

**ESTRUCTURA POBLACIONAL Y VARIABILIDAD FENOTÍPICA DE
Nerita tessellata (GASTROPODA: NERITIDAE) DE LA COSTA CARIBE
COLOMBIANA DE SANTA MARTA (MAGDALENA)**

**POPULATION STRUCTURE AND PHENOTYPIC VARIABILITY OF *Nerita tessellata*
(GASTROPODA: NERITIDAE) FROM THE CARIBBEAN COAST OF SANTA MARTA
(MAGDALENA)**

Giancarlo Javier Mazonett-Gutierrez, Julián Fernando Quintero-Galvis y Lyda Raquel Castro-García

RESUMEN

Con el propósito de analizar la estructura poblacional y la variabilidad fenotípica de *Nerita tessellata* en el litoral rocoso de las playas de Santa Marta, entre septiembre y noviembre de 2010, se muestrearon transectos perpendiculares a la línea de costa en los litorales rocosos de Bahía Concha, Punta Betín, Rodadero y Taganga. La estructura poblacional para *N. tessellata* (N = 1544) se obtuvo mediante diagramas de frecuencia de tallas por la totalidad de individuos registrados en cada una de las estaciones y para las franjas intermareales (mesolitoral y supralitoral) se estimaron intervalos de confianza del 95%. Se efectuaron análisis de varianza (ANOVA) de una vía para establecer las diferencias en las tallas para las estaciones y las franjas intermareales. La variabilidad fenotípica se evaluó mediante la prueba de homogeneidad de Chi cuadrado (X^2). Se identificó un patrón en cuanto a la distribución de las tallas de la especie *N. tessellata*, al evidenciar una tendencia a manifestar tallas mayores en la franja mesolitoral que en la supralitoral, mostrando un claro gradiente de tallas en donde las dimensiones de los individuos disminuyen a medida que se asciende en el gradiente vertical del litoral rocoso. Se apreciaron diferencias significativas a nivel interpoblacional entre las franjas intermareales y entre las estaciones de estudio (ANOVA, $P < 0,05$). Se encontraron diferencias entre los sitios respecto a los fenotipos para la población de *N. tessellata*, manifestando polimorfismos en cuanto a atributos de coloración y bandeo.

PALABRAS CLAVE: Variabilidad fenotípica, estructura poblacional, *Nerita tessellata*, litoral rocoso.

ABSTRACT

In this study an analysis of the population structure and the phenotypic variability of *Nerita tessellata* in Santa Marta rocky's shores was conducted. Coastline transects were sampled at the rocky bays of Bahia Concha, Punta Betín, Rodadero and Taganga, between September and November 2010. The population structure of *N. tessellata* (N = 1544) was obtained using frequency charts of the sizes for the total of registered individuals per sample site and for the intertidal zones (midlittoral and supralittoral) confidence intervals (95%) were estimated. One-way ANOVA were performed to establish differences between sample site and intertidal fringes sizes. The phenotypic variability was evaluated through the homogeneity test of chi-square (X^2). A distribution pattern based on the size of the specie *N. tessellata* was identified, with bigger sizes in the midlittoral fringe than in the supralittoral fringe, showing a distinctive size gradient in which individuals dimensions decrease as the vertical gradient of the rocky shore increases. Significant differences were also found among populations in the intertidal zones and the sample sites (ANOVA, $P < 0,05$). Phenotypes differences among the sites for the populations of *N. tessellata* were found, showing polymorphism in terms of coloration attributes and bands.

KEY WORDS: Phenotypic variability, population structure, *Nerita tessellata*, rocky shore.

Dirrección de los autores:

Universidad del Magdalena. Facultad de Ciencias Básicas. Programa de Biología, Edificio Sierra Nevada Norte, Cra. 32 No. 22-08. Sector San Pedro Alejandrino, Santa Marta, Colombia. Grupo de Investigación Manejo y Conservación de Fauna y Ecosistemas Estratégicos del Neotrópico MIKU. Grupo de Investigación en Evolución, Sistemática y Ecología Molecular. gmazonettgutierrez@yahoo.com.co, julianquintero1924@gmail.com, lydaraquelcastro@hotmail.com (G.J.M-G, J.F.Q-G, L.R.C-G).



INTRODUCCIÓN

La zona intermareal presenta gradientes marcados a lo largo de su eje vertical, variando desde un medio completamente acuático hasta uno completamente terrestre, que generan las llamadas zonaciones en respuesta a factores como exposición al oleaje, temperatura, salinidad, composición y orientación del sustrato y dinámicas de las mareas (Giraldo et al., 2002; Harley y Helmuth, 2003). Sin embargo, dado que cada zona costera tiene características particulares, es posible que los límites establecidos para las franjas infra-, meso- (Eu-) y supralitoral, puedan presentar franjas adicionales (Stephenson y Stephenson, 1949), que pueden influir en los procesos de dominancia y distribución de las especies en el intermareal, aunque conserven los patrones de zonación básica con la presencia de organismos ecológicamente equivalentes, que ocupan posiciones similares sobre la costa rocosa (Stephenson y Stephenson, 1949; Taylor, 1978).

En general, se considera que las variaciones que describen los patrones de zonación son atribuibles más a acciones intrínsecas de las especies que por los factores físicos o bióticos del ambiente (Taylor, 1978). Dicho comportamiento responde a que los organismos móviles en el litoral rocoso manifiestan reacciones en respuesta a estímulos o señales, útiles para orientarse y desplazarse hasta ubicarse en las condiciones que éste prefiere. Sus causas u orígenes van desde patrones conductuales en función de la ubicación del alimento y movimientos de sus congéneres (Gendron, 1977), interacciones como la competencia y el reclutamiento, hasta factores físicos.

