
Radio mayor	279	0,00	2,50	0,49	<0,0001

Tabla 2.7 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie *Eudolium crosseanum*.

Variable	n	Media	D.E.	W*	p(Unilateral D)
Profundidad	36	0,00	48,25	0,71	<0,0001
Temperatura	36	0,00	2,51	0,72	<0,0001
Densidad intra-específica	36	0,00	0,40	0,51	<0,0001
Densidad inter-específica	36	0,00	395,39	0,62	<0,0001
Riqueza	36	0,00	9,86	0,68	<0,0001
Latitud	36	0,00	0,25	0,69	<0,0001
Longitud	36	0,00	0,44	0,72	<0,0001
Radio mayor	36	0,00	1,77	0,87	<0,0001

Tabla 2.8 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie *Nuculana acuta*.

Variable	n	Media	D.E.	W*	p(Unilateral D)
Profundidad	2451	0,00	72,07	0,62	<0,0001
Temperatura	2451	0,00	3,65	0,62	<0,0001
Densidad intra-específica	2445	7,0E ⁻¹²	893,84	0,91	<0,0001
Densidad inter-específica	2407	1,2E ⁻¹²	769,43	0,72	<0,0001
Riqueza	2407	0,00	11,53	0,95	<0,0001
Latitud	2488	0,00	0,82	0,83	<0,0001
Longitud	2488	0,00	1,09	0,91	<0,0001
Radio mayor	2451	0,00	1,65	0,99	<0,0001

Tabla 2.9 Resultados de la prueba Shapiro Wilks para comprobar la normalidad de los datos de la especie *Portunus spinicarpus*.

Variable	n	Media	D.E.	W*	p(Unilateral D)
Profundidad	1758	0,00	44,68	0,97	<0,0001
Temperatura	1788	0,00	2,41	0,97	<0,0001
Densidad intra-específica	1491	0,00	83,69	0,97	<0,0001
Densidad inter-específica	1376	3,8E ⁻¹²	927,90	0,90	<0,0001
Riqueza	1503	0,00	36,79	0,92	<0,0001
Latitud	1784	0,00	0,82	0,94	<0,0001
Longitud	1784	0,00	1,19	0,98	<0,0001
Radio mayor	1758	0,00	3,10	0,96	<0,0001

De todas las pruebas realizadas, únicamente la variable Radio mayor (medida de tamaño del organismo) en *Brissopsis elongata* contó con normalidad ($p=0,0622$). Teniendo en cuenta que valores de $p > 0,05$ indican que los datos tienen una distribución normal, el valor ($p=0,0622$) puede considerarse marginal. Ninguna de las otras especies tuvo variables con distribución normal.

No se procedió a hacer pruebas de homogeneidad de varianzas ya que la normalidad es una condición ineludible para la utilización de rutinas estadísticas

paramétricas (Fowler y Cohen, 1990). Debido a los resultados anteriores se optó por encontrar la relación entre la talla de los organismos y las variables predictoras por medio de Modelos Aditivos Generalizados (GAM) por ser procedimientos no paramétricos. Zuur *et al.* (2007) indican que es muy común que los datos ecológicos tiendan a ser muy ruidosos, y los modelos GAM puede ser la única herramienta disponible que puede dar resultados útiles sin necesidad de transformar los datos.

2.2 Modelos Aditivos Generalizados (GAM)

2.2.1 Relación talla - profundidad

Los resultados de la modelación entre la talla de los ejemplares de todas las especies y la variable predictora profundidad, mostraron asociaciones significativas en todos los casos, y fue una de las dos variables que mejor explicó los cambios de tamaño en cuatro especies: *Brissopsis atlantica*, *Chasmocarcinus cylindricus*, *Eudolium crosseanum*, y *Portunus spinicarpus* (Tabla 2.10 y Tabla 2.11). Además las especies: *Astropecten alligator*, *Anasimus latus*, *B. elongata*, *C. cylindricus*, *E. crosseanum*, y *P. spinicarpus* mostraron una tendencia al incremento de los tamaños corporales con el aumento de la profundidad (Figura 2.1).

Brissopsis atlantica mostró una disminución de las dimensiones de cero a 100 m, luego un aumentó de 100 a 300 m seguida de una disminución no tan pronunciada hasta los 500 m, terminando en tamaños similares a los del inicio del gradiente batimétrico. *Cosmioconcha nitens* presentó una tendencia a la disminución de las dimensiones con la profundidad en casi todo el ámbito batimétrico abarcado (0 a 300 m), pero con un incremento al final del mismo. De otra parte *Nuculana acuta* exhibió un decrecimiento de tamaños en el perfil batimétrico de cero a cerca de 200 m, luego un aumento de 200 a 300 m, terminado con un decrecimiento de 300 a 500 m (Figura 2.1).

Tabla 2.10. Resultados de la modelación GAM entre el tamaño de los ejemplares (mm) y las variables predictoras de acuerdo al porcentaje de la devianza explicada por el modelo y el criterio AIC. Las celdas resaltadas muestran las variables que mejor predicen la modelación de las tallas de los organismos megabentonicos de fondos sedimentarios en el Caribe colombiano. Dev: devianza explicada por el modelo. AIC: criterio de información Akaike. R: radio mayor. LC: largo de caparazón. LT: largo de la testa. AL: altura de la concha. L: largo de las valvas.

Especie	Medida	Profundidad (m)			Temperatura (°C)			Densidad intra-específica (individuos/ha)			Densidad inter-específica (individuos/ha)		
		Dev.(%)	p	AIC	Dev.(%)	p	AIC	Dev.(%)	p	AIC	Dev.(%)	p	AIC
<i>A. alligator</i>	R	7,483	0,000	1098,580	8,601	0,000	1087,940	11,553	0,000	1059,900	5,640	0,000	1334,810
<i>A. latus</i>	LC	15,450	0,000	154,249	10,699	0,008	163,883	7,602	0,014	180,571	3,954	0,233	186,491
<i>B. atlantica</i>	LT	22,651	0,000	749,859	15,625	0,000	794,117	9,090	0,000	840,009	29,635	0,000	710,656
<i>B. elongata</i>	LT	24,651	0,000	229,289	44,086	0,000	200,912	81,481	0,000	155,577	30,769	0,000	212,822
<i>C. cylindricus</i>	LC	44,387	0,034	198,225	52,972	0,212	187,934	38,847	0,329	223,298	37,000	0,000	257,515
<i>C. nitens</i>	AL	59,154	0,000	218,517	17,708	0,000	292,963	65,384	0,013	245,313	95,454	0,016	241,612
<i>E. crosseanum</i>	AL	140,000	0,000	177,807	125,000	0,002	186,461	28,063	0,060	287,104	67,010	0,000	235,714
<i>N. acuta</i>	L	20,102	0,000	979,587	44,925	0,000	813,065	13,139	0,000	1006,118	7,190	0,000	1084,259
<i>P. spinicarpus</i>	LC	101,152	0,000	1929,879	56,089	0,000	2393,588	31,766	0,000	3588,180	21,439	0,000	4205,866

Tabla 2.11. Resultados de la modelación GAM entre el tamaño de los ejemplares (mm) y las variables predictoras de acuerdo al porcentaje de la devianza explicada por el modelo y el criterio AIC. Las celdas resaltadas muestran las variables que mejor predicen la modelación de las tallas de los organismos megabentonicos de fondos sedimentarios en el Caribe colombiano. Dev: devianza explicada por el modelo. AIC: criterio de información Akaike. R: radio mayor. LC: largo de caparazón. LT: largo de la testa. AL: altura de la concha. L: largo de las valvas.

Especie	Medida	Riqueza (número de especies)			Latitud (°)			Longitud (°)		
		Dev.(%)	p	AIC	Dev.(%)	p	AIC	Dev.(%)	p	AIC
<i>A. alligator</i>	R	6,685	0,000	17975,950	2,772	0,000	18561,720	6,400	0,000	17973,960
<i>A. latus</i>	LC	5,747	0,023	183,595	28,708	0,000	130,453	29,951	0,000	128,092
<i>B. atlantica</i>	LT	13,700	0,000	807,418	17,928	0,000	779,204	20,162	0,000	765,491
<i>B. elongata</i>	LT	42,458	0,000	196,804	70,700	0,000	172,051	63,414	0,000	178,463
<i>C. cylindricus</i>	LC	9,956	0,048	302,769	37,378	0,000	208,656	23,043	0,000	232,646
<i>C. nitens</i>	AL	100,000	0,000	242,017	70,351	0,000	203,902	65,365	0,075	209,670
<i>E. crosseanum</i>	AL	65,306	0,003	238,568	29,083	0,000	292,927	28,063	0,000	294,945
<i>N. acuta</i>	L	10,039	0,000	1057,230	37,125	0,000	940,961	39,873	0,000	922,294
<i>P. spinicarpus</i>	LC	15,203	0,000	4044,447	15,261	0,000	3282,573	15,984	0,000	3261,378

