

UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA



ECOLOGIA DE COMUNIDADES DE ALGAS QUE SE
ESTABLECEN SOBRE SUSTRATOS ARTIFICIALES EN UN
ARRECIFE CORALINO DEL PARQUE NACIONAL
MORROCOY

Trabajo Especial de Grado
presentado ante la ilustre
Universidad Central de
Venezuela por la Sr.
Ana Natváez Cordova
como requisito parcial
para optar al título de
Licenciado en Biología

Tutoras: Prof. Barona Wismizer
Prof. Santiago Suarez

Caracas, Abril de 1995

Para mi tutora Estrellita
con mucho aprecio.
Aurita

UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

**ECOLOGIA DE COMUNIDADES DE ALGAS QUE SE
ESTABLECEN SOBRE SUSTRATOS ARTIFICIALES EN UN
ARRECIFE CORALINO DEL PARQUE NACIONAL
MORROCOY**

Trabajo Especial de Grado
presentado ante la ilustre
Universidad Central de
Venezuela por la Br.
Ana Narváez Córdova
como requisito parcial
para optar al título de
Licenciado en Biología.

Tutores: Prof. Estrella Villamizar
Prof. Santiago Gómez

Caracas, Abril de 1995

Dr. Estrella Villamizar
LABORATORIO ECOLOGIA MARINA
IZT - UCV

Este TRABAJO ESPECIAL DE GRADO fué presentado publicamente por la Br. ANA NARVAEZ CORDOVA el día veintisiete (27) de abril de 1995 como requisito para optar al título de LICENCIADO EN BIOLOGIA y el mismo fué aprobado por los siguientes jurados:



Dra. CRUZ SALAZAR

(JURADO)



Dr. FREDDY LOSADA

(JURADO)



Dra. ESTRELLA VILLAMIZAR

(TUTOR)



Prof. SANTIAGO GOMEZ

(TUTOR)

AGRADECIMIENTOS

- A mis tutores Estrella Villamizar y Santiago Gómez por todo el apoyo, tolerancia y gran aporte en la realización de esta tesis, y por enriquecer en gran medida mis conocimientos en el área de biología.
- A los Profesores Cruz Salazar y Freddy Losada por su contribución al mejoramiento de este trabajo.
- A las Profesoras Evelyn Zoppi y Sheila Márquez por sus valiosos comentarios
- A Econatura por haber financiado este trabajo
- A los laboratorios de Estudios Ambientales, Zooplancton y al Centro de Botánica Tropical por facilitarme sus instalaciones y equipos.
- A Mario Palacios y el Profesor Luis Bulla por el asesoramiento en el procesamiento estadístico.
- A mi familia, especialmente a mis padres y a mis segundos padres tío Anibal y tía Romelia por tanto apoyo y cariño no solo durante la realización de mi carrera, sino durante toda mi vida.
- A mi buen amigo José, por su constante ayuda en este trabajo y por su gran amistad.
- A mis grandes amigos Marcello y Lorena por apoyarme siempre y por tantos momentos (noches sin dormir) compartidos.
- A mis compañeros de laboratorio, José Gregorio, Carmen, Jazmín, Gustavo, Norita, Wilmer, Hueso, por ayudarme y hacer más agradables los momentos de trabajo.
- A mis amigos Juan Manuel, Rafael, José Gregorio, por ayudarme en el diseño de las estructuras y a Tito, Alicia, Carlos, Rinaixa, Cristina, Bladimir y Maribe por acompañarme y colaborar en las salidas de campo.
- A mis queridos amigos de carrera y de "pasillo" : Yajaira, Sonia, Lily, Zelandia, Beatriz, Cecilia, Alexis, Hilda, Jorge, Sandra, Mariela, Grony, Oscar, Julio, etc. y a tantas bellas personas que conocí en esta Universidad y que hicieron tan grata mi estadía.
- Y finalmente al mar, por permitirme trabajar en él, y en donde espero seguir trabajando.

RESUMEN

Los arrecifes coralinos se caracterizan por ser ambientes con una alta productividad y diversidad de organismos. Esto se debe principalmente a la elevada heterogeneidad espacial, lo que proporciona una amplia variedad y cantidad de hábitats, en especial la estructura coralina muerta, que actúa como un sustrato para el establecimiento de invertebrados sésiles e importantes comunidades de algas bénticas, las cuales a su vez sirven como alimento y refugio a peces e invertebrados (Bailey-Brock 1989). Las algas constituyen un importante componente en términos de porcentaje de cobertura, contribuyen en gran medida con la alta producción primaria en el arrecife y compiten con corales y otros invertebrados sésiles por el espacio.

Los objetivos planteados fueron los siguientes:

- Determinar la secuencia de colonización de algas, a nivel de especie, división y formas de crecimiento, con el fin de visualizar una progresión estacional o parte del proceso de sucesión ecológica, basándonos en la presencia mensual y en las estimaciones de cobertura y biomasa.
- Verificar el efecto de herbivoría sobre las comunidades de algas, comparando láminas protegidas de los herbívoros (mediante jaulas con malla de 1 cm. de abertura) con láminas desprotegidas.
- Determinar el efecto de colocar los sustratos artificiales o dos niveles en la columna de agua.

El presente trabajo se llevó a cabo en una zona de parches coralinos en Playa Mero, Cayo Animas, Parque Nacional Morrocoy, Edo. Falcón. La zona de estudio está ubicada a una distancia de 61.37 m. de la costa, abarca un área de 50 m² y a una profundidad promedio de 4 m.

En este estudio se usaron como sustratos artificiales, láminas de poliestireno con un área de 20 x 20 cm. Se usaron un total de 48 láminas distribuidas en 12 soportes o estructuras. Las láminas se colocaron en la estructura a dos niveles (30 y 90 cm. desde la base de la estructura). La mitad del total de las láminas en cada estructura fueron enjauladas con mallas de plástico de 1 cm. de abertura.

Algunos de los resultados más importantes de este estudio fueron los siguientes:

- 1) Durante el estudio se registraron un total de 35 especies, siendo las Rodofitas la división mejor representada (20), las Clorofitas 8 especies, las Feofitas 4 especies y las Cianofitas 3 especies.
- 2) Las jaulas de exclusión de herbívoros protegieron efectivamente a las comunidades de algas, esto se evidenció a través de datos de biomasa, cobertura y diversidad de estas comunidades.

3) Al inicio del estudio se observó una mayor diversidad en láminas protegidas con jaulas de exclusión de herbívoros, la cual fue disminuyendo en muestreos posteriores, por el contrario para láminas desprotegidas colocadas en el nivel inferior, a pesar de ser menor al principio, los valores de diversidad aumentaron hasta superar a las protegidas.*

4) Para los primeros muestreos se encontró una mayor cobertura de algas con forma de crecimiento crustoso conformadas por *Microcoleus lyngbyaceus*, *Rivularia* sp. y *Mastigocoleus* sp., así como algas filamentosas (*Sphacelaria tribuloides*, *Giffordia* sp. y *Herposiphonia tenella*). Al final del estudio predominaron algas de tipo pseudotisular y tisular (con un talo más complejo y succulento que las filamentosas) conformadas por *Dyctyota dichotoma*, *Acanthophora spicifera* y el complejo de algas calcáreas *Amphiroa fragillissima* y *Jania capillacea*, esto se evidenció para tres de los cuatro tratamientos (láminas protegidas ubicadas en distintos niveles y desprotegidas en el nivel inferior).←

CONTENIDO GENERAL

	PAG.
I.- INTRODUCCION	1
II.- AREA DE ESTUDIO	5
III.- METODOLOGIA	8
III.1- METODOLOGIA DE CAMPO	8
III.2- METODOLOGIA DE LABORATORIO	13
III.3- PROCESAMIENTO DE DATOS	17
IV.- RESULTADOS	21
IV.1- COMPOSICION DE ESPECIES DE LA COMUNIDAD DE ALGAS	21
IV.2- ASPECTOS GENERALES DEL ESTUDIO	25
IV.3- DIVERSIDAD DE LA COMUNIDAD	31
IV.4- RESULTADOS POR FORMAS DE CRECIMIENTO	34
CRUSTOSO	34
FILAMENTOSO	38
TISULAR/SEUDOTISULAR	41
IV.5. RESULTADOS POR GRUPOS TAXONOMICOS	45
RHODOPHYTA	45
PHEOPHYTA	45
CYANOPHYTA	45
IV.6- JERARQUIA DE LAS ESPECIES EN LA COMUNIDAD EN EL TIEMPO	52
IV.7- OTROS ORGANISMOS PRESENTES EN EL AREA DE ESTUDIO	58
V.- DISCUSION	62
VI.- CONCLUSIONES	69
VII.- REFERENCIAS	71
VIII.- ANEXOS	76

INDICE DE FIGURAS

	Pag.
Figura 1: Ubicación de Cayo Animas dentro del Parque Nacional Morrocoy.....	6
Figura 2: Esquema de la zona de estudio, donde se visualiza la profundidad y la distancia a la playa	7
Figura 3: Ensamblaje en la playa de las estructuras con los sustratos artificiales	11
Figura 4a: Foto donde se muestra la instalación de las estructuras bajo el agua, con ayuda de buceo autónomo	12
Figura 4b: Foto de una estructura ya establecida en la zona de estudio	12
Figura 5a: Foto que ejemplifica el procedimiento de estimación de cobertura de las algas sobre las láminas en el laboratorio	15
Figura 5b: Detalle de la bandeja con la lámina y la cuadrata	15
Figura 6: Foto donde se compara una lámina sometida a herbivoría y una protegida de esta	16
Figura 7: Esquema donde se visualizan las diferentes formas de crecimiento en las que fueron agrupadas las algas	18
Figura 8: Efecto del nivel sobre la composición de especies entre láminas protegidas y desprotegidas	26
Figura 9: Efecto de la herbivoría sobre la composición de especies entre láminas inferiores y superiores	27
Figura 10: Porcentaje de cobertura total de la comunidad de algas para cada tratamiento en el tiempo	29
Figura 11: Biomasa total de la comunidad de algas para cada tratamiento en el tiempo	30
Figura 12a: Diversidad de la comunidad de algas para cada tratamiento en el tiempo	33
Figura 12b: Riqueza de especies de algas para cada tratamiento en el tiempo	33
Figura 12c: Equidad de la comunidad de algas para cada tratamiento en el tiempo	33

Figura 13: Porcentaje de cobertura de algas con forma de crecimiento crustoso para cada tratamiento en el tiempo.....	35
Figura 14: Promedio e intervalos de confianza del porcentaje de cobertura de algas conforma de crecimiento crustoso en el tiempo	37
Figura 15a: Porcentaje de cobertura de algas con forma de crecimiento filamentososo para cada tratamiento en el tiempo.....	39
Figura 15b: Biomasa de algas con forma de crecimiento filamentososo para cada tratamiento en el tiempo.....	39
Figura 16a: Porcentaje de cobertura de algas con forma de crecimiento tisular/seudotisular para cada tratamiento en el tiempo.....	42
Figura 16b: Biomasa de algas con forma de crecimiento tisular/seudotisular.....	42
Figura 17: Promedio e intervalos de confianza del porcentaje de cobertura de algas con forma de crecimiento tisular/seudotisular en el tiempo.....	44
Figura 18: Porcentaje de cobertura de algas Rodofitas para cada tratamiento en el tiempo.....	46
Figura 19: Porcentaje de cobertura de algas Feofitas para cada tratamiento en el tiempo.....	48
Figura 20: Porcentaje de cobertura de algas Cianofitas para cada tratamiento en el tiempo.....	50
Figura 21: Foto del pomacéntrido <i>Pomacentrus planifrons</i>	60
Figura 22: Foto del gastrópodo <i>Astraea sp.</i> sobre la superficie de una lámina desprotegida.....	61

INDICE DE TABLAS

	Pag.
TABLA 1: Identificación taxonómica de las especies de algas encontradas en el área de estudio.....	22
TABLA 2a: Número de especies para cada división.....	24
TABLA 2b: Número de especies para cada forma de crecimiento	24
TABLA 3: Resultados del ANOVA aplicado a la cobertura de algas con crecimiento crustoso	36
TABLA 4a: Resultados del ANOVA aplicado a la cobertura de algas con forma de crecimiento filamentosos	40
TABLA 4b: Resultados del ANOVA aplicado a la biomasa de algas con forma de crecimiento filamentosos	40
TABLA 5a: Resultados del ANOVA aplicado a la cobertura de algas con forma de crecimiento tisular/seudotisular	43
TABLA 5b: Resultados del ANOVA aplicado a la biomasa de algas con forma de crecimiento tisular/seudotisular	43
TABLA 6: Resultados del ANOVA aplicado a la cobertura de algas Rodofitas.....	47
TABLA 7: Resultados del ANOVA aplicado a la cobertura de algas Feofitas.....	49
TABLA 8: Resultados del ANOVA aplicado a la cobertura de algas Cianofitas.....	51
TABLA 9: Índices de valor de importancia en el tiempo para las especies que colonizan sustratos del nivel superior protegidos con jaulas de exclusión de herbívoros..	53
TABLA 10: Índices de valor de importancia en el tiempo para las especies que colonizan sustratos del nivel inferior protegidos con jaulas de exclusión de herbívoros.....	55
TABLA 11: Índices de valor de importancia en el tiempo para las especies que colonizan sustratos del nivel superior expuestos a los herbívoros.....	55
TABLA 12: Índices de valor de importancia en el tiempo para las especies que colonizan sustratos del nivel inferior expuestos a los herbívoros.....	57
TABLA 13: Lista de invertebrados encontrados en la zona de estudio.....	59

INDICE DE ANEXOS

	Pag.
ANEXO 1: Cobertura relativa en el tiempo para las especies que colonizan sustratos del nivel superior protegidos con jaulas de exclusión de herbívoros.....	77
ANEXO 2: Frecuencia relativa en el tiempo para las especies que colonizan sustratos del nivel superior protegidos con jaulas de exclusión de herbívoros	78
ANEXO 3: Biomasa relativa en el tiempo para las especies que colonizan sustratos del nivel superior protegidos con jaulas de exclusión de herbívoros.....	78
ANEXO 4: Cobertura relativa en el tiempo para las especies que colonizan sustratos del nivel inferior protegidos con jaulas de exclusión de herbívoros.....	79
ANEXO 5: Frecuencia relativa en el tiempo para las especies que colonizan sustratos del nivel inferior protegidos con jaulas de exclusión de herbívoros.....	79
ANEXO 6: Biomasa relativa en el tiempo para las especies que colonizan sustratos del nivel inferior protegidos con jaulas de exclusión de herbívoros	80
ANEXO 7: Cobertura relativa en el tiempo para las especies que colonizan sustratos del nivel superior desprotegidos	80
ANEXO 8: Frecuencia relativa en el tiempo para las especies que colonizan sustratos del nivel superior desprotegidos.....	80
ANEXO 9: Cobertura relativa en el tiempo para las especies que colonizan sustratos del nivel inferior desprotegidos.....	81
ANEXO 10: Frecuencia relativa en el tiempo para las especies que colonizan sustratos del nivel inferior desprotegidos	81
ANEXO 11: Biomasa relativa en el tiempo para las especies que colonizan sustratos del nivel inferior desprotegidos.....	81

I.- INTRODUCCION

→ Los arrecifes coralinos se caracterizan por ser ambientes con una alta productividad y diversidad de organismos, debido principalmente a su heterogeneidad espacial, lo que les proporciona una amplia variedad y cantidad de hábitats. El esqueleto coralino de carbonato de calcio comúnmente se encuentra ocupado por ascidias, esponjas, algas, bivalvos, serpúlidos, etc.¹ Esta misma roca coralina muerta sigue actuando como sustrato para el establecimiento de éstos y otros invertebrados sésiles e importantes comunidades de algas bénticas, las cuales sirven como alimento y refugio a peces e invertebrados (Bailey-Brock, 1989). ←

Para una comunidad de algas que se establece sobre un sustrato duro submareal, los factores bióticos que predominan son la competencia por el espacio y el pastoreo por peces, erizos y crustáceos (Jackson, 1977). El establecimiento de algas, es dependiente de la disponibilidad de propágulos, y su incremento en biomasa después del establecimiento es proporcional al área de superficie expuesta (Borowitzca y col. 1978).

Es interesante el estudio de estas comunidades, ya que su desarrollo, estructura y dinámica contribuyen en gran medida a la alta productividad que caracteriza los ecosistemas de arrecifes coralinos, además las algas de naturaleza calcárea desempeñan un importante papel en la ecología de los mares tropicales; por ejemplo, constituyen el alimento para muchas especies que necesitan de calcio en abundancia, como ocurre en equinodermos y moluscos; además la subsecuente deposición y sedimentación de estas algas, luego de su muerte, en áreas de praderas de *Thalassia testudinum*, contribuye a la formación y elevación de estos fondos someros (Fundación La Salle, 1972).

→ Uno de los problemas que confrontan muchos arrecifes coralinos en el Caribe es el excesivo sobrecrecimiento de algas filamentosas y otras especies de macroalgas (Laponte, 1989) inducido por el impacto humano, como por ejemplo actividades pesqueras no reguladas o controladas u otro tipo de actividad que conlleve a una

disminución en la comunidad de peces herbívoros e invertebrados que regulan en gran medida el crecimiento y acumulación de la biomasa algal. Otro factor que induce considerablemente la proliferación de algas es el incremento en las concentraciones de nutrientes (Laponte, 1989). En un arrecife coralino al suroeste de Puerto Rico Mascarelli (1993), encontró colonias de *Montastrea annularis*, afectadas por blanqueamiento, las cuales fueron susceptibles de ser sobrecrecidas por algas como diatomeas, *Microcoleus lyngbyaceus*, *Ceramium fastigiatum* y *Polysiphonia* sp.

