

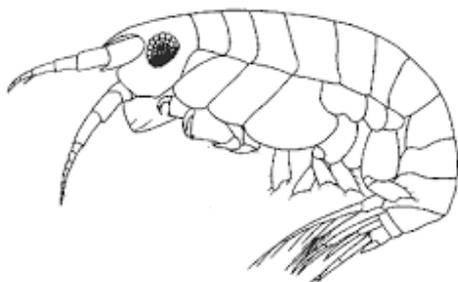


UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO EN ECOLOGÍA



Seminario de Grado de Doctorado

**ECOLOGÍA DE LOS ANFÍPODOS ASOCIADOS A
MACROALGAS EN LITORALES ROCOSOS**



Elaborado por:

Lic. Vanessa Hernández

Tutoras:

Dra. Mayra García (UCV)

Dra. Estrella Villamizar (UCV)

Jurado evaluador:

Dra. Beatriz Vera (UCV)

MSc. Sheila Marques (UCV)

Caracas 2016

ÍNDICE

	Página
RESUMEN	2
INTRODUCCIÓN	3
Ecología de los litorales rocosos	3
CAPITULO I. IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LAS MACROALGAS EN LOS LITORALES ROCOSOS	10
1.1 Macroalgas como sustrato	10
1.2 Macroalgas y herbivoría	13
1.3 Herbivoría y modelos de regulación comunitaria tipo cascada trófica	14
2. CAPITULO II. IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LOS ANFÍPODOS	17
2.1 Características generales de los anfípodos	17
2.2 Aspectos ecológicos sobre los anfípodos	20
2.3 Anfípodos como bioindicadores de contaminación por metales	24
3. CAPITULO III. Lineamientos de la investigación enmarcada en el proyecto de la tesis doctoral	30
ANEXOS	35
Anexo 1. Clasificación taxonómica de los Crustáceos	35
Anexo 2. Preferencias alimentarias de algunas especies de anfípodos	36
REFERENCIAS CITADAS	39

Resumen

Las macroalgas marinas son el principal productor primario de los litorales rocosos y se consideran pilares de la comunidad, porque proveen de recursos a otras especies y añaden complejidad espacial al sustrato, creando hábitats tridimensionales que incrementan la riqueza y diversidad del sistema. Otra propiedad importante de las macroalgas en los litorales rocoso radica en su papel como fuente de energía al ecosistema a través de los organismos herbívoros. Esta interacción entre macroalgas y herbívoros presenta efectos considerables dentro de la propia estructura comunitaria de las macroalgas pudiendo influir en la productividad, riqueza, estructura comunitaria, reducción dramática de biomasa y alteración de patrones de distribución.

La mayoría de los estudios sobre la estructura de la comunidad de los litorales rocosos evidencian la enorme influencia de la interacción entre los grandes herbívoros y las macroalgas, sin embargo, el papel de los mesoherbívoros, como los crustáceos anfípodos, es menos conocido a pesar que la densidad de estos organismos puede alcanzar hasta centenas por metro cuadrado. Esta carencia posiblemente se deba a la dificultad de su identificación taxonómica y la manipulación de estos individuos. Los anfípodos presentan abundancia alta, gran riqueza de especies y distribución amplia, tanto en litorales de fondos rocosos como en blandos y se presentan como piezas claves en las comunidades del bentos, por el papel que ocupan en el control de la biomasa, así como su función como un eslabón importante en la trama trófica por lograr la conexión entre los productores primarios y secundarios y adicionalmente contribuir en el ciclaje de nutrientes.

Los anfípodos también son utilizados como bioindicadores de contaminación debido a sus características únicas, ya que son ecológicamente importantes, fáciles de coleccionar y manipular en el laboratorio, se encuentran en diferentes hábitats, poseen diversas estrategias de alimentación y presentan la particularidad requerida para un buen bioindicador, en mostrar variaciones o sensibilidad por alteraciones en el ecosistema. Actualmente, los anfípodos constituyen uno de los grupos zoológicos más ignorado en los estudios de los ecosistemas marinos venezolanos por lo que se realiza una revisión sobre el estudio de la ecología de los anfípodos asociados a las macroalgas de los litorales rocosos. Este seminario se divide en 4 temas principales. El primero, una introducción que expone las características principales de los litorales rocosos y las diferentes teorías ecológicas probadas en estos. El segundo, trata la importancia de las macroalgas como especies proveedoras de recursos alimenticios y sustratos tridimensionales que pueden incrementar la diversidad de especies. El tercer tema, destaca la importancia ecológica de los anfípodos marinos y sus aplicaciones como bioindicadores. En el cuarto, se describe brevemente algunos aspectos generales sobre los lineamientos a seguir en la tesis doctoral propuesta, la cual se fundamenta en la necesidad de aumentar los esfuerzos en investigación sobre la biología y ecología de los crustáceos anfípodos y generar información esencial para el diseño de estrategias de manejo, protección y conservación de especies autóctonas.

INTRODUCCIÓN

Ecología de los litorales rocosos

Los litorales rocosos, constituidos principalmente por un sustrato consolidado, son descritos como ecotonos de transición entre los sistemas terrestres y marinos. Este tipo de ecosistema se puede clasificar en dos grandes grupos según su origen geológico; el primero, corresponde a aquellos litorales inestables que soportan procesos de abrasión constantes con la remoción de grandes fragmentos de sustrato, esta condición inestable conduce a que sólo se desarrollen comunidades que no alcanzan los estadios de sucesión avanzados. El segundo, corresponde a aquellos litorales más estables que sufren procesos de abrasión y remoción de sustrato a tasas muy bajas y, por ende, pueden ser colonizados por una variedad amplia de organismos, que con el tiempo alcanzan estadios avanzados de sucesión (López-Victoria *et al.*, 2004).

En general, los litorales rocosos poseen un gradiente de exposición a la fuerza del oleaje que típicamente tiene un impacto más severo en el tope de las rocas más expuestas y va disminuyendo gradualmente hacia las zonas más protegidas. Otra condición ambiental a la que están expuestos estos sistemas es a las variaciones verticales por la oscilación de marea, las cuales repercuten en los periodos de inmersión y exposición a la radiación solar directa. La combinación de estos 2 factores ambientales influye considerablemente en la formación de un gradiente en la estructura de la comunidad de organismos en el litoral rocoso. También existen otras condiciones ambientales que inciden en la estructura de las comunidades del litoral rocoso, tales como: la sedimentación, salinidad y microgradientes o gradientes a pequeña escala que se forman en las grietas, cantos rodados o en el dosel de las algas (Araujo *et al.*, 2012).

Connell (1972) publica un trabajo en el que se evalúa la importancia relativa de los factores físicos y biológicos en la determinación de los patrones de riqueza y abundancia de las especies del litoral rocoso. Este autor señala que la estructura de la comunidad de especies que habitan en la franja supralitoral está directamente influenciada por los factores físicos, ya que solo las especies adaptadas a tolerar condiciones extremas, como la exposición a radiación solar fuerte, humedad baja,

deseccación, tiempo reducido para la alimentación, variaciones de salinidad, temperaturas extremas, abrasión y arrastre por oleaje permanecen en esa zona. Esto se debe a que los organismos en el litoral rocoso presentan diferencias de tolerancia fisiológica y los organismos de la zona superior poseen adaptaciones que les permiten tolerar dichas condiciones (Connell, 1972; Miloslavich y Carbonini, 2010).

Por otra parte, existen evidencias que señalan que los factores físicos no pueden explicar por sí solos el ensamblaje comunitario en la zona más profunda, donde se encuentra el límite inferior del talud. En cambio, los factores biológicos como competencia, herbivoría y depredación juegan un papel importante en la determinación de la comunidad. Un ejemplo de esto es que las especies son capaces de crecer unas sobre otras o eliminar al contendiente por competencia por espacio (exclusión competitiva). Al mismo tiempo, los depredadores participan en la regulación de la comunidad al controlar las poblaciones de las presas, lo que mantiene una diversidad mayor de especies (Paine, 1966; Ruesink, 2000; Sturaro *et al.*, 2016).

Existe una gran cantidad de estudios que buscan elucidar la influencia de los numerosos factores ambientales y biológicos que regulan las comunidades de los litorales rocosos (Paine, 1966; Connell, 1972; Lubchenco, 1978; Ruesink, 2000; Sturaro *et al.*, 2016). La mayoría de estos autores abordan los patrones observados por la influencia de las interacciones entre las especies, la biología, el desarrollo larvar y las condiciones ambientales. Sin embargo, estos estudios han evidenciado que patrones comunitarios similares pueden ser explicados por diferentes factores como zonación, competencia y depredación. Del mismo modo, se ha observado que diferentes patrones pueden explicarse por el mismo factor (por ejemplo; la depredación puede determinar zonación y patrones de diversidad) (Paine, 1966). Por consiguiente, los ecólogos marinos han realizado un esfuerzo en proponer modelos de regulación comunitaria que traten de predecir en qué condiciones, cuáles procesos son importantes (Menge y Branch, 2000).

Uno de los primeros modelos conceptuales sobre la regulación comunitaria fue el de Hairston *et al.* (1960), el cual se enfocó en las relaciones de los niveles tróficos y factores que regulan la población, sin explicar patrones espaciales de distribución, abundancia o riqueza (Menge y Sutherland, 1987). En este modelo, los factores reguladores pueden ser diferentes en cada nivel trófico. En el nivel trófico más alto, la

competencia por alimento regula al depredador, pero la depredación controla a los herbívoros en los niveles intermedios y la competencia por espacio o luz controla a los productores primarios. Al mismo tiempo, Hutchinson (1959) propuso al mundo un debate con un modelo que explicaba que la diversidad de especies depende de las variaciones de la intensidad de la competencia, depredación o perturbaciones ambientales (Hutchinson, 1959; cit. Paine, 1966 y Connell, 1978).

Otro modelo que obtuvo relevancia fue el de estrés ambiental propuesto por Menge (1976). Su hipótesis incorpora los efectos de las perturbaciones abióticas, depredación, competencia y densidad de reclutamiento. Adicionalmente, supone que los organismos móviles (definidos como consumidores en el modelo) están mucho más influenciados por el estrés ambiental que los organismos sésiles y que la complejidad de las redes tróficas disminuye frente al incremento del estrés ambiental (Menge y Sutherland, 1987).

Posteriormente, Jane Lubchenco (1986) estudió el impacto de la herbivoría en los procesos de sucesión e incorporó en su modelo la hipótesis que indica que cuando el estrés ambiental disminuye, los factores biológicos son más relevantes en la regulación de la población. Otro modelo importante es el de nutrientes y productividad, el cual se enfoca en incorporar los efectos de los diferentes gradientes ambientales, nutrientes y productividad. En este modelo se propone que los ambientes difieren por la productividad primaria, la cual a su vez depende de los gradientes de disponibilidad de nutrientes (Fretweel, 1977; Okasanen *et al.*, 1981).

Patrones de zonación en los litorales rocosos

En los litorales rocosos se ha evidenciado dramáticamente como las condiciones ambientales producen patrones de zonación muy marcados. Esta zonación puede ocurrir tanto en el plano horizontal (en litorales rocosos tipo plataforma) como en el plano vertical (litorales tipo acantilado, con talúd). De acuerdo con Stephenson y Stephenson (1954), en estos gradientes de litorales rocosos se pueden evidenciar tres zonas, claramente identificadas como:

- Supralitoral o supramareal, la cual posee una amplitud variable en función del oleaje y constituye una transición entre la tierra y el mar, solamente recibe humedad por la salpicadura o vaporización de la ola (“spray”).
- Mesolitoral (intermareal): cubierta por el agua durante marea alta pero que permanece descubierta y expuesta durante la marea baja.
- Infralitoral (submareal), la cual está permanentemente sumergida o sólo excepcionalmente expuesta por períodos de tiempo cortos (Figura 1) (Taylor, 1978).

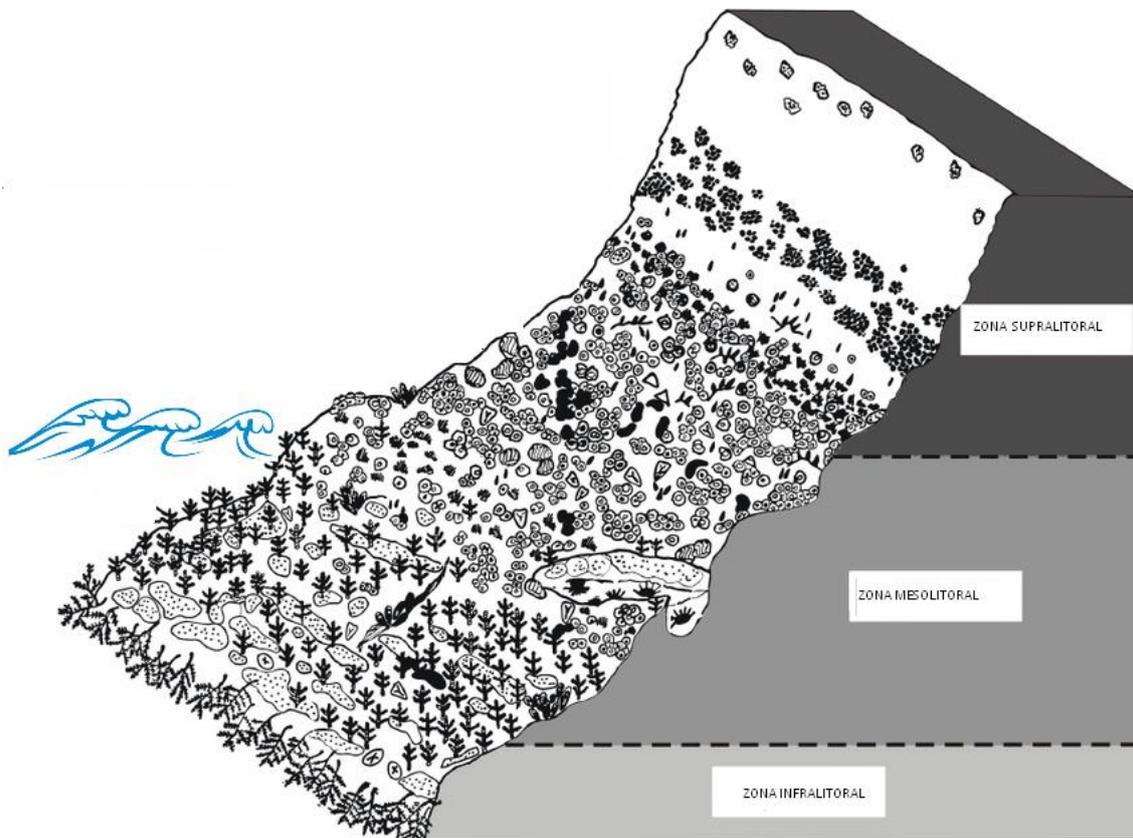


Figura 2. Esquema de zonación de típica de una plataforma rocosa según con Stephenson y Stephenson (1954) (modificado de Borja *et ál.* 2004).

Numerosos autores han coincidido que el patrón de zonación es constante en todos los litorales rocosos del planeta, a pesar de existir variaciones regionales relacionadas a las diferencias en la acción del oleaje y condiciones ambientales (Stephenson, 1949, 1972; Lewis, 1955, 1964; Menge, 1976; Dayton, 1971; Menge y Farrel, 1989). Generalmente, la zona supralitoral es una zona difícil para la vida, siendo la diversidad muy baja. Los organismos más característicos de esta zona son los líquenes, gasterópodos (*Littorina*) y crustáceos cirrípedos de la familia Balanidae. En la zona mesolitoral, las áreas de la franja superior están típicamente dominadas por gasterópodos del género *Littorina*, seguido por cirrípedos y algunas veces por algas foliosas, mientras que en la franja intermedia frecuentemente se observan moluscos bivalvos y la zona baja es ocupada por una gran variedad de invertebrados y franjas densas de algas bentónicas (Hawkins y Hartnoll; 1983).