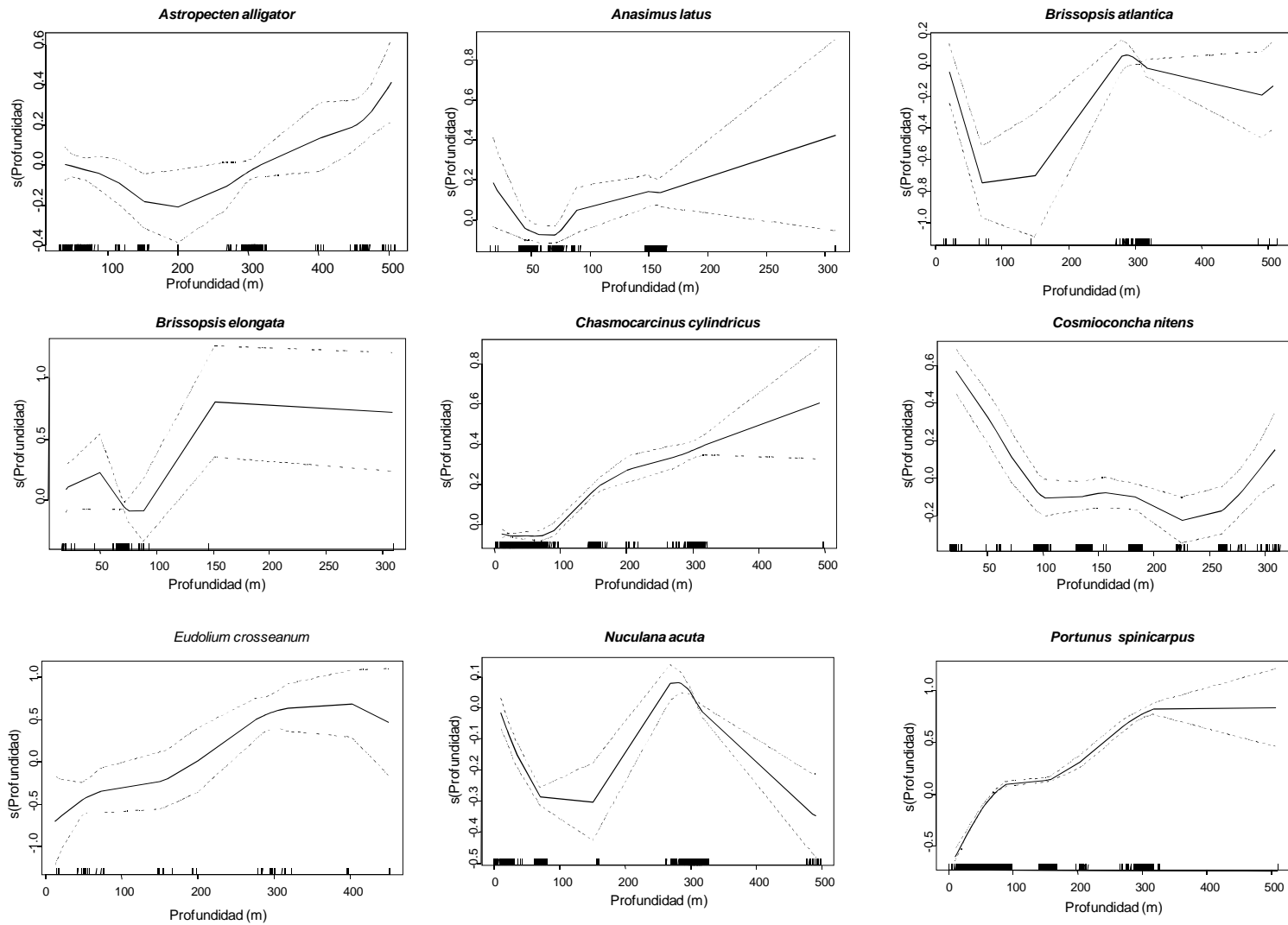


Figura 2.1 Resultados de la modelación GAM de las relaciones funcionales entre la talla de las especies y la profundidad. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza.

2.2.2 Relación talla - temperatura

En todas las especies se obtuvo una relación significativa entre la temperatura y la talla de los organismos (excepto con el crustáceo *Chasmocarcinus cylindricus*); y la temperatura fue una de los dos variables que mejor explicó los cambios de tamaño de las especies: *Astropecten alligator*, *C. cylindricus*, *Eudolium crosseanum*, *Nuculana acuta* y *Portunus spinicarpus* (Tabla 2.10 y Tabla 2.11). En seis especies (*A. alligator*, *Anasimus latus*, *Brissopsis elongata*, *C. cylindricus*, *E. crosseanum*, y *P. spinicarpus*) se dio un claro aumento de las dimensiones corporales de los individuos con la disminución de la temperatura en el gradiente de profundidad (Figura 2.2). La relación entre la talla de *B. atlantica* y la temperatura en términos generales fue inversa (aumento de tamaños con la disminución de la temperatura), pero alrededor de los 25°C se dio un incremento de tallas. En *Cosmioconcha nitens* los tamaños decrecieron con la temperatura entre 14° y 18°C, para después aumentar de 18° a 26 ° C. En el gradiente de temperatura *Nuculana acuta* presentó un decrecimiento de tallas de 30° a 25°C, después un incremento de 25° a 15°C y finalmente las dimensiones disminuyen marcadamente de 15 a 10°C.

2.2.3 Relación talla - densidad intra-específica

Chasmocarcinus cylindricus y *Eudolium crosseanum* no presentaron una relación significativa entre el tamaño de sus ejemplares y la densidad intra-específica, el resto de especies sí. La densidad intra-específica fue una de las dos variables que mejor explicó los cambios de talla para las especies *Astropecten alligator* y *Brissopsis elongata* (Tabla 2.10 y Tabla 2.11). En términos generales cinco especies mostraron una relación inversa entre la envergadura de los ejemplares y la densidad intra-específica, éstas fueron: *B. atlantica*, *C. cylindricus*, *E. crosseanum*, *Portunus spinicarpus* y *Nuculana acuta* (Figura 2.3). En *A. alligator* las tallas variaron con respecto a la densidad inter-específica, con cierta tendencia a disminuir frente al aumento de la densidad. Para el caso de *Anasimus latus*, los

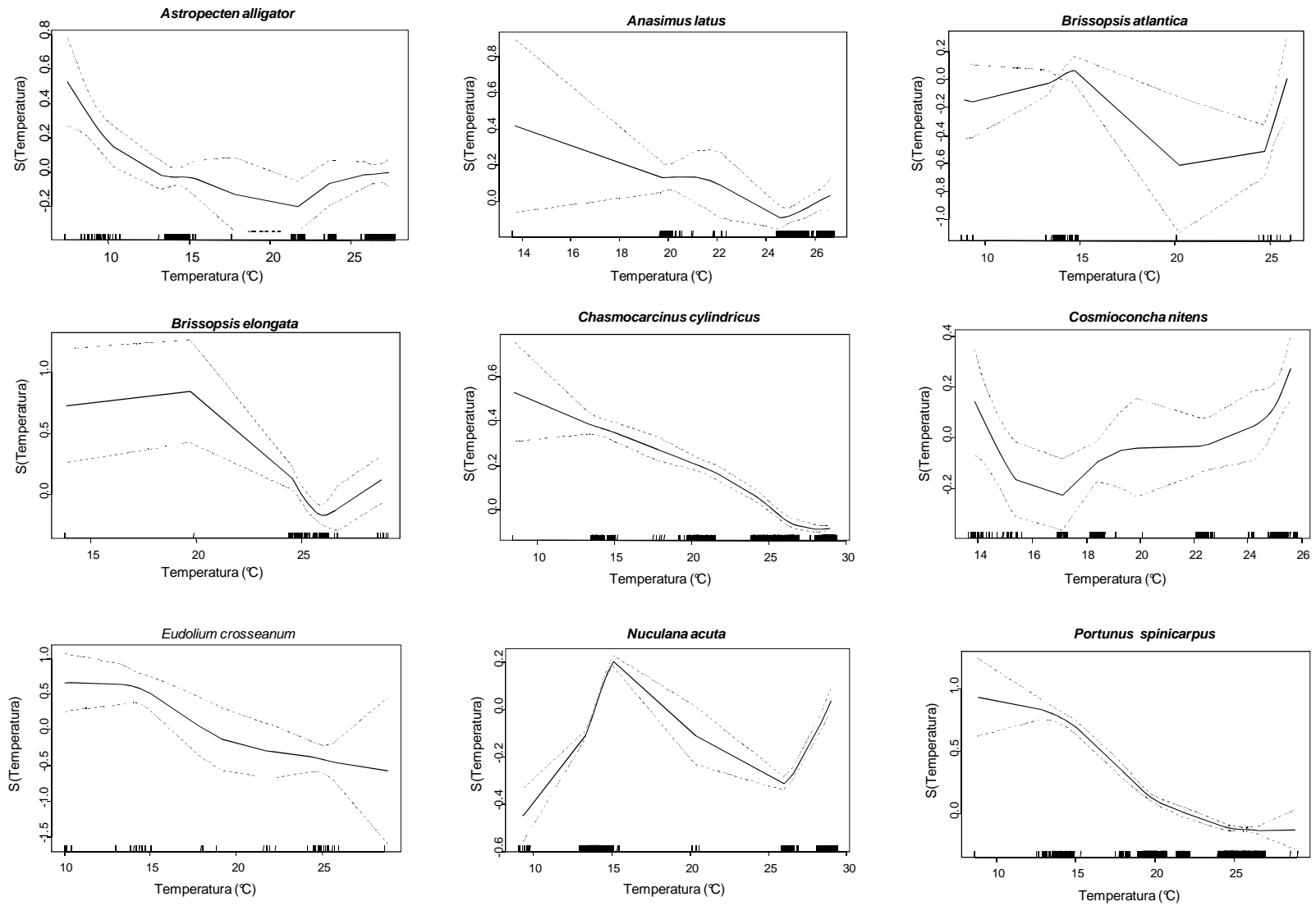


Figura 2.2 Resultados de la modelación GAM de las relaciones funcionales entre la talla de las especies y la temperatura. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza.

tamaños disminuyeron con respecto a la densidad intra-específica entre 10 y 40 individuos/ha, para aumentar nuevamente de 40 individuos/ha en adelante. En *Brissopsis elongata* se vio una merma en los tamaños hasta 20 individuos/ha, después un aumento suave hasta los 80 individuos/ha, para finalmente disminuir marcadamente hasta los 100 individuos/ha. La talla de la especie *Cosmioconcha nitens* disminuyó con la densidad intra-específica entre 0 y 20 individuos/ha; de 20 a 40 individuos/ha aumentó.

2.2.4 Relación talla - densidad inter-específica

Todas las especies, exceptuando a *Anasimus latus*, presentaron una relación significativa entre el tamaño de los individuos y la densidad inter-específica, y esta variable fue una de las dos que mejor explicaron los cambios de talla en *Brissopsis atlantica* y *Cosmioconcha nitens* (Tabla 2.10 y Tabla 2.11). Tres especies exhibieron una relación inversa entre la talla de los ejemplares y esta variable (*A. latus*, *Eudolium crosseanum* y *Portunus spinicarpus*), de tal manera que se observó una disminución de tamaños con el incremento de la densidad de organismos por unidad de área (Figura 2.4). En *Astropecten alligator* las tallas variaron con respecto a la densidad inter-específica, con cierta tendencia a disminuir frente al aumento de la densidad. *B. atlantica* presentó una notoria disminución en las tallas entre 0 y 1.000 individuos/ha, para luego aumentar los tamaños entre 1.000 y 2.000 individuos/ha, mientras que entre 2.000 y 3.000 individuos/ha las tallas se mantuvieron estables.