Hughes (1992), estudiando anualmente las comunidades de arrecifes coralinos en la costa norte de Jamaica, encontró que ocurrieron dramáticos cambios en las últimas dos décadas, así la cobertura de corales en varios sitios del arrecife y a varias profundidades, disminuyó de un 60-80% en 1970 a menos del 5% en 1990. Contrariamente la cobertura de algas aumentó de 1-3% antes de 1983 hasta 60-95% en 1990.

→ Las algas perjudican directamente al coral de dos formas, inhibiendo el establecimiento de las larvas del coral sobre el sustrato (Vine, 1974), alterando el crecimiento y causando elevadas mortalidades entre los corales ya establecidos, debido principalmente al efecto de sombreo que ejercen las algas y el sedimento que estas atrapan sobre los pólipos del coral, disminuyendo así la actividad fotosintética de la zooxantela (Potts, 1977). ←

→ El trabajar con este tipo de comunidades adherentes, ofrece ciertas ventajas ya que la colonización de especies de algas sobre sustratos duros suele ser bastante rápida y la tasa de reemplazo de unas especies por otras ocurre en un tiempo relativamente corto, por lo que investigaciones sobre estas comunidades, se prestan para el estudio científico del proceso de sucesión ecológica (Osman, 1977; Dean y Hurd, 1980). ←

→ Para el estudio de comunidades adherentes suelen usarse sustratos artificiales que pueden ser fabricados de cualquier material que no afecte el establecimiento de los organismos. El trabajar con estos sustratos permite al investigador controlar su tamaño y

localización, además permite tener tantas réplicas como se requiera. Entre los materiales reportados en la literatura están: asbesto, concreto, plexiglas, poliestireno, PVC, fibra de vidrio, cerámica, entre otros. ↵

Borowitzca y col. (1978) en la Gran Barrera Australiana, reportaron que la colonización por diatomeas y bacterias sobre una lámina de fibra de vidrio ocurre en 24 horas, y el establecimiento de algas de mayor tamaño en una semana de exposición.

El desarrollo de organismos sésiles sobre sustratos artificiales ha sido ampliamente estudiado por otros investigadores, así Fitzhardinge (1986) estudió las comunidades adherentes desarrolladas sobre concreto, láminas de coral muerto y PVC en aguas someras de la bahía de Kaneohe en Hawai (citado por Bailey-Brock, 1989). Hixon y Brostoff (1985) estudiaron la colonización por algas sobre porciones de corales con superficies lisas e irregulares y sobre PVC en el mismo arrecife. Fitzhardinge y col. (1989) observaron las comunidades que se desarrollan sobre diferentes sustratos artificiales, las cuales fueron comparadas entre las bahías de Kaneohe y Moanalua en Hawai.

⇒ Entre los trabajos hechos sobre sustratos artificiales para Venezuela, se pueden citar los de Suzzarini (1981) que estudió las comunidades adherentes sobre láminas de fibra de vidrio de diferentes tamaños en el Parque Nacional Morrocoy, Edo. Falcón; Losada y col. (1987) estudiaron el reclutamiento y desarrollo de las comunidades incrustantes sobre láminas de plexiglas en Planta Centro, Edo. Carabobo; Alvarez (1989) estudió las comunidades adherentes sobre sustrato artificial en el Parque Nacional Morrocoy; Barrios y col. (1993) quienes estudiaron la colonización y sucesión de algas bentónicas sobre placas de cemento sometidas a diferentes concentraciones de mercurio y plomo en la Ensenada de Turpialito, Edo. Sucre. ↵

Entre los trabajos sobre sustrato natural, están los de Sutherland (1980) quien estudió las comunidades adherentes que se establecían sobre raíces de mangle en la Bahía de Buche, Higuerote, Edo. Miranda; Orihuela y col. (1991) también estudiaron las

comunidades adherentes sobre raíces de mangle; Bravo (1981) estudió las algas que colonizaban sustrato rocoso, en playas contaminadas de la Península de Paraguaná, Edo. Falcón.

→ Es importante recalcar, que a pesar de las ventajas que ofrece trabajar con sustratos artificiales, hay que considerar que el establecimiento de organismos sobre los mismos representa una simplificación del ambiente natural y que procesos más complejos pueden ocurrir en estos últimos (Day, 1983). En este sentido son esenciales comparaciones simultáneas de comunidades que se establecen sobre sustratos naturales y artificiales (Hixon y Brostoff, 1985). ←

En el presente estudio los objetivos planteados fueron los siguientes:

→ 1) Estimar cuantitativamente el grado de desarrollo y la diversidad de comunidades de algas que colonizan sustratos artificiales (láminas de Poliestireno) en una zona coralina del Parque Nacional Morrocoy.

→ 2) Conocer la secuencia de colonización de las algas, a nivel de especie, División y forma de crecimiento, con el fin de determinar la existencia o no de una progresión estacional en estas comunidades o parte del proceso de sucesión ecológica, basándonos en la presencia mensual de cada especie y en las estimaciones de su cobertura y biomasa.

3) Conocer el efecto de la herbivoría sobre las comunidades de algas, comparando la estructura de éstas comunidades en láminas protegidas de los herbívoros (mediante jaulas de exclusión), y láminas expuestas a éstos.

4) Verificar si hay crecimiento o desarrollo diferencial entre especies de algas que se establecen sobre sustratos artificiales a diferentes niveles de la columna de agua (30 y 90 cm. por encima del fondo).

II.- AREA DE ESTUDIO

* Este estudio se llevó a cabo en una zona somera de parches coralinos, ubicada en el Cayo Animas, específicamente en Playa Mero, situado al Sureste del Parque Nacional Morrocoy, Edo. Falcón. El complejo de cayos de este Parque está localizado entre los 10° 47' 14" y 10° 59' 27" de latitud Norte y entre los 68° 09' 30" y los 68° 22' 35" de longitud Oeste (FIG.1).*

La zona de estudio está ubicada paralelamente a la costa y a una distancia de 61,37 m. de ésta. Abarca un área de 50 m² y una profundidad promedio de 4 m (FIG.2). Se caracteriza por poseer en su mayoría montículos de coral muerto de las especies *Montastrea annularis*, *Diploria strigosa* y *Acropora palmata* con comunidades tanto de algas como de otros organismos sésiles desarrollándose en su superficie.

Se podría decir que el arrecife de Playa Mero tiene un grado de perturbación intermedio, causado principalmente por impacto humano (paso constante de lanchas, temporadistas y grupos de submarinistas que frecuentan la zona) ocasionando generalmente daños sobre la superficie coralinas, lo que estimula cierto desarrollo de comunidades de algas sobre éstas superficies (observación personal desde 1991 hasta 1994).

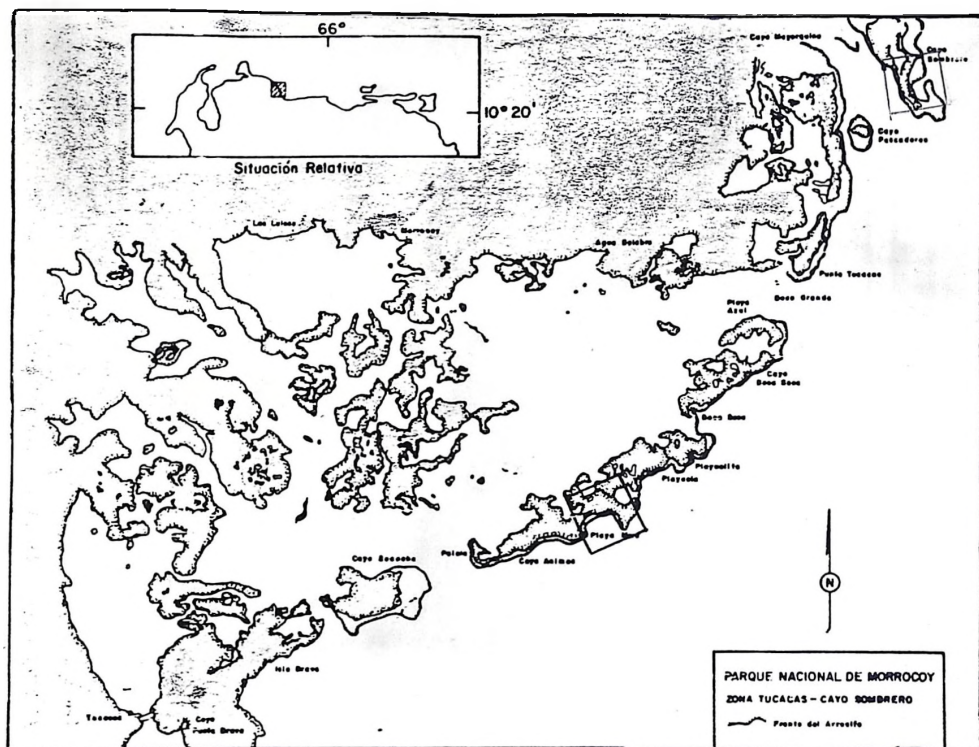


Figura 1. Arriba a la izquierda, ubicación del Parque Nacional Morrocoy. Abajo, en el recuadro, ubicación de Playa Mero, dentro del parque (fuente: Díaz y col. 1985)

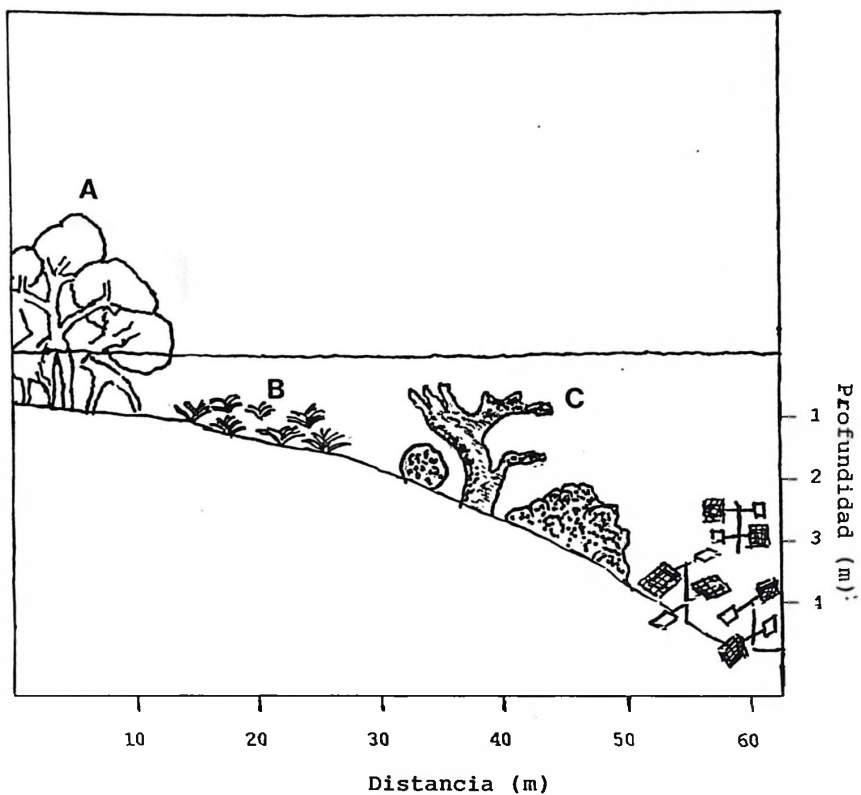


Figura 2. Esquema que muestra un gradiente de la zona de estudio, así como la profundidad. A: *Rhizophora mangle*; B: *Thalassia testudinum*; C: arrecife coralino

Debido a que no fue posible tomar datos climatológicos para la caracterización física del área de estudio, se acudió a los registros del Ministerio de la Defensa (Dirección de Hidrografía y Navegación, Comandancia General de la Armada, Observatorio Cagigal) para la estación más cercana, Puerto Cabello. Así, los datos climatológicos más importantes, para el periodo de estudio (noviembre de 1993 a mayo de 1994) según estos registros fueron los siguientes:

1) En el mes de enero fue reportada la menor temperatura promedio del aire (25.1 °C), y en el mes de mayo la mayor (27.2 °C).

2) El período de estudio, según este reporte, se ubicó en los meses de menor precipitación, siendo apenas 38.3 mm el mayor valor, que se alcanzó en el mes de noviembre de 1993.

3) En cuanto a la radiación, ésta fue aumentando gradualmente de 343 Cal/cm²/día en el mes de noviembre, a 415 Cal/cm²/día en el mes de mayo.

4) La velocidad media del viento, también fue aumentando gradualmente de 7.6 Km/h en el mes de noviembre, a 14.0 Km/h en el mes de abril, declinando luego para el mes de mayo (10.1 Km/h), en cuanto a la dirección, ésta por lo general era Este-Noreste, excepto los meses de diciembre, abril y mayo que fue en dirección Este.

III.- METODOLOGIA

III.1. METODOLOGIA DE CAMPO

Para la escogencia del sitio se realizó una inspección visual del arrecife con equipo de buceo ligero y se colectaron muestras de algas que se encontraban sobrecreciendo roca coralina para ser posteriormente identificadas*. Los criterios principales considerados en la selección de la localidad fueron: a) Presencia de montículos de coral muerto sobrecrecidos por algas; b) Superficies arenosas de poca inclinación o pendiente que permitiesen colocar las estructuras con sustratos artificiales; c) Una profundidad no mayor de 5 m.; d) Cercanía del arrecife a la costa; e) Frecuencia de turistas relativamente baja.

* Como sustratos artificiales se utilizaron láminas de poliestireno con un área de 20 x 20 cm., las cuales fueron lijadas para proporcionar una superficie rugosa y así facilitar el establecimiento de las esporas y propágulos.

* Se usaron un total de 48 láminas distribuidas en 12 soportes o estructuras (4 láminas por estructura), dispuestas horizontalmente. Las láminas se colocaron en la estructura a dos niveles: a 30 y 90 cm desde la base, en posiciones alternas, de manera de evitar en lo posible efectos de sombreado por parte de láminas en el nivel superior (90 cm). La mitad de ellas en cada estructura fueron enjauladas con mallas de plástico de 1 cm² de abertura, esto se hizo con el fin de excluir a los herbívoros con tallas superiores a 1 cm. y determinar el efecto de éstos sobre la comunidad, comparando con la comunidad desarrollada en láminas expuestas a los herbívoros (FIG.3). Las estructuras fueron colocadas en la localidad de estudio con la ayuda de equipo de buceo autónomo (FIG.4a,b).

Tiempo de Exposición

* El estudio se inició el 22 de noviembre de 1993, cuando se colocaron todas las estructuras con las láminas de poliestireno bajo el agua. Con el fin de conocer la dinámica temporal de las comunidades de algas establecidas, las estructuras fueron removidas periódicamente (3 en cada período), así el primer muestreo se realizó el 15 de enero de 1994, las láminas recolectadas tenían 55 días de exposición, el segundo muestreo el 25 de febrero con láminas de 96 días de exposición, el tercer muestreo el 25 de marzo con láminas de 123 días de exposición y el último el 14 de mayo de 1994, fecha en la cual se recogieron las últimas estructuras con 174 días de exposición.*

* Las láminas recolectadas fueron colocadas en bolsas plásticas, etiquetadas y preservadas en una solución de formaldehído en agua de mar al 4 %, para su posterior observación y cuantificación en el laboratorio.*

En cada período de muestreo se renovaban las jaulas de exclusión cuyas aberturas se encontraran bloqueadas por organismos y algas, para evitar posibles efectos de sombreo y disminución del flujo de agua.



Figura 3. Ensamblaje en la playa de las estructuras con los sustratos artificiales.

a



b



Figura 4. Instalación de las estructuras en el agua con ayuda de buceo autónomo(a). Estructura ya establecida (b).

Adicionalmente se quiso comparar cualitativamente la colonización de algas sobre sustrato artificial y sustrato natural. Para ello se escogieron colonias de coral muerto cercanas a las estructuras cuyas superficies estuvieran sobrecrecidas por algas y se tomaron muestras de éstas, raspando el coral en cada período de muestreo. También se preservaron en lo posible organismos herbívoros y otros organismos sésiles que se encontraban colonizando los sustratos artificiales.

III.2. METODOLOGIA DE LABORATORIO

* El primer paso en el procesamiento de las muestras fue la identificación taxonómica de las algas, para ello se utilizó la siguiente bibliografía: Holleberg, 1963; Joly, 1967; Taylor, 1967; Oliveira, 1969 b; Ganesan, 1971; Rios, 1972; Taylor, 1972; González, 1977 b; Kapraun, 1977 b; Cordeiro-Marino, 1978; Abbott, 1979; Lemus, 1979; Kapraun, 1980 a; Ganesan, 1983; Kapraun y col., 1983; Bold y col., 1985; Norris, 1985; Dawes, 1986; Holleberg, 1986 b; Ganesan, 1989; Schneider y col., 1991; Steyermark y col. 1994.

La clasificación taxonómica utilizada en este estudio fue la propuesta por Bold y col. (1985) y Ganesan (1989), quienes incluyen a las Cianofitas como una división de algas. A pesar de que estos organismos poseen citológicamente una estructura similar a la de las bacterias (Reino Monera), tales como condición procariótica, sin organelos intracelulares como mitocondrias, cloroplastos o retículo endoplasmático, tienen a su vez una fotofisiología como la de las algas, al ser funcionalmente organismos fotoautótrofos, con clorofila "a" del tipo encontrada en los eucariotas fotosintéticos y liberan oxígeno durante el proceso de fotosíntesis por la activación del Fotosistema II.

* Por lo antes mencionado y debido a la importancia de las cianofitas en el proceso de sucesión ecológica, al ser uno de los primeros grupos que colonizan las superficies

de las láminas experimentales (sustratos artificiales), así como los sustratos naturales, se consideró conveniente incluir a las cianofitas o cianobacterias en el presente trabajo.

