



# **Efectos de la depredación sobre la epifauna móvil de cuevas submarinas**

Antonio Ignacio García Muñoz



Trabajo de Fin de Grado (Julio 2023)

Tutores: Carlos Navarro Barranco y Free Espinosa Torre

Departamento de Zoología – Universidad de Sevilla

# ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
1.1 Interés y relevancia de cuevas submarinas.....	1
1.2 Lagunas de conocimiento en la ecología de cuevas.....	4
1.3 Importancia de la epifauna asociada en los ecosistemas .....	6
1.4 Objetivos e hipótesis .....	7
<b>2. MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....	7
2.1 Área de estudio.....	7
2.2 Recolección de muestras.....	8
2.3 Procesamiento en el laboratorio .....	10
2.4 Análisis estadístico.....	11
<b>3. RESULTADOS</b> .....	12
3.1 Comunidad de la epifauna móvil.....	12
3.2 Análisis univariantes .....	13
3.3 Análisis multivariantes.....	15
<b>4. DISCUSIÓN</b> .....	20
4.1 Composición de grupos .....	20
4.2 Factor “Zona” .....	21
4.3 Factor “Depredación” .....	23
<b>5. CONCLUSIÓN</b> .....	25
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	26

## RESUMEN

Las cuevas submarinas albergan comunidades de gran valor taxonómico y ecológico, actuando como reservorios de biodiversidad y albergando un alto número de endemismos. Este Trabajo de Fin de Grado, tiene como objeto de estudio la epifauna móvil presente en la cueva de Cerro Gordo. El objetivo principal es analizar los mecanismos de control sobre esta comunidad, centrándose específicamente en la presión e influencia ejercida por la depredación. Para ello se seleccionaron 3 zonas de la cueva, (exterior, semioscura y oscura), y se colocaron unidades artificiales de colonización (UAC) sometidas a distintos niveles de depredación, mediante el uso de cajas de exclusión de depredadores. Esta metodología permite evaluar la influencia de la depredación sobre la abundancia y estructura de las comunidades presentes en dichas UACs a lo largo de la cueva, así como determinar el grado en que los gradientes ambientales provocaban un empobrecimiento de la epifauna al ir profundizando en la cueva. Los resultados obtenidos indicaron que son los factores ambientales intrínsecos de las distintas zonas los que determinan, en mayor medida, la estructura de la comunidad y la abundancia de organismos siendo la depredación una fuerza estructuradora con un rol menos determinante. En este sentido, se observó una clara disminución de las abundancias totales hacia el interior de la cueva, consolidando así la teoría del empobrecimiento como consecuencia del agotamiento trófico en las zonas más internas de estos ambientes.

**Palabras clave:** cuevas submarinas, epifauna móvil, depredación, unidad artificial de colonización (UAC), estructura de la comunidad, agotamiento trófico y gradientes fisicoquímicos

## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1 Interés y relevancia de cuevas submarinas

Las cuevas submarinas han despertado un gran interés entre los investigadores, tanto desde una perspectiva ecológica como taxonómica, puesto que presentan características únicas que influyen en el desarrollo de las comunidades de organismos que las habitan (Navarro-Barranco, 2015). Entre las particularidades ambientales de estos ecosistemas encontramos la existencia de marcados gradientes fisicoquímicos en distancias relativamente cortas, los cuales determinan distintas biocenosis en diferentes zonas de la cueva (Gerovasileiou & Bianchi, 2021).

Uno de los gradientes fisicoquímicos más relevantes está relacionado con la disminución en la intensidad lumínica a lo largo de la cueva, que afecta de manera directa a la producción primaria, al limitar donde se desarrollan los organismos fotosintéticos (Riedl, 1966). El bajo hidrodinamismo también actúa como uno de los gradientes más determinantes, ya que la baja tasa de renovación de agua provoca un alto grado de aislamiento en las zonas más internas (Fichez, 1991). Como resultado de la acción combinada de estos dos factores (baja producción primaria y baja conexión con el medio externo), las cuevas submarinas son ambientes bastante oligotróficos, donde la disponibilidad y distribución de nutrientes se convierten en factores limitantes (Riedl, 1966; Harmelin *et al.*, 1985). Esto genera un claro gradiente biológico, que ha demostrado que tanto la abundancia de organismos como la riqueza de especies tienden a disminuir a medida que nos adentramos en la cueva (Gerovasileiou & Bianchi, 2021).

Este esquema general puede diferir en algunos tipos de cuevas, ya que las condiciones ambientales, la estructura y el funcionamiento de cada cueva submarina depende de muchos factores como la ubicación geográfica, las condiciones ambientales locales, la exposición al mar abierto, la morfología o la batimetría de la cueva (Pouliquen, 1972; Harmelin *et al.*, 1985). De esta forma, podemos encontrar el ejemplo de las cuevas semisumergidas, donde a menudo es el constante movimiento del agua y la acción del oleaje el principal factor limitante en lugar de la escasez y accesibilidad al alimento (Bell, 2002). Otras excepciones implican cuevas que presentan una cobertura biológica del 100% en todo su recorrido gracias a una constante renovación de agua (Harmelin, 1969; Harmelin *et al.*, 1985) o cavidades donde la riqueza de especies aumenta desde el exterior hacia las zona más profundas (Bell, 2002; Gerovasileiou & Voultsiadou, 2016a; Dimarchopoulou *et al.*, 2018). Muchas cuevas submarinas (especialmente en aquellas de formación kárstica) presentan manantiales internos e infiltraciones de agua dulce que, ya sean puntuales o estacionales, provocan una disminución de la salinidad en las zonas internas de las cuevas y una disminución de la comunidad local de organismos (Riedl, 1966; Pouliquen, 1972; Harmelin *et al.*, 1985; Radolović *et al.*, 2015). La sedimentación también desempeña un papel importante, ya que limita la colonización de organismos sésiles en ciertos puntos de la cueva donde se acumula sedimento (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2016a; Gerovasileiou *et al.*, 2017; Sempere-Valverde *et al.*, 2019)

El conjunto de factores mencionados anteriormente (cantidad de luz, disponibilidad de recursos, etc.) contribuye a la formación de diversas biocenosis que varían en su composición y estructura a lo largo del gradiente horizontal de la cueva (Sarà, 1962). En la entrada de la cueva, donde la

luminosidad es mayor, encontramos una comunidad rica y diversa, caracterizada por la dominancia de organismos fotosintéticos que dependen de la luz solar para su supervivencia (Cinelli *et al.*, 1977; Corriero *et al.*, 1997). A medida que nos adentramos en la cueva y disminuye gradualmente la luz, encontramos biocenosis típicas de cuevas semioscuras. En estas zonas más esciáfilas, disminuye drásticamente la abundancia de productores primarios y en su lugar nos encontramos una comunidad bentónica dominada por invertebrados sésiles como gorgonias, anémonas, esponjas y briozoos (Cinelli *et al.*, 1977; Corriero *et al.*, 2000). En las zonas más profundas de la cueva se desarrolla la biocenosis de cuevas oscuras, las cuales están adaptadas a la ausencia de luz, bajo hidrodinamismo, alta estabilidad y escasez de recursos tróficos (Navarro-Barranco, 2015). Por estas razones, estas comunidades a menudo presentan muchas similitudes (en composición y funcionamiento) con las existentes en profundidades abisales. A estas áreas se les conoce como "islas batiales", las cuales son de gran interés ecológico y taxonómico, ya que permiten a los investigadores estudiar de manera accesible organismos que, de otra manera, serían complicados y costosos de investigar. (Navarro-Barranco, 2015). La comunidad de cuevas oscuras suele estar bastante empobrecida y los organismos dominantes son poliquetos, esponjas incrustantes o braquiópodos, así como pequeños moluscos y crustáceos en los fondos blandos (Navarro-Barranco, 2015; Gerovasileiou *et al.*, 2017; Dimarchopoulou *et al.*, 2018). La localización de estas biocenosis de cuevas oscuras dependerá de factores como la topografía y la profundidad de la cueva; a medida que aumentamos la profundidad a la que se encuentra la cueva, estos ambientes abisales los podemos encontrar más próximos a la entrada. Este fenómeno se explica mediante el concepto de "zonas bióticas" (Riedl, 1952; Riedl, 1966). Por lo tanto, solo ciertas cuevas con características ambientales específicas o una gran extensión podrán albergar organismos de tipo abisal en zonas someras (Navarro-Barranco, 2015).

Indudablemente, todas las características mencionadas anteriormente resaltan la fragilidad de estos ecosistemas. La alta estabilidad y el lento desarrollo de muchas de las especies presentes en las zonas más internas de las cuevas hacen necesario incluso décadas para la recuperación de estas comunidades tras cualquier perturbación (Gerovasileiou & Bianchi, 2021). Estas amenazas incluyen tanto impactos naturales (e.j. tormentas) como antropogénicos; el aumento de las temperaturas a nivel global, vertidos, construcción de estructuras costeras o pesca submarina (Harmelin *et al.*, 1985; Giakoumi *et al.*, 2013; Navarro-Barranco, 2015; Rastorgueff *et al.*, 2015; Nepote *et al.*, 2017; Mačić *et al.*, 2018; Sempere-Valverde *et al.*, 2019). También pueden ser relevantes las visitas no reguladas de buceadores inexpertos que puedan ocasionar

daños mecánicos en las comunidades bentónicas sésiles de estructura erecta y frágil, los cuales desempeñan un papel fundamental en el ecosistema como bioconstructores. (Di Franco *et al.*, 2010; Guarnieri *et al.*, 2012). La elevada vulnerabilidad de estos ambientes adquiere una especial relevancia cuando se tiene en cuenta su enorme valor ecológico y económico. Además de todo lo mencionado anteriormente, es importante destacar el papel fundamental que desempeñan las cuevas como reservorios de biodiversidad. Por ejemplo, a pesar de la escasa extensión ocupada por este hábitat en el Mediterráneo, las cuevas submarinas albergan casi el 50% de todas las especies de esponjas presentes en la región, siendo un gran porcentaje de ellas especies endémicas (Gerovasileiou *et al.*, 2012). Además, actúan como áreas de guardería o alevinaje para muchas especies de peces, como es el caso de *Apogon imberbis* (Rastorgueff *et al.*, 2011), y también sirven como refugio durante parte del día y la noche (Gerovasileiou *et al.*, 2012).

Por estos motivos, en Europa se están implementando diversas iniciativas de conservación dirigidas a proteger estos ecosistemas. Un ejemplo destacado es la inclusión de estos ambientes en Directiva Hábitats de la Unión Europea (92/43 EEC). Además, se estima que aproximadamente el 56% de las Áreas Marinas Protegidas en el mar Mediterráneo albergan cuevas submarinas, evidenciando la atención dedicada a su preservación (Rastorgueff *et al.*, 2015). A pesar de los esfuerzos realizados en materia de conservación, todavía se requieren más investigaciones para comprender estos ecosistemas tan complejos y así poder llevar a cabo una adecuada gestión y protección a largo plazo (Navarro-Barranco *et al.*, 2023).