La relación entre tamaño y densidad inter-específica no fue clara para *Brissopsis elongata*. En *Chasmocarcinus cylindricus* se vio un leve pero progresivo aumento de las dimensiones corporales entre valores de densidad inter-específica de 0 y 2.000 individuos/ha, luego disminuyendo considerablemente un poco más allá de los 3.000 individuos/ha, para finalmente presentarse un abrupto aumento de tamaños hacia los 4.000 individuos/ha. *Cosmioconcha nitens* mostró aumento de talla entre 1.000 y 3.000 individuos/ha y luego una disminución de 3.000 a 3.500

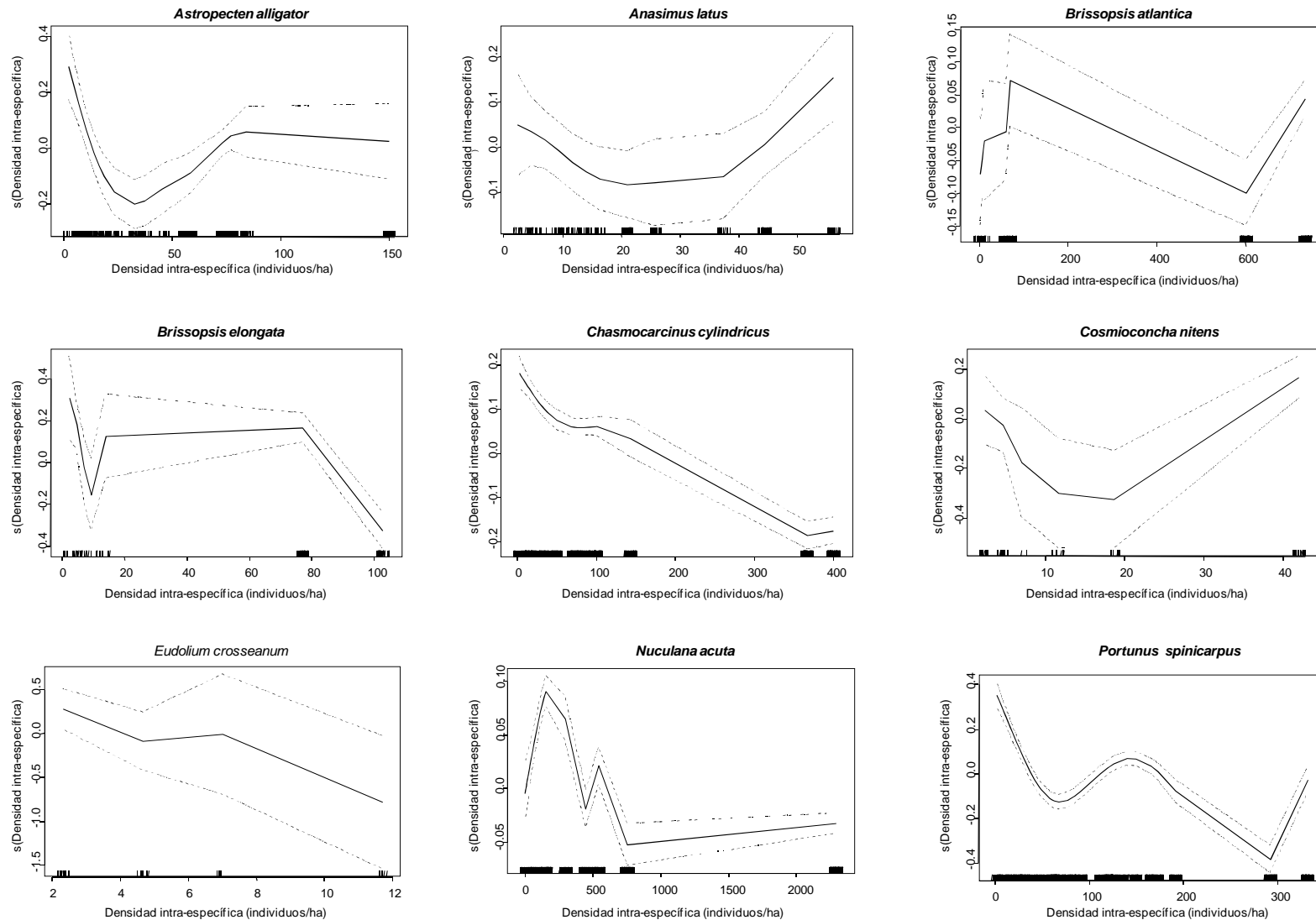


Figura 2.3 Resultados de la modelación GAM de las relaciones funcionales entre la talla de las especies y la densidad intra-especifica. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza.

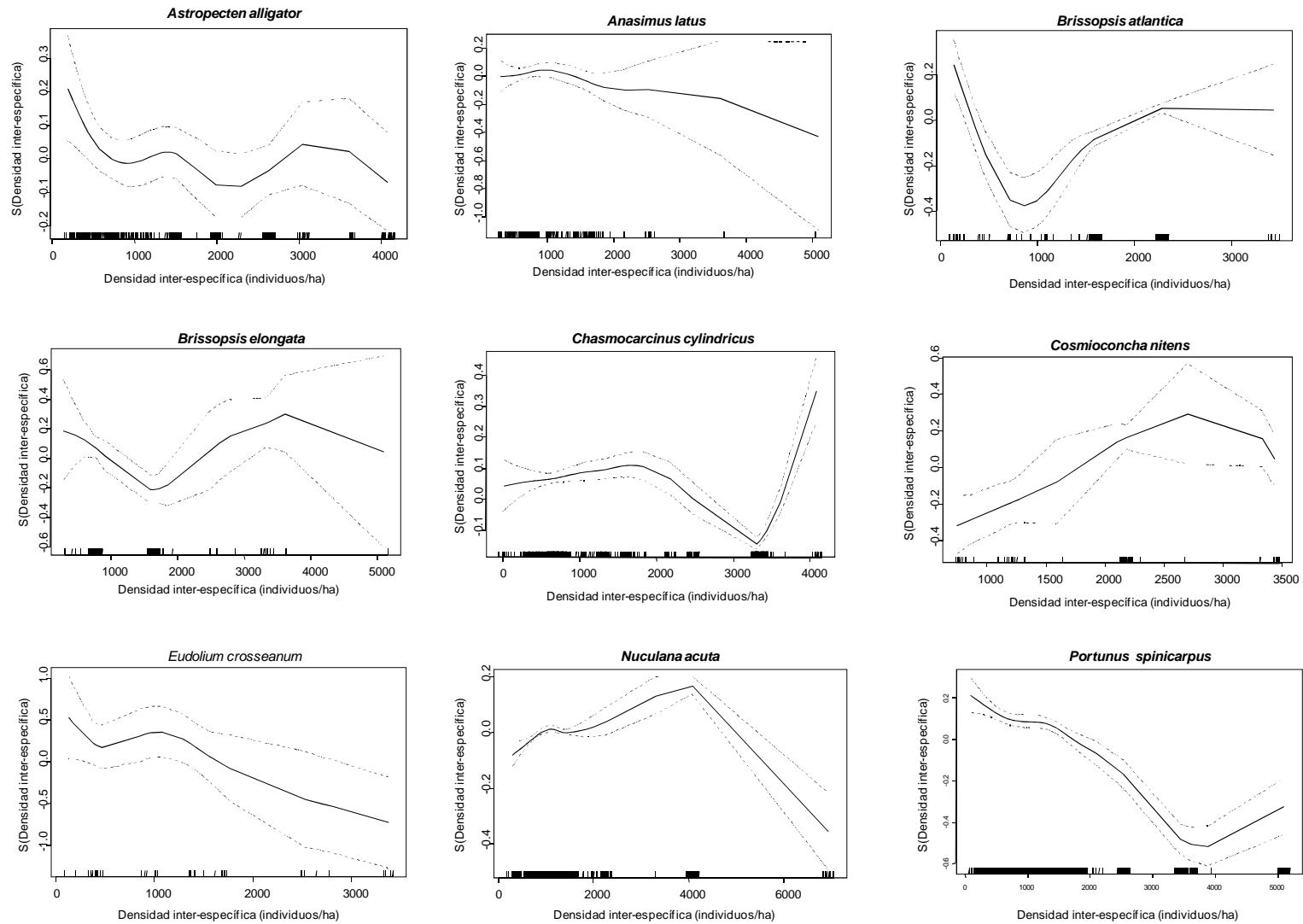


Figura 2.4 Resultados de la modelación GAM de las relaciones funcionales entre la talla de las especies y la densidad inter-especifica. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza.

individuos/ha. En *Nuculana acuta*, con la densidad inter-específica se dio un incremento de tallas hasta los 4.000 individuos/ha; de 4.000 a 6.000 individuos/ha los tamaños decrecieron hasta ser menores que las dimensiones registradas con los valores más bajos de densidad (Figura 2.4).

2.2.5 Relación talla - riqueza

Las nueve especies estudiadas presentaron una relación significativa entre las dimensiones de sus ejemplares y la riqueza (pero *Chasmocarcinus cylindricus* tuvo un valor de significancia marginal). Esta variable fue la que mejor explicó los cambios de talla de *Cosmioconcha nitens* (Tabla 2.10 y Tabla 2.11). Las especies *Anasimus latus*, *Eudolium croseanum* y *Portunus spinicarpus* mostraron una tendencia a la disminución del tamaño de los ejemplares con el incremento del número de especies acompañantes. Las dimensiones de *Astropecten alligator* fueron menores alrededor de una riqueza de 60 especies. Para *Brissopsis atlantica* la relación con la riqueza de especies se dio así: leve aumento de tallas de 20 a 40 especies, disminución de 40 a 80 especies y un nuevo incremento de tamaño de 80 a 100 especies. La relación entre el tamaño y la riqueza en *B. elongata* muestra cierta tendencia a ser inversa. Para *C. cylindricus* la asociación entre la talla y la riqueza presentó un aumento de 0 a 50 especies, seguida por una disminución hasta las 100 especies, donde se presentó un leve incremento de las dimensiones hasta llegar a 150 especies (Figura 2.5).