*Para estimar la cobertura de las algas se colocaba la lámina bajo una lupa estereoscópica, y en una bandeja con agua salada en suficiente cantidad como para cubrirla con el fin de que el alga adquiriera su configuración natural, encima se colocaba a su vez una cuadrata de las mismas dimensiones que la lámina constituida por 400 cuadrículas de 1 cm^2 cada una. Con la ayuda de una tabla de números aleatorios se escogían las cuadrículas sobre la lámina, y con la cámara clara adaptada a la lupa, se dibujaba en una hoja el área ocupada por cada alga en la cuadrícula (FIG.5a y b).

Para la identificación de las algas se tomó una muestra representativa de ésta y se observó al microscopio.

Debido a las evidentes diferencias de cobertura y composición de algas entre las láminas protegidas de herbívoros y las desprotegidas (FIG. 6), se decidió realizar una curva acumulativa área-especies para cada lámina. De esta manera se determinó el número máximo de cuadrículas que debían analizarse en cada lámina y con ello el área mínima muestral de la comunidad. De esta forma, el número de cuadrículas era de 20 a 25 para láminas protegidas y de 10 para láminas desprotegidas.

Para encontrar el valor real de cobertura que ocupaba cada especie de alga en el dibujo, cada área fue reproducida en una hoja en blanco, recortada y luego pesada en una balanza. El valor de área correspondiente a ese valor de peso era buscado en una curva de calibración peso-área previamente realizada. Esta área fue dividida entre el aumento de la lupa y expresado en porcentaje.

La estimación de la biomasa se hizo tomando el material a ras de la lámina justo en cada uno de los sitios donde previamente se había evaluado la cobertura. Las porciones de algas se separaron por especies, luego fueron secadas separadamente en una estufa hasta obtener un peso constante. De esta manera se obtuvo el peso seco que luego fue expresado en gramos por metro cuadrado.

a



b

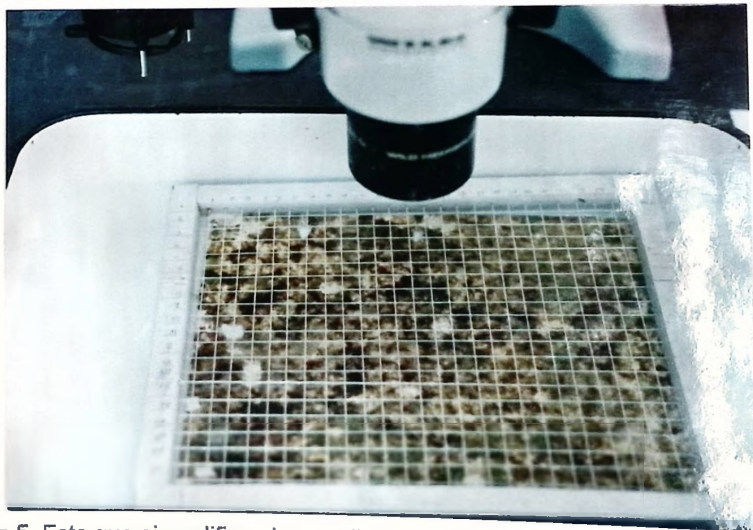


Figura 5. Foto que ejemplifica el procedimiento de estimación de cobertura en el laboratorio (a) Detalle de la bandeja con la lámina (b)

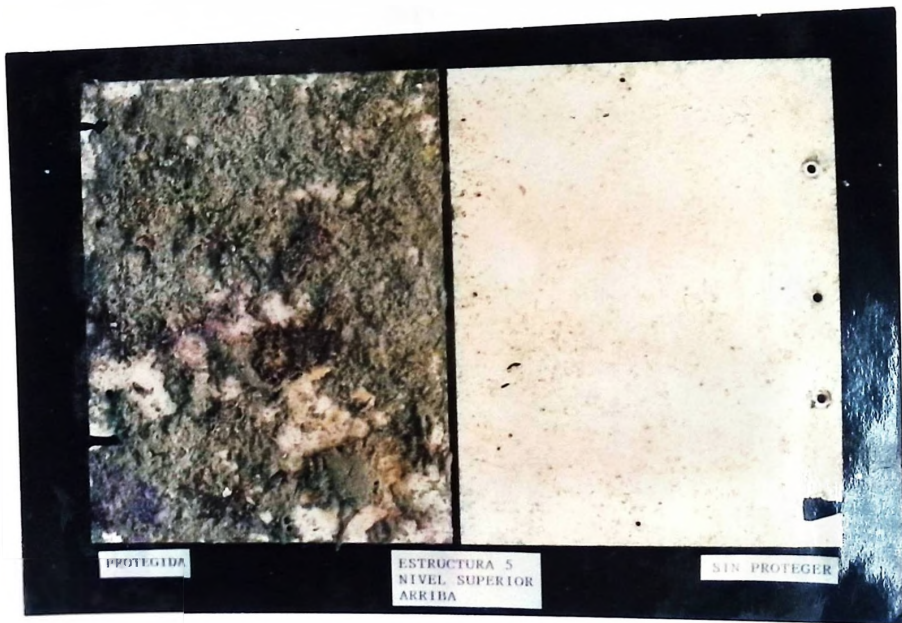


Figura 6. Comparación de lámina sometida a herbivoría y protegida.

III.3.- PROCESAMIENTO DE DATOS

Para el procesamiento estadístico se procedió inicialmente a promediar los valores de cobertura y biomasa para cada especie de alga en las cuadrículas de cada lámina. De esta forma queda como unidad muestral la lámina, y fueron éstos datos los que se utilizaron para el análisis de la comunidad. Para cada condición experimental o tratamiento en el tiempo se obtuvo el número de especies total, así como el valor promedio (\bar{x}) de la cobertura y biomasa y la desviación estándar (S_x) para cada especie.

Los análisis de la comunidad se hicieron a nivel de taxón (especie y división) y formas de crecimiento.

Las formas de crecimiento en las que se agruparon las algas fueron las siguientes: crustosa (Hine, 1977) representado por un complejo de algas calcificadas o no, las cuales crecen como una película sobre el sustrato; filamentosas, con presencia de talo como un filamento uniseriado erectas, usualmente ramificado; y tisulares/seudotisulares con un talo más complejo y succulento que el anterior (FIG. 7). Es importante recalcar, que las algas que forman parte de uno de los complejos catalogados aquí como crustoso (complejo de Cianofitas), son en realidad de crecimiento filamentosos, esto será aclarado más adelante en los resultados.

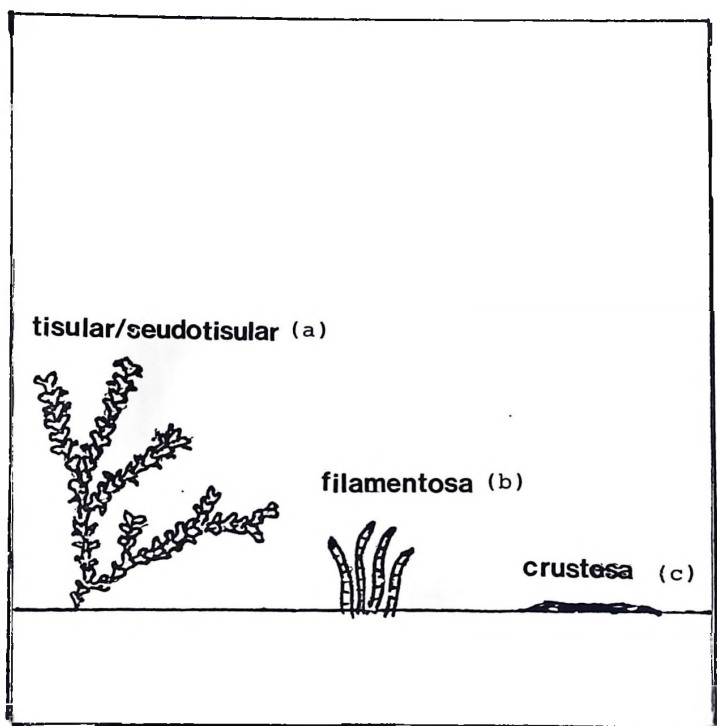


Figura 7. Esquema donde se visualizan las diferentes formas de crecimiento en las que fueron agrupadas las algas. tisular/seudotisular (a); filamentosa (b); crustosa (c).

Se aplicó el coeficiente de Czekanowsky, para estimar la similaridad en la composición taxonómica de la comunidad de las algas que colonizaron las láminas sometidas a diferentes condiciones experimentales o tratamientos en el tiempo. La expresión del coeficiente es la siguiente:

$$Cz = 2W/A+B \times 100\%$$

donde

W es el número de especies comunes entre láminas sometidas a diferentes condiciones. En este caso se comparan dos condiciones o tratamientos.

A y *B* representan el número total de especies presentes en cada uno de los tratamientos o condiciones experimentales a comparar en un tiempo dado.

Este coeficiente es limitado, ya que no considera las abundancias relativas de las especies, solo sirve para comparaciones en la composición de especies.

Con el fin de determinar el efecto individual de las distintas variables (tiempo, nivel y protección), y el efecto combinado de estas sobre el porcentaje de cobertura y la biomasa se realizaron análisis de varianza ANOVA ($P < 0.05$) de tres vías (1era vía: tiempo; 2da vía: nivel; 3era vía: protección). Estos análisis fueron hechos para cada división y distintas formas de crecimiento.

En los casos en que el ANOVA arrojó efectos estadísticamente significativos del factor tiempo, se realizaron pruebas a posteriori de contrastación múltiple de Duncan, con el fin de determinar cuales promedios de porcentaje de cobertura, o biomasa eran significativamente diferentes entre sí en el tiempo de experimentación.

Se estimó la diversidad de especies para la comunidad de algas a través del índice de Bulla (1994), según las expresiones matemáticas:

$$E = O - \min O / 1 - \min O$$

$$D = (ExS)+1$$

donde *E* es la equidad, *O* es la mínima sobreposición que puede existir entre los valores teóricos y reales, *D* es la diversidad y *S* es la riqueza de especies.

Se escogió este índice ya que es sensible a ambos componentes de la diversidad (equidad y riqueza) y toma en cuenta las especies raras. Para los cálculos del índice se usaron los valores de porcentaje de cobertura, ya que para algunas especies no era posible estimar su biomasa, como por ejemplo, los complejos de algas crustosas, que crecen como una película sobre el sustrato, y otras algas de tamaños relativamente pequeños y bajas frecuencias.

Aquellos complejos de algas que no pudieron separarse para estimaciones de cobertura y biomasa específica, fueron tomadas como una unidad, para el análisis de diversidad.

Se hicieron correlaciones entre la diversidad y sus componentes.

Se realizó un análisis jerárquico para el total de especies que se establecieron sobre las láminas, de acuerdo a tres criterios:

- 1) El porcentaje de frecuencia de aparición relativo (%FR) por muestra, el cual representa el número de muestras en el que aparece cada especie, dividido entre el total de muestras y multiplicado por 100.
- 2) El porcentaje de cobertura relativo (%CR), el cual representa el cociente entre el porcentaje de cobertura de cada especie, dividido entre el porcentaje de cobertura total para cada tratamiento en el tiempo.
- 3) El porcentaje de biomasa o peso seco relativo (%BR), el cual representa el cociente entre el peso seco de cada especie de alga y el peso seco total multiplicado por 100.

Finalmente, con el fin de determinar la importancia o contribución relativa de cada especie a la estructura de la comunidad para cada tratamiento en el tiempo, se determinó un índice de valor de importancia (IVI) para cada especie, considerando los tres criterios antes mencionados.

$$IVI = \%FR + \%CR + \%BR = 300\%$$

IV.- RESULTADOS

IV.1 COMPOSICION DE ESPECIES DE LA COMUNIDAD DE ALGAS

* Durante este estudio se registraron un total de 35 especies repartidos en 4 divisiones de algas (Tabla 1). La división Rhodophyta presentó el mayor número de especies (20), la división Chlorophyta 8 especies, Phaeophyta con 4 especies y la división Cyanophyta con 3 especies (Tabla 2a). *

→ De las 35 especies de algas 27 se encontraron sobre los sustratos artificiales, 18 sobre la roca coralina y 10 eran comunes a ambos sustratos. ←

→ En cuanto a las formas de crecimiento de las algas que se establecieron sobre las láminas de poliestireno, la filamentosa presentó 11 especies, la forma tisular/seudotisular 7 y la crustosa 5 (Tabla 2b). En la tabla 1, solo se identifican las formas de crecimiento de las especies que fueron incluidas en el análisis. ←

En relación a lo referido en la sección de procesamiento de datos sobre la clasificación de algas filamentosas como algas crustosas, esto obedeció a que algas Cianofitas como *Microcoleus lyngbyaceus*, *Mastigocoleus* sp. y *Rivularia* sp., las cuales desde el punto de vista morfológico son filamentosas, en este estudio se encuentran formando un complejo que crece como una película sobre el sustrato, embebida en una matriz gelatinosa, por lo que funcionalmente son consideradas como crustosas.

TABLA 1. IDENTIFICACION TAXONOMICA DE LAS ESPECIES DE ALGAS ENCONTRADAS EN EL AREA ESTUDIADA.

- División Phaeophyta
 Clase Phaeophyceae
 Orden Ectocarpales
 Familia Ectocarpaceae
 * *Giffordia conifera* (Borgesen) Taylor (F)
 * *Giffordia duchassaingiana* (Grunow) Taylor (F)
 Orden Sphacelariales
 Familia Sphacelariaceae
 2 * *Sphacelaria tribuloides* Meneghini (F)
 Orden Dictyotales
 Familia Dictyotaceae
 2 * *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamoroux (T)
- División Rhodophyta
 Clase Rhodophyceae
 Subclase Bangiophycidae
 Orden Bangiales
 Familia Erythropeltidaceae
 * *Erythrocladia subintegra* Rosenvinge (C)
 Orden Porphyridiales
 Familia Goniotrichaceae
 1 *Stylonema alsidii* (Zanardini) Drew
 Subclase Florideophycidae
 Orden Nemaliales
 Familia Gelidiellaceae
 2 *Gelidiella acerosa* (Forsskal) J. Feldmann & Hamel
 Subclase Corallinales
 Orden Corallinaceae
 Familia Melobesioideae
 * *Fosliella farinosa* (Lamouroux) Howe (C)
 2 *Lithothamnion* sp. Heydrich
 Familia Corallinoideae
 2 * *Amphiroa fragilissima* (Linnaeus) Lamouroux (S)
 2 * *Jania capillacea* Harvey (S)
 Familia Hypneaceae
 2 * *Hypnea Spinella* (C. Agardh) Kützing (S)
 Orden Ceramiales
 Familia Ceramiaceae
 2 * *Ceramium flaccidum* (Harvey ex Kützing) Ardissonne (F)
 1 *Spermothamnion gymnocarpum* J.E. Areschoug
 2 * *Wrangelia argus* (Montagne) Montagne (F)
 Familia Delesseriaceae
 1 *Caloglossa lepreurii* (Montagne) J. Agardh
 * *Taenioma nanum* (Kützing) Papenfuss (F)
 Familia Rhodomelaceae
 2 * *Acanthophora spicifera* (Vahl) Borgesen (S)

- 1 *Bostrychia tenella* (Lamouroux) J. Agardh
- 2 * *Herposiphonia tenella* (C. Agardh) Ambronn (F)
- * *Laurencia caraibica* Silva (S)
- 2 *Laurencia intricata* Lamouroux
- 2 *Laurencia obtusa* (Hudson) Lamouroux
- * *Polysiphonia sphaerocarpa* Borgesen (F)

División Cyanophyta

Clase Cyanophyceae

- * *Rivularia* sp. Harvey (C)
- Orden Hormogonales
- * *Mastigocoleus* sp. Hudson (C)
- Orden Nostocales
- Familia Oscillatoriaceae
- 2 * *Microcoleus lyngbaceus* (Dillwyn) Harvey (FIC)

División Chlorophyta

Clase Chlorophyceae

- Orden Ulvales
- Familia Percursariaceae
- * *Enteromorpha lingulata* J. Agardh (T)
- Orden Cladophorales
- Familia Cladophoraceae
- 1 *Chaetomorpha gracilis* Kützing
- * *Cladophora prolifera* (Roth) Kützing (F)
- * *Cladophora* sp. Kützing (F)
- Orden Siphonocladales
- Familia Valoniaceae
- 2 *Dictyosphaeria cavernosa* (Forsskal) Borgesen
- Orden Bryopsidales
- Familia Bryopsidaceae
- 2 *Bryopsis plumosa* (Hudson) C. Agardh
- Familia Caulerpaceae
- 2 *Caulerpa racemosa* (Forsskal) J. Agardh
- Familia Udoteaceae
- 2 *Halimeda opuntia* (Linnaeus) Lamouroux

Letras entre paréntesis representan las formas de crecimiento. F=filamentosa; S=seudotisular; T=tisular; C= crustosa.

Especies de algas que se establecieron sobre las láminas y que se tomaron en cuenta en el análisis de la comunidad

1 Especies de algas presentes en las láminas, pero que no fueron captadas por el muestreador

2 Especies de algas observadas sobre roca coralina

TABLA 2 . NUMERO DE ESPECIES PARA CADA DIVISION (a), Y PARA CADA FORMA DE CRECIMIENTO (b).

a

DIVISION	NUMERO DE ESPECIES
RHODOPHYTA	20
PHAEOPHYTA	4
CHLOROPHYTA	8
CYANOPHYTA	3

b

FORMA DE CRECIMIENTO	NUMERO DE ESPECIES
FILAMENTOSA	11
TISULAR/SEUDOTISULAR	7
CRUSTOSA	5

IV.2. ASPECTOS GENERALES DEL ESTUDIO

Las FIGS.8 y 9, muestran la similaridad en la composición de especies de la comunidad de algas, según el índice de Czekanowsky, cuando se comparan pares de tratamientos en el tiempo, manteniendo siempre una variable constante (nivel o herbivoría), para poder apreciar el efecto de la otra variable.

