



Universidad Central de Venezuela

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Departamento de Ecología



ESTRUCTURA Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA COMUNIDAD DE
MACROALGAS BÉNTICAS ASOCIADAS A LA ZONA MESOLITORAL DE LA
PLATAFORMA ROCOSA DE PLAYA CARIBE, CHUSPA, ESTADO MIRANDA.

Trabajo Especial de Grado

**Presentado ante la ilustre Universidad Central de
Venezuela por la Bachiller Marybeth Alejandra Costilla
Díaz, para optar al título de Licenciado en Biología**

Tutores:

Dra. Mayra García

Dra. Estrella Villamizar

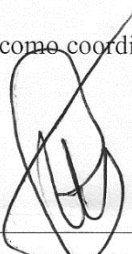
Caracas, Venezuela

Marzo, 2019

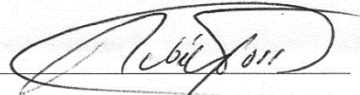
DEL EXAMEN PÚBLICO Y SOLEMNE DEL TRABAJO ESPECIAL

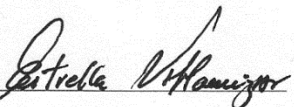
DE GRADO DEL (A) Br. MARYBETH ALEJANDRA COSTILLA DÍAZ

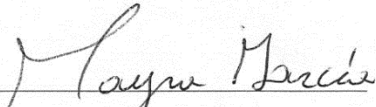
Quienes suscribimos, miembros del jurado evaluador designado por el Consejo de la Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela para examinar el Trabajo Especial de Grado del (la) Br. Marybeth Alenadra Costilla Díaz, C.I: 23607365, titulado “ESTRUCTURA Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA COMUNIDAD DE MACROALGAS BÉNTICAS ASOCIADAS A LA ZONA MESOLITORAL DE LA PLATAFORMA ROCOSA DE PLAYA CARIBE, CHUSPA, ESTADO MIRANDA”, para optar al título de Licenciado (a) en Biología, considerando que dicho trabajo cumple con los requisitos exigidos en los reglamentos respectivos lo consideramos APROBADO. Para dar fe de ello se levanta la presente acta en Caracas, a los 07 días del mes de Marzo del año 2019, dejando constar que la Prof. Estrella Villamizar actuó como coordinadora del jurado examinador.


Prof. Santiago Gómez
C.I. 3852023




Prof. Rubén Torres
C.I. 11.405.173


Prof. Estrella Villamizar
C.I. 5413644
(Tutor - Coordinador)


Prof. Mayra García
C.I. 10583687
(Tutor)

Al mar por ser tan inmenso
y esconder tantos secretos.
A Venezuela por ser mí país,
Aquel que me da todo

AGRADECIMIENTOS

Primero que nada agradecer a mi madre, ella es el apoyo más grande que he tenido en la vida, sin ella no hubiera alcanzado esta meta, a ti balón por ser apoyo y fuerza desde el primer momento te debo los momentos de fortaleza en tiempos de crisis, gracias por el amor y la paciencia a ambos. A Dios por jamás abandonarme, siempre había algo bueno detrás de lo malo y las cosas se dieron en el tiempo adecuado, porque su tiempo es perfecto.

Las muestras de esta Tesis fueron inicialmente procesadas en el Instituto Experimental Jardín Botánico y posteriormente trabajadas en el Laboratorio de Ecosistemas Marinos Costeros, del Instituto de Zoología y Ecología Tropical en la Facultad de Ciencias, UCV.

Agradezco a mis tutoras Mayra y Estrella porque a pesar de la constante lucha contra el tiempo, pudimos vencer, gracias a su guía, su apoyo, su orientación en momentos de crisis, estar en los días buenos y en los no tan buenos, por confiar en mí y ver el esfuerzo. A los dos mejores grupos de investigadores que he podido conocer (mis botánicos del Jardín más hermoso (Profesores Shingo, Audrey, Thalia, Omaira, Neyda), por ustedes es que tiene vida; mis marinos costeros (Profesores Diego, las Ana, Janeth, María Eugenia, a mi Ori y Rub que sufrieron conmigo y aún lo hacen, pronto el éxito de ellos también lo veremos reflejado, quienes están llenos de risas y juegos), se han vuelto familia, ustedes que han sabido aceptarme en las tertulias, colaborar conmigo acompañándome en las salidas de campo u ofreciendo algún tipo de ayuda, sin ustedes tal vez este trabajo no hubiera sido posible tan rápido.

A ustedes profesores que me formaron, en especial a los ecólogos, a Ernesto González, un padre que me enseña tanto día con día, me dieron y continúan dándome ganas de continuar y motivarme, porque aman lo que hacen y yo aprendiendo del mejor ejemplo, amo lo que hago. Hoy en día soy ecólogo a pesar de los duros golpes que me he dado con la estadística y es gracias a ustedes, por mi amor al agua, a la importancia de ese líquido vital, a expandir mi mente y ver más allá de lo que los demás ven.

A mis compañeros y amigos, aquellos que conocí al empezar y que a pesar de los distintos caminos que tomaron aún estuvieron atentos en cada paso que daba, aquellos que conocí de antes y siguen ahí. Entre ellos mis chicos: César (bebé), Carlos (Carlitos), Isaac (el bíblico), David (Dave), los físicos y las mejores amigas que he podido tener: Iara (Iarix), Ina (Wina), Ale (aunque al final de este gran paso, por ti aguanté los trasnochos con tus locuras), Karen por ayudarme a encontrar soluciones, Rosalinda (Rose), Kimberly (Kim) y Emilia (Emi) por estar... Disculpen aquellos a quienes no mencioné, cada uno de ustedes estuvo ahí para mí de alguna forma y eso lo agradezco, mil veces, gracias infinitas.

A ustedes SuJu, por ustedes mis días de procesar muestras fueron más amenos. A tí, Yesung que con tu delicada voz y divertidas caras ayudabas a desestresarme cuando ya no sabía que hacer.

Simplemente gracias por escribir conmigo esta hermosa historia que aún continúa...

ÍNDICE DE CONTENIDO

ÍNDICE DE CONTENIDO	v
ÍNDICE DE FIGURAS	vii
ÍNDICE DE TABLAS	x
1. INTRODUCCIÓN	4
2. ANTECEDENTES	9
3. OBJETIVOS	18
4. MATERIALES Y MÉTODOS	19
<i>a. Área de estudio</i>	19
<i>b. Diseño del muestreo</i>	21
<i>c. Trabajo de laboratorio</i>	27
<i>d. Cálculos y análisis estadísticos</i>	28
5. RESULTADOS	35
<i>a. Composición florística y análisis de diversidad de especies de macroalgas en la plataforma rocosa de Playa Caribe.</i>	35
<i>b. Diversidad de la comunidad de macroalgas</i>	41
<i>c. Distribución espacial de las macroalgas en la plataforma de Playa Caribe. Una aproximación mediante análisis de Ordenación y ANOVA anidado</i>	55
<i>d. Variables ambientales y su efecto en la diversidad de especies</i>	62
6. DISCUSIÓN	69

7. CONCLUSIONES	89
9. RECOMENDACIONES	90
10. REFERENCIAS	91
ANEXOS	107
Anexo I	107
Anexo II	109

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de la ubicación geográfica del área de estudio	25
Figura 2. Plataforma de Playa Caribe (a) cubierta y (b) descubierta.....	26
Figura 3. Zona de rompiente de la plataforma	28
Figura 4. Esquema del diseño de muestreo en la localidad con la ubicación de las dos transectas paralelas y la distancia entre cuadratas a lo largo de toda la plataforma (5 metros) para cobertura (cuadros negros y cuadros azules con amarillo) y biomasa (cuadros azules con amarillo). Las distancias presentadas no se encuentran en escala	29
Figura 5. Esquema del diseño de muestreo en la localidad con la ubicación de cuatro transectas perpendiculares a la costa (P) con ubicación a 10, 20, 40 y 60 metros, cuadratas separadas cada metro para cobertura y biomasa (cuadros azules y cuadros azules con amarillo). Las distancias presentadas no se encuentran en escala	30
Figura 6. Ubicación de una tiza en la plataforma de Playa Caribe en el sector occidental de la zona cercana a la costa.....	32
Figura 7. Método de inclinación, se observa la colocación de las varas y el nivel para determinar el grado de inclinación	33
Figura 8. Algunas de las especies encontradas en la plataforma, mostrando su hábito a. <i>Martensia pavonia</i> , b. <i>Struvea elegans</i>	45
Figura 9. Cobertura promedio (%) de arena, roca, cianobacterias, y de especies de los Phylum Chlorophyta, Ochrophyta y Rhodophyta para las dos transectas paralelas a la costa (a) y para las transectas perpendiculares a la costa (b). Las barras representan la desviación estándar.	48

Figura 10. Frecuencia de aparición (%) utilizando la data de cobertura de macroalgas en las transectas paralelas (a) y en las transectas perpendiculares (b) en Playa Caribe.....	50
Figura 11. Frecuencia de aparición (%) utilizando biomasa de macroalgas en las transectas paralelas (a) y en las transectas perpendiculares (b) en Playa Caribe.....	52
Figura 12. Biomasa seca promedio (g/m ²) de las distintas géneros y especies (a); y complejos de algas (b) obtenidos en el muestreo realizado con transectas paralelas. Las barras representan desviación estándar.	54
Figura 13. Biomasa seca (g/m ²) de las distintas especies y géneros (a) y complejos (b) obtenidos en el muestreo realizado con transectas perpendiculares. Las barras representan la desviación estándar.	55
Figura 14. Especies representativas con alto índice de valor de importancia (IVI), a- <i>Corallina panizoi</i> , b- <i>Ulva chaetomorphoides</i> , c- <i>Melanothamnus ferulaceus</i> , d- <i>Hypnea spinella</i> , filamentosas pardas (e- <i>Sphacelaria tribuloides</i> , f- <i>S. rigidula</i>), g- <i>Centroceras gasparrinii</i>	60
Figura 15. Gráfico de dispersión de muestras, utilizando el índice de Bray-Curtis en RStudio.	62
Figura 16. Gráfico de dispersión de muestras, utilizando el índice de Bray-Curtis en RStudio.	66
Figura 17. Ángulo de inclinación de la plataforma para las 4 transectas perpendiculares evaluadas (gradiente costa-mar afuera).	68
Figura 18. Microrelieve transversal de la plataforma evaluada (<i>costa-mar afuera</i>). Las diferencias de nivel vienen expresadas en metros.....	70
Figura 19. Canal de la plataforma fragmentada, en el lado izquierdo se observa el escalón producto del final de la plataforma	72

Figura 20. Índice de disolución de tizas (g/h) colocadas en tres sectores de la plataforma de Playa Caribe: occidental, central y oriental; y en tres zonas dentro de cada sector: rompiente, intermedio y costa en temporadas de mareas altas (a) y mareas bajas (b)..... 73

Figura 21. Gráfico de dispersión de muestras, se presenta a las variables como vectores que parten del centro y la ubicación de cada especie. 74

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Especies de macroalgas registradas a lo largo de la plataforma en Playa Caribe. Especies marcadas con * representan nuevos registros para el estado Miranda.	43
Tabla I. Continuación... Especies de macroalgas registradas, a lo largo de la plataforma en Playa Caribe. Especies marcadas con * representan nuevos registros para el estado Miranda.	44, 45, 46
Tabla II. Comparación de los valores de riqueza (S), diversidad de Shannon-Wiener (H'), equidad de Pielou (J') y dominancia de Simpson (D) para las transectas evaluadas con ambas variables.	48
Tabla III. Valores de índice de valor de importancia para especies y complejos encontrados en las transectas paralelas. En rojo especies con los valores más altos.	59
Tabla III. Continuación...Valores de índice de valor de importancia para especies y complejos encontrados en las transectas paralelas. En rojo especies con los valores más altos.	60
Tabla IV. Valores de índice de valor de importancia para especies y complejos encontrados en las transectas perpendiculares. En rojo especies con los valores más altos.....	60
Tabla IV. Continuación...Valores de índice de valor de importancia para especies y complejos encontrados en las transectas perpendiculares. En rojo especies con los valores más altos.....	61
Tabla V. Valores obtenidos del análisis de similitud de una vía, realizado en RStudio.....	65
Tabla VI. Valores obtenidos por SIMPER (PAST3).....	65
Tabla VII. Valores obtenidos del PERMANOVA de un diseño anidado con base en los datos de biomasa de las macroalgas.	66

Tabla VIII. Valores obtenidos de p de la prueba de comparación *a posteriori* utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis (RStudio). 69

RESUMEN

Los litorales rocosos son ecosistemas marinos considerados áreas de transición entre el mar y la tierra donde la acción diferencial de las olas y mareas genera una gran heterogeneidad espacio-temporal en la distribución de los organismos presentes. La gran diversidad y abundancia de organismos sésiles (macroalgas, entre otros) anclados al sustrato rocoso de estos ecosistemas resulta indispensable para el funcionamiento ecológico de las zonas costeras. Estos ecosistemas pueden dar información valiosa en materia de interacciones ecológicas, además de su posible papel como indicador de cambio climático y/o efecto antropogénico localizado. Sin embargo, hasta la fecha, en Venezuela se han publicado pocos trabajos que consideren el efecto de gradientes ambientales espaciales, así como las variaciones temporales sobre estas comunidades. Por lo antes mencionado se decidió caracterizar la estructura de la comunidad de macroalgas bénticas de la plataforma rocosa de Playa Caribe, en el estado Miranda, a lo largo de dos posibles gradientes ambientales (este-oeste, costa-mar afuera). Se estimó la cobertura, frecuencia de aparición y biomasa de macroalgas bénticas para así calcular los distintos índices ecológicos (diversidad, riqueza, dominancia y equidad), y se midieron las variables ambientales generales (temperatura, salinidad, pH, conductividad). Se registró un total de 112 especies de macroalgas de los distintos Phyla, 64,30% Rhodophyta, 17,90% Ochrophyta y 17,90% Chlorophyta, distribución porcentual que cumple significativamente el patrón sugerido para zonas tropicales. Del estudio derivaron 24 nuevos registros para el estado. Se obtuvo un alto valor de diversidad ($H' = 2 - 4$) y de equidad ($J' = 0,6 - 0,9$) y un bajo valor de dominancia ($d = 0,02 - 0,1$) utilizando las variables de cobertura y biomasa. Las pruebas ANOSIM y PERMANOVA anidado arrojaron diferencias significativas en la distribución macroalgal, y los Análisis de Coordenadas Principales (ACoP) y de Correspondencia Canónica (CC)

sugirieron que algunas especies se distribuyen por zonas, siendo las corrientes y la pendiente las variables físicas más determinantes en el gradiente ambiental y a una menor escala espacial el microrelieve que provoca una distribución que puede ser en mosaicos o parches. Adicionalmente, se presentaron especies con alto Índice de Valor de Importancia (IVI) como *Corallina panizoi*, *Ulva lactuca*, *Asparagopsis taxiformis* que indican que el ambiente acuático de Playa Caribe presenta un nivel de contaminación moderado.

1. INTRODUCCIÓN

Los litorales rocosos son ecosistemas marinos considerados áreas de transición entre el mar y la tierra, pudiendo presentarse como acantilados, playas con cantos rodados y plataformas rocosas, que condicionan la distribución y composición de los organismos eminentemente marinos (a excepción de los líquenes) que presentan adaptaciones para resistir factores ambientales como: temperatura, acción mecánica de las olas y grado de humectación (Rodríguez, 1959; Sant Velásquez y de Grado, 1997) y en consecuencia son capaces de alcanzar estadios avanzados de sucesión al soportar abrasión y remoción a tasas muy bajas, teniendo más estabilidad (López-Victoria *et al.*, 2004); esto origina que sean ecosistemas de gran diversidad al servir como sustrato de anclaje a organismos sésiles, y proporcionar refugio y alimento a comunidades de invertebrados, peces y mamíferos marinos gracias a su estructura tridimensional (Konar, 2007).

Lubchenco (1980), una de las primeras investigadoras en recopilar información acerca de estos ecosistemas, menciona que la zonación de animales y plantas a lo largo de un gradiente ambiental es un fenómeno aceptado a nivel universal, pero el caso de las costas intermareales rocosas es muy particular, puesto que coincide con el patrón clásico aceptado propuesto por Stephenson y Stephenson (1949), que es un esquema delimitado por los niveles de marea alta y baja. Posteriormente se plantearon modificaciones para áreas tropicales, dando una mayor importancia al factor ambiental oleaje, en vista de que estas áreas presentan cambios muy inferiores en los niveles de marea (Lewis, 1961, 1964).

El esquema tradicional comprende tres franjas principales: supralitoral, mesolitoral e infralitoral, de las cuales destacamos la mesolitoral, zona donde son activas las mareas y se producen emersiones e inmersiones consecutivas. En el período de emersión los organismos que habitan esta zona quedan expuestos a factores atmosféricos menos extremos que los de la zona supralitoral, pero se encuentran sujetos a interacciones interespecíficas como la competencia por espacio, que es un factor biológico importante en la estructuración de las poblaciones de organismos sésiles (Cognetti *et al.*, 2001). En localidades donde la zona mesolitoral es amplia esta suele ser dividida en 2 ó 3 franjas (superior, media e inferior), caracterizándose por un crecimiento considerable de algas de diversos grupos (Díaz-Pulido, 1997; Cognetti *et al.*, 2001; González, 2015).

Poco tiempo después de que el referido patrón de zonación fuese aceptado por la comunidad científica, Connell (1961) demostró, trabajando con fauna, que existen factores que afectan la zonación en litorales rocosos, entre estos, las interacciones biológicas, como depredación o competencia en el límite inferior de la franja vertical, donde estos organismos se desarrollan. Motivado el éxito obtenido por Connell, la búsqueda de una explicación precisa del patrón de distribución ha dado pie a que diversos autores desarrollaran trabajos experimentales controlando algunos factores físicos, a fin de determinar si la dominancia de especies es causada por competencia y herbivoría, entre otros factores bióticos (Dayton, 1975; Hubry, 1975; Schonbeck y Norton, 1978).

Por otro lado, la zonación con algas se interpreta como una función exclusiva de factores físicos: intensidad de luz, calidad de la luz, tiempo de emergencia, tiempo de inmersión, etc., aunque distintos autores sugieren que la competencia y la herbivoría

probablemente afectan a las algas en los límites inferiores, así como también pueden verse afectadas por las discontinuidades en los tiempos de inmersión. En conjunto todos estos factores afectan la comprensión de los autores ante los distintos anchos de nicho de las algas así como el efecto de la zonación a escalas tanto locales como geográficas (Lubchenco, 1980).

A partir de la década de los 80 comenzó la interpretación de la zonación de los organismos de la zona intermareal rocosa en función de la escala espacial de observación. Así, a gran escala, varios autores atribuyeron la disposición de los organismos en franjas a factores como el nivel de las mareas, grado de exposición al oleaje, pendiente, tipo de sustrato, efecto de sombreado, tolerancia fisiológica a la desecación, competencia y depredación (McQuaid y Branch, 1984; Cognetti *et al.*, 2001; Menge y Branch, 2001; González, 2015). Sin embargo, a pequeña escala la distribución espacial de la mayoría de los organismos es agrupada o en parches, lo que se interpreta en función de otra serie de factores bióticos y abióticos como el ciclo de vida de cada especie, periodos reproductivos, dinámica del reclutamiento, depredación, mortalidad y variables hidrográficas (Sousa, 1984; Olabarría y Chapman, 2001).

En este respecto, se ha encontrado que las plataformas rocosas presentan una alta heterogeneidad espacial debido a que se encuentran presentes en ambientes de alta energía donde predominan procesos erosivos, que pueden provocar la presencia de pozas de mareas, generadas por fracturas o separación de secciones de la plataforma (Márquez, 1996). Así como también presentan gran heterogeneidad temporal, inducida por el cambio de las variables fisicoquímicas a lo largo del día, de los meses o del año, que brindan a

especies sésiles, como las algas, un gran número de microambientes susceptibles de ser colonizados, los cuales son habitados diferencialmente por distintas especies o grupos de organismos (Menge y Branch, 2001).

La condición de heterogeneidad espacial mencionada, es expresada en parte en las denominadas “*tidepools*”, pozas o piscinas de mareas, además de canales de marea donde pueden crecer distintos organismos, producto de la formación de fracturas. Según Metaxas y Scheibling (1993) la literatura sobre estas comunidades no se ha revisado y se encuentra dispersa en varios campos de la ecología en la zona rocosa intermareal, biología de peces e historia natural. Cabe mencionar que Underwood (1981) no consideró a las “*tidepools*” parte de la zona intermareal, porque los organismos no emergen cuando la marea es baja, especialmente algas que varían con respecto a las emergidas y afirma que son especies encontradas en niveles más bajos en la costa.

Antes de continuar es imprescindible recordar que las algas son organismos fotosintéticos que habitan tanto en ambientes dulceacuícolas como marinos y que carecen de sistema vascular, variando en tamaño desde pequeños organismos unicelulares, filamentos de algunos milímetros de alto, o formas costrosas muy calcificadas, hasta grandes macrófitos, como las especies del género *Sargassum*, de hasta varios metros de altura en los ecosistemas conocidos como “*kelp forests*” (Collado-Vides y Braga, 1996; Díaz-Pulido, 1997). De las especies marinas, las macroalgas bénticas son aquellas que pueden colonizar el sustrato duro de litorales rocosos y arrecifes coralinos, así también son capaces de crecer sobre sustratos blandos fangoso-arenosos, al desarrollar estructuras de

anclaje muy ramificadas, sobre otras macroalgas y hojas de angiospermas marinas (epifitismo) y asociados a raíces de *Rhizophora mangle* (Littler y Littler, 2000).

Por otro lado, Lindorf *et al.* (2006) destacan la importancia biológica de las algas, ya que son los productores primarios y la base de la trama trófica de los ambientes acuáticos que representan el 70% de la superficie del planeta. Además, las comunidades de macroalgas poseen una alta diversidad y cumplen otras importantes funciones ecológicas tales como contribuir a la consolidación de arrecifes, amortiguar el oleaje en la línea de costa y servir de hábitat y refugio a diversos organismos (Llera y Álvarez, 2007; *cit.* Huapaya, 2017); por otra parte, las algas son de gran importancia económica y antropogénica, ya que, al ser ricas en oligoelementos, se utilizan para la producción de alimentos y productos farmacéuticos, así mismo en la industria para la creación de alginatos, carragenatos y agares, estos últimos generalmente para procesos microbiológicos; y por último, son utilizadas para la producción de biocombustible, fertilizantes, e indicadores biológicos, entre otros (Graham y Wilcox, 2000; *cit.* Huapaya, 2017).

De manera interesante hemos de mencionar que Wynne (2011) realizó una revisión de taxones de algas marinas bénticas, o algas marinas, reconocidas en la zona del Atlántico occidental tropical y subtropical, abarcando el área desde el este de Estados Unidos hasta el sur de Brasil, antes estudiado por Taylor (1960), destacando aproximadamente 1300 especies de macroalgas bénticas. Venezuela destaca en la zona del mar Caribe debido a su alta diversidad en algas marinas con aproximadamente 5000 registros de 660 especies en la actualidad, número que puede ser incrementado con trabajos exhaustivos de estudios de

algas en diversas zonas no exploradas o no actualizadas hasta el momento (Huapaya, 2017; Web Ficoflora Venezuela, 2018).

A pesar de lo anteriormente expuesto, se han realizado en su mayoría trabajos ficoflorísticos en varios estados del país, principalmente en Parques Nacionales, pero son escasos los estudios fico-ecológicos. Regiones como la costa oriental del estado Vargas y parte del estado Miranda, que presentan amplias extensiones de litoral rocoso, con laderas abruptas que generan grandes profundidades cerca de la costa, además de playas con cantos rodados y plataformas rocosas, propicias para el establecimiento de grupos algales, presentan una riqueza elevada que ha sido prácticamente ignorada en cuanto a estudios ecológicos (Ganesan, 1989), además que por otra parte, se puede inferir que estas regiones están sometidas a fuertes impactos antropogénicos, lo que las hace vulnerables a la pérdida de diversidad biológica.

2. ANTECEDENTES

Los estudios en litorales rocosos comenzaron a finales del siglo XIX, al observarse patrones de zonación a lo largo de un gradiente ambiental en las zonas costeras rocosas de Europa y Estados Unidos. Estos lugares fueron evaluados con sumo interés puesto que el difícil acceso, contribuía a evitar perturbaciones humanas que probablemente podrían haber afectado las condiciones naturales de la costa (Lubchenco, 1980). Varios estudios descriptivos aparecieron a comienzos del siglo XX, todos relativos a las características de zonación en estos ambientes, pero sin ninguna discusión acerca de las causas de estos patrones (Benson, 2002).

El interés en conocer las causas de esos patrones condujo a la realización de numerosos estudios en litorales rocosos, comenzando con los trabajos de Dayton (1971) quién demostró los efectos de diversos factores como la competencia, la herbivoría y las perturbaciones pueden determinar la organización de la comunidad, pasando por trabajos como los de Connell (1972), Menge (1976), Lubchenco y Menge (1978), entre otros, que analizaron las interacciones y el desarrollo de las comunidades en la zona intermareal rocosa.

Durante esos años de estudio también fueron realizados trabajos con macroalgas que van desde listas taxonómicas (en su mayoría) hasta interacciones ecológicas en distintos ambientes. En el mar Caribe, uno de los trabajos más importantes que podemos mencionar es el realizado por Taylor (1960) en su obra “Algas Marinas de las Costas Tropicales y Subtropicales de América”, compilación de algas marinas bénticas para las clases Rhodophyceae, Phaeophyceae y Chlorophyceae en la costa que va desde Carolina del Norte hasta el sur de Brasil (Wynne, 1986).

Brattström (1980), por otra parte, evalúa la zonación en una zona costera rocosa de Colombia, haciendo especial énfasis en la necesidad de investigar más acerca de la cobertura de algas y cianobacterias, además de mencionar la zonación presente en la costa del Caribe y compararla con la obtenida en sus estudios, afirmando que el tipo de roca, la heterogeneidad y la vasta composición de algas y animales varían de norte a sur y de este a oeste.

Puede inferirse que en esta época diversos autores trabajaron en las zonas intermareales de litorales rocosos con el fin de determinar las causas (bióticas o abióticas) que generaban el patrón observado de los organismos sésiles que allí se encontraban. A partir de tales estudios, fue sugerido que la zonación de macroalgas, al menos en el límite inferior se ve influenciada principalmente por: (1) tiempo de inmersión, (2) efecto de herbivoría e (3) intensidad de la competencia (Lubchenco, 1980).

Modificando sistemáticamente los factores abióticos y bióticos en un área controlada, Sousa (1984) reporta el estado de sucesión de las algas, en parches donde se removió el mejillón *Mytilus californianus* y expresa que el éxito del reclutamiento está determinado por la abundancia de herbívoros, más que por su entorno físico o el tamaño del parche creado, y que la estructura de la comunidad ocurre en mosaicos al depender de las etapas de reclutamiento.

Posteriormente, Wood (1987) al remover el dosel de *Ecklonia radiata* en cierta zona rocosa costera, demostró que las especies que se encontraban debajo del dosel removido comenzaron a sufrir estrés, probablemente causado por los rayos UV y la radiación, y que a pesar de que la desecación puede indudablemente ser una de las causas de estrés limitante en la abundancia y distribución, existen algunas especies capaces de tolerar 95% de pérdida de agua en sus tejidos (Schonbeck y Norton, 1978).

Si bien los factores abióticos y bióticos juegan un papel importante, Keddy (1989) desarrolla la teoría de diferenciación de nicho que describe a las comunidades intermareales, esta teoría propone que en un gradiente ambiental las especies tienen nichos

inclusivos, integrando la tolerancia fisiológica al estrés y la habilidad de competencia como determinantes de la distribución de los organismos en un área determinada.

Continuando con los experimentos, Chapman y Johnson (1990) mediante trasplantes de distintas especies del género *Fucus*, demostraron las diferencias de organización de las macroalgas en las zonas intermareal y la zona submareal, explicando que la pérdida de biomasa total o parcial de los organismos residentes, se debía a causas extrínsecas (antropogénicas y de causa natural).