2.2.6 Relación talla - latitud

Todas la especies mostraron una asociación significativa con la latitud, y esta variable fue una de las dos que mejor explicaron las variaciones de tamaño de *Anasimus latus* y *Brissopsis elongata* (Tabla 2.10 y Tabla 2.11). La talla en *Astropecten alligator* no mostró grandes cambios en el gradiente latitudinal y los mayores valores se presentaron en los extremos del mismo. En *A. latus* se

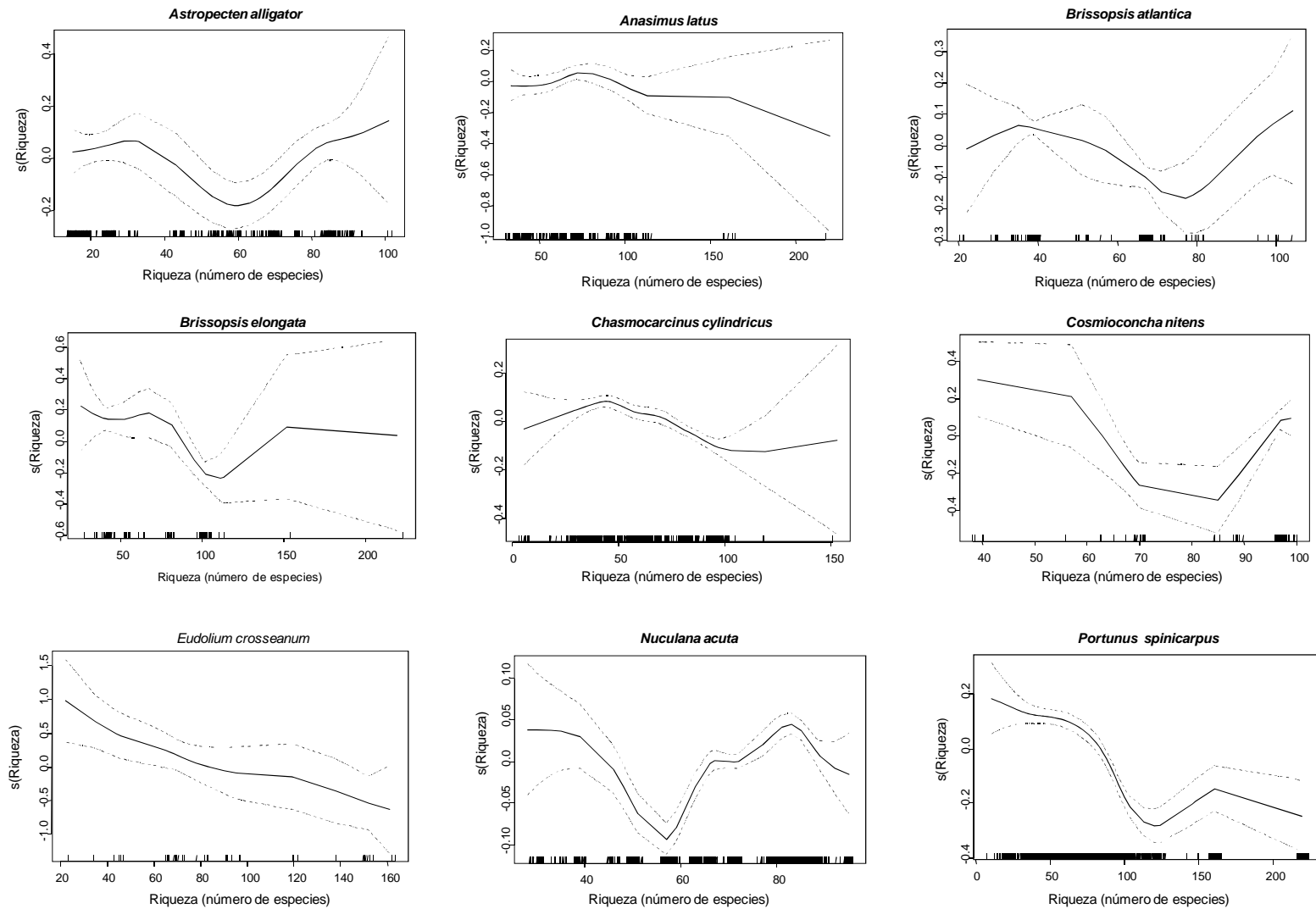


Figura 2.5 Resultados de la modelación GAM de las relaciones funcionales entre la talla de las especies y la riqueza (número de especies). Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza.

observó un decrecimiento de los tamaños más o menos continuo (con algunos altibajos), desde antes de los 9° hasta los 12°. En el gradiente latitudinal *Brissopsis atlantica* presentó una disminución de talla más o menos constante desde los 9° hasta cerca de los 11°, aumentando nuevamente hasta más allá de los 12°. En *B. elongata* se dio una tendencia al aumento en la talla de los ejemplares en el gradiente latitudinal, pero con una disminución entre los 11° y 12°. En *Chasmocarcinus cylindricus* se reflejó un detrimento en los tamaños más o menos entre 8° y 9°, para después presentar un notorio aumento hacia los 12°. *Cosmioconcha nitens* mostró un claro incremento de tallas latitudinalmente de 10° a 12,5°. El tamaño de *Eudolium crosseanum* disminuyó de 9° a 10° de latitud, luego aumentó de 10° hasta cerca de los 12°, decreciendo nuevamente después de este último punto. Latitudinalmente *Nuculana acuta* evidenció una marcada disminución de tallas hacia los 10°. En *Portunus spinicarpus* se presentó un decrecimiento relativamente continuo de tamaño desde antes de los 9° hasta después de los 12° (Figura 2.6).

2.2.7 Relación talla - longitud

Todas las especies excepto *Cosmioconcha nitens* tuvieron una relación significativa entre la talla y la variable longitud, y esta fue una de las dos variables que mejor explicaron los cambios de tamaño en *Anasimus latus* (Tabla 2.10 y Tabla 2.11). Las especies *Astropecten alligator*, *A. latus*, *Brissopsis atlantica*, *B. elongata*, *Chasmocarcinus cylindricus* y *Nuculana acuta* presentaron una marcada disminución de dimensiones corporales alrededor de los 75° y 74°, seguido por un incremento hacia los 72°. *C. nitens* presentó aumento de tamaños longitudinalmente de 76° a 71°. Las tallas de *Eudolium crosseanum* no variaron tanto, presentando las mayores dimensiones antes de los 76° y las menores después de los 72°. *Portunus spinicarpus* presentó una disminución relativamente constante de tamaños desde los 77° hasta los 71° (Figura 2.7).

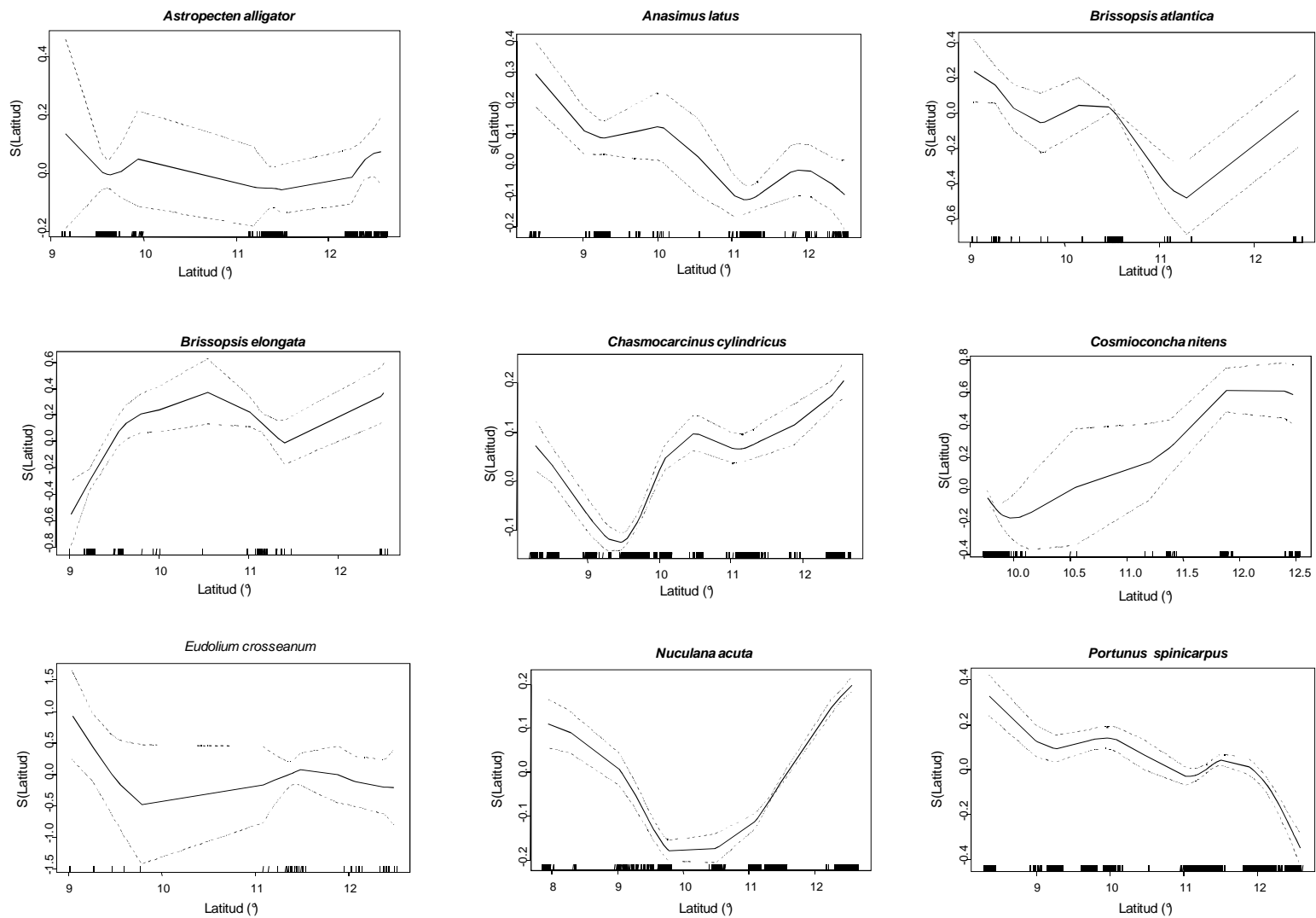


Figura 2.6. Resultados de la modelación GAM de las relaciones funcionales entre la talla de las especies y la latitud. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza.

