
ESPONJAS Y OTROS MICROHÁBITATS DE LOS OFIUROS (Echinodermata:
Ophiuroidea) EN AMBIENTES ARRECIFALES DEL ARCHIPIÉLAGO DE SAN
BERNARDO, CARIBE COLOMBIANO

Sonia Bejarano Chavarro

UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO

FACULTAD DE BIOLOGÍA MARINA

Santa Marta D. T. C. H

2001

ESPONJAS Y OTROS MICROHABITATS DE LOS OFIUROS (Echinodermata:
Ophiuroidea) EN AMBIENTES ARRECIFALES DEL ARCHIPIÉLAGO DE SAN
BERNARDO, CARIBE COLOMBIANO.

SONIA BEJARANO CHAVARRO
TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGO MARINO

DIRECTOR
JUAN MANUEL DÍAZ MERLANO, Dr. rer. nat.

CO-DIRECTOR
SVEN ZEA
BIÓLOGO MARINO, M. Sc., Ph. D.
Profesor Asociado de la Universidad Nacional de Colombia en
INVEMAR, Santa Marta

UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO
FACULTAD DE BIOLOGÍA MARINA
Santa Marta
2001

A Mi Inspiración, Laura mía,
Sigamos Creciendo Juntas.

Nota de aceptación

Presidente del Jurado

Jurado

Jurado

AGRADECIMIENTOS

Este es mi primer intento por hacer investigación en Ecología y como tal lo pongo a disposición de quien pueda serle útil y sobre todo lo pongo ante la crítica de quienes me enseñaron el significado de ella. En estos cortos párrafos doy gracias a todos los que han seguido mostrándome con o sin intención toda la conciencia que se requiere para lograr lo propuesto.

Gracias Juan Laverde por construir las bases al compartir su saber y gracias a Mateo por mostrarme que no necesariamente es fácil, pero que ahí está el motor que despierta el pensar.

El desarrollo de este trabajo no hubiera sido posible sin el apoyo y financiación del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andreis (INVEMAR) por intermedio del programa Biodiversidad y Ecosistemas Marinos (BEM). Mi agradecimiento sincero y especial a Juan Manuel Díaz su

amistad y por darle acogida a esta idea dentro del proyecto "Evaluación de la Biodiversidad del sector del Golfo de Morrosquillo".

Gracias también a Sven por ser el co-director elegido y por hacer el máximo de su esfuerzo para dedicar tiempo a este asunto de la preferencia de hábitats; mil gracias por las horas de dedicación al borrador del manuscrito final, por ayudarme a concretar ideas lógicas y desechar las que no tenían sustento.

Gracias al Archipiélago, a Santa Marta, Providencia, Bogotá y a Tabio por acogerme durante este año con sus respectivas enseñanzas y gentes: y aunque la mayoría de ustedes hayan pasado por mi lado sin la intención de enseñar, sin ustedes no hubiera puesto final a esta y otras historias en las cuales se requirió de mi total receptividad, entrega conciencia y paciencia.

Gracias a Dianita, por la compañía de siempre y los compartires, Juankita, Jair y Maria Cristina, por su compañía en las islas y en Cispatá, a Camilo por su paciencia y ayuda con el tratamiento de las pocas esponjas colectadas.

Gracias a Pablini por su ayuda, por conducirnos ida y vuelta a las islas y por la difícil navegación nocturna. Gracias a la Señora Luz Marina, por su apoyo logístico en EL FARO, sin él no hubiera podido conservar la información recopilada.

Gracias a Diego Valderrama por sus aportes científicos y por nunca estar de acuerdo con nada, la discordia de la discusión "casi" siempre produjo un acuerdo. pilas parece.. porque quietos.

Cata chiquita, no se donde andabas y como hicimos para ir a parar en el mismo punto de la historia, si de algo valió todo este aprendizaje espero poder regalártelo.

Gracias Camilo García por escuchar miles de versiones y siempre estar en la mejor disposición para encontrar salida a preguntas ecológicas de difícil respuesta.

Gracias Juan Carlos Díez por su amistad y paciencia y a todo el equipo de colecciones por prestarme su colaboración en todo momento cuando fue requerida.

Gracias a la asesoría en Excel y orden mental de la pequeña *Stegastes*. A ti y a Adrianita Montoya sorry por soportar estados demenciales.

Gracias Dunia, Milena y Guiomar por mirar mis bichos de vez en cuando y ayudarme con la identificación de las especies. Gracias Gordon Hendler y Susan Hottenrott por la confirmación de las especies, mil gracias a la tecnología de los attachments. Gracias a todas las niñas de colecciones por su amistad y colaboración para hacer siempre un ambiente agradable de trabajo.

Gracias Juan Armando, por el rescate a la Isla del Tesoro, por hacer posible el encuentro y el trabajo en Providencia que indirectamente fueron una gran ayuda para este trabajo. Gracias Joaquín, Ricardo, Josh, Alan, Cheri y Paolo, por la risa y la independencia, todas lecciones de vivir y trabajar para la tierra.

Gracias Mamá, por tu apoyo de siempre en todo sentido, por que tu mano siempre estuvo a muy corta distancia.

Otra vez gracias a Bogotá 2600 m más cerca de las estrellas y de historias pasadas, la amistad presente revivió mis raíces. Gracias a VECOL por su apoyo logístico en momentos claves de inspiración, este final no habría sido posible sin el préstamo de computadores e impresoras, sin las deliciosas onces almuerzos y demás detalles invaluable. Mis sinceros agradecimientos a Néstor, Eduardo Aycardi, Oscar Robin, Lili, Marce, Nubia por consentirme tanto.

Gracias Claudia y Andrés Gaitán por las largas jornadas de computador con todo lo que esto implicó, fue muy chévere conocerlos y les deseo mucha suerte en sus proyectos.

Un millón de Gracias al mejor profe de estadística (además pintor) Carlos Barreto en el INPA (Bogotá), por el tiempo dedicado y por un excelente trabajo en equipo frente al SPSS 10.

Gracias Papá, por la libertad que me han dado tus palabras y consejos.
Y otra vez a mi Laura,
a quien digo con transparencia única,
POR SIEMPRE
De mi fluye sin puertas para ti
TE AMO. Sonia.

RESUMEN

Los ofiuroideos (Echinodermata: Ophiuroidea) son habitantes conspicuos de microhábitats expuestos y crípticos en arrecifes coralinos. La presente investigación pretendió conocer la composición de la comunidad de ofiuroideos encontrada en los microhábitats ofrecidos por esponjas y por otros componentes arrecifales de diferente naturaleza (biótica vs. abiótica) y posición sobre el sustrato (elevada vs. no elevada) en los arrecifes de la zona *Montastraea* spp. (López-Vitoria y Díaz, 2000) en el archipiélago de Islas de San Bernardo (Caribe Colombiano). Evaluando la abundancia de organismos en relación con la disponibilidad los diferentes microhábitats, se determinaron esquemas de ocupación exclusiva o preferencial de algún componente vertical particular, como insumo inicial de la existencia de relaciones ecológicas benéficas. Se llevaron a cabo muestreos en tres estaciones. En cada una se censaron 3 transectos de 20 m de longitud recorridos durante el día y uno durante la noche, cuantificando visualmente la presencia y abundancia de ofiuroideos y la oferta (área o volumen) de todos los microhábitats. Se encontró un total de 11 tipos de microhábitats (lajas, escombros del coral *Porites porites*, cúmulos de las algas *Halimeda* spp. y *Lobophora variegata*, corales vivos, conchas vacías de moluscos, hidrocorales *Millepora* spp., rocas

coralinas, octocorales y esponjas), siendo las estructuras bióticas de crecimiento vertical (entre ellas las esponjas y octocorales), los componentes más frecuentes en la totalidad del área de estudio. La comunidad ofiuroides se encontró compuesta por 22 morfotipos (11 fueron identificados a nivel específico, tres a nivel genérico, uno a nivel de familia y siete agrupados en dos complejos). De las especies representativas, solo *Ophiopsila* sp. 1. (de hábitos excavadores) se restringió a un solo tipo de sustrato en particular, en tanto que varias de las restantes se restringieron al uso de estructuras o espacios proporcionados por éstas, según condiciones particulares ofrecidas (elevación, naturaleza, cripticidad) y no según su identidad. La ocupación de superficies inferiores de componentes no elevados, estuvo determinada por la necesidad de ocupar espacios crípticos. Esta necesidad estuvo vinculada con especies fotosensibles y vulnerables a la depredación y a su inherente búsqueda de protección. Por otra parte, los componentes elevados y entre ellos 13 especies de esponjas fueron ocupados de manera característica por el complejo *Ophiothrix angulata* - *O. orstedii* y por *Ophiothrix suensonii*. Se discuten los atributos de las esponjas (con diferentes morfologías), que proporcionan distintas ventajas para cada una de las especies ofiuroides encontradas allí. Se sugiere la existencia de una probable relación ecológica no obligada entre estas especies de ofiuroides y algunas de las esponjas más frecuentemente ocupadas, cuya existencia y naturaleza deben ser sometidas a comprobación experimental.

ABSTRACT

At shallow *Montastraea* spp. reef zones (López- Victoria y Díaz, 2000) located at the San Bernardo Archipelago (Colombian Caribbean), many brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) were observed occurring conspicuously like epizooids on erect sponges, during day and night. The aim of the present investigation was to know the composition of the brittle star community using the microhabitats provided by sponges and other reef components of different nature (biotic vs. abiotic) and position with respect to substrate (elevated vs. non- elevated). To determine if any ophiuroid species evidenced exclusive or preferential occupation of a particular vertical component, the abundance of organisms in proportion with a measure of availability of each microhabitat occupied was assessed. This kind of occupation was considered as a primary evidence to suggest the existence of benefic ecological relationships. To achieve this purposes, sampling was performed in three stations. In each station, four censuses (one of them nocturnal) were carried out using a 20 m linear transect. In each census the identity and availability (area or volume) of each microhabitat, were recorded. The abundance of each brittle star species was also logged. Eleven types of substrates were found (slabs, *Porites porites* coral rubble, *Halimeda* spp. and *Lobophora variegata* algal clumps, small living coral heads, empty mollusk shells, hydrocorals *Millepora* spp., coralline rocks, octocorals and sponges) being biotic vertical growing organisms (such as sponges and octocorals) the most frequent components at the study area.

Twenty two morphotypes (11 identified to species level, three to generic level, one at family level and seven grouped in two complexes) conformed the ophiuroid community. From the representative species, only *Ophiopsila* sp. 1. (with excavating behavior), was found restricted to certain microhabitat type. On the other hand many of the remaining species were confined to particular components or spaces provided by them, according to their particular conditions (elevation, nature, crypsis), rather than being confined to a microhabitat with a particular identity.

The occupation of inferior surfaces of non elevated components, was determined by the necessity of some species of finding cryptic places. This necessity occurred in photo-sensitive species that are also vulnerable to predation and by the inherent search of protection. On the other hand, elevated components, and 13 sponge species out of them, were occupied characteristically by *Ophiothrix angulata*- *O. orstedii* complex and *Ophiothrix suensonii*. Some sponge attributes such as color and presence of cavities and oscules provide particular advantages to each brittle star species according to its own color and morphology. It is suggested that a probable benefic ecologic relationship (not obligated) exists between these brittle star species and some of the most frequently occupied sponge species. Nevertheless this must be appropriately tested by experimental work.

CONTENIDO

	Pág.
1.	
INTRODUCCIÓN	1
1.1. AREA DE ESTUDIO.....	5
2.	
MATERIALES	Y
METODOS	10
2.	
1.	ETAPA
PRELIMINAR.....	10
2.	
2.	SELECCIÓN DE MICROHABITATS..
.....	10
2.	
3.	FASE DE
CAMPO.....	13
2.	
3.	1.
1.	Diseño muestral y colecta de
información.....	13
2.	
4.	FASE DE
LABORATORIO.....	15

2.	5.	FASE	DE
GABINETE.....			16
3.			
RESULTADOS			2
2			
3. 1. MICROHABITATS DE OFIUROIDEOS EN LA ZONA <i>Montastraea annularis</i> – <i>M. faveolata</i>			22
3.	1.	1.	Estructuras
arrecife.....			abióticas del
			24
3.	1.	2.	Estructuras
arrecife.....			bióticas del
			25
3. 2. COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE OFIUROIDEOS.....			29
3. 3. INTERVALOS DE OCUPACIÓN DE LOS DIFERENTES COMPONENTES DEL SUSTRATO Y DE LOS ESPACIOS PROPORCIONADOS POR ESTOS.....			.35
3. 3. 1. Especies restringidas a diferentes estructuras del sustrato y a los diferentes espacios proporcionados por ellas.....			38
a. Especies ocupando exclusiva y permanentemente microhábitats críticos proporcionados por estructuras no elevadas del sustrato.....			.38
b. Especies que ocuparon exclusivamente microhábitats proporcionados por estructuras elevadas del sustrato arrecifal.....			40
3. 3. 2. Especies distribuidas en amplios intervalos de estructuras y espacios.....			.40
3. 4. EVIDENCIAS OBSERVACIONALES DE LAS PREFERENCIAS POR DIFERENTES ESTRUCTURAS DEL SUSTRATO.....			41
3. 4. 1. Preferencia de estructuras de diferente naturaleza (bióticas vs abióticas).....			.44

3. 4. 2. Ocupación y preferencia de cúmulos algales.....	49
3. 4. 3. Preferencia de estructuras en diferente posición con respecto al sustrato (elevadas vs. no elevadas).....	50
3. 4. 4. Ocupación y preferencia de las diferentes estructuras elevadas del sustrato arrecifal.....	51
3. 4. 5. Ocupación y preferencia de cada especie de esponja.....	57
3. 4. 6. Ocupación y preferencia de estructuras no elevadas del sustrato arrecifal.....	61
3.5. AGRUPACIONES DE INDIVIDUOS, DE ESPECIES Y CO-OCURRENCIA DE LOS OFIUROS CON OTROS TAXA DE INVERTEBRADOS.....	62
4. DISCUSIÓN	65
4. 1. MICROHÁBITATS DISPONIBLES PARA OFIUROIDEOS EN LOS ARRECIFES CORALINOS DE LA ZONA <i>Montastraea</i> spp.65
4. 2. EL ENSAMBLAJE DE ESPECIES OFIUROIDEAS.....	67
4. 3. DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES A TRAVÉS DE MICROHÁBITATS Y SUS PREFERENCIAS.....	.69
4. 4. ESPECIES OFIUROIDEAS RESTRINGIDAS Y ESPECIES CON AMPLIOS RANGOS DE MICROHÁBITATS.....	72
4. 4. 1. Factores que explican los intervalos de microhábitat.....	76
a. El papel de la cripticidad.....	76
b. El papel de la naturaleza del sustrato en la escogencia de los refugios.....	.78
c. El papel de la elevación del sustrato en la escogencia de refugios.....	.79

4. 4. 2. Ocupación de <i>Millepora</i> , octocorales y esponjas: ¿Hábitos o relaciones estrechas?.....	81
a. El papel de la identidad el componente elevado, las esponjas como potenciales hospederos de ofiuroides.....	.83
4. 4. 3. Ocupación de cúmulos algales.....	89
a. Algas calcáreas vs. Algas no calcificadas.....	92
5. CONCLUSIONES	9
6. RECOMENDACIONES	9
7. BIBLIOGRAFÍA	100
8. ANEXO	10

LISTAS ESPECIALES

Lista de tablas

Tabla 1. Microhábitats elegidos *a priori* en los cuales se examinó la presencia de las diferentes especies de ofiuroideos y su abundancia en algunos arrecifes de la unidad de paisaje *Montastraea* spp.

Tabla 2. Esquemas explicativos del procedimiento aplicado para determinar la superficie y el volumen ofrecidos para los ofiuros, por cada una de las estructuras consideradas como su potencial microhábitat.

Tabla 3. Algunas características de las estaciones donde se realizó el muestreo durante el presente estudio.

Tabla 4. Estructuras del sustrato que constituyen los microhábitats de ofiuros en el área de estudio, señalando algunos atributos relevantes de ellas.

Tabla 5. Lista de especies de ofiuroideos encontrados en las tres estaciones y en las colectas esporádicas.

Tabla 6. Distribución de las especies de ofiuroideos encontradas a través de los diferentes espacios proporcionados por los componentes del sustrato arrecifal.

Tabla 7. Valores medios de densidad y porcentajes de ocupación en cada tipo de microhábitat por parte de las especies ofiuroideas encontradas de manera representativa.

Tabla 8. Valores medios de densidades y porcentajes de ocupación de cada una de las categorías mayores de microhábitats (Biótico vs. Abiótico y Elevado vs. No elevado), por parte de las especies ofiuroideas.

Tabla 9. Valores de los niveles de significancia obtenidos a partir del análisis paramétricos (ANOVA) y no paramétricos (pruebas de Mann Whitney para 2 muestras independientes) comparando valores medios de densidad y porcentajes de ocupación de cada una de las categorías mayores de microhábitats (Biótico vs. Abiótico y Elevado vs. No elevado).

Tabla 10. Niveles de significancia obtenidos en comparaciones múltiples paramétricas y no paramétricas llevadas a cabo para determinar si existen diferencias entre los valores medios de densidad y porcentaje de ocupación de los diferentes componentes elevados del sustrato (Esponjas, Millepora, Octocoral).

Tabla 11. Valores totales de densidad y porcentaje de ocupación de las diferentes especies de esponjas, por parte de *Ophiothrix suensonii* y del complejo *Ophiothrix angulata* – *O. orstedii*.

Tabla 12. Microhábitats en que se encontraron agregaciones de 2 o más individuos de la misma especie ofiuroides haciendo uso de la misma estructura, y el porcentaje total de ocurrencia en cada caso.

Tabla 13. Diagrama señalando la co-ocurrencia de pares de especies de ofiuroides encontradas habitando una misma estructura; los diferentes colores indican los tipos de microhábitat en que fueron registradas tales co-ocurrencias. Los valores numéricos corresponden al porcentaje de ocurrencia en cada sustrato (%).

Tabla 14. Especies de ofiuroides encontradas en varios hábitats aledaños a los arrecifes de coral, en varias localidades del caribe (Hendler *et al.*, 1995). PAF: Praderas de fanerógamas, ARR: Arrecifes, MAN: Manglar, LAG: Lagunas –cieno, AR-LO: Arenas y lodos

Lista de figuras

Figura 1. Mapa del área de estudio señalando la ubicación de las estaciones.

Figura 2. Diagrama de la morfología de crecimiento de todas las colonias de octocorales y de las esponjas encontradas en el área de estudio.

Figura 3. a) Proporciones en que se encontraron los diferentes componentes del sustrato arrecifal (Área relativa y Frecuencia relativa), disponibles como microhábitats para los ofiuroideos, b) Información correspondiente a las categorías establecidas, que los agrupan según su naturaleza y su posición sobre el sustrato en el área de estudio.

Figura 4. Abundancias relativas de cada una de las especies ofiuroideas halladas durante el muestreo cuantitativo.

Figura 5 (a, b). a) Área relativa de cada uno de los componentes del sustrato en las tres estaciones de muestreo, y b) composición y abundancia relativa de las especies ofiuroideas (encontradas en 3 o más transectos), en las tres estaciones muestrales. Se muestra la relación entre la disponibilidad de microhábitats y el ensamblaje de especies de cada estación.

Figura 6. Distribución de las especies de ofiuroideos encontradas, señalándose comparativamente para algunas su densidad promedio ($\#ind/m^2$) en cada uno de los microhábitats. Estos últimos se presentan en el eje horizontal, en orden descendente según su disponibilidad.

Figura 7. Diagramas de caja representando la riqueza de especies por unidad de área ($\#$ especies/ m^2), en cada uno de los tipos de microhábitat clasificados según su naturaleza.

Figura 8. Diagrama de caja representando las densidades medias de individuos de *Ophiolepis impressa* en cada uno de los tipos de microhábitats según su naturaleza.

Figura 9. Diagrama de cajas representando el porcentaje de ocupación de cada una de los microhábitats, por parte de *Ophiolepis impressa*.

Figura 10. Distribución de las especies de ofiuroideos sobre las estructuras de crecimiento elevado sobre el sustrato; las barras son una representación comparativa de sus densidades promedio ($\#ind/m^3$) y las casillas con asterisco corresponden a la ocupación de los microhábitats por parte de especies encontradas esporádicamente en el trabajo cuantitativo, o registradas durante las colectas cualitativas en Isla Múcura.

Figura 11. Diagrama de cajas representando los porcentajes medios de ocupación de cada uno de los componentes elevados del sustrato arrecifal por parte del complejo *Ophiothrix angulata*- *O orstedii*.

Figura 12. Diagrama de cajas representando las densidades medias de individuos de *Ophiothrix suensonii* presentadas en cada uno de los componentes elevados del sustrato arrecifal.

Figura 13. Diagrama de cajas representando los porcentajes medios de ocupación de cada uno de los componentes elevados del sustrato arrecifal por parte de los individuos de *Ophiothrix suensonii*.

Figura 14. Diagrama de barras representando las proporciones en que se encontraron las diferentes especies de esponjas en la totalidad del muestreo; valores relativos de frecuencia, área y volumen.

Figura 15. Diagrama de la ocupación de las diferentes especies de esponjas, por parte de algunas especies de ofiuroides.

Figura 16. Esquema de las estructuras del sustrato halladas en la unidad de paisaje *Montastraea* spp. ordenadas de izquierda a derecha según el gradiente de disponibilidad de espacios críticos (superficies inferiores, intersticios y superficies externas).

INTRODUCCIÓN

1. INTRODUCCION

Los ofiuroideos del Atlántico occidental tropical son taxonómica y ecológicamente diversos (Kissling y Taylor, 1977); y aunque son poco conspicuos, la abundancia de organismos y la riqueza de especies exceden considerablemente a aquellas de los demás equinodermos en muchos arrecifes tropicales (Barnes, 1995), llegando incluso a ser este el grupo más abundante y característico después de los escleractinios y octocorales en algunas localidades del Caribe (Kissling y Taylor, 1977).

Aunque se reconoce que los ofiuroideos pueden desempeñar una función importante en la ecología de las comunidades marinas, y han sido registrados como componentes de la dieta de varios invertebrados y peces (Hendler *et al.*, 1995), rara vez se ha probado la significancia de esta función y, con algunas excepciones (*ver* Boffi, 1972; Hendler, 1984; Schoppe y Werding, 1996), sus interacciones con otros organismos han sido solo esporádicamente documentadas (Ambrose, 1993).

Sin embargo, luego de algunos estudios, actualmente se cuenta con alguna información acerca de sus diversas estrategias alimentarias (*ver* Roushdy y Hansen, 1960; Fontaine, 1965; Boffi, 1972; Warner y Woodley, 1975; Macurda, 1976; Kissling y Taylor, 1977; Hendler, 1982; Hendler *et al.*, 1995), así como también se conocen los diferentes microhábitats arrecifales ocupados por la mayoría de especies del Caribe (*ver* Boffi, 1972; Kissling y Taylor, 1977; Hendler *et al.*, 1995), los cuales van desde espacios críticos como los

ofrecidos por cascajo, lajas, intersticios de corales, cavidades construidas por organismos excavadores y cúmulos de algas, hasta algunos ofrecidos por componentes bentónicos de crecimiento vertical como octocorales, antipatarios y numerosas especies de esponjas.

A este respecto, vale la pena resaltar que los ofiuroideos se han reconocido como componentes comunes y en ocasiones dominantes (Villamizar y Laughlin, 1991; Duarte y Nalesso, 1994) de la comunidad que habita sobre y dentro de las esponjas (Kissling y Taylor, 1977; Hendler, 1984a, Koukoura *et al*, 1987). No obstante, y a pesar de que su asociación con ellas ha sido frecuentemente documentada (Mac Ginitie y Mac Ginitie, 1949; Pearse, 1950; Hyman, 1955; Bacescu, 1971; Rützler, 1975; Villamizar y Laughlin, 1991; Duarte y Nalesso, 1994), en muy escasas ocasiones (*ver* Hendler, 1984a;, Turon *et al*, 2000) su ecología ha sido estudiada con el detalle suficiente para caracterizar con exactitud su naturaleza.

Adicionalmente, algunos estudios han sido enfocados hacia la elucidación de aspectos ecológicos de ofiuros y factores relacionados con el uso de diferentes hábitats arrecifales. Entre estos, sobresale el llevado a cabo por Kissling y Taylor (1977), quienes lograron definir ciertos esquemas de zonación de los ofiuroideos de ambientes coralinos de La Florida, en relación con variables ambientales como la batimetría y la turbulencia, así como también con algunos atributos del hábitat como el tipo de sustrato y su vegetación. Similarmente, Boffi (1972) en su trabajo dirigido hacia los ofiuroideos asociados con algas en la costa de Sao Paulo, Brasil, utilizó la densidad

poblacional como indicadora de su preferencia de microhábitats; para ello abarcó varios de ellos, incluyendo esponjas, colonias de briozoos y fondos blandos. Sin embargo, los estudios tanto de tipo observacional como experimental, esencialmente dirigidos a detectar dicha preferencia, son aún escasos.

De manera general, el estudio de los equinodermos de aguas someras en Colombia es limitado (Benavides-Serrato y Borrero- Pérez, 2001), de tal forma que en la actualidad se cuenta con algunos estudios taxonómicos (Gallo 1985, 1988a, 1988b; Larrauri, 1981; González, 2001) y algunas descripciones de características biológicas de especímenes colectados de manera puntual (Benavides-Serrato y Borrero- Pérez, 2001).

Dentro de este gran grupo taxonómico, los ofiuroideos en particular han sido pobremente estudiados, contándose hasta el momento con algunos listados de especies, y solo algunas breves descripciones del hábitat de cada una de ellas (Benavides-Serrato y Borrero- Pérez, 2001). Consecuentemente, en Colombia, al igual que en otros países, su ecología ha sido relativamente ignorada desde hace mucho tiempo, debido tal vez a sus reconocidos hábitos crípticos y a la escasez de literatura taxonómica adecuada (Kissling y Taylor, 1977). Por tanto, se encuentran en pocas ocasiones resultados al respecto (ver Schoppe, 1996); anotándose que en la superficie del litoral rocoso, la actividad excavadora de *Echinometra* spp. ocasiona estructuras secundarias que sirven de microhábitats adicionales para los ofiuros. Agregados de por lo menos diez individuos de *O. synoecina*, fueron registrados dentro de este microhábitat, lo

cual se postuló como una ventaja que incrementa la reproducción de este hermafrodita protándrico (Schoppe, 1996).

En el Archipiélago Islas de San Bernardo no existe información actual acerca de la composición de especies de la comunidad de ofiuroideos que habita en las áreas coralinas, y por tanto el área carece de un estudio de tipo ecológico reciente, dirigido hacia este grupo taxonómico.