En las costas tropicales y subtropicales, particularmente en América se han realizado diferentes estudios con macroalgas bénticas en litorales rocosos, comenzando con el trabajo de Oigman-Pszczol *et al.* (2004) en Brasil, quienes mencionan que las comunidades costeras rocosas son muy extensas y casi exclusivas de las regiones al sur del país y que las comunidades del bentos asociadas a sustratos duros en el Atlántico suroeste tropical es poco conocida.

En México, Mateo-Cid *et al.* (2006) por su parte reportan una alta diversidad en sitios dominados por agregados rocosos y pozas intermareales, mencionando que estos lugares son adecuados para el desarrollo de la flora marina. Por otro lado, en Cuba los trabajos de Capote *et al.* (2009, 2012) evaluaron variaciones temporales y espaciales del mesolitoral rocoso en la plataforma suroriental de Aguadores-Baconao, señalando la existencia de un bajo número de especies con respecto a otros ecosistemas marinos evaluados en la zona, además de encontrar diferencias significativas en la composición de

especies entre las localidades del litoral rocoso, las cuales fueron atribuidas al microrelieve del sustrato rocoso y a variables fisicoquímicas, así como, a cambios temporales.

Por último, Couto (2009), nuevamente en Brasil, menciona que existe un alto endemismo de macroalgas en las costas brasileñas, aún ante la falta registro de información en las regiones del norte y noreste. Aunque diversas, se consideran menos variadas que sus homólogas en otras regiones tropicales.

En 2009, Masi *et al.* (2009a) sugirieron mediante resultados cualitativos y cuantitativos obtenidos para playa de São Tomé en la costa norte de Río de Janeiro, Brasil, un patrón de bandas en la zona intermareal, con cuatro zonas: la franja litoral, zona eulitoral superior, zona eulitoral inferior y la franja sublitoral, además atribuyeron la variabilidad horizontal encontrada a la alta irregularidad topográfica y el efecto que refleja las distintas intensidades de acción de las olas; un año más tarde, los mismos autores expresan que las zonas intermareales están influenciadas por las condiciones ambientales naturales y por factores antropogénicos que ocasionan diversas variaciones, siendo muy importante conocer y entender tales influencias y factores en pro de la determinación del efecto del cambio climático (Masi *et al.*, 2009b).

Impulsados por la ausencia de estudios previos, Zamprogno *et al.* (2012) concluyeron que este vacío de conocimiento impide la verificación de impactos adversos que pueda tener una especie exótica sobre la comunidad nativa, así como es necesario tal conocimiento previo para reconocer perturbaciones y respuestas ante el cambio climático.

Así mismo, demostraron que existe una variabilidad entre áreas debido a una diferencia entre la extensión de la exposición de las olas y la pendiente de la costa.

Más recientemente Fenberg *et al.* (2014) utilizaron el análisis estadístico *random forest* para probar la importancia de 29 variables y el orden de importancia de las mismas para predecir la estructura del conjunto de datos. Por otro lado, Salgado y Peña (2016) encontraron una alta diversidad de algas asociadas a zonas intermareales rocosas, lo que relacionaron a la poca influencia de agua dulce continental y su adaptación fisiológica a limitaciones ambientales de luz y nutrientes.

En el caso de Venezuela, los estudios sobre litorales rocosos comenzaron con los trabajos de Rodríguez (1959 y 1963), en la isla de Margarita, estado Nueva Esparta, ambos realizados con el objetivo de analizar la composición y arreglo de las comunidades litorales y sublitorales, y comparar estos con los datos obtenidos de otros registros en América y evaluar las diferencias o semejanzas que existiesen entre áreas similares pero en distintas localidades geográficas.

Posteriormente, González (1977) realizó un estudio fico-ecológico en una región del litoral central (Punta de Tarma) y encontró 75 géneros de macroalgas en total, para los sustratos más importantes. Realizó 7 perfiles y 2 mapas, aportó datos de epifitismo y colonización y determinó la presencia de una zonación de la composición florística asociada a distintas variables fisicoquímicas.

Retomando los estudios con macroalgas y litorales rocosos, Barrios (2011) mencionó que hubo cambios en la ficoflora de Cumaná a lo largo de los años, producto del crecimiento de la ciudad, donde en zonas que eran limpias y se encontraban especies sensibles a la contaminación por aguas servidas, se encontró una abundancia de algas del orden de las Ulvales adaptadas a este tipo de contaminación; además menciona el efecto negativo de la introducción de especies exóticas en cuanto al desplazamiento de las especies nativas y la generación de disturbios ambientales, tal es el caso de *Ulva reticulata*, localizada por primera vez en Cumaná, la cual invadió otras regiones disminuyendo la calidad de las playas.

Pocos años después, Guilarte *et al.* (2013) trabajaron en la bahía de Boca de Río, estado Nueva Esparta y encontraron una composición porcentual que coincide con el patrón Rhodophyta > Chlorophyta > Heterokontophyta (Ochrophyta en la actualidad), típico de ambientes tropicales y subtropicales (Díaz-Piferrer, 1969; *cit.* Guilarte *et al.*, 2013) además de afirmar que la mayoría de especies de macroalgas presentan afinidad por los sustratos rocosos y pedregosos, relacionando la distribución espacio-temporal de las especies (según su cobertura) con los factores físicos.

Con respecto a los antecedentes relativos al área de estudio de esta investigación, tenemos los siguientes. En el estado Miranda, se conocen trabajos como el de Ríos (1972) quien reportó para las localidades de Higuerote y Carenero, 29 nuevas especies de macroalgas en Venezuela, y sugirió realizar estudios exhaustivos de adaptación térmica, considerando que encontró algas con características de zonas templadas en estos ambientes típicamente tropicales.

Así como el autor anterior, Solé y Vera (1997) realizaron un gran reporte de nuevos registros para el estado Miranda (60% del total de especies identificadas en su estudio) y resaltaron la aparición de dos rodofitas: *Kallymenia westii* y *Plocamium brasiliense*, las cuales son indicadoras de procesos de surgencia costera. Las autoras mencionan que “la heterogeneidad y complejidad en la composición vegetal representa un sistema ecológico de importancia, con una variada y abundante flora marina típica de las regiones tropicales”, con observación de un patrón de distribución limitado por variables como intensidad del oleaje y tipo de sustrato.

Años más tarde, en el mismo estado y distintas localidades Ardito y García (2009) encontraron 24 nuevos registros para el estado, además de observar diferencias de diversidad entre las zonas estudiadas, atribuibles a cambios en las variables fisicoquímicas al estar una de las localidades influenciada por el río Tuy, cambiando la representación ficoflorística que se tenía anteriormente.

Basándonos en el hecho de que los trabajos recientes realizados con algas en Venezuela, no han sido enfocados en la ecología de estas comunidades y considerando que algunos estudios realizados en los litorales rocosos del estado Miranda aún no han sido publicados (*Mayra García, com. pers.*), surge la necesidad de realizar un estudio ficológico en las costas mirandinas, muchas de las cuales se encuentran en condiciones de vulnerabilidad, expuestas al impacto de origen antropogénico, contaminación y cambio climático.

Por lo tanto, en base a lo antes expuesto, en este trabajo se consideró evaluar la estructura y distribución espacial de las comunidades de macroalgas bénticas asociadas a la plataforma rocosa de Playa Caribe (no estudiada antes desde un punto de vista ficoecológico), estado Miranda, a lo largo de dos gradientes ambientales, en sentido este/oeste y costa/mar afuera. Para esto se evaluó la presencia, cobertura y biomasa de macroalgas bénticas a lo largo de dos gradientes espaciales (en sentidos este-oeste y costa-mar afuera), así como las variables ambientales generales y los índices de diversidad, equidad, dominancia y valor de importancia de las distintas especies.

3. OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la estructura y distribución espacial de la comunidad de macroalgas béticas asociadas a la zona mesolitoral de la plataforma rocosa de Playa Caribe, estado Miranda.

Objetivos específicos

- Identificar las especies de macroalgas béticas asociadas a la zona mesolitoral del litoral rocoso de Playa Caribe.
- Estimar la riqueza, diversidad, dominancia y equidad de las especies de macroalgas béticas de esta localidad.
- Identificar posibles patrones de distribución espacial de las especies de macroalgas béticas más abundantes de esta localidad.
- Evaluar las posibles relaciones existentes entre las variables fisicoquímicas (salinidad, conductividad, temperatura, pH, intensidad de la corriente y microrelieve) y la distribución espacial de las especies de la comunidad de algas de la plataforma rocosa de Playa Caribe.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

a. Área de estudio

Playa Caribe se encuentra ubicada en el estado Miranda (Figura 1), a solo 10 minutos del pueblo de Chuspa, específicamente en las coordenadas geográficas UTM **19 P 794874 E 1176470**, con acceso únicamente marítimo. Abarca unos 400 m de longitud, posee áreas de litoral arenoso, cantos rodados y una plataforma de sustrato rocoso de una extensión aproximada de 100 metros. La plataforma rocosa (figura 2) se caracteriza por ser muy heterogénea, con grietas y partes de la misma fragmentada, entre las cuales se presentan canales y pozas con fondos arenosos y rocosos, donde la superficie de la roca constituye un lugar propicio para el establecimiento de macroalgas y diversos organismos, adecuado para la colecta de muestras (Espinoza *et al.*, 2015).

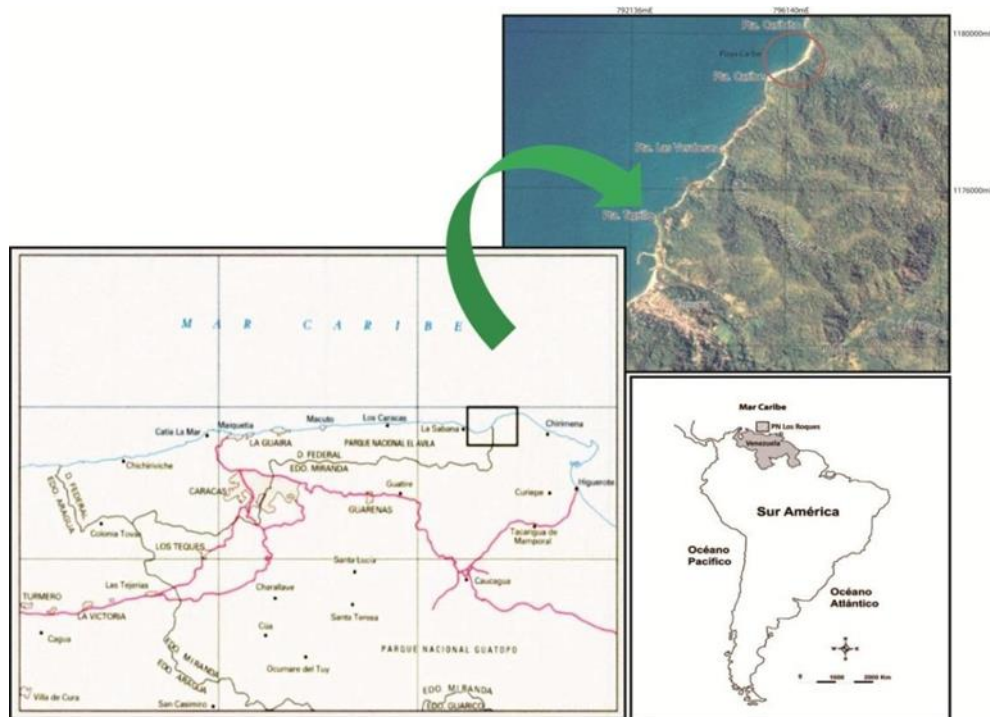


Figura 1. Mapa de la ubicación geográfica del área de estudio.

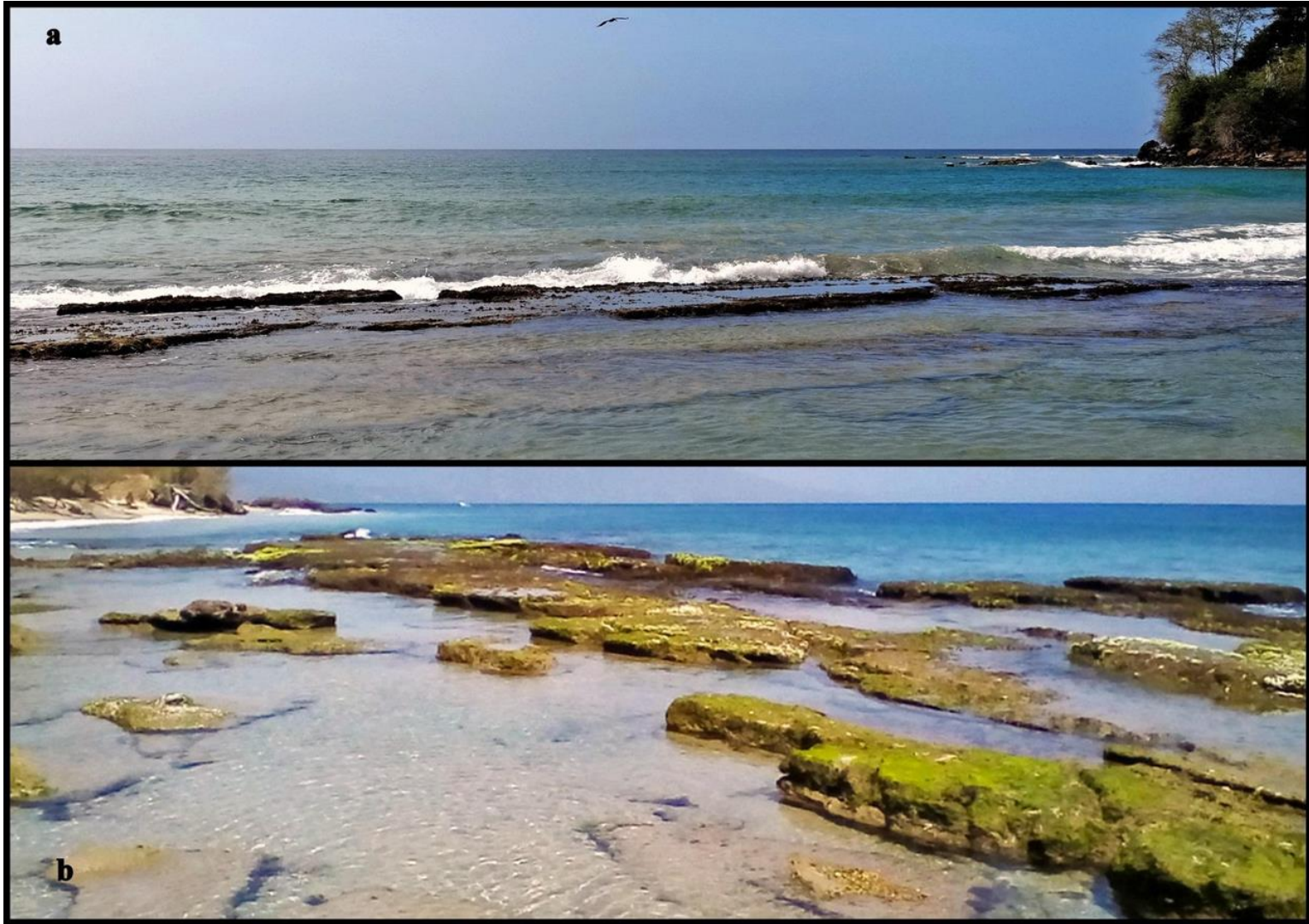


Figura 2. Plataforma de Playa Caribe (a) cubierta y (b) descubierta.

b. Diseño del muestreo

Para conocer la estructura y posible distribución de la comunidad de macroalgas en la zona mesolitoral, se empleó un método sistemático, que permitió obtener información sobre las especies a lo largo de la plataforma. Para ello se realizaron tres salidas de campo en el período seco del año en los meses de noviembre de 2017, así como abril y mayo de 2018.

Con el fin de evaluar las posibles diferencias en la composición de especies siguiendo un gradiente ambiental en el sentido este-oeste, durante la primera salida, se colocaron dos transectas sobre la zona central de la plataforma. La primera transecta (T1) se colocó cerca de la zona más expuesta al oleaje (rompiente, figura 3) y la segunda (T2) a 4 m de separación de la primera en dirección a la costa (Figura 4). Se colocaron cuadratas de 50x50cm (0,25m²), cada 5 m a lo largo de las transectas, con la finalidad de estimar la composición y cobertura (%) de distintos complejos de algas y del tipo de sustrato presente en la plataforma. Se extrajo todo el material vegetal presente en áreas de 10x10cm dentro de los cuadrantes superior izquierdo e inferior derecho, esto tomando como guía la misma cuadrata de 50x50cm. Sólo se extrajo la biomasa de cuadratas separadas cada 10 m de longitud, tanto en zonas emergentes como en pozas intermareales, utilizando cuadratas de 50x50cm con cuadrantes de 10x10cm (0,01 m²), extrayendo con espátulas todo el material vegetal presente dentro de los cuadrantes superior derecho e inferior izquierdo (figura 4).

En las dos salidas posteriores, se evaluaron las posibles diferencias en la composición de especies siguiendo un gradiente ambiental *costa - mar afuera*. Se tomó como referencia el eje mayor de la plataforma, para colocar cuatro transectas perpendiculares a los 10, 20,

40 y 60 m *este-oeste*, representando los sectores oriental, central y occidental de la misma. A lo largo de estas transectas se colocaron cuadratas de 50x50cm (0,25m²) subdivididas en cuadrantes de 5x5cm (figura 3), para evaluar la cobertura de los distintas categorías bénticas (roca desnuda, arena, etc.) o especies. El número de cuadratas por transecta perpendicular fue variable, debido a que el ancho de la plataforma varía a lo largo de su extensión. Se realizaron colectas de las algas para estimar posteriormente su biomasa seca extrayendo el material vegetal presente dentro de los cuadrantes superior derecho, central e inferior izquierdo (figura 5).



Figura 3. Zona de rompiente de la plataforma.

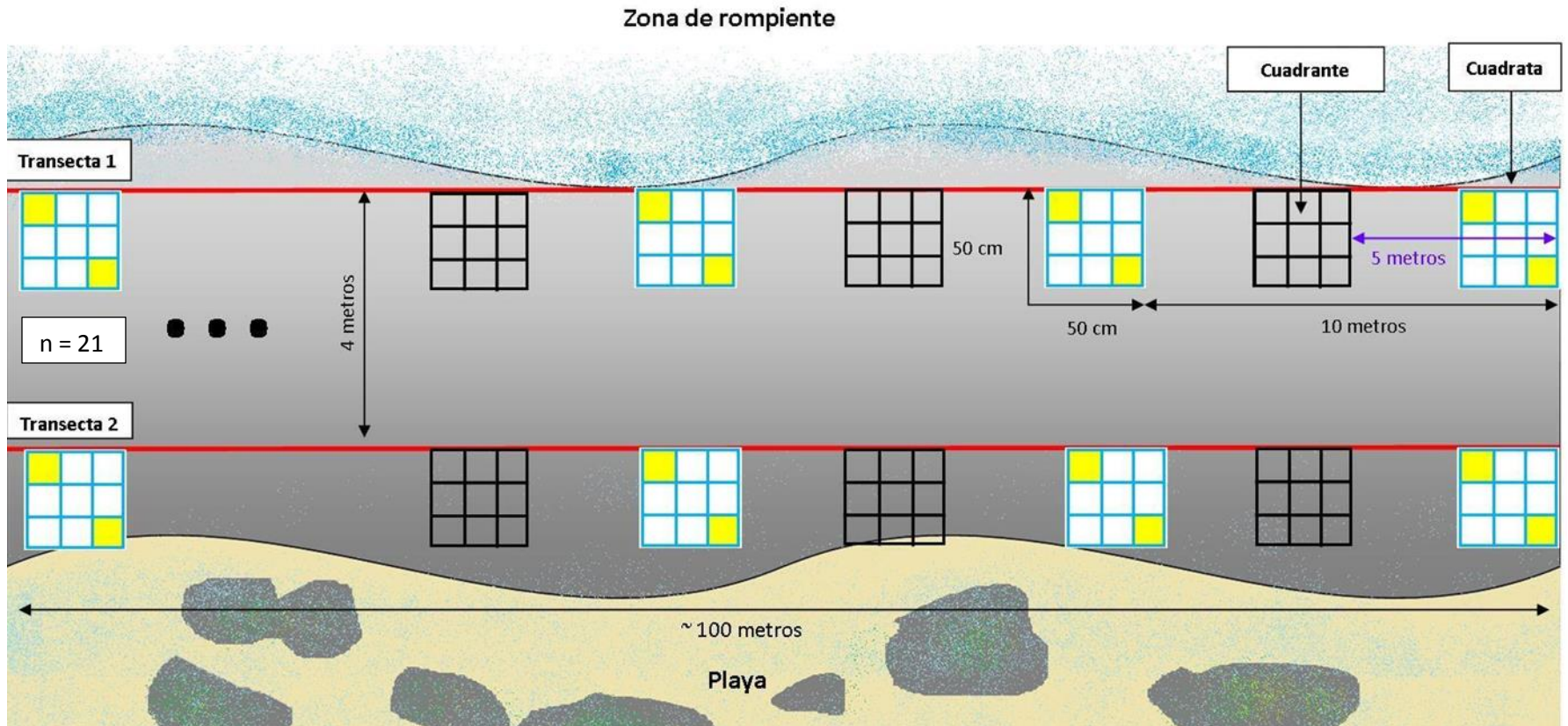


Figura 4. Esquema del diseño de muestreo en la localidad con la ubicación de las dos transectas paralelas y la distancia entre cuadratas a lo largo de toda la plataforma (5 metros) para cobertura (cuadros negros y cuadros azules con amarillo) y biomasa (cuadros azules con amarillo). Las distancias presentadas no se encuentran en escala.-

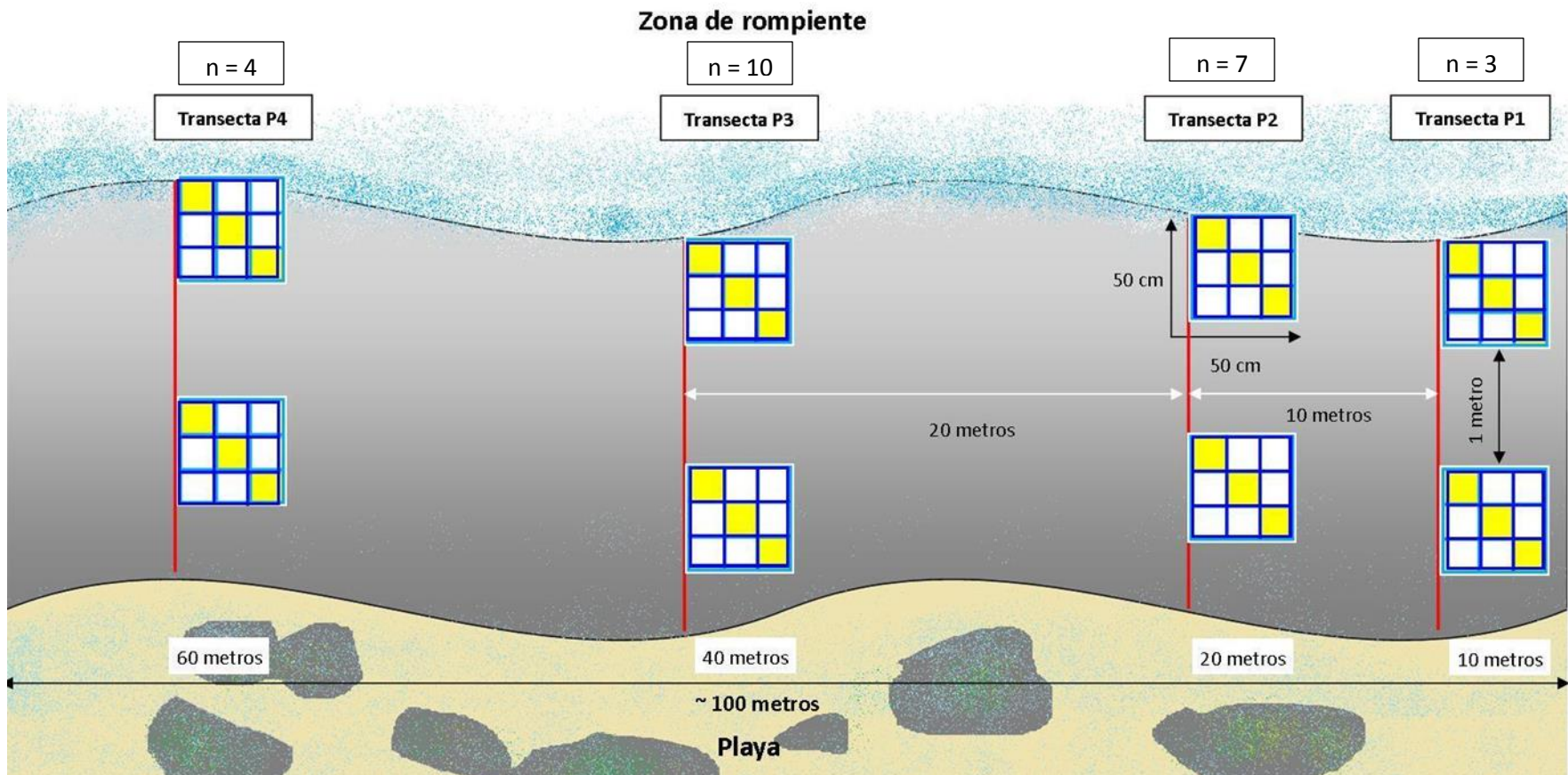


Figura 5. Esquema del diseño de muestreo en la localidad con la ubicación de cuatro transectas perpendiculares a la costa (P) con ubicación a 10, 20, 40 y 60 metros, cuadratas separadas cada metro para cobertura y biomasa (cuadros azules y cuadros azules con amarillo). Las distancias presentadas no se encuentran en escala.

Con el uso de espátulas a fin de evitar el deterioro de las estructuras de fijación, se realizó la extracción de las muestras, las cuales fueron guardadas en bolsas de cierre hermético Ziploc® con agua de mar, debidamente identificadas con el número de estación muestreada y su réplica y conservadas en hielo para su posterior estudio.

Se midieron los siguientes parámetros físico-químicos: temperatura, salinidad, pH, corriente y conductividad con ayuda de un equipo multiparamétrico Horiba Water Checker U-10. Para estimar la corriente se utilizó el método modificado de Doty (1971; *cit. González, 2015*), quien propone que la tasa de disolución de la tiza colocada en el agua es directamente proporcional a la turbulencia. Se colocaron 3 barras de tizas por sector, una por cada zona (rompiente, central y costa). Con antelación a la salida, las tizas se secaron en estufa a 80°C por 48 horas, posteriormente fueron pesadas en una balanza analítica y guardadas en bolsas plásticas debidamente rotuladas. En el campo las tizas se colocaron en mallas y fueron amarradas al sustrato rocoso (figura 6), esperando un tiempo aproximado de tres horas. Una vez terminado el tiempo se colocaron nuevamente en bolsas plásticas y se transportaron al laboratorio para ser secadas y pesadas nuevamente. Se evaluaron las diferencias de peso de cada tiza mediante la siguiente ecuación:

$$\text{Índice de disolución } \left(\frac{g}{h} \right) = \frac{(\text{gramos iniciales} - \text{gramos finales})}{\text{Horas de la prueba}}$$



Figura 6. Ubicación de una tiza en la plataforma de Playa Caribe en el sector occidental de la zona cercana a la costa.

Para la determinación de la pendiente de la plataforma se utilizó el método de nivelación, con dos varas graduadas en centímetros, unidas entre sí por una cuerda en la cual se coloca un nivel de burbuja (Eifion, 1980; *cit.* González, 2015). Para esto una de las varas es utilizada como cateto y la separación entre las mismas (cuerda) como otro cateto (figura 7), calculando así el grado de inclinación mediante el teorema de Pitágoras. En cuanto al microrelieve se utilizaron las mismas dos varas graduadas, tomando como referencia el plano horizontal (mediante la cuerda con el nivel dispuesta para esto) y registrando con una tercera vara las profundidades del sustrato rocoso cada 10 cm, a lo largo de las transectas.