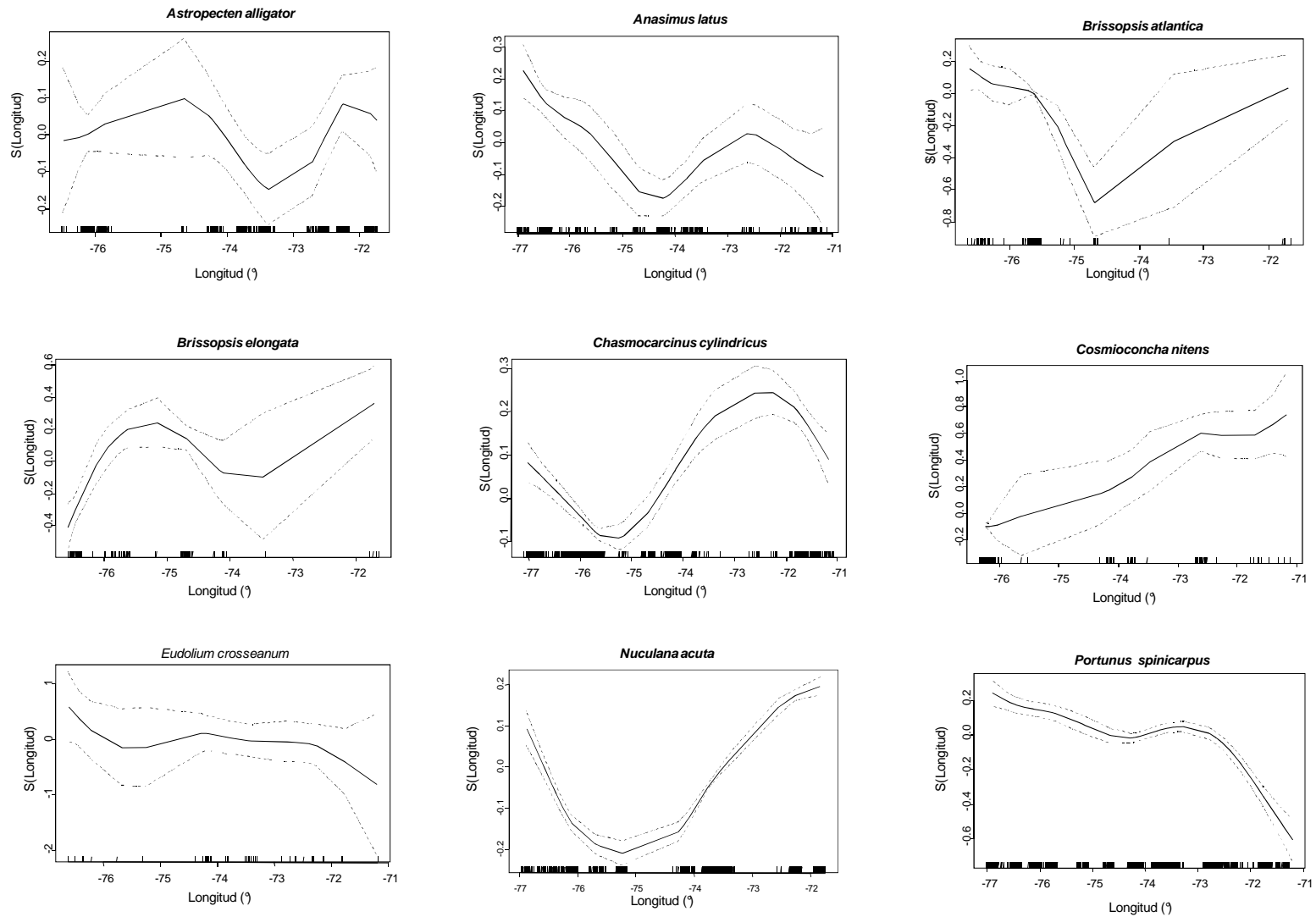


Figura 2.7 Resultados de la modelación GAM de las relaciones funcionales entre la talla de las especies y la longitud. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza.

3. DISCUSIÓN DE RESULTADOS

Seis de las especies estudiadas (*Astropecten alligator*, *Anasimus latus*, *Brissopsis elongata*, *Chasmocarcinus cylindricus*, *Eudolium crosseanum*, *Portunus spinicarpus*) presentaron una tendencia al incremento de la talla con el aumento de la profundidad y con la consecuente disminución de temperatura en el perfil batimétrico. Estos resultados son contrarios a la que ha sido considerada por muchos autores como la característica más sobresaliente de los invertebrados marinos en el ámbito batimétrico, que es la disminución en tamaño a medida que aumenta la profundidad (Mare, 1942; Jones, 1956; Rowe y Menzel, 1971; Hessler, 1974; Thiel, 1975; Gage, 1978; Soetaert y Heip, 1989; Gage y Tyler, 1991; Warwick y Clarke, 1996; Rex *et al.*, 1999); y tampoco reflejan lo planteado en los modelos teóricos de talla óptima, que predicen un decrecimiento en el tamaño de los organismos con el incremento de la profundidad (Sebens, 1982; 1987).

Dichos modelos se basan en las funciones toma, costo y excedente. La talla óptima se alcanza al presentarse la mayor diferencia entre toma y costo, quedando así más energía disponible para reproducción y/o crecimiento. Cuando toda la energía excedente es invertida en crecimiento, se alcanza la talla máxima (Figura 3.1). Los modelos de talla óptima desarrollados para invertebrados marinos indican un decrecimiento del tamaño de los individuos con la profundidad (Sebens, 1982; 1987) debido al bien documentado fenómeno de disminución de la oferta de alimento hacia zonas profundas (Sanders y Hessler, 1969; Hessler, 1974; Parsons *et al.*, 1977; Shirayama, 1983; Lampitt *et al.*, 1986; Hoey *et al.*, 2004), que reduce la toma y aumenta el costo de las funciones de alimentación con la profundidad, quedando menos energía disponible para crecimiento (Sebens, 1987).

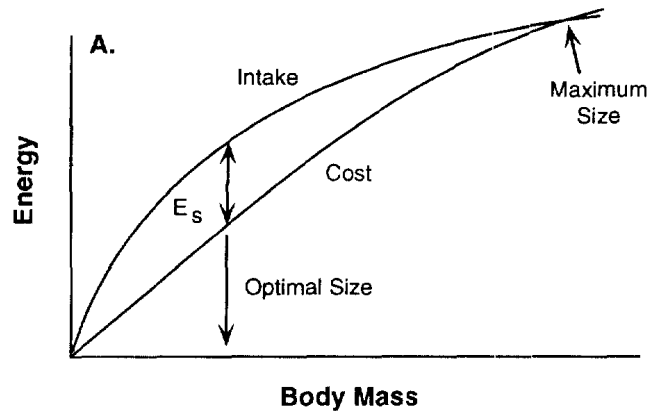


Figura 3.1. Modelo de talla óptima de Sebens (1982, 1987) aplicado a organismos de mar profundo. Energy= energía, body mass= masa corporal, E_s = energía excedente, intake= toma, cost= costo, optimal size= talla óptima, maximum size= talla máxima (tomado de Rex y Etter, 1998).

A pesar de lo planteado en dichos modelos y acorde al resultado exhibido por las seis especies mencionadas al principio de este capítulo, la disminución en la oferta de alimento con la profundidad podría inducir a tamaños grandes, ya que organismos de mayor talla (incluyendo los de mar profundo) son metabólicamente más eficientes por unidad de masa; así, el costo energético para mantener una biomasa dada es menor que el requerido por organismos pequeños para mantener la misma biomasa (Peters, 1983; Mahaut *et al.*, 1995; Rex y Etter, 1998; Rex *et al.*, 1999); de esta manera los ejemplares de mayores dimensiones pueden maximizar el aprovechamiento de los escasos nutrientes en zonas profundas.

Además los ejemplares de mayor envergadura suelen ser menos vulnerables a la depredación, pueden abarcar áreas más extensas para la consecución de alimento (Woodward *et al.*, 2005), y acceder a un espectro más amplio de ítems alimentarios, proporcionándoles una ventaja competitiva sobre organismos más pequeños. Gage y Tayler (1991) indican que el aumento de masa corporal es una adaptación ante la depredación especialmente importante para especies epifaunales de movimiento lento. Es posible que la tendencia al incremento de tallas en el gradiente batimétrico exhibido por las especies *Astropecten alligator*, *Brissopsis elongata*, y *Eudolium crosseanum* en este estudio, esté relacionada o

se deba al menos parcialmente a la estrategia adaptativa mencionada, ya que las tres se caracterizan por mostrar escasa movilidad (Marshall, 1992; Vázquez-Bader *et al.*, 2008; Zulliger y Lessios, 2010).

Por otra parte, la tendencia más marcada de incremento de la envergadura corporal con el aumento de la profundidad y la disminución de la temperatura, fue exhibida por los crustáceos Brachyura, *Chasmocarcinus cylindricus* y *Portunus spinicarpus* (Figura 2.1Figura 2.2). Algunos crustáceos oportunistas que consiguen su alimento buscando y escarbando en el sedimento, desarrollan grandes dimensiones corporales en zonas profundas como una estrategia alimentaria relacionada con la necesidad de lograr una alta movilidad para localizar fuentes de comida, que son más dispersas a mayores profundidades (Billett *et al.*, 1983; Gage y Tayler, 1991; Hoey *et al.*, 2004). Hay que resaltar que de todas las especies escogidas para este estudio, los crustáceos Brachyura se destacan por ser los organismos que cuentan con mayor capacidad de desplazamiento (Melo, 1996); especialmente *P. spinicarpus* se caracteriza por presentar el último par de apéndices caminadores transformados en forma de “remo”, permitiéndole trasladarse más eficazmente que otras especies (Williams, 1984). Fierro (2004) estudió los principales aspectos biológicos de los crustáceos de los géneros *Agononida*, *Munida* y *Munidopsis* en el Caribe colombiano, con resultados que respaldan lo encontrado en el presente estudio, ya que en el gradiente batimétrico los individuos más grandes fueron capturados a mayores profundidades.

De acuerdo a los resultados, la temperatura puede ejercer un efecto importante en la determinación de las dimensiones de los invertebrados estudiados, ya que para seis especies (*Astropecten alligator*, *Anasimus latus*, *Brissopsis elongata*, *Chasmocarcinus cylindricus*, *Eudolium crosseanum* y *Portunus spinicarpus*) fue una de las variables predictoras que mejor explicó los cambios de tamaño observados. La temperatura tiene un rol crucial en la determinación de las tallas los invertebrados marinos (y de los organismos poikiloterms en general) ya que la tasa metabólica varía con (Tabla 2.10 y Tabla 2.11) la temperatura; así, un

aumento de 10°C dobla el “costo” metabólico (ley de Van Hoff) quedando menos energía disponible para que los individuos crezcan y se reproduzcan (Sebens, 1987). Teniendo en cuenta que todas las especies que mostraron un incremento de las dimensiones corporales con la disminución de la temperatura, se distribuyeron en ámbitos batimétricos que superaron 10°C de diferencia entre zonas someras (alrededor de los 10 m de profundidad) y profundas (hasta 500 m), es posible que el aumento de tamaños se deba (al menos parcialmente) a la merma del “costo” metabólico por la disminución de temperatura en zonas más profundas, quedando así más energía disponible para que estos organismos crezcan.