Esta última zona, donde se encuentran las franjas de macroalgas, ha sido relevante desde el punto de vista ecológico, debido a que a pesar de ocupar un área relativamente pequeña en relación a otras áreas costeras, presenta una abundancia importante de productores primarios bentónicos con un aporte de carbono de $375 \text{ g C/m}^2 \text{ año}$, con lo que proporcionan alimento, protección y hábitat a muchos invertebrados marinos (Tabla 1) (Loic, 2011). Adicionalmente, estos organismos actúan como una estructura física que puede modificar la hidrodinámica y transporte de sedimento a la línea de costa (Dean y Connell, 1987; Hernández *et al.*, 2010).

Tabla 1. Comparación de la productividad primaria neta entre ambientes marinos y terrestres (modificado de Loic, 2011).

Sistema	Área (10 ⁶ km ²)	Productividad primaria neta (g C./m ² año)	Producción neta anual 10 ¹⁵ g C/año
Ecosistema Marino	359	132	47,5
Océano abierto (fitoplancton)	332	130	43
Zonas costeras	27	167	4,5
Manglares	1.1	1000	1,1
Praderas de fanerógamas	0.6	817	0,5
Macroalgas	6.8	375	2,5
Microfitobentos	6.8	50	0,3
Ecosistemas terrestres	148	200	29,6
Aguas continentales	1.9	100	0,2
Bosques	41	400	16,4
Desiertos	40	50	2

Las macroalgas marinas son el principal productor primario de la zona litoral y consideradas pilares de la comunidad, porque controlan la disponibilidad de recursos a otras especies y añaden complejidad espacial al sustrato, creando hábitats tridimensionales que incrementan la riqueza y diversidad al compararlos con sustratos duros sin vegetación (Dean y Connell, 1987; Hernández *et al.*, 2010). Estas algas también sirven de soporte a otras algas epífitas, así como de variados organismos sésiles y móviles. Las plataformas rocosas cubiertas por macroalgas, generalmente presentan abundancia y diversidad de invertebrados mayores que sistemas sin vegetación por lo que algunos autores sugieren que una complejidad morfológica alta por la estructura de las macroalgas incrementa la abundancia y diversidad de la epifauna, lo que disminuye la depredación y el efecto de las perturbaciones por factores ambientales e incrementa la disponibilidad de alimento y número de nichos diferentes (Torres *et al.*, 2015).

Las macroalgas con una complejidad espacial elevada han sido reportadas como hospedadores de una diversidad de invertebrados mayor que especies de macroalgas con una morfología más simple (Attrill *et al.*, 2000; Hooper y Davenport, 2006; Torres *et*

al., 2015). Además, esta relación ha sido consistente en diferentes escalas espaciales. Por ejemplo, a escala pequeña se ha observado que a lo largo del talo de las macrofitas hay una diversidad mayor en sus partes estructuralmente más complejas (Christie *et al.*, 2009; Hauser *et al.*, 2006).

Torres *et al.* (2015) exploraron el papel de las diferencias morfológicas de 6 macroalgas anuales (*Chondracanthus teedii*, *Codium tomentosum*, *Dictyota dichotoma*, *Mastocarpus stellatus*, *Osmundea pinnatifida* y *Stypocaulon scoparium*) sobre los patrones de abundancia y diversidad de la epifauna asociada. Sus resultados muestran evidencias de diferencias en la abundancia y diversidad de epibiontes entre dichas especies de macroalgas, lo que soporta la hipótesis de que la identidad del hospedador es un factor importante en la estructuración de la comunidad de epibiontes. Asimismo, sus resultados apoyan la hipótesis de que la abundancia y riqueza de especies están correlacionadas con la morfología de la macroalga, e indican que la biomasa es una variable que está más relacionada con la abundancia y riqueza de los taxones principales de la comunidad.

CAPITULO I. IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LAS MACROALGAS EN LOS LITORALES ROCOSOS.

1.1 Macroalgas como sustrato

La hipótesis de la heterogeneidad del hábitat, aplicada en ecología de macroalgas como sustrato que es un postulado ampliamente reconocido que plantea que la diversidad y abundancia de especies puede ser influenciada por la complejidad del hábitat (MacArthur y MacArthur, 1961). Esta idea viene desde la propuesta de la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1979), la cual explica el efecto de la distancia y área en los patrones de diversidad. Entender esta relación implica el reconocimiento de la incidencia de la complejidad espacial en la regulación de la distribución de las especies, refugios, reclutamiento y apareamiento de los organismos (Orland *et al.*, 2016).

De acuerdo con el planteamiento anterior, incrementos en la complejidad estructural del alga, se relacionan con valores de diversidad y abundancia altos de organismos marinos (Hull, 1997; Attrill *et al.*, 2000; Hauser *et al.*, 2006; Hansen *et al.*, 2010; Torres *et al.* 2015). Ambientes más complejos incrementan la disponibilidad de espacio y variedad de recursos, los que proveen una variedad amplia de nichos. La complejidad del hábitat también puede reducir la competencia, depredación y estrés del oleaje sobre la macroalga (Veiga *et al.*, 2014, 2016). Sin embargo, esta relación positiva entre la complejidad estructural en las macroalgas y la abundancia y diversidad de la fauna asociada no siempre es evidente (Schreider, *et al.* 1988, 2003; Russo, 1990; Ayala y Díaz, 2001).

Veiga *et al.* (2014) encontraron diferencias entre las comunidades de invertebrados asociados a las macroalgas *Chondrus crispus* y *Bifurcaria bifurcata*, así como la especie invasora *Sargassum muticum*. Estos autores encontraron diferencias aparentes en la complejidad estructural de las algas estudiadas a través de la evaluación de la biomasa y dimensión fractal. Ellos indican que a pesar que la complejidad estructural, ésta solo tuvo relación con la abundancia de especies y no con la riqueza de los invertebrados epibiontes, se debe tomar en cuenta la identidad del alga, ya que juega un papel importante en el ensamblaje de la comunidad.

En una revisión de los artículos sobre la hipótesis de la heterogeneidad del hábitat realizada por Tews *et al.* (2004), ellos encuentran que los términos “heterogeneidad de hábitat” (22 %) y “diversidad de hábitat” (20 %) cubrieron la mayoría de los sinónimos utilizados. El uso de ambos términos ha cambiado con el tiempo, siendo “diversidad de hábitat” más ampliamente utilizado en los ‘60 y ‘70 y “heterogeneidad de hábitat” en los ‘80 y ‘90. Una mención aparte merece el término “complejidad de hábitat”, que registró un uso intermedio en el análisis de Tews *et al.* (2004), pero es frecuentemente utilizado en artículos que han estudiado el efecto de la heterogeneidad generada por plantas acuáticas sobre sus organismos acompañantes.

La complejidad de hábitat ha tenido varias definiciones. Algunas de ellas la definen como heterogeneidad en mosaicos (Kolasa y Rollo, 1991), otras la refieren como un descriptor cualitativo de la heterogeneidad que permite construir mapas categóricos (Li y Reynolds, 1995), con número y arreglo de los distintos tipos de parches (Dodson, 2000) y la abundancia absoluta de los componentes estructurales individuales del hábitat (MacCoy y Bell, 1991). Los tres primeros artículos consideran a la complejidad como un componente de la heterogeneidad, mientras que McCoy y Bell (1991) la ubican en el mismo estatus de la heterogeneidad, a la que definen como la abundancia relativa de los componentes estructurales individuales. McCoy y Bell (1991) desarrollaron algunas definiciones aplicadas a los componentes estructurales del hábitat. Según estos autores, el concepto de heterogeneidad implica una variación atribuible a la abundancia relativa por unidad de área o volumen. El término complejidad involucra la presencia de diferentes componentes estructurales (Beck, 2000).

A pesar del desarrollo teórico que ha tenido esta definición, no existe consenso de cómo medir la complejidad del hábitat. Sin embargo, se han probado diferentes acercamientos, los cuales dependen del grupo taxonómico y tipo de ecosistema. Para evaluar la complejidad de la estructura de la vegetación, usualmente se emplea: biomasa, superficie área/volumen, rugosidad, dimensión fractal y tamaño de los espacios intersticiales. Algunos autores incorporan las características funcionales del grupo taxonómico de interés, tales como talla del organismo y abundancia (Meager y Schlacher, 2012). El concepto de dimensión fractal empleado para estimar la complejidad estructural, fue implementado en esta rama de la ecología por Mandelbrot

(1988) y ha tenido una aceptación amplia, porque muchos objetos naturales tienen, al igual que los fractales, características relevantes y reiterativas a diferentes escalas. Según Mandelbrot (1988) la longitud de una costa depende de la longitud de la unidad de medición utilizada para medirla, y su forma presenta un patrón básico que se repite de manera independiente a la escala que se esté considerando. El cálculo empírico de la magnitud conocida como dimensión fractal, permite comparar cuantitativamente el grado de irregularidad de diferentes cuerpos, y sirve para cuantificar la complejidad de una estructura a escalas distintas (MacAbendroth *et al.* 2005). Una complejidad estructural mayor se corresponde con una heterogeneidad de hábitat mayor, y de esta forma un valor mayor de dimensión fractal.

Los litorales rocosos son ecosistemas, donde uno de los recursos críticos que mayormente influye sobre el patrón de diversidad y abundancia es el espacio por la disponibilidad de refugios. En consecuencia, la complejidad del hábitat se convierte en un factor que afecta la talla, biodiversidad y abundancia de los invertebrados en este sistema. Por este motivo, Meager y Schlacher (2012) proponen una metodología métrica para estimar la complejidad del microhábitat, que toma en cuenta la media del espacio individual dentro de un área muestreada. Esta metodología plantea una métrica adimensional, que numéricamente captura las características del espacio físico ocupado por un organismo individual. La premisa básica de este enfoque es que las dimensiones del espacio físico que directamente rodean a un organismo probablemente estén relacionadas a cómo un organismo percibe y responde a la estructura del hábitat. Los autores colocaron a prueba su método en litorales rocosos con la determinación de la complejidad de los microhábitats para gasterópodos marinos de más de 9 mm de diámetro, como la distancia que hay desde el centro del cuerpo de cada organismo a la superficie física más cercana en seis direcciones ortogonales. Estas direcciones se orientaron en un plano longitudinal que divide el cuerpo de cada invertebrado en secciones ventrales y dorsales. Conceptualmente, este enfoque es similar al de Attrill *et al.* (2000) en la "ventana de percepción de complejidad", que también se ocupa de la estructura del hábitat desde la perspectiva del organismo, el cual adicionalmente considera los componentes estructurales separados en cada escala.

1.2 Macroalgas y herbivoría

La importancia de las macroalgas en la zona intermareal no queda solo en su relevancia como sustrato o refugio de numerosos organismos, sino también por su papel como fuente de energía al ecosistema a través de los organismos herbívoros. La interacción entre macroalgas y organismos herbívoros presenta efectos considerables dentro de la propia estructura comunitaria de las macroalgas (Olson y Lubchenco, 1991; Aguilera *et al.*, 2015). Por lo tanto, estas interacciones pueden influir en la productividad y otras funciones ecológicas del sistema (Altieri *et al.*, 2009). Uno de los primeros trabajos que demuestran esta interacción es el de Lubchenco (1978), en el que se evalúa el efecto de los herbívoros generalistas como *Littorina littorea* sobre la diversidad de algas de la zona intermareal de los litorales rocosos de New England, tomando en cuenta las preferencias alimenticias, competencia entre plantas y relación con las variaciones de las condiciones abióticas.

Posteriormente, la misma autora en 1981 y 1982 publica trabajos extensos que exponen detalladamente los patrones biogeográficos, comunitarios y poblacionales en la relación planta - herbívoro. En su trabajo propone un modelo en el que el efecto de la herbivoría depende de tres componentes: (1) la probabilidad de encuentros entre planta y herbívoro, (2) la probabilidad de que el herbívoro consuma la planta una vez es encontrada, ya que existen diferencias de preferencias entre especies de herbívoros y planta y (3) la disminución esperada del “fitness” del alga debido a la parte consumida que no llega a reproducirse. El efecto de la herbivoría también está condicionado en función de la especie de alga, la identidad del herbívoro y las condiciones ambientales. Asimismo, el modelo también plantea que los patrones de distribución y abundancia de las algas son una función de los cambios de las tasas de productividad, remoción por herbivoría y competencia.

Los herbívoros son el principal puente entre los niveles tróficos superiores y productores primarios en ambientes bentónicos someros (Cebrian *et al.*, 2009). Se calcula que en promedio, los herbívoros marinos remueven hasta un 68% de la abundancia de los productores primarios (Poore *et al.*, 2012). La herbivoría presenta un variado grupo de efectos tanto negativos como positivos en la comunidad de algas desde una escala local

hasta biogeográfica, ya que en comunidades marinas puede haber una reducción dramática de biomasa y alteración de patrones de distribución y estructura.

A continuación se mencionan algunos de los efectos más destacados de la herbivoría sobre la comunidad de macroalgas:

- La actividad de remoción por herbívoros de especies competitivamente superiores o epifitas puede indirectamente facilitar el reclutamiento y crecimiento de macroalgas con menor aptitud competitiva (Vinuela et al. 2014).
- La herbivoría sobre la comunidad de algas a menudo tiene efectos indirectos, tales como la alteración de la dominancia competitiva, facilitación de la recolonización y coexistencia entre especies de algas. (Dudgeon *et al.*, 1999; Aguilera *et al.*, 2015).
- La herbivoría puede generar cambios en el comportamiento de la presa o afectar la transformación y biodisponibilidad de nutrientes (Peacor y Werner, 2001; Chase *et al.*, 2002; Grover, 2002; Hillebrand, 2009).
- Algunos organismos herbívoros pueden influir directamente sobre el crecimiento vegetativo de los tejidos de las algas, simulando sobrecompensación (Aguilera *et al.*, 2015).

1.3 Herbivoría y modelos de regulación comunitaria tipo cascada trófica

Los modelos de regulación de las comunidades han demostrado que factores como la disponibilidad de luz o nutrientes pueden influir directamente a niveles tróficos superiores, lo cual se conoce como efecto “bottom-up” o de abajo hacia arriba o también conocido como efecto cascada trófica. Por otra parte, cuando los consumidores afectan a los niveles tróficos inferiores, este efecto se conoce como “top down” o cascada trófica de arriba hacia abajo (Menge y Sutherland, 1987;). Estudios en la zona intermareal han contribuido al conocimiento de estos efectos. Por ejemplo, Freidenburg *et al.* (2007) describieron un efecto de abajo hacia arriba, al encontrar que el incremento

de la concentración de nutrientes por la presencia de guano proveniente de las aves modifica la estructura comunitaria, a través del incremento de la biomasa de algas que a su vez influye sobre el incremento de la abundancia de moluscos y organismos epibiontes de las macroalgas. Leonard *et al.* (1999) describieron un proceso de arriba hacia abajo en el que las condiciones ambientales determinan las fuerzas hidrodinámicas, las cuales influyen sobre la disponibilidad de nutrientes, alimento y larvas en la zona intermareal. Cuando la velocidad de las corrientes es alta, disminuye el consumo por parte de los depredadores y, cuando el mismo se reduce, el efecto del consumidor es elevado, porque las fuerzas hidrodinámicas no permiten accesibilidad al recurso y especies de presas competitivas muy consumidas incrementan sus poblaciones y excluyen a otras menos aptas.