El presente constituye un trabajo ecológico que busca determinar si existen tendencias observacionales que sugieran el uso preferencial o exclusivo de las estructuras vivas de crecimiento erguido, tales como esponjas, hidrocorales u octocorales; información que constituirá un insumo inicial para el establecimiento de una relación ecológica benéfica. Para lograr este objetivo se establecieron como objetivos específicos a) determinar cuales especies de ofiuroideos ocupan algunos de los diversos microhábitats disponibles en el arrecife coralino, b) establecer cuales de ellas lo hacen de manera exclusiva o generalista y c) comparar los valores medios de densidad y los porcentaje de ocupación de cada tipo de microhábitat por parte de la comunidad ofiuroidea y de cada una de sus especies. Con tales propósitos, el autor clasificó los potenciales microhábitats en dos grandes grupos (tabla 1) para luego ser examinados numerosos puntos de cada uno de ellos, durante el día y la noche utilizando como guías transectos lineales de 20 m dispuestos en tres arrecifes someros.

A partir de este corto estudio se amplió el conocimiento a cerca de la composición de la comunidad ofiuroida en arrecifes someros de la unidad *Montastraea* spp., de la cual no se contaba con información hasta el momento. Se proporcionó información distribucional de carácter observacional y preliminar que constituye un punto de partida para enfocar investigaciones ecológicas más específicas acerca de un grupo de gran importancia en las redes tróficas de los ecosistemas arrecifales y de gran potencial para la investigación en materia de la significancia biológica y aplicaciones de compuestos bioactivos extraíbles de organismos marinos.

1. 1. AREA DE ESTUDIO

El Archipiélago Islas de San Bernardo (9°39' y 9°52'N; 75°41' y 75° 57'W) se localiza en la región central de la plataforma continental del Caribe colombiano, en el extremo noroeste del Golfo de Morrosquillo y constituye una extensa zona de arrecifes coralinos, compuesta por nueve islas (Boquerón, Cabruna, Mangle, Múcura, Palma, Panda, Ceycén, Maravilla y Tintipán) y un islote artificial (Santa cruz del Islote) de escasa altura sobre el nivel del mar. Con sus 250 km² de extensión, el Archipiélago corresponde a un banco coralino parcialmente emergido, compuesto por un complejo de arrecifes franjeantes, arrecifes de parche, tapetes coralinos y corales dispersos sobre fondos sedimentarios (Geister, 1983). En su origen, la estructura arrecifal se consolidó por medio de procesos de colonización y asentamiento de organismos marinos y la acumulación de sedimentos biogénicos sobre altorrelieves someros que alcanzaron la zona fótica, formados a causa de

actividad diapírica (Vermette, 1985); su relieve posterior se modeló entre cambios del nivel del mar, tectonismo e isostasia (López- Victoria y Díaz, 2000).

El área arrecifal se divide en cuatro zonas limitadas por fondos fangosos: en primer lugar, la zona continental incluye los arrecifes costeros y se extiende desde el norte de Punta San Bernardo hasta Punta Comisario; la interior, se conforma por Isla Palma y sus arrecifes satélites; la central, correspondiente al centro del Archipiélago con las islas de Mangle, Panda y Ceypén; y la exterior, bien desarrollada, con las islas de Tintipán, Múcura y Maravilla (López -Victoria y Díaz, 2000).

Caracterizando la estructura de estas formaciones coralinas, López-Victoria y Díaz (2000) definieron la distribución general de siete tipos de hábitats bentónicos principales, o unidades ecológicas distinguibles, según la dominancia en cobertura de las especies coralinas y otros componentes de la biota sésil. Así, establecieron que en la unidad ecológica *Montastraea* spp. se distinguen tres zonas secundarias, una de las cuales corresponde en particular a los arrecifes muestreados, y es denominada zona *M. annularis* - *M. faveolata*, ubicada entre los 5 y 12 m de profundidad, hallándose caracterizada además por la presencia de especies coralinas como *Porites astreoides*, *P. porites*, *Colpophyllia natans*, *Diploria strigosa*, *D. labyrinthiformis*, y *Siderastrea siderea* entre otras, y por que su material parental está colonizado por algas frondosas de los géneros *Dyctiota*, *Jania* y *Lobophora*, céspedes algales, esponjas y octocorales (López-Victoria y Díaz, 2000).

En el presente trabajo se abarcó un conjunto de tres estaciones, ubicadas en la zona somera de la unidad ecológica *Montastraea* spp., particularmente en arrecifes cercanos a las islas Ceycén, Maravilla y Tintipán (figura 1, tabla 3).

Tintipán

Esta estación se ubicó al noreste de la Isla Tintipán; en la estructura de esta formación arrecifal franjeante predominan algunas especies de corales masivos como *Montastraea annularis* y *M. faveolata*. Sin embargo, además de éstas se pueden encontrar *Porites astreoides*, *P. porites*, *Colpophyllia natans*, *Diploria strigosa*, *D. labyrinthiformis* y *Siderastrea siderea*. También fueron comúnmente observadas las algas pertenecientes a los géneros *Dictyota*, *Halimeda*, *Jania* y *Lobophora*, así como también céspedes algales, pocas esponjas y algunos octocorales.

Maravilla

Esta estación se encuentra a unos 700 metros al este de la Isla Maravilla. En esta formación el desarrollo coralino es menor y más disperso. La composición, en cuanto a especies se refiere, es la similar a las demás estaciones; sin embargo, en ella se evidenció un mayor número de especies de esponjas, observándose con mayor frecuencia aquellas de crecimiento vertical.

Ceycén

Esta estación está ubicada sobre el costado oeste de la Isla; en cuanto a estructura es similar a Maravilla, encontrándose del mismo modo abundantes esponjas de crecimiento vertical.

[MAPA AREA DE ESTUDIO](#)

[MATERIALES Y MÉTODOS](#)

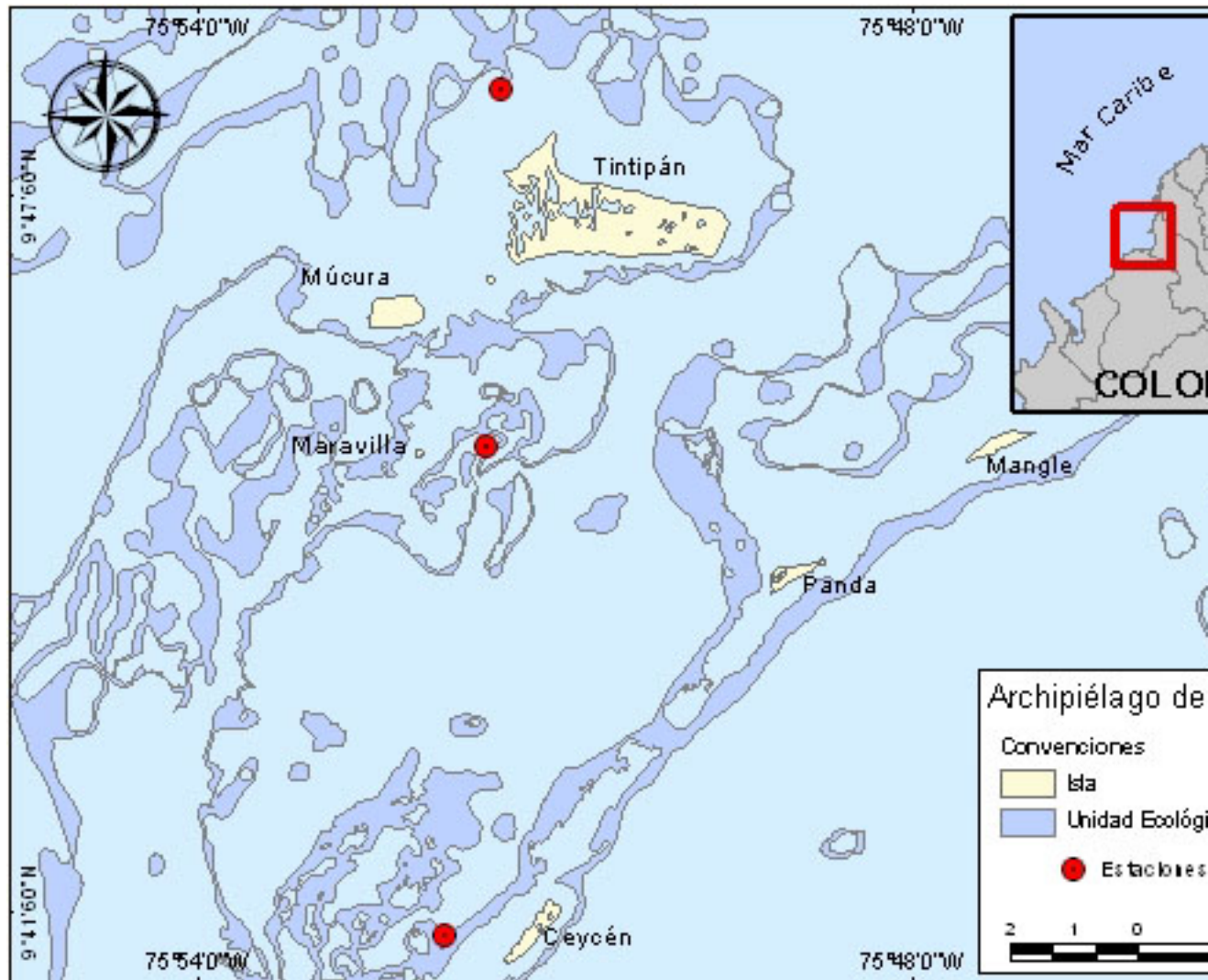


Figura 1. Mapa del área de estudio señalando la ubicación de las estaciones (Fuente Sistema de Información Geográfica SIG, INVEMAR).

[INTRODUCCIÓN](#)

[MATERIALES Y](#)

[MÉTODOS](#)

2. MATERIALES Y METODOS

2. 1. ETAPA PRELIMINAR

Durante la primera semana de diciembre de 1999, se realizó una visita al Archipiélago y cinco inmersiones con equipo autónomo de buceo, con el objeto de elegir las zonas más apropiadas para el estudio considerando que fueran de fácil acceso y que en ellas se hallaran de manera representativa, los microhábitats a examinar. Luego se procedió a hacer un reconocimiento de cada una de ellas, así como también algunas observaciones y colectas de ofiuroideos.

2. 2. SELECCIÓN DE MICROHÁBITATS

Como lo muestran algunos estudios ecológicos en arrecifes coralinos, (ver McCloskey, 1970), algunas especies particulares de organismos sésiles (especies coralinas o de esponjas) o cualquier tipo particular de sustrato, pueden ser considerados como microhábitats (Hutchings, 1978). Con objeto de determinar la composición de los ofiuroideos asociados a diferentes microhábitats disponibles en el arrecife, se estableció entonces *a priori*, con base en el reconocimiento de las zonas del estudio y a información bibliográfica, un conjunto de posibles sustratos en los cuales fuese usual encontrar ofiuroideos (tabla 1).



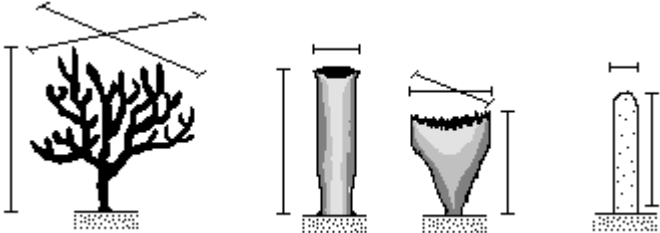
De acuerdo con los objetivos del presente estudio y con el propósito de determinar la oferta de cada sustrato definido como microhábitat se clasificaron estos microhábitats en dos grupos. Uno de ellos estuvo conformado por aquellos componentes de naturaleza biótica y abiótica del sustrato arrecifal que ofrecían superficies habitables debajo de sí, y otro estaría representado por aquellos componentes bióticos del sustrato, cuya mayor porción se encuentra elevada del sustrato, siendo habitable así el volumen total de su estructura (tablas 1 y 2).

Tabla 1. Microhábitats elegidos *a priori*, en los cuales se examinó la presencia de las diferentes especies de ofiuoroideos y su abundancia en algunos arrecifes de la unidad de paisaje *Montastraea* spp.

Microhábitats no elevados del sustrato	Microhábitats elevados del sustrato
Aquellos proporcionados por :	Aquellos proporcionados por:
Lajas: (LAJ) Piezas calcáreas aplanadas y livianas de tamaño variable.	Hidrocorales: (MIL) Colonias de <i>Millepora</i> spp.
Colonias de coral vivo: (CVI) Pequeñas cabezas de varias especies de coralinas vivas, que puedan ser volteadas.	Eponjas: (ESP) Varias especies de esponjas, de crecimiento vertical con variadas formas de crecimiento (figura 2)
Rocas coralinas: (ROC) Rocas calcáreas que conforman el sustrato coralino como tal, desprovistas de tejido coralino pero colonizadas a menudo por tapetes algales muy cortos y por formas incrustantes de algas calcáreas y pequeñas esponjas.	Octocorales: (OCT) Colonias de varias especies con variadas formas de crecimiento (figura 2) como: <i>Pseudoplexaura</i> sp., <i>Pseudopterogorgia</i> spp., <i>Gorgonia ventalina</i> .
<i>Halimeda</i> spp. (HAL) Cúmulos algales de <i>Halimeda</i> spp.	

*Aunque los cúmulos algales podrían considerarse a cierta escala elevados del sustrato, para el presente estudio fueron tratados como componentes vivos de crecimiento costroso, constituyendo esto una limitante para la caracterización adecuada de este tipo de microhábitat.

Tabla 2. Esquemas explicativos del procedimiento aplicado para determinar la superficie y el volumen ofrecidos para los ofiuros, por cada una de las estructuras consideradas en el presente estudio como su potencial microhábitat.

Tipo	Figura-Método
<p>Microhábitats no elevados Según su forma al levantar cada estructura, se tomaron dos medidas (a y b) (como lo muestran las figuras) siendo posible determinar su área (por medio de la fórmula $A = a \times b$).</p>	
<p><i>Roca coralina, Escombros, Lajas y colonias de coral vivo</i></p>	
<p><i>Halimeda spp.</i></p>	
<p>Microhábitats Elevados Con ayuda de una cinta métrica entonces, se tomaron dos a tres medidas (altura y diámetros) como lo indican las figuras, de modo que fue posible estimar su volumen sin necesidad de extraerlos del agua (por medio de la fórmula $V = [(D_1 \cdot D_2) \times \text{altura} / 2]$).</p>	
<p>Esponjas, Octocorales e Hidrocorales</p>	

2. 3. FASE DE CAMPO

2. 3. 1. Diseño muestral y colecta de información:

Todo el trabajo de campo se realizó durante tres visitas al Archipiélago en las primeras semanas de los meses de abril, mayo y junio de 2000, por medio de equipo de buceo autónomo empleándose las tablas PADI y NAUI para los cálculos correspondientes.

Para abordar los objetivos del presente estudio, se abarcaron tres estaciones, que fueran de fácil acceso durante los proyectos adelantados por los programas de investigación del INVEMAR (sede Cispatá); éstas se ubicaron en tres arrecifes ubicados en los sectores de Ceycén, Tintipán, y Maravilla (figura 1, tabla 3) en áreas correspondientes a la zona *M. annularis*- *M. faveolata* la cual es un subtipo de la unidad ecológica *Montastraea spp.*, denominada para el archipiélago por López - Victoria y Díaz (2000).

Tabla 3. Algunas características de las estaciones donde se realizó el muestreo durante el presente estudio.

	Longitud	Latitud	Prof (m)
Ceycén	9° 42' 19" N	75° 51' 58" W	6,5
Maravilla	9° 45' 580" N	75° 51' 968" W	4,5
Tintipán	9° 48' 48.9" N	75° 51' 1.8" W	9

En cada una de las estaciones visitadas se procedió a aplicar el mismo procedimiento de recolección de información utilizando una cinta métrica de 20

m de longitud, se demarcaron cuatro transectos lineales por estación, tres de los cuales fueron censados durante el día y uno durante la noche. Los transectos se dispusieron al azar en cada estación, sin conservar ninguna disposición especial, únicamente teniendo en cuenta que estos se encontraran en la misma profundidad y en zonas de condiciones relativamente homogéneas (por pertenecer a la misma unidad de paisaje).

Con objeto de reunir el mayor número de puntos muestrales posibles de la mayoría de los microhábitats, cada transecto se recorrió en busca de todos los puntos bajo la línea ocupados por los microhábitats establecidos *a priori* (tabla 1), la presencia e identidad de cada uno de estos fue registrada en tablas acrílicas utilizando la convención correspondiente. Por medio de observación y conteo directo, se determinaron las especies de ofiuros encontradas en cada uno de los microhábitats y sus abundancias; un par de individuos fueron colectados siempre que no fuese posible reconocer la especie a simple vista, para su posterior identificación en el laboratorio. Para esto se emplearon bolsas sellables debidamente rotuladas que fueron almacenadas en neveras de icopor, (con hielo cuando fue posible), durante su transporte en la embarcación. Inmediatamente después de ser registrada esta información, se procedió a la estimación del área o volumen de la estructura establecida como microhábitat disponible para la fauna ofiuroidea; para esta estimación se aplicaron procedimientos diferentes según el tipo de microhábitat (tabla 2). Dentro de componentes de crecimiento elevado del sustrato, únicamente las esponjas pudieron ser identificadas a nivel específico en campo; sin embargo, cuando

esto no fue posible se colectó un pequeño trozo que fue transportado en alcohol al 70% para su posterior identificación en el laboratorio.

Adicionalmente, con el propósito de lograr registros fotográficos de cada especie, se colectaron de uno a dos individuos de cada una, que junto con los demás ejemplares colectados, fueron anestesiados sumergiéndolos en una solución de sal de Epsom en agua de mar y luego transferidos a frascos con alcohol al 70% (ver Hutchings, 1978) debidamente rotulados, para transportarlos al laboratorio del INVEMAR, en Santa Marta.

2. 4. FASE DE LABORATORIO

Los ofiuroideos fueron observados en un estereoscopio ZEIZZ (Stemi SV6), e identificados con ayuda de las claves taxonómicas de Hendler *et al.* (1995), Clark (1933), Paterson (1985), Fell (1960, 1962) y Tomassi (1970). Se obtuvieron imágenes de los ejemplares ofiuroideos de mayor tamaño por medio de un escáner Hewlett Packard (ScanJet 4c), con un acuario pequeño adaptado especialmente sobre el panel.

Con ayuda del equipo fotográfico (ZEIZZ, 45 60 70 03) adaptable al estereoscopio se obtuvieron imágenes fotográficas en película para diapositiva Kodak (ASA 100) de las especies de menor tamaño, en vista dorsal y ventral, haciéndose también un acercamiento de sus mandíbulas. Estas últimas imágenes fueron digitalizadas en seco por medio de un escáner Hewlett

Packard 4c/t. Ambos tipos de imágenes fueron contorneadas por medio del programa Corel PHOTO-PAINT 9, para la posterior elaboración del catálogo en el programa Corel 8. La confirmación de las especies fue realizada por el Dr. Gordon Hendler del Museo de Historia Natural de Los Ángeles y por Susan Hottenrot del Instituto Smithsonian en Washington.

Las esponjas que no fueron identificadas en campo fueron examinadas en el laboratorio por el Dr. Sven Zea (INVEMAR- Santa Marta), lográndose identificarlas hasta nivel específico con base en la observación de preparaciones rápidas de espículas, las cuales fueron obtenidas sumergiendo un pequeño trozo de cada una en una solución de hipoclorito de sodio comercial por espacio de 30 minutos (*ver Zea, 1987*).

2. 5. FASE DE GABINETE

A partir de la información reunida en campo, se elaboró una base de datos utilizando hojas de cálculo en el Programa Excel 2000; en ella se clasificaron los datos correspondientes a los diferentes tipos de sustrato, según la naturaleza de estos (biótica o abiótica) y su posición sobre el sustrato (elevada o no elevada). Para determinar si la comunidad o alguna de las especies registradas se encontraba ocupando de manera preferencial alguno de los tipos de microhábitat definidos, se calcularon a partir de las abundancias totales de ofiuroideos y de cada una de las especies halladas, dos indicadores de la preferencia que han sido usados en varios estudios con este fin: a) Densidad

(D_e) (Boffi, 1972; Kissling y Taylor, 1977) (ecuación 1) y b) Porcentaje de ocupación (P_o%) (ecuación 3). Se encontró entonces un promedio entre los indicadores de cada una de las unidades muestrales (um) o transectos (ver ecuaciones 2 y 4).

$$\bar{D}_e(\text{um}) = \# \text{ de individuos ofiuroideos} / \text{área del microhábitat A.} \quad (\text{Ec. 1})$$

$$\bar{D}_e(A) = \sum_{\text{um}=1}^9 D_e(\text{um}) / 9 \quad (\text{Ec. 2})$$

$$P_o\%(\text{um}) = \# \text{ de puntos ocupados} / \# \text{ de puntos disponibles de mic. A.} \quad (\text{Ec. 3})$$

$$\bar{P}_o\%(A) = \sum_{\text{um}=1}^{12} P_o\%(\text{um}) / 12 \quad (\text{Ec.4})$$

Para determinar las densidades medias se contó con los datos de 9 transectos (n=9), realizados durante el día, en los cuales fue posible tomar las medidas de las estructuras del sustrato. Para efectuar los promedios de los porcentajes de ocupación, se contó con datos de los 12 transectos (n=12), tres de los cuales fueron nocturnos. Para averiguar si la comunidad de ofiuroideos o alguna de sus especies se distribuyeron preferencialmente sobre: a) Estructuras de naturaleza biótica vs abiótica, b) Estructuras elevadas vs no elevadas, c) Eponjas vs otros componentes elevados y d) Algas vs otros componentes no elevados del sustrato, se determinó cuales de ellas ocurrieron representativamente (de manera abundante) y exclusivamente (únicamente en la categoría determinada). Se empleó el programa estadístico SPSS 10.0 y, por medio análisis de varianza (ANOVA a una vía; a dos colas), se compararon las densidades y porcentajes de ocupación promedios (totales y por especie) entre microhábitats y categorías mayores en que éstos fueron clasificados (ver

párrafo anterior), previa prueba de homogeneidad de varianzas (homocedacidad) aplicando contrastes de Levene. Adicionalmente, comparaciones múltiples posteriores (entre más de dos microhábitats) se llevaron a cabo usando la prueba de Tukey, en caso de que hubiesen diferencias significativas. En casos en que las varianzas no fueran homogéneas, se transformaron los datos utilizando el $\text{Log}_{10}(n + 1)$ y, si aún no se lograba homogeneidad, se utilizaron comparaciones no paramétricas de Kruskall-Wallis y Mann-Whitney.

Al aplicar los contrastes paramétricos fueron probadas las hipótesis unilaterales de igualdad de densidades y porcentajes medios de ocupación, tomando como criterio un nivel de significancia mayor que 0,05 para no rechazar las siguientes hipótesis nulas:

—	—
$\bar{H}_0: D_e (\text{Abióticos}) = D_e (\text{Bióticos})$ $P_o\% (\text{Bióticos})$	$H_0: P_o\% (\text{Abióticos}) =$
—	—
$\bar{H}_a: D_e (\text{Abióticos}) \neq D_e (\text{Bióticos})$ $P_o\% (\text{Bióticos})$	$H_a: P_o\% (\text{Abióticos}) \neq$

Se excluyeron de estos análisis las especies que ocurrieron en un solo transecto; además se contrastaron únicamente los porcentajes de ocupación de otras especies encontradas poco frecuentemente (en menos de tres transectos) durante el muestreo, como *Ophioderma rubicundum*, *O. phoenium*, *O. cinereum*, *Ophiostigma isocanthum*, y de los ejemplares juveniles de

Ophiopsila spp., ya que se contó con datos insuficientes de éstas correspondientes a aquellos transectos en los cuales fue posible hallar sus densidades.

Por medio del mismo procedimiento, se determinó si la comunidad ofiuroidea o alguna de sus especies se distribuyó de manera preferencial en los microhábitats de crecimiento elevado sobre el sustrato, en este caso tomándose como criterio un nivel de significancia mayor que 0,05 para no rechazar las siguientes hipótesis nulas:

$$H_0 = \bar{D}_e \text{ (Elevados)} = \bar{D}_e \text{ (No elevados)}$$

$$H_a = \bar{D}_e \text{ (Elevados)} \neq \bar{D}_e \text{ (No elevados)}$$

$$H_0 = \bar{P}_0\% \text{ (Elevados)} = \bar{P}_0\%$$

$$H_a = \bar{P}_0\% \text{ (Elevados)} \neq \bar{P}_0\%$$

Se llevaron a cabo análisis de varianza, transformaciones de datos con el $\text{Log}_{10}(n+1)$ para prevenir que las especies muy abundantes enmascararan los aportes de especies raras (MIP, 1979), así como también análisis no paramétricos de Mann Whitney en casos en que fuese necesario (Martínez y Martínez, 1997).

Para determinar si la comunidad o alguna de sus especies se distribuyó preferencialmente sobre algún tipo de microhábitat no elevado (**CAI, CVI, LAJ, EPO, OTR, HAL, LOB**) o elevado (**SPO, MIL, OCT**) en particular, se aplicó un procedimiento similar a los anteriores determinando las diferencias entre las densidades medias y los porcentajes de ocupación de cada una de las

estructuras por medio de comparaciones múltiples (cuando hubiesen comparaciones de más de dos microhábitats) probando las hipótesis:

$$H_0: \bar{D}_e(\text{SPO}) = \bar{D}_e(\text{MIL}) = \bar{D}_e(\text{OCT}) \quad \bar{P}_0\%(\text{SPO}) = \bar{P}_0\%(\text{MIL}) = \bar{P}_0\%(\text{OCT}) \quad \bar{H}_0:$$

$$H_a: \bar{D}_e(\text{SPO}) \neq \bar{D}_e(\text{MIL}) \neq \bar{D}_e(\text{OCT}) \quad \bar{P}_0\%(\text{SPO}) \neq \bar{P}_0\%(\text{MIL}) \neq \bar{P}_0\%(\text{OCT}) \quad \bar{H}_a:$$

Para determinar cuáles de las especies ofiuroideas se distribuyeron sobre alguna especie de esponja en particular, se presentaron las densidades y porcentajes de ocupación medias y los resultados de los análisis correspondientes a las pruebas de la existencia de diferencias significativas entre ellas. Sin embargo, debido a que el diseño muestral no se encaminó a recolectar un número definido de puntos muestrales de cada una de las especies de esponja, la información obtenida en algunos casos fue insuficiente para hallar promedios confiables de densidades y porcentajes de ocupación, dificultándose así concluir a cerca de las preferencias de los ofiuros. Por esta razón se determinaron de manera total (agrupando la información de todos los transectos) las densidades y porcentajes de ocupación, presentándose estos valores como indicadores de las preferencias. Ante esto, sin embargo se reconoce como limitante el hecho de no contar con los promedios, de manera que la información proporcionada será preliminar y deberá ser sujeta a posteriores comprobaciones experimentales, si se desea llegar a conclusiones en relación a especies particulares.