Dichos resultados son afines con los de otros estudios, ya que inclusive variaciones mínimas en temperatura entre hábitats pueden propiciar notorias diferencias en los tamaños máximos observados, tasas de crecimiento y distribución de frecuencia de tallas de las poblaciones de invertebrados marinos (Atkinson y Sibly, 1997). Se ha documentado que el tamaño de muchos poikilotermos puede ser incrementado experimentalmente sometiendo a los ejemplares a bajas temperaturas. O’Dea *et al.* (2007) estimaron que una disminución de tan solo 1°C, tanto en condiciones controladas como en el medio natural, puede causar un aumento del 5 % del tamaño del briozoo *Cupuladria exfragminis*. En diferentes ambientes terrestres y marinos se ha encontrado que los animales tienden a ser de mayor talla en los hábitats más fríos o en las partes más frías de su ámbito geográfico, probablemente como una adaptación para la retención de calor y conservación de la energía, patrón que ha sido llamado por algunos autores “la regla temperatura-talla” (en inglés “the temperature–size rule”) (Gage y Tayler, 1991; Atkinson, 1994; Angilletta y Dunham, 2003).

A diferencia de las especies mencionadas hasta aquí, el molusco *Cosmioconcha nitens* exhibió una tendencia general hacia la disminución de la talla con la profundidad (hasta aproximadamente 250 m, aunque de 250 a 300 m los tamaños aumentaron nuevamente) y no mostró un patrón de cambio de talla claro con la

temperatura (Figura 2.1Figura 2.2). Es posible que esta variación de tamaño esté relacionada con una estrategia alimentaria, ya que en otros moluscos como los del género *Microgloma*, la aparente tendencia hacia la miniaturización ha sido atribuida a una intensa selección natural para responder a la escasez de partículas de alimento en los sedimentos de mar profundo, permitiéndole al animal una selección más minuciosa de partículas de gran valor nutricional. Debido a que estos individuos son macrófagos, tienen la capacidad de “evaluar” cada partícula potencial de alimento encontrada antes de ser ingerida (Jablonski y Lutz, 1983; Gage y Tyler, 1991).

Las dos especies restantes, *Brissopsis atlantica* y *Nucula acuta* no mostraron un patrón de variación de tamaño muy claro con respecto a los gradientes de temperatura y profundidad (aunque en *B. atlantica* se alcanza notar cierta tendencia general a aumentar su talla con el aumento de profundidad y disminución de temperatura (Figura 2.1 y Figura 2.2). Este resultado puede deberse a que otras variables diferentes a la profundidad y la temperatura pueden estar influyendo en la determinación de la talla de estas especies. De hecho, la densidad inter-específica fue el modelo que mejor explicó los cambios de dimensiones de *B. atlantica*, y la longitud resultó ser la segunda variable predictora más importante para *N. acuta* (Tabla 2.10 y Tabla 2.11). Las relaciones de las dimensiones corporales con dichas variables se discuten adelante.

Cinco especies mostraron, en términos generales, una tendencia a la disminución de sus tamaños con el incremento de la densidad intra-específica (*Brissopsis atlantica*, *Chasmocarcinus cylindricus*, *Eudolium crosseanum*, *Portunus spinicarpus* y *Nuculana acuta*), y tres (*Anasimus latus*, *E. crosseanum* y *P. spinicarpus*) con el aumento de la densidad inter-específica; en el resto de especies no se vieron tendencias definidas con respecto a estas dos variables. En muchos ecosistemas terrestres y dulceacuícolas se ha registrado que con el aumento de la abundancia de individuos, reiteradamente se encuentran más

ejemplares pequeños que grandes (May, 1988; Woodward y Hildrew, 2002; Reuman y Cohen, 2004; Woodward *et al.*, 2005).

En zonas marinas someras generalmente también se presenta una relación inversa entre talla y densidad. Por ejemplo, el molusco *Navanax inermis* crece más lentamente en sitios con alta densidad intra-específica, probablemente debido a la disminución de alimento (Paine, 1965). Los asteroideos de aguas poco profundas alcanzan tamaños mucho más grandes en poblaciones con baja densidad, por una menor competencia por presas (Paine, 1976). Otro molusco, *Acmaea scabra* también presenta patrones de talla similares a los anteriores, con respecto a la densidad (Sutherland, 1970). Como los mencionados, existe un número importante de estudios sobre diferentes grupos de invertebrados marinos de aguas someras, en los que se registra una relación inversa entre la talla de los ejemplares y los niveles de densidad (Sebens, 1987).

A pesar de lo anterior, en los resultados de este trabajo no se ve reflejada muy claramente la relación inversa entre densidad y talla citada arriba, pero esto es consecuente con los hallazgos de estudios de mar profundo que indican que a diferencia de lo que se observa en zonas someras, hacia aguas profundas del océano la relación entre talla y densidad no es muy evidente, a pesar que se presenta un notorio decrecimiento de la densidad de individuos bentónicos con la profundidad (debido a la disminución en la oferta de alimento hacia zonas profundas) (Abele, 1974; Rex, 1981; Filatova, 1982; Rowe, 1983; Tietjen *et al.*, 1989), se ha observado que las tallas promedio de los individuos puede decrecer, aumentar, o no cambiar, a pesar de la disminución paulatina de la abundancia de organismos en el perfil batimétrico (Rex y Etter, 1998).

De otra parte, un estudio que abarcó 14 comunidades animales terrestres y acuáticas, demostró que la relación entre abundancia poblacional y talla corporal no es muy clara; que la talla es un predictor muy pobre de la abundancia de individuos; y que la abundancia de la mayoría de especies en los ensamblajes

aparentemente no es limitada por requerimientos energéticos (Blackburn *et al.*, 1993).

Tampoco se observó una relación muy clara entre la riqueza (número de especies) y las dimensiones corporales de las especies estudiadas. Tres de ellas (*Anasimus latus*, *Eudolium croseanum*, *Portunus spinicarpus*) mostraron una tendencia a la disminución del tamaño de los ejemplares con el incremento del número de especies acompañantes. La relación entre la talla y la riqueza ha sido más estudiada en ambientes terrestres que en marinos; según May (1988) en general los animales terrestres muestran una relación negativa entre la talla y la riqueza, principalmente por el agotamiento de recursos que se puede dar al aumentar la cantidad de especies presentes en una misma área. Sin embargo otros autores consideran que no se presenta ninguna relación discernible entre el tamaño corporal y la riqueza, pero indican que con el aumento del número de especies en un sitio determinado, las especies pequeñas tienen más competidores y predadores potenciales (Schmid-Araya, 2002).

En los ambientes marinos la relación entre talla y riqueza puede darse de diferentes maneras. Warwick (1984) estudió varias comunidades bentónicas de meiofauna y macrofauna, encontrando que la distribución de las categorías de tallas contra el número de especies, exhibían una distribución normal, con la mayoría de especies en las categorías intermedias de tamaño. Resultados similares fueron obtenidos por Fenchel (1993) en diferentes taxones de aguas danesas. Por su parte, Warwick y Clarke (1996) estudiaron los ensamblajes macrobentónicos de la plataforma continental europea, encontrando también más especies de talla intermedia que de talla pequeña y grande; sin embargo los autores concluyen que sus resultados en términos generales se ajustan a los patrones establecidos para gremios de animales terrestres.

De otra parte, Rex y Etter (1998) en su estudio sobre gasterópodos de mar profundo al oeste del Atlántico Norte, encontraron que el aumento en tamaño de

los ejemplares con la profundidad, era acompañado por una disminución en la riqueza; y sugieren que la baja oferta de alimento en zonas profundas no permite la coexistencia de muchas especies grandes. Lo anterior es consecuente con lo encontrado en el presente estudio ya que las tres especies que mostraron una relación negativa entre la talla y la riqueza también presentaron un aumento de envergadura corporal con el incremento de la profundidad; así que probablemente la disminución de comida hacia zonas profundas impide que muchas especies grandes convivan. Además la teoría alométrica indica que los organismos de más tamaño generan una mayor demanda energética total en el ambiente que los organismos pequeños (McMahon, 1973); y la hipótesis de “la riqueza de especies dependiente de la energía” dice que el número de especies que puede coexistir en una zona, es limitado por la disponibilidad de energía, y los procesos que unen diversidad y energía pueden ser indirectos (Macpherson, 2002). En ecosistemas terrestres, la hipótesis de energía de Wright (1983), indica que el principal factor que controla los patrones de riqueza de especies de muchos taxones de plantas y animales es la oferta energética. Fraser y Currie (1996) demostraron que la relación riqueza de especies-energía también aplicaba a los corales, y que la temperatura anual del océano fue el mejor predictor de la riqueza regional (Gray, 2002).

Al analizar el comportamiento de las dimensiones corporales de las especies estudiadas en el ámbito geográfico, se hizo evidente una marcada disminución de tallas en la mitad del Caribe colombiano, que se observó principalmente en *Astropecten alligator*, *Anasimus latus*, *Brissopsis atlantica*, *B. elongata*, *Chasmocarcinus cylindricus* y *Nuculana acuta*. Este decrecimiento de tamaños se presentó específicamente hacia la desembocadura del río Magdalena; este río produce grandes cambios físicos-químicos en el ambiente marino que pueden estar relacionados con que las menores tallas de los invertebrados estudiados se presenten en su área de influencia.

El río Magdalena tiene un caudal promedio de 650 m³/s, y el efecto de ese gran volumen de agua sobre la salinidad es importante (Márquez, 1982), además cerca a la desembocadura se presentan fuertes corrientes (turbiditas), inestabilidad del fondo y gran transporte de sedimentos (aproximadamente una tonelada por segundo) (ARCOS-1, 2000), lo que puede impedir o limitar el establecimiento y normal desarrollo de algunas especies de invertebrados. La pluma del Magdalena acarrea aproximadamente 125 millones de m³ de sedimentos al año, razón por la cual, las aguas del sector permanecen turbias (Molina *et al.*, 1996). A pesar de que el Magdalena es considerado una fuente de fertilización de las aguas marinas de la región (Blanco, 1988) debido a la turbidez que causa, el área de influencia de su desembocadura es la zona con menos productividad primaria planctónica de toda la costa norte de Sur América (Márquez, 1982) y ésta puede ser la principal causa de que las menores dimensiones corporales de las especies estudiadas se hayan presentado en este sector, ya que normalmente el tamaño alcanzado por los organismos bentónicos depende de los nutrientes que son generados en la superficie por los productores primarios y que luego son transportados hacia el fondo marino.

De otra parte, hacia el norte de la desembocadura del río Magdalena se detectó un marcado aumento de tamaños (aproximadamente entre los 74° y 71° de longitud y 11° y 13° de latitud) en siete de las nueve especies estudiadas (*Astropecten alligator*, *Anasimus latus*, *Brissopsis atlantica*, *B. elongata*, *Chasmocarcinus cylindricus*, *Cosmioconcha nitens*, *Nuculana acuta*); lo que puede estar relacionado con los eventos de surgencia que se presentan en la parte norte del Caribe colombiano.