La familia Neritidae es un grupo de gasterópodos común en las franjas intermareales, que prefieren las aguas marinas claras, aunque existen especies estuarinas y dulceacuícolas (Bandel, 2008). *Nerita tessellata* Gmelin 1791 suele ser abundante en franjas costeras, rocosas y expuestas distribuyéndose desde la zona mesolitoral baja hasta el límite infralitoral superior (Bandel y Wedler, 1987), siendo una especie de hábitos nocturnos, fotonegativa, tigmopositiva que prefiere refugiarse en grietas (Bovbjerg, 1984).

Nerita tessellata se caracteriza por presentar tallas de pequeñas a medianas y concha ornamentada con cordones espirales lisos y manchas negras y blancas sobre los cordones, columna lisa y un opérculo negro (Díaz y Puyana, 1994; Almanza et al., 2004). Dichas

características, en especial el fenotipo, presentan variación en intensidad y presencia de colores o manchas en la concha, desconociéndose para el género aproximaciones que establezcan factores que incidan sobre esta diversidad, determinando si su variación es atribuible a factores genéticos o ambientales. Uno de los ejemplos más claros en la familia es el estudio realizado por Romero y Tokeshi (2002) para las especies *Nodilittorina peruviana* (Lamarck, 1822) y *Nodilittorina araucana* (d'Orbigny, 1840), en las cuales se apreciaron cambios en la proporción fenotípica asociados a factores geográficos de la Reserva Nacional de Paracas (Perú).

La distribución de *N. tessellata* en la costa Caribe colombiana cubre toda el área entre las fronteras con Panamá y Venezuela y las áreas insulares de San Andrés y Providencia. *Nerita tessellata* se registra para las áreas marinas comprendidas entre el Golfo de Urabá e Isla Fuerte y desde Cartagena hasta la desembocadura del Río Magdalena (Díaz y Puyana, 1994). En la región de Santa Marta fue citada de los litorales rocosos de El Rodadero, Punta Betún, y bahías Concha y de Gairaca (Kaufmann y Götting, 1970; Brattström, 1980; Cosel, 1986; Almanza et al., 2004).

El objetivo de este estudio fue determinar la proporción, variabilidad fenotípica y la estructura poblacional de *N. tessellata*. Es decir, determinar si existe una variabilidad significativa en el fenotipo de las poblaciones naturales, establecer el gradiente de distribución de tallas de estos organismos en las playas rocosas y determinar si existen diferencias en el rango de tallas de altura y ancho de la especie en estudio en la costa Caribe de Santa Marta, Colombia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La costa Caribe colombiana tiene una extensión de 1.624 km de línea de costa continental, con litorales rocosos que abarcan una longitud aproximada de 326 km lineales, los cuales se caracterizan principalmente por ser de carácter inestable en la gran mayoría de los casos (López-Victoria et al., 2003), encontrándose distribuidos en las ecorregiones marinas y costeras establecidas para el Caribe colombiano de La Guajira, Tayrona, Archipiélagos Coralinos, Golfo de Morrosquillo, San Andrés y Providencia y Darién (Posada-Posada y Henao-Pineda, 2008).



Entre éstas Tayrona, ecorregión a la cual se encuentra circunscrito este estudio y ubicada entre el río Piedras y Punta Gloria, presenta un litoral rocoso de tipo indentado, en el que se alternan cabos rocosos, levantamientos conformados por rocas metamórficas e ígneas y pequeñas porciones de rocas sedimentarias calcáreas o bioclásticas (Batista-Morales, 2009), que presentan generalidades como rocas altamente fracturadas y plegadas, con flujos de escombros, cavernas, superficies de abrasión a nivel de marea alta y caída de bloques (Posada-Posada y Henao-Pineda, 2008). No obstante, esta unidad geomorfológica no es continua a lo largo de la costa de Santa Marta, sino que se encuentra distribuida de forma alternada, encontrando playas y otros depósitos arenosos entre ellas, en el Parque Nacional Natural Tayrona (PNNT) y las Bahías de Santa Marta y El Rodadero. Este estudio se realizó en cuatro estaciones del Caribe colombiano en el municipio de Santa Marta (Figura 1) que incluyen Bahía Concha ($11^{\circ}18'18''\text{N}-74^{\circ}09'06''\text{W}$), Punta Betín ($11^{\circ}15'11''\text{N}-74^{\circ}13'26''\text{W}$), Rodadero ($11^{\circ}12'36''\text{N}-74^{\circ}14'02''\text{W}$) y Taganga ($11^{\circ}15'52''\text{N}-74^{\circ}11'33''\text{W}$).

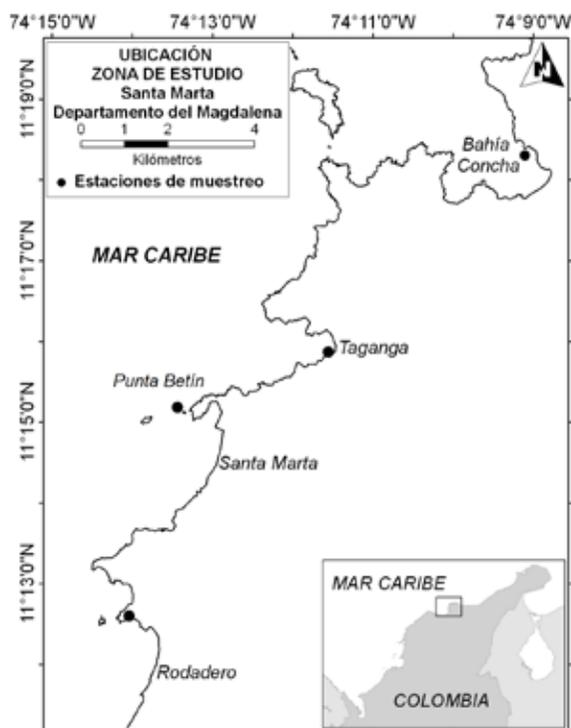


Figura 1. Mapa de Santa Marta con la ubicación de las cuatro estaciones de muestreo.