Considerando que se ha postulado en estudios anteriores que las estructuras vegetales (Zavodnik, 1967; Boffi, 1972) y en ocasiones ciertas especies de esponjas (Turon *et al.*, 2000) representan un sustrato más favorable que otros para el reclutamiento de algunas especies de ofiuroideos, se averiguó si los individuos juveniles de ofiuroideos se distribuyeron preferencialmente en estructuras bióticas del arrecife y en particular en cúmulos algales, por medio de contrastes múltiples paramétricos previa prueba de homocedacidad de Levene. Teniendo en cuenta además, que según Boffi (1972), los ofiuroideos prefieren las algas calcáreas frente a las foliosas y de consistencias más suaves, se efectuó un análisis de varianza previa prueba de homocedacidad de Levene, para probar las diferencias entre los valores medios de densidad y porcentaje de ocupación de los individuos ofiuroideos en *Halimeda* spp. y en *Lobophora variegata*; sin embargo, posteriormente se discute que tales diferencias no pueden ser consideradas atribuibles a la consistencia de las algas.

RESULTADOS 1

3. RESULTADOS

3. 1 MICROHÁBITATS DE OFIUROIDEOS EN LA ZONA *Montastraea annularis* – *M. faveolata*.

Para caracterizar la zona en términos de disponibilidad de componentes del sustrato (que ofrecen potenciales microhábitats para ofiuroideos), estos se presentan en la tabla 4 junto con atributos propios relevantes referentes a su naturaleza, posición sobre el sustrato y particularidades de sus espacios habitables.

Tabla 4. Estructuras del sustrato que constituyen los microhábitats de ofiuros en el área de estudio, señalándose algunos atributos relevantes de ellas.

SUSTRATO	Tipo según		Espacios proporcionados	Exposición del espacio ocupado
	NATURALEZA	POSICIÓN		
Lajas (LAJ)	Abiótico	No elevado	Arena debajo del componente Superficie inferior del componente	Críptico
Coral vivo (CVI) ¹				
Otros (OTR)*				
Roca coralina (ROC)				
Escombros de <i>Porites porites</i> (EPO)*	Biótico		Intersticios internos (Galerías)	
Cúmulos algales (HAL, LOB *)				
Colonias vivas caídas (CAI)*			Intersticios internos (Canales) Intersticios externos (Comisuras)	
R. coralina- <i>Montastraea</i> spp. (ROC-MON)*	Abiótico	Elevado	Intersticios externos (Comisuras)	Expuesto
Hidrocorales (MIL)	Biótico	Elevado	Intersticios externos (Comisuras) Superficie externa	Críptico Epizóico

Octocorales (OCT) Eponjas (SPO)			Intersticios externos (Comisuras) Intersticios internos (Canales) Ósculos	Críptico Epizóico Críptico
--	--	--	---	----------------------------------

Nótese que a) todos los componentes elevados encontrados son de naturaleza biótica a excepción **ROC-MON** y b) ninguna de las estructuras no elevadas del sustrato arrecifal fue ocupada de manera epizóica (es decir en sus espacios expuestos).

* Estructuras adicionales encontradas (no definidas *a priori*)

¹ Se incluye el coral vivo dentro de la categoría ABIÓTICO, debido a que los ofiuroideos utilizan su superficie inferior inerte.

Seguidamente se describen brevemente las estructuras del sustrato y cada uno de sus espacios habitables utilizados por los ofiuros.

3. 1. 1. Estructuras abióticas del arrecife:

Rocas coralinas, cabezas coralinas, lajas: Estos componentes se encontraron proporcionando espacios bajo su superficie inferior conformados por a) su propia superficie o b) la superficie del sustrato duro o la arena encontrados bajo la estructura. Se consideran los corales vivos dentro de esta categoría ya que la porción que los ofiuroideos utilizan de ellos es su superficie inferior inerte, desprovista de tejido.

Escombros de *Porites porites*: Los escombros de este coral hermatípico se encontraron a menudo en el arrecife de Tintipán constituyendo gran parte de la estructura arrecifal; a menudo tapizados por *Lobophora variegata* creándose debajo de ellas una serie de intersticios grandes o galerías habitables.

Otros: Las conchas vacías de *Strombus gigas* o de bivalvos, ofrecieron espacios en contacto directo con su superficie inferior.

Roca coralina- *Montastraea* spp.: Estas porciones elevadas de roca coralina que a menudo soportaban porciones del coral *Montastraea* spp. en su parte superior, se encontraron proporcionando comisuras externas, ocupadas por una sola especie de ofiuoideo encontrada estrictamente en este tipo de microhábitat. Estas comisuras constituyen refugios crípticos para el disco de los ofiueros, sin embargo, estos son conspicuamente visibles durante la noche al extender los brazos fuera de ellas.

3. 1. 2. Estructuras bióticas del arrecife

a. No elevadas

Halimeda spp.: Los cúmulos tupidos de esta especie algal, proporcionaron una serie de intersticios crípticos pequeños.

Lobophora variegata: Los tapetes foliosos de *Lobophora variegata* proporcionaron espacios entre las hojas.

Colonias Caídas: Colonias vivas de organismos de crecimiento vertical, que no fueron encontradas en su posición original en el momento del muestreo.

(*Millepora* spp. y una esponja *Xestospongia rosariensis*)

b. Elevadas:

Eponjas: Diecinueve especies con varias morfologías de crecimiento desde arborescentes, pasando por columnares, palmeadas, tubulares y caliculares, hasta globosas (figura 2), ofrecieron espacios expuestos en toda su superficie externa o crípticos en sus comisuras (utilizables solo por ofiuros pequeños) y en el interior de sus ósculos, y al interior de sus canales.

Octocorales: Con formas de crecimiento ramificadas y unirameadas (figura 2), ofrecieron espacios expuestos o crípticos en la superficie de todas sus ramificaciones, principalmente en las bifurcaciones y en las bases.

Millepora: Ofrecieron comisuras crípticas (utilizables solo por ofiuros pequeños), así como también superficies externas expuestas.

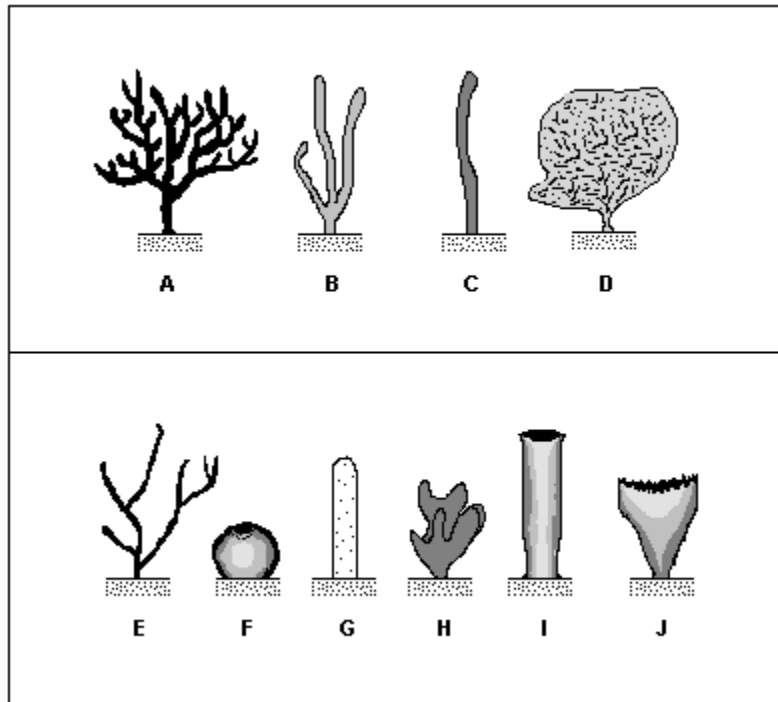
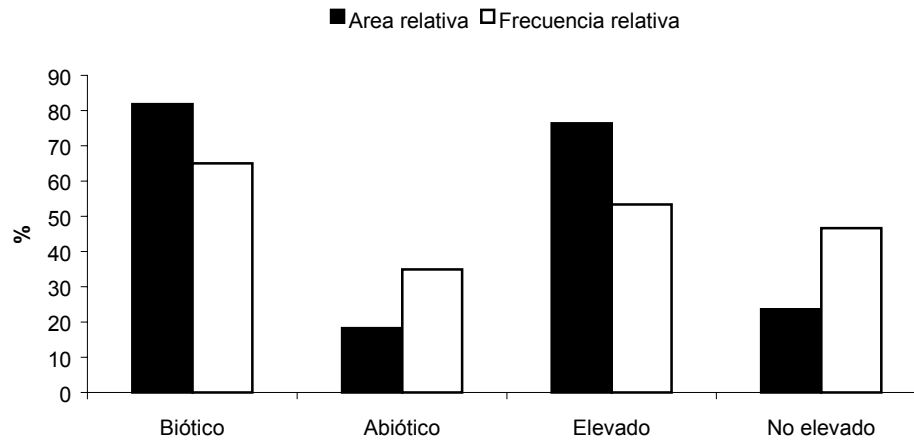


Figura 2. Diagrama de la morfología de crecimiento de todas las colonias de octocorales y de las esponjas (Boury - Esnault, 1997) encontradas en el área de estudio. **A-D.** Colonias de Octocorales: **A-B.** Ramificados, **C.** Unirameados. **D.** Abanicadas; **E-J.** Esponjas de crecimiento: **E.** Arborescente, **F.** Globular, **G.** Columnar, **H.** Palmeado, **I.** Tubular y **J.** Calicular.

En la figura 3 a, b se señalan las proporciones en que los microhábitats fueron encontrados, mostrando también las proporciones en que se encontraron disponibles algunas categorías mayores en que se agruparon los diferentes tipos de sustrato según: a. Su naturaleza (bióticos vs abióticos) y b. Su posición sobre el sustrato (elevados vs no elevados).

a)



b)

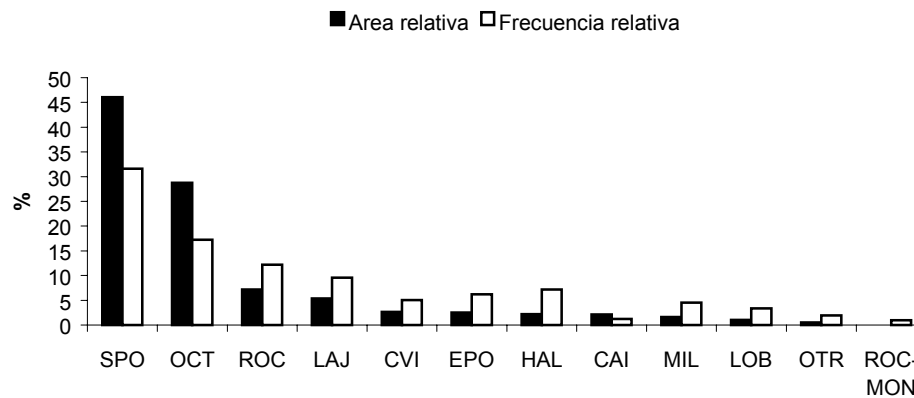


Figura 3. a) Proporciones en que se encontraron los diferentes componentes del sustrato arrecifal (área relativa y frecuencia relativa), disponibles como microhábitats para los ofiuroideos, b) Información correspondiente a las categorías establecidas, que los agrupan según su naturaleza y su posición sobre el sustrato en el área de estudio.

Bajo la línea de los transectos examinados (240 m) se registró un total de 418 puntos correspondientes a componentes del sustrato disponibles como potenciales microhábitats de ofiuroideos. Estos componentes registrados cubrieron en total un área de 20 m², estando ocupada la mayor parte de ésta por estructuras de naturaleza biótica, con formas de crecimiento elevado sobre el sustrato, tales como esponjas de crecimiento vertical que ocuparon el 50% del área, y los octocorales que abarcaron el 25% de la superficie total. Las

colonias de *Millepora* spp., por otro lado, se encontraron entre los componentes bióticos menos representativos junto con los escombros de *Porites porites*, los cúmulos algales de *Lobophora variegata* y las colonias caídas sobre el sustrato, que aparecieron tan sólo esporádicamente en los transectos. Entre los componentes abióticos, las rocas coralinas y las lajas fueron más frecuentes que los restantes, encontrándose conchas de moluscos vacías tan sólo esporádicamente en los transectos.

3. 2. COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE OFIUROIDEOS

Durante el trabajo cuantitativo en campo, fueron encontrados y registrados un total de 404 individuos pertenecientes a 22 morfotipos de ofiuroideos. Once de los cuales se identificaron hasta nivel de especie, tres hasta nivel genérico, uno hasta nivel de familia (Especie 1.) y siete más fueron agrupados en dos complejos (como se explicará más adelante). El total de especies se distribuye en doce géneros y 8 familias: Ophiomyxidae, Amphiuridae, Ophiotrichidae, Ophiocomidae, Ophiodermatidae, Ophionereididae, Ophiactidae y Ophiuridae. En la tabla 5 se listan tales especies junto con otras que fueron encontradas durante los buceos a pulmón libre tanto en las estaciones, como en los alrededores de la Isla Múcura.

Tabla 5. Lista de especies de ofiuroideos encontrados en las tres estaciones y en las colectas esporádicas.

PHYLUM	CLASE	ORDEN	FAMILIA	ESPECIE
Echinodermata	Ophiuroidea	Phrynophiurida	Ophiomyxidae	<i>Ophiomixa flaccida</i> (Say, 1825)
			Ophiurida	Ophiuridae
		Ophiocomidae		<i>Ophiocoma pumila</i> Lütken, 1859
				<i>Ophiocoma echinata</i> (Lamarck, 1816) *
				<i>Ophiocoma paucigranulata</i> (Devaney, 1974) *
				<i>Ophiocoma wendtii</i> Müller y Troschel, 1842 *
				Complejo <i>Ophiocoma</i> spp. (**)
				<i>Ophiopsila</i> sp. 1 (**)
				<i>Ophiopsila</i> sp. 2 *
				<i>Ophiopsila</i> spp. (juv) (**)
		Ophionereididae		<i>Ophionereis reticulata</i> (Say, 1825) (**)
			Especie 1	
		Ophiodermatidae	<i>Ophioderma apressum</i> (Say, 1825) *	
			<i>Ophioderma brevicaudum</i> Lütken, 1856 *	
			<i>Ophioderma cinereum</i> Müller y Troschel, 1842 (**)	
			<i>Ophioderma phoenium</i> H. L. Clark, 1918 (**)	
			<i>Ophioderma rubicundum</i> Lütken, 1856 (**)	
		Ophiactidae	<i>Ophiactis savigni</i> Müller y Troschel, 1842 *	
			<i>Ophiactis</i> sp. 1	
			<i>Ophiactis</i> sp. 2	
		Amphiuridae	<i>Amphioplus thrombodes</i> H. L. Clark, 1918	
			<i>Amphiura palmeri</i> Lyman, 1882	
			<i>Amphiura stimpsoni</i> Lütken, 1859	
			<i>Ophiostigma isocanthum</i> (Say, 1825) (**)	
		Ophiotrichidae	Complejo (OANG- OORS) (**)	
			<i>Ophiothrix angulata</i> (Say, 1825)	
			<i>Ophiothrix suensonii</i> Lütken, 1856 (**)	
			<i>Ophiothrix orstedii</i> Lütken, 1856 *	

(*) Especies encontradas durante los buceos a pulmón libre en el área adyacente a Mucura o en las colectas esporádicas realizadas en las tres estaciones.

(**) Especies o complejos encontrados en dos o más transectos diurnos (tres o más transectos en total), que fueron tomadas en cuenta para resolver el problema de investigación.

Pese al cuidadoso entrenamiento en el reconocimiento de las especies de ofiuroideos, llevado a cabo durante la fase preliminar de este estudio, se presentaron algunos inconvenientes con la diferenciación visual de cinco especies en campo, ya que el muestreo cuantitativo no fue extractivo. Un primer par de ellas, pertenecientes al género *Ophiothrix*, *Ophiothrix angulata* y

O. orstedii, fueron registradas como un solo morfotipo (Complejo OANG-OORS) durante el trabajo cuantitativo llevado a cabo sobre los transectos, debido a la extremada similitud entre ellas y a su pequeño tamaño. Los individuos adultos de las tres especies restantes, comprendidas en el género *Ophiocoma*, *O. echinata*, *O. paucigranulata* y *O. wendtii*, fueron registradas de igual forma como un solo morfotipo (Complejo *Ophiocoma* spp.); en este caso, aunque los ejemplares observados fueron siempre de gran tamaño, se hallaron la mayoría de las veces en espacios excesivamente crípticos y debido a la rapidez de sus movimientos evasivos, se dificultó la captura y en muchos casos la manipulación de los individuos, necesaria para la apreciación de caracteres propios que no eran perceptibles a simple vista. De otro lado los individuos juveniles de estas últimas tres especies (con diámetros del disco entre 2 y 4 mm), fueron reunidos también en un solo morfotipo denominado juveniles de *Ophiocoma* spp., debido a que sus caracteres distintivos aún no eran observables ni en campo, ni en laboratorio.

En la figura 4 se muestra un diagrama de la composición de la comunidad de ofiuroideos hallada en el muestreo cuantitativo, señalándose igualmente las abundancias relativas de cada una de las especies.

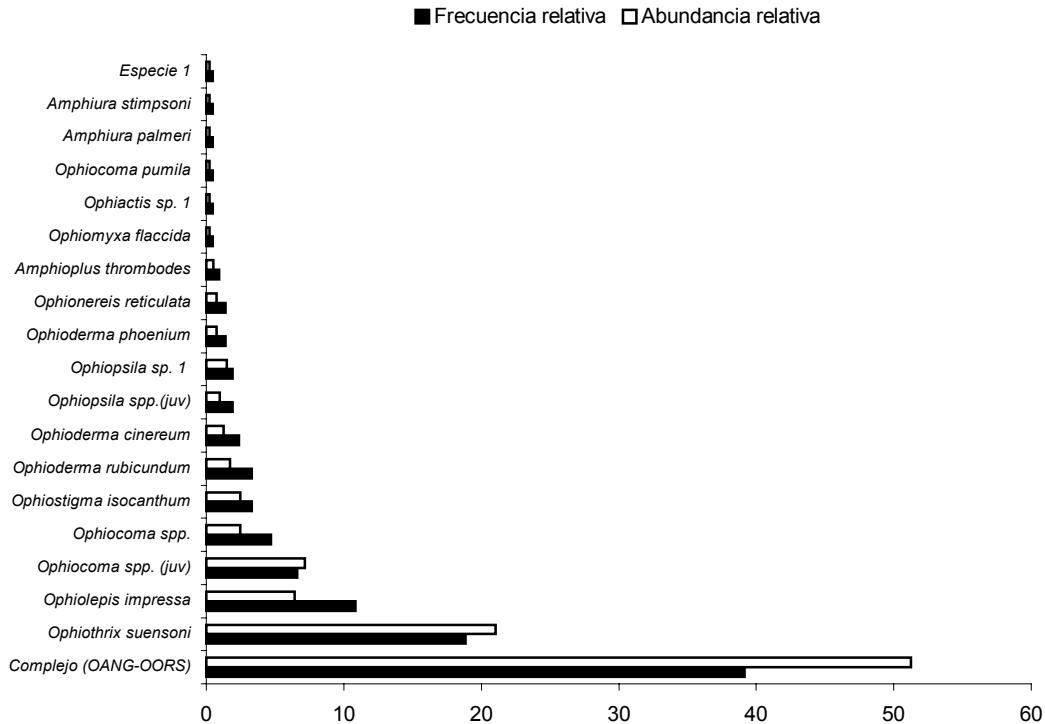


Figura 4. Abundancias relativas de cada una de las especies ofiuroideas halladas durante el muestreo cuantitativo.

Se evidencia que el complejo OANG -OORS fue el más abundante, registrándose 207 individuos en total. Además de este complejo, los juveniles del género *Ophiocoma* (*OCO juv*) y las especies *Ophiothrix suensonii* (*OSUE*) y *Ophiolepis impressa* (*OIMP*), ocurrieron de manera abundante y estuvieron presentes en más de una localidad. En contraste, hubo varias especies muy poco abundantes, encontrándose tan solo uno o dos individuos durante la totalidad del muestreo. Tal es el caso de la *Especie 1*, *Ophiomyxa flaccida*, *Ophiactis sp. 1*, *Ophiocoma pumila*, *Amphiura palmeri*, *Amphiura stimpsonii* y *Amphioplus thrombodes*; encontrándose por consiguiente que estas últimas tres fueron registradas únicamente en una de las tres estaciones.

Aunque los tres arrecifes correspondientes a las estaciones de muestreo se ubicaron dentro del mismo tipo de zona (figura 1, tabla 3); hubo diferencias significativas entre ellos, en cuanto a las proporciones en que se encontraron disponibles los diferentes componentes del sustrato (*ver* figura 5), debidas a su propia fisionomía y a la zona del arrecife en que se encuentran. Los arrecifes cercanos a las islas de Ceycén y Maravilla corresponden a formaciones de sotavento dentro de esta unidad ecológica, mientras que el arrecife de Tintipán corresponde a una formación de barlovento, la cual con su alta cobertura coralina y ondulada topografía parece constituir un ambiente poco propicio para el desarrollo de esponjas de gran tamaño y de crecimiento vertical, encontrándose solo algunas de crecimiento revistente o costroso en los intersticios disponibles y tapizando pequeñas porciones de las superficies inferiores de corales.

La composición de especies ofiuroideas encontradas y la representatividad de cada una de ellas también varió entre las estaciones. En las figuras 5 (a, b) se ilustra la posible relación de estas diferencias, con las proporciones en que se encontró cada tipo de sustrato.

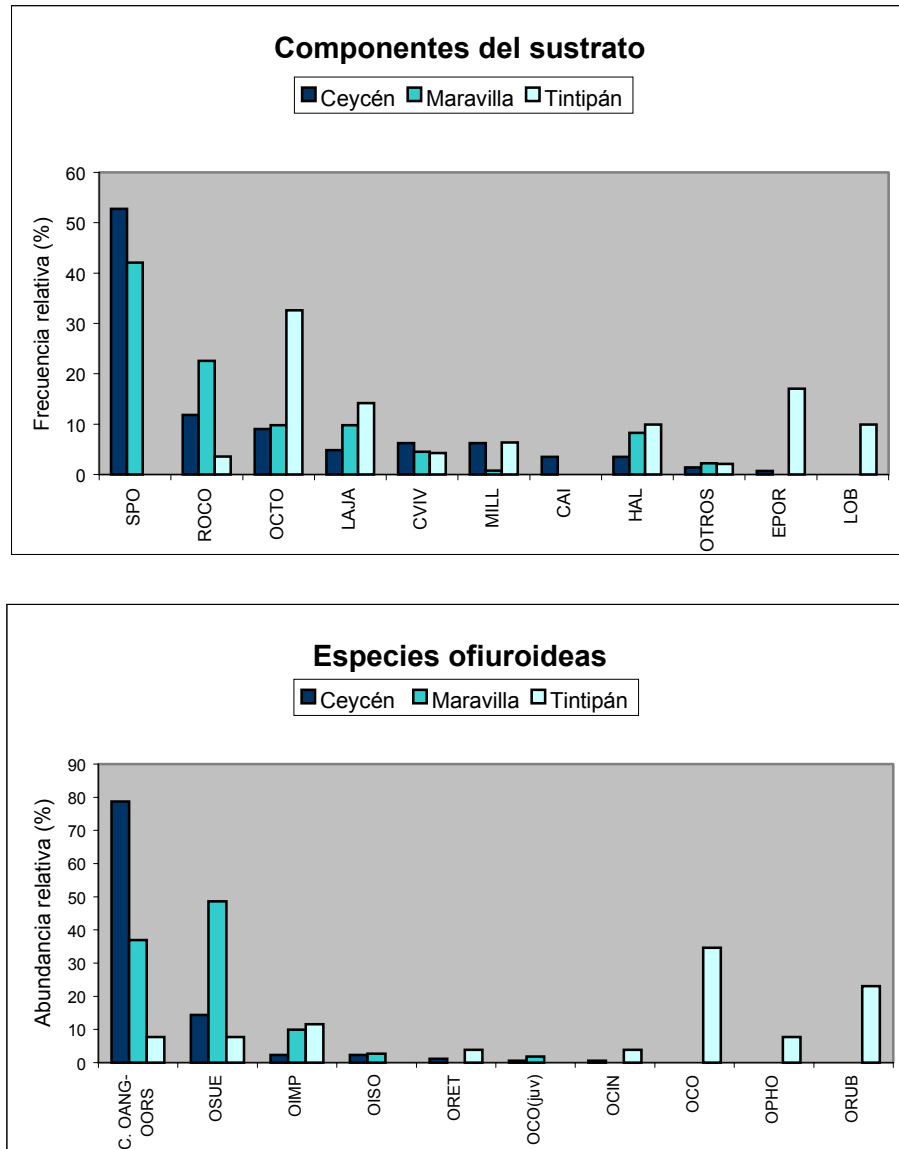


Figura 5 (a, b). a) Área relativa de cada uno de los componentes del sustrato en las tres estaciones de muestreo, y b) composición y abundancia relativa de las especies ofiuroideas (encontradas en tres o más transectos), en las tres estaciones muestrales. Se muestra la relación entre la disponibilidad de microhábitats y el ensamblaje de especies de cada estación.

OISO: *Ophiostigma isocanthum*; **ORET:** *Ophionereis reticulata*; **OCO:** Complejo *Ophiocoma*; **OPHO:** *Ophioderma phoenium*; **ORUB:** *Ophioderma rubicundum*

En Ceycén por ejemplo, todos los componentes del sustrato arrecifal designados como microhábitats estuvieron presentes a excepción de la macroalga *Lobophora variegata*. Allí, las esponjas y los octocorales fueron los componentes más frecuentes durante la totalidad del muestreo, así como

también los más representativos. Esta fue la única estación en la que se registró la presencia de estructuras vivas recientemente volteadas sobre el sustrato, aunque solo esporádicamente. Un sustrato de tales características albergó un ensamblaje de especies dentro del cual, el complejo OANG-OORS fue el más representativo, estando seguido por la especie *Ophiothrix suensonii*.

En el arrecife del sector de Maravilla, por otra parte, las esponjas fueron el componente vivo más frecuentemente encontrado en los transectos; en contraste, esta estación se caracterizó por que los octocorales, al igual que las colonias de *Millepora* spp., fueron componentes muy poco frecuentes. En este arrecife *Ophiothrix suensonii* fue la especie más representativa seguida por el complejo OANG-OORS.

