



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

Análisis espacial y temporal de comunidades de megabentos asociadas a praderas de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Morrocoy, Venezuela.

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

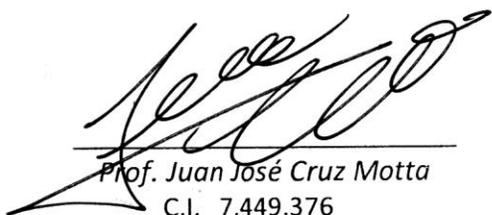
Presentado ante la ilustre Universidad Central de Venezuela, por la bachiller **Rosana Sánchez Robleda** como requisito parcial para optar al título de Licenciada en Biología.

Tutores: Prof. Juan José Cruz-Motta (USB)
Profa. Sheila Marques Pauls (UCV)

CARACAS, VENEZUELA

ENERO, 2013

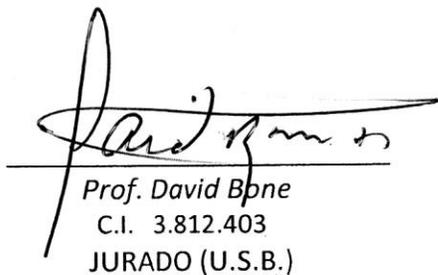
Quienes suscriben, miembros del Jurado designado por el Consejo de la Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela, para examinar el Trabajo Especial de Grado titulado “Análisis espacial y temporal de comunidades de megabentos asociadas a praderas de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Morrocoy, Venezuela”, presentado por la Br. **Rosana Sánchez Robleda**, titular de la Cédula de Identidad no. 18.029.158, a los fines de cumplir con el requisito para optar al título de Licenciado en Biología, consideramos que este trabajo cumple con los requisitos exigidos por esta Casa de Estudios y es aprobado en nombre de la Universidad Central de Venezuela por el Jurado examinador, abajo firmantes, en la ciudad de Caracas a los 25 días del mes de enero de 2013.



Prof. Juan José Cruz Motta
C.I. 7.449.376
TUTOR (U.S.B.)



Prof. Sheila Marques Pauls
C.I. 80.852.308
CO-TUTOR (U.C.V.)



Prof. David Bpne
C.I. 3.812.403
JURADO (U.S.B.)



Prof. Estrella Villamizar
C.I. 5.413.694
JURADO (U.C.V.)

A mis padres que entre su apoyo,
sus enseñanzas y su amor incondicional
hoy se han graduado como padres
al criar a cuatro hijos profesionales.
A mis hermanos que son mis modelos a seguir
y siempre han estado dispuestos
a ayudarme y a consentirme.
A las costas venezolanas, al mar
*"...Nunca sabré que espero de él
Ni qué conjuro deja en mis tobillos
Pero cuando estos ojos se hartan de baldosas
Y esperan entre el llano y las colinas
O en calles que se cierran en más calles
Entonces sí me siento náufrago
Y sólo el mar puede salvarme".*
(El silencio del mar-Mario Benedetti)

AGRADECIMIENTOS

A dios por haberme permitido llegar hasta este punto y haberme dado salud para lograr mis objetivos.

A mis padres por sus consejos, su apoyo incondicional, sus valores inculcados en la familia, gracias por amarme, protegerme y consentirme. En fin gracias por ser los mejores padres del mundo. A mis hermanos por todas las noches desvelados ayudándome con trabajos y presentaciones durante toda la carrera además de consentirme siempre y con todo, gracias también por todas las risas, hasta por las peleas y por ser esos excelentes ejemplos a seguir, que me hacen cada día una mejor persona. También gracias a Paula y a Juan Carlos por los momentos compartidos.

A mis tutores Juan José Cruz por permitirme estar en su laboratorio y así poder conocer a la maravillosa gente del Laboratorio de Ecología Experimental (LEE), por siempre estar ayudándome, aconsejándome y por su aporte importante en esta tesis, sobretodo en la parte estadística. A Sheila porque siempre estaba un paso adelante con respecto a este Trabajo de Grado, por siempre estar pendiente y ayudarme rápidamente en cualquier cosa que me faltara, sobretodo en la parte taxonómica. A mis jurados David Bone y Estrella Villamizar, por sus ideas para que esta tesis quedara lo mejor posible.

A Jorge y a Ernesto que han sido una inspiración para mí en la carrera, además de ser excelentes profesores son excelentes personas y amigos.