## **1.2 Lagunas de conocimiento en la ecología de cuevas**

Pese al creciente interés y número de estudios llevados a cabo en cuevas submarinas a lo largo de las últimas décadas, aún existen muchos aspectos relacionados con la biodiversidad, el funcionamiento o la respuesta a las perturbaciones en estos ecosistemas que son escasamente conocidos. La mayor parte de los trabajos faunísticos realizados se centran en organismos sésiles y organismos móviles conspicuos (esponjas, cnidarios, peces, crustáceos decápodos etc.) Sin embargo, pocos trabajos se han realizado para caracterizar la fauna de pequeños invertebrados como moluscos, crustáceos peracáridos o meiofauna. De la misma forma, también son muy escasos los datos relativos a las interacciones que se producen y conectan estos diferentes grupos taxonómicos. El análisis de las dinámicas tróficas se convierte, por tanto, en un área de investigación fundamental si se quiere profundizar el entendimiento de estos ecosistemas. Modelos como el de Rastorgueff *et al.* (2015) han intentado teorizar,

teniendo en cuenta una gran cantidad de parámetros, cuáles son los principales eslabones y la magnitud y el sentido de las relaciones que los conectan. Este modelo general considera, como principales fuentes de materia orgánica (MO) en el sistema, la entrada de MO a través de la columna de agua por hidrodinamismo (Zabala *et al.*, 1989; Fichez, 1990; Coma *et al.*, 1997; Rastorgueff *et al.*, 2011), siendo también relevante el papel de grupos migradores como peces o mísidos a la hora de mitigar el agotamiento trófico, refugiándose en la cueva durante el día y alimentándose en el exterior durante la noche (Harmelin *et al.*, 2003; Bussotti & Guidetti, 2009; Rastorgueff *et al.*, 2011; Rastorgueff *et al.*, 2015; Bussotti *et al.*, 2018). Además de estos organismos migradores, otros compartimentos biológicos que establece este modelo incluye filtradores pasivos (ej. Cnidarios) y activos (ascidias, briozoos, esponjas, etc.), organismos carnívoros (peces, decápodos, etc.), detritívoros y omnívoros (pequeños crustáceos, poliquetos errantes o moluscos, entre otros). Este último grupo, compuesto en su mayoría por pequeños invertebrados móviles, constituye uno de los menos conocidos en cuevas submarinas, pero pueden desempeñar un papel muy relevante como asimiladores y transportadores de MO (Coma *et al.*, 1997). Algunos trabajos han profundizado en la ecología trófica de este grupo, poniendo de manifiesto su gran variedad de estrategias tróficas, evitando así el solapamiento de nichos y la competencia interespecífica (Coma *et al.*, 1997; Rastorgueff *et al.*, 2011). La ecología trófica de otro de estos grupos de pequeños invertebrados móviles, los crustáceos anfípodos, fue analizada en la cueva estudiada (Navarro-Barranco *et al.*, 2013). Este trabajo puso de manifiesto los cambios en la ecología trófica de los anfípodos presentes en el sedimento desde las zonas externas a las más internas de la cueva: mientras que en el exterior de la cueva había una clara dominancia de especies detritívoras, las zonas internas de la cueva únicamente estaban habitadas por especies omnívoras o carnívoras. La importancia de estas comunidades (epifauna móvil en sustratos duros, infauna en sustratos blandos) como fuente de alimento para eslabones tróficos superiores ha sido escasamente estudiado. Bussotti *et al.* (2018) analizaron el contenido estomacal de peces cardenal (*Apogon imberbis*) presentes en el interior de la cueva y comprobaron como, aunque los anfípodos constituían un elemento dominante en su dieta, los peces se alimentaban fundamentalmente de especies presentes fuera de las cuevas durante la noche. Son necesarios más estudios para comprobar si este es un comportamiento extrapolable a otras especies depredadoras presentes en el interior de cuevas submarinas.

### 1.3 Importancia de la epifauna asociada en los ecosistemas

Todos estos pequeños invertebrados forman parte de lo que denominamos “epifauna”, un conjunto de organismos de pequeño tamaño (<10mm), tanto móviles como sésiles, presentes sobre sustratos vivos (macroalgas, corales, praderas submarinas etc...) o inertes (rocas, arena o sustratos artificiales) de los ecosistemas marinos bentónicos (Chen *et al.*, 2021). Se caracterizan por su alta tasa de renovación y sus altos niveles de abundancia, contribuyendo de manera significativa a la producción secundaria de los ecosistemas bentónicos y actuando como excelentes colonizadores (Fulton *et al.*, 2019; Taylor, 2019; Chen *et al.*, 2021). Son muchos los grupos que la componen, desde artrópodos, en su mayoría crustáceos, hasta moluscos, poliquetos, equinodermos, platelmintos, nematodos, nemertinos, foraminíferos, cnidarios, poríferos, tunicados y briozoos. (Navarro-Barranco *et al.*, 2014b; Navarro-Barranco *et al.*, 2015; Gerovasileiou *et al.*, 2016; Chen *et al.*, 2021).

Dentro de los ecosistemas acuáticos, la epifauna juega un papel fundamental a la hora de favorecer el flujo de energía, y lo hace mediante interacciones y conexiones tróficas; 1) La epifauna suspensívora actuando a modo de mediadora entre los nutrientes que se encuentran en la columna de agua y los microorganismos que encontramos en el suelo, uniendo así el medio pelágico con el bentos, amplificando los ciclos biogeoquímicos del C y N y 2) A través de su papel como productores secundarios, estableciendo conexiones entre los productores primarios, algas y fitoplancton, y los consumidores de niveles tróficos superiores, como presas de peces teleósteos, crustáceos decápodos o esponjas cladorícidas carnívoras en el caso de las cuevas. (Cowles *et al.*, 2009; Rastorgueff *et al.*, 2011; Taylor, 2019; Chen *et al.*, 2021). Para estimar la importancia de la epifauna como productores secundarios, Taylor (1998) indicó que en arrecifes rocosos submareales el 99% de la productividad secundaria se debía a la epifauna móvil, siendo este compartimento la principal fuente de alimento para la gran mayoría de los peces demersales más productivos.

En el ámbito de las cuevas submarinas son escasos los estudios que analizan este compartimento de la comunidad. Por un lado, tenemos el experimento realizado por Navarro-Barranco *et al.* (2014a) sobre la fauna asociada al hidrozoo *Eudendrium* sp. para poder determinar el efecto que el ambiente cavernícola tiene sobre la estructura de la comunidad y diversidad. También se han realizado estudios sobre los patrones de sucesión y la capacidad de colonización de la epifauna móvil a través del gradiente interno de la cueva en Navarro-Barranco *et al.* (2015). Por otro lado, tenemos estudios como el de Gerovasileiou *et al.* (2016b) que explica el papel

bioingeniero de las esponjas y como estas mantienen la estabilidad de la estructura de la epifauna a lo largo del eje horizontal de las cuevas, incentivando la creación de comunidades complejas en las zonas más internas. Todos estos trabajos han puesto de manifiesto la elevada densidad de organismos y la elevada diversidad de estas comunidades epifaunales en cuevas submarinas y, por tanto, la necesidad de considerar estos grupos a la hora de plantear medidas efectivas de conservación y mitigación de daños en cuevas submarinas. (Navarro-Barranco, 2015).

#### **1.4 Objetivos e hipótesis**

Nuestro objetivo principal sería evaluar la importancia que tiene la presión de depredación sobre la epifauna móvil a lo largo del gradiente horizontal de las cuevas submarinas y así profundizar en los mecanismos tróficos que rigen estos habitats. Esto se realizó mediante un diseño experimental que combina el uso de estructuras para la colonización de fauna asociada en diferentes zonas de una cueva submarina y el uso de cajas de exclusión que evitan la depredación por peces. Se partió de las dos siguientes hipótesis: 1) Existirá un empobrecimiento de la comunidad en las trampas de colonización situadas en las zonas más internas, posiblemente causado por la creciente limitación en la disponibilidad de alimento en las zonas más internas 2) Dado que la abundancia de depredadores es mayor en zonas externas y algunos de las especies carnívoras observadas en cuevas salen a alimentarse durante la noche al exterior, se esperaría menor intensidad de depredación en las zonas internas (lo que resultaría en diferencias menores entre las estructuras expuestas a la depredación y las protegidas por cajas de exclusión de depredadores en zonas internas que externas, de modo que el experimento debería seguir el siguiente esquema en cuanto a las abundancias:

Exclusión (E) > Control (C) = Desnudo (D) en la zona exterior y E=C=D en la zona oscura).

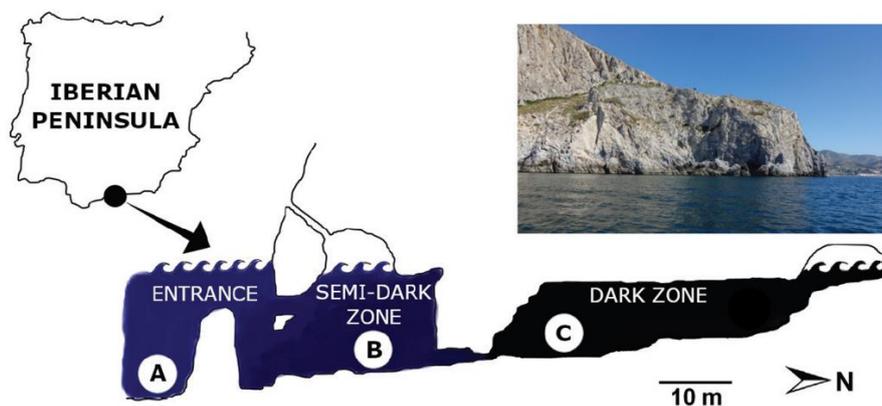
## **2. MATERIAL Y MÉTODOS**

### **2.1 Área de estudio**

Este estudio se llevó a cabo en el Paraje Natural de los Acantilados de Maro-Cerro Gordo, específicamente en la cueva de formación kárstica de Cerro Gordo (33°43'46'' N, 3°45'56'' O), localizada en el sector granadino de dicha zona protegida. Esta región del Mar de Alborán presenta un alto valor ecológico por su elevada biodiversidad y su peculiar composición de especies, resultado del solapamiento de especies propias del Atlántico oriental con endemismos

mediterráneos, así como los frecuentes eventos de upwelling de aguas profundas cargadas en nutrientes en esta región (Coll *et al.*, 2010).