De este modo, estas dos formaciones arrecifales (de sotavento) con las particularidades mencionadas, moderadamente expuestas al oleaje (ver López-Victoria y Díaz, 2000) y de profundidad nunca mayor a cinco metros, albergaron un ensamblaje de 367 individuos ofiuroideos distribuidos en 17 especies, de las cuales siete se encontraron esporádicamente y representadas tan solo por un ejemplar (*Ophiomyxa flaccida*, *Amphiura stimpsonii*, *Ophiactis* sp. 1, *Ophiactis* sp. 2, *Amphioplus thrombodes* y *Amphiura palmeri*). En contraste Tintipán, se caracterizó por estar desprovista de esponjas de crecimiento erguido, en tanto que los escombros del coral hermatípico *Porites porites* y los cúmulos algales de *Lobophora variegata* fueron componentes exclusivos de esta estación. En este arrecife (de barlovento), se encontró un

ensamblaje de 11 especies, ninguna de las cuales presentó una dominancia significativa sobre el resto. Varias de ellas se encontraron también en Ceypén y en Maravilla; sin embargo, el número de individuos fue bastante menor en esta estación (37 individuos). Por otro lado, se encontraron sólo algunos ejemplares del complejo OANG-OORS y de *Ophiothrix suensoni* mientras que el complejo *Ophiocoma* spp. y la especie *Ophioderma rubicundum* fueron las más representativas.

Adicionalmente, la zona aledaña a Isla Múcura, recorrida esporádicamente durante la noche; constituyó una sección de una formación de parche somera, donde claramente se presentó una mayor energía de oleaje, tres especies adicionales, diferentes a aquellas encontradas en los arrecifes muestreados cuantitativamente fueron encontradas allí durante los buceos a pulmón libre. Tal es el caso de *Ophiopsila* sp. 2, *Ophioderma apressum* y *Ophioderma brevicaudum*.

3. 3. INTERVALOS DE OCUPACIÓN DE LOS DIFERENTES COMPONENTES DEL SUSTRATO Y DE LOS ESPACIOS PROPORCIONADOS POR ESTOS.

Se presenta en la figura 6 el esquema de ocupación de los diferentes componentes del sustrato.

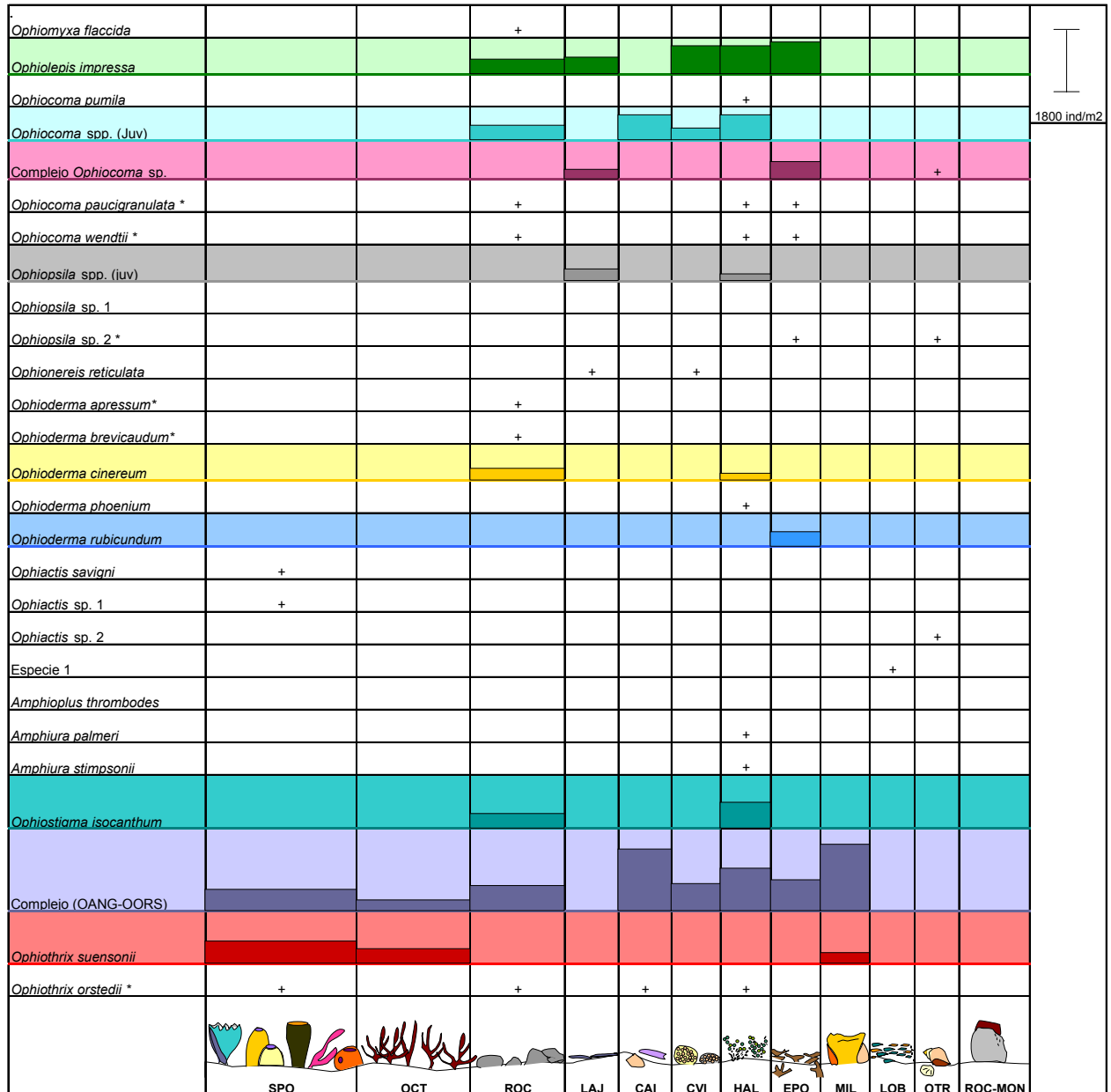


Figura 6. Distribución de las especies de ofiuroideos encontradas, señalándose comparativamente para algunas su densidad promedio (#ind/m²) en cada uno de los microhábitats (en color). Estos últimos se presentan en el eje horizontal, en orden descendente según su disponibilidad. (*) Especies encontradas durante las colectas esporádicas en los alrededores de Isla Múcura. (+) Denota la presencia de las especies de ofiuros en el microhábitat señalado, cuando no se dispuso de un valor medio de densidad.

† Microhábitat ocupado también durante la noche

En la tabla 6 se presenta el esquema de ocupación de los diferentes espacios proporcionados por los componentes del sustrato.

En el presente estudio, un 39% del total de microhábitats ubicados en los puntos examinados durante el muestreo cuantitativo, estuvieron ocupados por uno o más ofiuroideos. Se establece que aunque los ejemplares ofiuroideos se distribuyeron a través de todos los espacios proporcionados por las diferentes estructuras del sustrato exploradas (figura 6 y tabla 6) y ninguna de las especies (a excepción de *Ophiopsila* sp. 1.) se restringió a ningún componente particular del sustrato, algunas especies se agruparon exclusivamente en estructuras que ofrecían a ellas distintos tipos de espacios y la posibilidad de utilizar atributos característicos tales como su cripticidad, naturaleza o posición sobre el sustrato.

3. 3. 1 Especies restringidas a diferentes estructuras del sustrato y a los diferentes espacios proporcionados por ellas

a. Especies ocupando exclusiva y permanentemente microhábitats crípticos proporcionados por estructuras no elevadas del sustrato

Siete de las especies encontradas en tres o más transectos ocuparon exclusivamente espacios crípticos proporcionados por varias estructuras no elevadas del sustrato. *Ophionereis reticulata*, el complejo *Ophiocoma* spp., *Ophioderma phoenium*, *O. rubicundum*, *O. cinereum*, *Ophiostigma isocanthum* y *Ophiolepis impressa*.

Como se observa en la figura 6 y en la tabla 6, dos de estas estuvieron ocupando de manera exclusiva microhábitats proporcionados por estructuras denominadas abióticas del arrecife; tal es el caso de los adultos del complejo *Ophiocoma* spp. y *Ophionereis reticulata*. Entre estas, *O. reticulata* ocupó exclusivamente la arena encontrada bajo los componentes. Los individuos del complejo *Ophiocoma* spp. (que siempre fueron de gran tamaño) ocuparon las superficies inferiores de varias estructuras encontrándose siempre sobre el sustrato duro disponible bajo estas, así como también las amplias galerías de los escombros de *Porites porites*.

Individuos de *Ophioderma phoenium*, *O. rubicundum* y *Ophiostigma isocanthum* se encontraron ocupando los sustratos duros disponibles bajo estructuras abióticas o la superficie inferior de las mismas. Particularmente, los individuos más pequeños de estas especies se encontraron ocupando espacios de tipo intersticios bióticos de *Halimeda* spp. y *Lobophora variegata* y abióticos de escombros de *Porites porites*.

Por otra parte los individuos de mayor tamaño de *Ophiolepis impressa* y *Ophioderma cinereum* siempre ocuparon la arena disponible bajo componentes abióticos, mientras varios ejemplares pequeños de ambas especies ocuparon intersticios de *Halimeda* spp.

b. Especies que ocuparon exclusivamente microhábitats proporcionados por estructuras elevadas del sustrato arrecifal

Solo *Ophiopsila* sp. 1. y *Ophiothrix suensonii* ocuparon exclusivamente este tipo de estructuras que ofrecieron una posición elevada sobre el sustrato. *Ophiopsila* sp. 1. en particular ocupó exclusivamente las comisuras de grandes columnas de roca coralina que en su parte superior soportaban porciones vivas del coral *Montastraea* spp. Este microhábitat de posición elevada sobre el sustrato no fue ocupado por ninguna otra especie de ofiuroideo, solo los brazos de *Ophiopsila* sp. 1. eran evidentes durante la noche, mientras que su disco permanecía oculto dentro de la comisura (tabla 6).

Ophiothrix suensonii por su parte ocupó las superficies externas de todos los componentes elevados del sustrato arrecifal (**SPO, OCT, MIL**). Allí, individuos de tamaños variables se observaron expuestos tanto durante el día como durante la noche. Solo algunos ejemplares se observaron en condiciones crípticas, también durante el día y la noche, cuando ocuparon los ósculos de algunas esponjas tubulares o las bases y los ejes de octocorales profusamente ramificados.

3. 3. 2. *Especies distribuidas en amplios intervalos de estructuras y espacios.*

Por otra parte los juveniles del complejo *Ophiocoma* spp. y el complejo OANG-OORS se encontraron ocupando un intervalo más amplio de estructuras, destacándose este último por abarcar el mayor número de microhábitats diferentes (8 de 11), y por estar presente en los tres tipos de estructuras elevadas y en la mayoría de estructuras no elevadas, tanto bióticas como abióticas (figura 6). Entre este amplio intervalo de estructuras, ambos

complejos ocuparon varios tipos de espacios disponibles tales como intersticios, comisuras, superficies externas e inferiores (tabla 6).

En suma, los individuos juveniles de ofiuroideos se encontraron ocupando seis tipos de microhábitats diferentes, los cuales correspondieron a estructuras de naturaleza abiótica así como también a estructuras bióticas elevadas y no elevadas del sustrato (figura 6). En particular, tanto los juveniles de *Ophiocoma* sp., como de *Ophiopsila* spp. ocuparon microhábitats distintos a aquellos utilizados por los adultos correspondientes, coincidiendo ambas especies en la utilización de cúmulos de *Halimeda* spp. como microhábitat.

3. 4. TENDENCIAS OBSERVACIONALES DE LAS PREFERENCIAS POR DIFERENTES ESTRUCTURAS DEL SUSTRATO

Para la resolución del problema central de esta investigación, es decir la determinación de las preferencias de microhábitat por parte de los ofiuroideos, se tuvieron en cuenta únicamente las especies y complejos señalados en la tabla 5. Para estos, se usaron la densidad y porcentaje de ocurrencia como indicadores de sus preferencias de microhábitat, mientras que para *Ophioderma phoenium*, *O. rubicundum* y los individuos adultos de *Ophiopsila* sp. 1. se usó únicamente el porcentaje de ocupación, ya que estas no se presentaron de manera frecuente durante los recorridos diurnos de los transectos.

Las especies de ofiuroideos que durante las colectas cuantitativas y aquellas realizadas a pulmón libre correspondieron a registros puntuales de uno o dos individuos, fueron excluidas de cualquier tipo de análisis posterior. Tal es el

caso de los adultos de *Ophiactis savignyi*, *Ophiocoma wendtii* y *O. paucigranulata*, *Ophioderma apressum*, *O. brevicaudum*, *Ophiothrix orstedii*, *Ophiomyxa flaccida*, *Ophiocoma pumila*, *Ophiactis* sp. 1., Especie 1, *Amphiura palmeri*, *A. stimpsonii*, *A. thrombodes*, y *Ophioderma phoenium*, así como también de ejemplares juveniles *O. wendtii* y *Ophiocoma echinata*.

En la tabla 7 se exponen los valores medios de densidad y porcentajes de ocupación de la comunidad ofiuroida y de cada una de estas especies en cada tipo de microhábitat, con su respectivo error estándar. En la tabla 8, se presenta esta misma información, para cada una de las categorías mayores en las que estos fueron agrupados según su naturaleza y posición con respecto al sustrato.

Tabla 8. Valores medios de densidades (casilla superior) y porcentajes de ocupación (casilla inferior) de cada una de las categorías mayores de microhábitats, por parte de las especies ofiuroideas. Se señala también el n muestral para cada caso y los errores estándar correspondientes.

	CATEGORIAS MAYORES			
	BIOTICO	ABIOTICO	ELEVADO	NO ELEVADO
	n=9/n=12	n=9/n=12	n=9/n=12	n=9/n=12
<i>Ophiolepis impressa</i>	0.2±0.2	7.5±2.3	-	7.6±2.9
	1.1±0.6	15.1±3.9	-	13.9±3.3
Com. <i>Ophiocoma</i> sp. (juv)	1.1±0.5	3±1.9	-	10.3±5.1
	2.9±1.2	4.6±2.1	-	8.7±3.4
<i>Ophicopsila</i> spp. (juv)	0.1±0.1	0.6±0.6	*	0.5±0.3
	1.4±0.9	1.4±1.4	*	1.8±2
Complejo <i>Ophiocoma</i> sp.	-	0.8±0.5	-	0.6±0.3
	-	0.06±0.03	-	4.6±2.6
<i>Ophionereis reticulata</i>	-	0.7±0.6	-	0.4±0.4
	-	2.8±1.6	-	1.8±0.9
<i>Ophioderma cinereum</i>	0.03±0.03	0.2±0.2	-	0.4±0.3
	0.3±1.6	2.7±1.6	-	2.6±1.3
<i>Ophiostigma isocanthum</i>	0.8±0.8	0.9±0.9	-	2.5±1.7
	1.8±1.2	0.8±0.8	-	3.8±1.8
<i>Ophiothrix suensonii</i>	4.4±1.9	-	11.8±5.5	-
	19.4±4.4	-	26.0±6.9	-
Com. OANG-OORS	7.8±2.8	15.2±6.7	3.7±1.8	32±10.3
	19.1±4.7	20.4±6.5	15.3±5.0	26.3±7.1
<i>Ophioderma phoenium</i>	0.3±0.2	0.3±0.2	-	0.4±0.3
	0.5±0.3	0.6±0.6	-	1.1±0.6
<i>Ophioderma rubicundum</i>	*	0.5±0.5	-	0.3±0.3
	1.7±1.5	1.7±1.2	-	3±1.9
<i>Ophiuroideos juveniles</i>	1.3±0.6	3.6±2.0	*	10.8±3.9
	4.3±1.3	6±2.0	1.2±0.9	10.5±3.9
Abundancia de organismos	15.6±4.7	30.7±10.4	7.6±2.7	39.3±11.3
	36.3±7.5	46.1±7.1	30.9±8.5	50.7±7.2
Riqueza de especies	2.9±1.2	11.7±3.2	6.17±1.41	25.6±4.03
	-	-	-	-

* Denota la presencia de la especie o complejo en el microhábitat, cuando no fue posible determinar su densidad promedio.

3. 4. 1. Preferencia de estructuras de diferente naturaleza (bióticas vs abióticas)

En la tabla 9 se presentan para la comunidad ofiuroidea y cada una de sus especies, los resultados de las comparaciones estadísticas para determinar la

existencia de diferencias en la densidad y porcentaje de ocupación entre tipos de microhábitats según su naturaleza y su elevación.

Tabla 9. Valores de los niveles de significancia obtenidos a partir del análisis paramétricos (ANOVA) y no paramétricos (pruebas de Mann Whitney para 2 muestras independientes) comparando los valores medios de densidad y porcentajes de ocupación de los microhábitats bióticos frente a abióticos y elevados frente a no elevados. Solo se usaron ANOVAS en los casos en hubo homogeneidad de varianzas entre tipos de microhábitat (Contraste de Levene). n1-n2: tamaño muestral para cada caso (Tipo A-Tipo B).

Especies de Ophiuroideos	Estadísticos	MICROHABITATS			
		Abióticos-Bióticos		Elevados - No Elevados	
		De	%	De	%
Comparaciones Paramétricas					
<i>Ophiocoma</i> spp. (Juv)	n1-n2	(9 - 9)	(12 -12)		
	Anova	0.41	0.96		
Complejo OANG-OORS	n1-n2	(9 - 9)	(12 -12)	(9 - 9)	(12 -12)
	Anova	0.32	0.87	0.02*	0.21
<i>Ophiopsila</i> spp. (Juv)	n1-n2		(12 -12)		
	Anova		0.99		
<i>Ophiostigma isocanthum</i>	n1-n2		(12 -12)		
	Anova		0.52		
<i>Ophioderma rubicundum</i>	n1-n2		(12 - 12)		
	Anova		0.97		
<i>Ophioderma phoenium</i>	n1-n2		(12 - 12)		
	Anova		0,85		
Com. De Ofi. (Número de ind.)	n1-n2	(9 - 9)	(12 -12)	(9 - 9)	(12 -12)
	Anova	0.19	0.35	0.006*	0.09
Com. de Ofi. (Número de sp)	n1-n2	(9 - 9)		(9 - 9)	
	Anova	0.02		0.001*	
Comparaciones no Paramétricas					
<i>Ophiolepis impressa</i>	n1-n2	(9 - 9)	(12 -12)		
	Mann-Whit.	0.01	0.01		
<i>Ophioderma cinereum</i>	n1-n2		(12 -12)		
	Mann-Whit.		0.44		

* Denota los valores obtenidos a partir de datos transformados con Log n+1.

Se observó que aunque la densidad promedio de ofiuroideos sobre estructuras bióticas fue menor que en microhábitats proporcionados por componentes abióticos (15.62 ± 4.74 ind/m² vs 30.67 ± 10.38 ind/m², tabla 8), esta diferencia no fue estadísticamente significativa ($p= 0.196$) en un análisis de varianza. Concomitantemente, el análisis de varianza aplicado buscando diferencias

entre los porcentajes de ocupación de la totalidad de los individuos sobre estos dos tipos de microhábitat señaló que tampoco existen diferencias significativas entre las proporciones medias ocupadas de estructuras bióticas y abióticas ($p=0.355$, $36.35\pm 7.15\%$ vs $46.15\pm 7.12\%$, tabla 8).

En contraste, hubo en promedio un mayor número de especies por unidad de superficie en los espacios proporcionados por estructuras denominadas abióticas (11.71 ± 3.22 esp/m² vs. 2.92 ± 1.20 esp/m²), tal como lo indican los valores medios observados, teniendo en cuenta que el análisis de varianza señala la existencia de diferencias significativas ($p=0.028$, tabla 9). Esto muestra que en este tipo de espacios existen condiciones crípticas que parecen favorecer la presencia de una mayor riqueza de especies (figura 7).

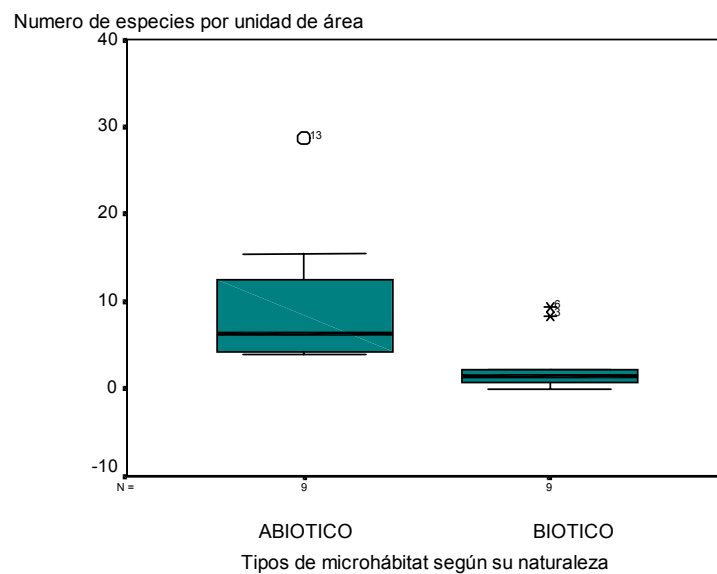


Figura 7. Diagramas de caja representando la riqueza de especies por unidad de área (# especies/m²), en cada uno de los tipos de microhábitat clasificados según su naturaleza. Similarmente, una prueba de Mann Whitney señaló que la densidad de

Ophiolepis impressa fue significativamente diferente en sustratos abióticos y en bióticos, siendo evidente en base a los valores medios observados que la densidad fue mayor bajo sustratos abióticos que sobre sustratos bióticos

($p=0.011$, 7.74 ± 2.32 ind/m² vs. 0.21 ± 0.17 ind/m²) (figura 8). Del mismo modo, el porcentaje de ocurrencia de esta especie fue significativamente mayor en microhábitats abióticos, ($p=0.014$, 15.06 ± 3.94 % vs. 1.12 ± 0.59 %) (figura 9). Esto indica que los individuos adultos de esta especie ocupan preferencialmente los sustratos abióticos, disponibles bajo componentes del arrecife.

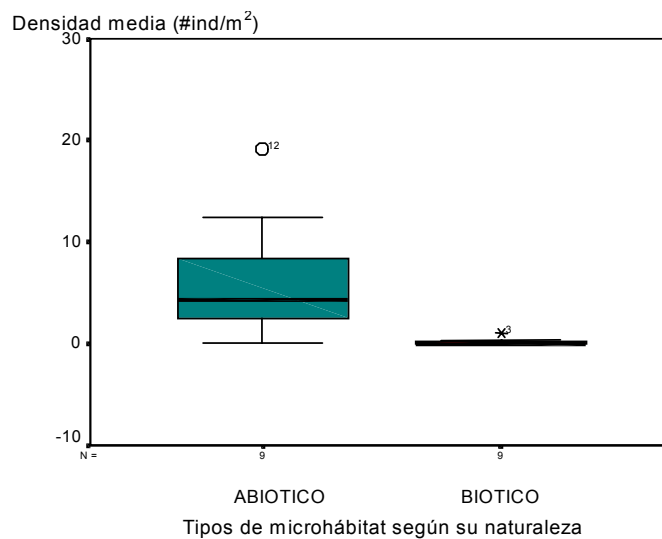


Figura 8. Diagrama de caja representando las densidades medias de individuos de *Ophiolepis impressa* en cada uno de los tipos de microhábitats según su naturaleza.

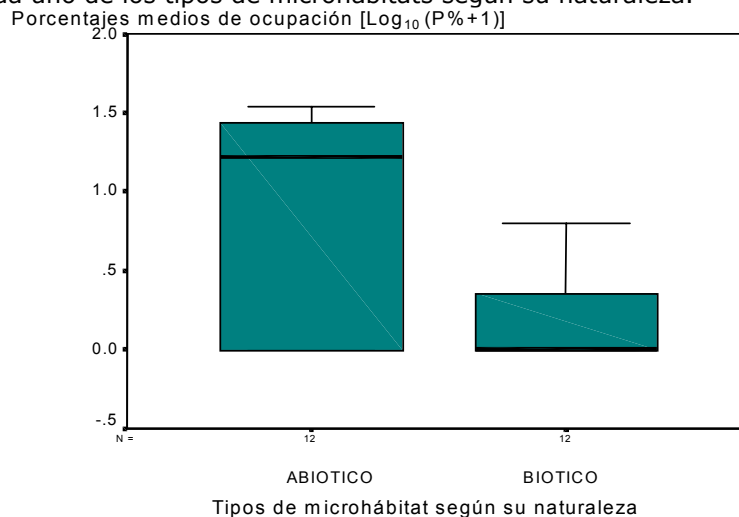


Figura 9. Diagrama de cajas representando el porcentaje de ocupación de cada uno de los microhábitats, por parte de *Ophiolepis impressa*.

Por otra parte, el análisis de varianza aplicado indica que no se presentaron diferencias significativas entre las densidades medias de individuos del complejo OANG-OORS (7.8 ± 2.77 ind/m² vs. 15.23 ± 6.66 ind/m², tabla 8) y de juveniles del complejo *Ophiocoma* spp. (1.15 ± 0.55 ind/m² vs. 2.99 ± 1.86 ind/m²) en microhábitats bióticos y abióticos ($p > 0.05$ en ambos casos, tabla 9). Del mismo modo, los individuos de estos dos complejos ocuparon proporciones medias similares ($19.10 \pm 4.69\%$ vs. $20.42 \pm 6.55\%$ para complejo OANG-OORS y $2.94 \pm 1.18\%$ vs. $4.57 \pm 2.13\%$ en juveniles de *Ophiocoma* spp.) de puntos disponibles de ambos tipos de microhábitat ($p > 0.05$ en ambos casos, tabla 9).

Como ya se mencionó, las preferencias de microhábitat de las especies restantes tales como *Ophiostigma isocanthum*, *Ophioderma cinereum*, *O. rubicundum* y *O. phoenium* y los juveniles de *Ophiopsila* spp., cuya densidad promedio no pudo ser determinada, fueron analizadas mediante sus porcentajes de ocurrencia. Sin embargo, en ninguno de los casos se presentaron diferencias significativas entre los valores medios correspondientes a ambos tipos de microhábitat según el análisis de varianza ($p > 0.05$ en ambos casos, tablas 8 y 9) y en el caso de *Ophioderma cinereum* como lo indica la prueba de Mann-Whitney. Esto conduce a sugerir que todas estas especies ocupan de manera homogénea tanto microhábitats bióticos como microhábitats abióticos; siendo claro en estos casos que (tan solo con una excepción) las estructuras bióticas ocupadas nunca correspondieron a estructuras elevadas del sustrato arrecifal.

3. 4. 2. Ocupación y preferencia de cúmulos algales

Como se observa en la tabla 6 y en la figura 6 un 85% del total de las especies encontradas en algas habitó los intersticios de *Halimeda* spp. En contraste, en los cúmulos algales de *Lobophora variegata*, encontrados únicamente en Tintipán, tan solo se registraron dos especies de ofiuroideos. Se establece así que los ensamblajes asociados a las dos especies algales halladas fueron notablemente diferentes en cuanto a composición, siendo importante destacar que los intersticios de *Halimeda* spp. proporcionaron condiciones favorables para un mayor número total de especies ofiuroideas.

A pesar de que no se recopiló información cuantitativa al respecto, en dichos cúmulos se registraron a menudo varios nudibranchios, microcrustáceos y erizos negros muy pequeños (*Echinometra lucunter*), ocurriendo junto con los ofiuroideos.