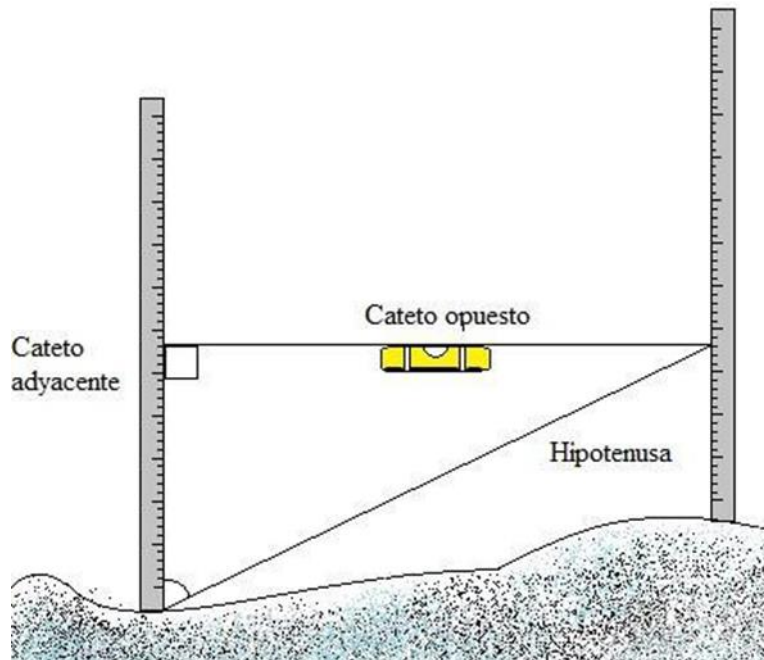


Figura 7. Método de inclinación, se observa la colocación de las varas y el nivel para determinar el grado de inclinación.

c. Trabajo de laboratorio

Las muestras se transportaron al Laboratorio de Ecología de Sistemas Acuáticos, particularmente a la sede de la línea de investigación sobre Ecosistemas Marinos Costeros (LEMAC), ubicado en el Instituto de Zoología y Ecología Tropical de la Facultad de Ciencias, UCV; dichas muestras se utilizaron para realizar los estudios morfoanatómicos e identificar las especies, para lo cual se utilizó la bibliografía especializada disponible (Taylor, 1960; Ríos, 1972; Cordeiro-Marino, 1978; Brattström, 1999; Littler y Littler, 2000), también se usaron las bases de datos AlgaBase (Guiry y Guiry, 2017) y Ficoflora de Venezuela, UCV (Gómez *et al.*, 2018). Para los estudios morfoanatómicos se utilizaron microscopios estereoscópicos y ópticos. En algunos casos se realizaron cortes anatómicos

de las especies a mano alzada con hojillas de afeitarse y láminas de anime (Ballesteros, 2010).

Por medio de una solución de glicerina al 30% v/v se prepararon láminas semipermanentes con los cortes realizados (Morón y Ardito, 2010). Posteriormente fue realizado un registro fotográfico de las especies relevantes (aquellas que destacan con una frecuencia de aparición alta, especies nuevas para el estado o de características especiales).

d. Cálculos y análisis estadísticos

- Índices de diversidad

Los datos obtenidos de cada evaluación se colocaron en distintas matrices a los que les fueron aplicados la estadística descriptiva básica (media y desviación estándar), utilizando el programa Excel 2013 (Microsoft Office). Se utilizaron los datos de pendiente y microrelieve para generar el perfil de la plataforma (González, 2015).

Se realizaron los cálculos de diversidad de especies utilizando el índice de Shannon-Wiener, suponiendo que los individuos se tomaron aleatoriamente de una comunidad infinitamente grande y que los mismos representan a todas las especies (Pielou, 1975; *cit.* Magurran, 2004); el índice de Simpson (D), que expresa dominancia de una o más especies en la comunidad (Krebs, 1978; *cit.* González, 2015), y el índice de equidad de Pielou (J') que refleja cuán equitativa es la distribución de especies en una muestra, involucrando la riqueza (S) (Pielou, 1975; *cit.* González, 2015). Se determinaron los índices, mediante las siguientes ecuaciones:

$$H' = - \sum_{i=1}^S (p_i) * \log(p_i)$$

En donde:

H' : índice de diversidad de especies (Shannon-Wiener).

S : número de especies.

p_i : proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos.

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S (p_i)^2$$

En donde:

D : índice de dominancia.

S : número de especies.

p_i : proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos.

$$J' = \frac{H'}{Hmáx} = \frac{H'}{\ln S}$$

En donde:

J' : es el índice de equidad de Pielou

H' : es el índice de diversidad de especies

$Hmáx$: es la máxima diversidad esperada

S : número de especies (riqueza)

- *Análisis de la estructura espacial de la comunidad de macroalgas*

Debido a la condición modular y crecimiento asexual de las algas, el análisis de su estructura comunitaria resulta difícil ya que, en la mayoría de las especies, no se logra separar individuos de forma independiente; de igual manera, la estimación de la densidad

también se ve afectada por este hecho. Una forma adoptada para corregir esta desventaja es utilizar medidas de cobertura de las especies referida a una unidad de área (Martella *et al.*, 2012).

Con el fin de estimar la importancia jerárquica de cualquiera de las especies de macroalgas en la comunidad se planteó utilizar un Índice de Valor de Importancia (Villamizar, 1991; De las Salas y Melo, 2000; *cit.* Alvis, 2009), propuesto por Curtis y McIntosh (1951), que es calculado para cada especie mediante la sumatoria de los porcentajes de frecuencia de aparición, cobertura y biomasa relativos, desarrollado para ponderar la dominancia de especies y su valor de importancia dentro del ecosistema (Alvis, 2009; Zarco-Espinosa *et al.*, 2010).

$$I.V.I. = \sum Cobertura (\%) + Frecuencia\ de\ aparición (\%) + Biomasa\ seca (\%)$$

- Cobertura relativa: la cobertura se refiere al espacio de sustrato ocupado por cada especie, y se usa ampliamente como descriptor de comunidades compuestas por organismos sésiles. La cobertura relativa de una especie con respecto a la cobertura de todas las especies, se expresa como la relación en porcentaje de la cobertura absoluta de una especie entre el total de la cobertura de todas las especies; mientras que la cobertura absoluta viene determinada por el área ocupada por la especie en toda el área evaluada.

$$Cobertura\ absoluta = \frac{\text{área ocupada por la especie } i \text{ (m}^2\text{)}}{\text{área total evaluada (m}^2\text{)}}$$

$$\text{Cobertura relativa} = \left(\frac{\text{área total ocupada por la especie } i \text{ (m}^2\text{)}}{\text{área total ocupada por todas las especies (m}^2\text{)}} \right) * 100$$

- Frecuencia de aparición de las especies: se expresa como el número de unidades de muestreo en que aparece la especie entre el total de unidades de muestreo evaluadas, y puede expresarse en unidades porcentuales al multiplicar por cien. Por su parte, la frecuencia de aparición relativa viene dada como frecuencia de aparición absoluta de una especie entre la sumatoria de las frecuencia de aparición absolutas de todas las especies. En este trabajo se cuantificó la frecuencia de aparición según tres criterios: 1. Según la presencia o no de las categorías bénticas en la cuadrata, 2. Según la cobertura de las mismas en las cuadratas y 3. Según la biomasa de las distintas categorías bénticas en las muestras de algas colectadas dentro de los cuadrantes.

$$\text{Frecuencia de aparición relativa} = \frac{f_i}{n} * 100$$

En donde:

f_i : número cuadratas en la que apareció la especie i (frecuencia absoluta).

n : número de cuadratas en la transecta.

- Biomasa relativa: generalmente es utilizada para individuos muy pequeños o cuando no es posible identificarlas (plantas en desarrollo clonal). Mediante la previa identificación del alga o complejo, las muestras se secaron en estufa durante 24 horas a 80°C y posteriormente fueron pesadas. Se calcula utilizando la siguiente ecuación:

$$Biomasa\ seca\ (g/m^2) = \frac{Biomasa\ seca\ de\ la\ spi(g)}{\acute{a}rea\ del\ cuadrante\ (m^2)}$$

La biomasa relativa viene dada por la proporción de biomasa seca de cada especie respecto a la biomasa seca de todas las especies que conforman la muestra, comunidad o ecosistema (dependiendo de la unidad de referencia), multiplicado por cien.

$$Biomasa\ relativa = \left(\frac{Biomasa\ seca\ de\ la\ especie\ i\ (g/m^2)}{Biomasa\ seca\ de\ todas\ las\ especies\ (g/m^2)} \right) * 100$$

- *Análisis multivariados*

Se realizó el análisis de cobertura mediante pruebas paramétricas, utilizando previamente una transformación para los datos siguiendo la función de *arcoseno* $\left(\sqrt{\frac{\% de\ cobertura}{100}} \right)$, con el fin de normalizar los datos. Para los análisis estadísticos, se utilizó el programa R, con el soporte de la plataforma RStudio, este programa es un software libre utilizado para gráficos estadísticos y computación (The R Foundation, s.f.) y el programa Past3.

Con el fin de explorar el posible ordenamiento de las muestras se realizó un análisis de coordenadas principales (ACoP), que consiste en visualizar similitudes o disimilitudes, ubicando los objetos en un espacio bidimensional pero preservando su distancia de relaciones lo mejor posible al cambiar el sistema de coordenadas (Legendre y Legendre, 1998).

Con el Análisis de Similitudes (ANOSIM) se comparó la composición específica de la comunidad de macroalgas entre las dos transectas paralelos a la costa, bajo la hipótesis nula (H_0) de que no hay diferencias en la composición de especies de macroalgas entre las transectas. Luego, mediante el Porcentaje de Similaridad (SIMPER, *por sus siglas en inglés*) se evaluó cuáles de las especies contribuyen a la diferenciación o similitud entre grupos (Ríos *et al.* 2010).

Se utilizó un Análisis de Varianza con Permutaciones (PERMANOVA, por sus siglas en inglés) de diseño anidado, que a diferencia de otros diseños multivariantes permite que las categorías de los factores anidados (B) dentro de cada nivel del factor principal (A) puedan ser evaluados (Quinn y Keough, 2002). Es un método no paramétrico que consiste en probar la respuesta de una o más variables (por lo general, conteos de abundancias, porcentaje de cobertura, frecuencia de aparición o biomasa para un gran número de especies) ante el efecto de uno o más factores, utilizando un diseño experimental ANOVA (análisis de varianza) en el espacio de una medida de disimilitud, usando técnicas de permutación, mientras que mantiene propiedades estadísticas sólidas de métodos multivariados no paramétricos basados en rangos (como el análisis de similitud) sin el

supuesto de multinormalidad (Anderson, 2001, 2017). En este análisis se presentan dos hipótesis nulas, la primera toma como H_0 que no hay diferencias entre las medias, y la segunda, indica que no hay variación añadida debido a las diferencias entre todos los posibles niveles de B con cualquier nivel de A (Quinn y Keough, 2002).

Para considerar los resultados obtenidos es importante señalar que para realizar el PERMANOVA anidado con base en la variable biomasa, se consideraron a los cuadrantes como réplicas independientes, pero al ser sólo muestras de la unidad experimental (cuadratas) se podría estar cometiendo un error de “pseudoreplicación” (Hurlbert, 1984), *i. e.* espacialmente pueden verse afectadas por las mismas variables.

Por otra parte, al depender la extensión de las transectas perpendiculares del ancho de la plataforma, se trabajó con un diseño no balanceado, esto puede producir dificultades computacionales con los análisis realizados, sin embargo un valor de probabilidad "p" altamente significativo, implica que puede depositarse suficiente confianza en las conclusiones derivadas de esta prueba. (Quinn y Keough, 2002).

Finalmente se aplicó un Análisis de Correspondencia Canónico (ACC) para identificar y medir las asociaciones entre dos conjuntos de variables, en este caso las variables físicas medidas (corriente, pendiente y microrelieve) y la frecuencia de aparición de las especies colectadas en las muestras de biomasa de las transectas perpendiculares (Legendre y Legendre, 1998).

5. RESULTADOS

a. Composición florística y análisis de diversidad de especies de macroalgas en la plataforma rocosa de Playa Caribe.

Se registraron 112 especies de macroalgas, de las cuales 64,30% pertenecen al Phylum Rhodophyta, 17,90% al Phylum Ochrophyta y 17,90% al Phylum Chlorophyta (Tabla I). Se adicionaron 24 nuevos registros para el estado Miranda, basados en la información de Ficoflora Venezuela, UCV (Gómez *et al.*, 2018). Se destaca que 83 de las especies estuvieron presentes en cavidades o pozas de marea, de estas especies podemos destacar *Martensia pavonia*, una especie submareal (figura 8a) presente en pozas con más de 50 cm de profundidad como epífita de *Bryocladia thyrsgera*, acompañada de *Struvea elegans* (figura 8b) e *Hypnea spinella*.

Tabla I. Especies de macroalgas registradas a lo largo de la plataforma en Playa Caribe. Especies marcadas con * representan nuevos registros para el estado Miranda.

Phylum	Familia	Especie
Chlorophyta	Boodleaceae	* <i>Cladophoropsis membranacea</i> (Hofman Bang ex C.Agardh) Børgesen
		<i>Struvea elegans</i> Børgesen
	Caulerpaceae	<i>Caulerpa ambigua</i> Okamura
		<i>Caulerpa sertularioides</i> (S.G.Gmelin) M.Howe
	Cladophoraceae	* <i>Caulerpa taxifolia</i> (M.Vahl) C.Agardh
		<i>Chaetomorpha antennina</i> (Bory) Kützing
		<i>Chaetomorpha crassa</i> (C.Agardh) Kützing
		<i>Chaetomorpha gracilis</i> Kützing
		<i>Chaetomorpha sp.</i>
		* <i>Cladophora dalmatica</i> Kützing
		<i>Cladophora sp.</i>
<i>Cladophora sp.1</i>		
<i>Cladophora sp.2</i>		
<i>Cladophora vagabunda</i> (Linnaeus) Hoek		

Tabla I. Continuación... Especies de macroalgas registradas, a lo largo de la plataforma en Playa Caribe. Especies marcadas con * representan nuevos registros para el estado Miranda.

Phylum	Familia	Especie
	Polyphysaceae	<i>Acetabularia myriospora</i> A.B.Joly & Cordeiro-Marino
	Ulvaceae	<i>Ulva chaetomorphoides</i> (Børgesen) Hayden, Blomster, Maggs, P.C.Silva, M.J.Stanhope & J.R.Waaland
		<i>Ulva intestinalis</i> Linnaeus
		<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus
		* <i>Ulva reticulata</i> Forsskål
		<i>Ulva rigida</i> C.Agardh
Ochrophyta	Acinetosporaceae	<i>Feldmannia mitchelliae</i> (Harvey) H.-S.Kim
	Asteronemataceae	<i>Asteronema breviarticulatum</i> (J.Agardh) Ouriques & Bouzon
	Dictyotaceae	<i>Canistrocarpus crispatus</i> (J.V.Lamouroux) De Paula & De Clerck
		<i>Spatoglossum schroederi</i> (C.Agardh) Kützing
		<i>Dictyopteris delicatula</i> J.V.Lamouroux
		<i>Dictyota crenulata</i> J.Agardh
		<i>Dictyota bartayresiana</i> J.V.Lamouroux
		<i>Dictyota cf. Ciliolata</i> Sonder ex Kützing
		<i>Dictyota cf. Dichotoma</i> (Hudson) J.V.Lamouroux
		* <i>Dictyota friabilis</i> Setchell
		* <i>Lobophora variegata</i> (J.V.Lamouroux) Womersley ex E.C.Oliveira
		<i>Padina gymnospora</i> (Kützing) Sonder
		<i>Padina boergesenii</i> Allender & Kraft
		* <i>Sargassum hystrix</i> J.Agardh
		* <i>Sargassum polyceratium</i> Montagne
		<i>Sargassum sp.</i>
	Scytosiphonaceae	<i>Colpomenia sinuosa</i> (Mertens ex Roth) Derbès & Solier
	Sphacelariaceae	<i>Sphacelaria novae-hollandiae</i> Sonder
		<i>Sphacelaria rigidula</i> Kützing
		<i>Sphacelaria tribuloides</i> Meneghini
Rhodophyta	Bonnemaisoniaceae	<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan
	Callithamniaceae	<i>Aglaothamnion boergesenii</i> (Aponte & D.L.Ballantine) L'Hardy-Halos & Rueness
		<i>Crouania attenuata</i> (C.Agardh) J.Agardh
	Caulacanthaceae	* <i>Catenella impudica</i> (Montagne) J.Agardh
	Ceramiaceae	* <i>Centroceras gasparrinii</i> (Meneghini) Kützing
		<i>Centroceras minutum</i> Yamada
		<i>Centrocerocolax ubatubensis</i> A.B.Joly

Tabla I. Continuación... Especies de macroalgas registradas, a lo largo de la plataforma en Playa Caribe. Especies marcadas con * representan nuevos registros para el estado Miranda.

Phylum	Familia	Especie
		<i>Ceramium brasiliense</i> A.B.Joly
		<i>Ceramium clarionense</i> Setchell & N.L.Gardner
		<i>Ceramium comptum</i> Børgesen
		<i>Ceramium deslongchampsii</i> Chauvin ex Duby
		<i>Ceramium floridanum</i> J.Agardh
		* <i>Ceramium luetzelburgii</i> O.C.Schmidt
		<i>Ceramium sp.</i>
		* <i>Corallophila atlantica</i> (A.B.Joly & Ugadim) R.E.Norris
		* <i>Gayliella mazoyeræ</i> T.O.Cho, Fredericq & Hommersand
		* <i>Gayliella womersleyi</i> T.O.Cho, Maggs & L.J.McIvor
	Champiaceae	<i>Champia parvula</i> (C.Agardh) Harvey
		<i>Champia vieillardii</i> Kützing
	Corallinaceae	<i>Corallina panizzoi</i> R.Schnetter & U.Richter
		<i>Corallina sp.</i>
		<i>Jania adhaerens</i> J.V.Lamouroux
		<i>Jania capillacea</i> Harvey
		<i>Jania pumila</i> J.V.Lamouroux
		<i>Pneophyllum fragile</i> Kützing
	Cystocloniaceae	<i>Hypnea cervicornis</i> J.Agardh (= <i>H. flexicaulis</i>)
		<i>Hypnea charoides</i> J.V.Lamouroux
		<i>Hypnea musciformis</i> (Wulfen) J.V.Lamouroux
		* <i>Hypnea pannosa</i> J.Agardh
		<i>Hypnea spinella</i> (C.Agardh) Kützing
		<i>Hypnea valentiae</i> (Turner) Montagne
	Dasyaceae	<i>Dasya sp.</i>
	Delesseriaceae	<i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (Stackhouse) Collins & Hervey
		<i>Martensia pavonia</i> (J.Agardh) J.Agardh
		<i>Nitophyllum punctatum</i> (Stackhouse) Greville
		<i>Taenioma nanum</i> (Kützing) Papenfuss
	Erythrotrichiaceae	<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J.Agardh
	Galaxauraceae	<i>Dichotomaria marginata</i> (J.Ellis & Solander) Lamarck
	Gelidiaceae	<i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis
		<i>Gelidium sp.</i>
		<i>Gelidium serrulatum</i> J.Agardh
	Gracilariaceae	<i>Gracilaria mammillaris</i> (Montagne) M.Howe

Tabla I. Continuación... Especies de macroalgas registradas, a lo largo de la plataforma en Playa Caribe. Especies marcadas con * representan nuevos registros para el estado Miranda.

Phylum	Familia	Especie
	Halymeniaceae	<i>Dermocorynus dichotomus</i> (J.Agardh) Gargiulo, M.Morabito & Manghisi (= Grateloupia) <i>Grateloupia filicina</i> (J.V.Lamouroux) C.Agardh <i>Grateloupia doryphora</i> (Montagne) M.Howe
	Hydrolithaceae	<i>Hydrolithon farinosum</i> (J.V.Lamouroux) Penrose & Y.M.Chamberlain
	Phylloporaceae	<i>Gymnogongrus tenuis</i> J.Agardh
	Pterocladaceae	<i>Pterocladia capillacea</i> (S.G.Gmelin) Santelices & Hommersand * <i>Pterocladia caerulescens</i> (Kützing) Santelices & Hommersand <i>Pterocladia sanctarum</i> (Feldmann & Hamel) Santelices
	Rhodomelaceae	<i>Bryocladia thyrsigera</i> (J.Agardh) F.Schmitz * <i>Chondria dangeardii</i> Dawson * <i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C.Agardh * <i>Chondria littoralis</i> Harvey <i>Chondria sp.</i> * <i>Herposiphonia pecten-veneris</i> (Harvey) Falkenberg <i>Herposiphonia secunda</i> (C.Agardh) Ambronn * <i>Herposiphonia tenella</i> (C.Agardh) Ambronn <i>Laurencia dendroidea</i> J.Agardh <i>Laurencia cf. Intricata</i> J.V.Lamouroux <i>Laurencia filiformis</i> (C.Agardh) Montagne * <i>Laurencia microcladia</i> Kützing <i>Laurencia sp.</i> * <i>Lophosiphonia cristata</i> Falkenberg <i>Melanothamnus ferulaceus</i> (Suhr ex J.Agardh) Díaz-Tapia & Maggs <i>Melanothamnus sphaerocarpus</i> (Børgesen) Díaz-Tapia & Maggs <i>Palisada perforata</i> (Bory) K.W.Nam <i>Polysiphonia denudata</i> (Dillwyn) Greville ex Harvey <i>Polysiphonia sp.</i>
	Stylonemataceae	<i>Stylonema alsidii</i> (Zanardini) K.M.Drew
	Wrangeliaceae	<i>Griffithsia globulifera</i> Harvey ex Kützing <i>Wrangelia argus</i> (Montagne) Montagne

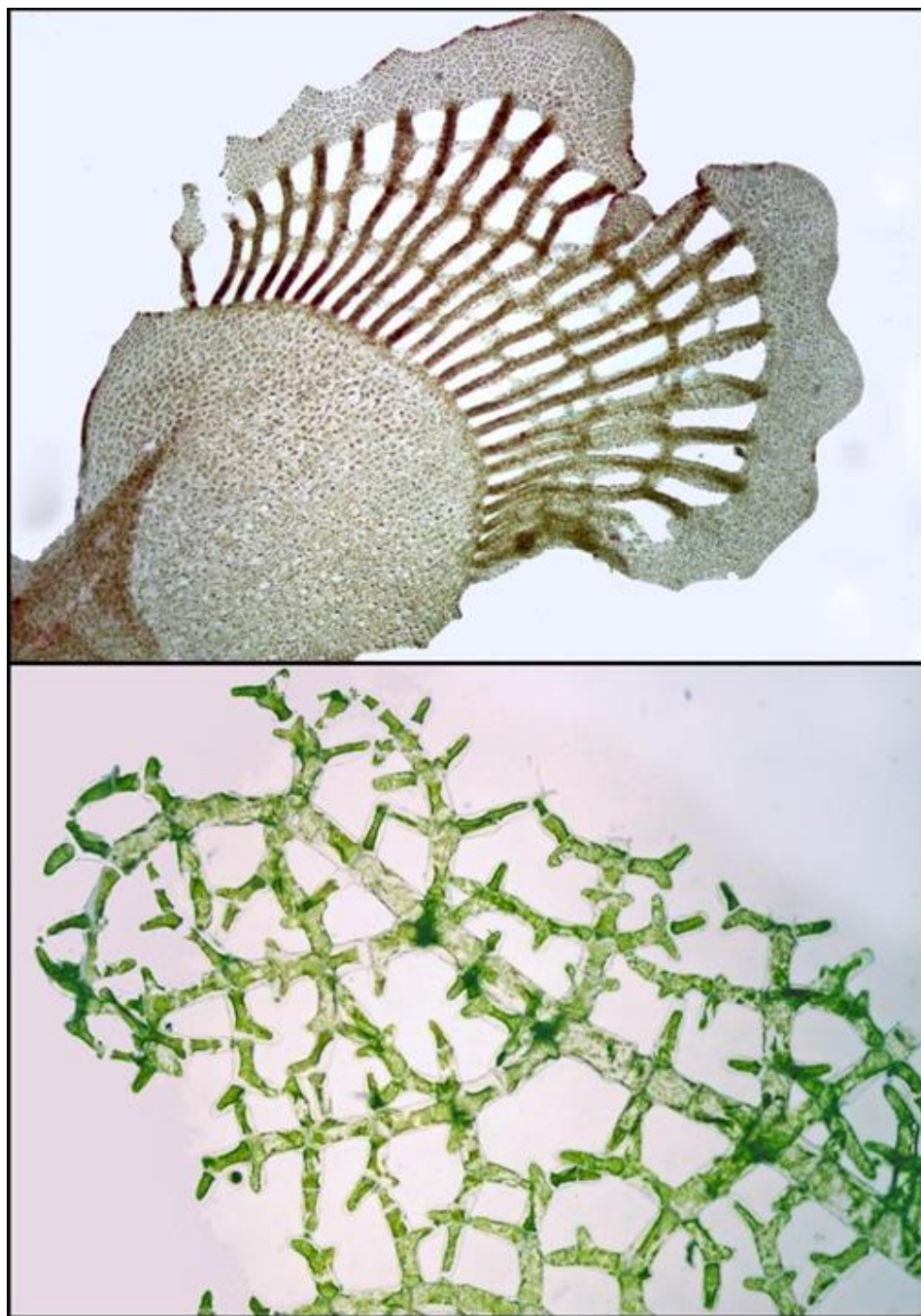


Figura 8. Algunas de las especies encontradas en la plataforma, mostrando su hábito a. *Martensia pavonia*, b. *Struvea elegans*.

Se calcularon los índices de diversidad (tabla II) basados en biomasa y cobertura de las especies encontradas en las cuadratas evaluadas de las transectas paralelas (muestreadas en noviembre 2017) y perpendiculares (abril y mayo 2018). Se observó que hay un leve

aumento en el número de especies encontradas en las transectas perpendiculares en ambos casos (29 vs 31; 92 vs 88), lo que puede deberse a la ubicación de los dos grupos de transectas y entre las variables por el nivel de especificidad de cada una de ellas. Las transectas paralelas se trazaron en el centro de la plataforma para abarcar la zona de rompiente y la cercana a la costa, considerando que los bordes proximales y distales que presenta no son totalmente rectos sino que varían debido a su curvatura, mientras que las perpendiculares, permitieron evaluar partes donde las transectas paralelas no llegaron debido a esta curvatura que provoca cambios en el ancho de la misma.

El índice de Shannon-Wiener nos indica que hay una diversidad moderadamente alta, según Pla (2006) este valor se expresa en un número positivo que por lo general varía entre 0,5 y 5, siendo considerados como valores normales aquellos que se encuentran entre 2 y 3; siendo considerados los valores menores a 2 de baja diversidad y por el contrario, valores mayores a 3 de alta diversidad, lo que deriva una elevada riqueza y una distribución equitativa de especies ($J = 0,9$), junto a un valor cercano a 0 obtenido por el índice de Simpson, que indica que no hay dominancia dentro del conjunto de especies representadas.

Tabla II. Comparación de los valores de riqueza (S), diversidad de Shannon-Wiener (H'), equidad de Pielou (J') y dominancia de Simpson (D) para las transectas evaluadas con ambas variables.