De esta manera, en la figura 8 (efecto del nivel), el porcentaje de similitud entre láminas desprotegidas colocadas a distintos niveles, presenta una declinación a largos períodos de exposición (174 días), disminuyendo desde 70% hasta 45%, este resultado sugiere un escaso efecto por parte del nivel en la composición de especies durante los primeros muestreos, al final el efecto se hace evidente y esto se manifiesta en la tendencia a disminuir de la curva. Mientras que los porcentajes de similitud entre láminas inferiores y superiores protegidas de herbívoros fueron bastante altos y con escasas fluctuaciones durante el período de estudio (75%-90%).

En cuanto al efecto de la herbivoría, este parece ser un poco mayor que el efecto del nivel, ya que los valores globales de similitud son menores (40%-80%), siendo más evidentes en las láminas del nivel superior, con un porcentaje de similitud entre 40% y 45%. Mientras que en la lámina del nivel inferior, se observan al principio valores de similitud por debajo del 60 % con una tendencia a aumentar en el tiempo, alcanzando 80% de similitud para el final del estudio, sugiriendo un efecto cada vez menor de la jaula de exclusión de herbívoros sobre la composición de especies (FIG. 9).

EFFECTO DEL NIVEL SOBRE LA COMPOSICION DE ESPECIES

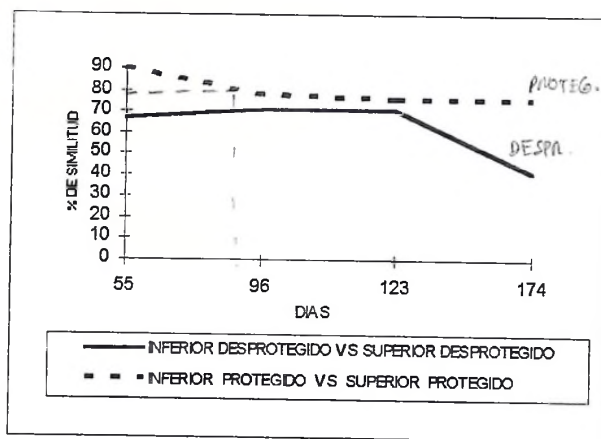


Figura 8. Indices de similitud (%) según la composición de especies entre láminas colocadas a diferentes niveles (superior e inferior) en la columna de agua, pero sometidas a las mismas condiciones respecto a la herbivoría.

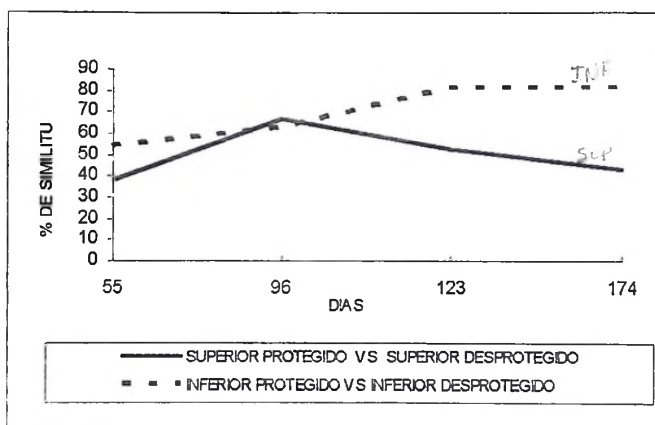
EFFECTO DE LA HERBIVORIA SOBRE LA COMPOSICION DE ESPECIES

Figura 9. Indices de similitud (%) según la composición de especies entre láminas expuestas a los herbívoros y protegidas de estas, pero a un mismo nivel.

COBERTURA TOTAL

Cuando se analiza la comunidad de algas en función de la cobertura total de especies, se observa a los 55 días de exposición un mayor porcentaje de cobertura para láminas protegidas en comparación con láminas desprotegidas, luego a partir de los 96 días se invierten las curvas siendo mayor la cobertura de algas sobre láminas desprotegidas, para el final del estudio los porcentajes de cobertura son bastante parecidas para todas las condiciones experimentales. En lo que se refiere al nivel, éste aparentemente no pareció tener efecto sobre la cobertura total. (FIG. 10).

BIOMASA TOTAL

En cuanto a la biomasa total para cada tratamiento en el tiempo, ésta resultó ser siempre superior en láminas protegidas, principalmente para el tratamiento superior en donde aumenta considerablemente para el final del muestreo (FIG. 11).

*Biomasa
autóctona
poro prof.*

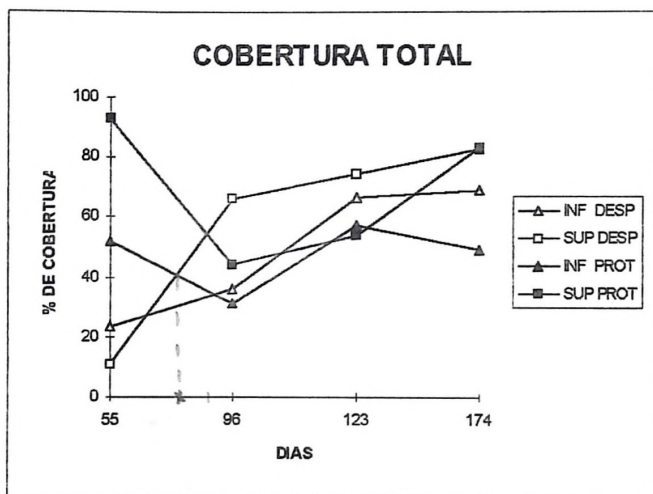


Figura 10. Porcentaje de cobertura total de las algas para cada tratamiento en el tiempo

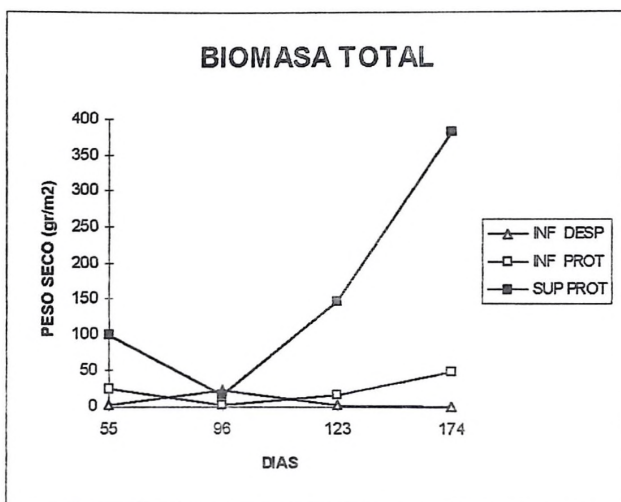


Figura 11. Peso seco (biomasa) total de algas para cada tratamiento en el tiempo

IV.3.- DIVERSIDAD DE LA COMUNIDAD, RIQUEZA Y EQUIDAD DE ESPECIES

En la figura 12a, se observa gráficamente la diversidad de especies de algas para los distintos tratamientos en el tiempo, obteniendo una mayor diversidad sobre láminas protegidas de herbívoros que sobre láminas expuestas a éstos, al comienzo del estudio. Para 96 días de exposición se sigue observando una mayor diversidad en láminas protegidas, aunque presentan una tendencia a disminuir en el tiempo. Contrariamente, a pesar de que los valores de diversidad en láminas desprotegidas son menores, en las láminas del nivel inferior aumenta la diversidad llegando incluso a superar los valores de diversidad de láminas protegidas para el final del estudio. Por el contrario, en láminas superiores desprotegidas el valor de diversidad decae a partir de los 96 días, hasta llegar a cero para el final del estudio.

En cuanto a la riqueza o número total de especies de algas en las láminas sometidas a distintas condiciones o tratamientos en el tiempo se observa por lo general un mayor número de especies en las láminas protegidas, con una tendencia a disminuir a lo largo del período de muestreo.

En láminas desprotegidas se aprecia un menor número de especies al comienzo del experimento y una tendencia a aumentar con el tiempo, esto ocurrió sólo para las láminas ubicadas en el nivel inferior. Para las ubicadas en el nivel superior éste parámetro se mantuvo constante en el transcurso del experimento (Fig. 12b).

El otro componente de la diversidad es la equidad. Para este parámetro, de la misma manera que en el análisis anterior las láminas protegidas en cualquiera de los dos niveles poseen los mayores valores de equidad.

En cuanto a las láminas desprotegidas, las colocadas en el nivel inferior presentaron una tendencia a aumentar en el tiempo, llegando incluso a igualar los valores de equidad de láminas protegidas. Por el contrario, la equidad en láminas del

nivel superior tuvo un máximo en el segundo muestreo declinando posteriormente (FIG. 12c).

Cuando se comparan los gráficos de diversidad con los de equidad (FIGS. 12a y c) se puede observar un comportamiento similar entre las curvas en láminas desprotegidos tanto superiores como inferiores. Esto se corrobora con los resultados de las correlaciones entre la diversidad y sus componentes para cada tratamiento, los cuales sólo arrojaron valores estadísticamente significativos para la correlación entre la diversidad y la equidad entre láminas desprotegidos superiores e inferiores, presentando valores de correlación de $r=0.98$ y $r=0.99$, respectivamente.

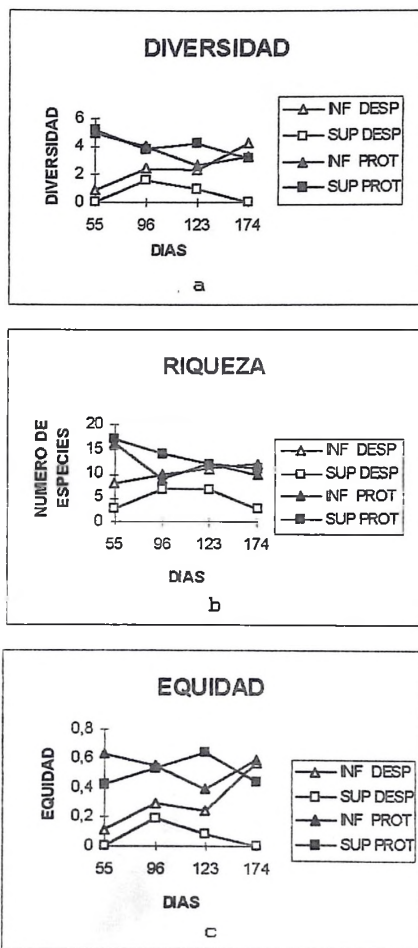


Figura 12. Diversidad (a), Riqueza (b) y Equidad (c), para cada tratamiento en el tiempo de experimentación

IV.4.- RESULTADOS POR FORMAS DE CRECIMIENTO

CRUSTOSA

La figura 13 muestra gráficamente el comportamiento de las especies crustosas para cada condición experimental en el tiempo, observándose los mayores valores de cobertura desde el segundo muestreo hasta el final del estudio sobre láminas expuestas a los herbívoros en relación a las láminas protegidas.

La cobertura de esta forma de crecimiento se ve afectada por el tiempo, la herbivoría, y el nivel en el que se encuentra la lámina, así como por las variables combinadas tiempo-protección, como lo indican los resultados del ANOVA (TABLA 3).

En cuanto a los resultados de la prueba a posteriori para los promedios de porcentaje de cobertura de algas crustosas en el tiempo, estos sugieren que las diferencias significativas entre promedios se deben específicamente a los porcentajes de cobertura entre los 55 y los 123 días de exposición, observándose una tendencia general a aumentar en el tiempo (FIG. 14).

Es importante señalar, que para esta forma de crecimiento no fue posible realizar estimaciones de biomasa.

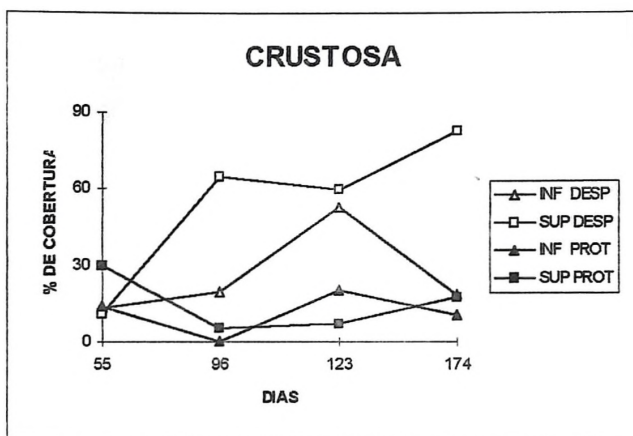


Figura 13. Porcentaje de cobertura de especies de algas crustosas para cada tratamiento en el tiempo

TABLA 4. RESULTADOS DEL ANALISIS DE VARIANZA DE TRES VIAS APLICADO A COBERTURA PARA ALGAS CON CRECIMIENTO CRUSTOSO

FUENTE DE VARIACION	VALOR DE " F "	NIVEL DE SIGNIFICANCIA
Efectos individuales	7.622	0.519
TIEMPO	3.719	0.021 *
NIVEL	7.971	0.008 *
PROTECCION	18.982	0.000 *
Efectos combinados		
TIEMPO-NIVEL	0.771	0.519
TIEMPO-PROTECCION	7.118	0.001 *
NIVEL-PROTECCION	4.075	0.052
TIEMPO-NIVEL-PROTECCION	1.442	0.249

* significativo

PROMEDIO DE COBERTURA DE ALGAS CRUSTOSAS EN EL TIEMPO

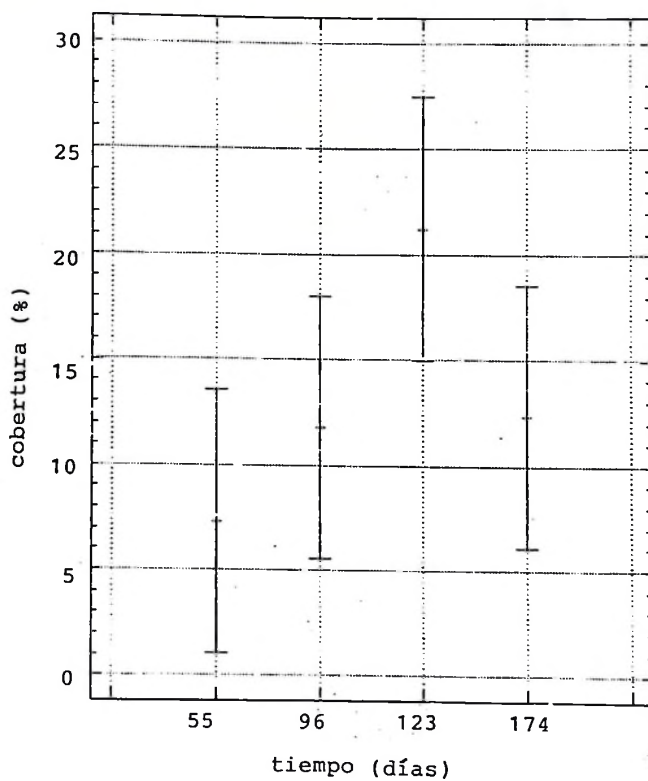
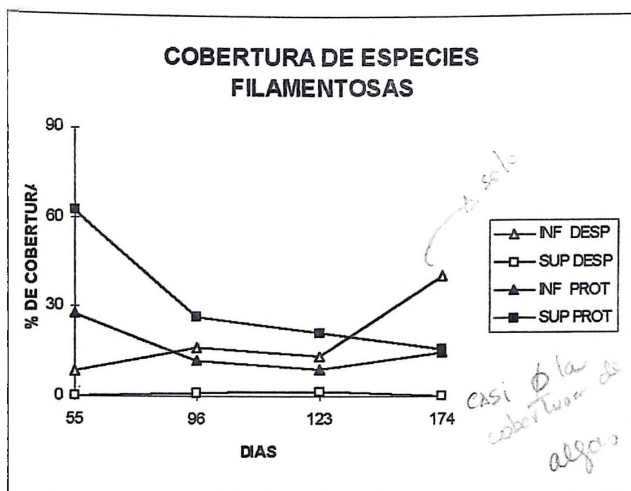


Figura 14. Promedios de cobertura (%) e intervalos de confianza de algas crustosas en el tiempo.

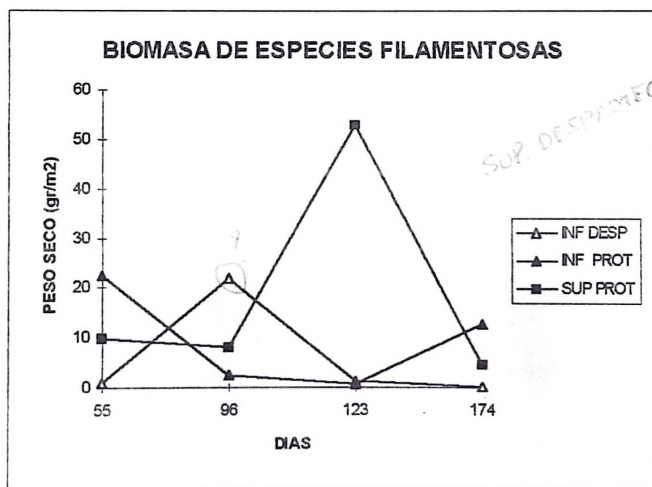
FILAMENTOSA

Para esta forma de crecimiento se observa que la cobertura a los 55 días de exposición fue mayor en láminas protegidas, y que los valores declinan con el tiempo. Por el contrario, para láminas desprotegidas, particularmente del nivel inferior, a pesar de presentar coberturas muy bajas, estos valores aumentan con el tiempo de exposición, hasta superar para el final del estudio la cobertura sobre láminas protegidas (FIG. 15a). En el gráfico de biomasa (FIG. 15b) no se establece una tendencia definida para las distintas condiciones experimentales. Es importante señalar que los valores de peso seco de las algas con este tipo de crecimiento en el tratamiento superior desprotegido no fueron apreciables y esta es la razón por la que no se reporta en el gráfico.