En la entrada de la cueva se alcanza la máxima profundidad (15m), disminuyendo progresivamente a lo largo de sus 100 m de longitud hasta llegar al nivel del mar en la zona más interna. La cueva está dividida en 3 secciones diferenciadas: 1) la sección externa está representada por un fondo arenoso frente a la entrada de la cueva y la pared del acantilado, dominada por especies fotófilas pertenecientes a los géneros *Ericaria*, *Halopteris* o *Asparagopsis*, así como la recién llegada *Rugulopteryx okamurae* (García-Gomez *et al.*, 2020). 2) la sección semioscura, en la cual las especies fotófilas son sustituidas por especies de hidrozoos, esponjas, corales pétreos o briozoos. Esta sección comprende una sala espaciosa de 25 metros de largo y anchura decreciente desde la entrada en forma de arco hasta el estrechamiento que divide la cueva en dos. Algunas especies de invertebrados sésiles abundantes en esta zona son los cnidarios *Astroides calycularis* y *Parazoanthus axinellae* o esponjas como *Chondrosia reniformis* e *Ircinia fasciculata*; 3) la sección oscura consta de una mayor longitud, siendo una zona de oscuridad permanente y con menor hidrodinamismo. Podemos encontrar especies de esponjas incrustantes y poliquetos serpuloides, destacando además la elevada abundancia de braquiópodos como *Novocrania anomala* en las paredes (Navarro-Barranco, 2015; Sempere-Valverde *et al.*, 2019) (Figura 1).



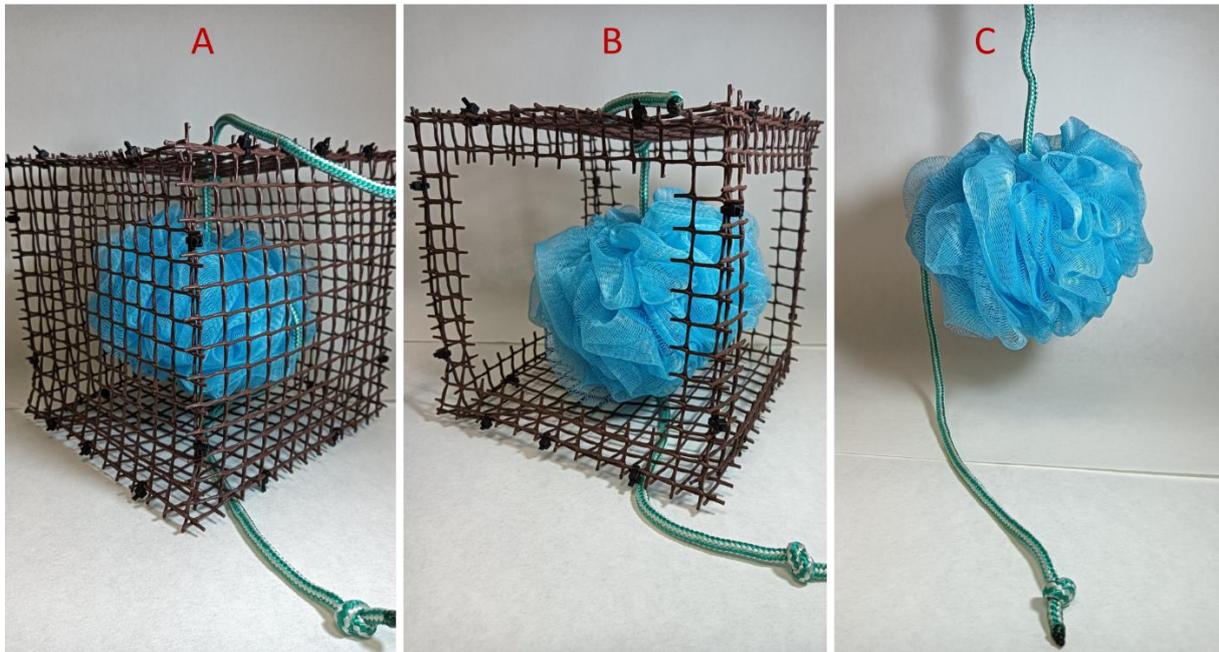
**Fig.1** Localización y secciones longitudinales estudiadas de la cueva de Cerro Gordo. Pino *et al.* (2020), adaptado de Navarro-Barranco (2015). Zona Exterior (A), Zona Semioscura (B), Zona Oscura (C).

## 2.2 Recolección de muestras

Las estructuras de colonización usadas en el estudio consistían en esponjas de malla de plástico plegadas, con un diámetro aproximado de 10 cm y 12 ml de volumen, denominadas Unidades

Artificiales de Colonización (UAC). A pesar de que las estructuras de colonización artificiales no reflejan de manera exacta la fauna asociada que podemos encontrar en sustratos naturales, son varios los estudios que han indicado la fiabilidad de esta metodología a la hora de estudiar y monitorizar la fauna móvil de ecosistemas acuáticos. Además, el uso de estructuras artificiales reduce el nivel de variabilidad entre réplicas al estandarizar y homogeneizar el hábitat colonizable, permitiendo centrarse en factores específicos como el tiempo de colonización o las variables ambientales (Cacabelos *et al.*, 2010; Navarro-Barranco *et al.*, 2015; Ros *et al.*, 2020). Las muestras fueron colocadas entre el 24 y 25 de abril de 2022 y recogidas el 14 de junio de 2022, permaneciendo en la cueva un total de 50 días. Se seleccionaron las 3 zonas de la cueva para el estudio: exterior, semioscura y oscura. En cada una de esas zonas se colocaron un total de 9 UAC. Con objeto de evaluar la intensidad de la depredación sobre la epifauna móvil que colonizaba dichas estructuras, se estableció un tratamiento con 3 diferentes niveles de depredación: (1) Uno de los tratamientos (exclusión) implicaba el aislamiento total de las UAC de depredadores móviles de gran tamaño, lo cual se conseguía mediante cajas con una luz de malla de 1cm<sup>2</sup> y un tamaño de 16x16x16 cm. (2) En el segundo de los tratamientos (desnuda) las UAC se encuentran totalmente expuestas a la depredación. Por último, (3) el tratamiento control consistía en UAC rodeadas por una estructura similar a la descrita en el primer tratamiento, pero con aberturas en las paredes laterales. De esta manera se replicaba el efecto de la caja en cuanto a disminución de la insolación o retención de sedimento sin el efecto de exclusión, para poder tener en cuenta posibles perturbaciones que la caja pueda tener sobre nuestros resultados (Navarro-Barranco *et al.*, 2022b) (Figura 2). Se instalaron tres réplicas de cada uno de estos tratamientos en estructuras de anclaje localizadas en cada uno de los sectores de la cueva (Figura 3).

En el momento de recoger las UAC *in situ*, estas se soltaron de las estructuras de anclaje y se introdujeron en tarros de plástico durante la inmersión. Posteriormente, y ya fuera del agua, se fijaron las muestras con etanol 96% para conservar todos los organismos contenidos en las UAC. Con el fin de facilitar y agilizar el proceso de separación, se llevó a cabo una tinción con rosa de bengala.



**Fig.2** UAC utilizadas y los distintos niveles de exclusión a la depredación; A: Exclusión; B: Control; C: Desnuda.



**Fig.3** Estructura soporte de las muestras.

### **2.3 Procesamiento en el laboratorio**

Una vez en el laboratorio se procedió al lavado de todas las UAC mediante el mismo protocolo estandarizado. Dicho protocolo consistió en tres enjuagues durante 20 segundos en un cubo con agua, vertiendo el contenido a través de un tamiz de 0,5mm de luz de malla. El contenido de las UAC era posteriormente revisado para evitar la pérdida de determinados ejemplares (caprélidos, decápodos de mayor tamaño) con una mayor facilidad para quedar retenidos en las mallas. Los ejemplares eran depositados en bandejas blancas con agua, clasificados a nivel de grandes grupos taxonómicos, contabilizados y finalmente preservados en etanol 70%. Para la

clasificación se hizo uso de unas gafas de aumento y de una lupa binocular cuando fue necesario.

## **2.4 Análisis estadístico**

A partir de la matriz de datos obtenida, se realizaron una serie de análisis estadísticos univariantes y multivariantes. El diseño experimental comprende dos factores fijos organizados jerárquicamente de la siguiente manera: 1. Zona de muestreo, factor fijo con 3 niveles: zona externa de la cueva (Exterior), zona semioscura de la cueva (Semioscura) y Zona oscura de la cueva (Oscura); 2. Depredación, un factor fijo y ortogonal respecto al anterior con 3 niveles: UAC con caja cerrada (Exclusión), UAC con caja semiabierta (Control), y UAC sin caja (Desnuda).

Los análisis univariantes se realizaron sobre la variable abundancia total de organismos (número de individuos por réplica) utilizando el programa GMAV-5 (Underwood *et al.*, 2002). En primer lugar, se realizó un test de Cochran para evaluar si existía homocedasticidad en los datos (homogeneidad de varianzas). Al realizar dicha prueba, se obtuvieron diferencias significativas entre las varianzas ( $P < 0,05$ ), por lo que se llevó a cabo una transformación mediante la raíz cuadrada de los datos para cumplir el requisito de homocedasticidad. Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de 2 factores para poder determinar si existían diferencias significativas en la abundancia total. No se llevó a cabo ninguna prueba de normalidad, ya que ANOVA es un test suficientemente robusto como para trabajar con datos no paramétricos en diseños balanceados (Underwood *et al.*, 2002). Posteriormente, se utilizó un test post-hoc Student Newman Keuls (SNK) para evaluar la existencia de diferencias significativas entre los diferentes niveles de cada factor. Este procedimiento se aplicó solo a aquellos factores que arrojaron resultados estadísticamente significativos en ANOVA.

Los análisis multivariantes se llevaron a cabo con el paquete estadístico PRIMER (Clarke & Warwick, 1994). En primer lugar, se transformó la matriz de datos completa a través de la raíz cuadrada. Esta transformación se realizó con el objetivo de reducir la dispersión entre grupos de muestras (PERMDISP  $P < 0,05$ ), así como incrementar la contribución de aquellos grupos con una abundancia más escasa. Una vez transformados los datos, se calculó la matriz de distancias de Bray-Curtis, resultado de la comparación de réplicas por parejas (Bray & Curtis, 1957). A partir de esta matriz triangular, se realizó un análisis de varianza multivariante permutacional (PERMANOVA) para detectar diferencias significativas en la estructura de la

comunidad siguiendo el mismo diseño experimental mencionado anteriormente. Se realizaron análisis pairwise para detectar dónde se daban exactamente las diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) dentro de cada factor. De esta manera podemos determinar de manera detallada las diferencias en la estructura de la comunidad en ambos factores (zona de muestreo y depredación).