	Cobertura		Biomasa	
	Paralelas	Perpendiculares	Paralelas	Perpendiculares
S	29	31	88	92
H'	2,01	2,31	3,97	4,18
J'	0,60	0,67	0,89	0,93
D	0,13	0,14	0,02	0,02

b. Diversidad de la comunidad de macroalgas

- Cobertura de las macroalgas y otras categorías bénticas

La plataforma estudiada presentó una cobertura media de algas de $16,74 \pm 5,86$ % en la zona cercana a la rompiente (T1, transecta 1) y $70,28 \pm 23,43$ % en la zona cercana a la costa (T2, transecta 2) respectivamente, representada por los Phyla Chlorophyta, Ochrophyta y Rhodophyta. La cobertura promedio del sustrato rocoso representó el $28,72 \pm 23,12$ % en la zona de rompiente (T1) y $8,56 \pm 13,45$ % en la zona cercana a la costa (T2), respectivamente. Se estimó una cobertura promedio de arena en la zona de rompiente, de $18,50 \pm 23,19$ % y la zona cercana a la costa con $21,17 \pm 37,63$ %.

Con respecto a las cianobacterias, estas solo presentaron cobertura en algunas de las cuadratas evaluadas en la zona cercana a la rompiente con $3,67 \pm 10,72$ %. En la figura 9a se presentan los valores de cobertura de cada grupo bentónico (%) para las dos transectas colocadas a lo largo de la plataforma.

En el caso de las transectas colocadas perpendicularmente a la costa se observaron diferencias en la ocupación del sustrato por los distintos grupos de algas en la plataforma. Se observó que el porcentaje de Ochrophyta es bajo en las primeras transectas (sector este) pero aumenta a medida que nos acercamos al sector oeste. En el caso de las Chlorophyta se presenta una mayor cobertura en la zona central de la plataforma (TP3). Las rodofitas presentan una gran cobertura a lo largo de toda la plataforma, destacando en la zona central. A medida que nos acercamos a la zona occidental de la plataforma el porcentaje de

cobertura de arena disminuye, mientras que la cobertura de sustrato rocoso aumenta (figura 9b).

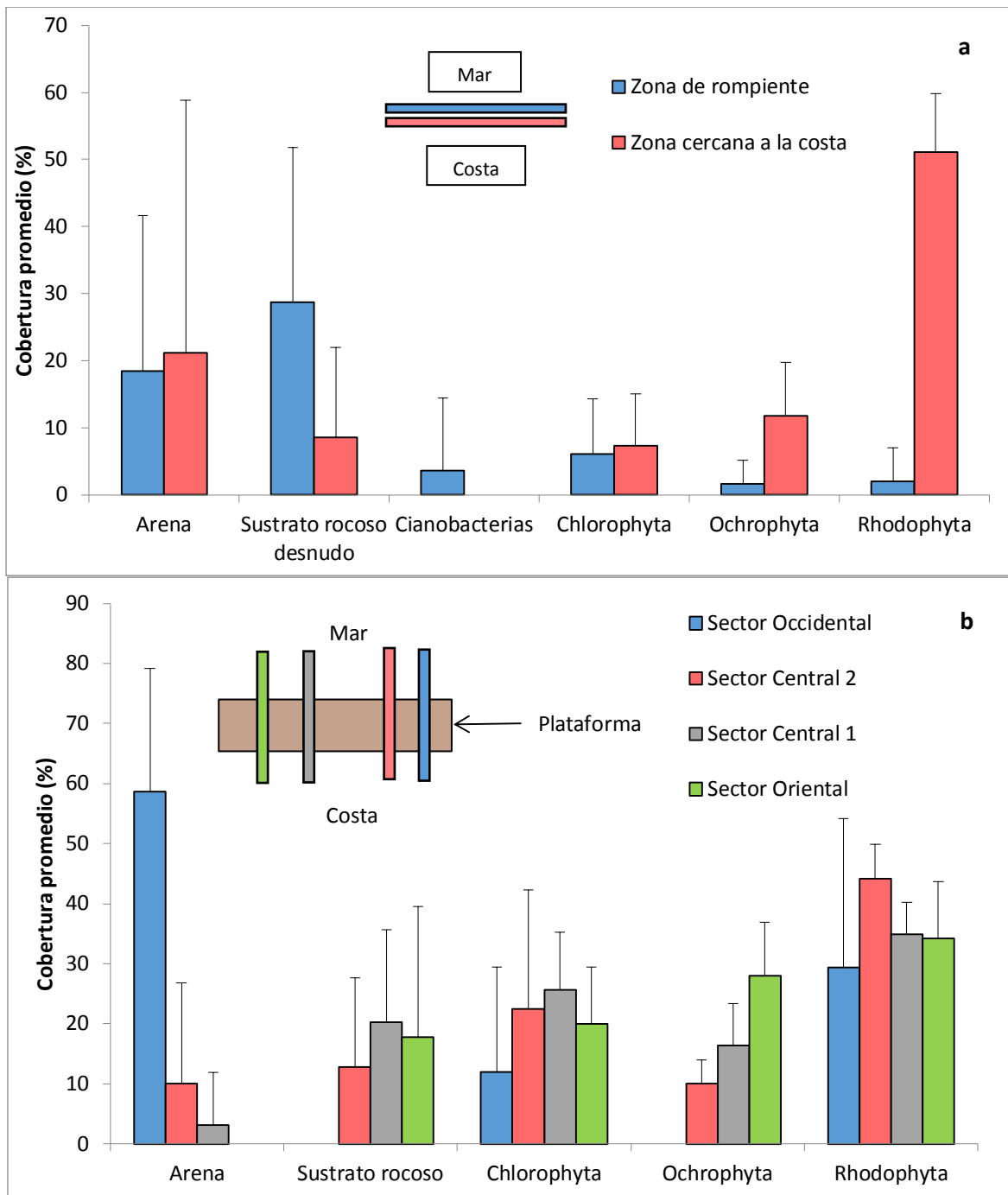


Figura 9. Cobertura promedio (%) de arena, roca, cianobacterias, y de especies de los Phylum Chlorophyta, Ochrophyta y Rhodophyta para las dos transectas paralelas a la costa (a) y para las transectas perpendiculares a la costa (b). Las barras representan la desviación estándar.

- ***Frecuencia de aparición de macroalgas***

Es importante notar que mediante la estimación de cobertura se logró determinar, 27 complejos o géneros en las transectas paralelas y 30 complejos o géneros en las transectas perpendiculares, observándose diferencias en cuanto a la frecuencia de aparición de estos complejos en las distintas transectas evaluadas.

En el caso de las transectas paralelas, el complejo de algas filamentosas rojas y pardas (29 y 6 especies, respectivamente), junto con las filamentosas verdes (9 especies) fueron las más representativas (figura 10a). Se observaron diferencias, donde *Dictyota sp.* presenta un mayor porcentaje de frecuencia de aparición (50,00 %) en la zona cercana a la rompiente (T1) mientras que, en la zona cercana a la costa (T2) hay un mayor porcentaje de *Corallina sp.* (47,37 %). Aquellas especies presentes en la categoría denominada “otras especies” presentaron una frecuencia de aparición menor al 6% en al menos una de las transectas.

En el caso de las transectas perpendiculares a la costa (figura 10b), de los 30 complejos o géneros de macroalgas hallados, la mayor frecuencia de aparición está representada por especies de los géneros *Hypnea* y *Corallina*, siendo la segunda más frecuente en ambos tipos de transectas (paralelas y perpendiculares). Para la zona occidental el mayor valor se obtuvo para el género *Bryocladia* y la zona oriental está representada por la especie *Ulva lactuca*, ambas con una frecuencia de aparición de 100% en las respectivas transectas perpendiculares 1 y 4, es decir, ambas aparecieron a lo largo de

dichas transectas en todas las cuadratas evaluadas, indicando una distribución particular de dichas especies (zonación). A su vez la zona central 2 (TP3) presenta la mayor riqueza de especies basados en la frecuencia de aparición, con 2 grupos, 11 géneros y 7 especies, destacando un poco más el género *Hypnea* al tener mayor porcentaje de frecuencia de aparición en dicha transecta.

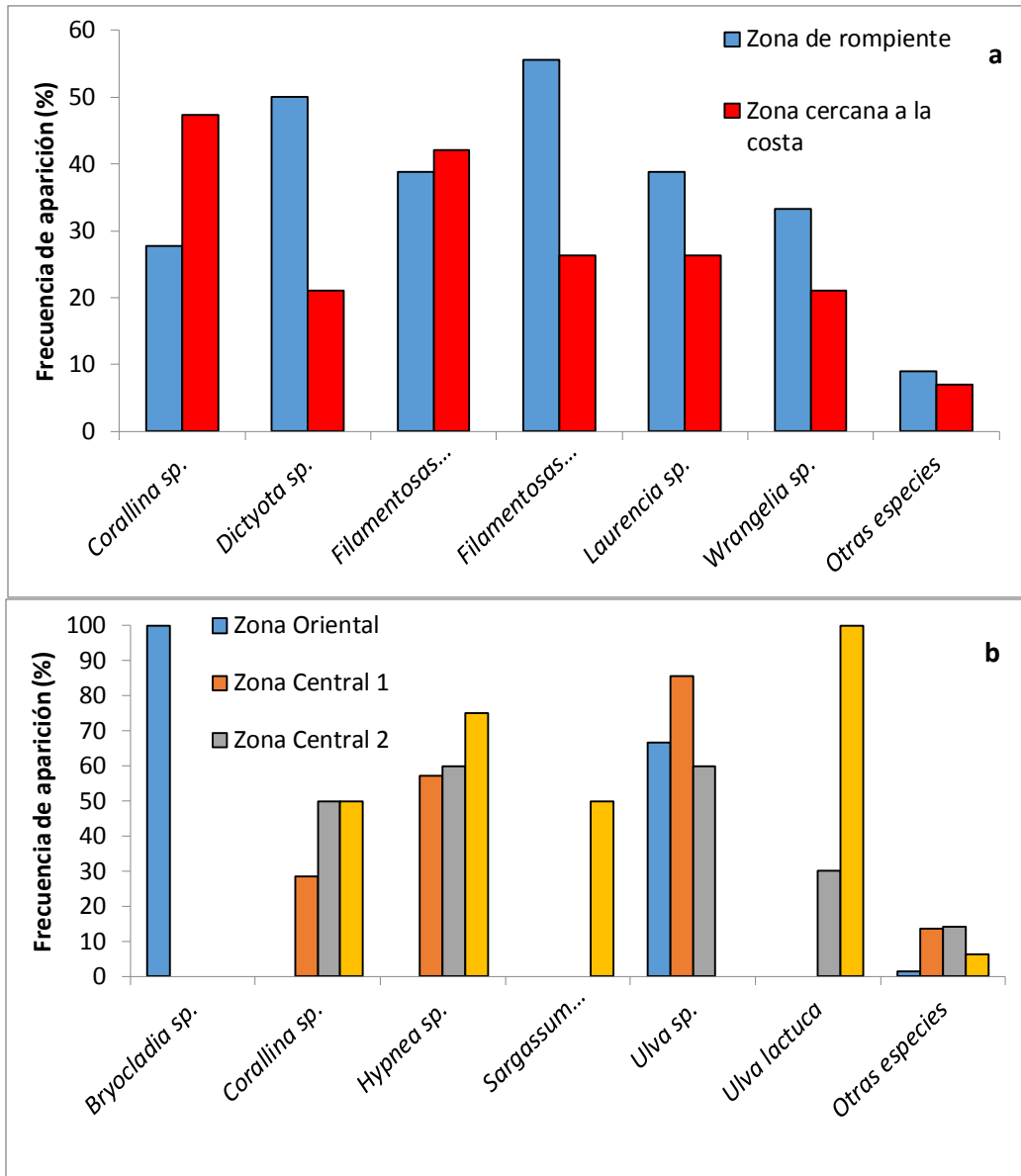


Figura 10. Frecuencia de aparición (%) utilizando la data de cobertura de macroalgas en las transectas paralelas (a) y en las transectas perpendiculares (b) en Playa Caribe.

En la figura 11, por otro lado observamos que el número de especies frecuentes aumenta y no coincide con lo obtenido en la figura 10, lo cual ocurre porque la estimación de la frecuencia de aparición de las especies se hace directamente en el campo, mientras que la basada en biomasa se realiza con las muestras de macroalgas extraídas que posteriormente se revisan a detalle en el laboratorio, con la ayuda de la lupa estereoscópica u óptico.

Predomina la especie *Centroceras gasparrinii* la cual presenta una frecuencia de aparición de 80% en ambas transectas, continuando con la especie *Hypnea charoides* 76% y 38% para la zona de rompiente (T1) y la zona cercana a la costa (T2), respectivamente. Mientras las especies *Cladophora dalmatica*, *Corallina panizzoi*, *Gayliella womersleyi* y *Jania adhaerens* presentan un 62% en la zona cercana a la costa; con el mismo porcentaje, pero en la zona cercana a la rompiente destaca la especie *Melanothamnus ferulaceus*. Es necesario mencionar que sólo se graficaron aquellas especies que presentaron al menos 50% de frecuencia de aparición en alguna de las dos transectas evaluadas, dada la elevada cantidad de especies que presentaron un porcentaje mayor al 30% (figura 11a).

Nuevamente se observó que las frecuencias de aparición obtenidas con base en la cobertura no coincidieron con las obtenidas por biomasa en el caso de las transectas perpendiculares (figura 11b). En la categoría "otras especies" se engloban las 82 especies restantes identificadas. *Chondria littoralis*, *Melanothamnus ferulaceus*, *Hypnea charoides* y *Gayliella womersleyi* son las representantes más importantes en las cuatro transectas al presentarse en más del 50% de cada una de ellas.

Se destaca que la frecuencia de aparición para las especies *Centroceras gasparrinii* y *Gayliella womersleyi* va disminuyendo progresivamente desde la zona oriental (TP1) hasta la zona occidental (TP4), el caso contrario ocurre con la especie *Jania adhaerens* que aumenta su frecuencia de aparición desde la zona occidental hasta la oriental, demostrando una cierta zonación en este gradiente ambiental.

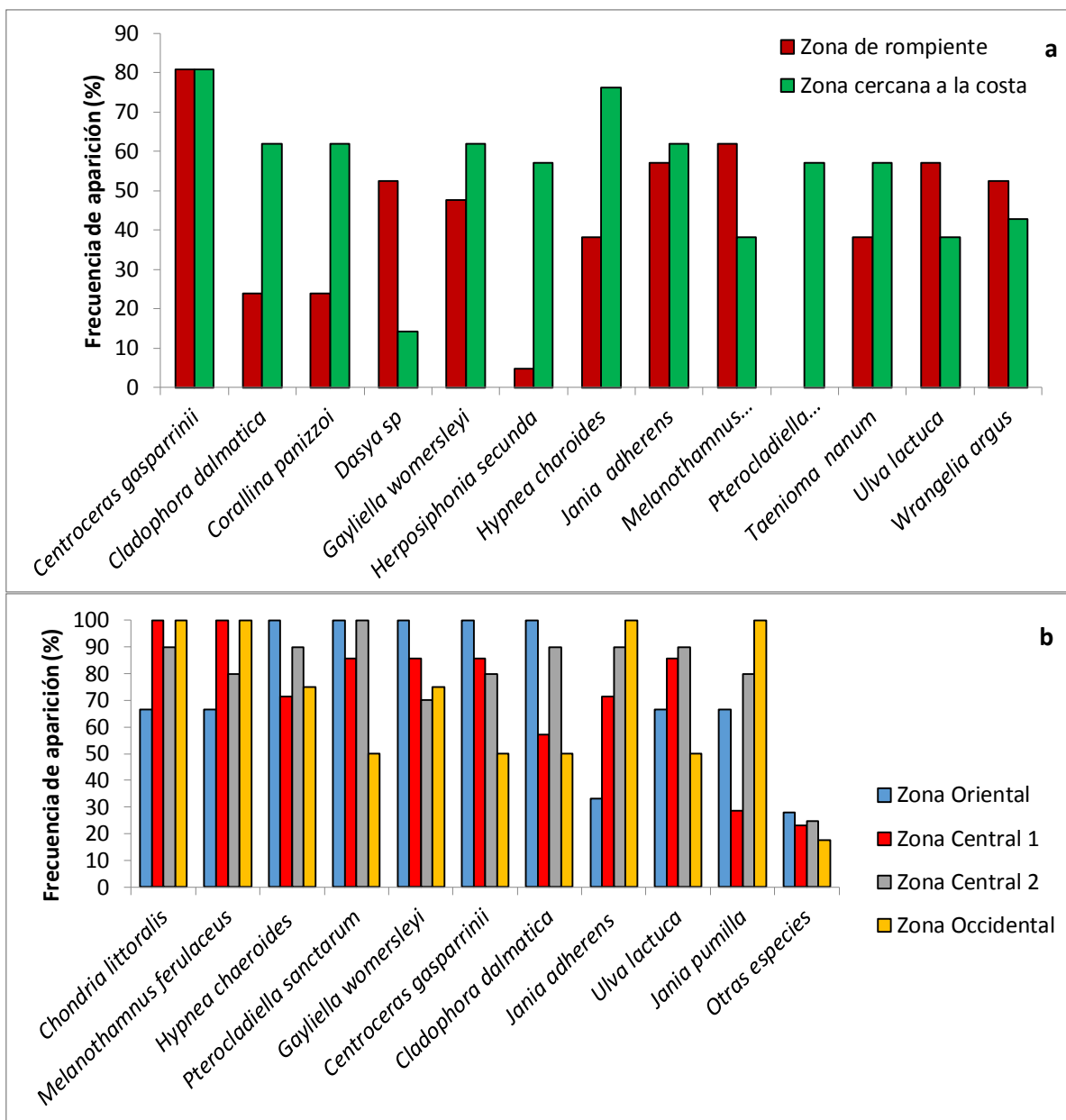


Figura 11. Frecuencia de aparición (%) utilizando biomasa de macroalgas en las transectas paralelas (a) y en las transectas perpendiculares (b) en Playa Caribe.

- ***Biomasa de macroalgas, géneros y complejos***

Para el pesado de las especies, se tomó como criterio que las mismas aparecieran solas, es decir, que el peso de otra especie epífita o acompañante fuese prácticamente nulo y/o que la especie no estuviese unida a ninguna otra; por el contrario, si el peso de otra especie que la acompañara llegaba a ser significativo, debido a la abundante cantidad de ésta, la misma se clasificaría como "Complejo de grupos de algas" denominándolo de acuerdo a las 2 o 3 especies más abundantes.

Existen casos donde las especies se encontraban enredadas por rizoides y para no perder material se colocaron juntas, pero también aparecieron especies de gran similitud que por lo general crecen juntas, por lo que en ambas situaciones, éstos se consideraron como complejos, así especies del mismo género con similitudes y difícil separación son considerados por el género. Considerando lo antes expuesto, observamos que los valores de peso obtenidos para varios de los complejos de algas (Figura 12) son mayores que los pesos obtenidos para las especies individuales o de algunos géneros solos. Las algas que se tomaron para realizar la gráfica de especies fueron aquellas con un valor de biomasa promedio mayor a 100 g/m^2 .

La especie con mayor valor de biomasa seca es *Corallina panizzoi* ($1868,7 \text{ g/m}^2$), mientras que el resto de las especies, aportan un valor promedio de biomasa inferior a los 500 g/m^2 (figura 12a). Es importante mencionar que las barras representan la desviación estándar que indican la variabilidad del peso encontrado en los distintos cuadrantes

evaluados. En general, con excepción de *C. panizzoi* los valores de biomasa en los cuadrantes fue similar.

Por otro lado, el complejo con más representación en biomasa (figura 12b) fue el complejo 40 conformado por las especies del género *Herposiphonia* y *Pterocladiaella sanctarum* con un peso de biomasa seca total de $526,5 \pm 64,78 \text{ g/m}^2$, seguido del complejo 8, del género *Sphacelaria* y *Centroceras gasparrini* con $327,7 \pm 116,37 \text{ g/m}^2$, por último con un valor de $219,6 \pm 50,06 \text{ g/m}^2$ les sigue el complejo 45 con los géneros *Herposiphonia* y *Melanothamnus*.

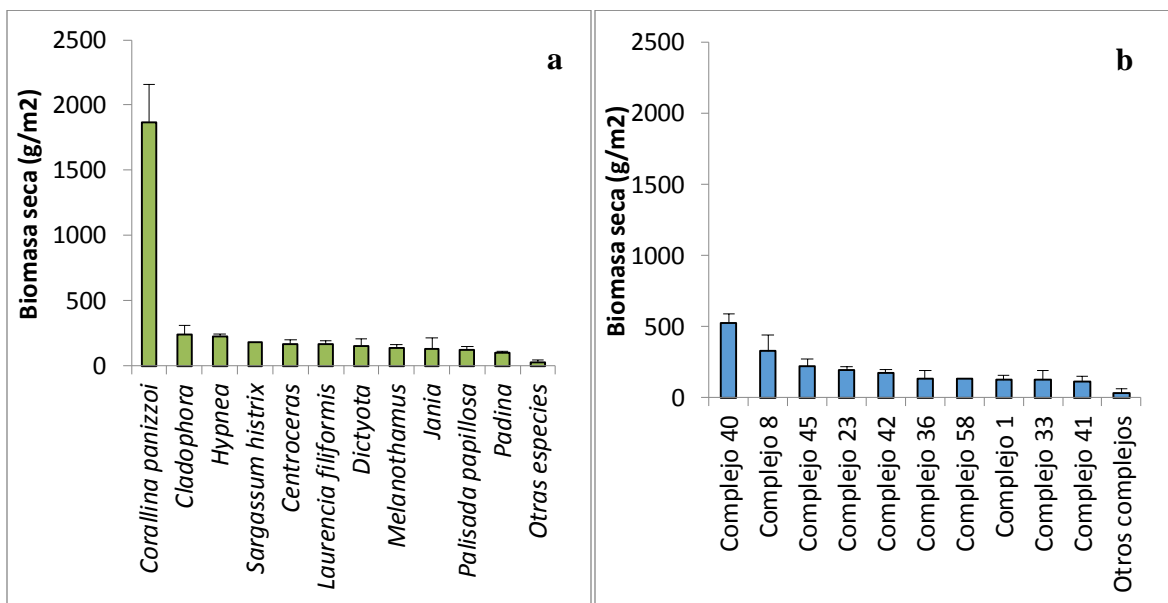


Figura 12. Biomasa seca promedio (g/m²) de las distintas géneros y especies (a); y complejos de algas (b) obtenidos en el muestreo realizado con transectas paralelas. Las barras representan desviación estándar.

En las transectas perpendiculares las especies encontradas del género *Sargassum* presentan un peso total de $1970,30 \text{ g/m}^2$, las del género *Hypnea* un valor de $1860,40 \text{ g/m}^2$ y el tercer valor más alto lo presenta la especie *C. panizzoi* (figura 13a). Es importante

resaltar que la especie *C. panizzoi* y las especies del género *Hypnea* aparecen en ambos muestreos (entre los tres de mayor peso), lo que puede estar relacionado con la frecuencia de aparición o el espacio que ocupan a lo largo de la plataforma. Los tres complejos que poseen mayores pesos (figura 13b), están representados con los números 43, 58 y 50, el complejo 43 está conformado por las especies encontradas del género *Melanothamnus* y *Sphacelaria*. El segundo por la especie *Bryocladia thyrsgera*, y los géneros *Melanothamnus* y *Chondria*; y por último el tercer complejo por las especies del género *Gelidium* y *Pterocladia*.

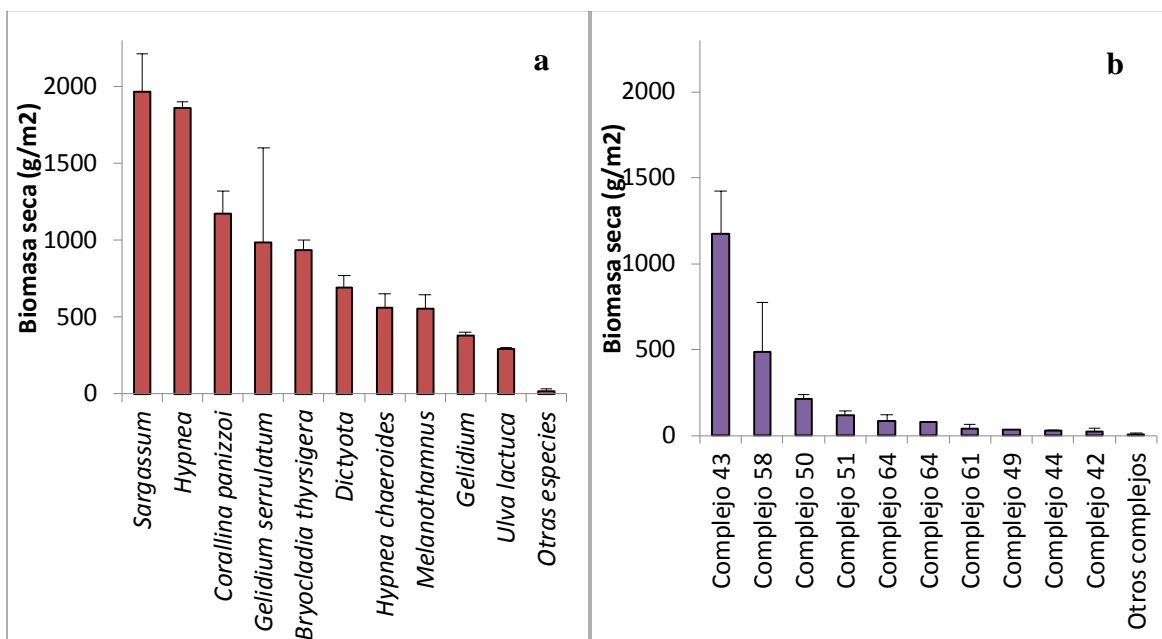


Figura 13. Biomasa seca (g/m²) de las distintas especies y géneros (a) y complejos (b) obtenidos en el muestreo realizado con transectas perpendiculares. Las barras representan la desviación estándar.

- ***Índice de valor de importancia (IVI)***

Como se mencionó anteriormente, el IVI viene determinado por el valor obtenido de la sumatoria de los valores porcentuales de cobertura, biomasa y frecuencia de aparición por especie, género o complejo, por lo que el máximo valor que este puede adoptar es 300%, lo cual solo es posible cuando una especie monopoliza el espacio (en cobertura y biomasa) y está presente en todas las unidades de muestreo. En este estudio el máximo valor de IVI hallado fue de 55% (en las transectas perpendiculares), lo que sugiere una baja dominancia ecológica en esta comunidad, coincidiendo con los valores de los índices ecológicos calculados.

Las especies de algas con mayor IVI en el gradiente ambiental este-oeste (transectas paralelas) son *Corallina panizzoi* (35,47%), *Asparagopsis taxiformis* (19,44%) y *Canistrocarpus crispatus* (6,47%), mientras que los géneros más importantes son *Centroceras* (28,51%), *Laurencia* (12,71%) y *Jania* (12,01%). En el gradiente *costa-mar afuera* (transectas perpendiculares) las de mayor IVI fueron las especies *Ulva lactuca* (55,08%), *C. panizzoi* (15,01%), *Bryocladia thyrsgera* (10,77%), los géneros *Hypnea* (28,01%), *Melanothamnus* (11,87%) y *Dictyota* (10,62%); y para ambos tipos de transectas el complejo de filamentosas rojas y pardas (21,88% y 17,34%).

Al evaluar los valores obtenidos *C. panizzoi* (figura 14a) y *U. lactuca* son las especies con mayor IVI presente en ambos muestreos, esto viene determinado por el alto valor obtenido en biomasa relativa para la primera y por frecuencia de aparición para la segunda.

Los géneros con mayor IVI en la plataforma por otro lado están representados por las especies encontradas de *Hypnea* y *Ulva*, donde el primero está determinado por la frecuencia de aparición relativa en las transectas paralelas y por biomasa relativa en las transectas perpendiculares, indicando que este género presenta una amplia distribución; mientras que el segundo está determinado sólo por frecuencia de aparición relativa, encontrándose dispersa en toda la extensión de la plataforma, ya que su valor en peso seco no es significativo debido a su estructura celular tisular o filamentosa.