3. 4. 3. Preferencia de estructuras en diferente posición con respecto al sustrato (elevadas vs. no elevadas)

Al examinar comparativamente los valores medios de densidades de ofiuroideos en microhábitats elevados y no elevados fue posible encontrar, mediante análisis de varianza que, aunque se presentó una densidad promedio de individuos y de especies significativamente mayor en los componentes no elevados del sustrato ($p=0.006$, 39.29 ± 11.34 vs. 7.60 ± 2.66 y $p=0.001$, 1.20 ± 0.34 vs. 0.15 ± 0.023 respectivamente, tabla 8 y 9), los porcentajes de ocupación entre estos dos tipos de microhábitat no fueron significativamente

diferentes ($p=0.091$, $50.71\pm 7.25\%$ vs. $30.92\pm 8.52\%$, tabla 8 y 9). Esto indica que a pesar de que inicialmente se percibió una conspicua presencia de ofiuros sobre esponjas y otros componentes elevados del sustrato arrecifal, la comunidad ofiuroida se encontró utilizando de manera similarmente significativa las estructuras no elevadas del sustrato arrecifal. Un menor número total de especies ofiuroidas constituyeron la epifauna de las estructuras elevadas, y al parecer en los microhábitats ofrecidos por componentes no elevados se proporcionan condiciones crípticas que favorecen la presencia de más especies.

Por otra parte, aunque los individuos del complejo OANG-OORS ocuparon homogéneamente tanto las estructuras elevadas como las no elevadas del sustrato arrecifal utilizando proporciones similares del total de puntos disponibles de cada uno ($p=0.216$, $26.33\pm 7.8\%$ vs. $15.26\pm 5.03\%$ tablas 8 y 9), se presentó una densidad media de individuos significativamente mayor en los microhábitats proporcionados por estructuras no elevadas del sustrato arrecifal, teniendo en cuenta que el análisis de varianza evidencia la existencia de diferencias significativas ($p=0.025$, 31.99 ± 10.26 ind/m² vs. 3.70 ± 1.83 ind/m²). Esto indica que este complejo no evidenció preferencia por alguno de los tipos de microhábitat en particular y que aunque la elevación con respecto al sustrato no constituye un elemento influyente en la selección de un sustrato específico, los microhábitats crípticos ofrecidos por componentes no elevados brindan condiciones favorables para su agregación.

3. 4. 4. *Ocupación y preferencia de las diferentes estructuras elevadas del sustrato arrecifal.*

En la figura 10 se presenta el esquema de ocupación de los diferentes componentes elevados del sustrato hallados en el área de estudio, evidenciándose también las densidades medias de aquellas especies que los ocuparon de manera representativa durante el muestreo diurno cuantitativo.

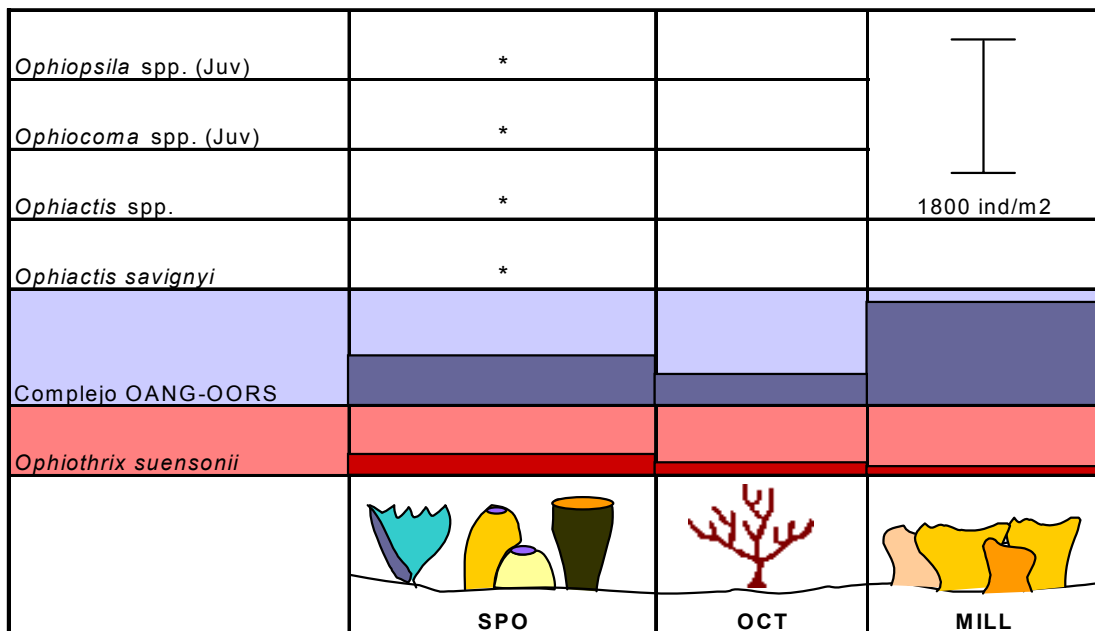


Figura 10. Distribución de las especies de ofiuroideos sobre las estructuras de crecimiento elevado sobre el sustrato; las barras son una representación comparativa de sus densidades promedio (#ind/m³) y las casillas con asterisco corresponden a la ocupación de los microhábitats por parte de especies encontradas esporádicamente en el trabajo cuantitativo, o registradas durante las colectas cualitativas en Isla Múcura.

Entre los componentes elevados del sustrato arrecifal, las esponjas fueron ocupadas con mayor frecuencia por ofiuroideos, (43% del total de las esponjas exploradas vs el 31.7% del total de colonias de *Millepora* spp. vs el 9.7% de los octocorales examinados). Sobre los tres tipos de estructuras con

crecimiento elevado sobre el sustrato, se registró de manera característica, la ocurrencia de *Ophiothrix suensonii* y del complejo OANG-OORS, y solamente sobre las esponjas se registraron, en escasas ocasiones, individuos pertenecientes a especies diferentes a éstas, como algunos juveniles del complejo *Ophiocoma* spp. y *Ophiopsila* spp., y el morfotipo *Ophiactis* sp. 1 (figura 6 y 10).

Aunque algunos octocorales no fueron identificados en campo hasta nivel específico, varios ejemplares del género *Ophiothrix* se registraron ocurriendo sobre colonias de *Pseudoplexaura* sp., *Gorgonia ventalina*, *Briareum asbestinum* y *Pseudopterogorgia* spp. Además, se registró un total de 16 especies de esponjas, 13 de las cuales, incluyendo algunas que fueron registradas puntualmente, estuvieron ocupadas por ofiuroides.

En la tabla 10 se presentan los niveles de significancia obtenidos en las comparaciones realizadas para conocer las diferencias entre los valores medios de densidad y porcentaje de ocupación de cada tipo de estructura elevada, por parte del complejo OANG- OORS y de *Ophiothrix suensonii*.

Tabla 10. Niveles de significancia obtenidos en comparaciones múltiples paramétricas y no paramétricas llevadas a cabo para determinar si existen diferencias entre los valores medios de densidades (*De*) y porcentaje de ocupación (*P%*) de los diferentes componentes elevados del sustrato (Esponjas, Millepora, Octocoral).

Especies de Ofiuroides	Estadísticos	ESTRUCTURAS ELEVADAS	
		Esponjas - Millepora - Octocoral	
		<i>De</i>	<i>P%</i>
Comparaciones múltiples No Paramétricas			
Complejo OANG-OORS	n1-n2-n3* Kru. Wall.	(6 - 5 - 9) 0.148	(8 - 6 - 10) 0.015
Comparaciones múltiples Paramétricas			
<i>Ophiothrix suensonii</i>	n1-n2-n3* Anova	(6 - 5 - 9) 0.390	(8 - 6 - 10) 0.146

*n1-n2-n3: Tamaños muestrales en cada caso.

Aunque los resultados del análisis no paramétrico de Kruskal wallis (tabla 10), muestran que no hubo diferencias significativas entre las medianas de las densidades del complejo OANG-OORS sobre ninguno de los componentes elevados del sustrato arrecifal ($p=0.148$, **SPO**: 18.74 ± 10.22 ind/m³ vs. **MIL**: 1851.85 ± 1851.85 ind/m³ vs. **OCT**: 4.49 ± 3.73 ind/m³, tabla 10), el mismo tipo de análisis indicó que hubo diferencias estadísticamente significativas ($p=0.015$) entre las medianas de sus porcentajes de ocupación (tabla 10, figura 11). Adicionalmente, una prueba de Mann Whitney indicó que estas diferencias ocurrieron entre las

proporciones de puntos ocupados de esponjas y octocorales ($p= 0.009$). Esto último, junto con la observación de los valores medios obtenidos, indica que los individuos de éste complejo ocuparon preferencialmente los microhábitats proporcionados por esponjas de crecimiento vertical, con respecto a los octocorales disponibles ($25.58\pm 6.46\%$ de esponjas vs. $4.5\pm 3.02\%$ de octocorales). Los individuos de este complejo también ocuparon de manera representativa en algunas ocasiones, las colonias del hidrocoral *Millepora* spp. Sin embargo, como lo evidencia el error estándar respectivo, sus porcentajes de ocupación allí fueron extremadamente variables (fluctuando entre el 0 y 100% de los puntos disponibles en un transecto).

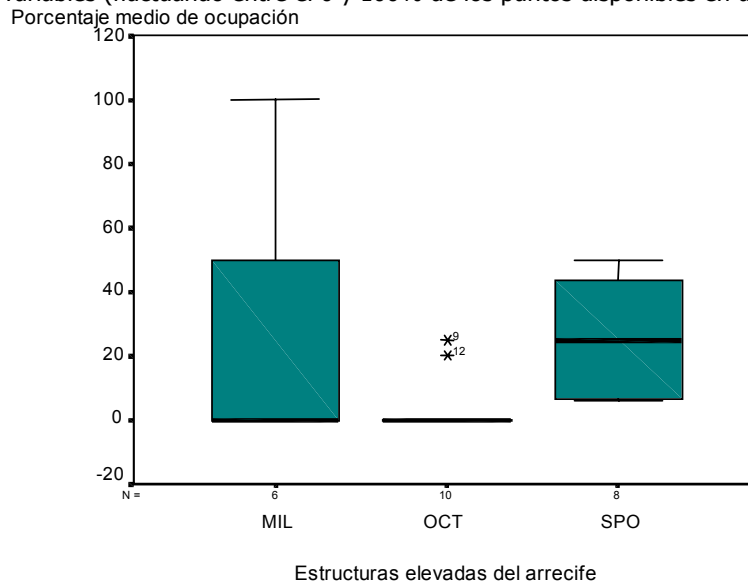


Figura 11. Diagrama de cajas representando los porcentajes medios de ocupación de cada uno de los componentes elevados del sustrato arrecifal por parte del complejo OANG-OORS.

Al notar que los individuos de *Ophiothrix suensonii* también se encontraron exclusiva y frecuentemente sobre estructuras de crecimiento vertical del arrecife, fue posible determinar que, aunque en la totalidad del muestreo ocuparon una mayor proporción de aquellos puntos disponibles que correspondieron a las esponjas (18.8%) con relación a las demás estructuras disponibles, el análisis de varianza no señaló diferencias significativas entre las densidades ni porcentajes medios de ocupación de ninguna de las estructuras elevadas en particular ($p=0.390$ y $p=0.146$ respectivamente) (figuras 12 y 13).

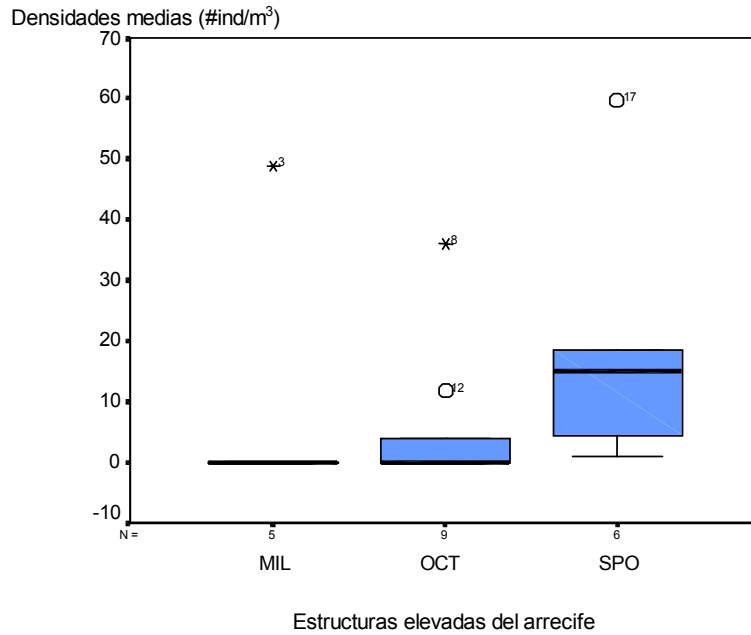


Figura 12. Diagrama de cajas representando las densidades medias de individuos de *Ophiothrix suensonii* presentadas en cada uno de los componentes elevados del sustrato arrecifal.

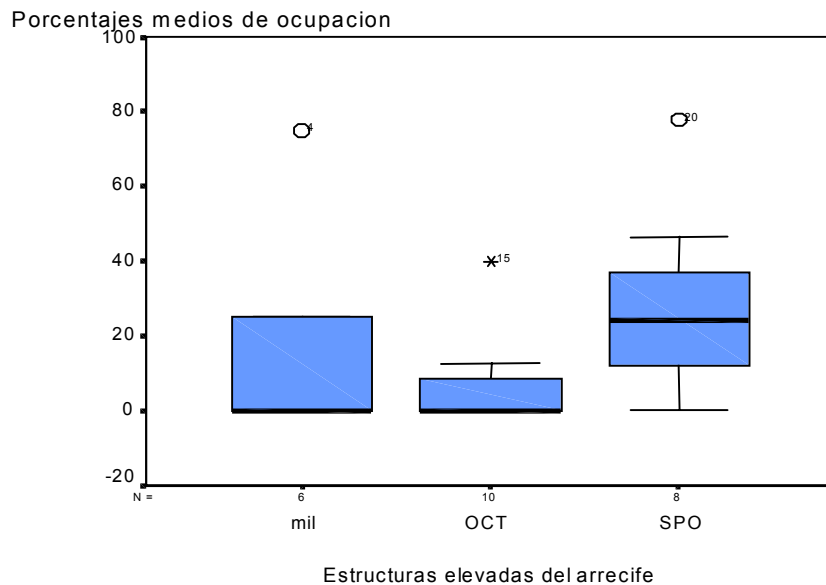


Figura 13. Diagrama de cajas representando los porcentajes medios de ocupación de cada uno de los componentes elevados del sustrato arrecifal por parte de los individuos de *Ophiothrix suensonii*.

3. 4. 5. *Ocupación y preferencia de cada especie de esponja*

De las 16 especies de esponjas encontradas, 13 se encontraron ocupadas por ofiuroideos, incluyendo registros puntuales como *Amphimedon compressa* (**ACOM**), *Ailochroia crassa* (**ACRA**) y *Xestospongia proxima* (**XPRO**). Las

únicas especies de esponjas que pudieron considerarse para la resolución del problema de investigación fueron aquellas encontradas con mayor frecuencia, tales como *Aplysina cauliformis* (**ACAU**), *Aplysina fulva* (**AFUL**), *Callyspongia vaginalis* (**CVAG**), *Ectyoplasia ferox* (**EFER**), *Iotrochota birotulata* (**IBIR**), *Lyssodendoryx colombiensis* (**LCOL**), *Niphates erecta* (**NERE**) y *Xestospongia rosariensis* (**XROS**). Estas especies se muestran en la figura 15 donde se exponen las diferentes proporciones en que se halló cada una de ellas en términos de frecuencia, área y volumen.

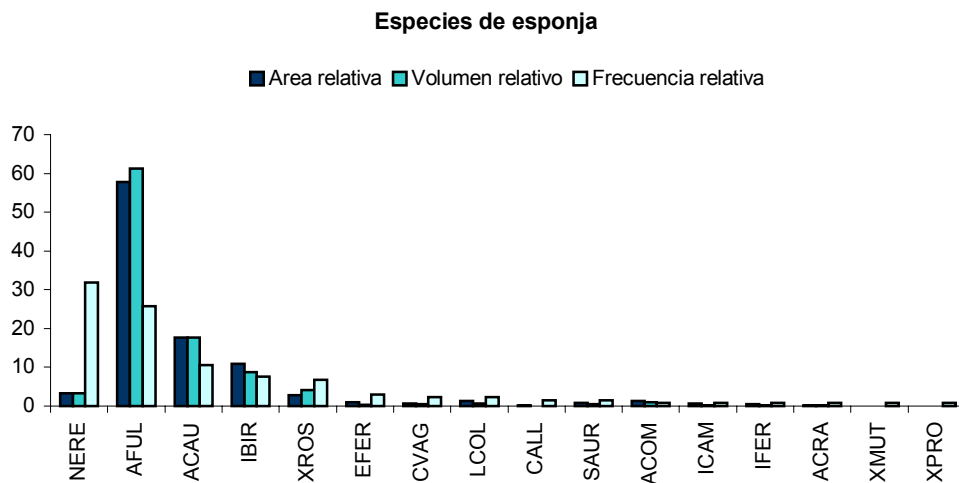


Figura 14. Diagrama de barras representando las proporciones en que se presentaron las diferentes especies de esponjas en la totalidad del muestreo; valores relativos de frecuencia, área y volumen.

Así, se evidencia que *Niphates erecta* (**NERE**) fue una de las especies más frecuentes, con dos morfotipos de colores diferentes (violeta y gris verdoso), seguida por *Aplysina fulva* (**AFUL**) y *Aplysina cauliformis* (**ACAU**), mientras que un gran grupo de ellas aparecieron tan solo ocasionalmente en los transectos. Tal es el caso de *Smenospongia aurea* (**SAUR**), *Cinachyrella alloclada* (**CALL**), *Amphimedon compressa* (**ACOM**), *Ircinia campana* (**ICAM**), *Ircinia felix* (**IFEL**), *Ailohroia crassa* (**ACRA**), *Xestospongia muta* (**XMUT**) y *X. proxima* (**XPRO**).

Por otra parte *Aplysina fulva* y *Aplysina cauliformis* fueron las esponjas que ocuparon una mayor área y volumen en los transectos recorridos durante el día (5.7 m², 2.7 m³, y 2.05 m², 0.9 m³ respectivamente), encontrándose que *Niphates erecta* ocupó un lugar intermedio (0.21 m², 0.11 m³), debido a su morfología de crecimiento.

En la figura 15 se presentan los esquemas de ocupación de las diferentes especies de esponjas por parte de los ofiuroideos. Cabe recordar que debido a la naturaleza no extractiva del muestreo, no se examinó de manera cuantitativa la infauna. De todos modos, en el ANEXO A se presentan algunos registros infaunales provenientes de las colectas esporádicas realizadas a pulmón libre.

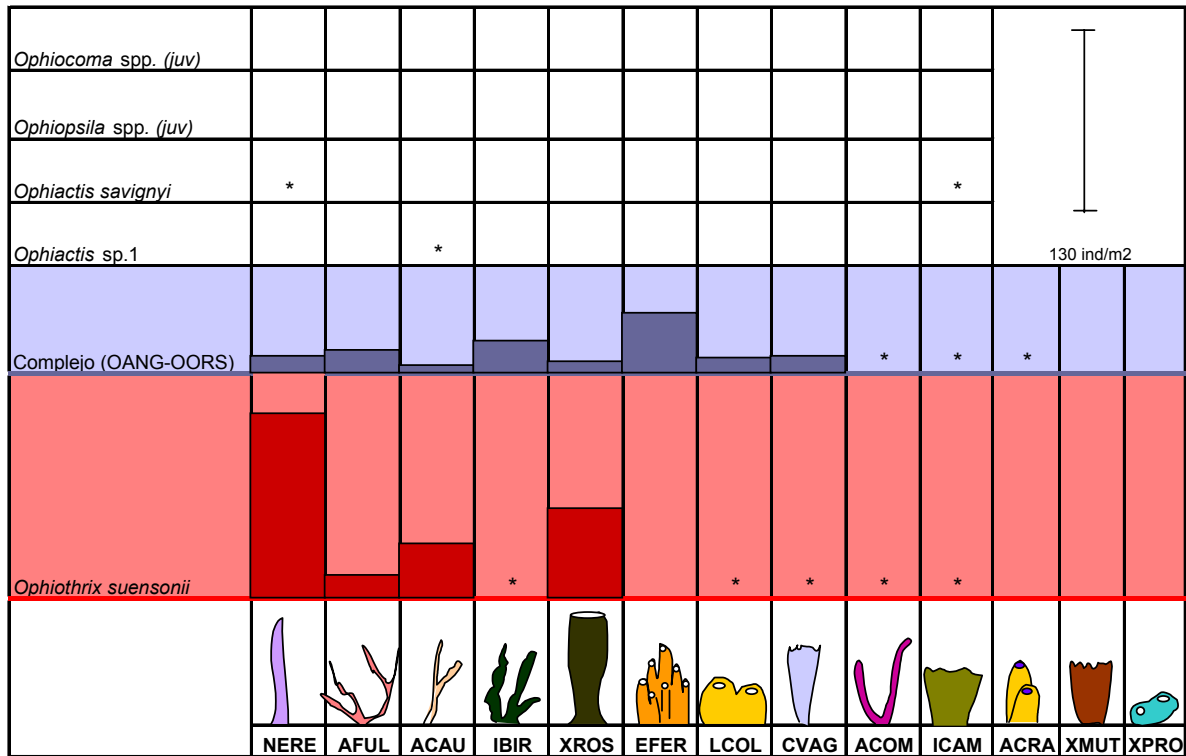


Figura 15. Diagrama de la ocupación de las diferentes especies de esponjas, por parte de algunas especies de ofiuroideos. Las casillas con asterisco, corresponden a la ocupación de los microhábitats por parte de especies encontradas esporádicamente en el trabajo cuantitativo, o registradas durante las colectas cualitativas en Isla Múcura.
H Especie de esponja ocupada en la noche.

Se evidencia de nuevo que tan solo las especies agrupadas en el complejo OANG-OORS y los ejemplares de *Ophiothrix suensonii* fueron encontrados de manera representativa ocupando la superficie de las esponjas, siendo pertinente anotar que ambas se encontraron presentes sobre la gran mayoría de sus especies, a excepción de *Xestospongia muta* y *X. proxima*, que fueron especies observadas tan sólo ocasionalmente en los transectos.

Debido a la escasez de información proveniente de algunos transectos en que no estuvieron presentes las especies de esponjas (y a los altos valores de error estándar obtenidos al determinar los valores medios de los indicadores de preferencia), en la tabla 11 solo se presentan los valores totales de

densidad y porcentaje de ocurrencia de las especies ofiuroideas representativas. Por esta razón y solo en este caso, las preferencias de las especies ofiuroideas se analizan de manera preliminar en base a valores totales de los parámetros.

El complejo OANG-OORS evidencia una ocupación preferencial por las esponjas *Ectyoplasia ferox*, *Iotrochota birotulata*, *Callyspongia vaginalis*, *Lyssodendorix colombiensis*, *Aplysina fulva* y *Xestospongia rosariensis*.

Tabla 11. Valores totales de densidad y porcentaje de ocupación de las diferentes especies de esponjas, por parte de *Ophiothrix suensonii* y del complejo OANG-OORS.

	Complejo OANG-OORS		<i>Ophiothrix suensonii</i>	
	De	Po%	De	Po%
ACAU	1,7	7.1	1,7	7.1
AFUL	9,7	26.5	1.5	8.8
CVAG	157	33.3	418.6	66.7
IBIR	23,5	50.0	10	20
NERE	131.5	9.5	219,2	28.6
XROS	35.9	22.2	7.2	11.1
LCOL	99.1	33.3		
EFER	688.6	75		

Ophiothrix suensonii por su parte, se distribuyó sobre el 60% de las especies de esponjas (figura 15). Sin embargo, al parecer ocupó de manera preferencial entre ellas a *Callyspongia vaginalis* y *Niphates erecta*. En contraste *Aplysina fulva* y *A. cauliformis* fueron las especies pobladas con menor frecuencia por *Ophiothrix suensonii* en la totalidad del muestreo cuantitativo (tabla 11).

Ejemplares juveniles de *Ophiocoma* spp. y de *Ophiopsila* spp., cuya ocurrencia durante el muestreo se ha notificado como ocasional, aparecieron sobre *Aplysina fulva*, así como también el único ejemplar del morfotipo *Ophiactis* sp.

1 se encontró sobre *Aplysina cauliformis*. De manera adicional se registró en las colectas a pulmón a *Ophiactis savignyi* dentro de *Ircinia campana* y *Niphates erecta*, así como también *Ophiothrix orstedii* sobre *Iotrochota birotulata*.

3. 4. 6. Ocupación y preferencia de microhábitats proporcionados por estructuras no elevadas del sustrato.

Un total de 21 especies, además de aquellas agrupadas en el presente estudio dentro del complejo *Ophiocoma* spp., fueron registradas durante el trabajo cuantitativo en campo y las colectas esporádicas, ocupando un 55% del total de los microhábitats disponibles bajo puntos correspondientes a estructuras no elevadas del sustrato. Sin embargo, aunque en total los ofiuroideos ocuparon el 100% de las estructuras caídas sobre el sustrato, el 63% del total de cúmulos de *Halimeda* spp., el 50% del total de las conchas vacías de moluscos, el 46% de los puntos de escombros de *Porites porites*, el 45% del total de rocas coralinas, el 30% de las lajas revisadas, y el 22% de cúmulos de *Lobophora variegata*, ninguna de las 10 especies ofiuroideas o complejos encontrados frecuentemente ocupó de manera exclusiva ninguna de las categorías del sustrato exploradas. De este modo, aunque los cúmulos de *Halimeda* spp. y las colonias caídas sobre el sustrato sobresalen por estar ocupadas por un mayor número de especies en total, ninguna de las especies que ocurrieron representativamente se distribuyeron preferencialmente sobre una u otra estructura del sustrato, con base en análisis de varianza aplicados ($p > 0.05$ en todos los casos).

3. 5. AGRUPACIONES DE INDIVIDUOS, DE ESPECIES Y CO-OCURRENCIA DE LOS OFIUROS CON OTROS TAXA DE INVERTEBRADOS

En varios tipos de microhábitat, como los ofrecidos por estructuras bióticas caídas, las superficies inferiores de corales vivos, lajas, y rocas coralinas, los cúmulos de *Halimeda* spp., y las estructuras vivas de crecimiento vertical, se registró la aparición de dos o más individuos de la misma especie en un mismo punto muestral. Tal es el caso de los juveniles de *Ophiocoma* spp., así como también de las especies agrupadas en el complejo OANG-OORS, de *Ophiolepis impressa*, *Ophiostigma isocanthum*, *Ophiopsila* sp. 1., *Ophiothrix suensonii* (tabla 12). Fue común encontrar agrupaciones de más de cinco individuos de *Ophiothrix suensonii* y del complejo OANG-OORS sobre esponjas. Agregaciones similares de este complejo ocurrieron en los intersticios de *Halimeda* spp., bajo rocas coralinas y sobre colonias caídas (Tabla 12).