Adicionalmente, a partir de la matriz de similitud de Bray-Curtis se llevó a cabo una técnica de ordenación no métrica (nMDS) combinada con una prueba SIMPROF, lo que nos permitía agrupar réplicas significativamente similares. Este enfoque nos permitió evaluar la estructura de los datos desde dos perspectivas diferentes y obtener una imagen más completa y visual de las relaciones entre las muestras.

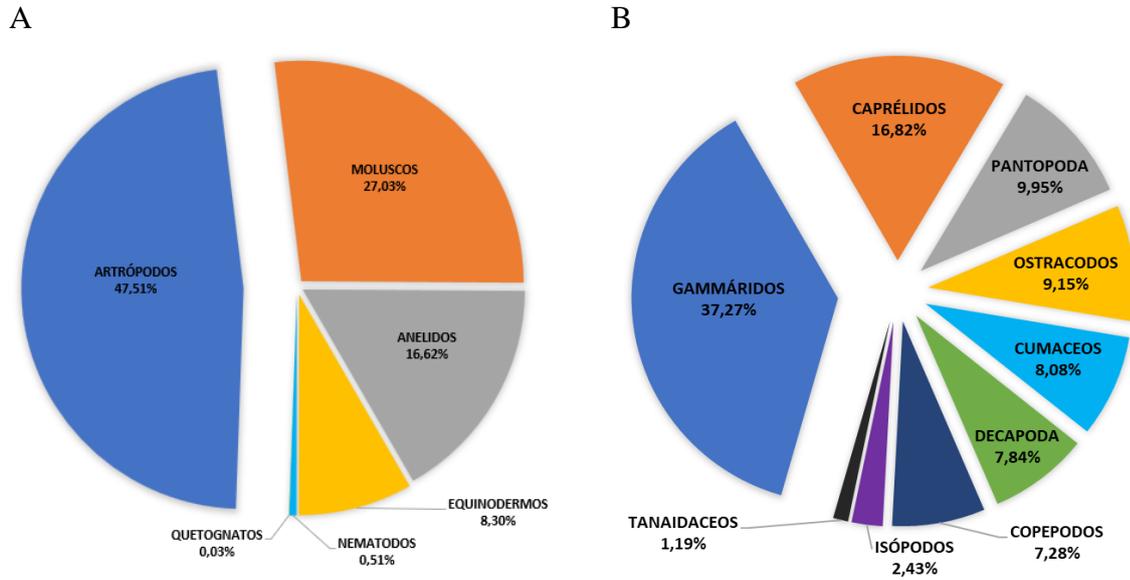
Finalmente, se realizó un análisis SIMPER para identificar las especies que contribuyeron tanto a la similitud como a la disimilitud entre muestras de los factores zona y depredación.

### **3. RESULTADOS**

#### **3.1 Comunidad de la epifauna móvil**

En las 27 réplicas analizadas se encontraron un total de 11359 organismos pertenecientes a la epifauna móvil. Se observó una clara dominancia del filo artrópodos (47,51%), seguido de moluscos (27,03%), anélidos (16,62%), equinodermos (8,30%), nematodos (0,51%) y por último quetognatos con un (0,03%) (Figura.4A).

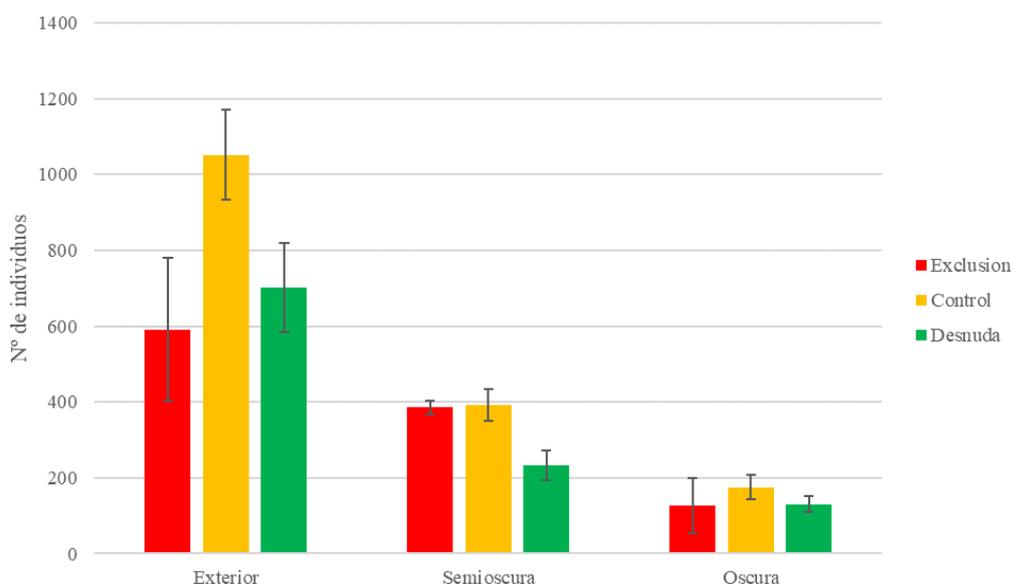
Dentro del filo artrópodos, encontramos por un lado el subfilo quelicerados, con el orden pantópoda (9,95%) como único representante y, por otro lado, el subfilo crustáceos, el cual presentó mayor variedad de taxones. Dentro de crustáceos, el superorden peracáridos fue el más abundante, con dominancia de anfípodos no capreloideos (tradicionalmente denominados gammáridos) (37,27%), seguidos por anfípodos capreloideos (caprélidos) (16,82%), cumáceos (8,08%), isópodos (2,43%) y tanaidáceos (1,19%). También encontramos dentro de crustáceos, el orden Decapoda (7,84%), la clase Ostracoda (9,15%) y la clase Copepoda (7,28%). (Figura.4B)



**Fig.4** Porcentaje de abundancia (individuos totales) de filos (A) y principales taxones de crustáceos (B).

### 3.2 Análisis univariantes

Los resultados del análisis de varianza ANOVA mostraron un efecto significativo de los factores "Zona" y "Depredación" en la abundancia total ( $P < 0,05$ ). De acuerdo con los valores de significación obtenidos (Tabla 1), así como la clara disminución en la abundancia media desde el exterior hacia el interior de la cueva (Figura 5), podemos inferir que la posición en el interior de la cueva es, por encima de la exclusión a la depredación, el factor con mayor relevancia a la hora de determinar la abundancia de ejemplares que colonizan las UAC. Además, la ausencia de significación para la interacción ( $P > 0,05$ ) entre ambos factores, "Zona" y "Depredación", indica la constancia de las diferencias observadas en todos los niveles de cada factor (Tabla.1).



**Fig.5** Media (con error típico incluido) de abundancia total según los factores Zona y Depredación.

El test SNK indicó diferencias muy significativas entre todos los niveles del factor “Zona”: sección exterior, semioscura y oscura ( $P < 0,05$ ). Para el factor “Depredación” solo se observaron diferencias significativas entre el tratamiento control y UAC desnudas ( $P < 0,05$ ) (Tabla.1).

#### ABUNDANCIA TOTAL (N)

FACTOR	g.l	MC	F	P
Zo	2	569,2978	45,16	<b>&lt;0,001</b>
De	2	47,4983	3,77	<b>&lt;0,05</b>
Zo X De	4	18,5594	1,47	0,2520
RES	18	12,6071		
TOT	26	569,2978		
<b>SNK “Zo”</b>	Externa > Semioscura > Oscura			
<b>SNK “De”</b>	Control > Desnuda			

**Tabla.1** Resultados del ANOVA y SNK test de dos factores para los valores de la abundancia total. Los datos de abundancia fueron transformados por la  $\sqrt{x+1}$ . Señalados en negrita los resultados significativos. Zo: Zona; De: Depredación; g.l.: grados de libertad; MC: media cuadrática.

### 3.3 Análisis multivariantes

El análisis PERMANOVA mostró diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) tanto para el factor “Zona” como para el factor “Depredación”, mientras que la interacción entre ambos factores no resultó significativa. (Tabla.2)

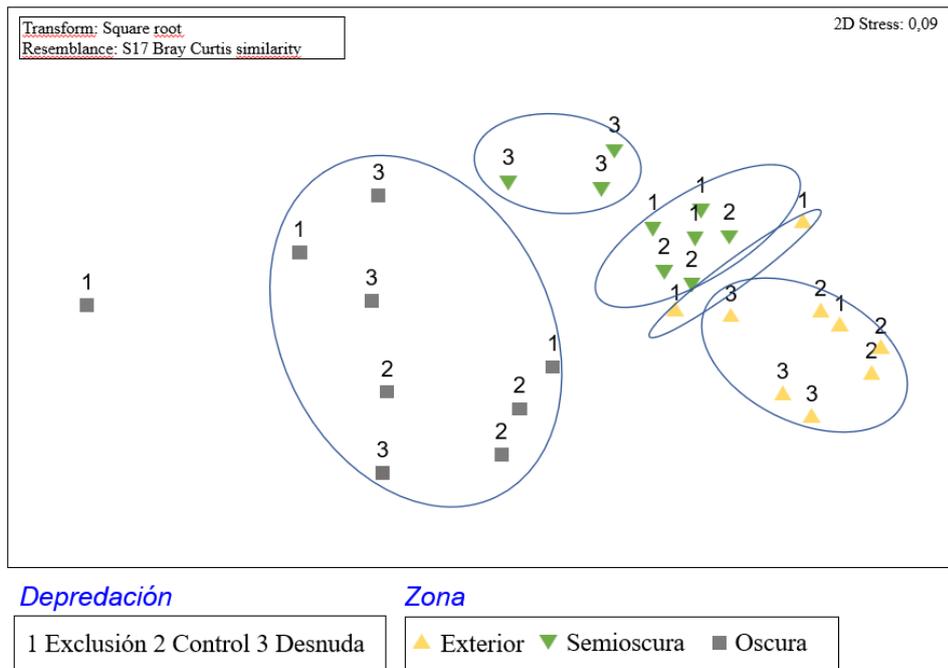
#### ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

FACTOR	g.1	MC	Pseudo-F	P(perm)	Perms
Zo	2	5127,4	17,718	<b>&lt;0,001</b>	9942
De	2	826,51	2,856	<b>&lt;0,01</b>	9934
Zo X De	4	284,66	0,98365	0,4964	9911
RES	18	289,39			
TOT	26				
<b>PAIR-WISE</b> “Zo”	Exterior $\neq$ Semioscura $\neq$ Oscura				
<b>PAIR-WISE</b> “De”	Control $\neq$ Desnudo				

**Tabla.2** Resultados de PERMANOVA y análisis PAIR-WISE con dos factores basados en la comunidad de epifauna móvil de la cueva de Cerro Gordo transformada con la raíz cuadrada de  $x+1$ . Señalados en negrita los resultados significativos. Zo: Zona; De: Depredación; g.l.: grados de libertad; MC: media cuadrática.