Por último, los complejos más importantes en la plataforma, que presentan un mayor valor de IVI son las filamentosas verdes, rojas y pardas, conformados por especies del género *Cladophora*, *Chaetomorpha*, *Ceramium* y *Sphacelaria*, entre otras (Anexo 1), dándole mayor relevancia al valor de frecuencia de aparición, motivado a que están distribuidas en su mayoría a lo largo de la plataforma, aportando poco valor a la biomasa relativa por su estructura filamentosa (Tablas III y IV).

Tabla III. Valores de índice de valor de importancia para especies y complejos encontrados en las transectas paralelas. En rojo especies con los valores más altos.

Especies/Complejos	Frecuencia de aparición (%)	Cobertura (%)	Biomasa seca (%)	IVI (%)
Complejos	-	-	47,431	47,431
<i>Corallina panizzoi</i>	2,992	6,081	26,401	35,474
<i>Centroceras</i>	5,827	20,381	2,301	28,509
Filamentosas rojas y pardas	20,472	1,403	-	21,876
<i>Asparagopsis taxiformis</i>	2,205	16,271	0,968	19,444
<i>Laurencia</i>	2,520	4,110	6,076	12,706
<i>Jania</i>	7,244	3,074	1,692	12,010
Filamentosas verdes	6,299	2,740	2,643	11,682
<i>Hypnea</i>	7,402	1,036	3,219	11,657

Tabla III. Continuación... Valores de índice de valor de importancia para especies y complejos encontrados en las transectas paralelas. En rojo especies con los valores más altos.

Especies/Complejos	Frecuencia de aparición (%)	Cobertura (%)	Biomasa seca (%)	IVI (%)
<i>Gelidiaceae</i>	4,409	4,444	0,858	9,712
<i>Ceramium</i>	2,520	5,446	-	7,966
Especies restantes	7,402	-	-	7,402
<i>Canistrocarpus crispatus</i>	1,260	5,179	0,029	6,467
<i>Dictyota crenulata</i>	1,890	4,143	0,037	6,069
<i>Dictyota sp.</i>	2,520	1,504	1,994	6,017
<i>Ulva</i>	1,260	4,611	-	5,871
<i>Melanothamnus ferulaceus</i>	3,622	2,038	0,173	5,833
Calcáreas costrosas	0,157	5,179	-	5,336
Cianobacterias	0,315	4,277	-	4,592
<i>Wrangelia argus</i>	3,465	1,036	-	4,500
<i>Palisada papillosa</i>	2,520	0,100	1,406	4,026
<i>Sargassum sp.</i>	1,260	0,401	2,329	3,990
<i>Chondria</i>	2,992	-	0,757	3,750
<i>Dasya sp.</i>	2,362	0,969	0,274	3,605
<i>Ulva lactuca</i>	3,307	-	0,296	3,603
<i>Melanothamnus sphaerocarpus</i>	1,417	1,437	-	2,854
<i>Coralinas costrosas</i>	-	2,205	-	2,205
<i>Polisiphonia</i>	0,315	1,604	-	1,919
<i>Padina</i>	0,472	0,067	1,115	1,654
<i>Caulerpa</i>	1,417	0,234	-	1,651
<i>Dichotomaria marginata</i>	0,157	0,033	-	0,191
Total	100,000	100,000	100,000	300,000

Tabla IV. Valores de índice de valor de importancia para especies y complejos encontrados en las transectas perpendiculares. En rojo especies con los valores más altos.

Especies/Complejos	Frecuencia de aparición (%)	Cobertura (%)	Biomasa seca (%)	IVI (%)
<i>Ulva lactuca</i>	2,896	50,000	2,180	55,076
<i>Hypnea</i>	4,421	9,831	13,761	28,014
Filamentosas rojas y pardas	16,311	1,030	-	17,341
<i>Corallina panizzoi</i>	1,677	4,650	8,686	15,013
<i>Neosiphonia</i>	4,268	3,496	4,105	11,869
<i>Bryocladia thyrsgera</i>	1,524	3,246	6,003	10,774
<i>Dictyota</i>	1,067	4,432	5,124	10,623
<i>Ulva</i>	0,457	9,114	0,433	10,004
Filamentosas verdes	9,146	0,531	0,092	9,769

Tabla IV. Continuación... Valores de índice de valor de importancia para especies y complejos encontrados en las transectas perpendiculares. En rojo especies con los valores más altos

Especies/Complejos	Frecuencia de aparición (%)	Cobertura (%)	Biomasa seca (%)	IVI (%)
<i>Sargassum polyceratum</i>	0,305	1,498	6,840	8,643
<i>Gelidium serrulatum</i>	0,457	0,811	7,289	8,558
<i>Hypnea charoides</i>	3,049	-	4,145	7,193
<i>Sargassum</i>	0,762	0,905	5,435	7,103
<i>Chondria</i>	4,268	-	1,694	5,962
<i>Laurencia filiformis</i>	2,134	1,810	1,868	5,812
<i>Jania</i>	5,335	0,218	0,155	5,708
<i>Herposiphonia</i>	5,640	-	0,032	5,672
<i>Colpomenia sinuosa</i>	1,982	1,810	1,817	5,609
<i>Gelidium</i>	2,744	-	2,801	5,544
<i>Centroceras</i>	3,354	0,468	1,203	5,025
<i>Pterocladia</i>	3,354	-	1,283	4,636
<i>Asparagopsis taxiformis</i>	1,524	1,092	0,854	3,470
<i>Chondria littoralis</i>	3,354	-	0,047	3,400
<i>Dictyota crenulata</i>	1,372	0,843	1,037	3,252
<i>Sargassum histrix</i>	0,152	0,624	2,299	3,076
<i>Palisada papillosa</i>	1,524	0,406	0,990	2,920
<i>Ulva chaetomorphoides</i>	0,762	1,248	-	2,011
<i>Dasya</i>	1,524	0,250	-	1,774
<i>Hypnea spinella</i>	1,372	-	0,153	1,525
<i>Dichotomaria marginata</i>	0,305	0,125	1,027	1,456
<i>Ulva rigida</i>	1,067	-	0,385	1,452
<i>Dictyota bartayresiana</i>	1,067	-	0,378	1,445
<i>Laurencia</i>	0,610	0,343	0,414	1,367
<i>Gymnogongrus tenuis</i>	1,067	0,031	0,006	1,104
<i>Grateloupia filicina</i>	0,610	0,062	0,141	0,813

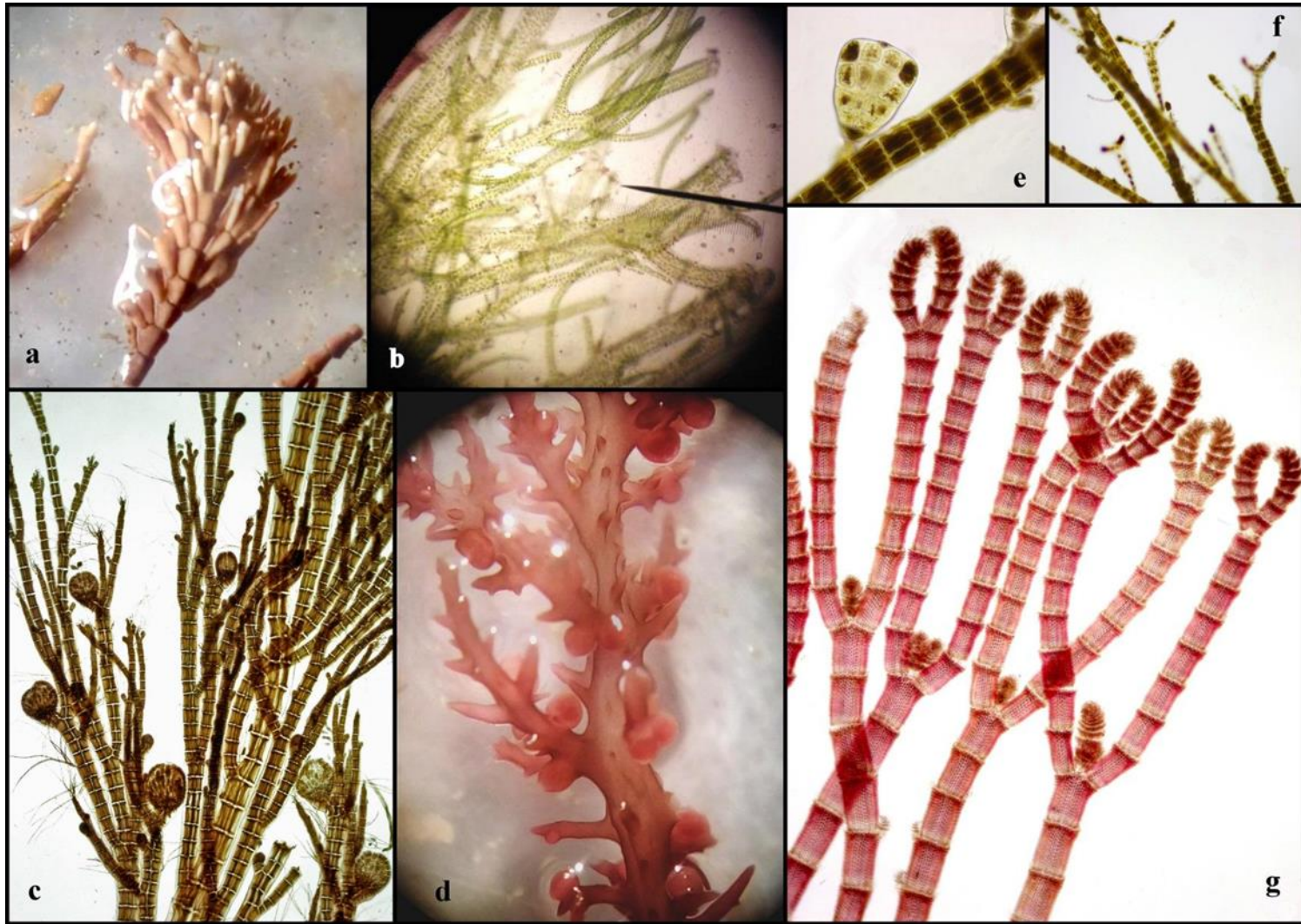


Figura 14. Especies representativas con alto índice de valor de importancia (IVI), a- *Corallina panizoi*, b- *Ulva chaetomorphoides*, c- *Melanothamnus ferulaceus*, d- *Hypnea spinella*, filamentosas pardas (e- *Sphacelaria tribuloides*, f- *S. rigidula*), g- *Centroceras gasparrinii*.

c. *Distribución espacial de las macroalgas en la plataforma de Playa Caribe. Una aproximación mediante análisis de Ordenación y ANOVA anidado*

En la figura 15 se muestran los resultados del Análisis de Coordenadas Principales (ACoP) basados en los datos de biomasa de especies en cada cuadrata para las transectas paralelas y ordenados según el índice de similitud de Bray Curtis, debido a que la ordenación es mucho más intuitiva.

Según la ubicación espacial de las muestras de biomasa en el gráfico, destaca cierta similitud entre las muestras pertenecientes a la transecta al observar una leve separación de tres grupos. En el primer grupo (círculo azul) predominan las muestras de la zona de rompiente con 2 muestras de la zona cercana a la costa (22, 23), estos puntos tienen en común la aparición única del complejo 41 y la especie *Ulva lactuca* que aparece la mayor cantidad de veces en las cuadratas de la T1.

En el segundo grupo (círculo rojo) la mayoría de las muestras forman parte de la zona cercana a la costa exceptuando a cuatro muestras de la zona cercana a la rompiente (8, 18, 19, 20), el punto 8 tiene en común valores de biomasa de las especies encontradas del género *Hypnea* al igual que las cuadratas de la zona cercana a la costa, por otra parte los puntos restantes tienen en común la aparición de la especie *Laurencia filiformis* encontrada en su mayoría en cuadratas de la zona cercana a la costa, estando el complejo 40 conformado por especies de los géneros *Herposiphonia* y *Pterocliadiella*.

Los puntos distantes (23, 30, 31, 32) forman un grupo bastante separado de los dos anteriores (círculo verde) que poseen un único complejo en común, que también está presente en el punto 20 pero éste al tener más especies en común con la zona de rompiente es llevado a ese grupo. Las muestras de este tercer grupo poseen entre 1 a 3 complejos o especies, por eso su separación de los otros dos grupos.

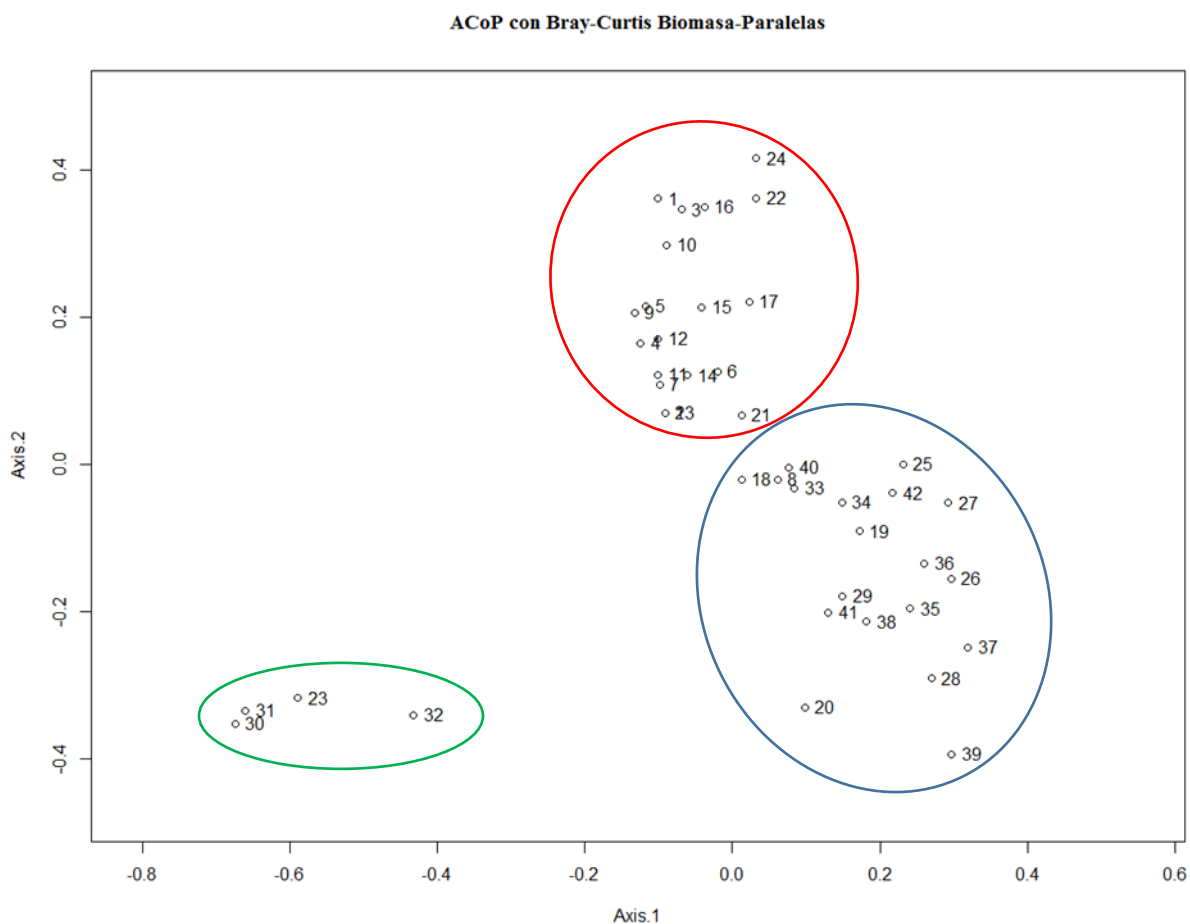


Figura 15. Gráfico de dispersión de muestras, utilizando el índice de Bray-Curtis en RStudio.

Los valores obtenidos para el análisis de similitud (ANOSIM) para las muestras de las transectas paralelas, con base en la biomasa, se presentan en la tabla V. Estos valores resaltan un nivel de significancia de 0,0001 para las transectas 1 y 2, con un R global de

0,1551; cuyos valores permiten rechazar la hipótesis nula (H_0), lo que indica que existen diferencias en la biomasa de las especies de macroalgas encontradas entre las dos zonas evaluadas (transectas paralelas).

Tabla V. Valores obtenidos del análisis de similitud de una vía, realizado en RStudio.

ANOSIM	
Permutation N:	10000
R:	0,1551
p (same):	0,0001

Posteriormente, en el análisis de similitud (SIMPER, tabla VI) observamos cuáles especies o géneros determinan la disimilitud entre ambas transectas. En particular, la especie *Ulva lactuca* aporta 2,965%, seguido de las especies encontradas del género *Hypnea* con 2,656% y el complejo 40 conformado por los géneros *Pterocladia* y *Herposiphonia* con 2,264% (en la tabla se muestran las cinco especies, géneros o complejos que son más importantes al momento de agregar disimilitud).

Tabla VI. Valores obtenidos por SIMPER (PAST3).

Taxon	Av. dissim	Contrib. %	Cumulative %
<i>Ulva lactuca</i>	2,878	2,965	2,965
<i>Hypnea</i>	2,578	2,656	5,621
Complejo 40	2,198	2,264	7,885
<i>Corallina panizzoi</i>	2,077	2,14	10,03
Complejo 45	1,774	1,827	11,85

Al realizarse el PERMANOVA anidado para los valores de biomasa de las transectas paralelas, se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$, tabla VII) lo

que conlleva a un rechazo de la hipótesis nula y confirma la diferencia entre las medias de biomasa de las especies en las transectas (T1 y T2) y que hay variación entre los niveles evaluados del factor, excepto en el nivel de cuadrantes. Dicho en términos biológicos, esto significa que la composición de especies y su biomasa no es distinta en distancias pequeñas (cm, entre cuadrantes dentro de la cuadrata), pero sí en distancias un poco mayores (m, entre cuadratas y a su vez entre las transectas).

Tabla VII. Valores obtenidos del PERMANOVA de un diseño anidado con base en los datos de biomasa de las macroalgas.

	Df	SumOfSqs	R2	F	Pr(>F)
Transecta	1	0,8220	0,04038	17,962	0,002997
Transecta:Cuadrata	2	14,460	0,07104	15,799	0,001998
Transecta:Cuadrata:Cuadrante	2	0,6962	0,03420	0,7606	0,967033
Residual	38	173,906	0,85437		
Total	43	203,548	100,000		

*
*
*
*

Signif. codes: 0 '****' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

En el Anexo II, estas pruebas fueron realizadas con las mismas transectas paralelas, pero tomando en cuenta los valores obtenidos de cobertura, para comparar posteriormente cuál de las pruebas aportaba mayor información y si eran similares entre sí. Se obtuvo un nivel de significancia menor a 0,05 (ANOSIM, $p < 0,05$; PERMANOVA, T (transecta, $p < 0,05$), T:C (transecta: cuadrata, $p < 0,05$)) con lo cual se concluyó que las diferencias están presentes desde transectas hasta cuadratas sea cual sea la matriz de datos utilizada (cobertura o biomasa), posiblemente debido a la alta diversidad de especies que se distribuyen en cada cuadrata, pudiendo encontrarse distintas especies entre cuadratas. Las especies que determinaron la disimilitud entre transectas fueron las filamentosas verdes

(15,42%) y rojas (13,41), seguido de la especie *Corallina sp.* (9,50), basados en lo que se muestra en el Anexo II.

Para las transectas perpendiculares a la costa se realizó un ACoP, con ambas matrices (cobertura y biomasa), pero se trabajó con la matriz de cobertura porque resultó mejor la ordenación de las muestras al agrupar las cuadratas sin distinción de las transectas, es decir, cada cuadrata con un valor de cobertura por cada especie; mientras que en el caso de la matriz de biomasa esto no fue posible motivado a que se toman en cuenta no sólo a las cuadratas sino también a los cuadrantes, aumentando el número de especies y haciendo más difícil la agrupación debido a la gran diferencia que hay entre cuadrantes, y en otros casos a su similitud.

En la figura 16 observamos seis grupos obtenidos al comparar las cuadratas reiterando el hecho que no se tomaron en cuenta las transectas, agrupando cuadratas similares. Se destaca en el primer grupo (círculo azul) con la mayor cantidad de cuadratas agrupadas tienen en común 5 especies (*Colpomenia sinuosa*, *Corallina sp.*, *Hypnea sp.*, *Palisada perforata*, *Ulva sp.*), un segundo grupo (círculo naranja) que reúne cuadratas que tienen en común las especies *Hypnea sp.* y *Ulva lactuca*, en el círculo rojo se encuentran juntas aquellas cuadratas que contienen a la especie *U. lactuca* únicamente en común, comportamiento similar al del grupo verde donde la especie en común es *Ulva sp.* Observamos tres cuadratas separadas entre sí dentro del círculo morado esto porque contienen sólo una especie, exceptuando la T3C5 que está conformado por 8 especies, de las cuales solo 2 coinciden con los grupos anteriores, quedando separadas del resto. El

grupo encerrado en círculo negro lo ocupan cuadratas que, entre otras, contienen a las especies *Corallina sp.* y *Ulva sp.*

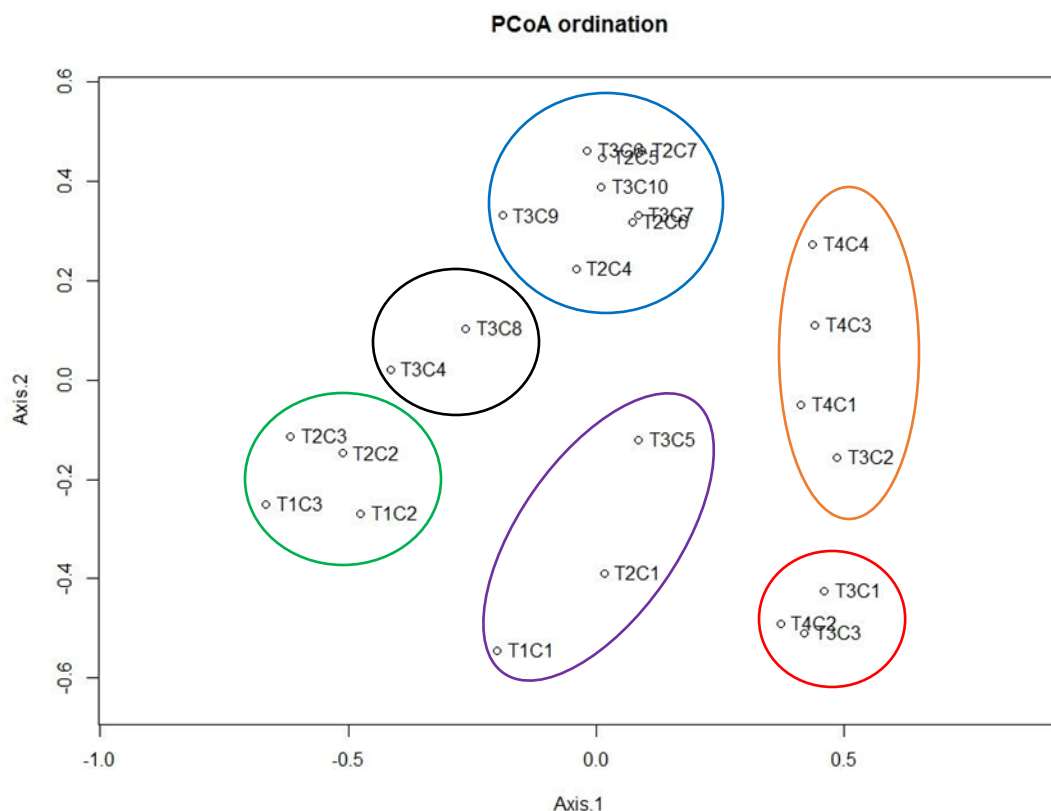


Figura 16. Gráfico de dispersión de muestras, utilizando el índice de Bray-Curtis en RStudio.

Al igual que con las paralelas se realizaron las pruebas de ANOSIM, SIMPER y PERMANOVA anidado tanto para los datos de cobertura como de biomasa en las transectas perpendiculares. En los casos de ANOSIM y PERMANOVA las diferencias obtenidas fueron significativas ($p < 0,05$), lo que nos llevó a rechazar la hipótesis nula en ambos análisis, lo que indica diferencias en los valores promedio de cobertura y de biomasa de las especies a nivel de cuadrantes, cuadratas y transectas.

Se debe tener en cuenta que las transectas fueron evaluadas como un factor fijo, las cuadratas como aleatorio y los cuadrantes como valores residuales. Se realizó una prueba a posteriori que permitió visualizar las comparaciones entre factores fijos (tabla VIII), indicando que existen diferencias significativas ($p < 0,012$) entre la zona oriental y las demás zonas (transectas), pero que no hay diferencias significativas entre la zona central 1 y las zonas central 2 y occidental ($p > 0,05$).

Es posible que la diferenciación de la zona oriental respecto a todas las demás se deba a la menor longitud de esta por estar ubicada en la parte más estrecha de la plataforma (y por ende se disponía de menos cuadratas y menos cuadrantes), lo que condiciona un menor número de muestras, factor que pudiera afectar en parte los valores promedios obtenidos.

Tabla VIII. Valores obtenidos de p de la prueba de comparación a posteriori utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis (RStudio).

	1	2	3
2	0,003	-	-
3	0,003	0,192	-
4	0,012	0,055	0,043

d. Variables ambientales y su efecto en la diversidad de especies

La plataforma estudiada posee una estructura geomorfológica muy variada, con presencia de escalones, canales y pozas intermareales. Mide aproximadamente 100 m de largo y presenta un ancho que varía entre 14 y 2 m. En el área proximal a la costa el relieve de la plataforma presenta pendientes suaves ($\pm 10^\circ$), mientras que a medida que nos trasladamos a la parte distal el relieve tiende a volverse más abrupto ($\pm 20^\circ$), como se observa en la figura 17.

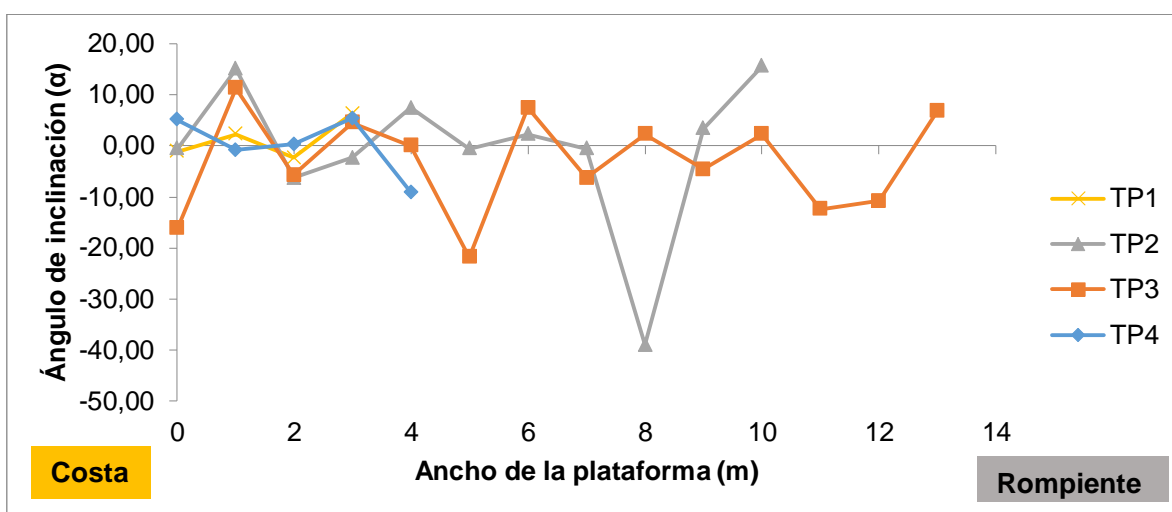


Figura 17. Ángulo de inclinación de la plataforma para las 4 transectas perpendiculares evaluadas (gradiente costa-mar afuera).