Tabla 12. Microhábitats en que se encontraron agregaciones de dos o más individuos de la misma especie ofiueroidea haciendo uso de la misma estructura, y el porcentaje total de ocurrencia en cada caso.

	ROC	LAJ	CVI	SPO	MIL	OCT	CAI	HAL
<i>Ophiocoma</i> spp. (juv)	2						60	6,7
Complejo OANG-OORS	7,8	3,9	7,5	9,5	6,8	6,8	2,3	5,3
<i>Ophiolepis impressa</i>			9,5					3,3
<i>Ophiostigma isocanthum</i>	2							6,7
<i>Ophiothrix suensonii</i>				3	2,3	3		2,8
						1,4		1,4
								2 individuos
								3 a 4 individuos
								Más de 5 individuos

De manera similar, individuos de especies diferentes ocurrieron en el mismo punto muestral, en las mencionadas estructuras no elevadas del sustrato y también en las esponjas. Estas co-ocurrencias se presentan en la tabla 13,

señalándose el porcentaje de ocurrencia durante todo el muestreo cuantitativo, y los tipos de sustrato en que cada una de estas se presentó.

Tabla 13. Diagrama señalando la co-ocurrencia de pares de especies de ofiuroideos representativas haciendo uso de una misma estructura; los diferentes colores indican los tipos de microhábitat en que fueron registradas tales co-ocurrencias. Los valores numéricos corresponden al porcentaje de ocurrencia en cada sustrato (%).

	OIMP	OCO(J)	OSUE	Convenciones
OIMP		16.6		Halimeda spp.
		9.5		Esponjas
		3.9		Coral vivo
				Roca coralina
ORET	2.5			Laja
		3.3		Otros
		4.7		Est. Caidas
OCIN	2.5			
		3.3		
(OANG - OORS)	5			
	6.6	16.6		
	9.5	9.5		
	3.9	5.8		
		0.7	7.5	
		20		

Abreviaturas: OIMP: *Ophiolepis impressa*, ORET: *Ophionereis reticulata*, OCIN: *Ophioderma cinereum*, OANG-OORS: Complejo *Ophithrix angulata-O.orstedii*, OCO(J):Juveniles del complejo *Ophiocoma* spp. y OSUE: *Ophiothrix suensonii*.

De manera cualitativa, se documentó la co-ocurrencia de varias especies de ofiuroideos con otros taxa de invertebrados en algunos tipos de sustrato, tal es el caso de el zoantídeo *Parazoanthus parasiticus* encontrado asociado a los dos morfotipos de color (violeta y verde) de *Niphates erecta* y a *Iotrochota birotulata*, junto con varios ejemplares de género *Ophiothrix*. También en *Niphates erecta* se registró en una ocasión la presencia del cangrejo *Platypodiella spectabilis* de la familia Xanthidae habitando en su interior, mientras varios ejemplares de *Ophiothrix suensonii* hacían uso de su superficie externa. Por otro lado, mientras que algunos ejemplares de *Ophiothrix*

suensonii se encontraron ocupando la superficie y los ósculos de algunas esponjas de la especie *Lyssodendorix colombiensis*, se registró allí la co-ocurrencia de agrupaciones numerosas de camarones de género *Synalpheus*. En el caso de los octocorales, varias veces se registraron ejemplares del género *Ophiothrix*, co-ocurriendo en la misma colonia junto con el gasterópodo *Cyphoma gibbosum*.

4. DISCUSIÓN

4. 1. LOS MICROHÁBITATS DISPONIBLES PARA OFIUROIDEOS EN UN ARRECIFE CORALINO

Entre los arrecifes muestreados en el Archipiélago Islas de San Bernardo, el de Tintipán se encuentra constituyendo una formación de tipo franjeante con predominio de grandes colonias coralinas masivas de *Montastraea annularis* y *M. faveolata*, mientras que Ceycén y Maravilla representan formaciones de tipo tapete coralino con colonias más dispersas y de menor tamaño. En conjunto todas ellas se encontraron proporcionando microhábitats para numerosos invertebrados bajo las estructuras calcáreas de estos, así como también en la estructura de varias formas de vida sésil, creándose así una amplia gama de espacios habitables para los ofiuros, con diferentes tamaños y con diferente posición sobre el sustrato, espacios que en varias localidades también han sido registrados siendo aprovechados por varias especies de ofiuroides (ver Boffi, 1972; Kissling y Taylor, 1977; Hendler *et al.*, 1995). Cabe esperar la existencia de tal diversidad de microhábitats considerando que las formaciones coralinas ocasionan una topografía altamente compleja y heterogénea mediante procesos de deposición acumulativa de material calcáreo (por parte de organismos hermatípicos) y entre ellos los corales que crecen adquiriendo variadas morfologías (masivas, foliares, ramificadas e incrustantes) para formar un andamiaje primario (Hendler *et al.*, 1995). Adicionalmente, numerosos organismos bentónicos sésiles (como esponjas, hidrocorales, octocorales, algas y briozoarios) colonizan los espacios

disponibles y volúmenes masivos de cascajo no consolidado y arena (Hendler *et al.*, 1995) se concentran en estos ambientes.

De este modo, al caracterizar los tres arrecifes explorados, considerando particularmente las estructuras potencialmente utilizables como microhábitats por los ofiuros, se establece en conformidad con lo registrado recientemente para la unidad de paisaje a la cual pertenecen, denominada *Montastraea* spp. (ver López -Victoria y Díaz, 2000), que los componentes bióticos de crecimiento vertical tales como esponjas y octocorales ocupan un área significativa en el arrecife, ofreciendo de este modo la superficie de sus colonias con diversas morfologías como uno de los microhábitats elevados del sustrato arrecifal. Del mismo modo, los cúmulos de *Lobophora variegata* y *Halimeda* spp. componentes cuya presencia se ve favorecida por las condiciones someras y de alta transparencia del área de estudio (López -Victoria y Díaz, 2000), representaron algunas de las estructuras bióticas no elevadas del sustrato, disponibles como microhábitats de condiciones crípticas para varias especies de ofiuroideos y en especial para juveniles de varias de ellas. Gran parte del sustrato duro estuvo también constituido por rocas coralinas y en algunas ocasiones por escombros de corales, componentes que se encontraron generando una topografía compleja y heterogénea y ofreciendo varios espacios, intersticios y galerías a varios taxa de invertebrados incluyendo a numerosas especies de ofiuroideos.

4. 2. EL ENSAMBLAJE DE ESPECIES OFIUROIDEAS

En la zona *Montastraea* spp., se registraron en la presente ocasión varias especies ofiuroideas comunes en otras localidades del Caribe, como en el complejo arrecifal de Belice (Hendler y Pawson, 2000) y en los arrecifes del margen de la plataforma, paralelos a los cayos bajos de la Florida (Kissling y Taylor, 1977). Del mismo modo, se registraron especies anteriormente encontradas en las Islas del Rosario, donde se exploró un amplio intervalo batimétrico (0 a 38 m) (Caycedo, 1979). Sin embargo, la porción de unidad *Montastraea* spp. examinada en esta ocasión, excedió el número de especies encontradas en las Islas del Rosario, siendo esta formación geográficamente cercana al Archipiélago y de origen geológico similar.

Por otro lado, algunas pocas especies tales como *Ophionereis reticulata*, *Ophioderma apressum*, *Ophiactis savignyi* y *Ophiothrix angulata*, fueron también comunes en zonas de origen geológico y topografía diferentes, estrechamente ligadas a regiones continentales, tales como Praia do Lamberto en la región de Ubatuba (Oceano Atlántico de Brasil) (Brazil -Nunes, 1975). Esto proporciona evidencias de que en locaciones geográficamente distantes o de origen geológico diferente, pueden presentarse rasgos geomorfológicos similares, los cuales reunirán el conjunto de condiciones adecuadas para alojar un ensamblaje de especies determinado. Así, varias de las especies encontradas en el presente estudio asociadas a la zona *Montastraea* spp. de condiciones netamente coralinas, han sido encontradas también en zonas de pastos marinos, manglares e incluso en planos arenosos, lodosos y arcillosos (tabla 13).

Tabla 13. Especies de ofiuroides encontradas en varios hábitats aledaños a los arrecifes de coral, en varias localidades del Caribe (Hendler *et al.*, 1995). **PAF:** Praderas de fanerógamas, **ARR:** Arrecifes, **MAN:** Manglar, **LAG:** Lagunas –cieno, **AR-LO:** Arenas y lodos

<i>Especie</i>	PAF	ARR	MAN	LAG	AR-LO
<i>Ophiomyxa flaccida</i>	*	*			
<i>Ophiolepis impressa</i>		*			
<i>Ophiocoma echinata</i>	*	*	*		
<i>Ophiocoma paucigranulata</i>		*			
<i>Ophiocoma pumila</i>		*			
<i>Ophiocoma wendtii</i>	*	*	*		
<i>Ophiopsila riseii</i>		*	*		
<i>Ophionereis reticulata</i>	*	*	*		
<i>Ophioderma apressum</i>	*	*			
<i>Ophioderma brevicaudum</i>	*				
<i>Ophioderma cinereum</i>	*	*	*		
<i>Ophioderma phoenium</i>		*			
<i>Ophioderma rubicundum</i>		*			
<i>Ophiactis savignyi</i>	*	*	*		
<i>Amphioplus thrombodes</i>	*				*
<i>Amphiura palmeri</i>	*				
<i>Amphiura stimpsoni</i>		*			
<i>Ophiostigma isocanthum</i>	*	*			
<i>Ophiothrix angulata</i>	*	*	*		
<i>Ophiothrix orstedii</i>	*	*			
<i>Ophiothrix suensonii</i>	*			*	

Por otro lado, las marcadas abundancias del complejo OANG-OORS registradas en el presente estudio son muy similares a las registradas en otras zonas del Caribe como Jamaica (Grave, 1898); aguas adyacentes a Miami y algunos cayos de la Florida (Pearson, 1937; Avent *et al.*, 1977; Kissling y Taylor, 1977; Dugan y Livingston, 1982; Hendler *et al.*, 1995), Barbados (Lewis y Bray, 1983), Belice (Hendler y Peck, 1988) e incluso en las Islas del Rosario (Colombia) (Caycedo, 1979), en donde *Ophiothrix orstedii* y *O. angulata* han sido registradas como las especies más abundantes.

Al reconocerse las diferencias encontradas entre las estaciones muestrales en términos de su composición del sustrato, se establece que no corresponde a este estudio explicarlas. Sin embargo, se cree que se deben a propia fisionomía y a su localización en el arrecife. Estas diferencias del sustrato parecieron reflejarse en la composición de los ensamblajes de especies

ofiuroideas encontrados en cada estación. La influencia de factores documentados como determinantes de la zonación de especies ofiuroideas como carácter del sustrato, tipo de vegetación y turbulencia (Kissling y Taylor, 1977) los cuales pueden variar debido a las diferencias fisiográficas entre las tres estaciones, pueden ser en parte causantes de las diferencias observadas en la composición de los ensamblajes de especies de cada estación. Además fue evidente en particular, la influencia de la presencia de algunos componentes verticales del sustrato tales como esponjas y octocorales en la presencia de especies ofiuroideas, tales como las agrupadas en el complejo OANG-OORS y *O. suensonii*. Este hecho está de acuerdo con lo mencionado por Hendler *et al.* (1995) y por Kissling y Taylor (1977), quienes afirman que la presencia de algunas especies ofiuroideas está regulada en gran parte por la presencia de sitios elevados para la alimentación. En el presente caso, esta influencia es considerada como el primer indicio de que puede existir una relación ecológica entre estas especies ofiuroideas y alguno de estos componentes verticales del sustrato.

4.3. DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES A TRAVÉS DE LOS MICROHÁBITATS Y SUS PREFERENCIAS

La información obtenida en la presente investigación se derivó del estudio en campo de la distribución de las especies ofiuroideas a través de diferentes microhábitats del ambiente coralino. Por esta razón es considerada de carácter observacional, ya que además carece de cualquier tipo de aproximación experimental posterior. Sin embargo, este tipo de información es nueva para el área de estudio y para el Caribe colombiano. Adicionalmente al igual que varios estudios distribucionales similares puede proporcionar fuertes

evidencias circunstanciales de la selección que ejercen las diferentes especies frente a una variada oferta de sustratos (Meadows y Campbell, 1972), constituyéndose de este modo en una herramienta de gran utilidad para posteriores enfoques ecológicos y experimentales de esta comunidad.

Como ya se mencionó, sistemas de tal complejidad como las formaciones coralinas, se encuentran proporcionando entonces una gran diversidad de hábitats; los hábitats como tales crean a su vez, una variedad de nichos para cientos de especies; definiéndose estos últimos como espacios multidimensionales en los cuales se reúnen las condiciones ambientales y recursos que las especies necesitan para mantener una población viable (Begon *et al.*, 1996).

En la zona *Montastraea* spp. de los arrecifes de San Bernardo, se encontró una variedad de estructuras bentónicas proporcionando microhábitats de diferentes características para los ofiuroideos. Así, considerando que el bien reconocido hábito críptico de la comunidad ofiuroidea, puede ser en gran medida determinante de la ocupación de estas estructuras por parte de sus especies, se presenta un diagrama (figura 16), exponiendo el gradiente de disponibilidad de espacios crípticos a través de ellos y señalando de este modo la diversidad de nichos que estos se encuentran proporcionando.

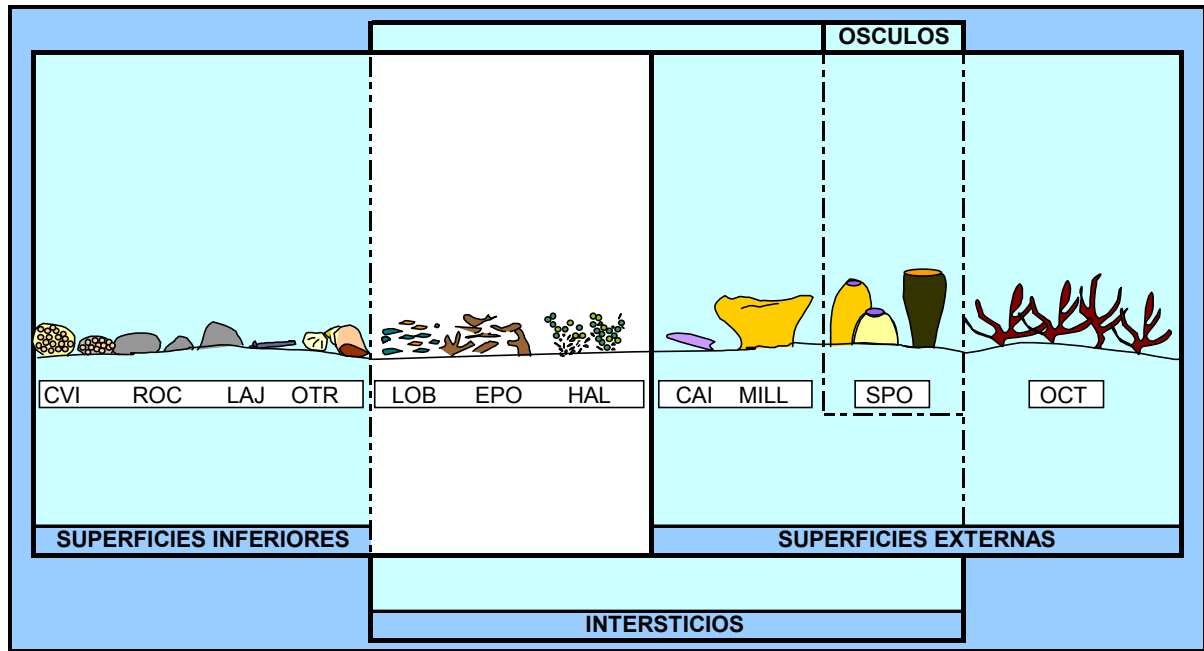


Figura 16. Esquema de las estructuras del sustrato halladas en la unidad de paisaje *Montastraea* spp., ordenadas de izquierda a derecha según el gradiente de disponibilidad de espacios críticos (superficies inferiores, intersticios y superficies externas).

De este modo, los patrones de ocupación de los diferentes espacios proporcionados, por parte de las especies ofiuroideas, los cuales pueden ser detectados mediante determinada aproximación muestral en un momento dado del tiempo, además de ser el resultado de la acción de un conjunto de factores que constituyen el entorno de los organismos y de condiciones que históricamente lo han constituido, reflejan el conjunto de respuestas de los organismos ante tales condiciones; al tiempo que parecen estar restringidos por las interacciones con otros organismos (Begon *et al.*, 1996). Además, es claro entonces que una serie de factores relacionados entre sí como la fisiografía, batimetría, carácter del sustrato, y la turbulencia, influyen fuertemente a la comunidad de ofiuroideos en ambientes coralinos, mientras que la selección de diferentes refugios por parte de sus especies parece estar vinculada con hábitos alimentarios particulares (Kissling y Taylor, 1977).

4. 4. ESPECIES OFIUROIDEAS RESTRINGIDAS Y ESPECIES CON AMPLIOS RANGOS DE MICROHÁBITATS

El haber establecido en el presente estudio que a excepción de *Ophiopsila* sp. 1. ninguna especie evidenció estar restringida a ningún tipo de estructura en particular, se encuentra de acuerdo con varios estudios en que tal especificidad ha sido reconocida solo en algunas especies ofiuroides. Tal es el caso de *Sigsbeia confiera* que habita exclusivamente sobre el hidrocoral *Stylaster roseus* o en *S. filigraneus* (Koehler, 1914).

Ophiopsila sp. 1, especie excavadora observada durante la noche exclusivamente, con sus largos brazos extendidos fuera de la cavidad donde alojaban el disco, muy probablemente corresponda a la especie *Ophiopsila riseii*, cuyo característico hábito nocturno y uso particular de este tipo de espacios, ha sido descrito en detalle por Hendler *et al.* (1995). Sin embargo, durante los muestreos del presente estudio no fue posible coleccionar ningún ejemplar, debido a que ante cualquier intento de manipulación contraían ágilmente sus brazos hacia sí, tal como lo anotan Hendler *et al.* (1995) efectuando movimientos en forma de espiral. La bioluminiscencia observada en los brazos de los individuos de esta especie, que a menudo era producida en respuesta al tacto, también había sido ya documentada en estudios previos (*p. ej.* Emson y Herring, 1985; Grober 1988a, b); en los que se reconoce que junto con la no paladeabilidad de este género, repele la depredación por parte de camarones y cangrejos. Estos atributos, que según Grober (1989) permiten que las especies suspensívoras maximicen su tiempo de alimentación y minimicen la mortalidad y el daño sub-letal causado por eventos predadores,

parecen favorecer la presencia conspicua de estos individuos en un microhábitat elevado del sustrato con un comportamiento alimentario marcadamente activo.

Por otro lado, tal como se evidencia en algunos registros (ver Kissling y Taylor, 1977; Boffi, 1972; Hendler *et al.*, 1995), la información del presente trabajo coincide en demostrar que muchas especies se restringen a ciertas condiciones o espacios proporcionados por las diferentes estructuras del sustrato arrecifal y no a su identidad. De este modo, algunas especies que ocuparon varios sustratos parecieron distribuirse a través de varios de ellos sin importar su naturaleza (biótica o abiótica) o el tipo de espacio proporcionado, siempre y cuando este se encontrara disponible en estructuras no elevadas del sustrato, en condiciones crípticas. Tal es el caso de *Ophioderma phoenium*, *O. rubicundum*, *Ophiostigma isocanthum* y algunos individuos pequeños de *O. cinereum* y *Ophiolepis impressa*. Los hábitos permanentemente crípticos de estas especies, empleando varios tipos de sustratos, ya habían sido registrados por algunos autores en otras localidades del Caribe (ver Kissling y Taylor, 1977; Hendler *et al.*, 1995). Solo *O. rubicundum* ha sido registrado en las noches por fuera de su refugio, lo cual no fue registrado en el presente trabajo.

Otras especies se distribuyeron aparentemente buscando esta condición críptica siempre y cuando la estructura no elevada del sustrato arrecifal fuese además de naturaleza abiótica. Tal es el caso de los adultos del complejo *Ophiocoma* spp. y de *Ophionereis reticulata*. Esto es consistente con

información disponible de las tres especies agrupadas en el complejo, ya que según Hendler *et al.*, (1995) tan solo los juveniles de estas han sido registrados en componentes bióticos como cúmulos algales, mientras que los adultos son componentes destacables de la fauna encontrada entre cascajo coralino, bajo lajas y rocas coralinas (Hendler *et al.*, 1995). Del mismo modo, lo registrado en este estudio está de acuerdo con la información referente a *Ophionereis reticulata* que además de encontrarse negativamente correlacionada con la presencia de fondos vegetados (Kissling y Taylor, 1977), siempre ha sido registrada usando la arena situada debajo de varios tipos de estructuras (Kissling y Taylor, 1977; Hendler *et al.*, 1995). Además de esta especie, los ejemplares de mayor tamaño de las especies *Ophiolepis impressa* y *Ophioderma cinereum*, se encontraron siempre en este tipo de sustrato.

Aparentemente la búsqueda de tales espacios permanentemente crípticos, no es una necesidad de primer orden para otras especies. Tal es el caso de *Ophiothrix suensonii*, que por su parte ocupó epizóicamente varias estructuras durante el día y la noche, siempre y cuando estas fueran elevadas del sustrato arrecifal y de naturaleza biótica. El uso conspicuo de componentes elevados por parte de esta especie y otras de su género, ha sido comúnmente documentado por otros autores (Boffi, 1972; Kissling y Taylor, 1977; Caycedo, 1979; Hendler *et al.*, 1995).

Morfotipos que fueron registrados como generalistas en el uso de los refugios en el presente estudio, tales como el complejo OANG-OORS y los juveniles del complejo *Ophiocoma* spp., han sido previamente registrados ocupando un

amplio intervalo de espacios disponibles en estructuras de distinta naturaleza (bióticas y abióticas), así como también de diferente posición sobre el sustrato (elevadas y no elevadas) (ver Boffi, 1972; Kissling y Taylor, 1977; Hendler *et al.*, 1995). La búsqueda de condiciones crípticas en este intervalo de microhábitats fue evidente solo en los juveniles de *Ophiocoma* spp. En caso del complejo OANG-OORS, los individuos pudieron encontrarse tanto en comisuras crípticas como en las superficies presumiblemente expuestas de algunas esponjas y de *Millepora*. Y aún en estos espacios su presencia pasó casi inadvertida muchas veces debido a la coloración de su cuerpo, matizada con colores similares a las esponjas. Esta información es consistente con registros de otras localidades del Caribe donde las especies que conforman este complejo son resaltadas como las más comunes de aguas someras (Clark, 1914; Avent *et al.*, 1977; Dugan y Livingston, 1982; Hendler y Peck, 1988) y donde además de registrarse su presencia en una gran variedad de hábitats como manglares, bancos de ostras y pilotes de muelles, se anota su uso oportunista de microhábitats conformados por intersticios de diferentes componentes (cascajo, corales, *Millepora* sp., gorgonias, algas, esponjas y otra biota sésil) (Hendler *et al.*, 1995).

4. 4. 1. Factores que explican los intervalos de microhábitat

a) El papel de la cripticidad

El hecho de no encontrar especies restringidas a ningún tipo de estructura particular (no elevada del sustrato) y de registrar especialmente el hábito

generalista de varias especies como aquellas agrupadas en el complejo OANG-OORS, sugiere que todos estos componentes del sustrato proporcionan un conjunto de condiciones similares, y un amplio rango de potenciales fuentes de alimento. Esto también se encuentra acorde con información obtenida durante algunos estudios a cerca de las especies de invertebrados, según la cual estos encuentran refugios protegidos en numerosos sustratos diferentes (Moksnes y Van-Montfrans, 1998).

Sin embargo, es evidente entonces que varios factores intervienen en la distribución de los ofiuroideos a través de los diferentes refugios del arrecife coralino determinando así los intervalos de microhábitat ocupados. Entre ellos, la búsqueda de espacios crípticos fue evidente. La condición críptica encontrada bajo las superficies y entre los intersticios y comisuras de diferentes componentes, proporciona a los ofiuros protección ante sus depredadores (entre los cuales se encuentran cangrejos y peces) (Hendler *et al.*, 1995). Así, la ocupación de espacios permanentemente crípticos parece ser fundamental para *Ophioderma rubicundum* y *Ophionereis reticulata* que han sido registradas frecuentemente en el contenido estomacal de algunos peces arrecifales (Randall, 1967) y también para las especies del complejo *Ophiocoma* spp. y la especie *Ophiolepis impressa* que han sido señaladas como relativamente paladeables para algunos peces (Randall, 1967; Hendler, 1984b., Reinthal *et al.*, 1984; Aronson, 1988). Es factible entonces que la cripticidad determine la distribución de estas y varias especies, ya que se ha demostrado experimentalmente que la cripsis y la búsqueda de refugio son los principales comportamientos inducidos en varias especies de ofiuroideos por la

presencia o permanencia de presión depredadora, o incluso cuando algún daño sub-letal es producido en su cuerpo (Skold, 1998).

Las restricciones de algunas especies como *Ophionereis reticulata* al uso de la arena encontrada bajo refugios relativamente cerrados y generalmente estrechos, conformados por los espacios disponibles bajo estructuras abióticas no elevadas del sustrato, también pudo encontrarse vinculada con su morfología aplanada. Así mismo otras especies aplanadas como *Ophiolepis impressa* y *Ophioderma cinereum* comúnmente encontradas en estos espacios parecen presentar además adaptaciones en su coloración (generalmente similar a la arena) que maximizan su cripticidad. Esto es particularmente ventajoso para *O. impressa* ya que se reconoce su lenta locomoción (Hendler et al., 1995) y la lenta tasa de regeneración de sus brazos (Sides 1982, 1987).

En general, especies bien defendidas contra sus depredadores gracias a la presencia de espinas, así como también otras aparentemente más vulnerables, ocupan de manera permanente (durante el día y la noche) sitios crípticos situados bajo estructuras del sustrato, a menudo inaccesibles a algunas especies de peces y cangrejos grandes, por lo cual es posible que algunos de estos hábitos respondan también a la foto-sensibilidad. Se ha señalado que esta característica es marcada en *Ophiolepis impressa*, en algunos del complejo *Ophiocoma* spp. (Cowles, 1910; Hendler, 1984b) y en *Ophionereis reticulata* (May, 1925; Millott; 1953).