Al realizar el análisis pairwise obtuvimos diferencias significativas respecto a la estructura de la comunidad entre todos los niveles del factor “Zona”, mientras que con en el factor “Depredación” solo obtuvimos diferencias significativas entre los niveles “control” y “desnuda”. (Tabla.2)

En consonancia con los resultados obtenidos en el análisis PERMANOVA, la ordenación nMDS muestra un claro efecto del factor “Zona” sobre la estructura de la comunidad. La prueba SIMPROF confirma que existe una agrupación significativa de las réplicas obtenidas en cada uno de los sectores de la cueva, mientras que existe un mayor grado de solapamiento entre réplicas de diferentes niveles del factor “Depredación” (Figura 6).



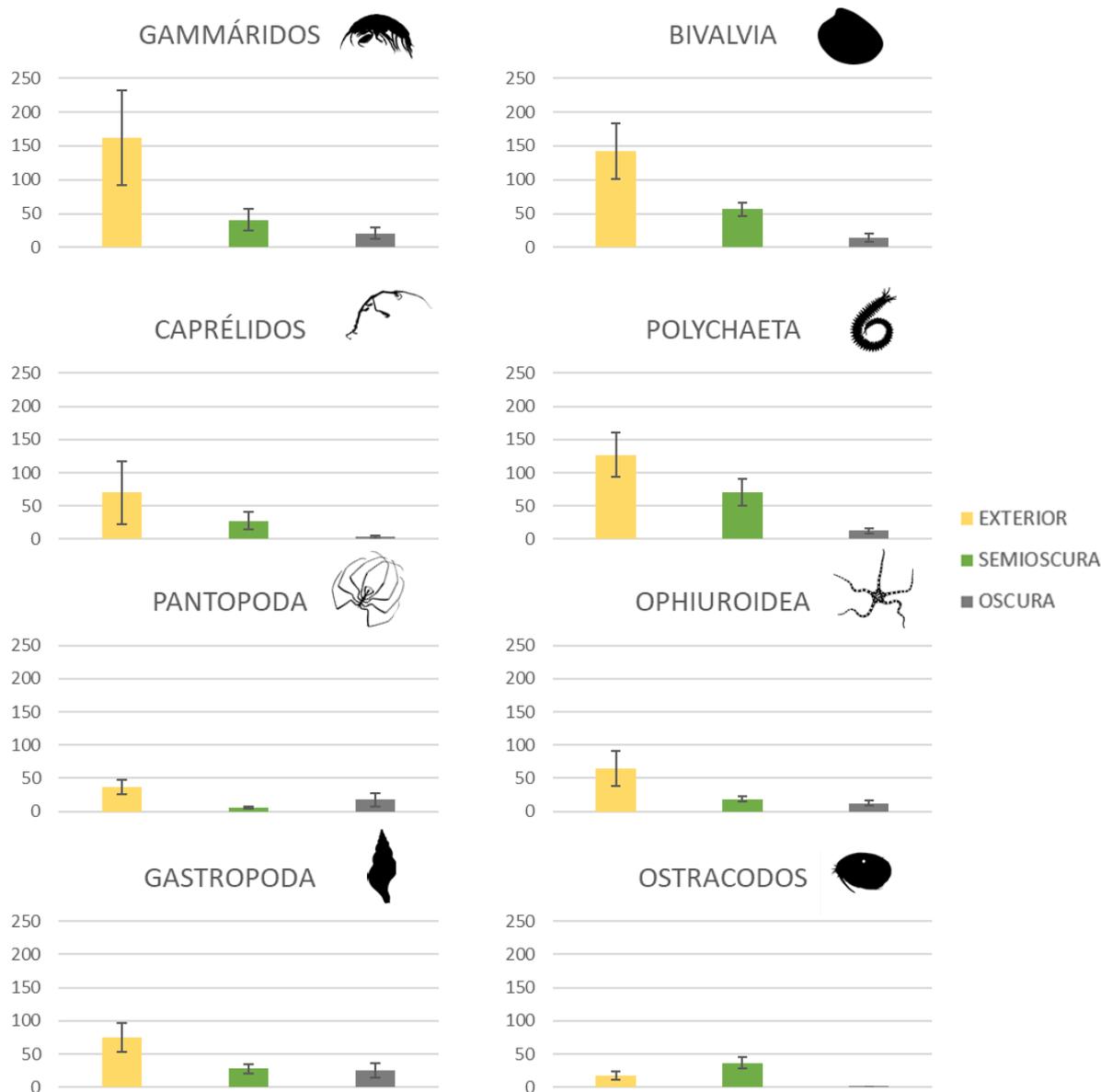
**Fig.6** Ordenación nMDS realizado con la matriz de datos de la abundancia de la comunidad de epifauna móvil de la cueva de Cerro Gordo, transformada con la raíz cuadrada, en base al factor “Zona” y “Depredación”. Los círculos indican aquellas agrupaciones significativas de réplicas de acuerdo con el análisis SIMPROF.

En cuanto a los resultados del análisis SIMPER, en el factor “Zona”, gammáridos, bivalvos, caprélidos y poliquetos fueron los grupos que más contribuyeron a la disimilitud de comunidades entre la zona exterior con las zonas semioscura y oscura, ya que todos presentaron un nítido patrón de disminución de abundancia hacia el interior de la cueva. Por su parte, los ostrácodos fueron los que más contribuyeron a la disimilitud entre las comunidades de la zona semioscura y oscura, al ser muy abundantes en la primera y casi desaparecer en la segunda (Tabla 3).

	FACTOR 'ZONA'			%Contrib 1-2	%Contrib 1-3	%Contrib 2-3
	Ab Exterior	Ab Semioscura	Ab oscura			
GAMMÁRIDOS	<b>162*</b>	41	21	13,17	12,46	6,55
BIVALVOS	142	57	15	9,95	12,61	10,68
CAPRÉLIDOS	70	28	3	9,20	9,75	9,83
POLIQUETOS	127	<b>70*</b>	13	8,37	12,26	12,15
PANTOPODOS	37	34	17	8,30	4,54	4,40
OFIUROIDEOS	65	19	12	8,03	7,23	-
GASTERÓPODOS	75	28	<b>25*</b>	7,63	6,82	5,43
OSTRACODOS	17	37	1	4,83	5,76	14,44

**Tabla.3** Análisis SIMPER de la comunidad de epifauna móvil de la cueva de Cerro Gordo, esta vez con los datos sin transformar, en base al factor “Zona”. Lista de los 8 grupos que más contribuían a la disimilitud entre réplicas. Ab: Abundancia media, %Contrib: Contribución a la disimilitud, \* : Grupo más abundante de la zona

Los resultados por grupo taxonómico reafirman las tendencias que siguen los análisis anteriores, respecto al factor “Zona”: A excepción de algunos grupos como pantópoda (con mayor abundancia en la zona oscura que en la semioscura) u ostrácodos (con su pico de abundancia en la zona semioscura), el resto sigue una tendencia de abundancias decrecientes hacia el interior de la cueva (Figura 7).



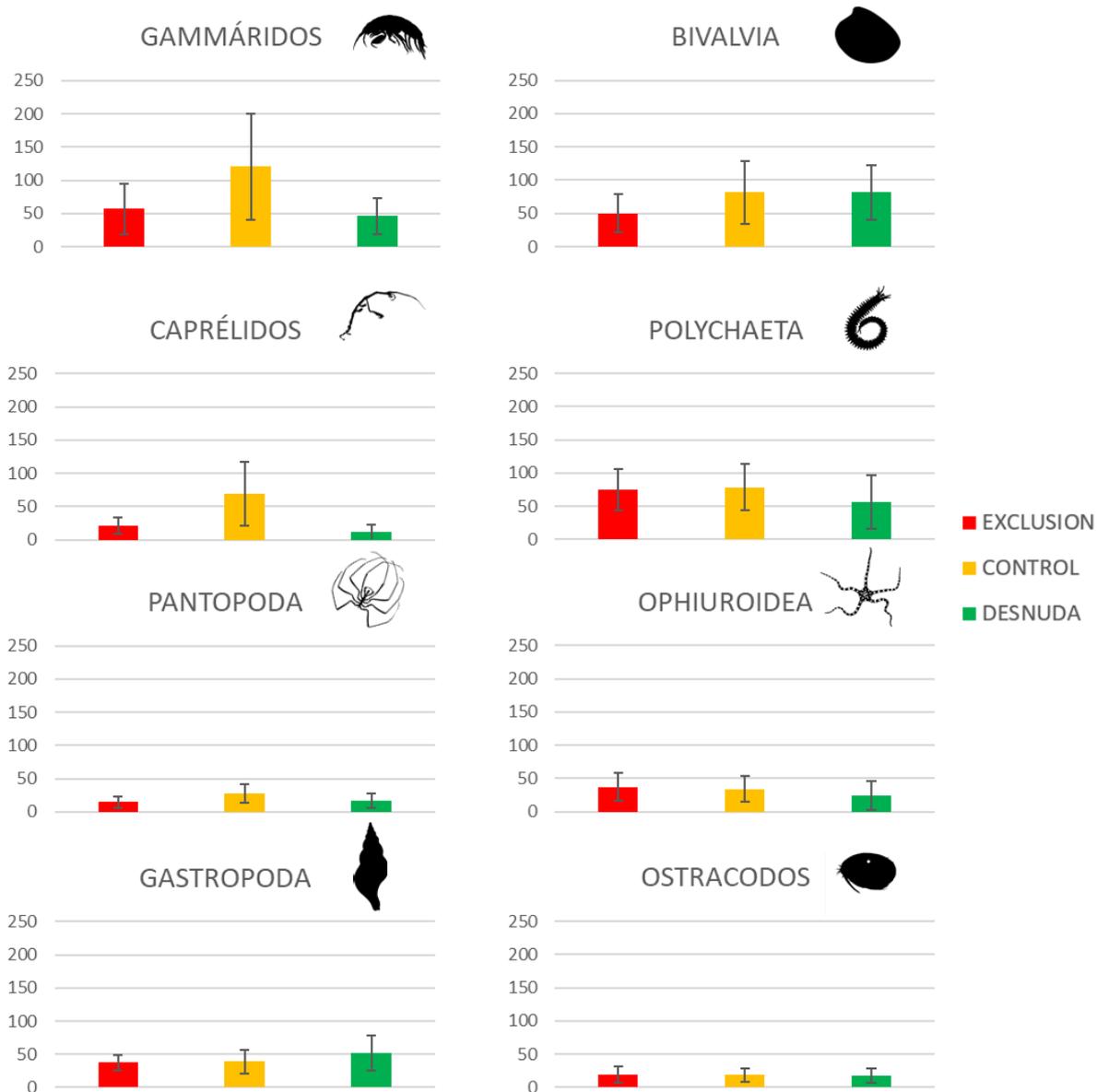
**Fig.7** Gráficas de las abundancias medias de los 10 grupos que más contribuyeron a la disimilitud entre réplicas respecto al factor “Zona”. Eje Y: N° de individuos

En el caso del factor “Depredación”, solo hemos tenido en cuenta la contribución a la disimilitud de la comparación entre los niveles “control” y “desnuda”, ya que son los únicos que presenta diferencias significativas en los análisis pairwise. Observamos que, al igual que ocurre con el factor “Zona”, son los gammáridos, bivalvos, caprélidos y poliquetos los grupos que más contribuyen a la disimilitud entre réplicas, en este caso entre “control” y “desnuda” (Tabla 5), siendo su abundancia generalmente superior en el tratamiento “control”.