Diseño muestral

Los muestreos se realizaron entre septiembre y noviembre de 2010, durante el periodo de lluvias para la ciudad de Santa Marta. Con el fin de determinar las tallas ancho (AC), altura (AL) y fenotipo de *N. tessellata* se utilizaron para la identificación las características descritas en Díaz y Puyana (1994). Se llevó a cabo un muestreo por estación utilizando cuadrantes de $0,25 \text{ m}^2$ adyacentes a la línea de un transecto de 8 m perpendicular a la línea de costa ocupando la franja mesolitoral (MSL) y supralitoral (SPL) para un total de 32 cuadrantes (16 para la franja SPL y 16 para la franja MSL) en cada localidad de estudio, durante los periodos de ascenso de marea partiendo de la bajamar (mañana), de acuerdo con los regímenes de mareas, establecidos para el área como mixto principalmente diurno (García et al., 2011). Se tomaron las dimensiones de AC (desde el borde más externo de la concha hasta el lado opuesto) y AL (desde el ápice hasta el borde inferior de la concha) de cada uno de los individuos encontrados en el cuadrante, utilizando un calibrador digital estimando las tallas medias, máximas, mínimas y la densidad por unidad de área de la especie, dejando los individuos en el mismo lugar donde se encontraron. Para el fenotipo se registraron las características de pigmentación de la concha de acuerdo a una categorización establecida en este estudio para la especie.

Las características de pigmentación de *N. tessellata* fueron registradas con base en las siguientes categorías (Figura 2):

1. Completo: Presenta coloración completa (negro y blanco/crema).
2. Parcial: Presenta coloración completa en solo uno de los colores.

Análisis estadístico

La estructura poblacional se obtuvo mediante un diagrama de frecuencias de tallas para la totalidad de individuos registrados en las estaciones y en las franjas de muestreo. Las diferencias para las tallas se contrastaron utilizando intervalos de confianza del 95% ($\alpha = 0,05$) (Underwood, 1997; Ramírez et al., 2005).

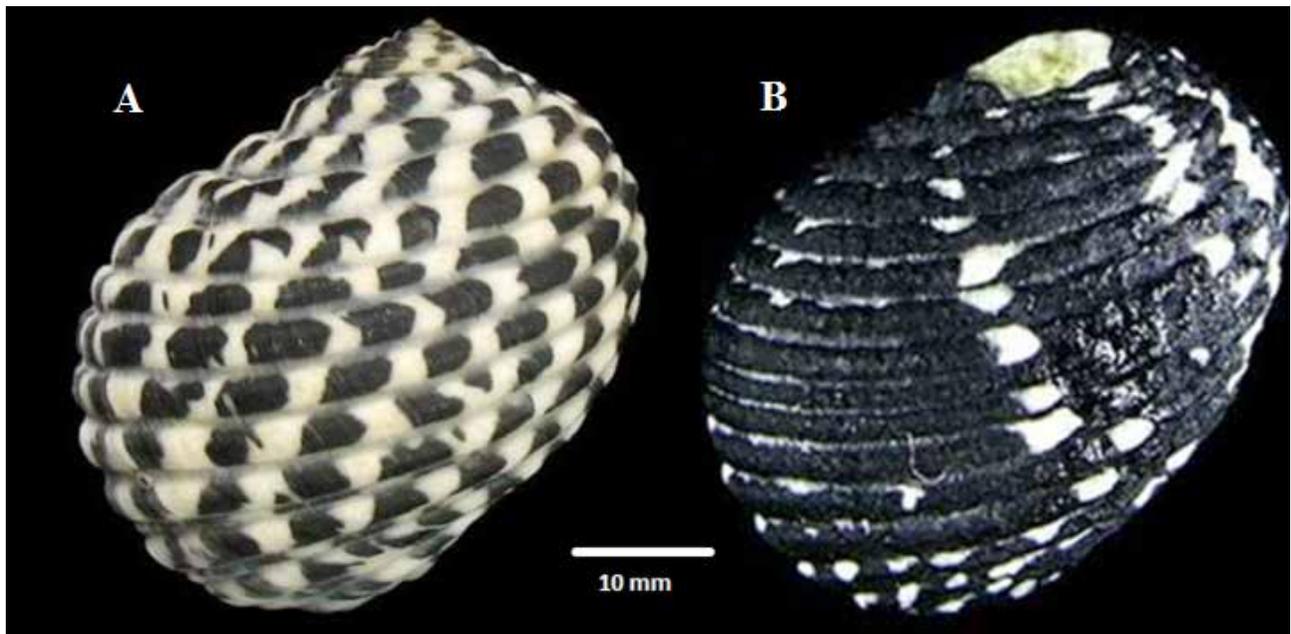


Figura 2. Ejemplar de *Nerita tessellata*. (A) Completo (Let's Talk Seashells! - Foto Marlo F. Krisberg), (B) Parcial (Conchology, ING - Foto Guido T. Poppe)