Según Kissling y Taylor (1977) la ocupación de refugios diferentes por parte de los ofiuroideos está relacionada con los hábitos alimenticios. Vale la pena resaltar que la ocupación de estos espacios pareció ser favorable para especies de hábitos alimenticios predominantemente depositívoros como *Ophiolepis impressa* y una de las especies abarcadas en el complejo *Ophiocoma* spp. (ver Hendler et al., 1995), excavadores como *Ophionereis reticulata* (May, 1925; Hendler et al., 1995) y detritívoros como una de las especies agrupadas en *Ophiocoma* spp (ver Hendler et al., 1995).

b) *El papel de la naturaleza del sustrato en la escogencia de los refugios*

Aunque inicialmente se consideró que las estructuras bióticas del arrecife proporcionarían condiciones más favorables para los ofiuroideos en comparación con sustratos inertes aledaños y aunque se postuló que tal condición podría evidenciarse en la ocupación general preferencial de sustratos bióticos, la comunidad ocupó de manera similarmente frecuente microhábitats de diferente naturaleza. Sin embargo, el mayor número total de individuos que se observó en microhábitats de naturaleza abiótica refleja la amplia disponibilidad de un recurso determinado que permite la presencia de densas agregaciones de individuos. Del mismo modo, el mayor número de especies ofiuroideas encontradas utilizando los espacios proporcionados por componentes abióticos así como las ocupaciones exclusivas (*Ophionereis reticulata*) o preferenciales de estos (*Ophiolepis impressa*) pueden explicarse por los beneficios que proporcionan las condiciones crípticas ofrecidas por la mayoría de estos.

Por otra parte, al establecer que las especies del complejo OANG-OORS, *Ophiostigma isocanthum*, *Ophioderma cinereum*, *O. rubicundum*, *O. phoenium* y los juveniles de *Ophiopsila* spp., no ocuparon de manera preferencial los microhábitats de determinada naturaleza (biótica o abiótica), se ratifica que al parecer la naturaleza del sustrato en sí no constituye un factor determinante en la escogencia de uno u otro microhábitat por parte de los adultos de estas especies.

c) *El papel de la elevación del sustrato en la escogencia de refugios*

La mayor densidad de ofiuroides en microhábitats de características no elevadas del sustrato arrecifal, la cual se encuentra reflejando la existencia de condiciones favorables para la agregación de individuos en este tipo de espacios, evidencia también la amplia oferta de determinado recurso, del cual pueden disponer un mayor número de individuos. Es importante resaltar que todos los microhábitats no elevados del sustrato arrecifal proporcionaron una gran gama de espacios utilizables, de diferentes morfologías y tamaños que fueron de características permanentemente crípticas (comisuras, galerías, intersticios, superficies inferiores y arena bajo componentes).

De este modo se establece que es la cripticidad disponible a lo largo de una amplia gama de espacios, el factor relevante en la ocupación de componentes no elevados del sustrato por parte del complejo OANG-OORS, así como también esta condición constituye el factor responsable de que se albergue un

mayor número de especies en este tipo de sustratos, en comparación con sustratos elevados. En contraste al parecer un menor número de especies evidenciaron estar bien equipadas para ocupar estructuras elevadas, aun cuando no fuese posible encontrar espacios crípticos en ellas. Solo *Ophiothrix suensonii* especie conspicuamente espinosa y de gran tamaño, se halló en capacidad de ocupar notoria y epizóicamente los componentes elevados; en tanto que el complejo OANG-OORS cuyos individuos siempre fueron mucho más pequeños, ocupó estos mismos espacios epizóicamente de manera más críptica.

4. 4. 2. Ocupación de Hidrocorales, Octocorales y Esponjas ¿Hábitos o relaciones ecológicas estrechas?

La presencia característica de especies del género *Ophiothrix* y de algunas especies de profundidades mayores a las muestreadas sobre estos y otros componentes elevados del sustrato ya había sido registrada anteriormente (ver Clark, 1952; Sefton, 1987; Hendler *et al.*, 1995). Además, varios componentes de la fauna sésil como briozoarios, poliquetos tubícolas, penatuláceos, crinoideos y corales negros se habían registrado ocupados de manera epizóica por varias especies de ofiuroideos (Fell, 1966). Del mismo modo y acorde con lo registrado en el presente trabajo donde las especies se distribuyeron en los tres tipos de estructuras elevadas examinadas, varios registros evidencian que existen pocos casos en que especies ofiuroideas se restringen a un sustrato de determinada identidad (ver Hendler *et al.*, 1995).

Tal es el caso de *Schizostella bifurcata* que se encuentra siempre enroscado a las ramas de gorgonias (Clark, 1952; Sefton, 1987).

Es relevante mencionar que, al mismo tiempo que las esponjas y octocorales fueron las estructuras del sustrato más representativas en la totalidad del muestreo cuantitativo, las especies agrupadas en el complejo OANG-OORS, y la especie *Ophiothrix suensonii* fueron las más abundantes en la zona *Montastraea* spp. Además, aunque no se ha señalado que estas especies se encuentren restringidas a los arrecifes de coral ni a ninguna de sus zonas en particular; se afirma que la distribución de OANG-OORS y de *Ophiothrix suensonii*, junto con la de otras del mismo género, como *O. lineata* y *O. fragilis*, se halla determinada en gran medida por la presencia de componentes tales como esponjas, hidrocorales y octocorales (Hendler, 1984a; Hendler *et al.*, 1995; Turon *et al.*, 2000). Sin embargo, antes de definir y ratificar la existencia de una probable relación ecológica entre las mencionadas especies de ofiuros y esponjas (apoyada por los indicios mencionados), es conveniente reseñar un conjunto de factores también involucrados en el bien documentado hábito epizóico de estos organismos, sobre varios componentes.

A pesar de ser notoria la presencia de ofiuroideos en esponjas, es claro que no hubo restricciones de ninguna especie de ofiuroideo por ningún componente elevado en particular, por lo tanto la característica de elevación del sustrato más que la identidad del sustrato ocupado, está siendo buscada por las especies ofiuroideas en cuestión. Esto es consistente con los hábitos trepadores de estos individuos sobre estructuras bióticas sésiles del arrecife,

los cuales han sido registrados desde hace bastante tiempo (*p. ej.* Mortensen, 1927) y además catalogados como especializaciones probablemente muy antiguas entre los ofiuroideos, con base en registros de epizoismo en especies del paleozoico superior como *Ophiocanops* en Filipinas (Fell, 1966).

Desde hace tiempo se ha documentado que las estructuras elevadas pueden ser habitadas permanente o temporalmente y en la gran mayoría de los casos se han registrado en estrecha relación con los mecanismos y estrategias alimentarias de los ofiuros (Fell, 1966). Se ha documentado también que las ocupan ofiuroideos con actividad predominantemente suspensívora y que estas adoptan a menudo posiciones especiales para optimizar esta actividad (enfrentando la superficie dorsal o las puntas de sus brazos a las corrientes). Entre las especies ofiuroideas encontradas en el presente estudio, *Ophiothrix suensonii* (según Hendler *et al.*, 1995 predominantemente suspensívora) fue observada en posiciones muy variables, con las puntas de los brazos a menudo extendidas o enroscadas en el componente durante el día o la noche; mientras que el complejo OANG-OORS fue registrado siempre en completo contacto con la superficie del componente.

Con base a lo observado en este estudio, se plantea que una ocupación conspicua, permanente o temporal de los espacios externos de estructuras elevadas del sustrato arrecifal, además de exigir una contextura corporal espinosa y poco atractiva para potenciales depredadores de los ofiuros, debe involucrar tasas de regeneración bastante rápidas y efectivas, ya que se ha

registrado que algunos peces logran ataques exitosos produciendo en algunos casos daños sub-letales (Hendler *et al.*, 1995).

a) *El papel de la identidad del componente elevado: Las esponjas como potenciales hospederos de ofiuroideos.*

Además de proporcionar varios espacios crípticos y expuestos en sus estructuras, cada tipo de estructura elevada (*Millepora*, Octocorales y Esponjas) representa una fuente de recursos diferentes para los ofiuroideos que hacen uso de ellas. Las esponjas por su parte, con su porosa constitución y múltiples morfologías de crecimiento proporcionan variedad sobresaliente de espacios para la fauna asociada a ellas. Además los grandes ósculos de las formas caliculares y tubulares, constituyen un refugio seguro donde además pueden coexistir con varias taxa de invertebrados y algunos peces (*obs. pers.*) permitiéndose allí la consolidación de una asociación probablemente similar a la registrada por Schoppe y Werding (1996).

Los intersticios internos de esponjas no constituyeron un espacio explorado con suficiente intensidad para ser caracterizado en detalle, debido a que hubiera sido necesario extraer varias de ellas. Por otro lado, la infauna de esponjas ha sido abordada por varios estudios (*ver* Long, 1968; Kissling y Taylor, 1977; Westinga y Hoetjes, 1981; Villamizar y Laughlin, 1991; Duarte y Nalesso, 1994), contándose ya con listados de especies de numerosas taxa de invertebrados. En el presente trabajo no se documentó la ocurrencia de especies reconocidas como endo-comensales de algunas especies de esponjas tales como *Ophiactis quinqueradia* (Kissling y Taylor, 1977; Hendler, 1984a; Hendler *et al.*, 1995) siendo factible encontrarlas, diseñando un estudio

dirigido a la endofauna de algunas esponjas como *Agelas* spp., *Verongia lacunosa* y *Neofibularia nolitangere*, y empleando técnicas extractivas.

Lo único encontrado en el interior de las esponjas durante el presente trabajo corresponde a un registro puntual de *Ophiactis savignyi* en *Ircinia campana*; en contraste con lo encontrado por varios autores como Hendler (1984a), Emson *et al.* (1985), Hendler y Littman (1986) y Mladenov y Emson (1988) quienes reportan densidades extremadamente altas de individuos de esta especie por litro de esponja, resaltándose incluso que sus individuos pueden llegar a taponar sus canales excurrentes.

Beneficios obtenidos de la ocupación epizóica y endozóica de esponjas por parte de ofiuroideos, son evidentes al considerar que varios trabajos los registran como componentes frecuentes e incluso dominantes de la fauna asociada a ellas (Villamizar y Laughlin, 1991; Duarte y Nalesso, 1994).

La preferencia evidenciada por los individuos del complejo OANG-OORS a favor de las esponjas entre las demás estructuras elevadas puede encontrarse vinculada con algunos de estos beneficios. Además de constituir una barrera física evidente contra la depredación, varias esponjas son ictio-tóxicas y han sido registradas confiriendo esta protección a los ofiuroideos asociados (Hendler, 1984a). Este parece ser un beneficio útil para las especies del complejo OANG-OORS, ya que estas se han registrado comúnmente en el contenido estomacal de más de 20 especies de peces (Randall, 1967). Así, además de encontrar espacios crípticos bajo una gran variedad de

componentes no elevados del sustrato, este complejo encontró cripticidad en los múltiples espacios de las esponjas; aún al ocuparlas epizóicamente debido a su coloración, pequeño tamaño y comportamiento defensivo (ver Hendler *et al.*, 1995). La ocupación epizóica favorecida por estas características, en la cual los organismos adoptaron una posición extendida con sus brazos en completo contacto con la superficie de las esponjas, probablemente esté vinculada con un hábito depositívoro de la especie, favorecido por disponibilidad de alimento incrementada gracias a la actividad inhalante de las esponjas. Además, si se comprueba que este hábito alimenticio, registrado con exactitud solo para *Ophiothrix orstedii* (Hendler *et al.*, 1995), es de carácter no selectivo, se podría establecer que los ofiuroideos podrían remover partículas de detritus incrementando claramente la capacidad filtradora de las esponjas ocupadas (Hendler, 1984a).

Es posible que luego de hacer una comprobación experimental, se establezca la existencia de una relación ecológica entre las especies del complejo OANG-OORS y algunas de las esponjas sobre las cuales fue sobresaliente su frecuencia. Se debe también esclarecer la preferencia de cada una de las especies del complejo, para determinar si estas coinciden con lo registrado por Kissling y Taylor (1977) que señalan que *Ophiothrix angulata* como una especie suspensívora, residente comensal de las esponjas de crecimiento erecto.

La ocupación sobresalientemente frecuente de algunas especies como *Iotrochota birotulata* y *Xestospongia rosariensis* por parte de este complejo,

probablemente se encuentre favorecida por una coloración adecuada para el camuflaje durante su actividad alimenticia, en tanto que el uso de esponjas como *Callyspongia vaginalis*, *Lyssodendorix colombiensis* y *Aplysina fulva* probablemente se encuentre vinculado con la disponibilidad de refugios físicos en sus morfologías.

Por otro lado, a pesar de la conspicua presencia de *Ophiothrix suensonii* sobre las esponjas, el hallazgo de esta especie ocupando espacios crípticos y visibles (primordialmente en busca una posición elevada del sustrato ventajosa para su estrategia de alimentación suspensívora), junto con su morfología corporal conspicuamente defendida, evidencian que esta especie está en capacidad de ocupar cualquier componente vertical del arrecife. Es claro entonces que la ocupación de algunas de las especies de esponjas más frecuentemente habitadas por *Ophiothrix suensonii*, responde virtualmente a la necesidad de ocupar tal posición. Tal es el caso de *Niphates erecta*, especie de construcción columnar que no proporcionó refugios crípticos a los individuos de esta especie (generalmente de gran tamaño). Por otro lado se sugiere que la ocupación frecuente de otro tipo de esponjas caliculares y de grandes ósculos tales como *Callyspongia vaginalis* por parte de *Ophiothrix suensonii* responde preferiblemente a la protección estas le confieren. En varios casos, esponjas de estas diferentes morfologías permitieron agregaciones de más de individuos de esta especie. Es factible que, como lo registra Skold (1998) estas agregaciones confieran protección en esponjas desprovistas de refugios y maximicen la protección en esponjas con ósculos grandes, al tiempo que incrementen las posibilidades de reproducción. En ambos casos obtener

protección, al menos temporalmente, es favorable para individuos de esta especie, ya que algunos depredadores efectúan ataques efectivos sobre ellos (Hendler *et al.*, 1995).

Adicionalmente una ventaja alimenticia para los ofiuros es proporcionada en general por varias especies de esponjas, ya que debido a su constante actividad succionadora y filtradora (Kissling y Taylor, 1977; Hendler, 1984a) sobre ellas se encuentra una oferta casi permanente de material alimentario (Hendler, 1984a).

Reunidamente, es factible que el aprovechamiento de esta y las demás ventajas conferidas por las esponjas, por parte de las especies del complejo OANG-OORS y de *Ophiothrix suensonii*, hayan evolucionado en una relación ecológica estrecha que implique una selección del microhábitat durante etapas tempranas del desarrollo, tal como se ha registrado para algunos invertebrados (ver Keough y Downes, 1982) y específicamente en *Ophiothrix fragilis* (ver Turon *et al.*, 2000). Sin embargo, en caso de comprobarse la existencia de una relación ecológica, se establece con base a la información arrojada por este estudio, que ésta no sería de tipo obligado ya que las especies ofiuroideas en cuestión utilizaron más de un tipo de sustrato.

De cualquier modo, cobra importancia realizar aproximaciones experimentales dirigidas a ellas, para determinar la naturaleza de la relación y si algún factor químico influye en el reconocimiento de uno u otro sustrato, pudiendo indicar

una posible relación comensal similar a la registrada en especies del mismo género.

4. 4. 3. *Ocupación de cúmulos algales*

En el presente estudio, un número sobresaliente de especies ofiuroideas (11) ocuparon los intersticios de los cúmulos algales hallados, en conformidad con una serie de estudios que han determinado la importancia de las comunidades marinas vegetales como albergues de múltiples taxa de invertebrados (Campos, 1995) y en particular de ofiuroideos (Zavodnik, 1967; Boffi, 1972; Kissling y Taylor, 1977; Hendler *et al.*, 1995). Esto también es consistente con información proporcionada por otros estudios que han documentado que algunos grupos particulares de algas calcáreas constituyen sustratos de condiciones óptimas para la supervivencia y el crecimiento de las etapas post-larvales de algunos invertebrados (Kawamura *et al.*, 1998) ya que permiten que estos evadan la depredación (Hay, 1997).

A excepción de algunos registros puntuales ya mencionados, ninguna de las especies ofiuroideas encontradas representativamente en el estudio se halló restringida a los cúmulos de las especies algales registradas, ni a ninguna especie algal particular, al igual que lo registró Boffi (1972) en la costa brasilera. De este modo este hecho sumado a que el 55 % del total de especies halladas en el estudio, fuese registrado ocurriendo sobre las especies algales *Halimeda* spp. y *Lobophora variegata* se encuentra acorde con

conceptos que establecen que aunque las comunidades algales no constituyen un sustrato primordial de asentamiento para los ofiuroideos, estas pueden proporcionar condiciones más favorables que el sustrato duro para algunas especies (Zavodnik, 1967).

Adicionalmente, ninguna de las encontradas en el presente estudio fue detectada ocupando preferencialmente este tipo de microhábitat, ni ninguna de las especies algales exploradas, lo cual contrasta con lo registrado por Boffi (1972), quien detectó una fuerte preferencia de varias especies ofiuroideas al examinar 28 especies algales. Sin embargo, tanto la presencia como la preferencia de especies ofiuroideas por determinadas especies de algas, se vinculó con la posición de estas en la franja litoral (intermareal e infralitoral superior) la cual determinó por consiguiente su grado de exposición a niveles bajos de la marea, y al mismo tiempo la ocupación de especies que protegieran a los ofiuros de condiciones de desecación. Al respecto hay que considerar que las algas registradas en el presente estudio no proporcionaron condiciones diferenciales de profundidad ni zonación para las comunidades asociadas a ellas. Por otro lado, puede sugerirse que cada una de las especies algales examinadas en la zona *Montastraea* spp. proporciona condiciones diferenciales debidas a su contextura, a su propia paladeabilidad ante peces y otros depredadores, así como también probablemente debido a que los flujos de agua a pequeña escala tengan un comportamiento diferente entre sus estructuras, pues la importancia de este factor en la tasa de retención de partículas y por tanto en la dinámica alimenticia de los ofiuroideos, ha sido recientemente reconocida (Allen, 1998).

Particularmente ocho de las especies encontradas en los cúmulos algales, (*Ophiolepis impressa*, *Ophiocoma pumila*, *Ophioderma cinereum*, *Ophioderma rubicundum*, *Amphiura stimpsonii*, *Ophiostigma isocanthum*), así como también las agrupadas en el complejo (OANG-OORS) y los juveniles de *Ophiocoma* spp. corresponden a registros comúnmente asociados a estos y otros sustratos en varias localidades del Caribe (Hendler *et al.*, 1995). Los ejemplares agrupados en el complejo OANG-OORS presentaron densidades notables en este tipo de microhábitat (71.1 ± 35.7 ind/m²), lo cual es consistente con información disponible en otras áreas del Caribe como Barbados (Bray, 1975) y las Bahamas (Aronson y Harms, 1985) donde han sido comúnmente reportadas densidades de *Ophiothrix angulata* y *O. orstedii* verdaderamente destacables de 72-100 ind/m² y 100 ind/ litro de alga. Similarmente se presentó una densidad media notoria de ejemplares juveniles de ofiuroideos dentro de los cúmulos de *Halimeda* spp. (34.9 ± 2.7 ind/m²) en comparación con otras especies, sin embargo, esta no fue significativamente mayor con relación a la densidad de estos ejemplares en otros microhábitats tales como superficies vivas caídas y superficies inferiores de lajas, rocas coralinas y corales vivos. Esto conduce a afirmar que tanto el complejo OANG-OORS, como los ejemplares juveniles de ofiuroideos en general, son algunas de las especies que pueden encontrarse favorecidas por las condiciones reunidas en los cúmulos algales, particularmente en *Halimeda* spp., aunque no los ocupen exclusiva ni preferencialmente. Esto puede fundamentarse en la información existente, que señala que un gran número de especies habitan este tipo de microhábitat durante sus estadíos juveniles. Tal es el caso de

Ophiomyxa flaccida, *Ophiocoma paucigranulata*, *O. pumila*, *O. wendtii*, *Ophiocomella ophiactoides*, *Ophioderma cinereum*, *O. rubicundum*, *Hemipholis elongata*, *Ophiactis algicola*, *O. savignyi* entre otras (ver Hendler *et al.*, 1995). Con base en lo anterior, es probable entonces que los juveniles designados dentro del complejo *Ophiocoma* spp. correspondan entonces a *Ophiocoma paucigranulata* u *O. wendtii*, aunque se requiere de un estudio más detallado para determinar si corresponden a juveniles de *Ophiocoma echinata*, que anteriormente no se han registrado ocurriendo entre algas (ver Boffi, 1972; Hendler *et al.*, 1995).

a) *Algas calcáreas vs. Algas no calcificadas*

Acorde con lo hallado por Boffi (1972) referente a la ocupación más frecuente de las algas calcáreas con respecto a cúmulos de diferente consistencia, en el presente estudio un 85% del total de las especies encontradas en algas habitó los intersticios de *Halimeda* spp. encontrándose ausente de los cúmulos de *Lobophora variegata* y solo la especie que no pudo ser identificada (especie 1), perteneciente a la familia Ophionereididae habitó exclusivamente los intersticios de las hojas de *Lobophora variegata*. Se establece así que los ensamblajes asociados a las dos especies algales halladas fueron notablemente diferentes en cuanto a composición, siendo importante destacar que los intersticios de *Halimeda* spp. proporcionaron condiciones favorables para un mayor número total de especies ofiuroides.

Es probable atribuir el favorecimiento de la presencia de un mayor número de especies en algas calcáreas como *Halimeda* spp., a la repelencia contra la

herbivoría propia de estas, condición que es debida a su incrementada dureza y probablemente a la disminución en su calidad nutricional (Littler y Littler, 1980; Steneck, 1983; 1986; Hay, 1984; Duffy y Hay, 1990; Duffy y Paul, 1992; Pennings y Paul, 1992; Pitlik y Paul, 1997). Se reconoce que están defendidas tanto química como estructuralmente en contra de los depredadores. Sin embargo, al no encontrarse diferencias significativas en los valores medios de los porcentajes de ocupación y en las densidades de organismos ofiuroideos en cúmulos de *Halimeda* spp. y de *Lobophora variegata* se establece que, con base en la presente aproximación observacional, ninguna de las especies ocupa este hábitat de manera preferencial o especializada. Sin embargo, es recomendable realizar aproximaciones observacionales y experimentales detalladas para establecer si ocurren fenómenos de preferencia o de especificidad que hallan impulsado la generación de adaptaciones como las ya registradas para otras taxa de invertebrados, los cuales en ocasiones sostienen una relación de protección tan estrecha, que se encuentran estimulados por las mismas sustancias que el alga emplea para repeler a sus depredadores (Hay, 1992). Tal vez existan casos similares a los moluscos ascoglosos que han llegado a secuestrar compuestos producidos por el alga, para defensa propia (Paul y Van Alstyne, 1988; Hay, 1992). De todos modos en el presente caso, las diferencias en la composición y riqueza de los ensamblajes de especies ofiuroideas encontradas en *Halimeda* spp. y *Lobophora variegata* no se pueden atribuir a la consistencia diferencial de ambas especies, pues para esto sería necesario contar con datos provenientes de más especies algales de ambas consistencias para poder distinguir si las diferencias encontradas son atribuibles a otras

características de los cúmulos, o simplemente a que cada especie de alga alberga un ensamblaje característico.

5. CONCLUSIONES

- En conformidad con la estructura del paisaje bentónico descrito para la unidad correspondiente (*Montastraea* spp.), y acorde con la heterogeneidad inherente de los arrecifes coralinos, gran variedad de espacios crípticos y epizóicos estuvieron disponibles para ofiuroideos en varios componentes elevados y no elevados del sustrato arrecifal que pudieron ser de naturaleza biótica o abiótica.
- Se describió un ensamblaje de especies ofiuroideas comunes de varias áreas coralinas del Gran Caribe y del Caribe colombiano, y estas se distribuyeron en estrechos y amplios intervalos de microhábitats.
- Únicamente *Ophiopsila* sp. 1. se confinó al uso de un solo tipo de microhábitat en tanto que se demostró que al igual que en otras áreas, muchas especies ofiuroideas se restringieron a ciertas condiciones proporcionadas por las diferentes estructuras del sustrato y no a su identidad: a. la cripticidad de sus espacios (buscada probablemente por necesidad de protección ante depredadores o evasión de la luz), b. la naturaleza y c. la elevación con respecto al sustrato.
- La cripticidad fue buscada por especies señaladas por varios autores como marcadamente fotosensibles, de hábitos alimentarios depositívoros y en algunos casos observadas en este estudio con coloraciones favorables para el camuflaje que maximizan su cripsis.

- En general, los componentes no elevados del sustrato arrecifal, proporcionaron condiciones favorables para la agregación de ofiuroideos y particularmente del complejo *Ophiothrix angulata*-*O. orstedii*, probablemente debido a que en ellos se encontraron disponibles gran variedad de espacios críticos de diferentes formas y tamaños.
- Un menor número de especies estuvieron bien equipadas para ocupar epizóicamente estructuras bióticas elevadas, aún cuando no fuese posible encontrar refugios físicos en ellas, siendo importante reconocer que esta ocupación exige por parte de los ofiuroideos, una contextura espinosa poco atractiva para depredadores.
- La cripticidad no es una necesidad de primer orden para *Ophiothrix suensonii*, especie conspicuamente espinosa y de gran tamaño, pues ocupó de manera permanente y epizóicamente visible varias estructuras, siempre y cuando estas fueran elevadas del sustrato y de naturaleza biótica.
- Las esponjas son fuentes de recursos particulares para los ofiuroideos; su porosa constitución y múltiples morfologías de crecimiento proporcionan una variedad sobresaliente de espacios habitables. Estos, junto con otros atributos, pueden estar vinculadas con la frecuente ocupación evidenciada por las especies del género *Ophiothrix*.

- En el caso del complejo, la frecuente ocupación de algunas esponjas se atribuye a que poseen una coloraciones oscuras y matizadas favorables para lograr la cripticidad mediante el camuflaje, aún en estado epizóico. Por otro lado la ocupación frecuente de otras se encuentra vinculada con la disponibilidad de refugios físicos en ellas, debido a sus morfologías.
- En el caso de *Ophiothrix suensonii* la ocupación de *Niphates erecta*, (sin refugios crípticos para alojar especies de gran tamaño) respondió probablemente a la necesidad de ocupar posiciones elevadas favorables para su alimentación y la ocupación frecuente de otro tipo de esponjas caliculares y de grandes ósculos, preferiblemente respondió a la búsqueda de protección al menos temporal.
- El aprovechamiento de las ventajas conferidas por las esponjas, por parte de las especies del género *Ophiothrix*, pueden haber evolucionado en una relación ecológica estrecha que implique una selección del microhábitat durante etapas tempranas del desarrollo.