En los análisis de ANOVA resultaron significativos el efecto individual de la protección y los efectos combinados de tiempo-protección y nivel-protección en la cobertura. Para biomasa solo fue significativo el efecto de la herbivoría (TABLA 4 a, b).



a



b

Figura 15. Porcentaje de cobertura (a) y biomasa (b) de algas filamentosas, para cada tratamiento en el tiempo

TABLA 4. RESULTADOS DEL ANALISIS DE VARIANZA DE TRES VIAS APLICADO A COBERTURA (a), Y BIOMASA (b) DE ALGAS FILAMENTOSAS.

a

FUENTE DE VARIACION	VALOR DE " F "	NIVEL DE SIGNIFICANCIA
Efectos individuales	3.152	0.020 *
TIEMPO	1.878	0.153
NIVEL	0.158	0.694
PROTECCION	9.968	0.003 *
Efectos combinados		
TIEMPO-NIVEL	2.252	0.075
TIEMPO-PROTECCION	5.164	0.005 *
NIVEL-PROTECCION	16.721	0.000 *
TIEMPO-NIVEL-PROTECCION	0.288	0.833

b

FUENTE DE VARIACION	VALOR DE " F "	NIVEL DE SIGNIFICANCIA
Efectos individuales	1.074	0.393
TIEMPO	0.300	0.825
NIVEL	0.110	0.743
PROTECCION	4.360	0.045 *
Efectos combinados		
TIEMPO-NIVEL	1.719	0.183
TIEMPO-PROTECCION	1.645	0.198
NIVEL-PROTECCION	1.562	0.220
TIEMPO-NIVEL-PROTECCION	2.046	0.127

* significativo

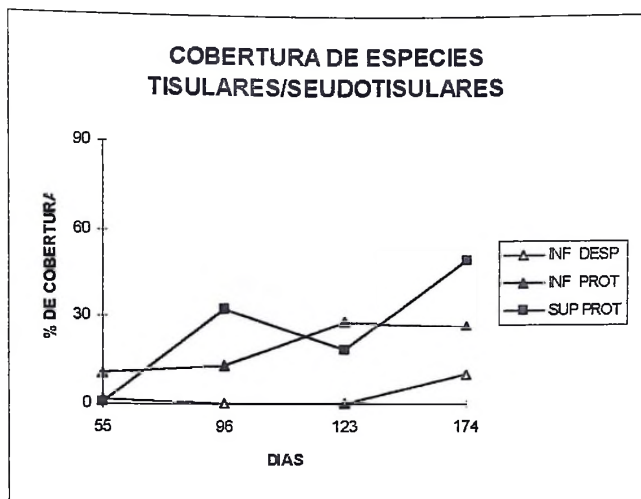
TISULARES/SEUDOTISULARES

En las figuras 16a y b se observa que la cobertura y biomasa de las algas con esta forma de crecimiento fueron siempre mayores sobre láminas protegidas en relación a las desprotegidas. También, se puede apreciar una tendencia a aumentar en el tiempo para todos los tratamientos. Para el tratamiento superior desprotegido no se encontraron este tipo de algas y por lo tanto no se reportan en el gráfico.

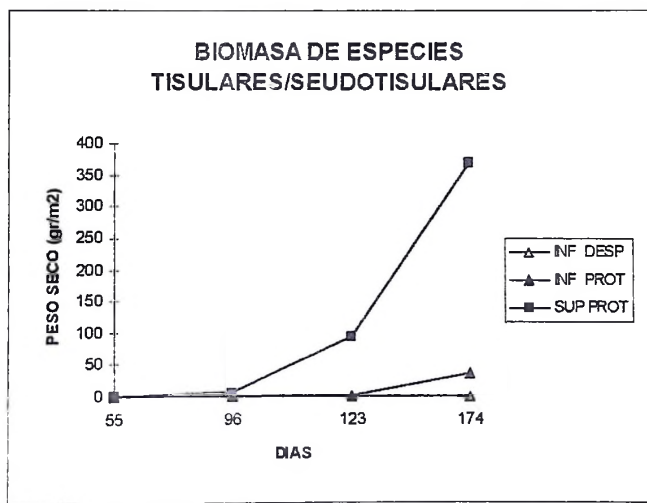
⇒ fueron consumidos preferencialmente por los herbívoros?

Según los resultados arrojados por el análisis de ANOVA para cobertura, se determinaron diferencias significativas para los efectos individuales del tiempo y de la herbivoría (protección), y para los efectos combinados tiempo-protección y el efecto combinado de las tres variables (TABLA 5a). Para la biomasa resultaron significativos los efectos de las tres variables individualmente y los efectos combinados de tiempo-protección y nivel-protección (TABLA 5b).

La prueba a posteriori realizada para los promedios de porcentaje de cobertura de algas tisulares/seudotisulares en el tiempo, indican que las diferencias significativas entre promedios se deben específicamente a los porcentajes de cobertura entre los 55 días y los 174 días de exposición, observándose una tendencia gradual a aumentar en el tiempo (FIG. 17).



a



b

Figura 16. Porcentaje de cobertura (a) y biomasa (b) de algas tisulares/seudotisulares en el tiempo de experimentación.

TABLA 5. RESULTADOS DEL ANALISIS DE VARIANZA DE TRES VIAS APLICADO A COBERTURA (a) Y BIOMASA (b) PARA ALGAS TISULARES/SEUDOTISULARES

a

FUENTE DE VARIACION	VALOR DE " F "	NIVEL DE SIGNIFICANCIA
Efectos individuales	9.178	0.000 *
TIEMPO	6.553	0.000 *
NIVEL	0.350	0.559
PROTECCION	25.879	0.000 *
Efectos combinados		
TIEMPO-NIVEL	1.628	0.202
TIEMPO-PROTECCION	3.457	0.028 *
NIVEL-PROTECCION	0.344	0.562
TIEMPO-NIVEL-PROTECCION	3.222	0.036 *

b

FUENTE DE VARIACION	VALOR DE " F "	NIVEL DE SIGNIFICANCIA
Efectos individuales	3.964	0.007 *
TIEMPO	3.255	0.034 *
NIVEL	4.206	0.049 *
PROTECCION	5.850	0.021 *
Efectos combinados		
TIEMPO-NIVEL	2.218	0.105
TIEMPO-PROTECCION	3.255	0.034 *
NIVEL-PROTECCION	4.206	0.049 *
TIEMPO-NIVEL-PROTECCION	2.218	0.105

* significativo

PROMEDIO DE COBERTURA DE ALGAS TISULARES/SEUDOTISULARES EN EL
TIEMPO

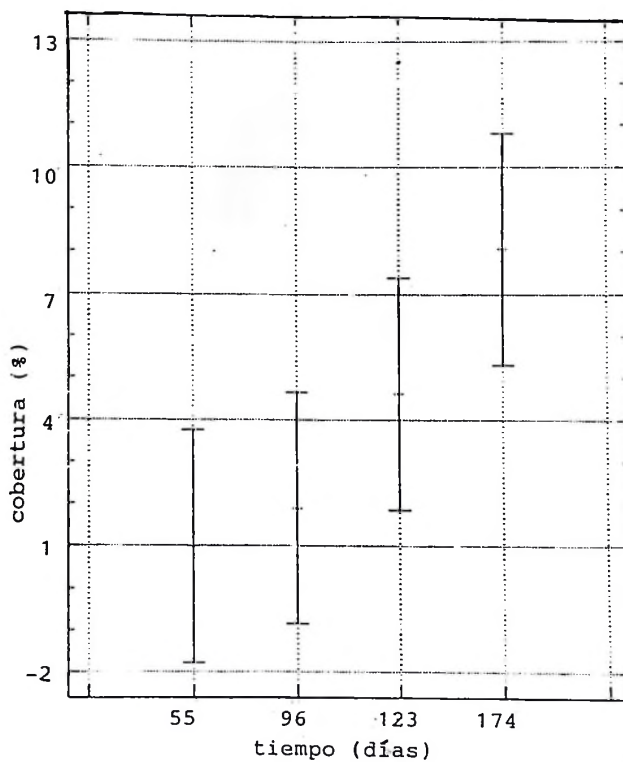


Figura 17. Promedio de cobertura (%) e intervalo de confianza de algas tisulares/seudotisulares en el tiempo.

IV.4. RESULTADOS POR GRUPOS TAXONOMICOS (DIVISION)

Para el análisis de estos grupos solo se tomaron en cuenta los resultados de porcentaje de cobertura, por ser estos datos los que aportaron mayor información. Los resultados de la división Chlorophyta no fueron tomados en cuenta, ya que el ANOVA no arrojó valores significativos.

RHODOPHYTA

En las figura 18 se representa gráficamente la tendencia de las curvas de cobertura de las Rodofitas para los diferentes tratamientos en el tiempo, observándose una mayor cobertura sobre láminas protegidas a los 55 días de exposición, aumentando gradualmente en el tiempo, principalmente las del nivel superior. En cuanto a las láminas desprotegidas, la inferior tuvo una tendencia positiva a aumentar, mientras que la superior tuvo un porcentaje de cobertura bastante bajo hasta declinar.

Los resultados del ANOVA señalan que sólo existen diferencias significativas en la cobertura de rodofitas entre láminas protegidas y desprotegidas (efecto individual de la protección) (TABLA 6).

PHAEOPHYTA

Los mayores valores de cobertura se observaron sobre láminas protegidas del nivel superior, declinando su cobertura en el tiempo. El resto de los tratamientos presentaron bajas coberturas y escasas fluctuaciones a lo largo del periodo (FIG. 19).

En cuanto a los resultados arrojados por el ANOVA, estos indican que hay efectos significativos de los factores individuales tiempo, nivel y protección, y las interacciones de dos vías tiempo-protección y nivel protección (TABLA 7).

CYANOPHYTA

Se observó inicialmente (55 días) una mayor aunque leve cobertura para el tratamiento superior protegido en relación al resto de los tratamientos, luego a partir de los 96 días de exposición se invierten las curvas, siendo superior la cobertura de esta división en láminas desprotegidas hasta el final del estudio (FIG. 20).

El análisis de ANOVA indica que son significativos los efectos individuales del tiempo, nivel y la protección y los efectos combinados del tiempo y la protección (TABLA 8).

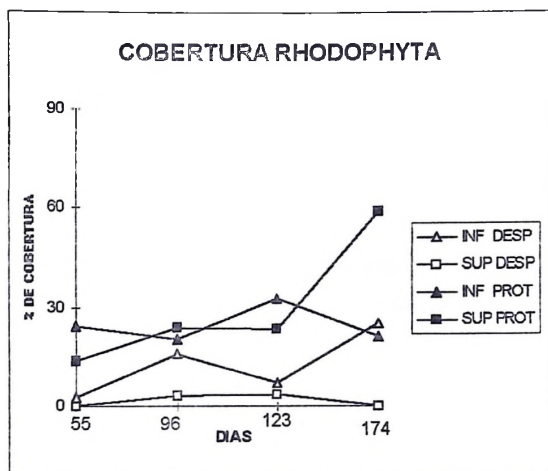


Figura 18. porcentaje de cobertura de la división Rhodophyta en el tiempo de experimentación.

TABLA 6. RESULTADOS DEL ANALISIS DE VARIANZA DE TRES VIAS APLICADO A COBERTURA DE LA DIVISION RHODOPHYTA

FUENTE DE VARIACION	VALOR DE " F"	NIVEL DE SIGNIFICANCIA
Efectos individuales	4.520	0.003
TIEMPO	1.524	0.227
NIVEL	0.321	0.575
PROTECCION	17.708	0.000 *
Efectos combinados		
TIEMPO-NIVEL	0.460	0.712
TIEMPO-PROTECCION	2.135	0.115
NIVEL-PROTECCION	2.857	0.101
TIEMPO-NIVEL-PROTECCION	2.610	0.068

* significativo

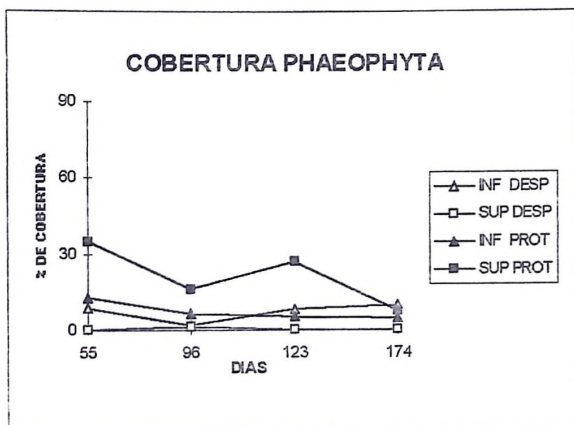


Figura 19. Porcentaje de cobertura de la división Phaeophyta en el tiempo de experimentación.

TABLA 7. RESULTADOS DEL ANALISIS DE VARIANZA DE TRES VIAS APLICADO A COBERTURA DE LA DIVISION PHAEOPHYTA

FUENTE DE VARIACION	VALOR DE " F"	NIVEL DE SIGNIFICANCIA
Efectos individuales	7.879	0.000 *
TIEMPO	4.954	0.006 *
NIVEL	4.482	0.042 *
PROTECCION	20.05	0.000 *
Efectos combinados		
TIEMPO-NIVEL	1.298	0.292
TIEMPO-PROTECCION	4.835	0.007 *
NIVEL-PROTECCION	21.975	0.000 *
TIEMPO-NIVEL-PROTECCION	2.226	0.104

* significativo

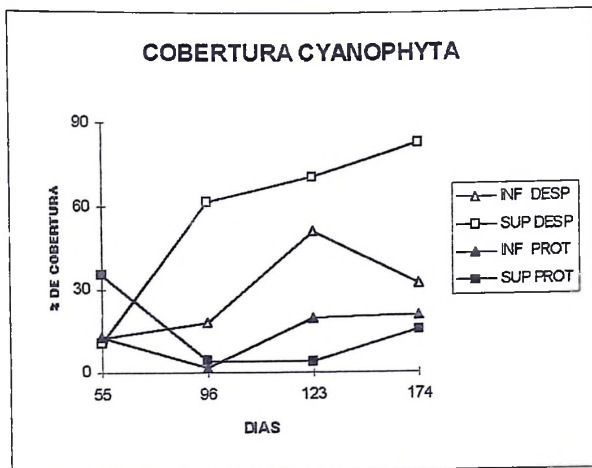


Figura 20. Porcentaje de cobertura de la división Cyanophyta en el tiempo de experimentación.

TABLA 8. RESULTADOS DEL ANALISIS DE VARIANZA DE TRES VIAS APLICADO A LA COBERTURA DE LA DIVISION CYANOPHYTA.

FUENTE DE VARIACION	VALOR DE " F "	NIVEL DE SIGNIFICANCIA
Efectos individuales	5.378	0.001
TIEMPO	3.058	0.042 *
NIVEL	4.422	0.043 *
PROTECCION	13.293	0.001 *
Efectos combinados		
TIEMPO-NIVEL	0.406	0.721
TIEMPO-PROTECCION	6.085	0.002 *
NIVEL-PROTECCION	2.953	0.095
TIEMPO-NIVEL-PROTECCION	1.503	0.233

* significativo

IV.6. JERARQUIA DE LAS ESPECIES EN LA COMUNIDAD EN EL TIEMPO *(Clar)*

Cuando se analiza la importancia jerárquica relativa de las especies para el tratamiento superior protegido, según el Índice de Valor de Importancia (IVI) (TABLA 9), el primer lugar a los 55 días de exposición lo obtuvo *Sphacelaria tribuloides* (filamentosa) (102.7%), esta posición también se mantiene al analizar los tres criterios por separado (ANEXOS 1, 2 y 3). El segundo y tercer lugar lo obtuvieron el complejo de Cianofitas de forma de crecimiento crustoso (*Rivularia* sp, *Microcoleus lyngbyaceus* y *Mastigocoleus* sp.) y *Wragelia argus* (filamentosa) respectivamente. En general el análisis de IVI para este tratamiento, mostró el mismo orden jerárquico que el obtenido para el porcentaje de cobertura relativa (%CR), al menos entre las especies dominantes (primeros tres lugares) (ANEXO 1).

Para 96 días de exposición adquieren importancia el complejo de algas calcáreas erectas conformadas por *Jania capillacea* y *Amphiroa fragilissima* (tisulares/seudotisulares), las cuales ocupan el primer lugar (88.37 %). *S. tribuloides* pasa al segundo lugar, y en el tercero se ubica *Herposiphonia tenella* (filamentosa).

A los 123 días, el complejo de algas calcáreas y *S.tribuloides* siguen figurando en los dos primeros lugares (172.52%), el tercer lugar es ocupado por *M. lyngbyaceus* (crustosa y filamentosa).

Para el final del estudio (174 días), el complejo de algas calcáreas se ubica en el primer lugar superando el 100% y *S. tribuloides* pasa al tercero, el complejo de algas crustosas Rodofitas conformadas por *Fosliella farinosa* y *Erythrocladia* sp., ocupan el segundo lugar, estos tres primeros lugares, llegan a superar incluso el 200 %.