En años recientes se ha adoptado la perspectiva de integrar y reconocer relaciones de co-dependencia o correlacionadas entre los procesos “top-down” y “bottom-up”, considerando que la importancia relativa de cada uno de estos procesos y su relación es determinante para entender la variación en la estructura comunitaria (Guerra *et al.*, 2009; Fister *et al.*, 2012). Freidenburg *et al.* (2007) publicaron un trabajo en el que se evalúa la variación espacial y temporal de los procesos “top-down” y “bottom-up” sobre la abundancia de algas, considerando el efecto de los moluscos herbívoros, la colonización de macroalgas bentónicas, procesos de sucesión y condiciones oceanográficas. Ellos encontraron que la tasa de herbivoría varía en todas las escalas, lo que indica una relación compleja entre los procesos que operan en cada escala espacial. Los autores sugieren que las diferencias en la herbivoría parecen estar relacionadas con los efectos directos e indirectos de las condiciones oceanográficas, tasa de reclutamiento y abundancia de organismos filtradores (lapas y cirrípedos).

En este contexto, se destaca el papel de la herbivoría en los patrones de diversidad y abundancia en los litorales rocosos marinos. Los herbívoros en el litoral rocoso pertenecen a los grupos de los poliquetos, equinodermos, moluscos y crustáceos y juegan un papel importante al ser organismos epibiontes de las macroalgas, consumidores de algas y alimento de peces (Jernakoff y Nielsen 1997; Taylor 1998). La mayoría de los estudios sobre la estructura de la comunidad de los litorales rocosos evidencian la enorme influencia de grandes herbívoros como poliplacóforos, erizos, gasterópodos y cangrejos (Meager y Schlacher 2012). Sin embargo, el papel de los

mesoherbívoros, que incluye a los moluscos y crustáceos peracáridos de menos de 2,5 cm, es menos notable, a pesar que la densidad que estos organismos pueden alcanzar de hasta centenas por metro cuadrado. Esto posiblemente se deba a la dificultad de su identificación taxonómica y la manipulación de estos individuos (Ruesink, 2000).

CAPITULO II. IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LOS ANFÍPODOS

2.1 Características generales de los anfípodos

Entre los estudios sobre los mesoherbívoros, los crustáceos peracáridos han recibido menos atención en comparación a los gasterópodos (Jernakoff y Nielsen 1997). Esto posiblemente se deba a la enorme diversidad de este grupo, lo cual dificulta el aprendizaje para quienes se interesan en su estudio. Además, se tiene la limitación de su pequeño tamaño, la necesidad de observar estructuras diminutas y la comparación mediante microscopía, lo cual complica la identificación de las especies (Thiel e Hinojosa, 2005).

Los crustáceos marinos son el grupo más diverso en especies, de los cuales el 40% de la Clase Malacostracos pertenecen al superorden Peracarida (Anexo 1). Los crustáceos peracáridos son un grupo de organismos con una amplia diversidad de formas de vida, tamaño y tipo de alimentación (De Broyer y Jazdzewski, 1996), capaces de alimentarse de detritus, animales, macroalgas, microalgas y foraminíferos (Guerra-García *et al.*, 2014).

Los peracáridos agrupa a los órdenes: Amphipoda, Bochusacea, Lophogastrida, Mictacea, Isopoda, Pygocephalomorpha, Spelaeogriphacea, Stygiomysida, Tanaidacea, Mysida y Cumacea, los cuales presentan abundancia alta, gran riqueza de especies y distribución amplia, tanto en litorales de fondos rocosos y blandos. De este superorden, los anfípodos con 72 familias se presentan como piezas claves en las comunidades del bentos, por el papel que ocupan en el control de la biomasa y diversidad de las comunidades de macroalgas en los ecosistemas costeros. Los anfípodos pertenecen al grupo de los herbívoros más efectivos entre los invertebrados, debido a su gran resistencia a los mecanismos de defensas químicas de las algas, así como a su habilidad de alimentarse de formas alternativas (Thiel *et al.*, 2004). Estos organismos son abundantes y tienen una distribución amplia en ambientes marinos entre 0,5 y 10 m de profundidad, donde hay praderas de fanerógamas marinas, macroalgas, restos de conchas y fondos suaves (Ortiz y Lemaitre, 1994).

El cuerpo de los anfípodos se caracteriza por no tener caparazón, cuerpo arqueado y generalmente comprimido lateralmente y ojos sésiles. El cuerpo está dividido en tres regiones o tagmas: cabeza, pereion (tórax) y abdomen. En la cabeza poseen dos pares de antenas, la primera llamada anténula y la segunda antena. En el pereión poseen siete segmentos torácicos unirrámeos, cada uno con siete artejos denominados coxa, basis, isquio, mero, carpo, propodio y dactilo. Seguidamente, continúan seis segmentos abdominales divididos en dos porciones de tres segmentos; los tres pares anteriores agrupados en el pleón (o abdomen) con los apéndices natatorios llamados pleópodos; los tres pares posteriores son el urosoma con tres pares de urópodos (Figura 2) (Thiel e Hinojosa, 2005).

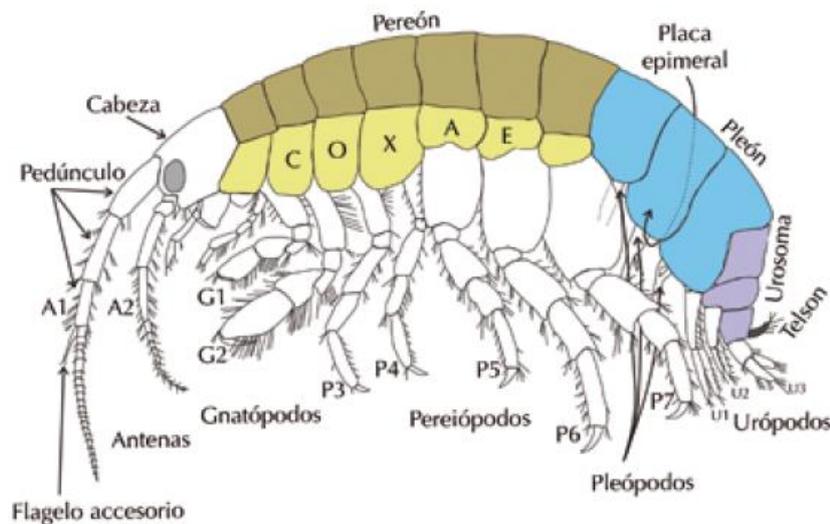


Figura 2. Representación esquemática de las diferentes partes del cuerpo de un anfípodo (Tomado de Thiel e Hinojosa, 2005)

Las primeras descripciones de los anfípodos comenzaron con Latreille (1816) al incluirlos en el grupo Malacostraca por la presencia de caparazón, luego con Barnard (1962) continuaron los trabajos de identificación en todos los continentes, reportando hasta 1991 alrededor de 5.733 especies solo de la familia Gammarida. Recientemente Ahyong *et al.* (2011) indicaron la existencia de 9.896 especies de anfípodos, incluyendo acuáticos y terrestres. En la actualidad, las publicaciones sobre anfípodos abordan

interrogantes sobre sus patrones de abundancia y diversidad, considerando factores múltiples, tales como: condiciones ambientales, la interacción con sus depredadores, la complejidad del hábitat, tolerancia fisiológica, sensibilidad a compuestos tóxicos y preferencias alimenticias. En un análisis bibliométrico que comprende los últimos 50 años, se observa que los países con mayor número de investigaciones en estas áreas son Estados Unidos de Norteamérica, Canadá, Inglaterra y Australia, y entre los países de América del Sur destacan Brasil, Argentina y Chile con más de 100 publicaciones (Figura 3).

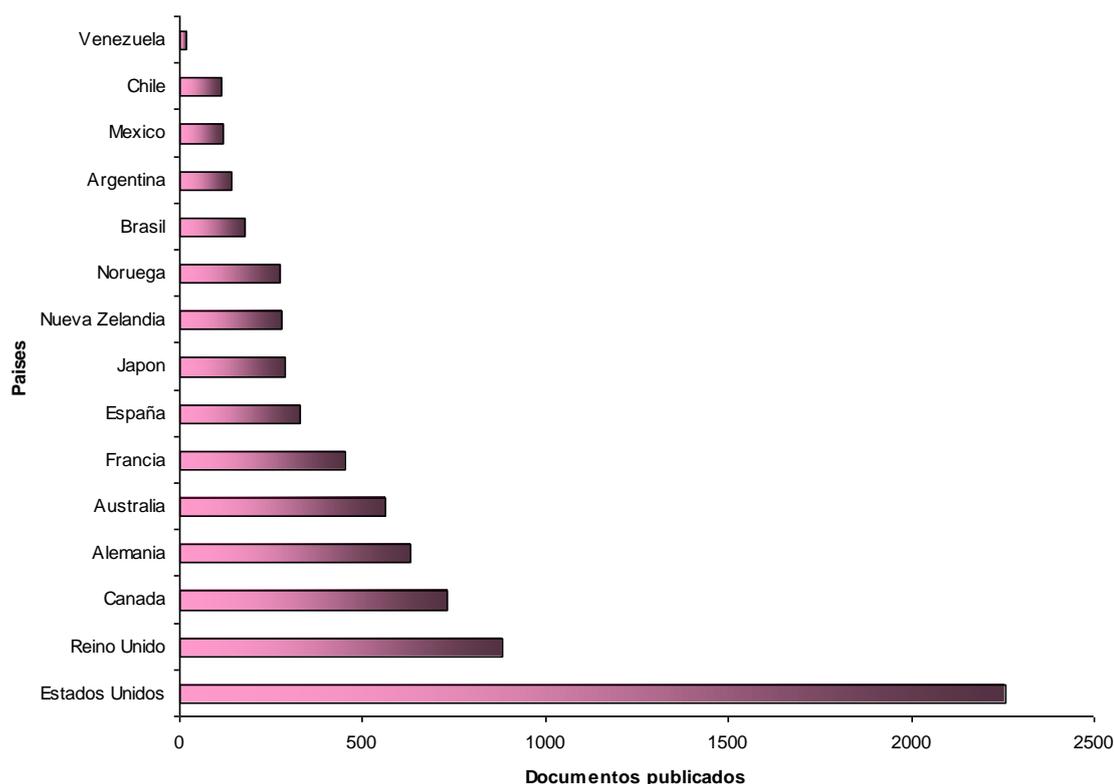


Figura 3. Número de publicaciones sobre anfípodos por países.

También existen estudios que proponen el potencial interesante de los anfípodos como recursos alimenticios en la acuicultura (Baeza, 2010). Además, los anfípodos a menudo son incluidos en los ensayos ecotoxicológicos y propuestos como buenos bioindicadores de la calidad de los hábitats marinos (Conradi et al., 1997; De-La-Ossa-Carretero et al., 2012). A pesar de la importancia de los anfípodos en los ecosistemas marinos, se conoce poco acerca de sus hábitos y comportamientos alimenticios en los ecosistemas bentónicos (Duffy y Hay, 2000; Guerra-García et al., 2014), así como de su ecología en general.

2. 2 Aspectos ecológicos de los anfípodos

Los anfípodos conforman el taxón dominante en los litorales rocosos y fondos blandos (De-La-Ossa-Carretero *et al.*, 2011) y se presentan como uno de los grupos más diversos de los crustáceos con respecto a los estilos de vida, nivel trófico y hábitat (De Broyer y Jazdzewski, 1996). Su gran abundancia, riqueza y distribución amplia sugieren que los anfípodos juegan un papel importante en la ecología de estos hábitats (Conlan, 1994) Son un vínculo importante entre la producción primaria y secundaria y niveles tróficos superiores, tales como peces, aves y mamíferos (Legeżyńska *et al.*, 2012; Conradi y Cervera, 1995; Vázquez-Luis *et al.*, 2012).

Por otra parte, los papeles tróficos y tipos funcionales de los anfípodos se han estudiado aproximadamente, en aproximadamente menos del 10% de las especies con muy pocos enfoques cuantitativos hasta el momento (Dauby *et al.*, 2001; Mancinelli y Rossi, 2002). Tradicionalmente, las preferencias de alimentación de los anfípodos se han evaluado utilizando las observaciones *in situ* y de laboratorio, experimentos de alimentación, análisis de contenido intestinal y estudios de la morfología funcional de los apéndices de alimentación (Legeżyńska *et al.*, 2012). El conocimiento de la ecología de la alimentación de los anfípodos se ha ampliado recientemente con la utilización de biomarcadores tales como lípidos, ácidos grasos e isótopos estables (Mancinelli, 2012) para estimar los niveles tróficos y de fuentes de carbono (Søreide y Nygård, 2012). Según el compendio de esta información, los anfípodos se pueden clasificar de acuerdo con su método de recolección de alimentos en:

- Filtradores: provistos de numerosos apéndices setosos, antenas y gnatópodos, adaptados para filtrar mediante la creación de una corriente de filtración.
- Herbívoros: anfípodos que raspan la superficie del sustrato para consumir la biopelícula de microorganismos (diatomeas, algas epífitas, bacterias y ciliados) o directamente el sustrato vegetal.
- Depredadores: generalmente relacionados a una alimentación sésil de presas pequeñas, larvas, copépodos, anélidos y nemátodos.
- Necrófagos: organismos de aguas profundas provistos de un sistema muy sensible para localizar cadáveres y comer carroña (Bellan-Santini, 1998).

La asignación de una especie a una de estas cuatro categorías basadas en el análisis de la dieta puede ser una tarea difícil, ya que un herbívoro también puede ingerir detrito que probablemente se une a los tejidos de macroalgas (Guerra-García *et al.*, 2014). Asimismo, especies detritívoras también pueden alimentarse accidentalmente de presas pequeñas, como copépodos. Por lo tanto, los límites entre omnívoros y las restantes categorías son a menudo difíciles de establecer con base en los porcentajes de cada elemento y criterios asumidos por diferentes autores. En general, una gran diversidad trófica parece ser una característica de las comunidades de anfípodos y uno de los factores más importantes que les confiere el éxito en su dispersión en ambientes diferentes (Legeżyńska *et al.*, 2012; Guerra-García *et al.*, 2014).

Al respecto, Guerra-García *et al.* (2014) realizaron un estudio importante en el que describieron la dieta de 149 especies distribuidas en 33 familias y 77 géneros de anfípodos de la península ibérica, incluyendo especies del Mediterráneo y Atlántico. Los resultados de los contenidos intestinales de las especies de anfípodos estudiadas incluyeron detrito, metazoos (crustáceos, poliquetos, oligoquetos e hidrozooos), macroalgas, microalgas y foraminíferos. El componente dominante fue detrito, seguido de crustáceos (principalmente copépodos), que constituyeron las presas más frecuentes en el consumo de especies carnívoras, y tejidos de macroalgas, que fueron característicos de los contenidos de anfípodos herbívoros. Sin embargo, encontraron que muchas familias incluyen especies con diferentes hábitos de alimentación, tales como los de la familia Amphilochidae, los cuales presentaron especies carnívoras, detritívoras y omnívoras.

En términos generales, Guerra-García *et al.* (2014) concluyeron que las familias que se alimentan de detrito se caracterizan por un molar inferior más fuerte, mientras que en las especies carnívoras parecen tener una tendencia hacia la reducción del molar inferior. El porcentaje de macroalgas en los contenidos digestivos se asoció en la mayoría de los casos a una reducción o pérdida del palpo mandibular. La diversidad trófica de las especies de anfípodos evaluadas por Guerra-García *et al.* (2014) indica que los anfípodos emplean diferentes recursos alimenticios dentro de sus microhábitats. Esto sugiere que cada especie juega un papel funcional como mediadores en las tramas

tróficas desde los productores primarios a los consumidores de más alto nivel en los ecosistemas marinos que habitan.