Tabla 1. Valor Promedio del ancho (mm) y la altura (mm) de *Nerita tessellata* para las franjas intermareales de las estaciones de muestreo. n = tamaño de la muestra. m = media. DS = Desviación Estándar. MSL = Mesolitoral. SPL = Supralitoral

Estaciones	Parámetro de la concha	Franja	n	Media	DS	Max	Min
Bahía Concha	Ancho (mm)	MSL	352	8,33	1,72	12,2	4,4
		SPL	202	7,07	1,70	11,3	2,3
	Alto (mm)	MSL	352	7,11	1,22	10,2	4,1
		SPL	202	5,73	1,29	9,1	1,3
Punta Betín	Ancho (mm)	MSL	219	11,51	1,64	17,2	6,9
		SPL	200	10,03	2,22	14,6	3
	Alto (mm)	MSL	219	9,53	1,46	13,6	3,2
		SPL	200	8,31	1,76	12,2	2,6
Taganga	Ancho (mm)	MSL	229	7,17	1,72	10,6	2,5
		SPL	135	7,27	1,49	10,6	3,9
	Alto (mm)	MSL	229	6,15	1,38	10	1,9
		SPL	135	5,90	1,15	9,3	3,2
Rodadero	Ancho (mm)	MSL	162	8,40	1,66	12,2	4
		SPL	45	8,61	1,50	12,7	5,2
	Alto (mm)	MSL	162	7,29	1,31	11,7	3,8
		SPL	45	6,63	1,14	11,7	5,2
Total			1544				

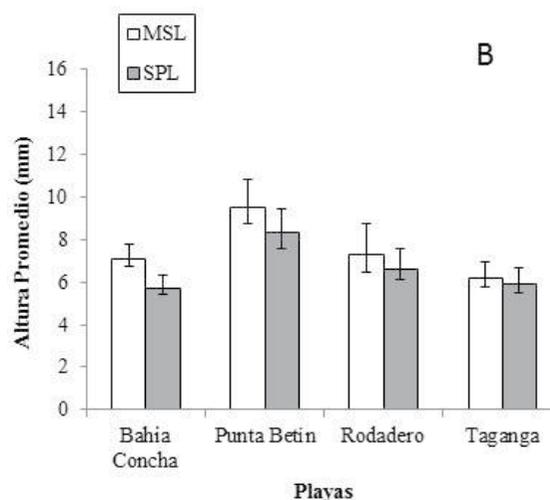
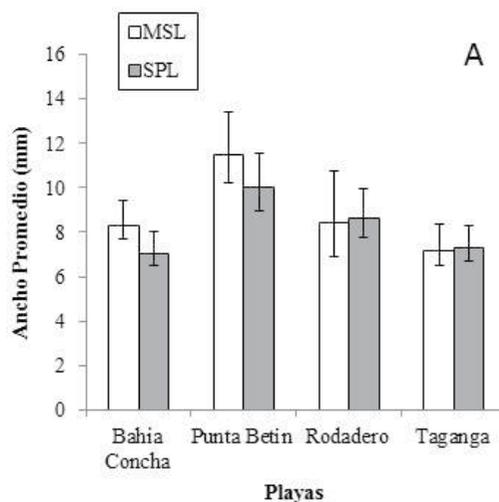
Para determinar si el valor promedio de las tallas de las conchas tiene diferencias en relación a la estación o la zona de estudio se realizaron análisis de varianza de una vía (ANOVA). Se utilizó la prueba de Shapiro-Wilks para determinar la normalidad y se examinó la homocedasticidad de los datos utilizando la prueba estadística de Bartlett (Zar, 2009).

Se realizó un análisis de X^2 con los datos fenotípicos utilizando las frecuencias totales obtenidas para cada carácter en las estaciones. Las pruebas estadísticas se realizaron mediante la ayuda del paquete estadístico R versión 2.13.1 (R Development Core Team, 2011).

RESULTADOS

Se obtuvo un ancho promedio de $8,59 \pm 0,06$ mm (media \pm error estándar) con una talla mínima de 2,3 mm y una máxima de 17,2 mm; una altura promedio de $7,18 \pm 0,05$ mm con una talla mínima de 1,3 mm y una máxima de 13,6 mm y una densidad por unidad de área de 48 ind/m² para toda la población (N = 1544) de la especie. El ancho y altura promedio máximo para el MSL fue de 11,51 mm y 9,53 mm, respectivamente, mientras que en el SPL el ancho y altura promedio máximo fue de 10,03 mm y 8,31 mm (Tabla 1). El ancho y la altura promedio mostraron ser mayores en el MSL que en el SPL. Los intervalos de confianza obtenidos mostraron similitud entre el MSL y SPL en el ancho y altura promedio en las estaciones El Rodadero y Taganga, aunque presentaron un ancho promedio mayor en el SPL que en el MSL, mientras que las estaciones Bahía Concha y Punta Betín muestran diferencias entre sus franjas, presentando un ancho promedio del MSL superior al SPL (Figura 3).