Con base en análisis históricos de corrientes, temperaturas superficiales y profundidades de la termoclina, se ha definido que el área de surgencia significativa se extiende desde Punta Gallinas (71° 39' W) a lo largo de la costa hasta los 75° W (Bula, 1977). En esta área se produce el ascenso vertical de masas de aguas profundas, frías y cargadas de nutrientes, propiciando una mayor

productividad planctónica superficial (Álvarez-León, *et al.*, 1995). En diferentes áreas con eventos de surgencia alrededor del planeta, se ha documentado que la productividad superficial conduce a incrementar la abundancia y biomasa de los organismos bentónicos (Gage y Tayler, 1991; Lavaleye *et al.*, 2002). Este mismo comportamiento se presenta en el norte del Caribe colombiano, ya que diferentes autores indican que la surgencia aumenta la riqueza biológica, dando lugar a capturas de más peso individual total, mayor talla y mejor estado de bienestar de los organismos capturados (Álvarez-León, *et al.*, 1995; Botero y Álvarez-León, 2000; Criales-Hernández, 2004).

Además el aumento paulatino de tamaños exhibido por las especies mencionadas, desde cerca de los 74° hasta más o menos los 71° de longitud, puede ser consecuencia de la estacionalidad y magnitud de los eventos de surgencia, ya que en los alrededores de la ciudad de Santa Marta la surgencia se limita a los meses bajo influencia de los vientos Alisios del norte que ocurren entre diciembre y marzo (Franco, 2005), mientras que en La Guajira la surgencia se presenta durante todo el año (aunque principalmente entre diciembre y marzo) y con mayor intensidad, además parece ser incrementada debido al transporte de nutrientes por el traslado de arenas vía eólica del desierto al mar, y por nutrientes provenientes de Lago de Maracaibo (Andrade y Barton, 2005).

4. CONCLUSIONES

La temperatura y la profundidad fueron las variables que mejor explicaron los cambios de talla exhibidos por las especies estudiadas; en la mayoría se presentó una tendencia al aumento de las dimensiones corporales con la disminución de la temperatura en el perfil batimétrico.

Todas las especies que mostraron un incremento de las dimensiones corporales con la disminución de la temperatura, abarcaron ámbitos batimétricos que superaron los 10°C de diferencia entre zonas someras y profundas, siendo consecuente con la ley de Van Hoff que indica que un aumento de 10°C dobla el “costo” metabólico, entonces una disminución de la misma magnitud o mayor, causaría una merma del “costo” metabólico dejando más energía disponible para que los organismos crezcan y se reproduzcan.

Esta tendencia también se ajusta a “la regla temperatura-talla” (en inglés “the temperature–size rule”), la cual demuestra que tanto en ecosistemas terrestres como en marinos los animales tienden a ser de mayor tamaño en las partes más frías de su ámbito geográfico como una adaptación para la retención de calor y conservación de la energía.

Sin embargo, la tendencia al aumento de tallas con la profundidad es contraria a lo indicado por los modelos teóricos de talla óptima, que predicen un decrecimiento del tamaño de los organismos con el incremento de la profundidad, debido básicamente a la disminución paulatina de la oferta de alimento que se presenta hacia zonas profundas del océano.

Es posible que la disminución de nutrientes con la profundidad favorezca tamaños grandes, ya que los organismos de mayor talla son metabólicamente más eficientes por unidad de masa que los pequeños, maximizando el

aprovechamiento de recursos en zonas profundas. Además los ejemplares grandes pueden ser menos vulnerables a la depredación, abarcar áreas más extensas para conseguir alimento y acceder a un espectro más amplio de ítems alimentarios.

La relación entre la densidad de individuos y la talla no fue clara, sin embargo algunas especies mostraron una relación inversa. En ambientes terrestres, dulceacuícolas y marinos someros, se ha documentado que con el aumento de la abundancia los individuos suelen ser más pequeños y viceversa, pero acorde a lo hallado aquí, otros estudios indican que en zonas profundas del océano la relación entre talla y densidad no es muy evidente a pesar de que se presenta un marcado decrecimiento de la densidad de individuos bentónicos en el gradiente batimétrico.

Tampoco se presentó una relación muy clara entre la riqueza de especies y los tamaños de los ejemplares estudiados, solamente *Anasimus latus*, *Eudolium croseanum* y *Portunus spinicarpus*, mostraron una tendencia a la disminución del tamaño de sus ejemplares con el incremento del número de especies. En ecosistemas terrestres se ha registrado una relación inversa entre estas dos variables, pero en ambientes marinos las tendencias encontradas en diferentes estudios varían, por lo que persiste la necesidad de más investigación para esclarecer dicha relación.

En el ámbito geográfico las menores tallas se presentaron en el área de influencia de la desembocadura del río Magdalena, posiblemente como consecuencia de los cambios propiciados por las aguas del río, como son: disminución de la salinidad, formación de fuertes corrientes, inestabilidad del fondo y la entrada de grandes cantidades de sedimentos. Los sedimentos generan alta turbidez que hace que la producción planctónica superficial en el área sea muy baja y como consecuencia el transporte de nutrientes desde la superficie hacia el fondo marino debe ser pobre, limitando el crecimiento de los organismos bentónicos.

Hacia el norte de la desembocadura del río Magdalena se presentó un notorio aumento de tallas que puede estar relacionado con los eventos de surgencia que ocurren en ese sector del Caribe colombiano. El incremento paulatino de tamaños desde las coordenadas correspondientes a los alrededores de Santa Marta hacia la península de La Guajira, pueden ser consecuencia de la estacionalidad e intensidad de las surgencias, ya que en inmediaciones de Santa Marta la surgencia solo se presenta estacionalmente de diciembre a marzo, mientras que en La Guajira se da durante todo el año (pero es más fuerte también entre diciembre y marzo), con mayor intensidad y el núcleo de afloramiento máximo se localiza al oeste de la península.

BIBLIOGRAFÍA

- Abele, L.G. 1974. Species diversity of decapod crustaceans in marine habitats. *Ecology*, 55: 156-161.
- Agenbag, J.J., Richardson, A.J. Demarcq, H., Fréon, P., Weeks, S. y F.A. Shillington. 2003. Estimating environmental preferences of South African pelagic fish species using catch size and remote sensing data. *Progress in Oceanography*, 59: 275-300.
- Álvarez-León, L., Aguilera-Quiñones, J., Andrade-Amaya, C.A. y P. Novak. 1995. Caracterización general de la zona de surgencia en La Guajira colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 19 (75): 679-694.
- Andrade, C.A., y E.D. Barton. 2005. The Guajira upwelling system. *Continental Shelf Research*. 25: 1003–1022.
- Angilletta, M.J. y A.E. Dunham. 2003. The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *American Naturalist*, 162, 332–342.
- ARCOS-1, ISA, CIOH. 2000. Estudio de impacto ambiental del proyecto de cable submarino de fibra óptica ARCOS-1. EIA. 380 p.
- Atkinson, D. 1994. Temperature and organism size – a biological law for ectotherms. *Advances in Ecological Research*, 25: 1–58.
- Atkinson, D. y R.M. Sibly. 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 235–239.
- Billet, D.S., Lampitt, R.S., Rice, A.L. y R.F. Mantoura. 1983. Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos. *Nature*, 302: 520-522.
- Blackburn, T.M., Brown, V.K., Doube, B.M., Greenwood, J.J., Lawton J.H. y N.E. Stork. 1993. The relationship between abundance and body size in natural animal assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 62 (3): 519-528.
- Blackburn, T.M., y K.J. Gaston. 1994. Animal body size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 471-474.
- Blanco, J.A. 1988. Las variaciones ambientales estacionales en las aguas costeras y su importancia para la pesca en la región de Santa Marta, Caribe colombiano. Tesis de Maestría Universidad Nacional de Colombia. Santa Marta. 50 p.
- Botero, L. y R. Alvarez-León. 2000. The Caribbean coast of Colombia. 663-677 En: Sheppard, C.R. (Ed) *Seas at the millennium: an environmental evaluation*. Vol 1, 405 p.
- Bula, G. 1977. Algas marinas benticas indicadoras de un área afectada por aguas de surgencia frente a la costa Caribe de Colombia. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas Punta Betín*, 9: 45-71.

- Childress, J.J. y E.V. Thuesen. 1993. Effects of hydrostatic pressure on metabolic rates of six species of deep-sea gelatinous zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 38 (3): 665-670.
- Criales-Hernández, I.M. 2004. Flujos de energía en el sistema de surgencia tropical en la península de La Guajira, Caribe Colombiano. Tesis de maestría en Biología Marina. Universidad Nacional de Colombia-Invemar. Santa Marta. 68 p.
- Cruz-Castaño, N. 2001. Caracterización de los crustáceos decápodos de la franja superior del talud continental (300 – 500 m de profundidad) en la parte sur del Caribe colombiano. Tesis Biología Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 348p.
- Díaz, J.M., Díaz-Pulido, G., Garzón-Ferreira, J., Geister, J., Sánchez, J.A. y S. Zea. 1996. Atlas de arrecifes coralinos del Caribe colombiano. I. Complejos Arrecifales Oceánicos. Invemar, Santa Marta, Serie de Publicaciones Especiales no 2.
- Fenchel, T. 1993. There are more small than large species?. *Oikos*, 68: 375-378.
- Fierro, M.A. 2004. Estudio de los principales aspectos biológicos y de distribución de las especies dominantes de *Agononida*, *Munida* y *Munidopsis* en el Caribe colombiano (Crustacea: Decapoda: Galatheidae). Tesis Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, 17-31 pp.
- Filatova, Z.A. 1982. On some problems of the quantitative study of deep-sea bottom fauna. *Trudy Instituta Okeanologii*, 117: 5-18.
- Fowler, J. y L. Cohen. 1990. Practical statistic for field biology, Open University Press. Milton Keynes, Philadelphia. 226p.
- Franco, A. 2005. Oceanografía de la ensenada de Gaira. El Rodadero, más que un centro turístico en el Caribe colombiano. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Servigraphic Ltda. Santa Marta, 58 p.
- Fraser, R.H. y D.J. Currie. 1996. The species richness-energy hypothesis in a system where historical factors are thought to prevail: coral reefs. *American Naturalist*, 148:138–159.
- Gage, J.D. 1978. Animals in the deep sea sediments. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 76B: 77-93.
- Gage, J.D. y P.A. Tyler. 1991. Deep-sea biology: a natural history of organisms at the deep-sea floor. Cambridge University Press, Cambridge, 504 p.
- Gray, J.S. 2002. Species richness of marine soft sediments. *Marine Ecology-Progress Series*, 244:285-297.
- Haedrich, R.L., Rowe, G.T. y P.T. Polloni. 1980. The megabenthic fauna of the deep sea south of New England, USA. *Marine Biology*, 57: 165-179.
- Hastie, T. y R. Tibshirani. 1986. Generalized additive Models. *Statistical Science*, 1(3): 297-310.