A Leo por todo su amor y paciencia, por todos los momentos vividos en la facultad, hasta la comprensión en los momentos de estrés de la tesis, por apoyarme siempre. A Maglen y Lalo por ser personas muy especiales, y apoyarme tanto.

A las niñas por todos los momentos de alegrías, lágrimas, bailes, diversión y hasta peleas. Gin, Lis, Mariana, Itza, Vane y Vale, gracias por todas las experiencias vividas dentro y fuera de la facultad (desde el club, pasando por Coro, Chuao, Margarita, Rio Chico, Playa colorada y hasta bimbolandia), porque entre todas hacemos un grupo muy especial, gracias por cada una de las salidas, las cenas navideñas, los cumpleaños, en fin, todos los momentos compartidos.

A mis amigos de la escuela: a Luisma, Eduardo, Jhoniel, Rubén por ser grandes amigos. También agradezco a Leomar, Igor, Dan y Miguel por haber sido buenos compañeros de clases. A mis amigas de la escuela: Luisana y Jenny porque siempre han estado para apoyarme. A Beatriz y Paula que aunque estén lejos me guiaron en el camino para poder salir de los primeros semestres, son las mejores y las extraño muchísimo.

A los mejores prepas y amigos: Joxmer y Jhonathan por ser amigo incondicional, siempre estar pendiente y brindar ayuda en cualquier momento, y Grace por ser la mejor prepa de Fotografía.

A los de siempre, los de toda la vida, los del cole, en especial al Galle, Deo, Rei, Katy, Mirley, Diego y Yeli, los adoro y espero que sigamos esta amistad. A los amigos de la vida que han estado siempre que los he necesitado y han compartido conmigo experiencias inolvidables: Melo, Reinaldo, Qurdo, Pancho, Bry, Bea, Churchil, Dermfel, Javiercito, y Nelson.

A la USB por permitirme usar sus laboratorios para hacer mi tesis, a las personas del LEE por ayudarme en los muestreos, además de ser muy buenos compañeros de salidas de campo y buenos amigos Ale, César, Pedro, Gocho, Kincho, Esteban, Maisa, Jeannette, Adrianita Pérez, Andrea D'amico, Aldo y Nicida, un millón de gracias, sin ustedes esta tesis no se hubiese podido dar. También a Cesar Paz por ayudarme con la taxonomía de algunos moluscos.

A la UCV por las enseñanzas académicas y de vida, gracias por permitirme tener estos años, que sin duda alguna, serán inolvidables.

En fin, a todos, que de manera directa o indirecta me han ayudado a la realización de este Trabajo Especial de Grado y a ser más ameno y feliz el camino recorrido para llegar al final de esta etapa de mi vida. Sin embargo, *“Todo pasa y todo queda, pero lo nuestro es pasar, pasar haciendo caminos, caminos sobre la mar... Al andar se hace camino y al volver la vista atrás, se ve la senda que nunca se ha de volver a pisar...”* (Cantares-Joan Manuel Serrat).

Les estoy eternamente agradecida...

ÍNDICE GENERAL

INDICE DE TABLAS.....	viii
INDICE DE FIGURAS.....	ix
INDICE DE ANEXOS.....	xiii
RESUMEN.....	xv
INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES.....	7
OBJETIVOS.....	9
MATERIALES Y METODOS.....	10
Área de estudio.....	10
Métodos de campo.....	11
Muestreo.....	13
Métodos de laboratorio.....	14
Cálculos de estimadores y análisis de datos.....	14
RESULTADOS.....	16
Descripción de la pradera.....	16
Parámetros físico-químicos del agua.....	16
Parámetros estructurales de la planta.....	18
Cobertura del substrato.....	22
Estructura de la comunidad.....	25
Composición, riqueza y densidad de organismos.....	25
Dinámica de la comunidad.....	30
Variación espacial y temporal de la riqueza.....	30
Variación espacial y temporal de la abundancia de los organismos.....	32
Cuadrículas.....	32
Bandas.....	37
Componentes de variación.....	41
Relaciones entre parámetros ambientales y características de la planta con la estructura comunitaria.....	43
DISCUSIÓN.....	44
Variación espacial y temporal de los organismos.....	44
Características de las praderas.....	48