La distribución de tallas para el ancho en la estación Taganga mostró las dimensiones más pequeñas, de 2,5 a 10,6 mm ($\bar{X} = 7,21 \pm 0,08$ mm), mientras que Punta Betín mostró las tallas más altas con un intervalo de 3,0 a 17,2 mm ($\bar{X} = 10,80 \pm 0,10$ mm) (Figura 4). Las estaciones Taganga y Punta Betín también presentaron los menores y mayores valores para las tallas de altura, siendo de 1,9 a 10 mm ($\bar{X} = 6,06 \pm 0,07$ mm) y de 2,6 a 13,6 mm ($\bar{X} = 8,95 \pm 0,08$ mm), respectivamente (Figura 4). Se encontraron diferencias significativas del ancho entre todas las estaciones (ANOVA: F (3,1540) = 303,65. $P < 0,05$) y entre las franjas (ANOVA: F (1,1542) = 19,98. $P < 0,05$), al igual que se encontraron diferencias significativas en las tallas de altura entre todas las estaciones (ANOVA: F (3,1540) = 301,146. $P < 0,05$) y entre las franjas (ANOVA: F (1,1542) = 60,42. $P < 0,05$).



MSL = Mesolitoral, SPL = Supralitoral

Figura 3. Tallas medias ($\bar{X} \pm EE$) para altura (A) y el ancho (B) la de *Nerita tessellata* para las franjas intermareales de cada estación mostrando las diferencias de cada media entre localidades (IC 95%), N = 1544.

La variabilidad fenotípica de la especie evidenció una tendencia a presentar mayor porcentaje de individuos con bandeado parcial que completo. El fenotipo parcial es presentado por 69,9% de la población mientras que el fenotipo completo lo presenta 30,1%. La estación Bahía Concha, con un valor porcentual correspondiente a 35,9% del total poblacional, presenta un 31,8% de fenotipo parcial y tan solo 4,1% de fenotipo completo, exhibiendo una marcada diferencia en la distribución

fenotípica respecto a las demás estaciones (Figura 5). El color o bandeo dominante de las conchas fue el negro, mientras que el color blanco en la mayor parte de los casos era escaso o se presentó de forma parchada. En la prueba de X^2 , se encontraron diferencias significativas

a nivel interpoblacional, mostrando que existe una amplia heterogeneidad entre los sitios respecto a los fenotipos, completo y parcial (Tabla 2), evidenciando una asociación entre las estaciones y el fenotipo.

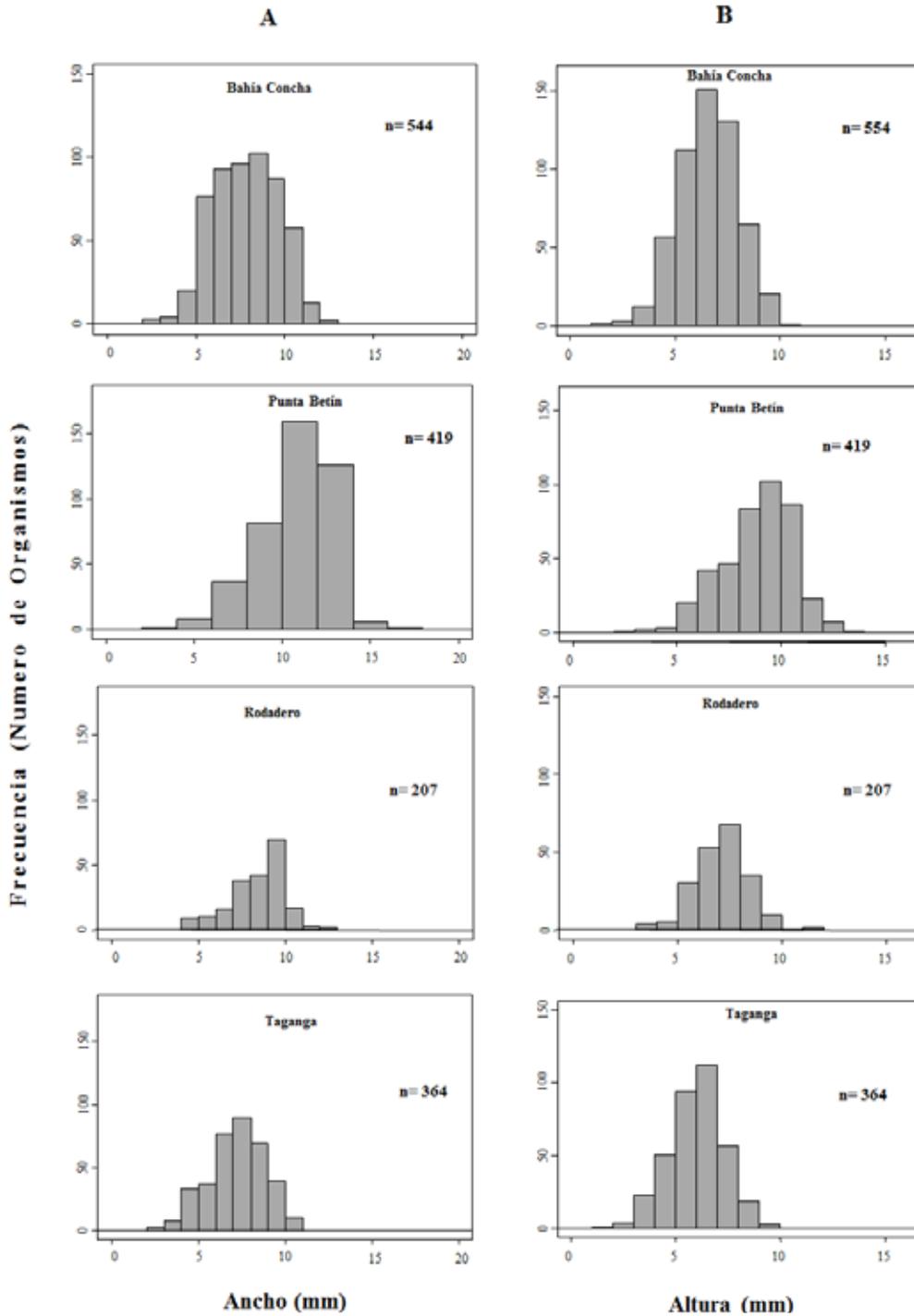
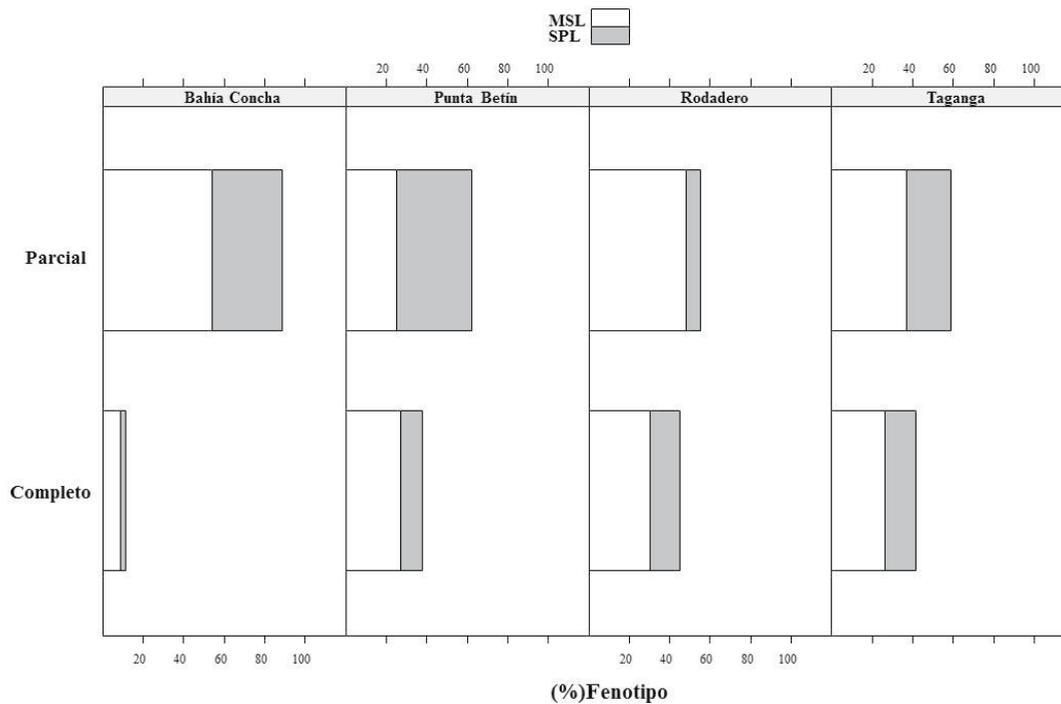