Un número limitado de estudios sugiere que la alimentación de los anfípodos como mesoherbívoros puede influir en la composición de las algas bentónicas (Duffy y Hay 2000). Uno de los primeros trabajos fue el de Brawley y Adey (1981), quienes trabajaron con mesocosmos en arrecifes de coral. En este estudio el establecimiento de algas filamentosas dio paso al dominio de macroalgas rojas después de la introducción del anfípodo *Ampithoe raymondi*. Experimentos y observaciones posteriores también demostraron cambios en el ensamble de algas marinas, lo que estuvo relacionado con el aumento de la población de invertebrados epifaunales (Kangas *et al.*, 1982; Haahtela, 1984; Tegner y Dayton, 1987). Sin embargo, Duffy y Hay (2000) presentaron resultados de un estudio diseñado para evaluar experimentalmente la importancia relativa de la herbivoría de peces omnívoros y anfípodos, así como la competencia entre las algas en la mediación del patrón característico de dominancia de algas pardas sobre sustratos duros en el norte de Carolina, Estados Unidos de Norteamérica. Ellos emplearon una matriz factorial, replicando mesocosmos al aire libre, con manipulación de la abundancia de herbivoría de peces omnívoros y anfípodos en una sucesión bentónica de cinco meses. Concluyeron que los datos apoyan el papel importante tanto de la herbivoría de anfípodos y la competencia entre algas en la supresión de la dominancia de las algas pardas, cuando los peces depredadores de anfípodos están ausentes. En el caso de la extracción de los organismos herbívoros, se encontró una segunda configuración en la comunidad donde la dominancia estuvo distribuida entre las algas verdes *Enteromorpha* sp. y *Cladophora* sp. a lo largo de los cinco meses, es decir, la dominancia de las algas pardas en el sistema estudiado parece estar facilitado por un mecanismo semejante al modelo de cascada trófica “top-down”, en el que los peces depredadores suprimen la densidad o la actividad de anfípodos en la herbivoría, y esto a su vez permite que las algas pardas se desarrollen (Carpenter *et al.*, 1985). Es importante destacar que durante el experimento, se evidenció que este efecto se debe casi en su totalidad al consumo por parte del anfípodo *Ampithoe longimana*, lo que develó su preferencia alimenticia de éste por algas pardas como *Sargassum* sp.

Existen varios estudios en los cuales se evalúan diferentes especies de mesoherbívoros que presentan diferencias en las preferencias alimenticias, lo que puede tener

consecuencias en la organización de la comunidad y especialmente en las macroalgas (Duffy 1990). Sin embargo, es poco lo conocido sobre la alimentación y nutrición de los anfípodos (Cruz-Rivera, Hay 2000). En el anexo 2 se presenta una lista de 17 estudios que indican las preferencias alimenticias de varias especies de anfípodos, observándose una preferencia de herbivoría por algas pardas en la mayoría de las investigaciones. Algunos autores establecen que la calidad nutricional, palatabilidad y defensas químicas de las macroalgas son características importantes en la determinación de la selección del alimento y juegan un papel importante en la sobrevivencia, crecimiento y reproducción de los anfípodos (Cruz y Hay, 2003; Taylor *et al.*, 2003; Macaya *et al.*, 2005; Duarte *et al.*, 2011; McCarty y Sotka, 2013)

Uno de los factores estudiados que configuran la comunidad de anfípodos epibiontes es la estructura del hábitat. En litorales rocosos, las macroalgas pueden servir de hábitat tridimensional y fuente de alimento, como se ha mencionado anteriormente, diferentes especies de macroalgas dan soporte a diferentes ensamblajes comunitarios (Schreirder *et al.*, 2003; Jacobi y Langevin 1996; Guerra-García 2012). Cacabelos *et al.* (2010) evaluaron el efecto de la estructura del hábitat en el ensamblaje de especies de peracáridos con empleo de las macroalgas *Sargassum muticum* y *Laminaria ochroleuca*, así como algas artificiales de polipropileno que imitaban la disposición simple de *L. ochroleuca* y la complejidad estructural de *S. muticum*. Las dos conformaciones fueron colocadas con 4 réplicas en el litoral rocoso durante 34 días. Posteriormente, su fauna asociada fue analizada, al igual que a las unidades de macroalgas naturales. Estos autores presentaron resultados que soportan parcialmente la hipótesis planteada, ya que encuentran diferencias significativas en la densidad de los crustáceos peracáridos entre las dos macroalgas artificiales, pero no en las algas naturales. En estas últimas, encontraron diferencias en el ensamblaje comunitario. pero sin ninguna relación con la complejidad estructural del alga. Por otro lado, Jacobi y Langevin (1996) evaluaron la importancia de las características geométricas del sustrato en la tasa de colonización o asentamiento de los organismos bentónicos, especialmente de la epifauna móvil constituida mayoritariamente por crustáceos peracáridos. Para cuantificar las diferencias en la geometría del sustrato, se calcularon 5 características arquitectónicas; 2 estructurales (área total y cantidad de láminas o pliegues) y tres espaciales (área de intersección, volumen total e intersticial). Emplearon 6 tipos de sustratos artificiales de plástico con dos formas geométricas: cónicas y cilíndricas. La prueba se realizó en el

litoral rocoso de la estación biológica CEBIMar de la Universidad de Sao Paulo, Brasil. La tasa de colonización y densidad de organismos se evaluaron durante series de tiempo cortas de 12 semanas durante 4 años. Los autores determinaron que el sustrato laminar fue la característica geométrica que más influyó en la composición epifaunal y densidad. Este tipo de sustrato se correlacionó con densidades elevadas de la epifauna y una tasa de colonización inicial alta. Dicha correlación fue especialmente marcada para las especies de anfípodos.

2.3 Anfípodos como bioindicadores de contaminación por metales

Los anfípodos también son utilizados como bioindicadores de contaminación en ambientes estuarinos, dulceacuícolas y marinos debido a sus características únicas, ya que son ecológicamente importantes, abundantes, fáciles de coleccionar y manipular en el laboratorio, se encuentran en diferentes hábitats, poseen diversas estrategias de alimentación y presentan la particularidad requerida para un buen bioindicador, en mostrar variaciones en el “fitness” fisiológico por alteraciones en el ecosistema (Schreider *et al.*, 2003; Wallace y Estephan, 2004; King *et al.*, 2006; Pelletier *et al.*, 2010; Bundschuh *et al.*, 2011).

Diversos protocolos se han establecido en Estados Unidos de Norteamérica, Australia, Nueva Zelanda y Europa para emplear a los anfípodos como bioindicadores de los impactos de contaminantes en ecosistemas acuáticos (ASTM, 1990; ASTM, 1992; Wallace, 2004; Costa *et al.*, 2005). En Europa se desarrolló un protocolo para el anfípodo *Corophium volutator*; un método estándar para evaluar la toxicidad aguda en sedimentos marinos (Costa *et al.*, 2005). Así mismo, en Norteamérica se emplean métodos para evaluar la toxicidad aguda con los anfípodos *Leptocheirus plumulosus*, *Ampelisca abdita* y *Hyaella azteca* (ASTM, 1992, 2005, 2008; EPA, 2001). Sin embargo, las pruebas crónicas se han desarrollado muy poco, a excepción de Norteamérica, donde existe un protocolo para evaluar la toxicidad a este nivel en sedimentos (Costa *et al.*, 2005).

Los anfípodos también han sido empleados como marcadores biológicos específicos de las actividades enzimáticas o reacciones bioquímicas, tales como: la actividad acetilcolinesterasa (Olsen *et al.*, 2008; Benoît *et al.*, 2009), glutatión-S-transferasa y

glutación peroxidasa; la activación de la proteína HSP70 (Werner *et al.*, 1998); destoxicación por metalotioninas (Mouneyrac *et al.*, 2002; Wallace y Luoma 2003; Geffard *et al.*, 2010) y por lisosomas (Amiard, 2006).

Es importante destacar que los anfípodos que pertenecen al bentos marino son un punto focal en las evaluaciones de contaminación y programas de monitoreo, por su capacidad para señalar cambios a mediano y largo plazo y por su sensibilidad para detectar y reflejar entradas de fuentes difusas de contaminación o de materia orgánica (Neupart *et al.*, 2005). También son empleados en conjunto con los poliquetos en índices para medir la calidad de las aguas en ambiente marinos: índice del estado del medio ambiente estuarino del golfo de México, Macrobenthic Index of Sheltered Systems, índice BOPA por sus siglas en Inglés “Benthic Opportunistic Polychaetes Amphipods” y BO2A “Benthic Opportunistic Annelids Amphipods” (Dauvin *et al.*, 2016).

Los anfípodos como organismos epibentónicos dominantes tienen importancia ecológica y poseen un papel clave en el ciclaje de nutrientes dentro de las comunidades. Por lo tanto, estos crustáceos pueden influir en la transferencia de contaminantes a lo largo de las cadenas alimenticias (Bat *et al.*, 1998; Kahle y Zauke, 2003; Marsdena y Rainbow, 2004; Seebaugh *et al.*, 2005; Rainbow, 2007).

La asimilación de metales presentes en la dieta o su absorción por exposición pueden tener consecuencias toxicológicas importantes a largo plazo para poblaciones de invertebrados acuáticos (Correia *et al.*, 2004; Yoo *et al.*, 2004; Kramer *et al.*, 2006; Geffard *et al.*, 2007). Se ha reportado que una de las rutas de captación de metales en los anfípodos es a través de la ingesta, por lo que la ingesta de sedimentos y alimentos contaminados ha sido la principal vía de bioacumulación de metales pesados durante la exposición crónica, pero la importancia relativa de cada ruta de absorción en membranas celulares epiteliales, intestinos y branquias difiere entre especies (Figura 4) (Timofeyev *et al.*, 2008).

Rutas de absorción

Alimento — Intestinos

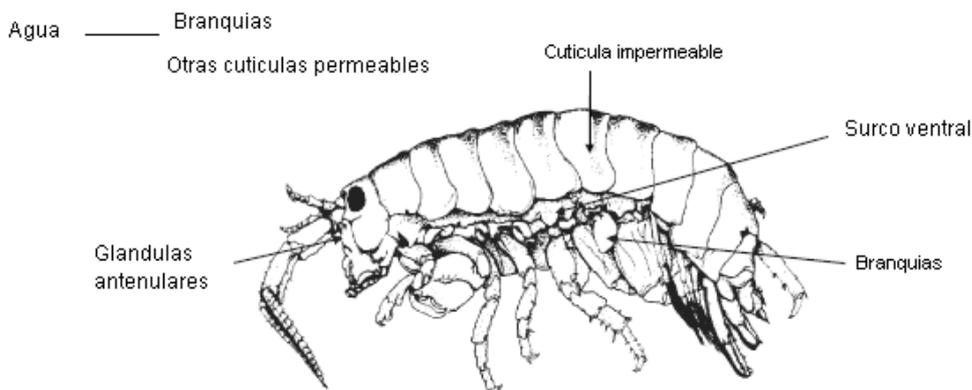


Figura 4. Diagrama de anfípodo mostrando rutas potenciales de absorción de metales (modificado de Marsden y Rainbow, 2004).

Los impactos de la contaminación por metales en el ambiente tienen una variedad de efectos sobre los anfípodos, que incluyen el aumento o disminución de la locomoción, elevación de las corrientes respiratorias, disminución en el consumo de oxígeno, reducción de la tasa de alimentación y crecimiento, descenso significativo en la osmolalidad, y finalmente la muerte (Brooks y Lloyd, 2003; Gagne *et al.*, 2005; Geffard *et al.*, 2007; Felten *et al.*, 2008; Issartel *et al.*, 2010; Timofeyev *et al.*, 2008; Geffard *et al.*, 2010).

La supervivencia de los anfípodos expuestos a los contaminantes depende de muchos factores internos y externos, incluyendo la concentración de contaminante, tiempo de exposición, temperatura, composición de los sedimentos y el tamaño o madurez de la especie estudiada. Cuando los anfípodos se exponen a concentraciones crecientes de metales pesados disueltos, la supervivencia, el crecimiento y la tasa de fecundidad disminuyen al aumentar las concentraciones del metal en el medio (Marsden, 2002; Mayin *et al.*, 2006; Costa *et al.*, 2008; Maazouzi *et al.*, 2008; Pastorinho, 2009). La exposición a contaminantes puede provocar respuestas que requieren energía como la defensa contra las toxinas y reparación de los daños causados por las mismas, reduciendo la cantidad de energía disponible para la reproducción y en consecuencia disminución de la población (Mayin *et al.*, 2006).

A partir de la gran cantidad de estudios publicados, se observa que se ha realizado un gran esfuerzo en investigar los efectos de los metales en los anfípodos (Zaukea *et al.*, 2003; Borgman *et al.*, 2004). Sin embargo, la rutina de evaluar la bioacumulación en todo el cuerpo, en lugar de tener en cuenta la distribución diferencial de los metales en los órganos diana o la cantidad de metal incrustado en el exoesqueleto y revestimiento, se puede dar lugar a conclusiones erróneas acerca de la dosis y relaciones de respuesta. Además, sólo un número limitado de estudios han diferenciado los efectos de los contaminantes sobre las diferentes etapas de la historia de vida (embriones, recién nacidos y juveniles) (Manyin, 2002; Pastorinho *et al.*, 2009).

Los datos sobre las variaciones introducidas por el género en la bioacumulación de metales son todavía fragmentarios. Por lo tanto, para la mayoría de los estudios con una sola etapa de la historia de vida (generalmente adultos), se emplean todos los organismos sin separación de sexo (masculinos y femeninos). Por esto se observa la necesidad del estudio de las diferencias relacionadas con la bioacumulación de metales por género. Por otra parte, son escasos los estudios que evalúan el efecto del estado nutricional del organismo antes de la prueba de exposición al metal, a pesar de que esta situación puede dar lugar a errores en la interpretación de los resultados en evaluaciones de biomagnificación y extrapolación ecodinámicas (Pastorinho *et al.* 2009). Desde el punto de vista ecológico, no tomar estos factores en cuenta puede dar lugar a datos parciales o interpretaciones erróneas. Esto puede tener consecuencias ecológicas importantes en los cálculos de evaluación de riesgos ambientales.

Más allá de los efectos directos del metal sobre un anfípodo específico se encuentran las consecuencias de la bioacumulación de metales en todos los niveles de la trama, problema que puede trascender al ecosistema. (Seebaugh *et al.* 2005). Por eso, es importante la evaluación de los efectos intraespecíficos de la bioacumulación de metales en los organismos que forman parte importante de los eslabones iniciales de la trama trófica en ambientes marinos, para luego correlacionarlos con los efectos de bioacumulación interespecíficos de toda una comunidad.

Para mejorar el uso de los bioindicadores en un gran número de situaciones es de gran interés el desarrollo de esta herramienta en los diferentes taxones. Un enfoque eficiente de monitoreo en una zona determinada se realiza con empleo de múltiples especies

identificadas, como bioindicadores potenciales, colocando a disposición una gran cantidad de indicadores con diferente sensibilidad fisiológica al estrés o la contaminación. Es importante que se tome en cuenta el desarrollo de los indicadores en todos los grupos funcionales de una comunidad y el compartimiento donde se encuentra expuesto, tal como la columna de agua, el sedimento o de su interfaz (Guerlet *et al.*, 2008).