El lado cercano a la rompiente, presenta una pendiente que se hace más inclinada y presenta más pozas que el lado que se encuentra cercano a la costa, en consecuencia hay una gran variedad de microambientes propicios para la ocupación de otros organismos además de macroalgas, mientras las pozas son más someras o profundas, o su grado de exposición al oleaje es mayor, donde sólo algunas especies pueden encontrarse. Es necesario mencionar que dada su estructura, la capa de agua acumulada sobre la plataforma

puede variar, dependiendo de la temporada de mareas (altas o bajas) e incluso de la hora del día. Así, la capa de agua estará entre 10 a 30 cm de profundidad en épocas de marea alta, quedando sumergida, mientras que puede llegar a estar totalmente emergida (expuesta al aire) en períodos de mareas bajas.

Para el microrelieve se realizaron medidas cada 10 cm, obteniendo los desniveles y pozas intermareales, siendo más profundas las transectas 2 y 3 con valores de 0,66 y 0,44 m respectivamente y escalones en la transecta 2 de 0,74 m (Figura 18). Como se mencionó anteriormente estos cambios pueden llegar a ser abruptos, lo cual es ventajoso para algunas especies que colonizan estos espacios.

Se observó que en las transectas de las zonas occidental y oriental de la plataforma, la heterogeneidad espacial es menor o menos marcada que en las transectas del centro de la plataforma, además debido al menor ancho de la plataforma en estas zonas, el número de cuadratas donde se estimó la cobertura y el de muestras de biomasa fue menor en el sector occidental y oriental, razones por las que se esperaba una mayor cantidad de especies en las transectas de la zona central. Las transectas de los sectores occidental y oriental están expuestas a un fuerte impacto del agua, al estar expuestas al efecto de las olas y corrientes debido a la leve curvatura de la playa y al aumento de profundidad con respecto de un lado y otro.

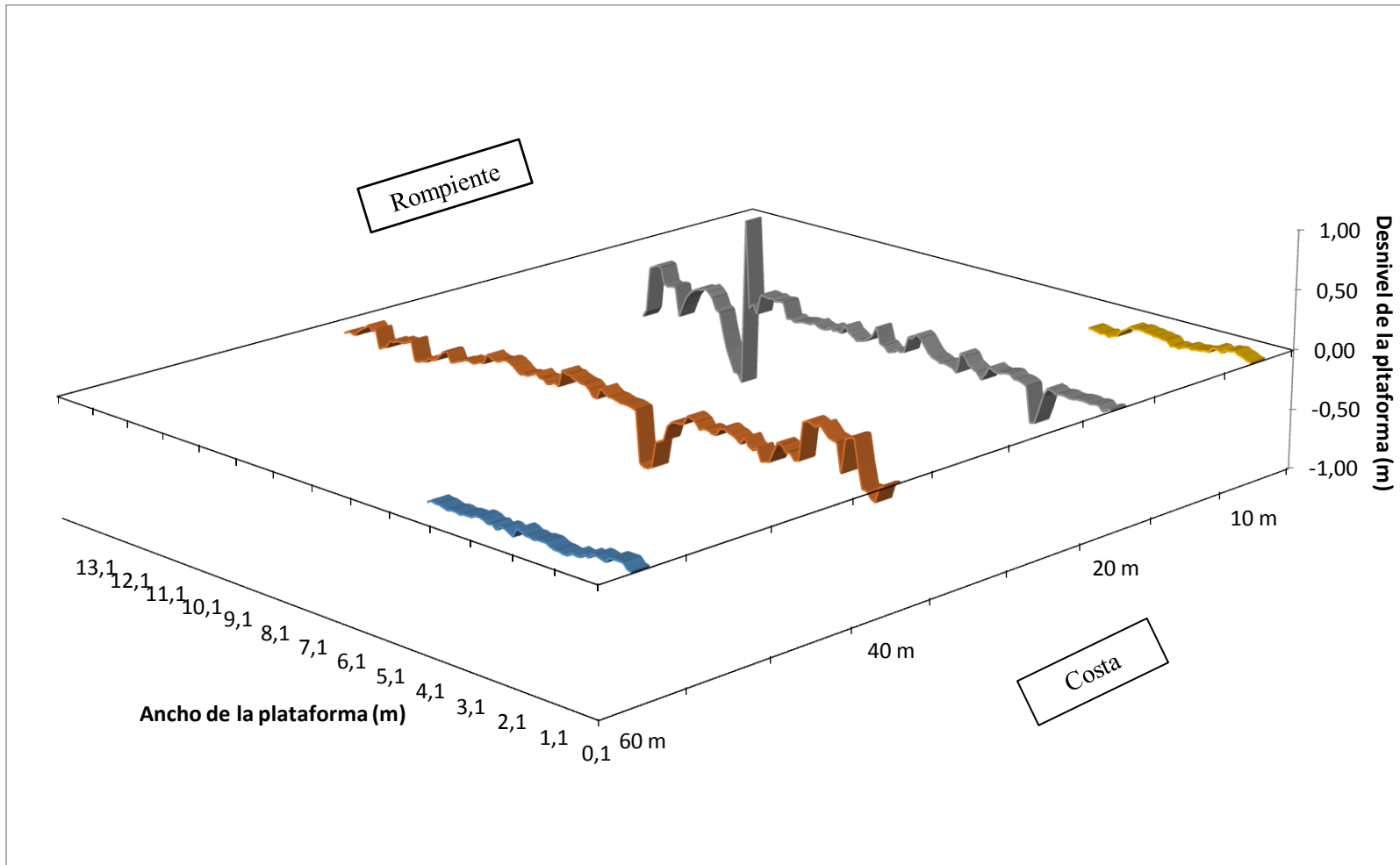


Figura 18. Microrelieve transversal de la plataforma evaluada (*costa-mar afuera*). Las diferencias de nivel vienen expresadas en metros.

La salinidad promedio obtenida fue de $36,5 \pm 0,7$ ‰ y $40 \pm 0,0$ ‰ para el mes de noviembre 2017 y abril-mayo 2018 respectivamente, utilizando entre 2-4 valores de medición por día. En el caso de la temperatura promedio del aire en el mes de noviembre se estimaron mediante registros de libre acceso obtenidos de la página web The Weather Channel (<https://weather.com/es-VE/tiempo/mensual/1/VEVG0025:1:VE>), obteniendo un valor de $27,5 \pm 4,9$ °C, mientras que para el mes de abril se registró una temperatura promedio del aire de $33,54 \pm 1,53$ °C donde en horas de la mañana las temperaturas eran menores ($30,31$ °C) que las del mediodía ($34,62$ °C). La temperatura promedio del agua fue de $25,33 \pm 0,43$ °C, aumentando levemente hacia la tarde. La velocidad promedio del viento obtenida fue de $1,04 \pm 0,11$ m/s presentando valores mayores al mediodía que para las horas de la mañana. Para el pH se obtuvieron valores promedio de $8,10 \pm 0,04$.

Para determinar la hidrodinámica de la playa se calculó el índice de disolución de las tizas en días de mareas altas y bajas, estos valores deben ser tomados con precaución debido a la ausencia de réplicas en cada punto (o bolsa). En la figura 20a se presentan los valores obtenidos en temporada de luna nueva (marea alta). Se obtiene el mayor valor de hidrodinamismo en la zona más cercana a la costa del sector central ($1,85$ g/h), al ser mayor el impacto frontal que las olas tienen sobre la plataforma siendo esto moderado probablemente por la marea alta, sin embargo, al omitir este valor el mayor efecto de corrientes lo tienen las zonas occidental y oriental, es decir, las zonas a los costados de la plataforma lo que tiene sentido al observar desde una vista general a la misma. Por el contrario, el menor valor obtenido se encuentra en la zona intermedia del sector occidental de la plataforma ($0,58$ g/h) que puede deberse al impacto de las olas que es amortiguado por el canal y la inclinación positiva de la plataforma (figura 19).

En los valores obtenidos de fase lunar cuarto menguante (marea baja, figura 20b) se observa un aumento del índice de disolución a medida que nos acercamos a la rompiente en el sector oriental, siendo contrario a lo registrado en el sector occidental al aumentar hacia la costa; en el sector central existe mayor intensidad de corriente en los bordes de la plataforma que en la zona intermedia, esto puede deberse a que los canales de pozas intermareales amortiguan el efecto del oleaje. El mayor valor de hidrodinamismo se obtuvo en la zona más cercana a la rompiente del sector oriental (1,52 g/h); por el contrario, el menor valor obtenido se encuentra en la zona intermedia del sector central de la plataforma (0,11 g/h).

En ambas figuras se pudo determinar que el efecto de la corriente es mayor en el lado oriental y occidental, siendo más marcada la zona de rompiente con valores superiores a 1,10 g/h, siendo el máximo valor obtenido 1,52 g/h en temporada de mareas bajas. Dicho efecto se puede atribuir a la forma curvada y exposición del oleaje de la plataforma.



Figura 19. Canal de la plataforma fragmentada, en el lado izquierdo se observa el escalón producto del final de la plataforma.

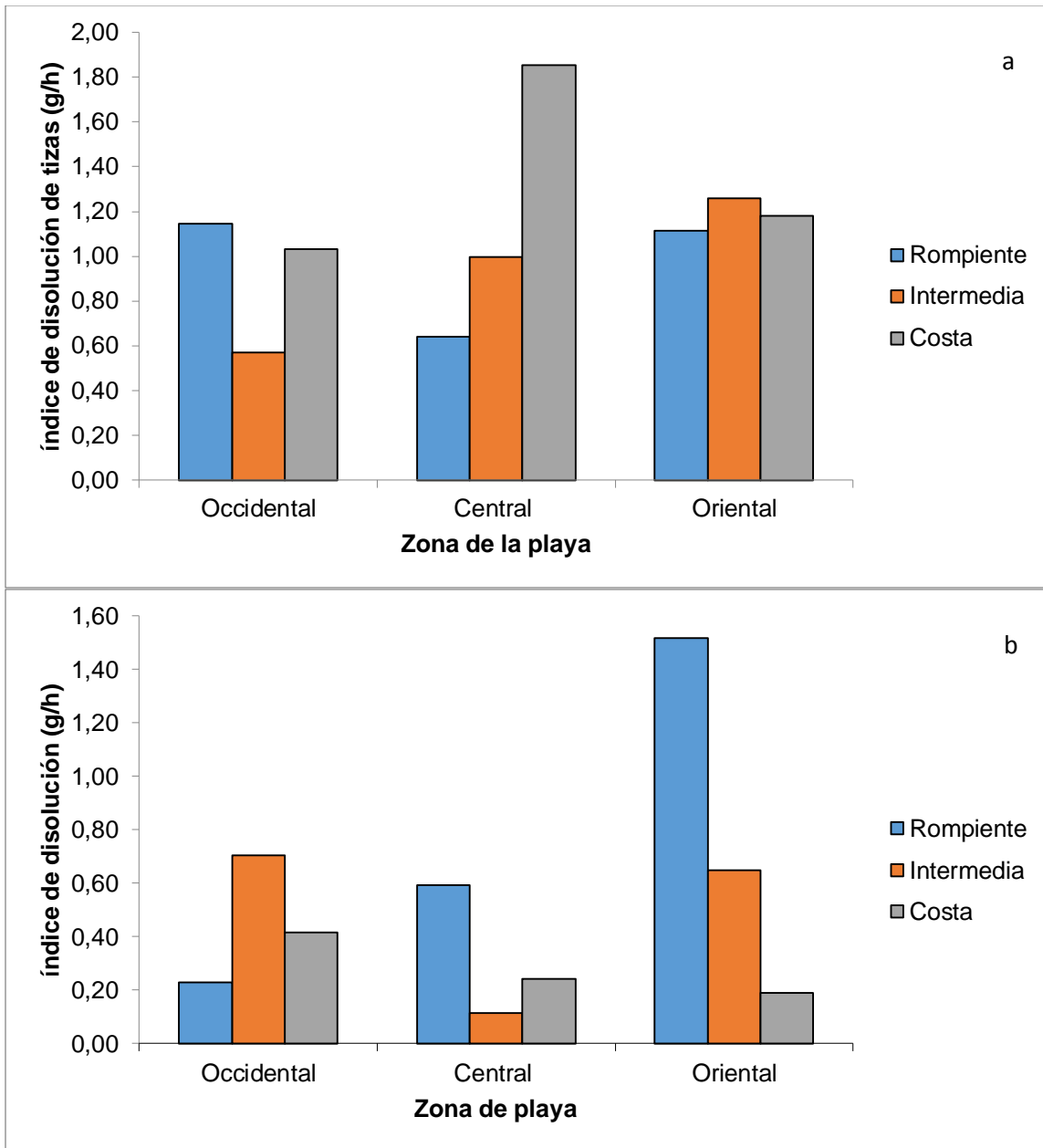


Figura 20. Índice de disolución de tizas (g/h) colocadas en tres sectores de la plataforma de Playa Caribe: occidental, central y oriental; y en tres zonas dentro de cada sector: rompierte, intermedio y costa en temporadas de mareas altas (a) y mareas bajas (b).

Para observar el efecto de las variables físicas medidas en el campo (corrientes, pendiente y microrelieve) sobre la distribución y frecuencia de aparición de las macroalgas en las cuadratas de las transectas perpendiculares, se realizó un análisis de correspondencia canónico (ACC), el cual ayudó a explorar cuál de estas tres variables podría afectar más a

una u otra especie. Observamos en la figura 21 una mayor relación con la pendiente y el microrelieve que con la corriente, esto debido a que la nube de puntos se concentra cerca de estos vectores y parecen ser los vectores de mayor longitud, motivado también a que los dos son muy cercanos entre sí. Algunas de las especies que se ven afectadas por el microrelieve son *Melanothamnus sp.*, Complejo 63 (*Centroceras* e *Hincksia*), siendo parecidas entre sí por su forma filamentosa al compartir un sistema de fijación bastante firme.

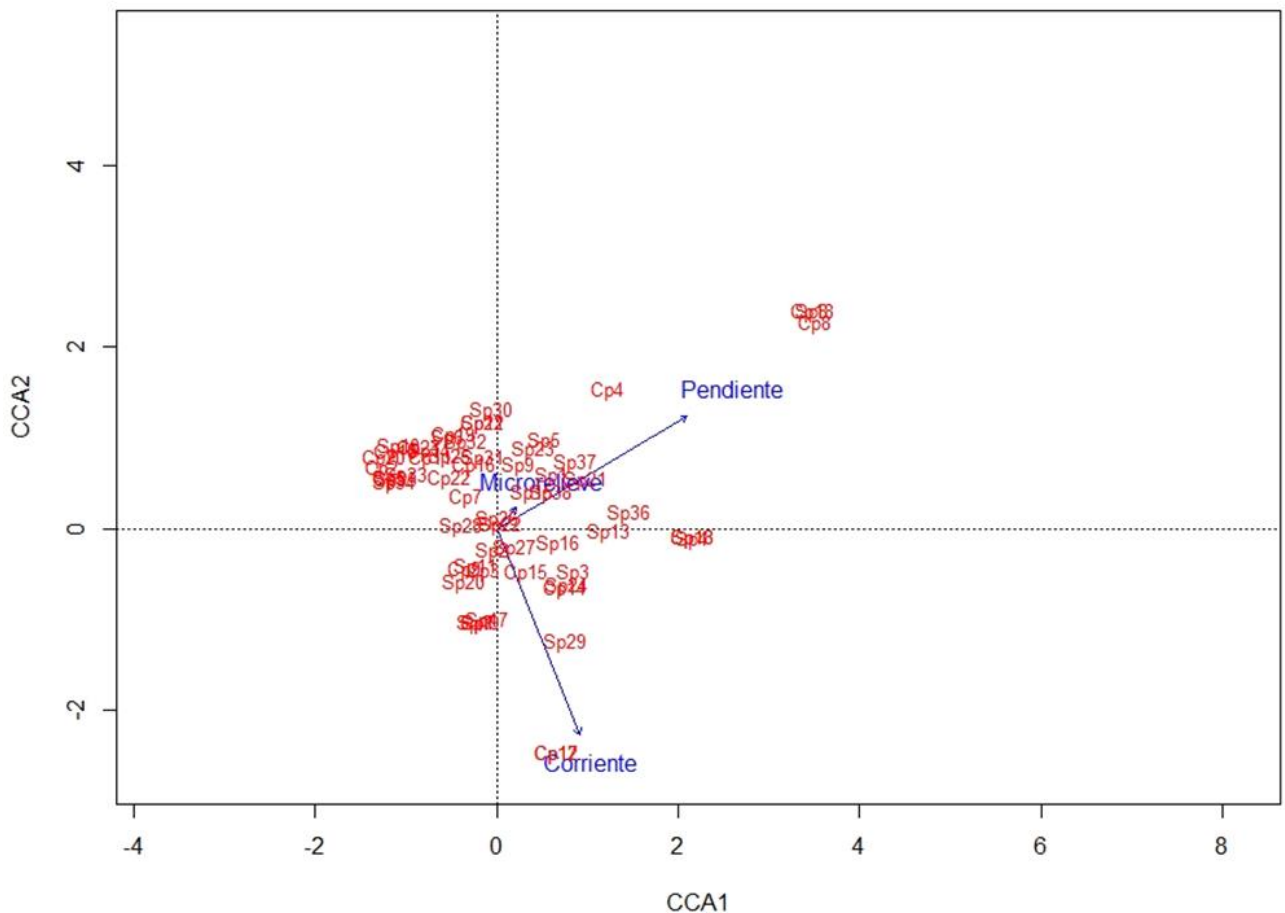


Figura 21. Gráfico de dispersión de muestras, se presenta a las variables como vectores que parten del centro y la ubicación de cada especie.

6. DISCUSIÓN

Composición y riqueza florística de macroalgas en Playa Caribe

Este estudio representa el primer trabajo en el cual se realiza un análisis de la diversidad de macroalgas en la plataforma rocosa de Playa Caribe, donde se relaciona la heterogeneidad espacial con la distribución macroalgal.

La realización de un muestreo sistemático y exhaustivo espacialmente, nos permitió la toma de muestras en distintos tipos de hábitats presentes a lo largo de los ejes principales de la plataforma, tanto en sentido horizontal (*este-oeste*) como en sentido perpendicular al primero (*costa-mar afuera*) llegando a zonas que probablemente no podrían llegar a ser muestreadas si se realizara un muestreo aleatorio, o uno basado en un bajo número de muestras. Adicionalmente, en el muestreo campo y en los análisis de datos se consideraron tres parámetros ecológicos para evaluar la composición, abundancia y distribución de las especies de algas en esta comunidad (frecuencia de aparición, cobertura y biomasa), lo que también representó un mayor esfuerzo de muestreo y de análisis, que eventualmente permitió captar un mayor número de especies y así obtener una representación más cercana de la estructura de la comunidad de macroalgas de la plataforma rocosa de Playa Caribe.

Este esfuerzo muestral permitió identificar un total de 56 géneros con 110 especies en la zona mesolitoral de Playa Caribe, dentro de los cuales 7 géneros con 20 especies pertenecen al Phylum Chlorophyta; 11 géneros con 20 especies pertenecen al Phylum Ochrophyta; y 38 géneros con 72 especies pertenecen al Phylum Rhodophyta. Es

interesante destacar el contraste entre la cantidad de algas que se reportan en este trabajo y los reportes anteriores (50-70 especies, (Solé y Vera, 1997; Ardito y García, 2009)), más aún cuando 24 de las 110 especies no habían sido registradas anteriormente en el estado Miranda (teniendo en cuenta la base de datos de Ficoflora Venezuela, UCV (Gómez *et al.*, 2018)).

Recordemos que Guilarte *et al.* (2013) trabajaron en la bahía de Boca de Río, estado Nueva Esparta, encontrando una composición porcentual que coincide con el patrón Rhodophyta > Chlorophyta > Heterokontophyta (Ochrophyta en la actualidad), típico de ambientes tropicales y subtropicales (Díaz-Piferrer, 1969; *cit.* Guilarte *et al.*, 2013). Siendo las algas rojas las que representan el mayor número proporcional de especies, al compararlas con las algas pardas que tienen una mayor proporción en lugares templados y fríos, aunque existen algunos géneros capaces de adaptarse a climas tropicales. Además se resalta el hecho de que las algas verdes son las segundas más predominantes en ambientes tropicales a excepción de zonas de alta contaminación en donde llegan a tener un elevado valor de riqueza (Rosado (2012), (Kapraun, 1980; *cit.* Huapaya, 2017)).

En la costa venezolana se ha reportado que, en términos de riqueza, el segundo y tercer Phyla obtenidos, obedecen al patrón general encontrado en plataformas rocosas de ambientes tropicales hasta los momentos (Ardito *et al.*, 1995; Vera, 1996; Solé y Vera, 1997; Ardito y García, 2009; Solé *et al.*, 2012), sin embargo la composición de especies encontrada en Playa Caribe correspondió con el esquema típico tropical de manera significativa, es decir, la hay proporción de especies de estos Phylum se corresponde, aunque pueden encontrarse variaciones basados en las condiciones locales.

A la hora de describir una comunidad, el número de especies es, quizás, el atributo más frecuentemente utilizado, siendo de gran importancia para comparar estudios de Biodiversidad y Biología de la Conservación (Gotelli y Colwell, 2001; Magurran, 2004; Cava, 2013).

Como ya se mencionó, la elevada riqueza de especies encontrada en la plataforma rocosa de Playa Caribe resultó sorprendente y muy superior a la de otros estudios realizados para el mismo estado. Esto podría atribuirse, entre otros factores, a la correspondencia general entre el tipo de sustrato y la riqueza (Cantos/afloramientos/plataformas de roca > roca irregular y cantos rodados > roca escarpada/vertical > guijarros, piedras y rocas pequeñas > teja y grava (Wells *et al.*, 2007)), así como al significativo esfuerzo de muestreo realizado.

Una característica relevante de la plataforma de estudio es la presencia de numerosas pozas intermareales, que representan un buen lugar para la colonización de especies calcáreas y algas pardas, algunas incluso con capacidad de establecerse tanto en zonas intermareales como submareales (especies de los géneros *Corallina*, *Jania*, *Dictyota*, *Herposiphonia*, entre otras), esto podría explicar el por qué se encontraron 83 especies dentro o adyacentes a las áreas que contenían pozas o aguas someras en la zona central, a pesar de que en su mayoría no son estrictamente de este tipo de zonas pero al ser un ambiente lo suficientemente estable, permitió el asentamiento de una elevada cantidad de especies. Por otro lado, algunas especies del género *Sargassum* pueden proliferar en ambientes turbios o de mucho oleaje (Engelen *et al.*, 2005), así como también especies de

los géneros *Cladophora*, *Hypnea*, *Laurencia*, entre otros, aumentando la diversidad de especies cercanas a la rompiente donde prevalece un oleaje de intensidad moderada a fuerte.

Otro factor que pudiera estar relacionado con la presencia de tan alto número de especies en el área de estudio es el ascenso de aguas ricas en nutrientes debido al proceso de surgencia o afloramiento costero; Voltolina (1975, *cit. Castellanos et al., 2002*) hace mención de un fenómeno de afloramiento de poca extensión, mientras que Muller-Karger y Aparicio (1994) utilizando imágenes satelitales del Coastal Zone Color Scanner (CZCS) encuentran un importante afloramiento de fitoplancton en el área de Cabo Codera; tal estudio se realizó en temporada de sequía, periodo que se estableció como un lapso de tiempo de surgencia o afloramiento puesto que en este caso dicho fenómeno reportó continuidad desde el oriente del país hasta el extremo oriental del Litoral Central en particular los sectores de La Sabana y Chuspa (Castellanos *et al., 2002*; Quintero *et al., 2004*; Arévalo y Franco, 2008; Müller-Karger y Varela, 1990 *cit. Gómez et al., 2012*). Esta surgencia parece estar relacionada con el viento, batimetría y corrientes marinas (Akl *et al. 1997 cit. Castellanos et al., 2002*).

Consecuentemente, Castellanos *et al. (2002)* lograron determinar a través de imágenes tomadas de Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR) que la surgencia fue más intensa durante los meses de febrero y marzo, reportando una temperatura promedio para esos meses de 21°C. Este ascenso de aguas frías cargadas con nutrientes favorece el crecimiento y reproducción de muchas especies de algas (Garrido y García-González, 2017; Castellanos *et al., 2002*), lo que probablemente trajo como

consecuencia encontrar en estado reproductivo a 38 algas de las 88 (43,18%) encontradas para el mes de noviembre y a 34 de 92 (36,96%) especies de algas para los meses de abril y mayo.

En cuanto a las diferencias en la riqueza de especies entre los dos posibles gradientes ambientales estudiados (costa/mar afuera y flanco oriental/occidental, de la plataforma), se observó que las zonas oriental, central y occidental de la plataforma (evaluadas mediante las transectas perpendiculares) presentaron una mayor diversidad de macroalgas que las zonas de rompiente y cercana a la costa (transectas paralelas).

Una posible explicación a las diferencias obtenidas puede ser el que las transectas perpendiculares incluyeron el borde externo de la plataforma, hábitat en donde se encontraron 60 especies tan sólo en las cuadratas finales de las transectas de la zona central, la cual presenta características estructurales más complejas, donde hay una zona de pozas, un escalón con cierta elevación y posteriormente una inclinación de la plataforma, lo que ocasiona tres hábitats diferentes, siendo el primero un ambiente estable constantemente sumergido, la siguiente dependiente de las mareas dada su condición alternada entre emergida y sumergida y la zona final externa de la plataforma donde se encuentran un tipo de algas capaces de soportar altas condiciones de estrés, tales como el impacto de las olas (zona de rompiente) y la propia pendiente, tal como señalan Littler y Littler (1984).

Diversidad de la comunidad de macroalgas

Además de la alta riqueza de especies de macroalgas encontrada en Playa Caribe, se estimó un alto valor de diversidad Shanon-Wiener (cerca de $H' = 4,0$ para ambos casos (paralelas y perpendiculares)), el cual no se esperaba debido a la pequeña dimensión de la plataforma, además de haberse realizado el estudio en tan solo tres meses del año, en comparación con Hernández (en preparación) quien encontró aproximadamente, durante 12 meses de muestreo 98 especies en dos plataformas del estado Miranda ubicadas en playa Caracolito (a 23 Km aproximadamente de Playa Caribe) y Playa Caimán (a 17 Km aproximadamente de Playa Caribe).

Cobertura de las macroalgas y otras categorías bénticas

No se observó una dominancia aparente de alguna especie, sin embargo, mediante las gráficas de cobertura ha sido posible observar una dominancia clara de las algas rojas sobre las demás, además de poder observar el efecto de cambio del sustrato a medida que nos alejamos de la costa, es decir, más arena hacia el lado occidental y menos hacia el lado oriental y viceversa para el sustrato rocoso. Una de las explicaciones que sugerimos para explicar este cambio es el impacto de la corriente, la cual disminuye gradualmente desde el sector oriental al occidental. El efecto del oleaje tiene su impacto en el sentido norte-sur de la plataforma, afectando de mayor manera el frente de la misma (rompiente), lo que provoca que haya una relación inversamente proporcional entre el porcentaje de cobertura de arena y el porcentaje de sustrato rocoso para ambas zonas (rompiente y cercana a la playa).

Dicho patrón se debe a que zonas alejadas del efecto de las olas tienden a acumular arena superficialmente, lo que explica una alta cantidad de arena en las pozas encontradas en el centro de la plataforma, mientras que la zona más cercana a la rompiente donde impacta la ola se hace difícil el asentamiento de ésta (Li-Alfaro y Zafra-Trelles, 2012), dejando por lo tanto zonas que podrían ser colonizadas por diatomeas y cianobacterias que son los primeros colonizadores del sustrato desnudo, y posteriormente presentar una alta cobertura de especies filamentosas en la mayor parte de su extensión (Williams *et al.*, 2000); esto podría explicar la presencia de las cianobacterias en la zona de rompiente, así como la alta presencia de especies filamentosas en la plataforma.

La presencia de una alta cobertura de arena en el sector oriental podría explicar la presencia de rodofitas y clorofitas filamentosas, las cuales son capaces de soportar el fuerte impacto de las olas y crecer en ambientes con sustrato arenoso (Littler y Littler, 1984).