	FACTOR 'DEPREDACIÓN'			%Contrib, 2-3
	Ab Exclusión	Ab Control	Ab Desnuda	
CAPRÉLIDOS	21	68	11	11,74
GAMMÁRIDOS	57	<b>121*</b>	46	11,11
BIVALVOS	50	82	<b>82*</b>	10,71
POLIQUETOS	<b>75*</b>	79	56	9,85
GASTERÓPODOS	37	39	52	6,99
OSTRACODOS	19	18	17	6,72
PANTÓPODOS	15	27	17	6,01
OFIUROIDEOS	37	34	24	5,73

**Tabla.5** Análisis SIMPER de la comunidad de epifauna móvil de la cueva de Cerro Gordo, esta vez con los datos sin transformar, en base al factor “Depredación”. Lista de los 8 grupos que más contribuían a la disimilitud entre réplicas. Ab: Abundancia media, %Contrib: Contribución a la disimilitud, \* : Grupo más abundante en distintos tipos de tratamiento a la exclusión

La figura 8 muestra igualmente la mayor abundancia en el tratamiento control con respecto a las cajas “desnudas” en grupos como los caprélidos, gammáridos o poliquetos. Por otro lado, se observa como grupos como las ofiuras o los ostrácodos mantienen una mayor abundancia en el tratamiento de “Exclusión” a la depredación, seguido del control y menor en la muestra “Desnuda”, tal y como cabía esperar en la hipótesis de partida (Figura 8).



**Fig.8** Gráficas de las abundancias medias de los 10 grupos que más contribuyeron a la disimilitud entre réplicas respecto al factor “Depredación”. Eje Y: N° de individuos

## 4. DISCUSIÓN

### 4.1 Composición de grupos

Nuestros resultados muestran una clara dominancia de crustáceos en la comunidad de invertebrados móviles que colonizaron las UAC, siendo dentro de estos, peracáridos los que presentan mayores niveles de abundancia. Además de artrópodos, grupos como moluscos, anélidos y equinodermos fueron también grupos con gran importancia en nuestro estudio. Este patrón se ha observado en diversos estudios llevados a cabo en cuevas submarinas, tanto en la

epifauna asociada a sustratos artificiales (Navarro-Barranco *et al.*, 2015) como a invertebrados sésiles como esponjas (Gerovasileiou *et al.*, 2016b) o hidrozoos como *Eudendrium sp.* (Navarro-Barranco *et al.*, 2014a). Resultados similares se han obtenido al analizar la epifauna móvil asociada a macrófitas (ej. *Asparagopsis spp.*, *Halopteris scoparia*, *Ericaria selaginoides*, *Sphaerococcus coronopifolius*, *Ellisolandia elongata*) en ambientes fotófilos de la Península Ibérica (Guerra-García *et al.*, 2011; Navarro-Barranco *et al.*, 2018, 2022a; Gallardo *et al.*, 2021). Todo esto respalda la idea de que estos cuatro grupos son los principales componentes de la epifauna móvil en los ecosistemas acuáticos, destacando especialmente la marcada predominancia de los artrópodos.

Sin embargo, aunque estos patrones se mantengan relativamente constantes sobre diferentes tipos de sustratos sésiles, otros ambientes existentes tanto dentro como fuera de las cuevas submarinas pueden diferir significativamente en la estructura de la comunidad. Por ejemplo, al considerar la fauna de los sustratos blandos presente en cuevas submarinas, se observa que, en lugar de los artrópodos, son los anélidos poliquetos quienes desempeñan un papel predominante tanto en términos de diversidad de especies como en términos de abundancia (Akoumianaki & Hugues, 2004).

#### **4.2 Factor “Zona”**

El factor "zona" ha demostrado ser el factor con una mayor influencia en nuestro estudio a la hora de determinar la estructura de la comunidad. Tal y como se ha descrito anteriormente, este gradiente espacial conlleva una serie de cambios en los gradientes fisicoquímicos, siendo muchos los trabajos que apuntan al progresivo descenso en la disponibilidad de recursos tróficos como uno de los principales causante de la disminución en los niveles de abundancia, biomasa, biodiversidad y riqueza de especies en las zonas más internas de en las cuevas submarinas (Zabala *et al.*, 1989; Navarro-Barranco, 2015; Gerovasileiou & Bianchi, 2021). El análisis univariante realizado sobre la variable de abundancia total reveló claramente este patrón descendente desde las áreas exteriores hacia las zonas más oscuras y profundas de la cueva (Figura 5, Tabla 1), reforzando el patrón de empobrecimiento biótico observado en trabajos previos.

Esta hipótesis del agotamiento trófico como factor principal que rige el funcionamiento interno de las cuevas fue propuesta por primera vez para explicar los patrones bióticos observados en cuevas cercanas a Marsella (Bianchi *et al.*, 1986; Fichez, 1990; Fichez, 1991). Tanto la

biocenosis de zonas oscuras como semioscuras dependen en casi su totalidad de la MO alóctona que entra y se distribuye a lo largo y ancho de la caverna, ya que la ausencia de luz hace imposible la existencia de productores primarios en estos ambientes. Sin embargo algunas cuevas con fuentes de energía geotermales en su interior, permiten una producción primaria quimioautótrofa, haciendo que la comunidad sea más independiente de esta MO alóctona (Sarà, 1962; Cinelli *et al.*, 1977; Corriero *et al.*, 1997; Navarro-Barranco, 2015). Por otra parte, la reducción del hidrodinamismo en las áreas internas provoca una limitada renovación de las masas de agua y consecuentemente, un suministro muy limitado de MO de esas zonas (Zabala *et al.*, 1989; Navarro-Barranco *et al.*, 2014a; Navarro-Barranco 2015; Gerovasileiou & Bianchi, 2021). Otro factor que contribuyen a la disminución de la MO en las zonas más profundas de la cueva es la abundancia de organismos suspensívoros que se encuentran en las paredes de las áreas más externas de la cueva, los cuales consumen los nutrientes orgánicos reduciendo la disponibilidad de proteínas, carbohidratos y lípidos que llegan a las zonas internas (Gerovasileiou & Bianchi, 2021). De esta forma, en las zonas internas no solo se reduce cantidad de MO disponible, sino que esta es de peor calidad, con una alta relación carbono/nitrógeno, mayor proporción de compuestos complejos, disminución del porcentaje de azúcares y disminución de la relación entre clorofila a y feopigmentos (Cocito *et al.*, 1990; Morri *et al.*, 1994; Bianchi & Morri, 1999; Bianchi *et al.*, 2003). Es de esperar, por tanto, que estas condiciones oligotróficas no solo sean responsables de las limitaciones en el desarrollo de comunidades bentónicas sésiles sino también del empobrecimiento en la epifauna móvil observada en nuestro estudio.

Los análisis multivariantes muestran que no solo existe un empobrecimiento generalizado y progresivo hacia las zonas más internas, sino que además existen variaciones en la abundancia relativa de los diferentes grupos. Por ejemplo, en la comunidad exterior analizada, los grupos más abundantes son gammaridos, bivalvos y poliquetos respectivamente, con gran diferencia respecto al resto de grupos, mientras que en la zona semioscura los poliquetos pasan a ser el grupo dominante seguido de bivalvos y quedando gammaridos relegado al tercer puesto en dominancia de grupos (Tabla 4). Estos cambios en la abundancia total y la abundancia relativa de los diferentes grupos también se observan al comparar la zona oscura y semioscura. Aunque todos los grupos dominantes siguen el esperado patrón de disminución de abundancia a lo largo de la cueva, algunos grupos más minoritarios presentan sus picos de abundancia en zonas internas, como es el caso de los pantopoda en la zona oscura u ostrácodos en la zona semioscura. Hay artículos que muestran como los ostrácodos presentan un comportamiento migratorio,

siendo parte del plancton durante la noche y buscando refugio en sustratos esciáfilos durante el día (Angel *et al.*, 2007; Alldredge *et al.*, 2009). Esto podría explicar su mayor abundancia en la zona semioscura, ya que las UAC situadas en la zona semioscura actuarían como un sustrato de mejor calidad que las situadas en las zonas externas. La baja abundancia en ostrácodos en la zona oscura puede estar relacionada con su inaccesibilidad, ya que la estrecha gatera que separa la zona semioscura de la oscura puede actuar como barrera al desplazamiento de estos organismos.

Por último, en la zona interna de la cueva es destacable la dominancia del grupo de los gasterópodos. A diferencia de otros grupos, los gasterópodos presentaron cambios mínimos en su abundancia al comparar la zona semioscura con la oscura, mostrando una diferencia de tan solo 21 individuos (Tabla 4). Una elevada diversidad de gasterópodos en el interior de la cueva de Cerro-Gordo ya ha sido puesta de manifiesto por Pino *et al.*, (2020), quien reportó la presencia de 90 especies diferentes de gasterópodos en el sedimento de la zona semioscura y 27 en la zona oscura. Estos hallazgos indican la adaptabilidad y persistencia de los gasterópodos en condiciones de baja iluminación y resaltan su importancia en el ecosistema de las cuevas submarinas. Sin embargo, muchas de las especies identificadas por Pino *et al.*, (2020) no establecen poblaciones estables en el interior de la cueva, sino que los ejemplares encontrados son probablemente especímenes (larvas, juveniles o incluso adultos) introducidos al interior de la cueva desde zonas externas. Este fenómeno ocurre no solo con gasterópodos sino también con una gran cantidad de grupos bentónicos, como esponjas, briozoos, etc. (Navarro-Barranco, 2015; Navarro-Barranco *et al.*, 2015; Pino de la torre *et al.*, 2020; Gerovasileiou & Bianchi, 2021).

#### **4.3 Factor “Depredación”**

Nuestra hipótesis inicial planteaba que, en las zonas más internas de la cueva, las diferencias en la comunidad epifaunal presente en las estructuras expuestas y protegidas de la depredación sería menor. Esta hipótesis se fundamentaba en 1) una menor abundancia de peces que actúen como depredadores en las zonas internas de la cueva; 2) El uso por parte de estos peces de las cuevas submarinas como zona de refugio y no como área de alimentación (Bussotti & Guidetti, 2009; Bussotti *et al.*, 2015).