TABLA 9. INDICE DE VALOR DE IMPORTANCIA (IVI) PARA ESPECIES DEL TRATAMIENTO SUPERIOR PROTEGIDO EN EL TIEMPO

ESPECIES	55 DIAS	96 DIAS	123 DIAS	174 DIAS
	IVI (%)			
<i>Sphacelaria tribuloides</i> .	102.17 (1)	82.6 (2)	65.82 (2)	28.65 (3)
<i>Giffordia</i> sp.	15.58 (6)	22.8 (4)	6.53 (9)	-
<i>Herposiphonia tenella</i>	22.1 (4)	40.1 (3)	-	-
<i>Wrangelia argus</i>	32.57 (3)	-	17.09 (5)	-
<i>Polysiphonia sphaerocarpa</i>	4.11 (13)	-	-	-
<i>Ceramium flaccidum</i>	14.79 (7)	6.28 (10)	-	-
<i>Microcoleus lyngbyaceus</i>	15.76 (5)	13.61 (6)	34.91 (3)	13.26 (5)
<i>Taenioma nanum</i>	8.12 (11)	-	-	-
<i>Cladophora prolifera</i>	14.69 (8)	-	-	6.98 (7)
<i>Cladophora</i> sp.	13.1 (9)	6.28(10)	-	-
<i>Laurencia caraibica</i>	8.03 (12)	-	13.6 (7)	-
<i>Amphiroa fragilissima</i> / <i>Jania capillacea</i>	-	88.37 (1)	108.7 (1)	175.68 (1)
<i>Dictyota dichotoma</i>	-	6.66 (9)	12.34 (6)	-
<i>Hypnea spinella</i>	-	11.94 (7)	-	6.84 (8)
<i>Acanthophora spicifera</i>	-	-	-	7.75 (6)
<i>Enteromorpha lingulata</i>	3.72 (14)	-	-	-
Complejo Cianofitas	42.1 (2)	13.48 (5)	7.62 (8)	22.53 (4)
Complejo Rodofitas	8.23 (10)	9.87 (8)	23.4 (4)	29.55 (2)

Números entre paréntesis representan la jerarquía

Para el tratamiento inferior protegido (TABLA 10) a los 55 días, los tres primeros lugares corresponden a *Giffordia* sp., *Ceramium flaccidum* (filamentosas) y el complejo de Cianofitas crustosas, respectivamente.

Para 96 días *S. tribuloides* quedó en primer lugar, *H. tenella* en el segundo y *Acanthophora spicifera* (tisular/seudotisular) en el tercero.

A los 123 días adquieren importancia el complejo de algas calcáreas ubicándose en el primer lugar, *Dictyota dichotoma* (tisular/seudotisular) en el segundo y *Ceramium flaccidum* en el tercero, sumando entre las tres un 187.67 % de importancia.

A los 174 días de exposición, los tres primeros lugares son ocupados por el complejo de algas calcáreas, *M. lyngbyaceus* y el complejo de Cianofitas crustosas, manteniéndose esta jerarquía cuando se analiza el % CR (ANEXO 4), lo que indica que este criterio tiene un aporte importante en la estructura de la comunidad.

En el tratamiento superior desprotegido (TABLA 11), el complejo de crustosas Cianofitas, es el grupo que contribuye mayoritariamente a la estructura de la comunidad, ocupando siempre el primer lugar en todos los muestreos (principalmente en el primero y en el último). Otras especies importantes son *S. tribuloides* en el segundo muestreo y el complejo de algas crustosas Rodofitas en el tercer muestreo.

TABLA 10. INDICE DE VALOR DE IMPORTANCIA PARA ESPECIES DEL TRATAMIENTO INFERIOR PROTEGIDO EN EL TIEMPO

ESPECIES	55 DIAS	96 DIAS	123 DIAS	174 DIAS
	IVI (%)			
<i>Sphacelaria tribuloides</i> .	16.74 (8)	104.95 (1)	9.31 (9)	--
<i>Giffordia</i> sp.	55.93 (1)	--	--	--
<i>Herposiphonia tenella</i>	8.68 (11)	54.61 (2)	10.08 (8)	--
<i>Wrangelia argus</i>	15.5 (8)	--	--	--
<i>Polysiphonia sphaerocarpa</i> .	19.27 (6)	--	--	--
<i>Ceramium flaccidum</i>	38.42 (2)	--	36.53 (3)	10.76 (6)
<i>Microcoleus lyngbyaceus</i>	35.28 (4)	18.32 (6)	21.21 (6)	54.15 (2)
<i>Cladophora prolifera</i>	7.77 (12)	--	--	15.81 (5)
<i>Cladophora</i> sp.	--	7.54 (7)	--	--
<i>Laurencia caraibica</i>	13.94 (9)	--	15.72 (7)	--
<i>Amphiroa fragilissima</i> / <i>Jania capillacea</i>	24.2 (5)	24.69 (5)	82.35 (1)	125.8 (1)
<i>Dictyota dichotoma</i>	11.8 (10)	31.47 (4)	68.79 (2)	36.03 (4)
<i>Hypnea spinella</i>	--	6.99 (8)	--	--
<i>Acanthophora spicifera</i>	--	43.91 (3)	--	--
Complejo Cianofitas	36.36 (3)	--	34.35 (4)	47.2 (3)
Complejo Rodofitas	18.13 (7)	7.54 (7)	22.53 (5)	10.24 (7)

TABLA 11. INDICE DE VALOR DE IMPORTANCIA PARA ESPECIES DEL TRATAMIENTO SUPERIOR DESPROTEGIDO EN EL TIEMPO

ESPECIES	55 DIAS	96 DIAS	123 DIAS	174 DIAS
	IVI (%)			
<i>Sphacelaria tribuloides</i> .	--	29.37 (2)	--	--
<i>Giffordia</i> sp.	--	15.29 (4)	--	--
<i>Ceramium flaccidum</i>	--	--	15.5 (3)	--
<i>Taenioma nanum</i>	--	--	15.1 (4)	--
Complejo Cianofitas	200 (1)	136.2 (1)	138 (1)	200 (1)
Complejo Rodofitas	--	19.24 (3)	31.6 (2)	--

Números entre paréntesis representan la jerarquía

Con respecto a láminas desprotegidas ubicadas en el nivel inferior (TABLA 10), para el primer muestreo las especies *Giffordia* sp., complejo de Cianofitas y *S. tribulooides* ocuparon los tres primeros lugares.

Para el segundo muestreo *S. tribulooides* figura en el primer lugar, debiéndose más que todo a uno de los criterios (%BR), en el cual obtiene un 100 % (ANEXO 10). El segundo y tercer lugar corresponden al complejo de Cianofitas crustosas y *H. tenella* respectivamente.

Para el tercer muestreo, al igual que para el muestreo anterior, sigue manteniéndose en el primer lugar *S. tribulooides*, superando el 100 % y en segundo lugar el complejo de Cianofitas. Para el tercero toma importancia el complejo de algas Rodofitas crustosas.

Para el último muestreo en el análisis de IVI se conserva el mismo orden jerárquico que para el análisis de cobertura relativa (ANEXO 9), al menos para los tres primeros lugares (complejo de Cianofitas, *M. lyngbyaceus* y *H. tenella*).

TABLA 12. INDICE DE VALOR DE IMPORTANCIA (IVI) PARA ESPECIES DEL TRATAMIENTO INFERIOR DESPROTEGIDO EN EL TIEMPO

ESPECIES	55 DIAS	96 DIAS	123 DIAS	174 DIAS
	IVI (%)			
<i>Sphacelaria tribuloides</i>	52.69 (3)	120.92 (1)	117.1 (1)	26.49 (5)
<i>Giffordia</i> sp.	87.09 (2)	--	15.15 (5)	14.7 (6)
<i>Herposiphonia tenella</i>	--	53.72 (3)	10.32 (7)	30.23 (3)
<i>Ceramium flaccidum</i>	--	8.13 (6)	11.22 (6)	6.43 (9)
<i>Microcoleus lyngbyaceus</i>	--	16.1 (5)	--	31.62 (2)
<i>Cladophora prolifera</i>	--	--	--	8.16 (8)
<i>Laurencia caraibica</i>	47.3 (4)	--	--	--
<i>Amphiroa fragilissima</i> / <i>Jania capillacea</i>	--	--	16.62 (4)	30.3 (4)
Complejo Cianofitas	95.46 (1)	72.26 (2)	107.2 (2)	41.51 (1)
Complejo Rodofitas	17.51 (5)	28.97 (4)	22.35 (3)	11.91 (7)

Números entre paréntesis representan la jerarquía

IV.7. OTROS ORGANISMOS PRESENTES EN EL AREA DE ESTUDIO

Aparte de las algas, sobre las láminas colonizaron otros organismos, principalmente invertebrados sésiles. Estos se establecieron preferiblemente en la parte inferior de la lámina, donde predominan algas crustosas, y fueron aumentando en número y variedad con el tiempo de exposición.

En el plano superior de la lámina, también se establecieron invertebrados, muchos de ellos herbívoros, pero un grupo distinto al anterior, y solo se reportaron en láminas protegidas de los herbívoros con suficiente biomasa de algas, como el complejo de algas calcáreas erectas (*Amphiroa fragilissima*/ *Jania capillacea*), que para el último muestreo ofrecía refugio a éstos organismos, en su mayoría pertenecientes a estadios juveniles. Algunos de los organismos identificados se reportan en la Tabla 13.

En cuanto a los macroherbívoros vertebrados más frecuentes en el área y que en algún momento se observaron pastoreando las comunidades de algas, se encuentran los peces loros (Scaridae), cirujanos (Acanthuridae) y el pomacéntrido *Pomacentrus planifrons*, el cual mostró un comportamiento agresivo al defender su territorio, incluyendo las estructuras de experimentación con los sustratos artificiales (FIG.21).

Otro invertebrado herbívoro que se observó en una ocasión pastoreando sobre una lámina desprotegida, fue el gastrópodo *Astraea* sp. (FIG. 22)

TABLA 13. IDENTIFICACION DE INVERTEBRADOS ENCONTRADOS EN LA ZONA DE ESTUDIO

Phyllum Mollusca

Clase Gastropoda

Familia Cerithidae

* *Cerithium litteratum* (herbívoro-detritívoro)

Familia Atracidae

* *Atraca* sp. (herbívoro)

Clase Bivalvia

** Familia *Ostracidae*

Phyllum Crustácea

** *Balanus* sp. (filtradores)

Familia Alpheidae

1* *Synalpheus* sp. (herbívoro-detritívoro)

1* Familia Xanthidae (herbívoros)

Familia Paguridae

1* Cangrejo Ermitaño (herbívoro)

* Orden Amphipoda (detritívoro)

* Orden Tanaidacea

** Phyllum Porifera (filtradores)

** 1* Phyllum Annelida (filtradores)

** Phyllum Bryozoa (filtradores)

Phylum Chordata

Clase Ascidiacea

** *Ascidia nigra* (filtradora)

* plano inferior de la lámina; ** plano superior de la lámina; 1 juvenil



Figura 21. Foto del pomacéntrido *Pomacentrus planifrons*.

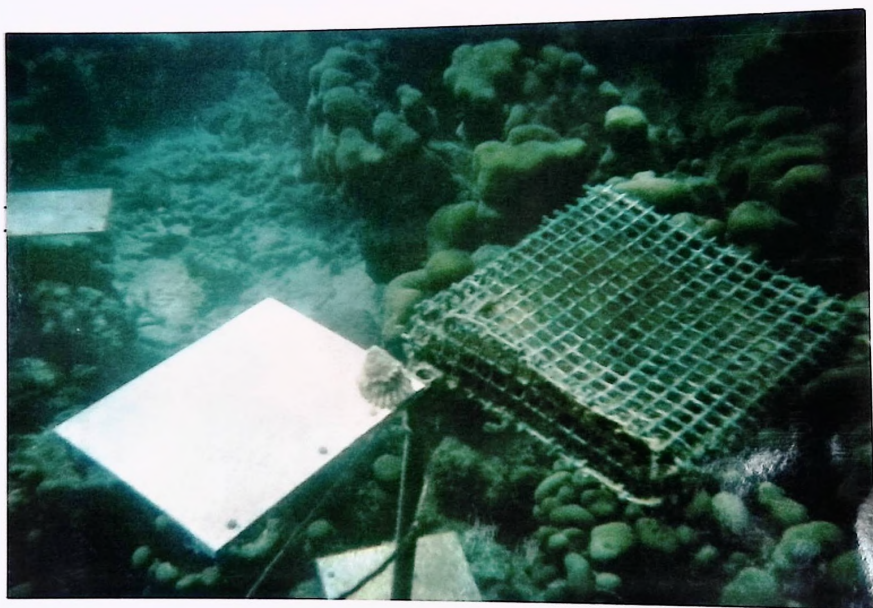


Figura 22. Foto del gastrópodo *Astraea* sp. sobre la superficie de una lámina desprotegida.

V.-DISCUSION

COMPARACION DE LA COMPOSICION DE ESPECIES ENTRE SUSTRATO NATURAL Y ARTIFICIAL

Como se mencionó en los resultados, de las 35 especies de algas registradas en este estudio, 27 estaban presentes sobre los sustratos artificiales, 18 sobre sustrato coralino y 10 especies en ambos sustratos, lo que sugiere que sobre las láminas de poliestireno existe una adecuada representación de las especies de algas que se establecen en el medio natural, además, de que estos sustratos artificiales son apropiados para la colonización y el estudio de algas bénticas.

EFFECTO DEL NIVEL

En general, las diferencias que se encontraron en la cobertura y biomasa de algas entre las láminas colocadas en diferentes niveles (30 y 90 cm desde la base) estaba relacionado con que la lámina estuviera protegida o no.

De esta forma, las láminas desprotegidas colocadas en el nivel inferior, en general presentaron un mayor número de especies, cobertura y biomasa de algas, en relación a las láminas colocadas en el nivel superior. Esto puede deberse a que la corriente laminar en la columna de agua, se hace menos fuerte con la profundidad, aumentando la probabilidad de asentamiento de esporas y propágulos en las láminas del nivel inferior.

En lo que se refiere a las láminas protegidas, para los primeros tres muestreos el nivel no pareció afectar el desarrollo de las algas, no obstante, a partir de los 123 días de exposición sobre láminas del nivel superior se comienza a encontrar un mayor desarrollo de algas en relación a las ubicadas en el nivel inferior, en este sentido, la jaula de exclusión de herbívoros puede estar actuando como una trampa de sedimento, puesto que las láminas protegidas en el nivel inferior, principalmente las expuestas por 174 días, estaban bastante cargadas de sedimento, resultado lógico, ya que se encuentran más cercanas al fondo arenoso, esto, por supuesto afecta el desarrollo de las algas, evidenciándose en la menor biomasa y cobertura de algas en este nivel.

EFFECTO DE LA HERBIVORIA

Las diferencias en la estructura de la comunidad de algas sobre láminas o sustratos artificiales, fueron aún más relevantes entre láminas protegidas de los herbívoros y desprotegidas o expuestas a éstos, en particular la cobertura, biomasa y diversidad de algas se ven afectadas.

El hecho de que se hayan obtenido los mayores valores de cobertura y biomasa de la mayoría de las especies de algas sobre láminas protegidas en comparación con las láminas desprotegidas, indica que las jaulas de exclusión están protegiendo efectivamente de los herbívoros a las algas permitiendo su desarrollo y crecimiento. Es también probable que la presencia de las jaulas de exclusión puedan estar ejerciendo un efecto sobre el flujo de agua, disminuyéndolo, y de esta manera permitiendo que las esporas y propágulos que están suspendidos en el agua tengan mayor posibilidad de colonizar las láminas.

Las algas en sus diversas formas de crecimiento están naturalmente presentes sobre sustratos expuestos, tal como se aprecia en láminas desprotegidas y sustrato natural, pero son continuamente pastoreadas por los herbívoros del ambiente arrecifal.

La reducción de la herbivoría permite que se acumule la biomasa algal hasta que otros factores determinen un límite, tales como disponibilidad de nutrientes y competencia por el espacio (Laponte, 1989).

Sucesión o progresión en el tiempo.

Los ecólogos que estudian comunidades vegetales terrestres, sugieren que hay un patrón evolutivo en el desarrollo de un ecosistema y sus comunidades. Clements (1916) sugirió a principios de siglo que todo ecosistema muestra una serie de etapas de desarrollo hacia comunidades climax estables. Además si desaparece una comunidad climax por efecto de una perturbación, la sucesión comienza de nuevo.

La sucesión puede definirse como una secuencia direccional de cambios en la composición de las especies de una comunidad ecológica en el tiempo (Odum 1969).

En este estudio, en general para los primeros muestreos se encontró una mayor cobertura de algas crustosas (complejo de Cianofitas, complejo de Rodofitas) y filamentosas pequeñas (*S. tribuloides*, *Giffordia* sp., *H. tenella*, *T. nanum*, etc) lo que puede atribuirse a su condición de especies oportunistas con una alta tasa de reclutamiento, su corto tiempo de generación, y corto tiempo de vida (Bravo, 1981) algas filamentosas poseen ciertas características "colonizadoras" (Connell y Slatyer, 1977) como la capacidad de producir gran número de propágulos, los cuales tienen un buen poder de dispersión y sobreviven largo tiempo en estado latente hasta que llegan a lugares con sustratos disponibles donde germinan y se establecen creciendo rápidamente hasta madurar. Por otro lado, este tipo de algas tienen reducidas capacidades competitivas, por lo que su sobrevivencia depende de su elevada tasa de crecimiento y tasa reproductiva.

Las especies con crecimiento crustoso, además de las características planteadas anteriormente, son las más resistentes a la herbivoría, por lo que es lógico encontrarlas en mayor proporción en láminas desprotegidas y poseen junto con las algas calcáreas erectas, los menores contenidos calóricos, en relación a algas filamentosas, las cuales son las más palatables a los herbívoros (Littler y Littler, 1983). Es importante señalar, que las formas de crecimiento crustoso, ocupan una gran proporción del sustrato, siendo responsables de los altos valores de porcentaje de cobertura que se mostraron en el gráfico de porcentaje de cobertura total (FIG. 10).