Estructura de la comunidad.-----	53
Relaciones entre parámetros ambientales y características de la planta con la estructura comunitaria.-----	54
CONCLUSIONES-----	58
BIBLIOGRAFIA-----	59
ANEXOS-----	76

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Resultados del PERMANOVA para la matriz de presencia/ausencia de los organismos registrados en las cuadrículas y las bandas por meses (Me), localidades (Lo) y sitios (Si).-----	25
Tabla 2. Listado de las especies registradas en las cuatro localidades (Caño León, Boca Seca, Tumba Cuatro, Las Luisas), tanto en las bandas como en las cuadrículas, durante los seis muestreos.-----	27
Tabla 3. Resultados del PERMANOVA para la densidad de organismos registrados en las cuadrículas por meses (Me), localidades (Lo), sitios (Si) y bandas (Tr).-----	32
Tabla 4. Resultados del PERMANOVA para la densidad de organismos registrados en las bandas por meses (Me), localidades (Lo), sitios (Si) y bandas (Tr).-----	38
Tabla 5: Análisis BIO-ENV destacando el grupo de variables con mayor contribución a la estructura de la comunidad en las localidades.-----	43

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Esquema simplificado de la disposición de las comunidades de manglar, hierbas marinas y arrecifes coralinos, señalándose los tipos de influencia (Tomado de CARICOMP, 1990).----- 2
- Figura 2.** Las vías de flujo de energía entre los grupos de consumidores en las fanerógamas marinas del Caribe (Tomado de Ogden, 1980).----- 4
- Figura 3.** Mapa del Parque Nacional Morrocoy con la ubicación de las localidades de estudio: Las Luisas (LL), Caño León (CL), Tumba Cuatro (TC) y Boca Seca (BS) y sus 3 sitios de muestreo.----- 11
- Figura 4.** Esquema del diseño de muestreo que se utilizó en el estudio de las praderas de *Thalassia testudinum* tomando en consideración diferentes escalas espaciales.----- 13
- Figura 5.** Temperatura promedio del agua (+/- desv stand), medida en grados centígrados, en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL), durante los seis muestreos.--- 16
- Figura 6.** Salinidad promedio del agua (+/- desv stand), medida en partes por mil (ppm), en las cuatro localidades (BS, TC, CL, LL) durante los seis muestreos.----- 17
- Figura 7.** Transparencia promedio del agua (+/- desv stand), medida en metros, en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.----- 18
- Figura 8.** Longitud promedio de las hojas (+/- desv stand), medida en centímetros, en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.----- 19
- Figura 9.** Densidad promedio de tallos (+/- desv stand), por unidad de muestreo (es decir, por cuadrícula de 0,25m²), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.----- 20

Figura 10. Biomasa promedio de las hojas de *T. testudinum* (+/- desv stand), medidas en g/m², en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.----- 21

Figura 11. Biomasa promedio de las raíces y rizomas de *T. testudinum* (+/- desv stand), medidas en g/m², en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.-
----- 22

Figura 12. Porcentaje promedio de cobertura de *Thalassia testudinum* (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.----- 23

Figura 13. Porcentaje promedio de cobertura de arena (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.----- 23

Figura 14. Análisis de Componentes Principales utilizando variables fisicoquímicas y parámetros estructurales de la planta. Las correlaciones entre las variables originales y los componentes principales son mostradas como vectores (> 40%).----- 24

Figura 15. Ordenación multivariada (MDS) de los centroides de los datos de presencia/ausencia de organismos de las cuadrículas y las bandas, por cada sitio de las localidades y por mes de muestreo.----- 26

Figura 16. Abundancia relativa de individuos de grandes grupos, presentes en las cuadrículas.----- 28

Figura 17. Abundancia relativa de individuos de grandes grupos, presentes en las bandas.----- 28

Figura 18. Densidad promedio de individuos por unidad de muestreo, es decir por cuadrícula de 0,25m² (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.----- 29