Figura 4. Distribución del ancho (A) y altura (B) (mm) de *Nerita tessellata* en las estaciones de muestreo de la costa Caribe colombiana, Santa Marta.





MSL = Mesolitoral, SPL = Supralitoral

Figura 5. Distribución porcentual fenotípica de *Nerita tessellata* por estación y zona intermareal.

DISCUSIÓN

Los hallazgos para el ancho demostraron que la población de *N. tessellata* registra tamaños muy diferentes respecto a las dimensiones registradas. Bovbjerg (1984) concluyó un tamaño adulto promedio basado en la medida de la concha de mayor dimensión, correspondiente al ancho, presentando una talla promedio de 18,8 mm (N = 120), mientras que para este estudio se obtuvo una talla promedio de ancho de $8,59 \pm 0,06$ mm ($\bar{X} \pm EE$) (N = 1544). Estos contrastes nos indican que no hay que desconocer que las franjas litorales son hábitats de condiciones ampliamente variables y extremas debido a la sinergia de diversos factores físicos a las que son expuestas las especies que interactúan en este ambiente, siendo uno de los más pronunciados gradientes ecológicos (Taylor, 1978; Giraldo et al., 2002; Harley y Helmuth, 2003), además las dimensiones encontradas para este estudio puede que obedezcan a las particularidades de los sitios de recolecta (Stephenson y Stephenson, 1949; Harley y Helmuth, 2003; López-Victoria et al., 2003).

Los resultados obtenidos en estudios previos podrían estar relacionados con tamaños muestrales pequeños, permitiendo que los valores atípicos tuvieran mayor efecto sobre el promedio poblacional obtenido, puesto que de acuerdo con los datos de tallas máximas y mínimas obtenidas en este estudio se puede apreciar que hay organismos con tallas cercanas a las reportadas (Bovbjerg, 1984). Por otra parte, a diferencia del ancho, la altura constituye un aporte nuevo para la especie, ya que los trabajos previos no incluyen esta información; no obstante, en estudios de otras especies como *Notoacmea biradiata* (Reeve) y *Siphonaria gigas* (Sowerby) esta variable también ha sido registrado y analizado (Giraldo-López y Gómez-Schouben, 1999; Giraldo et al., 2002).