En la actualidad, Venezuela se encuentra realizando grandes esfuerzos por iniciar la explotación de hidrocarburos costa afuera, lo que intensificará las operaciones que impactan los ecosistemas marinos por el uso constante de un número mayor de embarcaciones, rutas marítimas y muelles. Asimismo, esto generará una gran cantidad de desechos contaminantes impregnados con metales pesados, ripios de perforación e hidrocarburos, los cuales pueden ser liberados al ambiente de forma accidental, ocasionando impactos negativos sobre los organismos marinos. Por esto se hace necesaria la identificación de biomarcadores y/o bioindicadores adecuados para evaluar los efectos de dichos contaminantes en los organismos de ecosistemas marinos, que pueden participar fácilmente en programas de monitorización de largo plazo. Por esta razón, se hace pertinente la consideración del estudio de los anfípodos marinos del litoral rocoso como una herramienta para la evaluación de posibles impactos ambientales en Venezuela ya que son un grupo importante dentro de la composición faunística y con una excelente representación en las costas venezolanas (Martín y Díaz 1995; Estudio de línea base Mariscal Sucre).

Las investigaciones sobre los anfípodos en Venezuela comenzaron con Stephensen (1947), y seguidamente en campañas discretas por el Caribe, de especialistas extranjeros que abordaron varios puntos de las costas de Venezuela, colaborando con la descripción de especies autóctonas (Ruffo, 1950, 1954; Barnard, 1954; Van Lieshout, 1983; Stoner y Lewis, 1985; Barnard y Thomas, 1987). Galán (1985) realizó una de las primeras investigaciones exhaustivas a nivel taxonómico de este grupo y desde entonces se han encontrados varias publicaciones con énfasis particular en los anfípodos de la costa centro-occidental del país (Martín *et al.* 2002; Martín y Díaz 2003; Huck *et al.*, 2007). En las últimas dos décadas los investigadores Martín y Díaz realizaron varios trabajos taxonómicos y aportes sobre algunos aspectos ecológicos del grupo (Ortiz *et al.*, 2000; Díaz y Martín, 2000; Martín, 2001; Martín, 2002; Martín y Díaz, 2003; Martín *et al.*,

2002). Así mismo, se han realizado numerosas publicaciones sobre la dinámica poblacional y biología de *Talorchestia margaritae* (Huck *et al.* 2007; Sánchez, 1985; Blanco, 1980; López *et al.* 2010), pero todavía existen muchos vacíos de información sobre las especies. Se requiere intensificar los esfuerzos de búsqueda en numerosas zonas no exploradas, ya que para el Caribe se han identificado 535 especies de anfípodos identificadas y para Venezuela solo se han reportado 206 especies (Martín *et al.*, 2013).

Los anfípodos constituyen uno de los grupos zoológicos más ignorado en los estudios de los ecosistemas marinos venezolanos. Es necesario aumentar los esfuerzos de investigación sobre la biología y ecología de los crustáceos anfípodos y contribuir al conocimiento del grupo, dada la diversidad de éstos en los ecosistemas marinos costeros tropicales y su importancia ecológica (Martín *et al.* 2002; Martín y Díaz 2002, 2003; Martín *et al.* 2000; Díaz y Martín 2001). Asimismo, la información ecológica de una especie es esencial para el diseño de estrategias de manejo, protección y conservación adecuados.

CAPITULO III. LINEAMIENTOS DE LA INVESTIGACIÓN ENMARCADA EN EL PROYECTO DE LA TESIS DOCTORAL

Las macroalgas marinas son el principal productor primario de los litorales rocosos y se consideran pilares de la comunidad, porque controlan la disponibilidad de recursos a otras especies y añaden complejidad espacial al sustrato, lo que incrementan la riqueza y diversidad al compararlos con sustratos consolidados sin vegetación. Otra propiedad importante de las macroalgas en los litorales rocoso radica en su papel como fuente de energía al ecosistema a través de los organismos herbívoros. Esta interacción entre macroalgas y los herbívoros presenta efectos considerables dentro de la propia estructura comunitaria de las macroalgas pudiendo influir en la productividad, riqueza, estructura comunitaria, reducción dramática de biomasa y alteración de patrones de distribución.

La mayoría de los estudios sobre la estructura de la comunidad de los litorales rocosos evidencian la enorme influencia de grandes herbívoros, sin embargo, el papel de los mesoherbívoros, es menos notable, a pesar de su alta densidad que puede alcanzar de hasta centenas por metro cuadrado. Esto posiblemente se deba a la dificultad de su identificación taxonómica y la manipulación de estos individuos. Los anfípodos presentan abundancia alta, gran riqueza de especies y distribución amplia, tanto en litorales de fondos rocosos y blandos. Este grupo se presentan como piezas claves en las comunidades del bentos, por el papel que ocupan en el control de la biomasa y diversidad de macroalgas en los ecosistemas costeros, así como su papel como un eslabón importante en la trama trófica.

Estos organismos son abundantes, tienen una distribución amplia en ambientes marinos, se reproducen rápidamente y presentan una sensibilidad intermedia a perturbaciones antropogénicas por lo que a menudo son incluidos en los ensayos ecotoxicológicos y propuestos como buenos bioindicadores de la calidad de los hábitats marinos. Actualmente, los anfípodos constituyen uno de los grupos zoológicos más ignorado en los estudios de los ecosistemas marinos venezolanos. Es necesario aumentar los esfuerzos de investigación sobre la biología y ecología de los crustáceos anfípodos y

contribuir al conocimiento del grupo, dada la diversidad de éstos en los ecosistemas marinos costeros tropicales y su importancia ecológica.

En conclusión, la importancia ecológica de la comunidad de anfípodos se puede resumir con los siguientes aspectos:

- (1) estructuran la comunidad de los litorales rocosos por el papel que ocupan en el control de la biomasa y diversidad de macroalgas en los ecosistemas costeros,
- (2) son un eslabón importante en la trama trófica por lograr la conexión entre los productores primarios y secundarios,
- (3) constituyen piezas clave en el intercambio energético como recurso de numerosos depredadores, tales como peces, aves y mamíferos,
- (4) contribuyen en el ciclaje de nutrientes,
- (5) tienen una distribución amplia y son abundantes en ambientes marinos y
- (6) son ampliamente empleados como bioindicadores de contaminación.

Debido al importante función de la comunidad de anfípodos surge la propuesta de evaluar la estructura poblacional y asociaciones ecológicas del anfípodo *Hyale pygmaea* (Ruffo 1950) presente en las comunidades de macroalgas del litoral rocoso del estado Miranda.

En los trabajos sobre la distribución de los anfípodos en Venezuela, se reportan una abundancia y frecuencia de aparición elevadas de la especie *Hyale pygmaea*. Esta especie asociada a macroalgas solo está registrada para Venezuela y a pesar de los diversos estudios respecto a la distribución geográfica de *Hyale pygmaea*, no se encuentra mucha información sobre sus aspectos ecológico.

En esta propuesta, tomaremos en cuenta todo lo antes expuesto sobre las teorías ecológicas aplicadas a litorales rocosos, las que tienen incidencia sobre la organización, diversidad y abundancia en la comunidad de anfípodos en litorales rocosos, así como también la importancia de las macroalgas como fuente de alimento y refugio de la comunidad de invertebrados en los litorales rocosos.

Para cumplir con este propósito, nos planteamos como objetivos específicos los siguientes apartes:

1. Determinar los parámetros poblacionales (estructura de tallas, proporción de sexos, estadio reproductivo, etapa del ciclo de vida) de las especies de anfípodos encontradas en comunidades de litoral rocoso del Edo. Miranda, con énfasis especial en la especie *Hyale pygmaea*.
2. Evaluar la distribución espacial del anfípodo *Hyale pygmaea* asociado a macroalgas del litoral rocoso en 4 ecoregiones de Venezuela.
3. Conocer la composición y estimar la abundancia y frecuencia relativas de la comunidad de las macroalgas del litoral rocoso.
4. Conocer la composición y estimar la abundancia de la comunidad de epibiontes presentes en las macroalgas del litoral rocoso.
5. Analizar las variables fisicoquímicas que inciden en la dinámica de las comunidades de invertebrados y macroalgas del litoral rocoso del estado Miranda.
6. Evaluar las asociaciones de *Hyale pygmaea* con la comunidad de epibiontes, las macroalgas del litoral rocoso y su relación con las variables fisicoquímicas.
7. Evaluar la factibilidad del empleo de *Hyale pygmaea* como bioindicador de contaminación acuática.

El presente estudio se llevará a cabo en dos (2) localidades del municipio Brión del estado Miranda. Las localidades seleccionadas para el estudio fueron playa Caimán y playa Caracolito, por su plataforma rocosa extensa y abundancia de macroalgas (Figura 5).

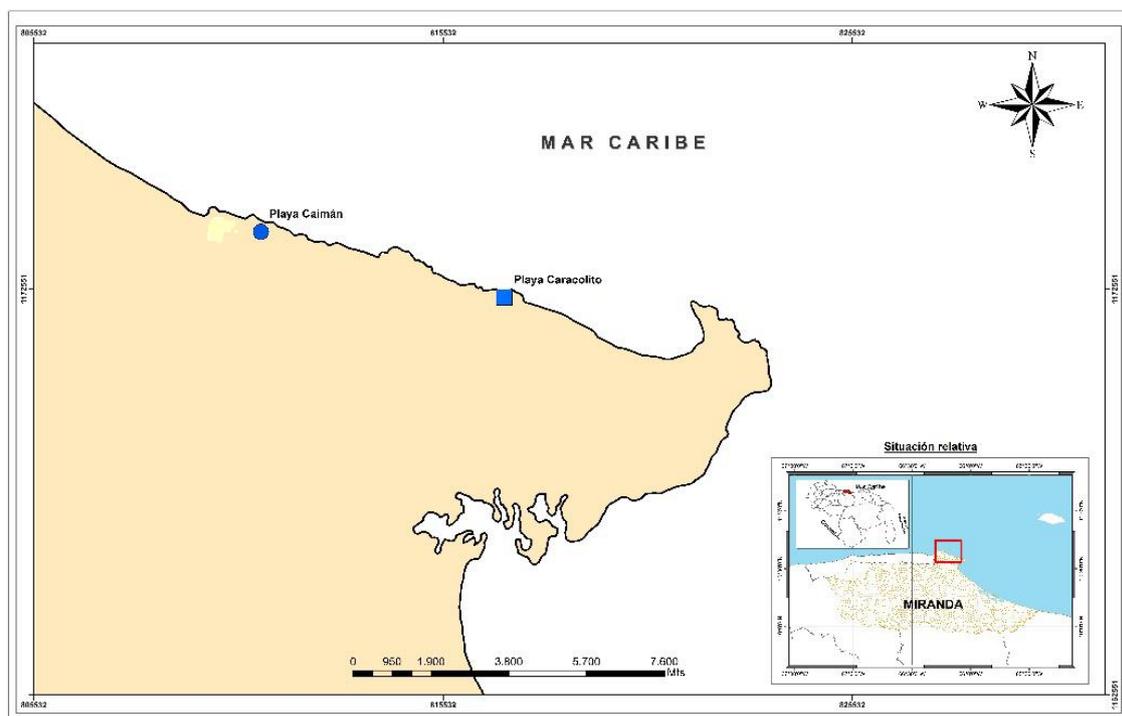


Figura 5. Ubicación geográfica del área de estudio, Edo. Miranda, Venezuela.

3.1 Metodología general

Para este proyecto se emplearán muestras recolectadas mensualmente en la zona intermareal, entre junio de 2014 y junio de 2015. Se tomaron muestras en 6 puntos de cada playa, utilizando cuadratas de 2.500 cm² dividida en cuadrantes de 100 cm². En los puntos seleccionados se tomaron 4 cuadrantes, donde se observaba la mayor cobertura de las algas para obtener un total de área muestreada de 400 cm². Las macroalgas y organismos epibiontes fueron extraídos manualmente con bolsas plásticas y posteriormente colocadas en envases con agua de mar, para separar los invertebrados de las macroalgas. Para realizar la separación de los organismos epibiontes del alga, se colocaron unos pocos mililitros de etanol en el envase de agua de mar (Barnard, 1976). Seguidamente, los organismos fueron vertidos en un tamiz de luz de 0,50 mm para su recolección final. La preservación se realizó con etanol al 70% v/v en agua de mar. Los organismos encontrados serán identificados con ayuda de microscopios estereoscópicos Leica DMIL con un objetivo entre 1.0x/0.125 y aumento de 0.8x – 8x.. Cada organismo se identificará hasta el nivel taxonómico inferior posible, por medio de claves taxonómicas, ilustraciones y fotografías (Thomas, 2003; Littler y Littler, 2000).

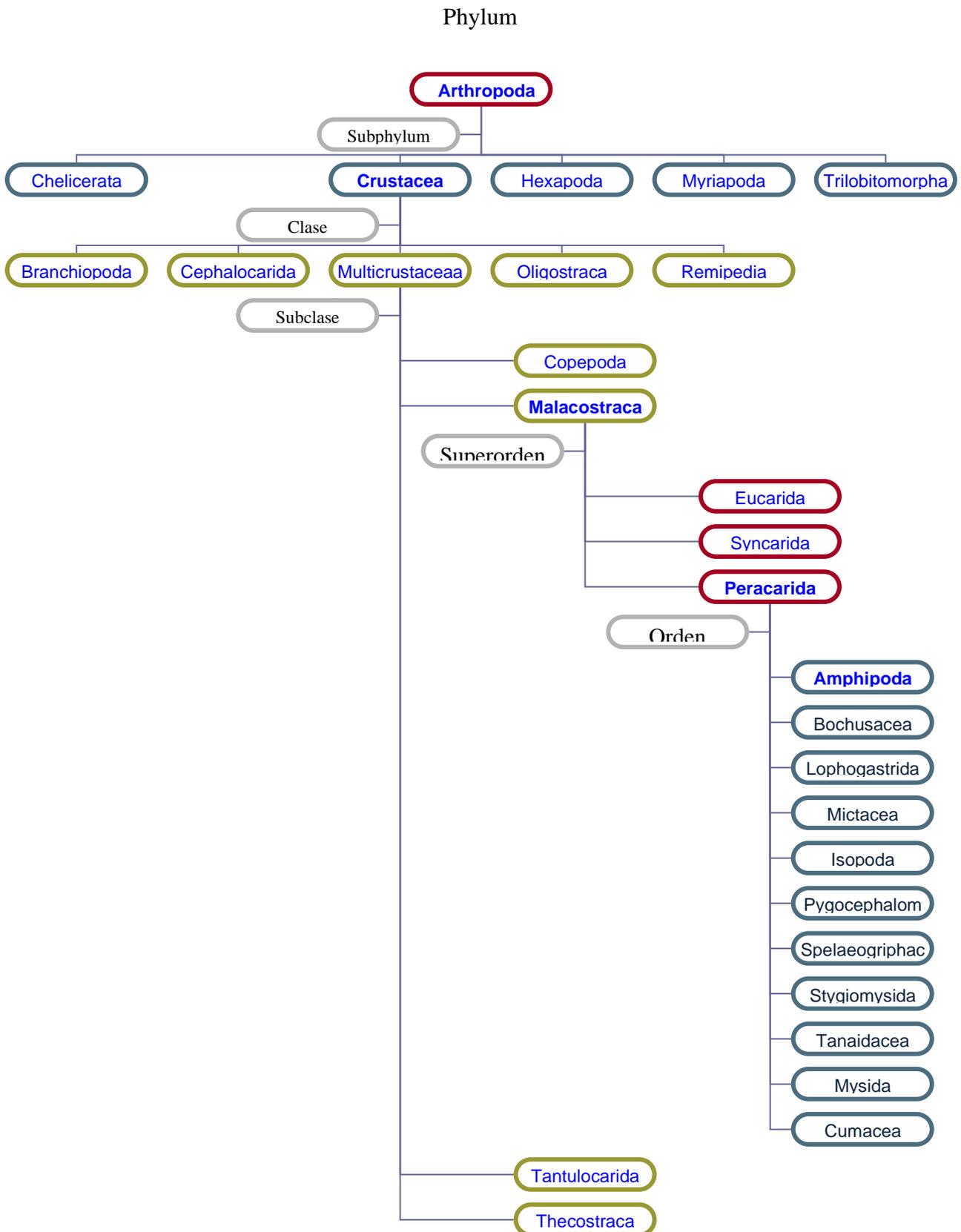
3.2 Viabilidad del Proyecto

La identificación de los componentes biológicos se realizará en los laboratorios de Ecotoxicología y Micropaleontología de PDVSA Intevep, Laboratorios de Plantas no Vasculares de la Fundación Instituto Botánico de Venezuela “Dr. Tobías Lasser” de la Universidad Central de Venezuela y el Laboratorio de Ecosistemas Marinos Costeros (LEMAC) del Instituto de Zoología y Ecología Tropical (IZET), Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela. Para la identificación de los organismos se consultará con especialistas a adecuados a cada grupo taxonómico de diversas organizaciones nacionales o internacionales según la necesidad. Los análisis de las variables fisicoquímicas se realizarán con equipos de los laboratorios de Ecotoxicología y Química Ambiental de PDVSA Intevep.