Frecuencia de aparición de macroalgas

Las dos especies con mayor frecuencia de aparición en toda la plataforma, independientemente de la zona fueron: *Centroceras gasparrinii* y *Melanothamnus ferulaceus* ambas descritas por Morón y Ardito (2010); Ramos-Romero y Suárez (2016) para hábitats de sustrato arenoso-rocoso y mesolitoral rocoso.

La tercera especie más frecuente es *Jania adhaerens*, considerada por Alfonso-Carillo *et al.* (1984); Solé y Vera (1997) como epífita y que puede crecer en sustrato

rocoso, en zonas intermareales inferior y media, con fuerte oleaje; y luego le sigue *Ulva lactuca* que según Littler y Littler (1984) y Rubira (2012) puede ser encontrada en pozas, sustratos rocosos y arenosos en las zonas mesolitorales o infralitorales, al ser capaz de soportar condiciones de estrés; subsecuentemente *Bryocladia thyrsigera* descrita por Solé y Vera (1997) para zonas con oleaje fuerte entre las zonas intermareal superior y medio, en su forma de crecimiento cespitosa y abundante; y finalmente, *Pterocladella sanctarum* que no ha sido ubicada en un hábitat particular y sólo ha sido descrita y registrada en Venezuela para Punta de Tarma, estado Vargas, como una especie rara bajo el nombre de *Gelidiella sanctarum* (González, 1977; Ganesan, 1989; Santelices, 2007; Moreira *et al.*, 2010).

Biomasa de las especies, géneros y complejos de macroalgas

Debemos mencionar que con los valores de cobertura obtenidos directamente en el campo, se observa que a menor el nivel de detalle, es más difícil trabajar a nivel de especie, mientras que la variable biomasa permite llegar a una identificación más detallada (a nivel específico), al poder visualizar pequeñas especies con la ayuda de lupa estereoscópica u óptica.

Siguiendo un orden de importancia, la primera especie de mayor importancia es *Corallina panizzoi*, la cual se atribuye al alto valor de cobertura y biomasa, dado que presenta una estructura de carbonato de calcio que al ser secada aporta un peso importante.

Luego, el siguiente mayor aporte de biomasa viene de las especies de los géneros *Pterocladella*, *Hypnea*, *Chondria* y *Gelidium*, que además de formar parte de las algas

rojas, *i. e.* su pared celular posee dos partes: una interna y otra rígida, formada por microfibrillas de celulosa, y otra mucilaginosa, formada por polisacáridos de galactanos, tienen como sustancia de reserva el almidón (Mansilla y Alveal, 2004), lo que aumenta el valor de peso seco obtenido (Seoane-Camba, 1965).

Subsecuentemente, debemos destacar el gran aporte en peso que pueden ofrecer las algas filamentosas rojas de los géneros *Herposiphonia*, *Centroceras*, *Melanothamnus* y *Bryocladia* formando complejos o por su elevada cantidad de individuos no diferenciados.

Los "complejos de algas" forman parte importante de los sustratos rocosos, al estar conformados por un conjunto de especies de algas, que crecen juntas y aportan una biomasa importante. Es posible argumentar que los complejos con mayores valores de peso, se deban al alto valor de cobertura con bajos valores de desviación estándar, es decir, estos ocupaban por lo general la misma área en los cuadrantes en los que aparecieron, siendo los altos valores de desviación estándar de biomasa de la especie *Gelidium serrulatum* y del complejo 58 producto de que ambos se encontraron en proporciones distintas en los cuadrantes obtenidos pero aportando un valor de peso seco igualmente alto.

Índice de valor de importancia (IVI)

Anteriormente, Yoo (2003) sugirió calcular el índice de valor de importancia utilizando el promedio de la frecuencia relativa total y la cobertura relativa, considerando una especie de alga como dominante cuando presente un índice de valor de importancia mayor a 10. En el presente estudio se consideraron las variables cobertura, frecuencia de aparición y biomasa relativas y se logró determinar los tres géneros más dominantes (*Hypnea*, *Centroceras*, *Jania*), las especies más dominantes (*Corallina panizzoi*, *Ulva lactuca*, *Bryocladia thyrsgera*), y el complejo de algas más importante en la plataforma (filamentosas rojas y pardas).

Por otra parte, debe considerarse que con relación a los complejos de algas, es normal encontrar un valor de IVI alto para el complejo de filamentosas puesto que por su fuerte entramado la separación de algas fue difícil y muchas especies de distinto tamaño, conformación y abundancia pueden aportar mucho peso.

El género *Corallina* aportó un mayor índice de valor de mayor importancia por su cobertura y biomasa, mientras que las especies del género *Jania*, al ser mucho más pequeñas y frágiles que las anteriores aportan un índice de valor de importancia menor al anterior, pero alto dada su importancia en cobertura y frecuencia de aparición.

Los géneros *Corallina* y *Jania* pertenecen a la misma familia Corallinaceae, ambos son buenos competidores de espacio al tener tasas de mortalidad baja y poseer mecanismos evolucionados que les permiten evitar la depredación, cuya importancia es relevante en los

arrecifes marinos por contribuir en varios procesos, como la formación de arena, servir como sustrato para algunos animales, productos carbonatados y consolidación del arrecife, y a su vez las especifica en un ambiente fisiológicamente estable, siendo dominantes en áreas no contaminadas y pozas de marea, lo que fundamentada en el alto valor de importancia hace presumir su presencia mayoritaria en el presente estudio (Littler y Littler, 1984; González *et al.*, 2003; Hoek van den *et al.* 1998 *cit.* Fernández, 2008; McCoy, 2015).

En el caso de *Asparagopsis taxiformis* el valor de IVI alto puede explicarse gracias a que su frecuencia de aparición en la plataforma es muy alta, esto puede deberse a que como indican Padilla-Garmiño y Carpenter (2007) la misma posee una alta plasticidad fenotípica que le permite ocupar distintos ambientes.

En otro orden de ideas, el género *Laurencia*, es uno de los que presenta más dificultades en la identificación de sus especies, dada la similitud que hay entre estas y a su flexibilidad fenotípica; algunas especies de este género son encontradas en sustrato rocoso, en costas expuestas y con fuerte oleaje, así como en pozas de mareas (Aylagas *et al.*, 2011).

Por otra parte, algunas especies del género *Centroceras* se encuentran ubicadas desde aguas someras hasta 20 m de profundidad, donde las especies encontradas pueden ser epífitas como *C. minutum* o aquellas como *C. gasparrinii* que crece sobre sustrato rocoso (Ramos-Romero y Suárez, 2016), lo que explica su alta frecuencia de aparición a lo largo de toda la plataforma.

Existen especies como *Bryocladia thyrsgera* y *Melanothamnus sp.* que deben su importancia a la alta elevada cobertura y peso seco al presentar una alta cantidad de material por cuadrante en la zona occidental (TP1) donde hay una alta cobertura de arena, esto puede deberse a que dicha especie puede soportar enterramiento por arena, es una de las primeras colonizadoras que ocupa el espacio libre y genera parches en la zona intermareal (Sauer-Machado, 2006).

Paralelamente, se ha observado que especies del género *Dictyota* junto con *Padina* pueden prevalecer en aguas someras y sustrato rocoso al ser componentes importantes en la estructura de la comunidad algal, debido a su morfología ya que tienen un sistema de fijación rizoidal para fondos arenosos y zonas menos expuestas a movimientos (Litter y Litter, 1984; Trelles *et al.*, 2001; González-Reséndiz *et al.*, 2014); además de poder aparecer en zonas que pueden ser equivalentes a un cinturón de laminares y fucales (Ramírez y Osorio, 2000).

Se debe considerar que el complejo de algas filamentosas donde las rodofitas constituyen una alta proporción y valor de importancia junto con las ocrofitas (que son por lo general más constantes, cartilaginosas y relativamente resistentes) muestra un incremento en el número de especies con el aumento de la calidad ambiental, mientras que las especies de clorofitas (con frecuencia filamentosas), pueden adaptarse más fácilmente a los cambios del medio ambiente, por lo que aumentan sus proporciones al disminuir la calidad del ambiente. En consecuencia, cambios en la proporción de rodofitas y clorófitas se consideran indicativos de influencias antropogénicas y cambios en el estado de la calidad ambiental (Wells *et al.* 2007).

Los resultados anteriormente expuestos nos sugieren que el ecosistema de plataforma rocosa intermareal de Playa Caribe se encuentra bajo un considerable y constante estrés físico, además de presentarnos un claro caso de la proliferación preferencial de aquellas especies que se encuentran mejor adaptadas a las condiciones adversas de su ambiente nativo, *i.e.* selección natural. (Darwin, 2009).

Distribución espacial de las macroalgas en la plataforma de Playa Caribe

Pudimos observar en los resultados, mediante las figuras 15 y 16, una organización por grupos específicos a nivel de biomasa debido a la exhaustiva identificación mientras que a nivel de cobertura la cantidad de grupos representados es menor, producto de la mayor dificultad en la identificación de las especies a simple vista en su ambiente. Los resultados de las pruebas estadísticas indican variaciones en la distribución espacial de las especies en la plataforma, al encontrarse diferencias estadísticamente significativas tanto entre los promedios de biomasa como entre los de cobertura de las especies de la comunidad, entre cuadratas y transectas. Por su parte, el análisis de similitud indica que las especies que conforman las zonas varían ligeramente entre ellas con un porcentaje de disimilitud muy bajo.

En base a la adaptación que los organismos presentan ante un hábitat específico, se podría inferir, mediante observaciones realizadas en campo así como experimentales, una zonación o distribución de especies determinada por efecto de factores a escala local, particularmente físico-químicos (*e. i.* el régimen climático, energía del viento, oleaje, intensidad lumínica, mareas, topografía del sustrato, salinidad y temperatura) y biológicos

(competencia por espacio y alimento, presión por depredadores). No obstante, no deben olvidarse otros factores (pool de especies regional, dispersión, etc.) que actúan a una escala espacial mayor, la regional Dauer (1993).

Tal como menciona Connell (1978), la diversa composición de especies de una comunidad se puede mantener si esta cambia continuamente, es decir, la diversidad alcanzará sus valores más altos cuando la intensidad y frecuencia de las perturbaciones sea intermedia (“Hipótesis de perturbaciones intermedias”); además menciona que las especies tienen aproximadamente la misma habilidad de colonización, capacidad de excluir a los invasores y resistencia a los cambios ambientales (“Hipótesis de oportunidades iguales”) y que los cambios ambientales se producen a una velocidad tan alta que provocan que el proceso de eliminación competitiva rara vez se complete (“Hipótesis de cambio gradual”), esto puede comprobarse mediante la observación y análisis obtenidos en este estudio, puesto que las perturbaciones físicas en el borde de la plataforma son más frecuentes dando oportunidad a un cambio que puede ser gradual, mientras que en la zona central se ve mayor el efecto por perturbaciones bióticas al tener igual oportunidad de colonizar nuevos espacios, por ello podemos observar una zonación no bien marcada a gran escala pero si una diferenciación notable a escalas más pequeñas y específicas.

Ejemplos de la mencionada zonación son el caso de *Jania adhaerens*, que a medida que se aleja de la zona occidental su frecuencia de aparición y cobertura se hace mucho mayor, o el caso de *Bryocladia thyrsgera* que aparece en la zona oriental con un alto valor de cobertura pero no es tan frecuente y abundante en otras zonas de la plataforma. En ambos casos estas dos especies pueden establecerse en zonas con alta intensidad del oleaje

ya que esto favorece al asentamiento de arena, beneficioso para su crecimiento (Sauer-Machado, 2006).

En definitiva, las tasas de reclutamiento en las zonas del mesolitoral pueden ser altas, al ser la condición ambiental (temperaturas, radiación, pH, entre otros) moderada y la condición trófica basal, es decir, no hay otros organismos autótrofos que les disputen a las algas la base del ecosistema.

Menge y Sutherland (1987) sugieren un modelo basado en que las comunidades varían con la posición trófica, la magnitud del reclutamiento y la condición ambiental; explicando que los organismos sésiles son menos susceptibles a estas condiciones ambientales al disminuir la importancia de los factores físicos y al aumentar con ello la importancia de los depredadores y la competencia.

Variables ambientales y su efecto en la diversidad de especies

Los estudios de pendiente y microrelieve en la plataforma rocosa de Playa Caribe indican fuertemente que esta posee una alta heterogeneidad y que dichos factores, junto con al efecto de rompiente conjuntamente con la corriente, son los factores que afectan en mayor proporción el establecimiento de la comunidad de algas.

Según lo expuesto por Littler y Littler (1984) las superficies duras pueden suponer un buen lugar de establecimiento para las esporas o formas vegetativas, dada la irregularidad de la superficie rocosa. En este sentido, las plataformas rocosas varían con

respecto a su textura, grado de dureza y color, presentando intersticios donde las algas pueden albergarse, protegerse del oleaje y adherirse al tipo de superficie que presentan (Garduño-Solórzano *et al.*, 2005).

La mayor diversidad topográfica (grietas, oquedades, pozas, distintos grados de inclinación, etc.) genera una alta complejidad estructural y, por lo tanto, una gran diversidad de hábitats, lo que permite a su vez la coexistencia de un número de especies elevado, lo que se ajusta a lo señalado por la hipótesis de heterogeneidad del hábitat planteado por Brotons (2007) para mosaicos forestales.

Por otro lado, la presencia de especies de algas similares en los grupos obtenidos por el Análisis de Coordenadas Principales (PCoA), ayuda a diferenciar aquellas pequeñas zonas que tienen en común la composición de especies y su asociación con determinadas condiciones microambientales, tal es el caso del grupo de mayor número de especies en ambos casos estudiados (transectas perpendiculares y paralelas), donde en el primer caso predominan las especies que se encuentran cercanas a la costa (especies filamentosas y *Ulva lactuca*) y en el segundo son especies de los géneros *Corallina*, *Hypnea*, *Dictyota* y *Padina* por lo general encontradas en zonas de pozas de marea.

Los resultados obtenidos de las pruebas en ambos casos (paralelas y perpendiculares) concuerdan con la hipótesis de que habrá mayor diversidad de especies en condiciones de perturbaciones intermedias y alta heterogeneidad. Al determinar que el mayor efecto físico sobre las muestras lo tuvieron los factores locales pendiente y corrientes, esto tiene sentido debido a que ambos pueden alterar el asentamiento de las

esporas y por ende la distribución y composición de las especies de algas. No se puede concluir nada adicional sobre otros factores como la salinidad, temperatura y radiación solar, entre otros, ya que para este estudio se hicieron mediciones generales para toda la plataforma y no en detalle para cada sector de la misma.

Teniendo esto en cuenta, es necesario mencionar a Underwood y Chapman (1996, 1998) quienes mediante un estudio realizado en comunidades intermareales de algas en la costa oriental de Australia, demostraron que la mayor variación en los tipos de estos sistemas ocurre a escalas espaciales pequeñas asociados a sitios y cuadrantes, concordando con los resultados obtenidos en el presente estudio.

Así mismo, Archambault y Bourget (1996), señalan que para ver un cambio en la riqueza de especies es necesario ver la heterogeneidad espacial del hábitat en escala de metros, dado que la cobertura y abundancia de especies varían a pequeña escala (cm). Asimismo, Cruz-Motta (2007) expresa en los resultados de su estudio que la variabilidad en la estructura de las comunidades asociadas a litorales rocosos a escalas espaciales pequeñas (metros y decenas de metros) facilitan las comparaciones de las mismas porque a grandes escalas podrían confundirse y oscurecer la propuesta de modelos sobre procesos ecológicos. En ambos casos se ve relacionado el hecho de que a pequeñas escalas la riqueza y otros elementos de la estructura comunitaria tendrán una mayor variación que a grandes escalas, esto puede verse reflejado en lo antes expuesto, en donde la composición de especies en las transectas podría ser similar, pero variar notablemente entre los cuadrantes evaluados dentro de las mismas.

En ambos casos expuestos anteriormente se ve relacionado el hecho de que a pequeñas escalas la riqueza y su estructura comunitaria tendrán una mayor variación que a grandes escalas, esto puede verse fundamentado en los resultados obtenidos de ANOSIM y PERMANOVA en donde la composición de especies en las transectas podría ser similares, pero variar fuertemente entre los cuadrantes evaluados dentro de las mismas, producto de lo que se asume son variaciones del sustrato. Confirmando que el efecto de autorreplicación no ocurre en este estudio, debido a que existe un efecto de microrelieve a una escala espacial muy pequeña, que podría condicionar las especies que ocupan cada cuadrante.

Esto explica la distribución espacial diferencial de las macroalgas en la plataforma antes expuesta, la cual es máxima en la zona central (TP2 y TP3) lo que explica la alta cobertura de rodofitas debido a la cantidad tan elevada de cavidades, pozas continuas de mareas o canales de escorrentía. En esta parte podemos diferenciar una zona media donde es posible encontrar especies del Phylum Ochrophyta que conforman los géneros *Sargassum*, *Colpomenia*, *Dictyota* y *Padina*, especies capaces de crecer en pozas intermareales o zonas de calma (De Ríos, 1972) mientras que en zonas más someras son encontradas especies que pueden soportar otros factores físicos, así como la inclinación y las oquedades contribuyen a los cambios espaciales que pueden modificar la composición de especies al generar parches, dando fuerte evidencia de que se cumple la hipótesis de heterogeneidad.

Por otro lado, la zona occidental (TP4), al encontrarse cerca de la fractura de la plataforma (canal de marea y escorrentía) y verse influenciada por las corrientes y un oleaje más fuerte, experimenta un ambiente más perturbado, lo que explica el establecimiento de

especies del género *Sargassum* capaces de soportar este tipo de condiciones (González-Reséndiz *et al.*, 2014), pero en menor proporción que las rodofitas que fueron las más abundantes en la zona de rompiente.

Varios factores determinan el mayor o menor impacto del oleaje y corrientes en las distintas secciones de la plataforma. Dada la leve curvatura a lo largo de la plataforma, el impacto de las olas es mayor en el sector occidental (transecta perpendicular 4) para épocas de marea baja, sin embargo, es mayor para la zona oriental (transecta perpendicular 1) en épocas de marea alta, provocando que la misma se cubra totalmente al unirse las olas que impactan en este borde de la plataforma con las que se dirigen hacia la playa.

Por ello, es importante recordar que los valores de corriente dieron una medida indirecta que nos da indicios de cómo se comportan las corrientes en esta zona y el efecto que este factor podría tener sobre las mismas en la estructura de la comunidad, además es necesario destacar que, en condiciones de mareas muy bajas la plataforma queda totalmente expuesta ocasionando la senescencia temprana de algunas especies de algas expuestas al sol, apoyando la hipótesis de perturbaciones intermedias en donde las especies que se encuentran sometidas a estos cambios podrían variar al depender de la adaptación que tengan a estos sitios sometidos a cambios temporales y espaciales abióticos, ya que mientras mayor o menor sea el alcance o mayor el tiempo de efecto, será más, o menos fuerte el impacto que se genere sobre la misma; mientras que las zonas centrales como bien se mencionó estará sometida a factores bióticos, siendo esta la razón por la cual podemos encontrar una zonación poco notable a pequeña escala.

En definitiva, sugerimos que hay dos factores principales que generan el gradiente ambiental (corrientes e impacto del oleaje) que pueden estar causando la distribución diferencial de algunas especies (zonación), pero que no es muy notable debido a la alta heterogeneidad espacial de la plataforma escogida para el estudio, la cual está muy fragmentada, lo que provoca a su vez una distribución de tipo de mosaicos o parches a pequeña escala.

7. CONCLUSIONES

1. El esfuerzo muestral de este estudio permitió agregar 24 nuevos registros a la lista de algas pertenecientes al estado Miranda, demostrándose así la necesidad de realizar más estudios para este estado.
2. La plataforma presenta una diversidad y equidad de especies muy alta con una baja dominancia de especies, de acuerdo a los índices ecológicos.
3. Se demostró que el alto valor de diversidad obtenido se debe a que existen distintos tipos de ambientes en donde son capaces de proliferar varios grupos de especies adaptadas a estas condiciones favorables o no, apoyando fuertemente las hipótesis de heterogeneidad.
4. Con base a las especies con mayores valores de índices de importancia, podemos inferir un moderado nivel de contaminación en la localidad de estudio.
5. Se confirmó la presencia de una distribución heterogénea y una alta variabilidad de las especies en la plataforma.
6. Se determinó que las diferencias en la distribución espacial no está relacionada con la composición de especies sino en términos de las diferencias que las mismas puedan aportar en cobertura y biomasa.
7. Se encontró que las medidas físicas de pendiente y corriente son factores importantes que afectan la estructura de la comunidad de macroalgas.
8. El nivel de detalle a pequeña escala de este estudio fue de crucial importancia para verificar una vez más que los litorales rocosos, en específico las plataformas rocosas, poseen una alta diversidad biológica de macroalgas y una elevada importancia como ecosistemas marinos.

9. RECOMENDACIONES

Es necesario realizar un muestro anual para determinar si las especies de macroalgas bénticas permanecen o aparecen nuevas especies, o si cambian sus proporciones de cobertura, frecuencia o biomasa tomando en cuenta las variables ambientales y épocas del año. También sería necesario medir condiciones microambientales tales como: temperatura, salinidad, pH, oxígeno disuelto y turbulencia según la profundidad en las pozas de mareas para determinar si la presencia de las especies de macroalgas están determinadas por esos factores microambientales o por factores físicos tales como microrelieve, pendiente, nivel de marea o corrientes, además de estudios que consideren factores bióticos como la herbivoría, competencia y patógenos, entre otros.

10. REFERENCIAS

1. Alfonso-Carillo, J.; Gil-Rodríguez, M.; Wildpret de la Torre, W. 1984. Algunas consideraciones florísticas, corológicas y ecológicas sobre las algas Corallinaceae (Rhodophyta) de las Islas Canarias. *An. Bio.* (2): 23-37.
2. Alvis, J. 2009. Análisis estructural de un bosque natural localizado en zona rural del municipio Popayan. *Facultad de Ciencias Agropecuarias.* 7(1): 115-122.
3. Anderson, M. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Eco.* 26(1): 32-46.
4. Archambault, P.; Bourget, E. 1996. Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 136: 111-121.
5. Ardito, S.; García, M. 2009. Estudio ficológico de las localidades de Puerto Francés y San Francisquito, estado Miranda, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 32(1): 113-143.
6. Ardito, S.; Gómez, S.; Vera, B. 1995. Estudio sistemático de las macroalgas marinas bentónicas en la localidad de Taguao, Distrito Federal, Litoral Central, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 18(1): 53-66.
7. Arévalo Martínez, D. L.; Franco Herrera, A. 2008. Características oceanográficas de la sugerencia frente a la ensenada de Gaira, departamento de Magdalena, época seca menor de 2006. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 37(2): 131-162.
8. Aylagas, E.; Machín-Sánchez, M.; Gil-Rodríguez, M. 2011. Revisión del género *Laurencia* en las islas Canarias II. *Laurencia microcladia* (Ceramiales, Rhodomelaceae). *Vieraea.* 39: 53-64.

9. Ballesteros, I. 2010. Algas marinas bentónicas de dos arrecifes y ambientes adyacentes de Maracajaú, APA de dos arrecifes de coral, RN, Brasil. Instituto de Botánica de la Secretaria del Estado del Medio Ambiente, São Paulo.
10. Barrios, J. 2011. Catálogo de cyanobacteria y macroalgas de Cumaná, estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. **50**(2): 85-101.
11. Benson, K. 2002. The Study of Vertical Zonation on Rocky Intertidal Shores—A Historical Perspective. *Integr. Comp. Biol.* **42**(4): 776–779.
12. Brattström, H. 1980. Rocky-shore zonation in the Santa Marta area, Colombia. *Sarsia*. **65**(3-4): 163-226.
13. Brattström, H. 1999. Description of the littoral zonation at nine Bahamian rocky-shore localities. *Sarsia*. **4**: 319-365.
14. Brotons, L. 2007. Biodiversidad en mosaicos forestales mediterráneos: el papel de la heterogeneidad y del contexto paisajístico. Barcelona: Edicions Universitat de Barcelona i Centre Tecnològic Forestal de Catalunya.
15. Candelaria Silva, C.; Rodríguez Vargas, D.; López Gómez, N.; González-González, J. 2006. Patrón de distribución de macroalgas en un canal de corrientes. *Tip Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*. **9**(2): 65-72.
16. Capote, A.; Llorente, G.; Viña, N. 2009. Variación espacio-temporal de la composición de macroalgas del mesolitoral rocoso del sector Aguadores, plataforma suroriental, Cuba. *Rev. Invest. Marinas*. **30**(1): 3-9.
17. Capote, A.; Reyes, L.; Gómez, L.; Suárez, A. 2012. Variación espacial y temporal de las macroalgas del mesolitoral rocoso en Aguadores-Baconao, Cuba I: composición. *Rev. Invest. Marinas*. **32**(1): 38-49.

18. Castellanos, P., Varela, R.; Müller-Karger, F. 2002. Descripción de las áreas de surgencia al sur del Mar Caribe examinadas por el sensor infrarrojo AVHRR. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias*. 154: 55-76.
19. Cava, M. 2013. Efecto de la Heterogeneidad del Hábitat sobre las Comunidades de Artrópodos en Chaco, Selva Paranaense y de la Isla Apipé Grande en la provincia de Corrientes, Argentina. Tesis doctoral.
20. Chapman, A. R.; Johnson, C. R. 1990. Disturbance and organization of macroalgal assemblages in the Northwest Atlantic. *Hydrobiologia*. **192**(1): 77-121.
21. Chapman, V. 1943. Zonation of marine algae on the seashore. *P. Linn. Soc. London*. 153: 239-253.
22. Cognetti, G., Sara, M., Magazzu, G. 2001. *Biología Marina*. Editorial Ariel, Barcelona, España.
23. Collado-Vides, L.; Braga, M. 1996. Crecimiento y forma de las algas marinas. *Ciencias*. 42: 20-25.
24. Colman, J. 1933. The Nature of Intertidal Zonation of plants and animals. *J. Mar. Biol. Assoc.* **18**(2): 435-476.
25. Connell, J. 1961. The Influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the Barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*. **42**(4): 710-723.
26. Connell, J. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*. **199**(4335): 1302-1310.
27. Connell, J. H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **3**(1): 169-192.

28. Cordeiro-Marino, M. 1978. Rodofíceas bentônicas marinhas do Estado de Santa Catarina. Instituto de Botânica. Brasil.
29. Couto, E. C.; Da Silveira, F. L.; Rocha, G. R. 2003. Marine biodiversity in Brazil: the current status. *Gayana*. **67**(2): 327-340.
30. Cruz-Motta, J. J. 2007. Análisis espacial de las comunidades tropicales intermareales asociadas a los litorales rocosos de Venezuela. *Cien. Mar.* **33**(2): 133-148.
31. Darwin, C. 2009. El origen de las especies por medio de la selección natural. Editorial CSIC-CSIC Press.
32. Dauer, D. M. 1993. Biological criteria, environmental health and estuarine macrobenthic community structure. *Marine Poll. Bull.* 26(5): 249-257.
33. Dayton, P. 1975. Experimental Evaluation of Ecological Dominance in a Rocky Intertidal Algal Community. *Ecol. Monogr.* **45**(2): 137-159.
34. De Ríos, N. 1972. Contribución al estudio sistemático de las algas macroscópicas de las costas de Venezuela. *Acta Bot. Venez.* **7**(1): 219-324.
35. Díaz-Pulido, C. 1997. Ecosistemas marinos y costeros. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad en Colombia. INVEMAR.
36. Engelen, A., Åberg, P., Olsen, J., Stam, W., Breeman, A. 2005. Effects of wave exposure and depth on biomass, density and fertility of the fucoid seaweed *Sargassum polyceratum* (Phaeophyta, Sargassaceae). *Eur. J. Phycol.* **40**(2): 149-158.
37. Espinoza, E.; Hernández, M.; Vargas, E. 2015. Estudio Ficológico del Litoral Rocoso de Playa Hermosa, Municipio de Nagarote-León, durante los meses de

- Octubre del 2014 a Marzo del 2015. Tesis de Grado, Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua, Nicaragua.
38. Fenberg, P. B.; Menge, B. A.; Raimondi, P. T.; Rivadeneira, M. M. 2014. Biogeographic structure of the northeastern Pacific rocky intertidal: the role of upwelling and dispersal to drive patterns. *Ecography*. **38**(1): 83-95.
 39. Fernández, C. 2008. Flora marina del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, Pacífico Tropical Oriental. *Rev. Biol. Trop.* **56**(2): 57-69.
 40. Ganesan, E. 1989. A catalog of benthic marine algae and seagrasses of Venezuela. Caracas: Fondo Editorial CONICIT.
 41. García, M.; Gómez, S. 2004. Macroalgas Bénticas Marinas de la Localidad Carmen de Uria, Estado Vargas, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* **27**(1): 43-55.
 42. Garduño-Solórzano, G.; Godínez-Ortega, J. L.; Ortega, M. M. 2005. Distribución geográfica y afinidad por el sustrato de las algas verdes (Chlorophyceae) bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. *Bol. Soc. Bot. Méx.* (76): 61-78.
 43. Garrido, A.; García-González, Y. 2017. Inventario de las macroalgas de arribazón en Playa Parguito, Isla Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. **56**(2): 81-88.
 44. Gómez, S.; García, M.; Carballo, Y.; Gil, N. 2017. Macroalgas Bénticas del Parque Nacional Archipiélago Los Roques. Guía Ilustrada. Caracas: EDICIENCIAS.
 45. Gómez, S.; García, M.; Gil, N. 2013. Adiciones a la Ficoflora Marina De Venezuela. I. Rhodomelaceae (Rhodophyta). *Acta Bot. Venez.* **36**(2): 183-196.