Figura 19. Densidad promedio de individuos por unidad de muestreo, es decir por bandas de 10m ² (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.-----	30
Figura 20. Número de especies totales presentes en las cuadrículas en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) en los seis muestreos.-----	31
Figura 21. Número de especies totales presentes en las bandas en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) en los seis muestreos.-----	31
Figura 22. Ordenación multivariada (MDS) de los centroides de los datos de densidad de organismos de las cuadrículas por cada sitio de las localidades y por mes de muestreo.-----	33
Figura 23. Abundancia promedio de <i>Modulus modulus</i> por unidad de muestreo (individuos por cuadrícula de 0,25m ²) (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.-----	34
Figura 24. Abundancia promedio de <i>Lytechinus variegatus</i> por unidad de muestreo (individuos por cuadrícula de 0,25m ²) (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.-----	35
Figura 25. Abundancia promedio de <i>Viatrix globulifera</i> por unidad de muestreo (individuos por cuadrícula de 0,25m ²) (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.-----	36
Figura 26. Abundancia promedio de <i>Penicillus sp.</i> por unidad de muestreo (individuos por cuadrícula de 0,25m ²) (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.-----	37
Figura 27. Ordenación multivariada (MDS) de los centroides de los datos de densidad de organismos de las bandas por cada sitio de las localidades y por mes de muestreo.-----	38

Figura 28. Abundancia de *Echinaster sp.* por unidad de muestreo (individuos por banda de 10m²) (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.----- 39

Figura 29. Abundancia de *Bartholomea annulata* por unidad de muestreo (individuos por banda de 20m²) (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.----- 40

Figura 30. Abundancia de *Amphimedon viridis* por unidad de muestreo (individuos por banda de 10m²) (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.----- 41

Figura 31. Componente de variación en la densidad de los organismos de las cuadrículas en cada uno de los meses de muestreo.----- 42

Figura 32. Componente de variación en la densidad de los organismos de las bandas en cada uno de los meses de muestreo.----- 42

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1: Información del muestreo piloto realizado en Abril 2011.-----	76
Anexo 2: Permanova temperatura.-----	77
Anexo 3: Permanova temperatura por cada localidad.-----	77
Anexo 4: Permanova salinidad.-----	77
Anexo 5: Permanova salinidad por cada localidad.-----	78
Anexo 6: Permanova transparencia del agua.-----	78
Anexo 7: Permanova transparencia del agua por cada localidad.-----	78
Anexo 8: Permanova longitud de las hojas de <i>Thalassia</i> .-----	79
Anexo 9: Permanova longitud de las hojas de <i>Thalassia</i> por localidad.-----	79
Anexo 10: Permanova número de tallos de <i>Thalassia</i> .-----	79
Anexo 11: Permanova número de tallos de <i>Thalassia</i> por localidad.-----	80
Anexo 12: Permanova biomasa hojas de <i>Thalassia</i> .-----	80
Anexo 13: Permanova biomasa hojas de <i>Thalassia</i> por localidad.-----	80
Anexo 14: Permanova biomasa raíces y rizomas de <i>Thalassia</i> .-----	81
Anexo 15: Permanova biomasa raíces y rizomas de <i>Thalassia</i> por localidad.-----	81

Anexo 16: Permanova densidad total en las cuadrículas.-----	81
Anexo 17: Permanova densidad total en las bandas.-----	82
Anexo 18: BIO-ENV para los datos de las cuadrículas.-----	82
Anexo 19: BIO-ENV para los datos de las bandas.-----	82
Anexo 20: BIO-ENV para los datos de presencia/ausencia.-----	83

RESUMEN

Las fanerógamas marinas son angiospermas que se encuentran totalmente sumergidas en el mar. Su distribución depende de factores ambientales como luz, temperatura, salinidad del agua y acción del oleaje. En el mar Caribe *Thalassia testudinum* es la especie de fanerógama dominante. Las praderas de estas fanerógamas poseen asociadas comunidades de organismos muy diversas que viven en distintos microhabitats que las mismas ofrecen. Si bien existen varios estudios sobre comunidades de organismos asociados a *Thalassia* en el P.N. Morrocoy (PNM) se desconoce la variabilidad de las mismas a diferentes escalas espaciales. Por ello se diseñó un estudio jerárquico anidado para evaluar espacial y temporalmente la estructura de la comunidad de invertebrados del megabentos asociado a praderas de *T. testudinun* en cuatro localidades del parque, tres sitios por cada localidad, cuatro bandas por cada sitio y tres cuadrículas por cada banda, a lo largo de 6 meses. Con ello se buscó describir patrones espaciales y temporales de las comunidades y conocer las posibles relaciones con parámetros ambientales y biológicos en función de la abundancia y la distribución de los organismos en las localidades de estudio. Los resultados indican que existen variaciones a gran escala, a nivel de localidades, determinadas por un gradiente de influencia terrestre-oceánica tanto en los parámetros biológicos como en los ambientales y estructurales de la planta. Adicionalmente existen variaciones temporales en los datos biológicos, ambientales y estructurales de la planta que coinciden con los meses de mayor y menor temperatura en el Parque. Por otra parte, se detectó un alto componente de variación en el megabentos a las menores escalas espaciales consideradas (cuadrículas y bandas), las cuales están probablemente determinadas por interacciones biológicas. Al considerar estas variaciones a pequeñas escalas espaciales, no se encontraron correlaciones entre los parámetros ambientales y la estructura comunitaria del bentos, a diferencia de lo reportado para las mayores escalas espaciales. En este estudio, se muestra que diferentes procesos, operando a diferentes escalas, pudiesen estar afectando los patrones de distribución espacial y temporal de las comunidades asociadas a los fondos de *Thalassia testudinum* en el P. N. Morrocoy. Si bien es cierto que esto ha sido reportado por otros autores en otros sistemas marinos costeros, es la primera vez que se presenta este tipo de análisis para este sistema de estudio (PNM).