Las algas tisulares/seudotisulares (*D. dichotoma*, *A. spicifera*, *J. capillacea* y *A. fragilissima*) las cuales son comúnmente grandes y ramificadas con un talo robusto y complejo, aumentaron progresivamente en el tiempo de experimentación. Estas especies catalogadas como perennes, a diferencia de las crustosas y filamentosas, se caracterizan por poseer tiempo de diseminación largo, tiempos de generación también largos y tasas de crecimiento lentas (Lieberman y col. 1979), por lo que es lógico encontrarlas en etapas maduras de la sucesión.

Entre las algas tisulares-seudotisulares con mayor porcentaje de cobertura y biomasa figuraron las algas calcáreas erectas, representadas por *Amphiroa fragilissima*

y *Jania capillacea* las cuales comienzan a monopolizar el sustrato al final del experimento, particularmente en láminas protegidas de los herbívoros.

En este sentido Bayley-Brock (1989), encontraron que al someter sustratos artificiales a un período prolongado de inmersión conduce a un aumento de la riqueza de especies y a un incremento en las algas calcificadas. En otro experimento, Wanders (1977) encontró que especies efímeras como *Giffordia duchassaingniana* y *Cladophora* spp. fueron importantes constituyentes de la vegetación durante las primeras 8 semanas. Después de prolongados períodos de exposición fueron sustituidas por grandes especies como *Dictyota dichotoma*, *Centroceras clavulatum*, *Jania capillacea*, etc.

En general las algas catalogadas aquí como tisulares/seudotisulares son especies competidoras superiores por el espacio y dominan las áreas en ausencia de herbivoría. Estos resultados son consistentes con el experimento de Sammarco y col. (1974) donde el reclutamiento de algas robustas, principalmente de *Padina jamaicensis* tuvo un efecto significativo sobre la biomasa de la comunidad de algas cuando el erizo *Diadema antillarum* fue removido del área de estudio.

Diversidad

Se ha demostrado en numerosos estudios de comunidades de aguas someras que las perturbaciones (físicas o biológicas), pueden ser agentes controladores o reguladores de la estructura de la comunidad, en particular de la diversidad (Osman, 1977).

En este estudio, aunque no se estimó la intensidad ni la frecuencia de la perturbación, que en este caso es la herbivoría, el aumento en la diversidad de especies en las láminas del nivel inferior expuestas a los herbívoros y la tendencia a disminuir en las láminas protegidas con jaula de exclusión, podría ser explicado a través de la hipótesis de perturbaciones intermedias, la cual predice que diversidades locales alcanzan sus máximos a moderados niveles de perturbación, por efecto de especies "reguladoras" (Connell, 1978; Huston, 1979), las cuales son depredadores que mantienen bajas las densidades poblacionales de sus presas y disminuyen la

competencia entre las mismas en condiciones limitantes de uno o más recursos. de esta manera, las especies reguladoras pueden mantener una elevada diversidad local, por un aumento moderado en la intensidad de depredación (herbivoría en este caso), en relación a áreas donde la especie está ausente.

Hixon y Brostoff (1983) determinaron el efecto de la exclusión de pomacéntridos (*Stegastes fasciolatus*) sobre la comunidad de algas de un arrecife coralino en Hawaii, en donde estos peces defendían el territorio de otros herbívoros. Así, en zonas fuera del territorio de pomacéntridos, como en sustratos enjaulados dentro del territorio de estos peces, la diversidad disminuyó en el transcurso del tiempo en comparación con sustratos expuestos dentro del territorio de pomacéntridos, sugiriendo un efecto regulador por parte de estas especies.

En este estudio la especie "reguladora" podría ser el Pomacéntrido *Pomacentrus planifrons*, el cual se encontraba en altas densidades cerca de las estructuras y además siempre tuvo un comportamiento agresivo al defender su territorio incluyendo las estructuras con los sustratos artificiales. Otra especie que puede estar ejerciendo un efecto importante es el gastrópodo *Astraea* sp. que es un micrófago que se alimenta de algas delicadas, y posee la rádula que se ha convertido en un órgano de alimentación muy desarrollado que actúa como un raspador (Barnes, 1984).

Es importante destacar, que la hipótesis antes mencionada solo permite explicar los resultados arrojados por la condición experimental inferior desprotegida.

Otro factor que puede estar contribuyendo a la baja en la riqueza y diversidad de la comunidad de algas en láminas protegidas, es la presencia de microherbívoros (crustáceos, pequeños gastrópodos y poliquetos herbívoros) los cuales fueron detectados entre las algas calcáreas para el último muestreo. Se ha reportado que este grupo de herbívoros los cuales pueden aumentar en ausencia de herbívoros de mayor talla, se alimentan selectivamente de algas filamentosas pequeñas, resultando en una proliferación de algas tisulares y pseudotisulares de mayor porte (Carpenter, 1986).

GRUPOS TAXONOMICOS (DIVISION)

En cuanto a los distintos grupos taxonómicos, la División Cyanophyta resultó ser la más importante en láminas desprotegidas, ya que este grupo estaba dominado por el complejo de algas crustosas, que como se dijo anteriormente son muy resistentes a la herbivoría. Por el contrario, en láminas protegidas, la jaula de exclusión de herbívoros, permitió que predominaran las divisiones Rodophyta y Phaeophyta, algas que por ser en su mayoría de tipo filamentoso y tisular/seudotisular, son más susceptibles a la herbivoría.

En resumen, se puede decir que en las comunidades de algas de cada tratamiento o condición experimental se visualizó un cambio en la composición de especies durante el tiempo de experimentación, principalmente en láminas protegidas. Esto indica que una disminución de la herbivoría, incrementa la probabilidad de una dominancia estacional a corto plazo. Esta dominancia por especies también ocurre sobre láminas desprotegidas, como lo indica la tendencia a aumentar en las tisulares/seudotisulares, pero aparentemente sucede a una velocidad menor.

Todo lo anterior sugiere que láminas frecuentemente perturbadas por acción de herbivoría, son inestables, permanecen jóvenes en edad y siempre en un estado inicial de colonización. Contrariamente, láminas protegidas pueden considerarse más estables al principio con una alta probabilidad de alcanzar un equilibrio en el número de especies y así una mayor diversidad. Sin embargo si esta estabilidad (ausencia de herbivoría) persiste en el tiempo, la comunidad sería dominada por especies altamente competitivas y esto es lo que produce una baja en la diversidad.

Numerosos estudios han demostrado que comunidades de algas estables son generalmente dominadas por especies de vida larga, grandes y de crecimiento lento, mientras que una comunidad dominada por especies anuales como filamentosas pequeñas, son indicios de su inestabilidad (Lewis, 1983).

OTROS ORGANISMOS EN EL AREA DE ESTUDIO

Además del pomacéntrido, que es uno de los herbívoros más importantes en este estudio, se observaron peces escáridos que poseen una boca especializada con la que raspan los corales cubiertos por algas, de las cuales se alimentan, causando daños al sustrato coralino (Randall, 1967). Otro de los herbívoros observados fueron los Acantúridos o peces cirujano que son los mayores consumidores de algas después de los pomacéntridos y peces loro.

En otro orden de ideas, el hecho de que se hayan encontrado invertebrados en el plano superior de las láminas, se debe principalmente a la gran complejidad estructural o heterogeneidad espacial que aportan las algas tisulares/seudotisulares, principalmente el complejo de algas calcáreas *Amphiroa fragilissima*/*Jania capillacea* al final del estudio.

VI.- CONCLUSIONES

1.- Las láminas de poliestireno, resultaron ser sustratos apropiados para el establecimiento y para estudios de comunidades de algas bénticas, ya que sobre dichos sustratos se encontró una adecuada representación de especies de algas que se establecen en el medio natural.

2.- En cuanto al efecto que ocasionaba el colocar las láminas en el nivel superior o inferior en la biomasa y cobertura de los distintas divisiones y formas de crecimiento, este dependió de que la lámina estuviera protegida o desprotegida como se explica a continuación:

- Las láminas desprotegidas colocadas en el nivel inferior en general presentaron un mayor número de especies, cobertura y biomasa de algas, en relación a las láminas colocadas en el nivel superior, debido posiblemente a la corriente laminar en la columna de agua, que disminuye con la profundidad, aumentando la probabilidad de asentamiento de esporas y propágulos en láminas del nivel inferior.

.- En las láminas protegidas del nivel inferior se encontró un menor desarrollo de algas en relación a láminas protegidas del nivel superior, en este sentido, la jaula de exclusión de herbívoros puede estar actuando como una trampa de sedimento, puesto que láminas protegidas en el nivel inferior, principalmente las expuestas por 174 días, estaban bastante cargadas de sedimento, debido seguramente a su cercanía al fondo arenoso.

3.- Las jaulas construidas con mallas de 1 cm de abertura protegieron efectivamente de los herbívoros superiores a ese diámetro a las comunidades de algas que se establecieron sobre las láminas, verificándose así el efecto de la herbivoría cuando se comparaban con láminas desprotegidas. Esto se manifestó a través de cambios significativos en la biomasa y cobertura.

4.- En el tiempo de experimentación se visualizó y comprobó una secuencia de colonización de algas sobre las láminas, reflejando una progresión estacional o proceso de sucesión ecológica. Este reemplazo de especies ocurrió para la mayoría de las condiciones experimentales principalmente en láminas protegidas de herbívoros.

5.- Los herbívoros actúan como agentes perturbadores sobre la comunidad de algas en láminas desprotegidas. Estas comunidades son continuamente perturbadas, permaneciendo siempre en un estado inicial de colonización. No obstante, a largo plazo se observó un cambio en la composición de las algas (principalmente en láminas del nivel inferior), lo que sugiere la intervención de una especie reguladora, que este caso pudo ser el pomacéntrido *Pomacentrus planifrons* o el gastrópodo *Astraea* sp.

6.- Para todos los tratamientos la comunidad de algas que se estableció en las láminas al comienzo del estudio fueron algas oportunistas con características de especies colonizadoras, es decir alta tasa de reclutamiento, corto tiempo de generación, gran capacidad de producción de propágulos, etc. Estas especies tienen frecuentemente formas de crecimiento filamentosas y crustosas y conforman este grupo: *Sphacelaria tribuloides*, *Giffordia* sp., *Herposiphonia tenella*, y el complejo de algas Cianofitas (*Microcoleus lyngbyaceus*, *Mastigocoleus* sp. y *Rivularia* sp.).

7.- Con el tiempo las especies antes mencionadas, son reemplazadas por especies tisulares y pseudotisulares que poseen mayor capacidad competitiva y tienden a dominar el sustrato, sobre todo en ausencia de una perturbación como ocurre en láminas protegidas. Este tipo de especies están representadas por un complejo de algas calcáreas erectas *Amphiroa fragilissima*/*Jania capillacea*, además de *Dyctyota dichotoma* y *Acanthophora spicifera*.

VII. REFERENCIAS

- Abbott, I.A. 1979. Some tropical species related to *Antithamnion* (Rhodophyta, Ceramiaceae). *Phycologia* 18:213-227
- Alvarez, Y. A. 1989. Establecimiento, desarrollo y mantenimiento de una comunidad apibentónica tropical. Ph. D. Thesis, Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias. 150 pp.
- Bailey-Brock, J.H. 1989. Fouling community development on an artificial reef in Hawaiian waters. *Bull. Mar. Sci.* 44 (2): 580-591.
- Barnes, R.D. 1984. Zoología de los invertebrados. Cuarta edición, Editorial Interamericana, México D.F., 1125 pp.
- Barrios, J., C.S. Ojeda y J. Liñero. 1993. Colonización y sucesión de algas bentónicas en sustratos artificiales, en la Ensenada de Turpialito, Estado Sucre. XLIII Convención Anual de Asovac, Mérida, Edo. Mérida.
- Bold, H.C. & M.J. Wynne. 1985. Introduction to the algae: Structure and reproduction 2nd. de Prentice-Hall Inc. Englewood cliffs, N.J. 706 pp.
- Borowitzka, M., W. Larkum and L. Borowitzka. 1978. A preliminary study of algal turf communities of a shallow coral reef lagoon using an artificial substratum. *Aquat. Bot.* 5: 365-381.
- Bravo, O. 1981. Cambios en las comunidades de algas perifíticas y macrobentónicas en playas contaminadas de la península de Paraguaná, Edo. Falcón. Tesis Especial de Grado. Universidad Central de Venezuela. 96 pp.
- Breitburg, D. 1984. Residual effects of grazing: inhibition of competitor recruitment by encrusting coralline algae. *Ecology.* 65:1136-1143.
- Bulla, L. 1994. An index of evenness and its associated diversity measure. *Oikos.* 70: 167-171.
- Carpenter, R.C., 1986. Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.

- Connell, J.H. & R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural community stability and organization. *Amer. Natur.* 111: 1119-1143.
- Cordeiro-Marino, M. 1978. Rodofíceas marinhas bentónicas do Estado de Santa Catarina. *Rickia* 7:1-123
- Day, R. W. 1983. Effects of benthic algae on sessile animals: observational evidence from coral reef habitats. *Bull. Mar. Sci.* 33: 597-605.
- Dawes, C. 1986. *Botánica Marina*. Limusa S.A.; México D.F. 365 pp.
- Dean, T.A. & L.E. Hurd. 1980. Development in a estuarine fouling community: the influence of early colonist on later arrivals. *Oecol.* 46: 295-301.
- Díaz, H., M. Bevilacqua, D. Bone. 1985. Esponjas en manglares del Parque Nacional Morrocoy. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. 62 pp.
- Fitzhardinge R.C., Bailey and J.H. Brock. 1989. Colonization of artificial reef materials by corals and other sessile organisms. *Bull. Mar. Sci.* 44 (2): 567-579.
- Fundación La Salle de Ciencias Naturales. 1972. *Ecología Marina*, Editorial DOSSAT S.A., Caracas, pags. 705
- Ganesan, E.K. 1971. *Amphiroa currae* (Corallinaceae), a new species of marine algae from Venezuela. *Phycologia* 10(2/3): 155-161.
- Ganesan, E.K. 1983. Evaluación de la flora macrobentónica (macroalgas y fanerógamas marinas) de la Cuenca Tuy Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanog. Univ. Oriente* 22(1-2):145-175.
- Ganesan, E.K. 1989. A catalog of benthic marine algae and seagrasses of Venezuela. Fondo Editorial CONICIT 237 pp.
- González, A. 1977b. La vegetación marina del Parque Nacional Morrocoy, Estado Falcón. *Acta bot. Venezuel.* 12:241-246.
- Hine, A. E. 1977. A glossary of phycological terms for students of marine macroalgae. 91 pp.
- Hixon, M. A. & W. N. Brostoff. 1983. Damsel fish as keystone species in reverse: intermediate disturbance and diversity of reef algae. *Science.* 220: 511-513.
- Hixon, M. A. & W. N. Brostoff. 1985. Substrate characteristics, fish grazing, and epibenthic reef assemblages off Hawaii. *Bull. Mar. Sci.* 37:200-213

- Hollemborg, C.J. 1986b. A account of the species of the red algal *Herposiphonia* occurring in the central and western tropical Pacific Ocean. *Pac. Sci.* 22:536-559.
- Hollemborg, M.J. 1963. The Morphology and classification of some Ceramiaceae and Rhodomelaceae. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 35:165-366.
- Hughes, T.P. 1992. Long-term dynamics of Jamaican coral communities. 7th International Coral Reef Symposium Guam.
- Huston, M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Amer Natur.* 113:81-101.
- Jackson, J.B.C. 1977. Competition on marine hard substrata: the adaptative significance of solitary and colonial strategies. *Amer. Natur.* 111: 747-767.
- Joly, A.B. 1967. Generos de algas marinhas da costa atlântica Latinoamericana. Editora da universidade de Sao Paulo 457 pp.
- Kapraun, D.F. 1977b. The genus *Polysiphonia* in North Carolina U.S.A. *Bot. Mar.* 20:313-331.
- Kapraun, D.F. 1980a. An illustrated guide to the benthic marine algae of coastal North Carolina Press. Chapel Hill. 203 pp.
- Kapraun, D.F., A.J. Lemus & G. Bula-Meyer. 1983. Genus *Polysiphonia* (Rhodophyta, Ceramiales) in the propical western Atlantic. Y. Colombia and Venezuela. *Bull. Mar. Sci.* 33:881-898.
- Laponte, B. 1989. Caribbean coral reefs: are they becoming algal reefs . *Sea Fontiers*, p. 84-91.
- Lemus, A.J. 1979. Las algas marinas del golfo de Paria, Venezuela. Y. *Chorophyta y Phaeophyta*. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* 18(182):17-56.
- Lewis, J.A. 1983. Floristic composition and periodicity of subtidal algae on artificial structure in Port Phillip Bay (Victoria Australia). *Aquat. Bot.* 15: 257-274.
- Liberman, M., D.M. John, D. Lieberman .1979. Ecology of subtidal algae on seasonally devastated cobble substrates off Ghana. *Ecology.* 60: 1151-1161.
- Littler, M. M., & D.S. Littler. 1983. Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: Functional-Form groups of marine macroalgae. *J. Phycol.* 19: 229-237.
- Losada, F., J. La Schiazza, R. Poleo, S. M. Pauls. 1987. Reclutamiento y desarrollo de las comunidades incrustantes en Planta Centro. Informe Final de l proyecto Ecologia del

- ambiente de Punta Morón y comunidades incrustantes de Planta Centro. CADAFE-USB. 831 pp.
- Mascarelli, P. 1993. Colonization by opportunistic organisms in artificially bleached corals. M.S. thesis. University of Puerto Rico, 62 p.
- Mook, D. 1981. Effects of disturbance and initial settlement on fouling community structure. *Ecology*. 62:522-526
- Norris, R.E. 1985. Studies on *Plenosporium* and *Mesothamnion* (Ceramiaceae, Rhodophyta) with a description of a new species from natal. *Br. Phycol. J.* 20:59-68.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*. 164: 262-270.
- Oliveira, F. 1969b. Algas marinhas do sul do estado do Espírito Santo (Brasil). I. Ceramiales. *Bol. Fac. Filos. Cienc. Let. Univ. Sao Paulo Ser. Bot.* 26, 343:1-277.
- Orihuela, B., H. Díaz y J.E. Conde. 1991. Mass mortality in a mangrove roots fouling community in a hypersaline tropical lagoon. *Biotrópica* 23:592-602.
- Osman, R.W. 1977. The establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecol. Monogr.* 47: 37-63.
- Pain, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Amer. Natur.* 100: 65-75.
- Potts, D. C. 1977. Suppression of coral populations by filamentous algae within danselfish territories. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 28:207-216.
- Randall, J. E. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Stud. Trop. Oceanogr.* 5:665-847.
- Rios, N. De. 1972. Contribución al estudio sistemático de las algas macroscópicas de la costa de Venezuela. *Act. Bot. Venez.* 7(1-4):219-324.
- Sammarco, P. W., Levington, J.S. and J.S. Ogden. 1974. Grazing and control of coral reef community structure by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea): a preliminary study. *J. mar. Res.* 32:47-53.
- Schneider, C.W. & R.B. Searles. 1991. Seaweeds of the south eastern United States. Duke University press 541 pp.
- Steyermark, J. y col. 1994. Flora del parque Nacional Morrocoy. Fundación Instituto Botánico de Venezuela y Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI). 415 pp.