Este estudio cuenta con la tutoría de la Doctora Estrella Villamizar, profesora de la Universidad Central de Venezuela y la Doctora Mayra García, investigadora del Instituto Jardín Botánico de Caracas “Tobías Láser”. Asimismo, es financiado por PDVSA Intevep mediante el proyecto ATE Comercio y Distribución Venezuela, el cual tiene entre sus actividades el estudio de variables ambientales de la zona marina y costera adyacente a la Planta de Distribución Carenero, en la cual ocurren intoxicaciones masivas, producto del sobrecrecimiento de las poblaciones de las microalgas *Ostreopsis siamensis* y *Eutreptiella gymnastica* en ciertos meses del año.

ANEXOS

Anexo 1. Clasificación taxonómica de los crustáceos según la base de datos WoRMS Editorial Board (2016).



Anexo 2. Preferencias alimentarias de algunas especies de anfípodos.

Especie de anfípodo	Algas evaluadas	Preferencia	Autor(es)
<i>Amphitoe longimata</i>	<i>Dictyota menstrualis</i> , <i>Dictyota ciliolate</i> <i>Fucus. distichus</i> <i>Chondrus. crispus</i> <i>Padina gymnospora</i> <i>Caulerpa sertularioides</i> <i>Acanthophora sp</i> <i>Ectocarpus sp</i> <i>Gracilaria sp</i> <i>Hincksia sp</i> <i>Feldmannia spp.</i>	<i>Dictyota menstrualis</i> <i>D. ciliolate</i> <i>F. distichus</i> <i>C., crispus</i> <i>P. gymnospora</i>	McCarty y Sotka (2013)
<i>Orchestoidea tuberculata</i>	<i>Durvillaea antártica</i> filóides y talo	<i>Durvillaea antártica</i> filoides	Duarte et al. (2011)
<i>Amphitoe longimata</i>	Algas costeras y submareales <i>Dictyota menstrualis</i> , <i>Spatoglossum schroeder</i> <i>Sargassum filipéndula</i>	<i>Dictyota menstrualis</i> costera	Taylor et al. (2003)
<i>Peramphitoe parmerong</i>	<i>Sargassum vestitum</i> <i>Colpomenia peregrin</i> <i>Dictyopteris acrostichoide</i> <i>Dictyota dichotoma</i> <i>Sargassum linearifolium</i>	<i>Colpomenia peregrina</i>	Poore y Steinberg (1999)
<i>Hyale nigra</i>	<i>Sargassum filipéndula</i> <i>Cymosum sp.</i> <i>Stylidium stenophyllum</i> <i>Dictyopteris delicatula</i> <i>Dictyota cervicornis</i> <i>Hypnea musciformis</i>	<i>Hypnea musciformis</i>	Buza y Pereira (2014)

Anexo 2. Continuación. Preferencias alimenticias de algunas especies de anfípodos

<i>Ampithoe ramondi</i> <i>Cymadusa filosa</i> <i>Sunampithoe pelagica</i>	<i>Sargassum filipéndula</i> <i>Sargassum cymosum</i> <i>Sargassum stenophyllum</i> <i>Dictyopteris delicatula</i> <i>Dictyota cervicornis</i> <i>Hypnea musciformis</i>	<i>Sargassum filipéndula</i> <i>Sargassum cymosum</i> <i>Sargassum stenophyllum</i>	Buza y Pereira (2014)
<i>Hyale macrodactyla</i> , <i>Elamophus pectinicum</i> <i>Ampithoe spp.</i>	<i>Dictiopteris delicatula</i> <i>Dictyota dichotoma</i> <i>Sargassum hystrix</i>	<i>Dictiopteris delicatula</i> <i>Dictyota dichotoma</i>	Hay et al. (1988)
<i>Gammarus oceanicus</i>	<i>Enteromorpha intestinalis</i> <i>Cladophora spp</i> <i>Fucus vesiculosus</i>	<i>Cladophora spp.</i>	Goecker y Kall (2003)
<i>Peramphithoe tea</i>	<i>Egrecia menziessii</i> <i>Alaria marginata</i> <i>Hedophyllum sp.</i> <i>Osmundea sp.</i> <i>Cryptosiphonia sp.</i> <i>Ulva sp.</i>	<i>Egrecia menziessii</i> <i>Alaria marginata</i>	Sotka (2007)
<i>Gammarus mucronatus</i> <i>Elasmopus levis</i> <i>Ampithoe longimana</i>	<i>Enteromorpha intestinalis</i> <i>Ulva sp.</i> <i>Hypnea musciformis</i> <i>Gracilaria tikvahiae</i>	<i>Enteromorpha intestinalis</i>	Cruz-Rivera y Hay (2003)
<i>Ampithoe longimana</i>	<i>Enteromorfa sp.</i> <i>Sargassum filipéndula</i> <i>Ulva sp</i> <i>Hypnea musciformis</i> , <i>Dyctiota spp.</i> <i>Padina gymnospora</i>	<i>S. filipendula</i>	Duffy (1990)
<i>A. marcuzzii</i>	<i>Enteromorpha flexuosa</i> , <i>Polysiphonia sp.</i> <i>Ectocarpus siliculosus</i> <i>Sargassum filipendula</i>	<i>S. filipendula</i>	Cruz- Rivera y Hay (2000)
<i>C. compta</i>	<i>Enteromorpha flexuosa</i> <i>Polysiphonia sp.</i> <i>Ectocarpus siliculosus</i> <i>Sargassum filipéndula</i> <i>Fucus vesiculosus</i>	<i>Ectocarpus siliculosus</i>	Cruz- Rivera y Hay (2000)

Anexo 2. Continuación Preferencias alimenticias de algunas especies de anfípodos

<i>Amphitoe valida</i>	<i>Enteromorpha flexuosa</i> <i>Polysiphonia sp</i> <i>Ectocarpus siliculosus</i> <i>Sargassum filipendula</i> <i>Fucus vesiculosus</i>	<i>Fucus vesiculosus</i>	Cruz- Rivera y Hay (2000)
<i>G. mucronatus</i>	<i>Enteromorpha flexuosa</i> <i>Polysiphonia sp.</i> <i>Ectocarpus siliculosus</i> <i>Sargassum filipendula</i> <i>Fucus vesiculosus</i>	<i>Ectocarpus siliculosus</i>	Cruz- Rivera y Hay (2000)
<i>Orchestoidea tuberculata</i>	<i>Durvillaea antarctica</i> , <i>Macrocystis pyrifera</i> <i>Lessonia nigrescens</i>	<i>Lessonia nigrescens</i> para juveniles <i>Durvillaea Antarctica</i> para los adultos	Duarte et al. (2008)
<i>Gondogenia antarctica</i>	<i>Palmaria decipiens</i> <i>Ascosria mirabilis</i>	<i>Palmaria decipiens</i> no lesionada	Mc Doweell et al. (2016)
<i>Hyale spp.</i>	<i>Odonthalia sp.</i> <i>Isthmia sp.</i>	<i>Isthmia sp.</i>	Ruesink (2000)
<i>Hyale perieri</i>	<i>Fucus spiralis</i> Detrito	<i>Fucus spiralis</i>	Torrecilla y Guerra-García (2012)
<i>Echinogammarus marinus</i>	<i>Fucus vesiculosus</i> <i>Ulva intestinalis</i>	<i>Fucus vesiculosus</i>	Martins y Constantino (2013)
<i>Gammarellus homari</i>	<i>Palmaria palmata</i> <i>Acrosiphonia sp</i> <i>Alaria esculenta</i> <i>Laminaria digitata</i> <i>Dendroaspis. viridis</i> <i>Chaetomorpha melagonium</i> <i>Odonthalia dentata</i> <i>Dictyosiphon foeniculaceus</i> <i>D. ramentacea</i>	<i>P. palmata</i> <i>Acrosiphonia sp</i> <i>Devaleraea ramentacea</i>	Wessels et al. (2006)

REFERENCIAS CITADAS

- Aguilera MA, Valdivia N, Broitman BR (2015) Herbivore-Alga Interaction Strength Influences Spatial Heterogeneity in a Kelp-Dominated Intertidal Community. *PLoS ONE* 10(9): e0137287. doi: 10.1371/journal.pone.0137287
- Ahyong, S., Lowry, M., Alonso, R. , Bamber, G., Boxshall, P., Castro, S., Gerken, G., Karaman, J., Goy, D., Jones, K. ,Meland, D., Rogers & Svavarsson, J.(2011) Subphylum Crustacea Brünnich, 1772 In: Zhang, Z.Q. (ed.), *Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa* 3148: 165-191
- Altieri, A., Trussell, G., Ewanchuk, P., Bernatchez, G., Bracken, M. (2009) Consumers Control Diversity and Functioning of a Natural Marine Ecosystem. *PLoS ONE* 4(4): e5291. doi: 10.1371/journal.pone.0005291
- Amiard, C., Amiard-Triquet, S., Barka, J., Pellerin, P.S., Rainbow. (2006). Metallothioneins in aquatic invertebrates: Their role in metal detoxification and their use as biomarkers. *Aquatic Toxicology* 76 :160–202
- Amiard, J. C., Geffard, A., Amiard-Triquet, C., & Crouzet, C. (2007). Relationship between the lability of sediment-bound metals (Cd, Cu, Zn) and their bioaccumulation in benthic invertebrates. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 72(3), 511-521.
- Araujo, R., Arenas, F., Åberg, P., Sousa-Pinto, I., & Serrão, E. A. (2012). The role of disturbance in differential regulation of co-occurring brown algae species: Interactive effects of sediment deposition, abrasion and grazing on algae recruits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 422-423, 1-8.
- ASTM. Standard Test Method E1367–08. Standard Test Method for Measuring the Toxicity of Sediment Associated Contaminants with Estuarine and Marine Invertebrates *Leptocheirus plumulosus*
- ASTM. Standard Test Method E1367-92 Standard Guide for Conducting 10-day Static Sediment Toxicity Tests with Marine and Estuarine Amphipods
- ASTM. Standard Test Method E1706–05. Standard Test Method for Measuring the Toxicity of Sediment-Associated Contaminants with Freshwater Invertebrates amphipod *Hyalella azteca*
- Attrill, M. J., Strong, J. A., & Rowden, A. A. (2000). Are macroinvertebrate communities influenced by seagrass structural complexity? *Ecography*, 23(1), 114-121.
- Ayala, Y., & Martín, A. (2011). Relaciones entre la comunidad de anfípodos y las macroalgas a las que están asociados, en una plataforma rocosa del litoral central de Venezuela. *Boletín. Instituto Español de Oceanografía*, 19(1-4), 171-182.

Baeza, R. (2012). Crustaceos anfípodos: una alternativa al alimento vivo usado tradicionalmente en acuicultura. *Chronica naturae*, 2. 64-72

Barnard, J. & Thomas, J. (1987). A new species of *Chevalia* from the Caribbean Sea (Crustacea: Amphipoda). *Proceedings of Biological Society of Washington*, 100(3), 532-542

Barnard, J. L. (1962). South Atlantic abyssal amphipods collected by R.V. Vema. Abyssal Crustacea. *Vema Research Series*, 1, 1-78.

Barnard, J. (1964). Deep-sea Amphipoda (Crustacea) collected by the R/V "Vema" in the eastern Pacific Ocean and the Caribbean and Mediterranean Seas. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 127, 1-46.

Bat, L., Raffaelli, D., & Marr, I. L. (1998). The accumulation of copper, zinc and cadmium by the amphipod *Corophium volutator* (pallas). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 223(2), 167-184.

Beck, M. W. (2000). Separating the elements of habitat structure: Independent effects of habitat complexity and structural components on rocky intertidal gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 249(1), 29-49.

Bellan-Santini, D. (1998). Amphipod crustaceans from hydrothermal vents: Present knowledge. [Crustacees Amphipodes des sources hydrothermales: Bilan des connaissances] *Cahiers De Biologie Marine*, 39(2), 143-152.

Benoît, X., Chaumot, A., Mons, R., Garric, J., Geffard O., (2009). Acetylcholinesterase activity in *Gammarus fossarum* (Crustacea Amphipoda) Intrinsic variability, reference levels, and a reliable tool for field surveys. *Aquatic Toxicology* 94, 114-122

Blanco, J. 1980. Contribución al conocimiento de la biología de *Talorchestia margaritae* Stephensen, 1948 (Amphipoda: Talitridae). Tesis de Licenciatura, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.

Borgmann, U., Nowierski, G., Dixon, D. (2004). Assessing the cause of impacts on benthic organisms near Rouyn Noranda, Quebec. *Environmental pollution* 129, 39-48

Borja, A., Aguirrezabalaga, F., Martínez, J., Sola, J. C., García-Arberas, L., & Gorostiaga, J. M. (2004). Benthic communities, biogeography and resources management. Oceanography and marine environment of the Basque Country. Elsevier oceanography series, 70, 455-492.

Brawley, S. H., & Adey, W. H. (1981). The effect of micrograzers on algal community structure in a coral reef microcosm. *Marine Biology*, 61(2-3), 167-177.

- Brooks, S., Lloyd, C. (2003). The effect of copper on osmoregulation in the freshwater amphipod *Gammarus pulex*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 62 (6), 527–537
- Bundschuh, M., Zubrod, J. P., Seitz, F., Newman, M. C., & Schulz, R. (2011). Mercury-contaminated sediments affect amphipod feeding. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 60(3), 437-443.
- Buzá-Jacobucci, Giuliano, & Pereira-Leite, Fosca Pedini. (2014). The role of epiphytic algae and different species of Sargassum in the distribution and feeding of herbivorous amphipods. *Latin american journal of aquatic research*, 42(2), 353-363.
- Cacabelos, E., Olabarria, C., Incera, M., & Troncoso, J. S. (2010). Do grazers prefer invasive seaweeds? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 393(1–2), 182-187.
- Cacabelos, E., Olabarria, C., Incera, M., & Troncoso, J. S. (2010). Effects of habitat structure and tidal height on epifaunal assemblages associated with macroalgae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 89(1), 43-52.
- Carpenter, S. R., J. F. Kitchell, and J. R. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35, 634-39
- Cebrian J., Shurin J., Borer E., Cardinale B., Ngai J. (2009) Producer Nutritional Quality Controls Ecosystem Trophic Structure. *PLoS ONE* 4(3) e4929. doi: 10.1371/journal.pone.0004929
- Christie, H., Norderhaug K., Fredriksen, S. (2009). Macrophytes as habitat for fauna. *Marine ecology progress serie* 396, 221–233
- Conlan, K. E. (1994). Amphipod crustaceans and environmental disturbance: A review. *Journal of Natural History*, 28(3), 519-554.
- Connell, J. (1972.). *Community Interactions on Marine Rocky Intertidal Shores*
- Connell, J. (1978). Diversity in tropical Rain Forests and coral Reefs. *Science* 199, 1302-1309.
- Conradi, M., & Cervera, J. L. (1995). Variability in trophic dominance of amphipods associated with the bryozoan *bugula neritina* (L., 1758) in algeciras bay (southern iberian peninsula). *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 42(4), 483-494.
- Conradi, M., López-González, P. J., & García-Gomez, C. (1997). The amphipod community as a bioindicator in algeciras bay (southern iberian peninsula) based on a spatio-temporal distribution. *Marine Ecology*, 18(2), 97-111.