INTRODUCCIÓN

Las fanerógamas marinas son el único grupo de plantas pertenecientes a las angiospermas (con flores y producción de semillas) que se encuentran totalmente sumergidas en el mar, a diferencia de los manglares y las plantas de las marismas que viven parcialmente sumergidas (Zieman, 1982). Poseen raíces con las que se anclan al fondo marino y crean extensas comunidades con aspecto de pastos, denominadas comúnmente praderas de fanerógamas marinas.

Para poder colonizar el medio marino, estas plantas poseen cinco características básicas descritas por Den Hartog (1977): 1) capacidad de vivir en medio salino, 2) capacidad de llevar a cabo su ciclo de vida y su ciclo reproductivo completamente sumergidas (hidrofitas), 3) capacidad de tolerar corrientes mareales así como la acción de las olas debido a su sistema de anclaje bien desarrollado, 4) utilizan las corrientes para llevar a cabo la polinización de sus flores y dispersión de las semillas y 5) tienen la capacidad de competir con otros organismos en el medio marino. Además sus tejidos presentan aerénquima lo que le permite la flotación de las hojas y el intercambio gaseoso (Dawes, 1986).

La distribución de las fanerógamas marinas depende de varios factores ambientales, entre los limitantes están: la luz, temperatura, profundidad, turbidez del agua, salinidad y la acción del oleaje. En las regiones tropicales, las fanerógamas están distribuidas en las aguas costeras de todos los océanos. Generalmente están asociadas a comunidades de manglares, donde las fanerógamas reciben una mayor influencia del ambiente terrestre (Vera, 1992) y también pueden desarrollarse en las lagunas de los arrecifes de coral donde, en este caso, tiene una mayor influencia de aguas oceánicas (Fig. 1). Se encuentran en aguas someras de la plataforma continental, hasta la profundidad donde llega un 20% de la luz incidente sobre la superficie (Dawes, 1986).

Según Short y col. (2001) se conocen 60 especies de fanerógamas marinas, agrupadas en cinco familias a nivel mundial. En la región del Caribe y el Golfo de México se han encontrado 12 especies de dichas plantas, entre las cuales *Thalassia testudinum* es la más abundante (Dawes, 1986; Prieto y col., 2003). En las costas de Venezuela, se han registrado 8 especies de fanerógamas, entre las cuales la más común, es también, *T. testudinum* (Vera, 1992; Miloslavich y col., 2005).