6. RECOMENDACIONES

- Es conveniente realizar estudios ecológicos dirigidos a resolver las preferencias de microhábitat por parte de cada una de las especies ofiuroideas, que por limitantes del presente estudio, fueron agrupadas en complejos.
- Entre los complejos encontrados, el conformado por *Ophiothrix angulata* –*O. orstedii* es de interés particular, ya que con una aproximación observacional o experimental dirigida, debe esclarecerse la preferencia de cada especie por las esponjas. Este tipo de trabajo no solo se facilita en el área de estudio, si no también en varias Bahías del Parque Nacional Natural Tayrona (Santa Marta), donde ambas especies han sido observadas conspicuamente por el autor.
- Es conveniente examinar si entre las especies de este complejo, *Ophiothrix orstedii* está presente sobre octocorales, pues esto aún no ha sido documentado.
- En el presente estudio se discuten brevemente aspectos de la morfología de algunas especies de esponjas en relación a los beneficios proporcionados en cada caso para los ofiuroideos asociados. Se recomienda examinar esta relación de manera experimental no solo con las esponjas sino con los octocorales.

- Se ha mencionado que el hábito alimentario suspensívoro y detritívoro no selectivo de algunos ofiuroideos del género *Ophiothrix* favorece a las esponjas ocupadas por ellos (ver Hendler, 1984a). Es conveniente determinar que tipo de alimentación tienen *Ophiothrix angulata*, *O. orstedii* y *Ophiothrix suensonii* para así establecer con certeza si estas especies se encuentran favoreciendo a las esponjas, incrementando su capacidad filtradora.
- El aprovechamiento de las ventajas conferidas por las esponjas, por parte de las especies del complejo *Ophiothrix angulata*-*O. orstedii* y de *Ophiothrix suensonii*, pueden haber evolucionado en una relación ecológica estrecha que implique una selección del microhábitat durante etapas tempranas del desarrollo. Para comprobarlo es necesario realizar una aproximación detallada en campo para caracterizar con exactitud los patrones de reclutamiento de cada especie ofiuroidea en este y otros microhábitats.
- Para determinar si algún factor de tipo químico se encuentra mediando la preferencia de *Ophiothrix angulata*-*O. orstedii* y de *Ophiothrix suensonii* por las diferentes esponjas frecuentadas, podrían llevarse a cabo experimentos de escogencia empleando acuarios (ver Fell, 1966).

7. BIBLIOGRAFÍA

ALLEN, J. R. Suspension feeding in the brittle-star *Ophiothrix fragilis*: Efficiency of particle retention and implications for the use of encounter -rate models. En: Marine Biology. 1998. 132 (3). p. 383-390.

AMBROSE, W. G., Jr. Effects of predation and disturbance by ophiuroids on soft-bottom community structure on Oslofjord: Results of a mesocosm study. En: Mar. Ecol. Prog. Ser. 1993. 97. p. 225-236.

ARONSON, R. B. Palatability of five Caribbean ophiuroids. En: Bull. Mar. Sci., 1988. 43. p. 93-97.

ARONSON, R. B. Y C. A. HARMS. Ophiuroids in a Bahamian saltwater lake: The ecology of a Paleozoic -like community. En: Ecology 66. 1985. p. 1472-1483.

AVENT, R. M., M. E. KING Y R. H. GORE. Topographic and faunal studies of shelf -edge prominences off the central East Florida coast. En: Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie 62. 1977. p. 185-208.

BACESCU, M. Les Spongiaires; un des plus intéressants biotopes benthiques marins. En: Rapport et procèsverbaux des reunions. Conseil permanent international pour l' exploration scientifique de la Mer Méditerranée. 1971. 20. p. 239-241.

BARNES, R. D. Zoología de los invertebrados. Sexta Edición. Ed. MacGraw-hill Interamericana. Madrid, España. 1995. 1114p.

BEGON, M., J. L. HARPER Y C. R. TOWNSEND. Ecology. 3^{ra} Edición. Ed. Blackwell Science. 1996. p. 88-309.

BENAVIDES - SERRATO, M. Y G. BORRERO - PEREZ. Equinodermos de la Franja Superior del Talud Continental del Caribe Colombiano. Tesis Biól. Mar., Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, 2000. 527p.

BOFFI, E. Ecological aspects of ophiuroids from the phytal of S. W. Atlantic Ocean warm waters. En: Marine Biology 15. 1972. p. 316-328.

BOURY - ESNAULT Y K. RÜTZLER. Thesaurus of sponge morphology. En: Smithsonian Contributions to Zoology. 596. 1997. 5p.

BRAY, R. D. Community structure of shallow-water Ophiuroidea of Barbados, West Indies. M. S. thesis, McGill University Montreal, Canada. 1975. 91p.

BRAZIL -NUNES, T. Echinodermos da Baía de Aratu (Bahia Brazil). En: Memorias del Simposio Latinoamericano sobre Oceanografía Biológica. Universidad de Oriente. Cumaná -Venezuela. 1975. p. 1-12.

CAMPOS, N. E. Crustáceos decápodos asociados a comunidades algales en la región de Santa Marta. Caribe Colombiano. En: Caldasia. 18(86). 1995. p. 57-69.

CAYCEDO, I. E. Observaciones de los equinodermos en las Islas del Rosario. En: An. Inst. Inv. Mar. Punta Betín, 11. 1979. p. 39-47.

CLARK, H. L. The echinoderm fauna of Bermuda. En: Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College, 89. 1942. p. 367-391.

_____. A handbook of the littoral echinoderms of Porto Rico and the other West Indian Islands. En: Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands. New York: New York Academy of Sciences, 16. 1933. p. 1-147.

_____. Growth changes in brittle stars. En: Canergie Institution of Washington Publication No. 182, Papers from the Tortugas Laboratory of the Canergie Institution of Washington, 5. 1914. p. 91-126.

CLARK, A. H. *Schizostella*, a new genus of brittle-star (Gorgonocephalidae). En: Proceedings of the United States National Museum 102. 1952. p. 451-454.

COWLES, R. P. Stimuli produced by light and by contact with solid walls as factors in the behavior of ophiuroids. En: Journal of Experimental Zoölogy, 9. 1910. p. 387-416.

DUARTE, L. Y R. C. NALESSO. The sponge *Zygomycale parishii* (Bowerbank) and its endobiotic fauna. En: Estuarine, coastal and Shelf Science, 42. 1994. p. 139-151.

DUFFY J. E. Y M. HAY. Sea-weed adaptations to herbivory. En: BioScience, 40. 1990. p. 31-45.

DUFFY J. E. Y C. PAUL. Prey nutritional quality and the effectiveness of chemical defenses against tropical reef fishes. En: Oecologia, 90. 1992. p. 333-339.

DUGAN, P. J. Y R. J. LIVINGSTON. Long-term variation of macroinvertebrates assemblages in Apalachee Bay, Florida. En: Estuarine Coastal and Shelf Science, 14. 1982. p. 391-403.

EMSON, R. H., P. V. MLADENOV Y I. C. WILKIE. Patterns of reproduction in small Jamaican brittle stars: Fission and brooding predominate. En: Ed. M. L. Reaka. The Ecology of Coral Reefs. Symposium series for Undersea Research, NOAA's Undersea Research Program Vol 3, 1985. p. 87-100.

EMSON, R. H. Y J. HERRING. Bioluminescence in deep and shallow water brittlestars. Echinodermata. En: B. F. KEEGAN y B. D. S. O'CONNOR (Eds). Proceedings of the Fifth International Echinoderm Conference, Galway, 1985. p. 12-24.

FELL, H. B. The ecology of Ophiuroids. En: R. A. BOOLOOTIAN (Eds). Physiology of Echinodermata. 1966. p. 129-144.

_____. A revision of the Major Genera of Amphiuroid. Ophiuroidea. En: Transactions of the Royal Society of New Zealand, 2(1). 1962. p. 1-26.

_____. Synoptic Keys to the Genera of Ophiuroidea. En: Zoology Publications from Victoria University of Wellington, 26. 1960. p. 1-44.

FONTAINE, A. R. The feeding mechanisms of the ophiuroid *Ophiocomina nigra*. En: J. Mar. biol. Ass. U. K., 45. 1965. p. 373-385.

GALLO, N. J. Contribución al conocimiento de los equinodermos del Parque Nacional Natural Tayrona: I Echinoidea. En: Trianea (Act. Cient. Tecn. INDERENA). INDERENA., 1. 1988a. p. 99-118.

_____. Contribución al conocimiento de los equinodermos del Parque Nacional Natural Tayrona: II Ophiuroidea. En: Trianea (Act. Cient. Tecn. INDERENA). INDERENA 2. 1988b. p. 383-402.

_____. Contribución al estudio de los equinodermos del Parque Nacional Natural Tayrona: III Asteroidea. En: Programa de Ecosistemas Marinos: Informes técnicos subproyectos INDERENA-INVEMAR. 1985. 40p.

GEISTER, J. Holozäne westindische Korallenriffe: Geomorphologie. Öcologie und Fazies. En: Facies (9). 1983. p. 173-284.

GONZÁLEZ, D. N. Equinodermos colectados por la expedición CIOH-INVEMAR-SMITHSONIAN desde Cartagena hasta el Golfo de Urabá, Caribe colombiano. Tesis Biól. Mar. U. Jorge Tadeo Lozano. 2001. 10p.

GRAVE, C. Notes on the ophiuroids collected in Jamaica during June and July, 1897. En: Johns Hopkins University Circulars, 18. 1898. p. 7-8.

GROBER, M. S. The physiological, behavioral and ecological responses of nocturnal marine fauna to invertebrate bioluminescence. Disertación Ph. D. Universidad de California. L. A. 1989. 10p.

_____. Responses of tropical reef fauna to brittle-star luminescence (Echinodermata: Ophiuroidea). En: Jour. Exp. Mar. Ecol. Biol. 1988a. p. 157-168.

_____. Brittle-star bioluminescence functions as aposematic signal to deter crustacean predators. En: Animal Behavior, 36. 1988b. p. 493-501.

HAY, M. E. The ecology and evolution of seaweed -herbivore interactions on coral reefs. En: Proc. 8th Int. Coral Reef Sym., 1. 1997. p. 23-32.

_____. Seaweed chemical defenses, their role in the evolution of feeding specialization and in mediating complex interactions. En: PAUL, V. J. (Ed). Ecological roles for marine secondary metabolites; exploration in chemical ecology series. Comstock Publishing Associates, Ithaca. 1992. p. 93-118.

_____. Predictable spatial escapes from herbivory: how these affect the evolution of herbivore resistance in tropical marine communities? En: *Oecologia* 64. 1984. p. 396-407.

HENDLER, G. The Association of *Ophiothrix lineata* and *Callyspongia vaginalis*: a Brittlestar-sponge Cleaning Symbiosis?. En: *Marine Ecology*, 5(1). 1984a. p. 9-27.

_____. Brittlestar color-change and phototaxis (Echinodermata: Ophiuroidea: Ophiocomidae). En: *Marine Ecology (Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli I)*, 5. 1984b. p. 379-401.

_____. The feeding biology of *Ophioderma brevispinum* (Ophiuroidea: Echinodermata). En: *Echinoderms: Proceedings of the International Conference, Tampa Bay, 1982*. 10p.

HENDLER, G. Y B. S. LITTMAN. The ploys of sex: Relationships among the mode of reproduction, body size and habits of the coral -reef brittlestars. En: *Coral reefs* 5. 1986. p. 31-42.

HENDLER, G. Y W. PECK. Ophiuroids off the deep end: Fauna of the Belizean fore reef slope. *Echinoderm Biology*. En: *Proceedings of the sixth Echinoderm Conference*. 1988. 5p.

HENDLER, G., J. E. MILLER, D. PAWSON, Y P. KIER. *Sea Stars, Sea Urchins and Allies*. Echinoderms of Florida and the Caribbean. Smithsonian Institution. 1995. p. 1-195.

HUTCHINGS, P. A. Non -colonial cryptofauna. En: *Coral Reef Research Methods*. Eds. STODDART, D. R. Y R. E. JOHANNES. 1978. UNESCO.

HYMAN, L. H. The invertebrates: Echinodermata. En: *The Coelomate Bilateralia*. Mc. Graw Hill, New York. 1955. 763p.

KAWAMURA, T., R.D. ROBERTS, Y H. TAKAMI, A review of the feeding and growth of postlarval abalone. En: *Journal of Shellfish Research*, 17 (3) 1998. p. 615-625.

KEOUGH, M. J. Y B. J. DOWNES. Recruitment of Marine Invertebrates: the Role of Active Larval Choices and Early Mortality. En: *Oecologia* 54. 1982. p. 348-352.

KOUKOURAS, V., A. KOUKOURAS Y A. ELEFThERIOU. Macrofauna Associated with the Sponge *Verongia aerophoba* in the north Aegean Sea. *Estuarine*. En: *Coastal and Shelf Science*, 24. 1987. p. 265-278.

KISSLING, D. Y G. T. TAYLOR. Habitat factors for reef dwelling ophiuroids. En: *Proceedings, Third International Coral Reef Symposium*. 1977. p. 225-231.

KOEHLER, R. A contribution to the study of ophiurans of the United States National Museum. En: *United states National Museum Bulletin* 84. 1914. p. 1-18.

LARRAURI, L. R. Listado preliminar de los equinodermos de la costa Atlántica colombiana. En: *Boletín Museo del Mar (Bogotá)* 10. 1981. 24-39.

LEWIS, J. B. Y R. D. BRAY. Community structure of Ophiuroids (Echinodermata) from three different habitats on a coral reef in Barbados, West Indies. En: Marine Biology (Berlin) 73. 1983. p. 171-176.

LITTLER M. Y D. LITTLER. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae field and laboratory tests of a functional form model. En: Am. Nat., 116. 1980. p. 25-44.

LONG, E. The Associates of Four Species of Marine Sponges of Oregon and Washington. En: Pac. Sci. 22. 1968. p. 347-351.

LOPEZ –VICTORIA, M. Y J. M. DIAZ. Morfología y estructura de las formaciones coralinas del Archipiélago de San Bernardo, Caribe colombiano. En: Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, XXIV(91). 2000. p. 219-230.

MACURDA, D. B. Skeletal modifications related to food capture and feeding behavior of the basketstar *Astrophyton muricatum*. En: Paleobiology, 2. 1976. p. 1-7.

MAC GINITIE G. E. Y N. MAC GINITIE. Natural History of Marine Animals. McGraw-Hill. 1949. New York.

MARTINEZ, R. Y N. MARTINEZ. Diseño de Experimentos. Análisis de datos estándar y no estándar. Primera edición. Fondo Nacional Universitario. 1997. Bogotá. 3p.

MAY, R. M. Les reactions sensorielles d' une ophiure (*Ophionereis reticulata* Say). En: Bulletin Biologique de la France et de la Belgique, 59. 1925. p. 372-402.

McCLOSKEY, T. Microhabitats. En: STODDART, D. R. Y R. E. JOHANNES. UNESCO. (Eds). Coral Reef Research Methods. 1970. 5p.

MEADOWS, P. S. Y J. I. CAMPBELL. Habitat selection and animal distribution in the sea: the evolution of a concept. En: 2nd Int. Congr. Hist. Oceanogr. Proc. R. Soc. Edinb. 1972.

MILLOTT, N. A remarkable association between *Ophionereis reticulata* (Say) and *Harmthoe lunulata* (Delle Chiaje). En: Bulletin of Marine Science from the Gulf and Caribbean, 3. 1953. p. 96-99.

MIP. Estadística utilitaria. Ministerio de Industria Pesquera Cubana. 1979.

MLADENOV, P. V. Y R. H. EMSON. Density, size structure and reproductive characteristics of fissiparous brittle stars in algae and sponges: Evidence for inter-populational variation in levels of sexual and asexual reproduction. En: Mar. Ecol. Prog. Ser. 42. 1988. p. 181-194.

MOKSNES, P. O. Y J. VAN-MONTFRANS. Predation on postlarvae and juveniles of the shore crab *Carcinus maenas*: Importance of shelter, size and cannibalism. En: Mar. Ecol. Prog. Ser., 166 (0). 1998. p. 211-225.

- MORTENSEN, T. Handbook of the Echinoderms of the British Isles. Oxford Univ. Press. 1927. 471p.
- PATERSON, G. L. J. The deep-sea Ophiuroidea of the north Atlantic Ocean. En: Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoology series, 49 (28). 1985. 152p.
- PAUL J. Y R. F. VAN ALSTYNE. Chemical defense and chemical variation in some tropical species of Halimeda. (Halimedaceae; Chlorophyta). En: Coral Reefs, 6. 1988. p. 263-269.
- PEARSE, A. S. Notes on the inhabitants of certain sponges at Bimini. En: Ecology, 31 (1). 1950. p. 150-151.
- PEARSON, J. F. W. Studies on the life zones of marine waters adjacent to Miami: I. The distribution of the Ophiuroidea. En: Proceedings of the Florida Academy of Sciences, 1. 1937. p. 66-72.
- PENNINGS, P. Y J. PAUL. Effect of plant toughness, calcification and chemistry of secondary metabolites and CaCO₃ on feeding by surgeonfish and parrotfish within -plant comparisons. En: Mar. Ecol. Prog. Ser., 134. 1992. p. 49-58.
- PITLIK, D Y J. PAUL. Effects of toughness, calcite level and chemistry of crustose coralline algae (Rhodophyta: Corallinales) on grazing by the parrotfish *Chlorurus sordidus*. En: Proc. 8th. Int. Coral reef. Sym. 1. 1997. p. 33-45.
- RANDALL, J. E. Food habits of reef fishes of the West Indies. Institute of Marine Sciences. University of Miami. En: Studies in Tropical Oceanography, 5. 1967. p. 665-847.
- REINTHAL, P. N., B. KENSLEY Y S. M. LEWIS. Dietary shifts in the queen triggerfish, *Balistes vetula*, in the absence of its primary food item, *Diadema antillarum*. En: Marine Ecology (Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli I), 5. 1984. p. 191-195.
- ROUSHDY, H. M. Y V. K. HANSEN. Ophiuroids feeding on phytoplankton. En: Nature, Lond., 188. 1960. p. 517-518.
- RÜTZLER, K. Ecology of Tunisian commercial sponges. En: Tethys, 7. 1975. p. 249-264.
- SEFTON, N. Rings on coral fingers. En: Sea Frontiers, 33. 1987. p. 134-135.
- SCHOPPE, S. *Ophiothrix synoecina* new species (Echinodermata) from the Colombian Caribbean. En: Bull. Mar. Sci., 58(2). 1996. p. 429-458.
- SCHOPPE, S. Y B. WERDING. The Boreholes of the Sea Urchin Genus *Echinometra* (Echinodermata: Echinoidea: Echinometridae) as a Microhabitat in Tropical South America. P. S. Z. N. I. En: Marine Ecology. 17 (1-3). 1996. p. 181-186.
- SIDES, E. M. Estimates of partial mortality for eight species of brittle stars. En: Echinoderms: Proceedings of the International Conference, Tampa Bay, (Eds). J. M. Lawrence, 327. 1982.
- _____. An experimental study of the use of arm regeneration in estimating rates of sublethal injuries on brittle stars. En: J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 106. 1987. p. 1-16.

SKOLD, M. Escape responses in four epibenthic brittle stars (Ophiuroidea: Echinodermata). En: *Ophelia*, 49(3). 1998. p. 163-179.

STENECK, P. Escalating herbivory and resulting adaptive trends in calcareous algal crusts. En: *Paleobiology*, 9. 1983. p. 44-61.

_____. The ecology of coralline algal crusts. En: *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 17. 1986. 273-303.

TOMASSI, L. R. Os Ofiuroides recentes do Brasil e de Regiões vizinhas. Contrções. En: *Inst. Oceanogr. Univ. S. Paulo, ser. OCEAN. BIOL.* (20). 1970. p. 1-146.

TURON, X., M. CODINA, I. TARJUELO, M. J. URIZ, M. BECERRO. Mass recruitment of *Ophiothrix fragilis* (Ophiuroidea) on sponges: settlement patterns and post-settlement dynamics. En: *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 200. 2000. p. 201-212.

VERNETTE, G. La plate-forme continentale caraibe de Colombie importance du diapirisme argileux sur la morphologie et la sedimentation. Tesis de Doctorado en Ciencias. Universidad de Burdeos. 1985. 385p.

VILLAMIZAR, E. Y R. A. LAUGHLIN. Fauna Associated with the Sponges *Aplysina archeri* and *Aplysina lacunosa* in a Coral Reef of the Archipiélago de Los Roques, National Park, Venezuela. En: J. REITNER Y H. KEUPP (Eds). *Fossil and Recent Sponges*. 1991. p. 522-542.

WARNER G. F. Y J. D. WOODLEY. Suspension-feeding in the brittle star *Ophiothrix fragilis*. En: *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. 55. 1975. p. 199-210.

WESTINGA, E. Y P. HOETJES. The intrasponge fauna of *Sphaciospongia vesparia* (Porifera, Demospongiae) at Curaçao and Bonaire. En: *Marine Biology*, 62. 1981. p. 139-150.

ZAVODNIK, D. Adriatic echinoderms inhabiting the phytal. En: *Thalassia jugosl.* 3. 1967. p. 11-22.

ZEA, S. Esponjas del Caribe Colombiano. Catalogo Científico. Colombia. 1987. 20p.

8. ANEXO

ANEXO A. Tabla de especies de esponjas y ofiuroideos registrados durante las colectas esporádicas en las tres estaciones muestrales y en los alrededores de Isla Múcura.

	OANG	OORS	OSUE	OSAV
<i>Iotrochota birotulata</i>	*	*	*	
<i>Lyssodendorix colombiensis</i>			*	
<i>Niphates erecta</i>	*		*	*
<i>Desmapsama anchorata</i>	*			
<i>Xestospongia muta</i>			*	
<i>Ectyoplasia ferox</i>	*			
<i>Ircinia campana</i>				*

Tabla 6. Distribución de las especies de ofiuroideos encontradas a través de los diferentes espacios proporcionados por los componentes del sustrato arrecifal.

	CRIPTICO												EXPUESTO					
	Superficies inferiores				Comisuras externas				Intersticios				Superficies exteriores			Comisuras externas		
	AB (NE)				<i>BI</i>				BI		AB		BI			AB		
	SAR			ADH-D			<i>E</i>		<i>NE</i>		NE		NE		E			E
LAJ	ROC	CVI	OTR	LAJ	CVI	ROC	SPO	MIL	CAI	HAL	LOB	EPO	SPO	MIL	OCT	ROC-MON		
Complejo (OANG-OORS)					*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		
<i>Ophiothrix suensonii</i>														*	*	*		
<i>Ophiolepis impressa</i>	*	*	*								*	*	*					
<i>Ophiocoma</i> spp. (juv)						*	*	*	*	*	*	*	*					
<i>Ophiocoma</i> spp.					*	*								*	*	*		
<i>Ophiostigma isocanthum</i>							*				*	*	*					
<i>Ophioderma rubicundum</i>											*	*	*					
<i>Ophioderma cinereum</i>	*	*		*							*	*	*					
<i>Ophiopsila</i> spp. (juv)					*	*		*	*	*	*	*	*					
<i>Ophiopsila</i> sp. 1																		*
<i>Ophioderma phoenium</i>											*	*	*					
<i>Ophionereis reticulata</i>	*	*	*															
<i>Amphioplus thrombodes</i>							*											
<i>Ophiomyxa flaccida</i>							*											
<i>Ophiactis</i> sp. 1								*	*	*								
<i>Ophiocoma pumila</i>											*	*	*					
<i>Amphiura palmeri</i>											*	*	*					
<i>Amphiura stimpsonii</i>											*	*	*					
Especie 1													*					

Según: a) NATURALEZA: **AB**: Abiótico, **BI**: Biótico, B) ELEVACIÓN: **NE**: No elevado, **E**: Elevado. C) ESPACIOS PROPORCIONADOS: **SAR**: Arena bajo la superficie **ADH-D**: Sobre sustrato diferente a arena bajo la estructura o adherido a ella.

Tabla 7. Valores medios de densidad (casilla superior) y porcentajes de ocupación (casilla inferior) en cada tipo de microhábitat, por parte de las especies ofiuroideas encontradas de manera representativa. Se señala el n muestral para cada caso y los errores estándar correspondientes.

	MICROHÁBITATS ABIÓTICOS							MICROHÁBITAT
	NO ELEVADOS DEL SUSTRATO ARRECIFAL				ELEVADOS DEL SUSTRATO			
	ROC	LAJ	CVI	EPO	OTR	SPO	MILL	OCTO
	n=7/ n=10	n=9/ n=11	n=8/n=11	n=3/n=5	n=5/n=6	n=6/n=6	n=5/n=6	n=9/n=11
<i>Ophiolepis impressa</i>	3.3±1.9 10.9±4.9	4.4±2.1 12.1±4.5	13.75±8.62 13.64±7.04	14.2±14.2 20±20	- -	- -	- -	- -
Com. <i>Ophiocoma</i> sp. (juv)	4.5±3.5 4.6±2.4	- -	2.66±1.74 6.82±4.87	- -	- -	- -	- -	- -
<i>Ophicopsila</i> spp. (juv)	- -	1.8±1.8 3.0±3.0	- -	- -	- -	* 1.39±1.39	- -	- -
Com.	-	1.4±1.4	*	1.9±1.9	5.3±5.3	-	-	-
<i>Ophiocoma</i> sp.	-	7.6±5.2	9.09±9.09	13.6±9.7	16.7±16.7	-	-	-
<i>Ophionereis reticulata</i>	* 2±2	0.2±0.2 1.1±1.1	2,18±2.18 4,54±4.54	- -	- -	- -	- -	- -
<i>Ophioderma cinereum</i>	1.0±1.0 5±5	* 1.3±1.3	- -	- -	* 16.7±16.7	- -	- -	- -
<i>Ophiostigma isocanthum</i>	2.4±2.4 2±2	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
<i>Ophiothrix suensoni</i>	- -	- -	- -	- -	- -	20.7±8.6 28±8.7	9.8±9.8 16.7±12.4	5.7±4.0 6.5±4.0
Com. OANG -OORS	17.7±10.5 19.1±7.8	51.9±27.6 31.6±12.0	11.83±6.98 30.30±12.06	- -	- -	18.7±10.2 25.6±6.5	1851.8±1851.8 25±17.0	4.5±3.7 4.5±3.7
<i>Ophioderma phoenium</i>	- -	- -	- -	* 1.2±1.2	- -	- -	- -	- -
<i>Ophioderma rubicundum</i>	- -	- -	- -	* 6.1±3.9	- -	- -	- -	- -
<i>Ophiuroideos juveniles</i>	4.5±3.5 4.7±2.5	1.8±1.8 3.0±3.0	2.7±1.7 6.8±4.9	- -	- -	- -	- -	- -
TOTAL	22.9±12.9 47.6±11.1	53.2±27.4 42.1±10.5	24.3±10.2 50.8±13.8	18±12.8 44.8±21.2	130.3±123.9 50±22.4	12.4±3.3 46.3±9.0	169.5±166 37.5±20.1	5.0±2.7 11±6.0
Número de especies	6.4±2.2 -	26.9±12.5 -	12.8±5.0 -	16.2±13.4 -	130.3±123.8 -	1.7±0.3 -	169.5±166 -	2.1±1.2 -

(*)Casos en los que no pudo determinarse la densidad media debido a la escasez de datos recopilados en transectos diurnos, en los cuales se determinó el volumen y área de cada componente del sustrato.