Correia A., Livingstone D. Costa M. (2002). Effects of water-borne copper on metallothionein and lipid peroxidation in the marine amphipod *Gammarus locusta*. *Marine Environmental Research* 54, 357–360.

Correia, A. Filipe O. Costa Glaucia Lima, Maria Helena Costa. Teresa Neuparth. 2005. Multi-level assessment of chronic toxicity of estuarine sediments with the amphipod *Gammarus locusta*: I. *Biochemical endpoints*. *Marine Environmental Research* 60, 69–91

Costa. O., Neuparth, A., Correia,D., Costa M.(2005). Multi-level assessment of chronic toxicity of estuarine sediments with the amphipod *Gammarus locusta*: II. Organism and population-level endpoints. *Marine Environmental Research* 60, 93–111

Cruz-Motta, J. J., Miloslavich, P., Palomo, G., Iken, K., Konar, B., Pohle, G., ... & Sardi, A. (2010). Patterns of spatial variation of assemblages associated with intertidal rocky shores: a global perspective. *PloS one*, 5(12), e14354.

Cruz-Rivera, E., & Hay, M. E. (2000). Can quantity replace quality? food choice, compensatory feeding, and fitness of marine mesograzers. *Ecology*, 81(1), 201-219.

Cruz-Rivera, E., & Hay, M. E. (2003). Prey nutritional quality interacts with chemical defenses to affect consumer feeding and fitness. *Ecological Monographs*, 73(3), 483-506.

Dauby, P., Scaiteur, Y., Chapelle, G., & De Broyer, C. (2001). Potential impact of the main benthic amphipods on the eastern Weddell Sea shelf ecosystem (Antarctica). *Polar Biology*, 24(9), 657-662.

Dauvin, J. C., Andrade, H., de-la-Ossa-Carretero, J. A., Del-Pilar-Ruso, Y., & Riera, R. (2016). Polychaete/amphipod ratios: An approach to validating simple benthic indicators. *Ecological Indicators*, 63, 89-99.

Dayton, P. (1971). Competition, Disturbance, and Community Organization: The Provision and Subsequent Utilization of Space in a Rocky Intertidal Community. *Ecological Monographs*, 41(4), 351-389.

De Broyer, C., & Jazdzewski, K. (1996). Biodiversity of the Southern Ocean: Towards a new synthesis for the amphipoda (crustacea). *Boll Mus Civ Stor Nat Verona*, 20, 547-568.

Dean, R. Connell, J. (1987). Marine invertebrates in an algal succession. II. Tests of hypotheses to explain changes in diversity with succession. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 109:217–247

De-la-Ossa-Carretero, J. A., Del-Pilar-Ruso, Y., Giménez-Casalduero, F., & Sánchez-Lizaso, J. L. (2016). Amphipoda assemblages in a disturbed area (alicante, spain, western mediterranean). *Marine Ecology*, 37(3), 503-517.

De-La-Ossa-Carretero, J. A., Del-Pilar-Ruso, Y., Giménez-Casalduero, F., Sánchez-Lizaso, J. L., & Dauvin, J. -. (2012). Sensitivity of amphipods to sewage pollution. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 96(1), 129-138.

De-la-Ossa-Carretero, J. A., Del-Pilar-Ruso, Y., Giménez-Casalduero, F., Sánchez-Lizaso, J. L., & Dauvin, J. C. (2012). Sensitivity of amphipods to sewage pollution. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 96, 129-138.

Díaz, Y. J., & Martín, A. (2000). *Audulla chelifera* (Amphipoda: Corophiidae) en las costas de Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 48(2-3), 722-723.

Díaz, Y., & Martín, A. (2001). New records of amphipods (Crustacea: Amphipoda) from shallow waters of the Caribbean coast of Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 49(3-4), 1271-1276.

different morphological complexity. *Aquatic Ecology* 45: 11–22

Díaz, Y. J., & Martín, A. (2003). Primer registro de *Tropichelura gomezi* (Amphipoda: Cheluridae) para el Caribe Sur. *Revista de Biología Tropical*, 51(1), 266-267.

Díaz, Y. J., Guerra-García, J. M., & Martín, A. (2005). Caprellids (Crustacea: Amphipoda: Caprellidae) from shallow waters of the Caribbean coast of Venezuela. *Organisms Diversity and Evolution*, 5(3), 249.

Dodson SI. (2000). Effects of environmental heterogeneity in aquatic ecology. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte*

Duarte, C., Jaramillo, E., & Contreras, H. (2008). Stranded algal wracks on a sandy beach of south central Chile: Feeding and habitat preferences of juveniles and adults of *orchestoidea tuberculata* (nicolet), (amphipoda, talitridae). [Macroalgas varadas sobre la superficie de una playa arenosa del sur de Chile: Preferencias alimentarias y de habitat de juveniles y adultos de *Orchestoidea tuberculata* (Nicolet), (Amphipoda, Talitridae)] *Revista Chilena De Historia Natural*, 81(1), 69-81.

Duarte, C., Acuña, K., Navarro, J. M., & Gómez, I. (2011). Intra-plant differences in seaweed nutritional quality and chemical defenses: Importance for the feeding behavior of the intertidal amphipod *orchestoidea tuberculata*. *Journal of Sea Research*, 66(3), 215-221.

Dudgeon, S. R., Steneck, R. S., Davison, I. R., & Vadas, R. L. (1999). Coexistence of similar species in a space-limited intertidal zone. *Ecological Monographs*, 69(3), 331-352.

Duffy, J. E. (1990). Amphipods on seaweeds: Partners or pests? *Oecologia*, 83(2), 267-276.

Duffy, J. E., & Hay, M. E. (1991). Food and shelter as determinants of food choice by an herbivorous marine amphipod. *Ecology*, 72(4), 1286-1298.

Duffy, J. E., & Hay, M. E. (2000). Strong impacts of grazing amphipods on the organization of a benthic community. *Ecological Monographs*, 70(2), 237-263.

EPA 600/R-01/020 (2001). Method for Assessing the Chronic Toxicity of Marine and Estuarine Sediment-associated Contaminants with the Amphipod *Leptocheirus plumulosus*

EPA 600/R-01/020 March 2001. Method for Assessing the Chronic Toxicity of Marine and Estuarine Sediment-associated Contaminants with the Amphipod *Leptocheirus plumulosus*

Felten, V., Charmantier, G., Mons, R., Geffard, A., Rousselle, P., Coquery, M., ... & Geffard, O. (2008). Physiological and behavioural responses of *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda) exposed to cadmium. *Aquatic Toxicology*, 86(3), 413-425.

Freidenburg, T. L., Menge, B. A., Halpin, P. M., Webster, M., & Sutton-Grier, A. (2007). Cross-scale variation in top-down and bottom-up control of algal abundance. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 347(1), 8-29.

Fretwell, S. D., & Barach, A. L. (1977). The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. *Perspectives in biology and medicine*, 20(2), 169-185.

Gagné, F., Blaise, C., & Pellerin, J. (2005). Altered exoskeleton composition and vitellogenesis in the crustacean *Gammarus* sp. collected at polluted sites in the Saguenay Fjord, Quebec, Canada. *Environmental research*, 98(1), 89-99.

Geffard, A., Quéau, H., Dedourge, O., Biagianti-Risbourg, S., & Geffard, O. (2007). Influence of biotic and abiotic factors on metallothionein level in *Gammarus pulex*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 145(4), 632-640.

Geffard, A., Sartelet, H., Garric, J., Biagianti-Risbourg, S., Delahaut, L., & Geffard, O. (2010). Subcellular compartmentalization of cadmium, nickel, and lead in *Gammarus fossarum*: comparison of methods. *Chemosphere*, 78(7), 822-829.

Grover, J. P. (2002). Stoichiometry, herbivory and competition for nutrients: simple models based on planktonic ecosystems. *Journal of Theoretical Biology*, 214(4), 599-618.

Guerlet, E., Ledy, K., & Giambérini, L. (2008). Is the freshwater gammarid, *Dikerogammarus villosus*, a suitable sentinel species for the implementation of histochemical biomarkers? *Chemosphere*, 72(5), 697-702.

- Guerra-García, J. M., & García-Gómez, J. C. (2001). The spatial distribution of Caprellidea (Crustacea:Amphipoda): a stress bioindicator in Ceuta (North Africa, Gibraltar area). *Marine Ecology*, 22(4), 357-367.
- Guerra-García, J. M., Cabezas, M. P., Baeza-Rojano, E., & García-Gómez, J. C. (2010). Na, K, ca and mg of intertidal caprellids (crustacea: Amphipoda). *Marine Biology Research*, 6(3), 321-326.
- Guerra-García, J. M., Ruiz-Tabares, A., Baeza-Rojano, E., Cabezas, M. P., Díaz-Pavón, J. J., Pacios, I., et al. (2010). Trace metals in caprella (crustacea: Amphipoda). A new tool for monitoring pollution in coastal areas? *Ecological Indicators*, 10(3), 734-743.
- Guerra-García, J. M., Baeza-Rojano, E., Cabezas, M. P., & García-Gómez, J. C. (2011). Vertical distribution and seasonality of peracarid crustaceans associated with intertidal macroalgae. *Journal of Sea Research*, 65(2), 256-264.
- Guerra-García, J. M., Ros, M., Izquierdo, D., & Soler-Hurtado, M. M. (2012). The invasive asparagopsis armata versus the native corallina elongata: Differences in associated peracarid assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 416-417, 121-128.
- Guerra-García, J. M., Tierno de Figueroa, J. M., Navarro-Barranco, C., Ros, M., Sánchez-Moyano, J. E., & Moreira, J. (2014). Dietary analysis of the marine amphipoda (crustacea: Peracarida) from the iberian peninsula. *Journal of Sea Research*, 85, 508-517.
- Haahtela, I. (1984). A hypothesis of the decline of the bladder wrack (*Fucus vesiculosus* L.) in SW Finland in 1975–1981. *Limnologica*, 15(2), 345-350.
- Hansen JP, SA Wikström, H Axemar & L Kautsky. 2011. Distribution differences and active habitat choices of invertebrates between macrophytes. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3, 169-192
- Hauser A, Attrill MJ, Cotton PA (2006) Effects of habitat complexity on the diversity and abundance of macrofauna colonising artificial kelp holdfasts. *Mar Ecol Prog Ser* 325:93–100
- Hawkins, S. J., & Hartnoll, R. G. (1983). Grazing of intertidal algae by marine invertebrates. *Oceanography and marine biology*, 21, 195-282.
- Hay, M. E., Duffy, J. E., & Fenical, W. I. L. L. I. A. M. (1988, August). Seaweed chemical defenses: among-compound and among-herbivore variance. In *Proc. 6th int. coral Reef Symp* (Vol. 3, pp. 43-48).
- Hillebrand, H., & Matthiessen, B. (2009). Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology letters*, 12(12), 1405-1419.

- Hooper, G. J., & Davenport, J. (2006). Epifaunal composition and fractal dimensions of intertidal marine macroalgae in relation to emersion. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 86(06), 1297-1304.
- Hull, S. L. (1997). Seasonal changes in diversity and abundance of ostracods on four species of intertidal algae with differing structural complexity. *Marine Ecology Progress Series*, 161, 71-82.
- Huck, E., Martín, A., & Miloslavich, P. (2007). Contenido proteico en los diferentes estadios embrionarios. *Rev. Biol. Trop*, 55(1), 1-8.
- Issartel, J., Boulo, V., Wallon, S., Geffard, O., & Charmantier, G. (2010). Cellular and molecular osmoregulatory responses to cadmium exposure in *Gammarus fossarum* (Crustacea, Amphipoda). *Chemosphere*, 81(6), 701-710.
- Izquierdo, D., & Guerra-García, J. M. (2011). Distribution patterns of the peracarid crustaceans associated with the alga *corallina elongata* along the intertidal rocky shores of the iberian peninsula. *Helgoland Marine Research*, 65(2), 233-243.
- Jacobi, C. M., & Langevin, R. (1996). Habitat geometry of benthic substrata: effects on arrival and settlement of mobile epifauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 206(1), 39-54.
- Jernakoff, P., & Nielsen, J. (1997). The relative importance of amphipod and gastropod grazers in *Posidonia sinuosa* meadows. *Aquatic Botany*, 56(3), 183-202.
- Kahle, J., & Zauke, G. P. (2003). Bioaccumulation of trace metals in the Antarctic amphipod *Orchomene plebs*: evaluation of toxicokinetic models. *Marine environmental research*, 55(5), 359-384.
- Kangas, P., Autio, H., Hallfors, G., Luther, H., Niemi, A., & Salemaa, H. (1982). general model of the decline of *Fucus vesiculosus* at Tvarminne, south coast of Finland in 1977-81. *Acta Botanica Fennica*.
- King, C. K., Gale, S. A., Hyne, R. V., Stauber, J. L., Simpson, S. L., & Hickey, C. W. (2006). Sensitivities of Australian and New Zealand amphipods to copper and zinc in waters and metal-spiked sediments. *Chemosphere*, 63(9), 1466-1476.
- Kolasa, J., & Rollo, C. D. (1991). Introduction: the heterogeneity of heterogeneity: a glossary. In *Ecological heterogeneity* (pp. 1-23). Springer New York.
- Legeżyńska, J., Kędra, M., & Walkusz, W. (2012). When season does not matter: summer and winter trophic ecology of Arctic amphipods. *Hydrobiologia*, 684(1), 189-214.
- Leonard, G. H., Ewanchuk, P. J., & Bertness, M. D. (1999). How recruitment, intraspecific interactions, and predation control species borders in a tidal estuary. *Oecologia*, 118(4), 492-502.
- Lewis, J. R. (1955). The mode of occurrence of the universal intertidal zones in Great Britain. *The Journal of Ecology*, 270-286.