- Hessler, S.S. 1974. The structure of deep benthic communities from central oceanic waters. 79-93. En: Miller, C.B. (Ed) The biology of oceanic Pacific. Oregon State University Press.
- Hoey, G.V., Degraer S. y M. Vincx. 2004. Macrobenthic community structure of softbottom sediments at the Belgian continental shelf. *Estuarine and Coastal Shelf Science*, 59: 599- 613.
- INVEMAR. 2000. Informe final del proyecto caracterización de la macrofauna del Caribe colombiano. Fase 1: Epifauna de la franja superior del talud continental (150-450 m). Santa Marta, p 1-6.
- INVEMAR. 2002A. Informe del estado de los ambientes marinos y costeros de Colombia: Año 2002 (Eds). Invemar, serie de publicaciones periódicas no. 8. Servigráficas Medellín. 178 p.
- INVEMAR. 2002B. Informe final del proyecto caracterización y catalogación de la macrofauna marina del Caribe colombiano, Fase 2. Santa Marta, p 1-8.
- INVEMAR-CORPOGUAJIRA. 2006. Informe final del proyecto caracterización de la zona costera del departamento de La Guajira: una aproximación para su manejo integrado. Componente macro-fauna a 10 y 50 m de profundidad. 86 p.
- Jablonski, D. y R.A. 1983. Larval ecology of marine benthic invertebrates: palaeobiological implications. *Biological Reviews*, 58: 21-90.
- Jensen, P. 1988. Nematode assemblages in the deep-sea benthos of the Norwegian Sea. *Deep-Sea Research*, 35: 1173-1184.
- Jones, N.S. 1956. The fauna and biomass of a muddy sand deposit off Port Erin, Isle of Man. *Journal of Animal Ecology*, 25: 217-252.
- Katsanevakis, S. y C.D. Maravelias. 2009. Bathymetric distribution of demersal fish in the Aegean and Ionian Seas based on generalized additive modeling. *Fisheries Science*, 75: 13-23.
- Kauermann, G. y J.D. Opsomer. 2002. A note of local scoring and weighted local polynomial regression in Generalized additive Models. University of Glasgow, 1-18.
- Lampitt, R.S., Billett, D.S. y A.L. Rice. 1986. Biomass of the invertebrate megabenthos from 500 to 4100 m in the northeast Atlantic Ocean. *Marine Biology*, 93: 69-81.
- Lavaleye, M.S.S., Duineveld, G.C.A., Berghuis E.M., Kok A. y R. Witbaard. 2002. A comparison between the megafauna communities on the N.W. Iberian and Celtic continental margins—effects of coastal upwelling?. *Progress in Oceanography* 52: 459–476.
- Macpherson, E. 2002. Large-scale species-richness gradients in the Atlantic Ocean. *Proceedings of the Royal Society of London Series Biological Sciences*, 269: 1715-1720.
- Mahaut, M.L., y M. Sibuet y Y. Shirayama. 1995. Weight-dependent respiration rates in deep-sea organisms. *Deep-sea Research*, 42: 1575-1582.

- Mare, M. 1942. A study of a marine benthic community with special reference to the microorganism. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 25: 517-554.
- Márquez, G. 1982. Los sistemas ecológicos marinos del sector adyacente a Santa Marta, Caribe colombiano I: generalidades. *Ecología Tropical* 2 (1): 5-13.
- Marshall, B.A., 1992. A revision of the recent species of *Eudolium* - Dall, 1889 (Gastropoda: Tonnoidea). *The Nautilus*, 106 (1): 24-38.
- May, R.M. 1988. How many species are there on the earth?. *Sciences*, 241 (4872): 1441-1449.
- McMahon, T. 1973. Size and shape in biology. *Science*, 179:1201-1204.
- Melo, G.A.S. 1996. Manual de identificação dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do Litoral Brasileiro. PIêiade/FAPESP. São Paulo. 604 p.
- Molina, A., Pelgrain, A. Suzunaga, J. y L. Giraldo. 1996. Comportamiento de la dinámica marina en el sector costero entre Galerazamba y Cartagena. *Boletín Científico CIOH*, 17: 73-78.
- O' Dea, A., Rodríguez, F. y T. Romero. 2007. Response of zooid size in *Cupuladria exfragminis* (Bryozoa) to simulated upwelling temperatures. *Marine Ecology*, 28: 1-9.
- Okonski, S.L. y L.W. Martin. 1977. Materiales didácticos para la capacitación en tecnología de artes y métodos de pesca. FAO. Contribución al estudio de las pesquerías de México. 606 p.
- Paine, R.T. 1965. Natural history, limiting factors and energetics of the opisthobranch *Navanax inermis*. *Ecology*, 46: 603-619.
- Paine, R.T. 1976. Size-limited predation: an observational and experimental approach with the *Pisaster-Mytilus* interaction. *Ecology*, 57: 858-73.
- Paramo, J., Guillot-Illidge, L., Benavides, S., Rodríguez, A. y C. Sánchez-Ramírez. 2009. Aspectos poblacionales y ecológicos de peces demersales de la zona norte del Caribe colombiano en relación con el hábitat: una herramienta para identificar Áreas Marinas Protegidas (AMPs) para el manejo pesquero. *Caldasia*, 31(1):123-144.
- Parsons, T.R., Takahashi, M. y B. Hargrave. 1977. *Biological oceanographic processes*. Pergamon press (Ed.). Oxford. 332 p.
- Peters, R.H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, 329 p.
- Pfannkuche, O. 1985. The deep-sea meiofauna of the Porcupine Seabright and abyssal plain (N.E. Atlantic): population structure, distribution, standing stocks. *Oceanologica Acta*, 8: 343-353.
- Polloni, P., Haedrich, R., Rowe, G. y C.H. Clifford. 1979. The size-depth relationship in deep ocean animals. *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.*, 64: 39-46.

- Reuman, D.C. y J.E. Cohen. 2004. Trophic links' length and slope in the Tuesday Lake food web with species' body mass and numerical abundance. *Journal of Animal Ecology*, 73: 852–866.
- Rex, M.A. 1981. Community structure in the deep-sea benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12: 331-353.
- Rex, M.A. y R.J. Etter. 1998. Bathymetric patterns of body size: implications for deep-sea biodiversity. *Deep-Sea Research II*, 45: 103-127.
- Rex, M.A., Etter, R.J., Clain, A.J. y M.S. Hill. 1999. Bathymetric patterns of body size in deep-sea gastropods. *Evolution*, 53 (4): 1298-1301.
- Rowe, G.T. 1983. Biomass and production of the deep-sea macrobenthos. 97-121. En: Rowe, G.T. (Ed) *The sea*. Vol. 8. 574 p.
- Rowe, G.T. y D.W. Menzel. 1971. Quantitative benthic samples from the deep Gulf of Mexico with comments on the measurement of deep-sea biomass. *Bulletin of Marine Science*, 21: 556-566.
- Sanders, H.L. y R. Hessler. 1969. Ecology of the deep-sea benthos. *Science*, 163:1419-1424.
- Sardà, F. y J.E. Cartes. 1993. Relationship between size and depth in decapod crustacean populations on the deep slope in the Western Mediterranean. *Deep-Sea Research*, 40: 2389-2400.
- Schmid-Araya, J.M., Schmid, P.E., Robertson, A., Winterbottom, J. Gjerløv, C. y A.G. Hildrew. 2002. Connectance in stream food webs. *Journal of Animal Ecology*, 71: 1056-1062.
- Sebens, K.P. 1982. The limits to indeterminate growth: An optimal size model applied to passive suspension feeders. *Ecology*, 63: 209-22.
- Sebens, K.P. 1987. The ecology of indeterminate growth in animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 371-407.
- Shirayama, Y. 1983. Size structure of deep-sea meio-and macrobenthos in the western Pacific. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie*, 68: 799-810.
- Soetaert, K. y C. Heip. 1989. The size of nematode assemblages along a Mediterranean deep-sea transect. *Deep-Sea Research*, 36A: 93-102.
- Sutherland, J.P. 1970. Dynamics of high and low populations of the limpet, *Acmaea scabra* (Gould). *Ecological Monographs*, 40: 169-188.
- Thiel, H. 1975. The size structure of the deep-sea benthos. *Internationale Revue des Gesamten Hydrobiologie*, 60: 575-606.
- Tietjen, J.H. 1984. Distribution and species diversity of deep-sea nematodes in the Venezuela Basin. *Deep-Sea Research*, 31: 119-132.
- Tietjen, J.H., Deming, J.W., Rowe, G.T. Macko, S. y R.J. Wilke. 1989. Meiobenthos of the Hatteras abyssal plain and Puerto Rico Trench: abundance, biomass and associations with bacteria and particulate fluxes. *Deep-Sea Research*, 18: 941-57.

- Vakily, J.M. 1992. Determination and comparison of bivalve growth emphasis on Thailand and other tropical areas. ICLARM Technical Report, 36: 125 p.
- Vázquez-Bader, A.R., Laguarda-Figueras, A., Gracia, A., Solís-Marín, F.A., Celaya-Hernández, E.V. y A. Durán-González. 2008. Seasonal changes in the density and species composition of the epifaunal echinoderms recorded from the southwestern Gulf of Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 56(3): 297-310.
- Venables, W.N. y C.M. Dichmont. 2004. GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research. *Fisheries Research*, 70: 319-337.
- Warwick, R.M. y K.R. Clarke. 1996. Relationships between body-size, species abundance and diversity in marine benthic assemblages: facts or artefacts?. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 202: 63-71.
- Warwick, R.M., 1984. Species size distributions in marine benthic communities. *Oecologia*, 61: 32-41.
- Williams, A.B. 1984. Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institute Press, Washington. 550 p.
- Woodward, G. y A.G. Hildrew. 2002. Body size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 71: 1063–1074.
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M. Montoya, J.M. Olesen, J.M., Valido, A. y P.H. Warren. 2005. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(7):1-8.
- Wright, DH. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, 41:496–506
- Zulliger, D. y H.A. Lessios. 2010. Phylogenetic relationships in the genus *Astropecten* Gray (Paxillosida: Astropectinidae) on a global scale: molecular evidence for morphological convergence, species-complexes and possible cryptic speciation. 2504: 1-19.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N. y G.M. Smith. 2007. *Analysing Ecological Data*. Springer. United States of America. 685 p.