- Sutherland, J. 1980. Dynamics of the epibenthic community on roots of the mangrove *Rhizophora mangle*, at Bahía de Buche, Venezuela. *Marine Biology*. 58:75-84.
- Suzzarini, J. 1981. Estudio de la colonización de islas planas artificiales por comunidades adherentes. Tesis de Grado. Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela.
- Taylor, W.R. 1967. The marine algae of Florida with special references to Dry Tortugas. Verlag Von J. Cramer 220 pp + 37 lam.
- Taylor, W.R. 1972. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. The university of Michigan press, 825 pp.
- Vine, J. P. 1974. effects of algal grazing and aggressive behaviour of the fishes *Pomacentrus lividus* and *Acanthurus sohal* on coral reef ecology. *Mar. Biol.* 24:131-136.
- Wanders, J.B.W. 1977. The role of benthic algae in the shallow reef of Curacao (Netherlands Antilles) III: The significance of grazing. *Aquat. Bot.* 3:357-390.

VIII. ANEXOS

ANEXO 1 PORCENTAJE DE COBERTURA RELATIVA PARA ESPECIES DEL TRATAMIENTO SUPERIOR PROTEGIDO EN EL TIEMPO

ESPECIES	55 DIAS	96 DIAS	123 DIAS	174 DIAS
<i>Sphacelaria tribuloides</i>	33.9 (1)	19.5 (3)	45.2 (1)	9.28 (5)
<i>Giffordia</i> sp.	3.62 (7)	16.8 (4)	0.53 (9)	0
<i>Herposiphonia tenella</i>	2.36 (8)	22.1 (2)	0	0
<i>Wrangelia argus</i>	8.2 (3)	0	1.45 (8)	0
<i>Polysiphonia sphaerocarpa</i>	0.44 (13)	0	0	0
<i>Ceramium flaccidum</i>	1.08 (9)	0.28 (10)	0	0
<i>Microcoleus lyngbyaceus</i>	6.77 (4)	1.61 (8)	5.11 (4)	9.29 (4)
<i>Taenioma nanum</i>	0.79 (11)	0	0	0
<i>Cladophora prolifera</i>	3.99 (6)	0	0	0.65 (7)
<i>Cladophora</i> sp.	5.77 (5)	0.28 (10)	0	0
<i>Laurencia caraibica</i>	0.7 (12)	0	1.6 (7)	0
<i>Amphiroa</i> f. <i>Jania</i> c.	0	25 (1)	28.8 (2)	58.6 (1)
<i>Dictyota dichotoma</i>	0	0.66 (9)	4.3 (5)	0
<i>Hypnea spinella</i>	0	2.44 (7)	0	0.28 (8)
<i>Acanthophora spicifera</i>	0	0	0	1.19 (6)
<i>Enteromorpha lingulata</i>	0.05 (14)	0	0	0
Complejo Cianofitas	31.4 (2)	7.48 (5)	1.62 (6)	9.86 (3)
Complejo Rodofitas	0.9 (10)	3.87 (6)	11.4 (3)	10.8 (2)

Números entre paréntesis representan el rango

ANEXO 2 FRECUENCIA DE APARICION RELATIVA PARA ESPECIES DEL TRATAMIENTO SUPERIOR PROTEGIDO EN EL TIEMPO

ESPECIES	55 DIAS	96 DIAS	123 DIAS	174 DIAS
	% FRECUENCIA RELATIVA			
<i>Sphacelaria tribuloides</i>	10.7 (1)	12 (2)	12 (2)	18.75 (1)
<i>Giffordia</i> sp.	7.33 (2)	6 (3)	6 (3)	0
<i>Herposiphonia tenella</i>	10.7 (1)	18 (1)	0	0
<i>Wrangelia argus</i>	3.67 (3)	0	6 (3)	0
<i>Polysiphonia sphaerocarpa</i>	3.67 (3)	0	0	0
<i>Ceramium flaccidum</i>	10.7 (1)	6 (3)	0	0
<i>Microcoleus lyngbyaceus</i>	10.7 (1)	12 (2)	12 (2)	12.67 (2)
<i>Taenioma nanum</i>	7.33 (2)	0	0	0
<i>Cladophora prolifera</i>	10.7 (1)	0	0	6.33 (3)
<i>Cladophora</i> sp.	7.33 (2)	6 (3)	0	0
<i>Laurencia caraibica</i>	7.33 (2)	0	12 (2)	0
<i>Amphiroa</i> f./ <i>Jania</i> c.	0	18 (1)	18 (1)	18.75 (1)
<i>Dictyota dichotoma</i>	0	6 (3)	6 (3)	0
<i>Hypnea spinella</i>	0	6 (3)	6 (3)	6.33 (3)
<i>Acanthophora spicifera</i>	0	0	18 (1)	6.33 (3)
<i>Enteromorpha linguata</i>	3.67 (3)	0	0	0
Complejo Cianofitas	10.7 (1)	6 (3)	6 (3)	12.67 (2)
Complejo Rodofitas	7.33 (2)	6 (3)	12 (2)	18.75 (1)

Números entre paréntesis representan el rango

ANEXO 3 PORCENTAJE DE PESO SECO RELATIVO PARA ESPECIES DEL TRATAMIENTO SUPERIOR PROTEGIDO EN EL TIEMPO

ESPECIES	55 DIAS	96 DIAS	123 DIAS	174 DIAS
	% BIOMASA RELATIVA			
<i>Sphacelaria tribuloides</i>	57.57 (1)	51.1 (1)	8.62 (4)	0.61(2)
<i>Giffordia</i> sp.	4.63 (4)	0	0	0
<i>Herposiphonia tenella</i>	9.04 (3)	0	0	0
<i>Wrangelia argus</i>	20.7 (2)	0	9.64(3)	0
<i>Ceramium flaccidum</i>	3.01 (6)	0	0	0
<i>Microcoleus lyngbyaceus</i>	5.06 (5)	0	17.8 (2)	0.59 (3)
<i>Amphiroa fragilissima</i> / <i>Jania capillacea</i>	0	45.37 (2)	61.9 (1)	98.33 (1)
<i>Dictyota dichotoma</i>	0	0	2.04 (5)	0
<i>Hypnea spinella</i>	0	3.5 (3)	0	0.23 (4)
<i>Acanthophora spicifera</i>	0	0	0	0.23 (4)

Números entre paréntesis representan el rango

ANEXO 4 PORCENTAJE DE COBERTURA RELATIVO PARA ESPECIES DEL TRATAMIENTO INFERIOR PROTEGIDO EN EL TIEMPO

ESPECIES	55 DIAS	96 DIAS	123 DIAS	174 DIAS	% COBERTURA RELATIVA			
<i>Sphacelaria tribuloides.</i>	10.57(4)	17.35(3)	2.18 (8)	0				
<i>Giffordia</i> sp.	9.26 (5)	0	0	0				
<i>Herposiphonia tenella</i>	2.63 (11)	23.68(2)	2.95 (7)	0				
<i>Wrangelia argus</i>	5.67 (7)	0	0	0				
<i>Polysiphonia sphaerocarpa</i>	13.6 (3)	0	0	0				
<i>Ceramium flaccidum</i>	4.99 (8)	0	3.29 (6)	1.67 (6)				
<i>Microcoleus lyngbyaceus</i>	4.41 (9)	4.99 (5)	6.94 (4)	21.8 (2)				
<i>Cladophora prolifera</i>	2.096(12)	0	0	6.72 (5)				
<i>Cladophora</i> sp.	0	0.87(7)	0	0				
<i>Laurencia caraibica</i>	2.61(13)	0	1.15 (9)	0				
<i>Amphiroa</i> f./ <i>Jania</i> c.	13.67(2)	11.36 (4)	41.25 (1)	39.6 (1)				
<i>Dictyota dichotoma</i>	4.33 (10)	3.35 (6)	6.76 (5)	9.11(4)				
<i>Hypnea spinella</i>	0	0.32 (8)	0	0				
<i>Acanthophora spicifera</i>	0	37.24 (1)	0	0				
Complejo Cianofitas	19.36 (1)		27.22 (2)	19.9 (3)				
Complejo Rodofitas	6.8 (6)	0.87 (7)	8.26 (3)	1.15 (7)				

ANEXO 5 PORCENTAJE DE FRECUENCIA DE APARICION RELATIVA PARA ESPECIES DEL TRATAMIENTO INFERIOR PROTEGIDO EN EL TIEMPO

ESPECIES	55 DIAS	96 DIAS	123 DIAS	174 DIAS	% FRECUENCIA RELATIVA			
<i>Sphacelaria tribuloides.</i>	5.67 (3)	20 (1)	7.13 (3)	0				
<i>Giffordia</i> sp.	5.67 (3)	0	0	0				
<i>Herposiphonia tenella</i>	5.67 (3)	13.33 (2)	7.13 (3)	0				
<i>Wrangelia argus</i>	5.67 (3)	0	0	0				
<i>Polysiphonia sphaerocarpa</i>	5.67 (3)	0	0	0				
<i>Ceramium flaccidum</i>	11.33 (2)	0	7.13 (3)	9.09 (2)				
<i>Microcoleus lyngbyaceus</i>	5.67 (3)	13.33 (2)	14.27 (2)	9.09 (2)				
<i>Cladophora prolifera</i>	5.67 (3)	0	0	9.09 (2)				
<i>Cladophora</i> sp.	0	6.67(3)	0	0				
<i>Laurencia caraibica</i>	11.33(2)	0	14.27 (2)	0				
<i>Amphiroa fragilissima</i> / <i>Jania capillacea</i>	5.67 (3)	13.33 (2)	21.4 (1)	27.3 (1)				
<i>Dictyota dichotoma</i>	5.67 (3)	13.33 (2)	7.13 (3)	9.09 (2)				
<i>Hypnea spinella</i>	0	6.67 (3)	0	0				
<i>Acanthophora spicifera</i>	0	6.67 (3)	0	0				
Complejo Cianofitas	17 (1)	0	7.13 (3)	27.3 (1)				
Complejo Rodofitas	11.33 (2)	6.67 (3)	14.27 (2)	9.09 (2)				

Números entre paréntesis representan el rango

ANEXO 6 PORCENTAJE DE PESO SECO RELATIVO PARA ESPECIES DEL TRATAMIENTO INFERIOR PROTEGIDO EN EL TIEMPO

ESPECIES	55 DIAS	96 DIAS	123 DIAS	174 DIAS
	% BIOMASA RELATIVA			
<i>Sphacelaria tribuloides.</i>	0.5 (7)	67.6 (1)	0	0
<i>Giffordia</i> sp.	41 (1)	0	0	0
<i>Herposiphonia tenella</i>	0.38 (8)	17.6 (2)	0	0
<i>Wrangelia argus</i>	4.16 (5)	0	0	0
<i>Ceramium flaccidum</i>	22.1 (3)	0	26.11 (5)	0
<i>Microcoleus lyngbyaceus</i>	25.2 (2)	0	0	23.26 (2)
<i>Amphiroa fragilissima</i> / <i>Jania capillacea</i>	4.86 (4)	0	19.7 (3)	58.9 (1)
<i>Dictyota dichotoma</i>	1.8 (6)	14.79 (3)	54.19 (1)	17.83 (3)

ANEXO 7 PORCENTAJE DE COBERTURA RELATIVA PARA ESPECIES DEL TRATAMIENTO SUPERIOR DESPROTEGIDO EN EL TIEMPO

ESPECIES	55 DIAS	96 DIAS	123 DIAS	174 DIAS
	% COBERTURA RELATIVA			
<i>Sphacelaria tribuloides.</i>	0	0.77 (4)	0	0
<i>Giffordia</i> sp.	0	0.99 (3)	0	0
<i>Ceramium flaccidum</i>	0	0	1.2 (3)	0
<i>Taenioma nanum</i>	0	0	0.8 (4)	0
Complejo Cianofitas	100 (1)	93.3 (1)	95 (1)	100 (1)
Complejo Rodofitas	0	4.94 (2)	2.6 (2)	0

ANEXO 8 PORCENTAJE DE FRECUENCIA DE APARICION RELATIVA PARA ESPECIES DEL TRATAMIENTO SUPERIOR DESPROTEGIDO EN EL TIEMPO

ESPECIES	55 DIAS	96 DIAS	123 DIAS	174 DIAS
	% FRECUENCIA RELATIVA			
<i>Sphacelaria tribuloides.</i>	0	28.6 (2)	0	0
<i>Giffordia</i> sp.	0	14.3 (3)	0	0
<i>Ceramium flaccidum</i>	0	0	14.3 (3)	0
<i>Taenioma nanum</i>	0	0	14.3 (3)	0
Complejo Cianofitas	100 (1)	42.9 (1)	43 (1)	100 (1)
Complejo Rodofitas	0	14.3 (3)	29 (2)	0

Números entre paréntesis representan el rango

ANEXO 9 PORCENTAJE DE COBERTURA RELATIVO PARA ESPECIES DEL TRATAMIENTO INFERIOR DESPROTEGIDO EN EL TIEMPO

ESPECIES	55 DIAS	96 DIAS	123 DIAS	174 DIAS
	% COBERTURA RELATIVA			
<i>Sphacelaria tribuloides</i> .	10.1 (3)	5.52 (4)	7.1 (2)	10.49 (5)
<i>Giffordia</i> sp.	26.7 (2)	0	5.15 (4)	4.03 (6)
<i>Herposiphonia tenella</i>	0	38.32 (2)	0.32 (7)	19.56 (3)
<i>Ceramium flaccidum</i>	0	0.43 (6)	1.22 (6)	1.097(9)
<i>Microcoleus lyngbyaceus</i>	0	0.71 (5)	0	20.95 (2)
<i>Cladophora prolifera</i>	0	0	0	2.83 (7)
<i>Laurencia caraibica</i>	7.41 (4)	0	0	0
<i>Amphiroa</i> f./ <i>Jania</i> c.	0	0	6.62 (3)	14.3 (4)
<i>Dictyota dichotoma</i>	0	0	0	0
Complejo Cianofitas	52.6 (1)	49.16 (1)	77.2 (1)	25.51 (1)
Complejo Rodofitas	3.22 (5)	5.87 (3)	2.35 (5)	1.24 (8)

ANEXO 10 PORCENTAJE DE FRECUENCIA DE APARICION RELATIVA PARA ESPECIES PARA TRATAMIENTO INFERIOR DESPROTEGIDO EN EL TIEMPO

ESPECIES	55 DIAS	96 DIAS	123 DIAS	174 DIAS
	% FRECUENCIA RELATIVA			
<i>Sphacelaria tribuloides</i> .	14.29 (2)	15.4 (2)	10 (3)	16 (1)
<i>Giffordia</i> sp.	14.29 (2)	0	10 (3)	10.67 (2)
<i>Herposiphonia tenella</i>	0	15.4 (2)	10 (3)	10.67 (2)
<i>Ceramium flaccidum</i>	0	7.7 (3)	10 (3)	5.33 (3)
<i>Microcoleus lyngbyaceus</i>	0	15.4 (2)	0	10.67 (2)
<i>Cladophora prolifera</i>	0	0	0	5.33 (3)
<i>Laurencia caraibica</i>	14.29 (2)	0	0	0
<i>Amphiroa</i> f./ <i>Jania</i> c.	0	0	10 (3)	16 (1)
Complejo Cianofitass	42.86 (1)	23.1 (1)	30 (1)	16 (1)
Complejo Rodofitas	14.29 (2)	23.1 (1)	20 (2)	10.67 (2)

ANEXO 11 PORCENTAJE DE PESO SECO RELATIVO PARA ESPECIES DEL TRATAMIENTO INFERIOR DESPROTEGIDO EN EL TIEMPO

ESPECIES	55 DIAS	96 DIAS	123 DIAS	174 DIAS
	% BIOMASA RELATIVA			
<i>Sphacelaria tribuloides</i>	28.3 (2)	100 (1)	100 (1)	0
<i>Giffordia</i> sp.	46.1 (1)	0	0	0
<i>Laurencia caraibica</i>	25.6 (3)	0	0	0

Números entre paréntesis representan el rango