46. Gómez, S.; García, M.; Gil, N.; Espinoza, Y. 2012. Macroalgas bénticas marinas de la localidad de Puerto Maya, estado Aragua, Venezuela. *Ernstia*, **21**(1). 45-63.
47. González, A. 1977. Estudio fico-ecológico de una región del Litoral Central (Punta de Tarma)- Venezuela. *Acta Bot. Venez.* **12**(1): 207-240.
48. González, A.; Gómez, M.; Suárez, A.; León, A.; Castellanos, M. 2003. Variación de la composición y abundancia de macroalgas en la bahía de Cienfuegos, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* **24**(2): 83-94.
49. González, R. 2015. Comparación de la estructura comunitaria de moluscos en la zona intermareal de plataformas rocosas en dos localidades del Estado Vargas. Trabajo Especial de Grado, Caracas, Venezuela.
50. González-Reséndiz, M.; García-Sánchez, L.; Rodríguez-Juárez, J.; De Gyves-López, J.; León, H. 2014. Caracterización de ambientes algales en Playa Muñecos, Veracruz, México. *Invest. Univ. Mult.* 36-42. México: Centros Culturales S.C.
51. Gotelli, N. J.; Colwell, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. lett.* **4**(4): 379-391.
52. Guilarte, A.; Rodríguez, J.; Velázquez, A.; Martínez, E. 2013. Distribución espacial y temporal de macroalgas bentónicas en la Bahía de Boca del Río. *Acta Bot. Venez.* **36**(2): 239-259.
53. Huapaya, K. (2017). Estudio florístico de las macroalgas bénticas marinas de la localidad Las Salinas, estado Vargas. Trabajo Especial de Grado, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.

54. Hubry, T. 1975. Observations of algal zonation resulting from competition. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* (4): 231-233.
55. Hurlbert, S. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* **54**(2): 187-211.
56. Keddy, P. A. 1989. Effects of competition from shrubs on herbaceous wetland plants: a 4-year field experiment. *Can. J. Bot.* **67**(3): 708-716.
57. Konar, B. 2007. Rocky shore ecology. Págs. 13-16 en: Sampling biodiversity in coastal communities: NaGISA Protocols for seagrass and macroalgal habitats. Rigby, P.R., Iken K., Shirayama Y. (Eds.). Kyoto University Press, Japan.
58. Legendre, P.; Legendre, L. 1998. Numerical Ecology (Segunda ed.). Elsevier Science.
59. Lewis, J.R. 1961. The littoral zone on rocky shores, a biological or physical entity? *Oikos*. 12: 280-301.
60. Lewis, J.R. 1964. The ecology of rocky shore. English Universities Press, London.
61. Li-Alfaro, G.; Zafra-Trelles, A. 2012. Composición, abundancia y diversidad de macroalgas en el litoral de puerto Malabrigo, La Libertad - Perú 2009. *Sciéndo*, **15**(1): 33-42.
62. Lindorf, H., Parisca, L., & Rodríguez, P. (2006). Botánica: Clasificación, Estructura y Reproducción. Caracas, Venezuela: Ediciones de la biblioteca de la UCV.
63. Littler, D.; Littler, M. 2000. Caribbean reef plants. Offshore Graphics.

64. Littler, M.; Littler, D. 1984. Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 74: 13-34
65. López-Victoria, M.; Cantera, J. R.; Díaz, J. M.; Rozo, D. M.; Posada, B. O.; Osorno, A. 2004. Estado de los litorales rocosos en Colombia: acantilados y playas rocosas. Págs.: 171-182 en: INVEMAR: Informe del estado de los ambientes marinos y costeros en Colombia: año 2003. INVEMAR, Santa Marta, 329 p.
66. Lubchenco, J. 1980. Algal Zonation in the New England Rocky Intertidal Community: An Experimental Analysis. *Ecology*. 61(2): 33-344.
67. Lubchenco, J.; Menge, B. A. 1978. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. *Ecol. Monogr.* 48(1): 67-94.
68. Lubchenco, J.; Olson, A.; Brubaker, L.; Carpenter, S.; Holland, M.; Hubbell, S.; y otros. 1991. The Sustainable Biosphere Initiative: An Ecological Research Agenda: A Report from the Ecological Society of America. *Ecology*. 72(2): 371-412.
69. Mansilla, A.; Alveal, K. 2004. Generalidades sobre las macroalgas. En C. Werlinger; K. Alveal; H. Rom., Biología marina y oceanografía: conceptos y procesos. (Vol. I). Consejo Nacional del Libro y la Lectura.
70. Marín Salgado, H.; Peña Salamanca, E. J. 2016. Macroalgas benthicas de la Bahía de Tumaco, Pacífico colombiano. *Hidrobiológica*. 26(2), 299-309.
71. Márquez, G. 1996. Biodiversidad marina: aproximación con referencia al Caribe. Ecosistemas estratégicos y otros estudios de ecología ambiental. Bogotá: Fondo FEN Colombia, 67-102.

72. Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity (Segunda ed.). Oxford, U.K. Blackwell Science Ltd.
73. Martella, M.; Trumper, E.; Bellis, L.; Reninson, D.; Giordano, P.; Bazzano, G.; y otros. 2012. Manual de Ecología. Poblaciones: Introducción a las técnicas para el estudio de las poblaciones silvestres. *Reduca (Biología)*. **5**(1): 1-31.
74. Masi, B. P.; Macedo, I. M.; Zalmon, I. R. 2009. Annual and spatial variation of intertidal benthic community zonation in a breakwater off the Rio de Janeiro coast, south-eastern Brazil. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **89**(2): 225-234.
75. Masi, B. P.; Macedo, I. M.; Zalmon, I. R. 2009. Benthic community zonation in a breakwater on the north coast of the state of Rio de Janeiro, Brazil. *Braz. Arch. Biol. Technol.* **52**(3): 637-646.
76. Mateo-Cid, L.; Mendoza-González, A.; Galicia, C.; Huerta, L. 2000. Contribución al estudio de las algas marinas bentónicas de Punta Arena y Cabo Pulmo, Baja California Sur, México. *Acta Bot. Mex.* **52**: 55-13.
77. Mateo-Cid, L.; Mendoza-González, C.; Aguilar-Rosas, R.; Aguilar-Rosas, L. 2006. Algas marinas bentónicas de Puerto Peñasco, Sonora, México. *Hidrobiológica*. **16**(3): 45-65.
78. McCoy, S. 2015. Coralline algae (Rhodophyta) in a Changing World: Integrating Ecological, Physiological, And Geochemical Responses To Global Change. *J. Phycol.* **51**: 6-24.
79. McQuaid, C.D., Branch, M. 1984. Influence of sea temperature, substratum and wave exposure on rocky intertidal communities: an analysis of faunal and floral biomass. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **19**:145-151.

80. Menge B.A., Branch, G.M. 2001. Rocky intertidal communities. In: Marine Community Ecology. Bertness M.D., Gaines S.D., Hay M.E. (eds), Sinauer Associates Inc., Sunderland, E.U.A.
81. Menge, B. A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecol. Monogr.* **46**(4): 355-393.
82. Menge, B. A.; Sutherland, J. P. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *Amer. Naturalist.* **130**(5): 730-757.
83. Metaxas, A.; Scheibling, R. E. 1993. Community structure and organization of tidepools. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **98**: 187-198.
84. Moreira, A., Fujii, M., Cabrera, R., & Suárez, A. 2010. Nuevos registros de macroalgas marinas para Cuba. *Rev. Invest. Mar.* **31**(1): 61-65.
85. Morón, M., Ardito, S. 2010. Estudio ficológico del litoral rocoso de isla larga, Parque Nacional san Esteban, Estado Carabobo, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* **33**(2): 167-185.
86. Muller-Karger, F. E.; Castro, R. A. 1994. Mesoscale processes affecting phytoplankton abundance in the southern Caribbean Sea. *Cont. Shelf Res.* **14**(2-3): 199-221.
87. Oigman-Pszczol, S. S.; Figueiredo, M. A.; Creed, J. C. 2004. Distribution of benthic communities on the tropical rocky subtidal of Armação dos Búzios, southeastern Brazil. *Mar. Ecol.* **25**(3): 173-190.

88. Olabarria, C., Chapman, M.G., 2001. Comparison of patterns of spatial variation of species of microgastropods between two contrasting intertidal habitats. *Mar. Ecol., Prog. Ser.* 220: 201-211.
89. Padilla-Garmiño, J.; Carpenter, R. 2007. Seasonal acclimatization of *Asparagopsis taxiformis* (Rhodophyta) from different biogeographic regions. *Limnol. Oceanogr.* **52**(2): 833-842.
90. Pla, Laura. 2006. Biodiversidad: Inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. *Interciencia.* **31**(8): 583-590.
91. Quinn, G.; Keough, M. 2002. Experimental Design and Data Analysis for Biologists. Cambridge University Press, New York.
92. Quintero, A.; Bonilla, J.; Serrano, L.; Amaro, M.; Rodríguez, B.; Terejova, G.; Figueroa, Y. 2004. Características ambientales de la Bahía de Mochima y adyacencias de la Cuenca de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* **43**(1 & 2): 49-64.
93. Ramírez, M., Osorio, C. 2000. Patrones de distribución de macroalgas y macroinvertebrados intermareales de la isla Robinson Crusoe, archipiélago de Juan Fernández, Chile. *Invest. Mar.* 28: 1-13.
94. Ramos-Romero, A., Suárez, A. 2016. Revisión del género *Centroceras* Kützing, 1841 (Rhodophyta, Ceramiales) en Cuba. *Rev. Invest. Mar.* **36**(1): 20-33.
95. Rangel, N. 2009. Contribución antropogénica a los cambios geomorfológicos y evolución reciente de la costa Caribe Colombiana. *Gest. Amb.* **12**(2): 43-56.
96. Ríos, C.; Mutschke, E.; Montiel, A. 2010. Estructura de la Comunidad Macrofaunística Bentónica en la Boca Oriental del Estrecho de Magallanes, Chile Austral. *Anales Inst. Patag.* **38**(1): 83-96.

97. Ríos, N. 1972. Contribución al Estudio Sistemático de las algas macroscópicas de las Costas de Venezuela. *Acta Bot. Venez.* **7**(1): 219-324.
98. Rodríguez, G. 1959. The marine communities of Margarita Island, Venezuela. *B. Mar. Sci. Gulf and Caribbean.* **9**(3): 237-280.
99. Rodríguez, G. 1963. The intertidal estuarine communities of Lake Maracaibo, Venezuela. *B. Mar. Sci. Gulf and Caribbean*, **13**(2): 197-218.
100. Rosado, L. 2012. Caracterización ficológica de comunidades bentónicas y de arribazón en Dzilam de Bravo, Yucatán. Tesis de Maestría, Yucatán.
101. Rubira, K. 2012. Diversidad, abundancia y distribución de las macroalgas en la zona intermareal rocoso en las playas de Salinas, La Libertad y Ballenita (Península de Santa Elena-Ecuador. Octubre-Noviembre 2009. Tesis de Maestría, Universidad de Guayaquil.
102. Salgado, H.; Peña, E. 2016. Macroalgas bénticas de la Bahía de Tumaco, Pacífico colombiano. *Hidrobiológica.* **26**(2): 299-309.
103. Sant Velásquez, S.; de Grado, A. 1997. Zonación de un litoral rocoso en la Costa Sur del Golfo de Cariaco (Quetepe), estado Sucre, Venezuela. *Saber.* **9**(1): 69-76.
104. Santelices, B. 2007. Testing the usefulness of attachment structures in the taxonomy of small-sized gelidioids. *Phycologia.* **46**(3): 293-299.
105. Sauer-Machado, K. 2006. Caracterização biológica dos costões rochosos de Penha, SC. En: Bases ecológicas para um desenvolvimento sustentáve (págs. 93-106). Itajaí.
106. Schonbeck, M.; Norton, T. 1978. Factors controlling the upper limits of fucoid algae on the shore. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **31**: 303-313.

107. Schonbeck, M.; Norton, T. A. 1978. Factors controlling the upper limits of furoid algae on the shore. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **31**(3): 303-313.
108. Solé, M., Vera, B. 1997. Caracterización de las Macroalgas Marinas Bénticas en la Región Chirimena-Punta Caimán, Edo. Miranda, Venezuela. *Caribb. J. Sci.* **33**(3-4): 180–190.
109. Solé, M.; Capelo, J.; Gutiérrez, J. 2012. Macroalgas marinas del norte de la Península de Macanao, Isla de Margarita, Venezuela. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle.* 173-174.
110. Sousa W.P. 1984. Intertidal mosaics: Patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology.* 65: 1918-1935
111. Southward, A. 1957. The zonation of plants and animals on rocky sea shores. *Biol. Rev.* 33: 137-177.
112. Steneck, R., Dethier, M. 1994. A Functional Group Approach to the Structure of Algal-Dominated Communities. *Oiko.* **69**(3): 476-498.
113. Stephenson, T.; Stephenson, A. 1949. The Universal Features of Zonation between Tide-Marks on Rocky Coasts. *J. Ecol.* **37**(2): 289-305.
114. Taylor, W. 1960. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. Michigan: The University of Michigan Press.
115. Trelles, J.; Suárez, A. M.; de la Guardia, E. 2001. Macroalgas dominantes de Playa Herradura, plataforma noroccidental de Cuba: Caulerpales y Dictyotales. *Rev. Invest. Mar.* **22**(1): 1-6.
116. Underwood, A. J. 1981. Structure of a rocky intertidal community in New South Wales: patterns of vertical distribution and seasonal changes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **51**(1): 57-85.

117. Underwood, A. J.; Chapman, M. G. 1996. Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. *Oecologia*. **107**(2): 212-224.
118. Underwood, A. J.; Chapman, M. G. 1998. Variation in algal assemblages on wave-exposed rocky shores in New South Wales. *Mar. Freshwater Res.* **49**(3): 241-254.
119. Vera, B. 1996. Registro ficoflorístico de la localidad de "El Cusuy", Litoral Central de Venezuela. *Acta Bot. Venez.* **19**(2): 39-46.
120. Villamizar, E.; Laughlin, R. A. 1991. Fauna associated with the sponges *Aplysina archeri* and *Aplysina lacunosa* in a coral reef of the Archipiélago de Los Roques, National Park, Venezuela. In Fossil and recent sponges. *Springer*. 522-542.
121. Wells, E., Wilkinson, M. W., Scanlan, C. 2007. The use of macroalgal species richness and composition on intertidal rocky seashores in the assessment of ecological quality under the European Water Framework Directive. *Mar. Pollut. Bull.* **55**(1-6): 151-161.
122. Williams, G.; Davies, M.; Nagarka, S. 2000. Primary succession on a seasonal tropical rocky shore: the relative roles of spatial heterogeneity and herbivory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 203: 81-94.
123. Wood, W. F. 1987. Effect of solar ultra-violet radiation on the kelp *Ecklonia radiata*. *Mar. Biol.* **96**(1): 143-150.
124. Wynne, M. J. 1986. A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic. *Can. J. Bot.* **64**(10): 2239-2281.

125. Wynne, M. J. 2011. The benthic marine algae of the tropical and subtropical Western Atlantic: changes in our understanding in the last half century. *Algae*. **26**(2): 109-140.
126. Yoo, J. (2003). Biodiversity and Community Structure of Marine Benthic Organisms in the Rocky Shore of Dongbaekseom, Busan. *Algae*. **18**(3): 225-232.
127. Zamprogno, G. C.; Fernandes, F. C.; Fernandes, L. L. 2012. Temporal and spatial variation of rocky shores intertidal benthic communities in Southeast Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*. **102**(4): 375-383.
128. Zarco-Espinosa, V. M., Valdez-Hernández, J. L., Ángeles-Pérez, G., Castillo-Acosta, O. 2010. Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Univ. Cien*. **26**(1): 1-17.

REFERENCIAS ELECTRÓNICAS

1. Anderson, M. 2017. Wiley StatsRef: Statistics Reference Online. (T. C. N. Balakrishnan, Ed.). Consultado el 07 de Octubre de 2018, de <https://onlinelibrary.wiley.com>
2. Gómez, S.; Carballo, Y.; García, M.; Gil, N. Web Ficoflora Venezuela. 2015. Catálogo digital de la Ficoflora de Venezuela. Publicación electrónica. Universidad Central de Venezuela, Caracas. Consultado el 20 de diciembre de 2017, en <http://www.ciens.ucv.ve/ficofloravenezuela/>

3. Guiry, M.; Guiry, G. 2017. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Consultado el 20 de diciembre de 2017.
<http://www.algaebase.org>
4. Hepperle, D. H. 2005. GelQuest - DNA Fingerprint Analysis Software. Consultado el 28 de septiembre de 2018, de
https://www.sequentix.de/gelquest/help/principal_coordinates_analysis.htm
5. Seoane-Camba, J. 1965. Consultado el 15 de Enero de 2019, de
http://digital.csic.es/bitstream/10261/160931/1/Seoane_1965.pdf

ANEXOS

Anexo I.

Complejos encontrados con las muestras analizadas de biomasa para ambos tipos de transectas (paralelas y perpendiculares), paréntesis indican que puede o no estar presente.

Complejo 1	Complejo 2	Complejo 3	Complejo 4	Complejo 5
<i>Hypnea valentiae</i>	<i>Hypnea valentiae</i>	<i>Wrangelia argus</i>	<i>Centroceras gasparrinii</i>	<i>Sphacelaria</i>
<i>Centroceras gasparrinii</i>	<i>Wrangelia argus</i>	<i>Centroceras gasparrinii</i>	<i>Corallophila panisoe</i>	<i>Gayliella womersleyi</i>
	<i>Centroceras gasparrinii</i>	<i>Taenioma nanum</i>	<i>Ceramium deslongchapsii</i>	<i>Chondria litoralis</i>
Complejo 6	Complejo 7	Complejo 8	Complejo 9	Complejo 10
<i>Gayliella womersleyi</i>	<i>Martensia pavonia</i>	<i>Sphacelaria</i>	<i>Cladophora dalmatica</i>	<i>Dicathomaria marginate</i>
Filamentosas varias	<i>Hypnea spinella</i>	<i>Centroceras gasparrinii</i>	<i>Jania adhaerens</i>	<i>Herposiphonia secunda</i>
(<i>Dasya</i>)				<i>Asparagopsis taxiformis</i>
Complejo 11	Complejo 12	Complejo 13	Complejo 14	Complejo 15
<i>Herposiphonia secunda</i>	<i>Crouania atenuata</i>	<i>Hypnea</i>	<i>Dictyota</i>	<i>Centroceras</i>
<i>Jania adhaerens</i>	<i>Hypnea charoides</i>	<i>Asparagopsis taxiformis</i>	<i>Centroceras</i>	<i>Bryocladia</i>
<i>Sphacelaria</i>				
Complejo 16	Complejo 17	Complejo 18	Complejo 19	Complejo 20
<i>Hypnea charoides</i>	<i>Laurencia obtusa</i>	<i>Hypnea</i>	<i>Laurencia obtusa</i>	<i>Sphacelaria rigidula</i>
<i>Hypnea spinella</i>	<i>Jania</i>	<i>Taenioma</i>	<i>Gayliella womersleyi</i>	<i>Wrangelia argus</i>
<i>Wrangelia argus</i>	Filamentosas		<i>Hypnea charoides</i>	<i>Jania adhaerens</i>
Complejo 21	Complejo 22	Complejo 23	Complejo 24	Complejo 25
<i>Dasya</i>	<i>Laurencia</i>	<i>Centroceras gasparrinii</i>	<i>Dictyota crenulata</i>	<i>Hypnea</i>
<i>Jania adhaerens</i>	<i>Dasya</i>	<i>Gayliella womersleyi</i>	<i>Hypnea</i>	<i>Laurencia</i>
<i>Centroceras gasparrinii</i>	<i>Jania adhaerens</i>			<i>Jania</i>
Complejo 26	Complejo 27	Complejo 28	Complejo 29	Complejo 30
<i>Crouania</i>	<i>Jania</i>	<i>Ulva</i>	<i>Palisada papillosa</i>	<i>Wrangelia argus</i>
<i>Centroceras gasparrinii</i>	<i>Sphacelaria</i>	<i>Corallina</i>	Filamentosas	<i>Hypnea</i>
<i>Jania</i>	Filamentosas		(<i>Dasya</i>)	

Anexo I. Continuación...

Complejo 31	Complejo 32	Complejo 33	Complejo 34	Complejo 35
<i>Dictyota bartayresiana</i>	<i>Dictyota bartayresiana</i>	<i>Sphacelaria</i>	<i>Palisada papillosa</i>	<i>Sargassum</i>
<i>Dictyota crenulata</i>	<i>Jania adhaerens</i>	<i>Cladophora</i>	<i>Centroceras gasparrinii</i>	<i>Neosiphonia</i>
	<i>Hypnea</i>		<i>Asparagopsis</i>	<i>C. gasparrinii</i>
Complejo 36	Complejo 37	Complejo 38	Complejo 39	Complejo 40
<i>Centroceras</i>	<i>Hypnea</i>	<i>Palisada papillosa</i>	<i>Asparagopsis</i>	<i>Gelidiella</i>
<i>Neosiphonia</i>	<i>Jania</i>	<i>Dictyota</i>	<i>Dictyota</i>	<i>Herposiphonia</i>
(<i>Jania</i>)			<i>Canistrocarpus</i>	
Complejo 41	Complejo 42	Complejo 43	Complejo 44	Complejo 45
<i>Gelidiella</i>	<i>Gelidiella</i>	<i>Herposiphonia</i>	<i>Wrangelia</i>	<i>Herposiphonia</i>
<i>Neosiphonia</i>	<i>Chondria</i>	<i>Neosiphonia</i>	<i>Cladophora</i>	<i>Neosiphonia</i>
		<i>Bryocladia</i>	<i>Chaetomorpha</i>	
Complejo 46	Complejo 47	Complejo 48	Complejo 49	Complejo 50
<i>Jania</i>	<i>Herposiphonia</i>	<i>Wrangelia</i>	<i>Wrangelia argus</i>	<i>Gelidium</i>
<i>Asparagopsis</i>	<i>Chondria</i>	<i>Asparagopsis</i>	<i>Caulerpa ambigua</i>	<i>Gelidiella</i>
<i>Gelidium</i>				
Complejo 51	Complejo 52	Complejo 53	Complejo 54	Complejo 55
<i>Ulva</i>	<i>Ulva</i>	<i>Dictyota</i>	<i>Dictyota</i>	<i>Wrangelia</i>
<i>Cladophora</i>	<i>Jania</i>	<i>Canistrocarpo</i>	<i>Dasya</i>	<i>Jania</i>
<i>Chaetomorpha</i>			<i>Filamentosas</i>	<i>Dasya</i>
Complejo 56	Complejo 57	Complejo 58	Complejo 59	Complejo 60
<i>Palisada papillosa</i>	<i>Hypnea</i>	<i>Chondria</i>	<i>Jania</i>	<i>Chondria</i>
<i>Hypnea spinella</i>	<i>Canistrocarpus</i>	<i>Bryocladia</i>	<i>Cladophora</i>	<i>Gelidium</i>
		<i>Neosiphonia</i>		
Complejo 61	Complejo 62	Complejo 63	Complejo 64	Complejo 65
<i>Neosiphonia</i>	<i>Jania</i>	<i>Centroceras</i>	<i>Polisiphonia</i>	<i>Laurencia</i>
<i>Sphacelaria</i>	<i>Neosiphonia</i>	<i>Hincksia</i>	<i>Neosiphonia</i>	<i>Ulva</i>
<i>Taenioma</i>				
Complejo 66	Complejo 67	Complejo 68	Complejo 69	Complejo 70
<i>Asparagopsis</i>	<i>Hincksia</i>	<i>Centroceras gasparrinii</i>	<i>Chondria</i>	<i>Gelidiella</i>
<i>Centroceras</i>	<i>Grateloupia</i>	<i>Ceramium floridanum</i>	<i>Hypnea</i>	<i>Centroceras</i>
Complejo 71	Complejo 72	Complejo 73		
<i>Centroceras</i>	<i>Corallina</i>	<i>Dictyota</i>		
<i>Chondria</i>	<i>Chondria</i>	<i>Colpomenia sinuosa</i>		

Anexo II

Tabla I. Valores obtenidos del análisis de similitud de una vía, realizado en RStudio para paralelas usando cobertura.

ANOSIM	
Permutation N:	10000
R:	0,06957
p (same):	0,048895

Tabla II. Valores obtenidos del PERMANOVA de un diseño anidado paralelas cobertura.

	Df	SumOfSqs	R2	F	Pr(>F)	
Transecta	1	0,7708	0,05532	23,527	0,008991	**
Transecta:Cuadrata	2	26,783	0,19222	40,872	0,000999	***
Residual	32	104,848	0,75246			
Total	35	139,340	100,000			

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Tabla III. Valores obtenidos por SIMPER (PAST3).

Taxon	Av. dissim	Contrib. %	Cumulative %
Filamentosas verdes	13,72	15,42	15,42
Filamentosas rojas	11,93	13,41	28,83
<i>Corallina sp.</i>	8,456	9,506	38,34
<i>Dictyota sp.</i>	7,179	8,07	46,41
Coralinas costrosas	6,383	7,176	53,58

Perpendiculares biomasa

Tabla IV. Valores obtenidos del análisis de varianza con permutaciones en un modelo anidado (RStudio).

	Df	SumOfSqs	R2	F	Pr(>F)	
Transecta	3	23,914	0,07593	29,285	0,000999	***
Transecta:Cuadrata	20	140,981	0,44762	25,897	0,000999	***
Transecta:Cuadrata:Cuadrante	24	84,731	0,26903	12,970	0,000999	***
Residual	24	65,328	0,20742			
Total	71	314,954	100,000			

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Tabla V. Prueba a posteriori de comparación de pares.

	1	2	3
2	0,003	-	-
3	0,003	0,168	-
4	0,006	0,055	0,039

Perpendiculares cobertura

Tabla VI. Resultados del anidado para valores con cobertura.

	Df	SumOfSqs	R2	F	Pr(>F)	
Transectas	3	20,176	0,25710	28,812	0,000999	***
Transectas:Cuadrata	4	20,953	0,26699	22,441	0,000999	***
Residual	16	37,348	0,47591			
Total	23	78,476	100,000			

Tabla VII. Prueba a posteriori de comparación de pares.

	1	2	3
2	0,048	-	-
3	0,030	0,445	-
4	0,048	0,030	0,261