Al observar los resultados obtenidos en el análisis univariante, observamos como la abundancia del tratamiento control fue significativamente superior a la abundancia obtenida en Desnuda

(Figura 5), indicando la influencia de tratamiento (la caja de exclusión) sobre las abundancias de las comunidades y la importancia del uso de controles en los diseños experimentales que permitan valorar la influencia del procedimiento a la hora de analizar e interpretar los resultados obtenidos. (Champan, 1986.) Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas entre el tratamiento Exclusión y los otros dos tratamientos, lo cual puede estar explicado por la elevada variabilidad en los valores obtenidos en las muestras. Esta alta variabilidad a pequeña escala en cuevas submarinas (y la dificultad que ello implica a la hora de establecer patrones significativos) ha sido puesta de manifiesto en trabajos previos en cuevas submarinas, siendo consistente con los hallazgos de varios estudios que han demostrado que las cuevas presentan una gran variabilidad a pequeña escala debido a los fuertes gradientes ambientales que se encuentran en su interior. (Bussotti *et al.*, 2006; Navarro-Barranco, 2015; Navarro-Barranco *et al.*, 2015; Gerovasileiou & Bianchi, 2021). Estos fuertes gradientes ambientales que se encuentran en las cuevas determinan la formación de microhábitats con características muy heterogéneas y comunidades únicas. De hecho, se ha comprobado que la variabilidad y heterogeneidad de fauna sésil entre paredes opuestas dentro de una misma cueva puede ser mayor que entre cuevas diferentes con una morfología similar (Gerovasileiou & Bianchi, 2021).

A la luz de los resultados obtenidos, es importante considerar si el diseño experimental fue adecuado y si existieron factores desconocidos en la caja de exclusión que pudieron haber influido en los resultados relacionados con la depredación. Por ejemplo, es posible que la caja abierta haya actuado de manera similar a la exclusión, bloqueando la depredación, pero al mismo tiempo favoreciendo la entrada de MO, como algas, así como organismos adheridos a ellas, facilitando tanto la colonización como la mayor abundancia de organismos en estas trampas. Estas reflexiones plantean la necesidad de realizar una evaluación más detallada del diseño experimental utilizado y considerar la posibilidad de ajustar o mejorar los métodos en futuros estudios. Aunque el uso de cajas de exclusión para evaluar el impacto de la depredación por peces sobre la epifauna se ha realizado de manera satisfactoria en estudios previos (ej. Sala, 1997; Hindell *et al.*, 2001; Martinetto *et al.*, 2005; Navarro-Barranco *et al.*, 2022a) la aplicabilidad de los métodos de muestreo y estudio puede diferir entre hábitats, requiriéndose aproximaciones diferentes en función de las características ambientales y las comunidades estudiadas. Sin olvidar la posibilidad de que una futura identificación de los organismos encontrados en este estudios a un nivel taxonómica más bajo podría desvelar patrones de depredación algo más selectiva.

Otra explicación plausible para los resultados obtenidos podría ser la ausencia misma de depredación o el limitado efecto que esta pueda tener sobre las estructuras de la epifauna móvil en cuevas. Varios estudios han señalado que el efecto de los depredadores sobre la epifauna es reducida, llegando a consumir únicamente el 20% de la producción total de la epifauna y enfocándose principalmente en los organismos de mayor tamaño que encontramos en ella (Taylor, 1998; Taylor, 2019). Se trataría por tanto de un ejemplo de comunidad estructurada por procesos bottom-up en lugar de top-down. Un ejemplo ilustrativo es el estudio realizado por Navarro-Barranco *et al.*, (2022a), que comparó las estructuras de las poblaciones de anfípodos tanto dentro como fuera de dos Áreas Marinas Protegidas (AMP) en el Mar de Alborán. En este estudio, pese al aumento de la biomasa de peces en el interior de las AMP (y por tanto un esperado aumento en las tasas de depredación) la estructura de la comunidad de anfípodos no mostró cambios sustanciales ni en abundancia ni en riqueza de especies. Sin embargo, otros estudios han demostrado como la presencia de depredadores de gran tamaño (ej. meros) en los ecosistemas sí que ha afectado de manera indirecta a la epifauna, mediante la depredación sobre micro-carnívoros de pequeño tamaño. Al aumentar la densidad de grandes depredadores, las poblaciones de micro-carnívoros disminuyen y eso tendría un efecto positivo sobre la densidad de epifauna.

## 5. CONCLUSIÓN

A la vista de lo obtenido, podemos concluir que: son los cambios ambientales (luz, disponibilidad de nutrientes...) a lo largo del gradiente horizontal de la cueva los principales factores que estructuran la comunidad estudiada. Sin embargo, los resultados respecto al factor “Depredación” no corresponden a los esperados en la hipótesis inicial. Esto podría atribuirse a posibles fallos metodológicos (ej. efectos desconocidos que las cajas de exclusión podrían tener sobre la estructura de la comunidad y la abundancia en las UACs), siendo también plausible que la influencia de la depredación como mecanismo de control sea limitada y que otros factores como la disponibilidad y calidad de los recursos desempeñen un papel más determinante en la abundancia y estructura de la comunidad. Estos hallazgos subrayan la importancia de abordar múltiples variables y considerar diferentes factores en futuras investigaciones para comprender mejor los mecanismos que regulan las interacciones dentro de la comunidad estudiada. Además, se requiere avanzar en aspectos metodológicos y de diseño experimental para obtener resultados más concluyentes y robustos en futuros estudios y poder desarrollar estrategias efectivas de conservación que aseguren la preservación de estos ecosistemas únicos.

## BIBLIOGRAFÍA

**Akoumianaki, I., & Hugues, J. A. (2004).** The distribution of macroinfauna along a Mediterranean submarine cave with sulphur springs. *CBM-Cahiers de Biologie Marine.*, 45(4), 355-364.

**Aldredge, A. L., & King, J. M. (2009).** Near-surface enrichment of zooplankton over a shallow back reef: implications for coral reef food webs. *Coral Reefs*, 28, 895-908.

**Angel, M. V., Blachowiak-Samolyk, K., Drapun, I., & Castillo, R. (2007).** Changes in the composition of planktonic ostracod populations across a range of latitudes in the North-east Atlantic. *Progress in Oceanography*, 73(1), 60-78.

**Bell, J. J. (2002).** The sponge community in a semi-submerged temperate sea cave: Density, diversity and richness. *Marine Ecology*, 23(4), 297-311.

**Bianchi, C. N., Cevasco, M. G., Diviacco, G., & Morri, C. (1986).** Primi risultati di una ricerca ecologica sulla grotta marina di Bergeggi (Savona). *Bollettino dei Musei e degli Istituti di Biologia dell'Università di Genova*, 52, 267-293.

**Bianchi, C. N., & Morri, C. (1999).** Biologia ed ecologia delle grotte sottomarine. *Speleologia marina*, 113-160.

**Bianchi, C. N., Sanfilippo, R., Cicogna, F., Ferrari, G., & Forti, P. (2003).** Grotte marine: cinquant'anni di ricerca in Italia. *Policheti Serpuloidei. Rapallo (Italy): CLEM ONLUS, Ministero dell'Ambiente e della Tutela del Territorio*, 175-185.

**Bray, J. R., & Curtis, J. T. (1957).** An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological monographs*, 27(4), 326-349.

**Bussotti, S., Terlizzi, A., Frascetti, S., Belmonte, G., & Boero, F. (2006).** Spatial and temporal variability of sessile benthos in shallow Mediterranean marine caves. *Marine Ecology Progress Series*, 325, 109-119.

**Bussotti, S., & Guidetti, P. (2009).** Do Mediterranean fish assemblages associated with marine caves and rocky cliffs differ?. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81(1), 65-73.

**Bussotti, S., Di Franco, A., Francour, P., & Guidetti, P. (2015).** Fish assemblages of Mediterranean marine caves. *PloS one*, *10*(4), e0122632.

**Bussotti, S., Di Franco, A., Bianchi, C. N., Chevaldonné, P., Egea, L., Fanelli, E., ... & Guidetti, P. (2018).** Fish mitigate trophic depletion in marine cave ecosystems. *Scientific Reports*, *8*(1), 9193.

**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.

**Clarke K.R., Warwick R. (1994).** Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. *Plymouth Marine Laboratory, Plymouth*, pp.144.

**Chapman, M. G. (1986).** Assessment of some controls in experimental transplants of intertidal gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *103*(1-3), 181-201.

**Chen, Y. Y., Edgar, G. J., & Fox, R. J. (2021).** The nature and ecological significance of epifaunal communities within marine ecosystems. *Oceanography and Marine Biology: an annual review*, *59*, 585-720

**Cinelli, F., Pronzato, R., y Cattaneo-Vietti, R. (1977).** Grotte marine della Liguria occidentale. *Oebalia*, *3*, 133-160.

**Cocito, S., Fanucci, S., Niccolai, I., Morri, C., & Bianchi, C. N. (1990).** Relationships between trophic organization of benthic communities and organic matter content in Tyrrhenian Sea sediments. *Hydrobiologia*, *207*(1), 53-60.

**Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Ben Rais Lasram, F., Aguzzi, J., ... & Voultsiadou, E. (2010).** The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats. *PloS one*, *5*(8), e11842.

**Coma, R., Carola, M., Riera, T., & Zabala, M. (1997).** Horizontal transfer of matter by a cave-dwelling mysid. *Marine Ecology*, *18*(3), 211-226.

**Corriero, G., Scalera Liaci, L., y Sinopoli, M. (1997).** Distribution of sponges along a bathymetric gradient in the Santa Maria di Leuca caves (Mediterranean Sea). *Acta Adriatica*, *38*(1), 83-94

- Corriero, G., Scalera Liaci, L., Sinopoli, M., y Ungaro, N. (2000).** Species composition, distribution and biomass of macrobenthos in the Santa Maria di Leuca caves (Apulia, Ionian Sea). *Marine Ecology*, 21(2), 117-131.
- Cowles, A., Hewitt, J. E., & Taylor, R. B. (2009).** Density, biomass and productivity of small mobile invertebrates in a wide range of coastal habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 384, 175-185.
- Di Franco, A., Ferruzza, G., Baiata, P., Chemello, R., & Milazzo, M. (2010).** Can recreational scuba divers alter natural gross sedimentation rate? A case study from a Mediterranean deep cave. *ICES Journal of Marine Science*, 67(5), 871-874.
- Dimarchopoulou, D., Gerovasileiou, V., & Voultsiadou, E. (2018).** Spatial variability of sessile benthos in a semi-submerged marine cave of a remote Aegean Island (eastern Mediterranean Sea). *Regional Studies in Marine Science*, 17, 102-111.
- Fichez, R. (1990).** Decrease in allochthonous organic inputs in dark submarine caves, connection with lowering in benthic community richness. *Hydrobiologia*, 207, 61-69.
- Fichez, R. (1991).** Suspended particulate organic matter in a Mediterranean submarine cave. *Marine Biology*, 108, 167-174.
- Gallardo, D., Oliva, F., & Ballesteros, M. (2021).** Marine invertebrate epibionts on photophilic seaweeds: importance of algal architecture. *Marine Biodiversity*, 51(1), 16.
- García-Gómez, J. C., Sempere-Valverde, J., González, A. R., Martínez-Chacón, M., Olaya-Ponzone, L., Sánchez-Moyano, E., ... & Megina, C. (2020).** From exotic to invasive in record time: The extreme impact of *Rugulopteryx okamuræ* (Dictyotales, Ochrophyta) in the strait of Gibraltar. *Science of The Total Environment*, 704, 135408.
- Gerovasileiou, V., & Voultsiadou, E. (2012).** Marine caves of the Mediterranean Sea: a sponge biodiversity reservoir within a biodiversity hotspot. *PLoS One*, 7(7), e39873.
- Gerovasileiou, V., & Voultsiadou, E. (2016a).** Sponge diversity gradients in marine caves of the eastern Mediterranean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96(2), 407-416.