Las tallas para las franjas intermareales (MSL y SPL) para *N. tessellata* coincidieron con el gradiente vertical que se ha propuesto para la distribución del tamaño de los individuos que habitan en el litoral rocoso de las franjas intermareales bajas (Vermeij, 1972). Principalmente debido a que el MSL se caracteriza por tener un mayor crecimiento de algas de las que se alimentan

los invertebrados (Ceballos, 2003), identificando para este estudio los individuos más grandes en el MSL que en el SPL. No obstante, no se puede desconocer que los patrones migratorios en respuesta a factores físicos como el estrés térmico, los cambios en las mareas y la pendiente (Bovbjerg, 1984), en combinación con los biológicos, puedan influir en la conformación de este gradiente de tallas. El patrón evidenciado puede estar relacionado a una respuesta poblacional de segregación de tallas en función de la susceptibilidad al desalojo, disponibilidad de alimento, impacto antropogénico o por la densidad de gasterópodos inherente al sitio (Keough et al., 1993; Hobday, 1995; Giraldo et al., 2002; Prowse y Pile, 2005). Estos factores también aplican para las variaciones evidenciadas en cuanto a la estructura poblacional de las estaciones que, aunque no manifiestan diferencias marcadas en cuanto al ámbito típico de tallas, muestran un desplazamiento de la curva normal hacia tallas mayores en Punta Betín, lo

cual podría explicarse por la presencia de reiteradas fertilizaciones que se alternan entre temporadas en el área de Santa Marta. La época de lluvia se caracteriza por recibir periódicamente entrada de nutrientes, por efecto de descargas de aguas continentales (Bernal y Zea, 2000), además la calidad ambiental de la bahía de Santa Marta presenta una fuerte influencia generada por diferentes fuentes terrestres contaminantes, principalmente: las descargas del emisario submarino (650 L/seg), la actividad del puerto, las descargas del río Manzanares (2,1 m³ /seg) y los vertimientos estacionales de aguas de escorrentía (calles 10 y 22), todo esto unido a las obras civiles realizadas en la línea de costa y las actividades turísticas (Ramos-Ortega et al., 2008). Dichas condiciones le imprimen propiedades particulares a toda el área de la bahía que podrían incidir directamente sobre el factor de las tallas en el intermareal rocoso de esta estación.

Tabla 2. Prueba de homogeneidad para las frecuencias de los fenotipos por estación para *Nerita tessellata*

Estaciones	Observados Completo	Esperados Completo	X ²	Observados Parcial	Esperados Parcial	X ²
Bahía Concha	63	166,84585	64,6342751	491	387,1541	27,8544666
Punta Betín	158	126,18847	8,01953967	261	292,8115	3,45605119
Rodadero	93	62,34132	15,0775547	114	144,6587	6,49774874
Taganga	151	109,62435	15,6164612	213	254,3756	6,72997047
Chi cuadrado calculado (observado)	Valor critico de Chi cuadrado (esperado)					
147,89	7,82					

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado en su totalidad por la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad del Magdalena en el marco de una iniciativa institucional para el apoyo financiero a los semilleros de investigación. Los autores queremos agradecer por el apoyo durante la investigación al Dr. Sigmer Quiroga por su incentivo en la formulación de proyectos de investigación junto con la colaboración técnica y académica en el proyecto. Al Biólogo Marino Luis Duarte por su contribución para realizar el abordaje estadístico de los resultados y sus valiosos consejos para la construcción de este artículo.

BIBLIOGRAFÍA

- Almanza, L., F. Bolívar, S. Borrero, I. Caiafa, K. de las Salas, M.G. Luque y J.C. Valdelamar. 2004. Estudio preliminar de la comunidad macrobentónica del mesolitoral rocoso de Bahía Concha (Parque Nacional Natural Tayrona, Magdalena, Colombia) en agosto de 2002. Acta Biológica Colombiana 9(1): 3-9.
- Bandel, K. 2008. Operculum shape and construction of some fossil Neritimorpha (Gastropoda) compared to those of modern species of the subclass. Vita Malacologica 7: 21-38.
- Bandel, K. y E. Wedler. 1987. Hydroid, amphineuran and gastropod zonation in the littoral of the Caribbean Sea,