- Lewis J. B., 1964. The ecology of rocky shores. English Univ. Press, London: 323p
- Li, H., & Reynolds, J. F. (1995). On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 280-284.
Limnologie 27: 3260–3263
- Littler, D. S., & Littler, M. M. (2000). Caribbean reef plants. Offshore Graphics.
- López, S., DÍAZ, Y. J., & MARTÍN, A. (2009). Anfípodos (Crustacea: Gammaridea) de la isla de Cubagua, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*, 48(1).
- López, S., Díaz, Y., Noris, K., & Cabrera, A. (2010). Lípidos en el anfípodo *Talorchestia margaritae* (Amphipoda: Talitridae) y su relación con la ecología de la especie. *Revista de biología tropical*, 58(3), 841-855.
- López-Victoria, M. Cantera, J. Díaz, D. Rozo, B. Posada y A. Osorno .(2004). Estado de los litorales rocosos en Colombia: acantilados y playas rocosas: 171-182. En INVEMAR: Informe del estado de los ambientes marinos y costeros en Colombia: año 2003. INVEMAR, Santa Marta, 329 p
- Lubchenco, J. (1978). Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *American Naturalist* 112, 23–29.
- Lubchenco, J. (1980). Algal zonation in the New England rocky intertidal community: an experimental analysis. *Ecology*, 61(2), 333-344.
- Lubchenco, J. (1982). Effects of grazers and algal competitors on fucoid colonization in tide pools. *Journal of Phycology*, 18(4), 544-550.
- Lubchenco, J., & Gaines, S. D. (1981). A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. Populations and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 405-437.
- Maazouzi, C., Masson, G., Izquierdo, M. S., & Pihan, J. C. (2008). Chronic copper exposure and fatty acid composition of the amphipod *Dikerogammarus villosus*: results from a field study. *Environmental pollution*, 156(1), 221-226.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). The theory of island biogeography. *Princeton, New jersey*.
- Macaya, E. C., Rothäusler, E., Thiel, M., Molis, M., & Wahl, M. (2005). Induction of defenses and within-alga variation of palatability in two brown algae from the northern-central coast of Chile: Effects of mesograzers and UV radiation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 325(2), 214-227.

Mancinelli, G. (2012). On the trophic ecology of gammaridea (Crustacea: Amphipoda) in coastal waters: A European-scale analysis of stable isotopes data. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 114, 130-139.

Mancinelli, G., & Rossi, L. (2002). The influence of allochthonous leaf detritus on the occurrence of crustacean detritivores in the soft-bottom macrobenthos of the Po River Delta Area (northwestern Adriatic Sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 54(5), 849-861.

Manyin, T., & Rowe, C. L. (2006). Chronic exposure of *Leptocheirus plumulosus* to Baltimore Harbor sediment: Bioenergetic and population-level effects. *Marine Environmental Research*, 62(2), 116-130.

Marsden, I. D. (2002). Life-history traits of a tube-dwelling corophiid amphipod, *Paracorophium excavatum*, exposed to sediment copper. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 270(1), 57-72.

Marsden, I. D., & Rainbow, P. S. (2004). Does the accumulation of trace metals in crustaceans affect their ecology—the amphipod example? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 300(1), 373-408.

Martín, A., & Díaz, Y. J. (2005). Crustáceos peracáridos de la región atlántica de Venezuela: biodiversidad y taxonomía. *FRENTE*, 97.

Martín, A., Atienza, D., & Díaz, Y. J. (2001). Ampliación de ámbito de *Mellita personata* (Amphipoda: Mellitidae) en el Caribe Sur. *Revista de Biología Tropical*, 49(1), 397-397.

Martín, A., Ortiz, M., & Díaz, Y. (2002). Nuevos registros de anfípodos (Crustacea: Peracarida) para Venezuela. *Bol Invest Mar Cost*, 31(1), 15-24.

Martín, A., & Díaz, Y. J. (2011). La fauna de anfípodos (Crustacea: Amphipoda) de las aguas costeras de la región oriental de Venezuela. *Boletín. Instituto Español de Oceanografía*, 19(1-4), 327-344.

Martín, A., Díaz, Y., Miloslavich, P., Escobar-Briones, E., Guerra-García, J. M., Valencia, B., ... & Klein, E. (2013). Regional diversity of Amphipoda in the Caribbean Sea. *Revista de Biología Tropical*, 61(4), 1681-1720.

Martins, I., Leite, N., & Constantino, E. (2014). Consumption and feeding preference of *Echinogammarus marinus* on two different algae: *Fucus vesiculosus* and *Ulva intestinalis*. *Journal of Sea Research*, 85, 443-446.

McCarty, A. T., & Sotka, E. E. (2013). Geographic variation in feeding preference of a generalist herbivore: the importance of seaweed chemical defenses. *Oecologia*, 172(4), 1071-1083.

- McCoy, E. D., & Bell, S. S. (1991). Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. In *Habitat structure* (pp. 3-27). Springer Netherlands.
- McDowell, R. E., Amsler, C. D., Amsler, M. O., Li, Q., & Lancaster, J. R. (2016). Control of grazing by light availability via light-dependent, wound-induced metabolites: The role of reactive oxygen species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 477, 86-91.
- Meager, J. J., Schlacher, T. A., & Nielsen, T. (2012). Humans alter habitat selection of birds on ocean-exposed sandy beaches. *Diversity and Distributions*, 18(3), 294-306.
- Menge, B. A. (1976). Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs*, 46(4), 355-393.
- Menge, B. A., & Sutherland, J. P. (1987). Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist*, 730-757.
- Menge, B. A., & Farrell, T. M. (1989). Community structure and interaction webs in shallow marine hard-bottom communities: tests of an environmental stress model. *Advances in Ecological Research*, 19, 189-262.
- Menge, B. A. (2000). Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250(1), 257-289.
- Michel, L. (2011). *Multidisciplinary study of trophic diversity and functional role of amphipod crustaceans associated to Posidonia oceanica meadows* (Doctoral dissertation, Université de Liège, Liège, Belgique).
- Miloslavich, P., Díaz, J. M., Klein, E., Alvarado, J. J., Díaz, C., Gobin, J., ... & Bastidas, A. C. (2010). Marine biodiversity in the Caribbean: regional estimates and distribution patterns. *PloS one*, 5(8), e11916.
- Oksanen, L., Fretwell, S. D., Arruda, J., & Niemela, P. (1981). Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist*, 240-261.
- Olsen, G., Eirin, S., Carroll, J., Camus, L., DeCoen, L., Smolder, R., Overaas, R. (2007). Alteration in the energy budget of Arctic benthic species exposed to oil related compounds. *Aquatic toxicology* 83.
- Orland, C., Queirós, A. M., Spicer, J. I., McNeill, C. L., Higgins, S., Goldworthy, S., . . . Widdicombe, S. (2016). Application of computer-aided tomography techniques to visualize kelp holdfast structure reveals the importance of habitat complexity for supporting marine biodiversity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 477, 47-56. doi: 10.1016/j.jembe.2016.01.003

- Ortíz, M., & Lemaitre, R. (1994). Crustáceos anfípodos (Gammaridea) colectados en las costas del Caribe colombiano, al sur de Cartagena. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR*, 23(1), 119-127.
- Ortiz, M., Martín, A., & Atienza, D. (2000). Una nueva especie de anfípodo del género *Tiburonnella* (Crustacea, Amphipoda, Platyischnopidae) de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 20(2), 29-36.
- Ortíz, M., Martín, A., & Díaz, Y. J. (2007). Lista y referencias de los crustáceos anfípodos (Amphipoda: Gammaridea) del Atlántico occidental tropical. *Revista de Biología Tropical*, 55(2), 479-498.
- Paine, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 65-75.
- Pastorinho, M. R., Telfer, T. C., & Soares, A. M. (2009). Amphipod susceptibility to metals: cautionary tales. *Chemosphere*, 75(11), 1423-1428.
- Peacor, S. D., & Werner, E. E. (2001). The contribution of trait-mediated indirect effects to the net effects of a predator. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(7), 3904-3908.
- Pelletier, M. C., Gold, A. J., Heltshe, J. F., & Buffum, H. W. (2010). A method to identify estuarine macroinvertebrate pollution indicator species in the Virginian Biogeographic Province. *Ecological Indicators*, 10(5), 1037-1048.
- Poore, A. G., & Steinberg, P. D. (1999). Preference–performance relationships and effects of host plant choice in an herbivorous marine amphipod. *Ecological Monographs*, 69(4), 443-464.
- Poore, A. G., Campbell, A. H., Coleman, R. A., Edgar, G. J., Jormalainen, V., Reynolds, P. L., ... & Emmett Duffy, J. (2012). Global patterns in the impact of marine herbivores on benthic primary producers. *Ecology letters*, 15(8), 912-922.
- Rainbow, P. S. (2007). Trace metal bioaccumulation: models, metabolic availability and toxicity. *Environment international*, 33(4), 576-582.
- Ruesink, J. L. (2000). Intertidal mesograzers in field microcosms: linking laboratory feeding rates to community dynamics. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 248(2), 163-176.
- Ruffo, S. (1950). Studi sui crostacei anfipodi. XXII. Anfipodi nel Venezuela raccolti dal dott. G. Marcuzzi. *Memoria Museo Civico di Storia Naturale di Verona* 2: 49-65.
- Ruffo, S. (1954). Studi sui crostacei anfipodi. XL. Nuovi anfipodi raccolti nel Venezuela dal dott. G. Marcuzzi. *Memoria Museo Civico di Storia Naturale di Verona* 4: 117-125.

- Russo, A. R. (1990). The role of seaweed complexity in structuring Hawaiian epiphytal amphipod communities. *Hydrobiologia*, 194(1), 1-12.
- Sánchez, L. A. (1985). *Algunos aspectos biológicos de Talorchestia margaritae Stephensen, 1948 (Amphipoda: Talitridae), de la Isla de Margarita, Venezuela* (Doctoral dissertation, Tesis de licenciatura. Universidad de Oriente. Cumaná, Venezuela: 51 pp).
- Schreider, M. J., Glasby, T. M., & Underwood, A. J. (2003). Effects of height on the shore and complexity of habitat on abundances of amphipods on rocky shores in New South Wales, Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 293(1), 57-71.
- Schreider, M. J., Glasby, T. M., & Underwood, A. J. (2003). Effects of height on the shore and complexity of habitat on abundances of amphipods on rocky shores in New South Wales, Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 293(1), 57-71.
- Seebaugh, D. R., & Wallace, W. G. (2009). Assimilation and subcellular partitioning of elements by grass shrimp collected along an impact gradient. *Aquatic toxicology*, 93(2), 107-115.
- Søreide, J. E., & Nygård, H. (2012). Challenges using stable isotopes for estimating trophic levels in marine amphipods. *Polar biology*, 35(3), 447-453.
- Sotka, E. E. (2007). Restricted host use by the herbivorous amphipod *Peramphithoe tea* is motivated by food quality and abiotic refuge. *Marine Biology*, 151(5), 1831-1838.
- Stephenson, T. A., & Stephenson, A. (1949). The universal features of zonation between tidemarks on rocky coasts. *The Journal of Ecology*, 289-305.
- Stephenson, T. A., & Stephenson, A. (1954). Life between tide-marks in North America: IIIA. Nova Scotia and Prince Edward Island: description of the region. *The Journal of Ecology*, 14-45.
- Stephenson, T. A., & Stephenson, A. (1972). Life between tidemarks on rocky shores.
- Stoner, A. W., & Lewis, F. G. (1985). The influence of quantitative and qualitative aspects of habitat complexity in tropical sea-grass meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 94(1), 19-40.
- Sturaro, N., Gobert, S., Pérez-Perera, A., Caut, S., Panzalis, P., Navone, A., & Lepoint, G. (2016). Effects of fish predation on *Posidonia oceanica* amphipod assemblages. *Marine Biology*, 163(3), 1-12.
- Taylor, E. W., & Butler, P. J. (1978). Aquatic and aerial respiration in the shore crab, *Carcinus maenas* (L.), acclimated to 15 C. *Journal of Comparative*

Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology, 127(4), 315-323.

Taylor, G., Baird, D. J., & Soares, A. M. (1998). Surface binding of contaminants by algae: consequences for lethal toxicity and feeding to *Daphnia magna* Straus. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 17(3), 412-419.

Taylor, R. B., Lindquist, N., Kubanek, J., & Hay, M. E. (2003). Intraspecific variation in palatability and defensive chemistry of brown seaweeds: effects on herbivore fitness. *Oecologia*, 136(3), 412-423.

Tegner, M. J., & Dayton, P. K. (1987). El Nino effects on southern California kelp forest communities. *Advances in Ecological Research*, 17, 243-279.

Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of biogeography*, 31(1), 79-92.

Thiel, M., González, E., Balanda, M. J., Haye, P., Heard, R., & Watling, L. (2004). Diversity of Chilean peracarids (Crustacea: Malacostraca). *Contributions to the study of East-Pacific crustaceans*, 177-189.

Timofeyev, M. A., Shatilina, Z. M., Bedulina, D. S., Protopopova, M. V., Pavlichenko, V. V., Grabelnych, O. I., & Kolesnichenko, A. V. (2008). Evaluation of biochemical responses in Palearctic and Lake Baikal endemic amphipod species exposed to CdCl₂. *Ecotoxicology and environmental Safety*, 70(1), 99-105.

Torrecilla Roca, I., & Guerra García, J. M. (2012). Feeding habits of the peracarid crustaceans associated to the alga *Fucus spiralis* in Tarifa Island, Cádiz (Southern Spain).

Torres, A. C., Veiga, P., Rubal, M., & Sousa-Pinto, I. (2015). The role of annual macroalgal morphology in driving its epifaunal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 464, 96-106.

Thomas, J. D. (1993). Identification manual for marine Amphipoda (Gammaridea): I. Common coral reef and rocks, bottom amphipods of South Florida. Final Report DEP, contract number SP290. Smithsonian Institution, Washington, DC.

Van Lieshout, S. E. (1983). Presence of (Amphipoda). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 53(2), 244-246.

Vázquez-Luis, M., Borg, J. A., Sanchez-Jerez, P., & Bayle-Sempere, J. T. (2012). Habitat colonisation by amphipods: Comparison between native and alien algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 432-433, 162-170.

Veiga, P., Rubal, M., Sousa-Pinto, I. (2014). Structural complexity of macroalgae influences epifaunal assemblages associated with native and invasive species. *Marine Environmental Research*, 101, 115–123.

Veiga, P., Sousa-Pinto, I., & Rubal, M. (2016). Meiofaunal assemblages associated with native and non-indigenous macroalgae. *Continental Shelf Research*, 123, 1-8.

Vinueza, L. R., Branch, G. M., Branch, M. L., & Bustamante, R. H. (2006). Top down herbivory and bottom up el niño effects on galápagos rocky shore communities. *Ecological Monographs*, 76(1), 111-131.

Wallace, W. G., Lee, B. G., & Luoma, S. N. (2003). Subcellular compartmentalization of Cd and Zn in two bivalves. I. Significance of metal-sensitive fractions (MSF) and biologically detoxified metal (BDM). *Marine Ecology Progress Series*, 249, 183-197.

Wallace, W. G., & Estephan, A. (2004). Differential susceptibility of horizontal and vertical swimming activity to cadmium exposure in a gammaridean amphipod (*Gammarus lawrencianus*). *Aquatic Toxicology*, 69(3), 289-297.

Werner, I., Kline, K. F., & Hollibaugh, J. T. (1998). Stress protein expression in *Ampelisca abdita* (Amphipoda) exposed to sediments from San Francisco Bay. *Marine Environmental Research*, 45(4), 417-430.

Wessels, H., Hagen, W., Molis, M., Wiencke, C., & Karsten, U. (2006). Intra- and interspecific differences in palatability of Arctic macroalgae from Kongsfjorden (Spitsbergen) for two benthic sympatric invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 329(1), 20-33.

Yoo, H., Jung-Suk Lee. Byeong-Gweon Lee. In Tae Lee. Chris E. Schlegel. Chul-Hwan Koh. Samuel N. Luoma. (2004). Uptake pathway for Ag bioaccumulation in three benthic invertebrates exposed to contaminated Sediments. *Marine ecology progress series*, 270, 141–152.

Zauke, G. P., Clason, B., Savinov, V. M., & Savinova, T. (2003). Heavy metals of inshore benthic invertebrates from the Barents Sea. *Science of the total environment*, 306(1), 99-110.