**Gerovasileiou, V.,** Chintiroglou, C. C., Konstantinou, D., & Voultsiadou, E. (2016b). Sponges as “living hotels” in Mediterranean marine caves. *Scientia Marina*, 80(3), 279-289.

**Gerovasileiou, V.,** Dimitriadis, C., Arvanitidis, C., & Voultsiadou, E. (2017). Taxonomic and functional surrogates of sessile benthic diversity in Mediterranean marine caves. *PLoS One*, 12(9), e0183707.

**Gerovasileiou, V.,** & Bianchi, C. N. (2021). Mediterranean marine caves. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review*, 59: 1-87.

**Giakoumi, S.,** Sini, M., Gerovasileiou, V., Mazor, T., Beher, J., Possingham, H. P., ... & Katsanevakis, S. (2013). Ecoregion-based conservation planning in the Mediterranean: dealing with large-scale heterogeneity. *PloS one*, 8(10), e76449.

**Guarnieri, G.,** Terlizzi, A., Bevilacqua, S., & Fraschetti, S. (2012). Increasing heterogeneity of sensitive assemblages as a consequence of human impact in submarine caves. *Marine Biology*, 159, 1155-1164.

**Guerra García, J. M.,** Cabezas Rodríguez, M. D. P., Baeza-Rojano Pageo, E., Izquierdo, D., Corzo, J., Ros Clemente, M., ... & Soler Hurtado, M. D. M. (2011). Abundance patterns of macrofauna associated to marine macroalgae along the Iberian Peninsula. *Zoologica Baetica*, 22, 3-17.

**Harmelin, J. G.** (1969). Bryozoaires des grottes sous-marines obscures de la région marseillaise, faunistique et écologie. *Téthys*, 1(3), 793-806.

**Harmelin, J. G.** (1985). Les grottes sous-marines obscures: un milieu extrême et un remarquable biotope refuge. *Téthys*, 11, 214-229.

**Harmelin, J. G.,** Boury-Esnault, N., Fichez, R., Vacelet, J., & Zibrowius, H. (2003). Peuplement de la grotte sous-marine de l’île de Bagaud (Parc National de Port-Cros, France, Méditerranée). *Scientific Reports of the Port-Cros Natural Park*, 19, 117-134.

**Hindell, J. S.,** Jenkins, G. P., & Keough, M. J. (2001). Spatial and temporal variability in the effects of fish predation on macrofauna in relation to habitat complexity and cage effects. *Marine Ecology Progress Series*, 224, 231-250.

- Mačić, V., Đorđević, N., Petović, S., Malovražić, N., & Bajković, M. (2018).** Typology of marine litter in “Papuča”(Slipper) cave (Montenegro, South Adriatic Sea). *Stud. Mar*, 31(2), 38-43.
- Martinetto, P., Iribarne, O., & Palomo, G. (2005).** Effect of fish predation on intertidal benthic fauna is modified by crab bioturbation. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 318(1), 71-84.
- Morri, C., Bianchi, C. N., Degl’Innocenti, F., Diviacco, G., Forti, S., Maccarone, M., ... & Tucci, S. (1994).** Gradienti fisico-chimici e ricoprimento biologico nella Grotta Marina di Bergeggi (Mar Ligure). *Memorie dell’Istituto Italiano di Speleologia*, 6, 85-94.
- Navarro-Barranco, C., Tierno-de-Figueroa, J. M., Guerra-García, J. M., Sánchez-Tocino, L., & García-Gómez, J. C. (2013).** Feeding habits of amphipods (Crustacea: Malacostraca) from shallow soft bottom communities: Comparison between marine caves and open habitats. *Journal of Sea Research*, 78, 1-7.
- Navarro-Barranco, C., Guerra-García, J. M., Sánchez-Tocino, L., & García-Gómez, J. C. (2014a).** Mobile epifaunal community in marine caves in comparison to open habitats. *Aquatic Biology*, 20(2), 101-109.
- Navarro Barranco, C., Guerra García, J. M., Sánchez Tocino, L., & García Gómez, J. C. (2014b).** Amphipods from marine cave sediments of the southern Iberian Peninsula: diversity and ecological distribution. *Scientia Marina*, 78 (3), 415-424.
- Navarro-Barranco, C., Guerra-García, J. M., Sánchez-Tocino, L., Ros, M., Florido, M., & García-Gómez, J. C. (2015).** Colonization and successional patterns of the mobile epifaunal community along an environmental gradient in a marine cave. *Marine Ecology Progress Series*, 521, 105-115.
- Navarro-Barranco, C. (2015).** Faunistic and ecological study of the amphipods inhabiting submarine caves in the southern Iberian Peninsula. *University of Seville, Seville*.
- Navarro-Barranco, C., Florido, M., Ros, M., González-Romero, P., & Guerra-García, J. M. (2018).** Impoverished mobile epifaunal assemblages associated with the invasive macroalga *Asparagopsis taxiformis* in the Mediterranean Sea. *Marine Environmental Research*, 141, 44-52.

- Navarro-Barranco, C., Lanza-Arroyo, P., Gutiérrez-Serrano, J., & Moreira, J. (2022a).** Amphipod assemblages associated with native habitat-forming seaweeds of the Alboran Sea: influence by environmental protection and biogeographical patterns. *Marine and Freshwater Research*, 74(1), 50-64.
- Navarro-Barranco, C., Gribben, P. E., Ledet, J., & Poore, A. G. (2022b).** Habitat-complexity regulates the intensity of facilitation along an environmental stress gradient. *Oikos*, 2022(4), e08818.
- Navarro-Barranco, C., Ambroso, S., Gerovasileiou, V., Gómez-Gras, D., Grinyó, J., Montseny, M., & Santín, A. (2023).** Conservation of dark habitats. In *Coastal Habitat Conservation* (pp. 147-170). Academic Press.
- Nepote, E., Bianchi, C. N., Morri, C., Ferrari, M., & Montefalcone, M. (2017).** Impact of a harbour construction on the benthic community of two shallow marine caves. *Marine pollution bulletin*, 114(1), 35-45.
- Pino de la Torre, L., Navarro Barranco, C., & Gofas, S. (2020).** Malacofauna from soft bottoms in the Cerro Gordo marine cave (Alboran Sea): biodiversity and spatial distribution. *Mediterranean Marine Science*, 21 (3), 684-704.
- Pouliquen, L. (1972).** Les spongiaires des grottes sous-marines de la région de Marseille: écologie et systématique. *Téthys*, 3(4), 717-758.
- Radolović, M., Bakran-Petricioli, T., Petricioli, D., Surić, M., & Perica, D. (2015).** Biological response to geochemical and hydrological processes in a shallow submarine cave. *Mediterranean Marine Science*, 16(2), 305-324.
- Rastorgueff, P. A., Harmelin-Vivien, M., Richard, P., & Chevaldonné, P. (2011).** Feeding strategies and resource partitioning mitigate the effects of oligotrophy for marine cave mysids. *Marine Ecology Progress Series*, 440, 163-176.
- Rastorgueff, P. A., Bellan-Santini, D., Bianchi, C. N., Bussotti, S., Chevaldonné, P., Guidetti, P., ... & Personnic, S. (2015).** An ecosystem-based approach to evaluate the ecological quality of Mediterranean undersea caves. *Ecological Indicators*, 54, 137-152.

**Riedl, R.** (1952). Die Hydroiden des Golfes von Neapel und ihr Anteil an der Fauna unterseeischen Höhlen. *Ergebnisse der österreichischen Tyrrhenia-Expedition*, 591-755.

**Riedl, R.** (1966) Biologie des Meereshohlen. *Paul Parey, Hamburg*, pp 636.

**Ros, M., Navarro-Barranco, C., González-Sánchez, M., Ostalé-Valriberas, E., Cervera-Currado, L., & Guerra-García, J. M.** (2020). Starting the stowaway pathway: the role of dispersal behavior in the invasion success of low-mobile marine species. *Biological Invasions*, 22, 2797-2812.

**Fulton, C. J., Abesamis, R. A., Berkström, C., Depczynski, M., Graham, N. A., Holmes, T. H., ... & Wilson, S. K.** (2019). Form and function of tropical macroalgal reefs in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33(6), 989-999.

**Sala, E., & Boudouresque, C. F.** (1997). The role of fishes in the organization of a Mediterranean sublittoral community.: I: Algal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 212(1), 25-44.

**Sarà, M.** (1962). Ecological observations on benthic communities of the submarine grotto of Capo Palinuro (Salerno). *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 33, 71-105.

**Sempere-Valverde, J., Lorenzo, Á. S., Espinosa, F., Gerovasileiou, V., Sánchez-Tocino, L., & Navarro-Barranco, C.** (2019). Taxonomic and morphological descriptors reveal high benthic temporal variability in a Mediterranean marine submerged cave over a decade. *Hydrobiologia*, 839, 177-194.

**Taylor, R. B.** (1998). Density, biomass and productivity of animals in four subtidal rocky reef habitats: the importance of small mobile invertebrates. *Marine ecology progress series*, 172, 37-51.

**Taylor, R. B.** (2019). Epiflora and epifauna. *Encyclopedia of Ecology*, 3: 375-380.

**Underwood, A. J., Chapman, M. G., & Richards, S. A.** (2002). GMAV-5 for Windows. An analysis of variance programme. *University of Sydney*.

**Zabala, M., Riera, T., Gili, J. M., Barange, M., Lobo, A., & Peñuelas, J.** (1989). Water flow, trophic depletion, and benthic macrofauna impoverishment in a submarine cave from the Western Mediterranean. *Marine Ecology*, 10(3), 271-287.