- Colombia. *Senckenbergiana maritima*. Frankfurt/Main 19(1): 1-129.
- Batista-Morales, A. 2009. Estado de los litorales rocosos. pp 125-156. En: INVEMAR (Ed.), Informe del Estado de los Ambientes y Recursos Marinos y Costeros en Colombia: Año 2008. Santa Marta. 244 p.
- Bernal, A. y S. Zea. 2000. Estructura de la comunidad de zooplancton en condiciones de descarga continental y de afloramiento costero en Santa Marta, Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 29 (1): 3-26.
- Bovbjerg, R.V. 1984. Habitat selection in two intertidal snails, genus *Nerita*. *Bulletin of Marine Science* 34(2): 185-186.
- Brattström, H. 1980. Rocky-Shore zonation in the Santa Marta area, Colombia. *Sarsia* 65(3): 163-226.
- Brookes, J.I. y R.E. Rochette. 2007. Mechanism of a plastic phenotypic response: predator-induced shell thickening in the intertidal gastropod *Littorina obtusata*. *Journal of Evolutionary Biology* 20(3): 1015-1027.
- Ceballos, C. 2003. Estado de las playas en Colombia. pp 149-156. En: Ospina-Salazar, G.H., A. Acero P. (Eds.), Informe del estado de los ambientes y recursos marinos y costeros en Colombia: Año 2002. Invemar, Santa Marta. 292 p.
- Cosel, R.V. 1986. Moluscos de la región de la Ciénaga Grande de Santa Marta (costa del Caribe de Colombia). *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras* 15-16: 79-370.
- Díaz, J.M. y M. Puyana. 1994. Moluscos del Caribe colombiano: un catálogo ilustrado. COLCIENCIAS-Fundación Natura-Invemar. 354 p.
- Etter, R.J. 1988. Physiological stress and color polymorphism in the intertidal snail *Nucella lapillus*. *Evolution* 42(4): 660-680.
- García, F., C. Palacio y U. García. 2011. Constituyentes de marea en la bahía de Santa Marta (Colombia). *DYNA* 167: 142-150.
- Gendron, R.P. 1977. Habitat selection and migratory behaviour of the intertidal gastropod *Littorina littorea* (L.). *Journal of Animal Ecology* 46(1): 79-92.
- Giraldo, A., C. Gómez y E. Rodríguez. 2002. Shell-size variation of *Notoacmea biradiata* (Archaeogastropoda: Acmaeidae) as a response to gastropod density and height in shore in the Colombian Pacific coast. *Ciencias Marinas* 28(3): 237-246.
- Giraldo-López A. y C. Gómez-Schouben. 1999. Variación en la concha de *Siphonaria gigas* (Sowerby, 1825) como respuesta al efecto de la intensidad de las olas. *Ciencias Marinas* 25(2): 213-224.
- Gruneberg, H. 1981. Pseudo-polymorphism in *Nerita polita* (Neritacea, Archaeogastropoda). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* 212(1186): 53.
- Gruneberg, H. 1982. Pseudo-polymorphism in *Clithon oualaniensis*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* 216(1203): 147-157.
- Harley, C.D. y B.S. Helmuth. 2003. Local-and regional-scale effects of wave exposure, thermal stress, and absolute versus effective shore level on patterns of intertidal zonation. *Limnology and Oceanography* 48(4): 1498-1508.
- Hoagland, K.E. 1977. A gastropod color polymorphism: one adaptive strategy of phenotypic variation. *The Biological Bulletin* 152(3): 360-372.
- Hobday, A. 1995. Body-size variation exhibited by an intertidal limpet: influence of wave exposure, tidal height and migratory behavior. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 189(1-2): 29-45.
- Kaufmann, R. y K.J. Götting. 1970. Prosobranchia ausdem Litoral der karibischen Küste Kolumbiens. *Helgoland Marine Research* 21(3): 333-398.
- Keough, M.J., G.P. Quinn y A. King. 1993. Correlations between human collecting and intertidal mollusk populations on rocky shores. *Conservation Biology* 7(2): 378-390.
- López-Victoria, M., J. Cantera, J.M. Díaz, D.M. Rozo y B. Olivia Posada. 2003. Estado de los litorales rocosos en Colombia: Acantilados y playas rocosas. pp 157-167. En: Ospina-Salazar, G.H. y A. Acero P. (Eds.). Informe del estado de los ambientes marinos y costeros en Colombia: año 2002. Cuartas impresores, Medellín. 292 p.
- Matias, M.G., A.J. Underwood y R.A. Coleman. 2007. Interactions of components of habitats alter composition and variability of assemblages. *Journal of Animal Ecology* 76 (5): 986-994.
- Posada-Posada B. y W. Henao-Pineda. 2008. Diagnóstico de la Erosión en la Zona Costera del Caribe Colombiano. INVEMAR, Santa Marta. 124 p.
- Prowse, T.A.A. y A.J. Pile. 2005. Phenotypic homogeneity of two intertidal snails across a wave exposure gradient in South Australia. *Marine Biology Research* 1(3): 176-185.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena.



- Ramírez, R., F. Tuya, P. Sánchez-Jerez, C. Fernández-Gil, O. Bergasa, R.J. Haroun y J.J. Hernández-Brito. 2005. Estructura poblacional y distribución espacial de los moluscos gasterópodos *Osilinus atrata* y *Osilinus sauciatu*s en el intermareal rocoso de las Islas Canarias (Atlántico centro-oriental). *Ciencias Marinas* 31(4): 697-706.
- Ramos-Ortega, L., L. Vidal, S. Vilarly y L. Saavedra-Díaz. 2008. Análisis de la contaminación microbiológica (coliformes totales y fecales) en la bahía de Santa Marta, Caribe colombiano. *Acta Biológica Colombiana* 13(3): 87-98.
- Romero, L. y M. Tokeshi. 2002. Variabilidad fenotípica de *Nodilittorina* en la Reserva de Paracas. *Revista Peruana de Biología* 9(1): 39-48.
- Stephenson, T.A. y A. Stephenson. 1949. The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *The Journal of Ecology* 37(2): 289-305.
- Taylor, J.D. 1978. Zonation of rocky intertidal surfaces. pp 139-148. En: Stoddart, T.R., Johannes, R.E. (Eds.), *Coral reef: research methods*. UNESCO, París. 581 p.
- Tomanek, L. y B. Helmuth. 2002. Physiological ecology of rocky intertidal organisms: a synergy of concepts. *Integrative and Comparative Biology* 42(4): 771-775.
- Trussell, G.C. 1996. Phenotypic plasticity in an intertidal snail: the role of a common crab predator. *Evolution* 50(1): 448-454.
- Trussell, G.C. y L.D. Smith. 2000. Induced defenses in response to an invading crab predator: an explanation of historical and geographic phenotypic change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 97(5): 2123-2127.
- Underwood, A.J. 1997. *Experiments in ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press. United Kingdom. 504 p.
- Vermeij, G.J. 1972. Intraspecific shore-level size gradients in intertidal molluscs. *Ecology* 53(4): 693-700.
- Von Cosel, R. 1986. Moluscos de la región de la Ciénaga Grande de Santa Marta (costa del Caribe de Colombia). *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras* 15-16: 79-370.
- Zar, J.H. 2009. *Biostatistical analysis*, 5th ed. Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey. 960 p.

Fecha de Recepción: 10/04/2012
 Fecha de Aceptación: 12/10/2012