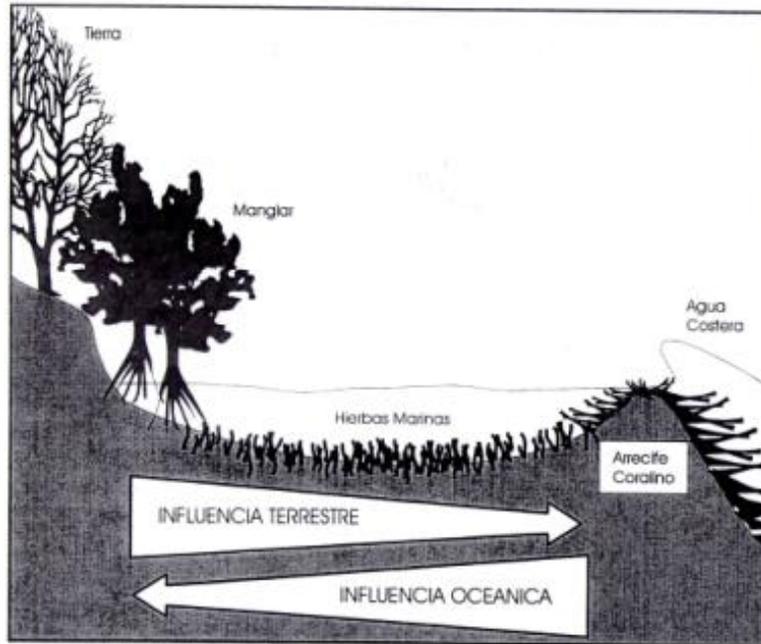


Figura 1. Esquema simplificado de la disposición de las comunidades de manglar, hierbas marinas y arrecifes coralinos, señalándose los tipos de influencia (Tomado de CARICOMP, 1990).

Thalassia testudinum, o hierba tortuga, es una monocotiledónea que forma parte de la familia Hydrocharitaceae (Bitter, 1993). Las hojas tienen forma de cinta, generalmente de 4-12 mm de ancho, 10-35 cm de longitud y con las puntas redondeadas. Los rizomas tienen típicamente de 3-5 mm de ancho y se pueden encontrar hasta una profundidad de 25 cm en el sedimento, generalmente en fondos arenosos o fangosos (Zieman, 1982). Además, las hojas no tienen nervio central y poseen una amplia área foliar, las cuales producen efecto de sombreado creando diversos microambientes en la pradera (Bitter, 1993).

Por otra parte, según Bitter (1993), las características que permiten a *Thalassia* formar nuevos ambientes son: la rapidez con la que alcanza su máximo crecimiento, alta producción de oxígeno y consumo de dióxido de carbono y una alta eficiencia en la reproducción.

Las praderas de *Thalassia* y de pastos marinos en general son altamente productivas y poseen una gran riqueza de especies asociadas. Estas praderas son importantes porque constituyen un espacio para la vida, alimentación y protección contra la depredación de poblaciones de invertebrados y peces, en sus distintas fases de desarrollo, debido a que sus hojas ofrecen refugio y camuflaje para los pequeños organismos (Zieman, 1982).

También estas praderas poseen una alta producción de oxígeno y materia orgánica. Además, protegen la costa de la erosión gracias a que sus hojas y rizomas actúan como trampa de sedimentos, reduciendo el hidrodinamismo (Zieman, 1982). Adicionalmente las fanerógamas se consideran buenos bioindicadores para el monitoreo de la salud del ecosistema, ya que, al encontrarse en aguas someras, donde los cambios hidrográficos son más pronunciados, cualquier variación que pueda perturbar estas comunidades, eventualmente afectarán a otras localizadas en zonas más profundas como los arrecifes coralinos (Wood y Lavery, 2001). Es por esto que las fanerógamas también son consideradas componentes importantes en proyectos de restauración (Short y Echeverría, 1996; Short y Neckles, 1999) y conservación (Jagtap y col., 2003; Paynter y col., 2001; Nielsen-Muñoz y Cortés, 2008).

Las fanerógamas marinas forman ambientes bastante heterogéneos, es por esto que la fauna asociada es muy diversa tanto en vertebrados como invertebrados, con cambios en su densidad y estructura de comunidades incluso entre localidades vecinas. Esta fauna es muy importante desde el punto de vista ecológico y trófico ya que, hay una relación positiva entre la diversidad de especies y la función del ecosistema y por esto, el flujo de energía es mayor en relación a sistemas desprovistos de vegetación (Fig. 2) (McRoy y Helfferich, 1980; Ogden, 1980; Zieman, 1982; Thayer y col., 1984). Adicionalmente, la cercanía entre las praderas y otros ecosistemas como arrecifes y manglares permite que las especies puedan trasladarse de un hábitat a otro (Ogden, 1980) haciendo que la recirculación de nutrientes no solo ocurra dentro de la cadena trófica sino por medio de la producción y exportación de los mismos a otros ecosistemas vecinos lo cual crea un sistema complejo de transferencia de materia y energía (Ogden y Zieman, 1977; Díaz y col., 2003)

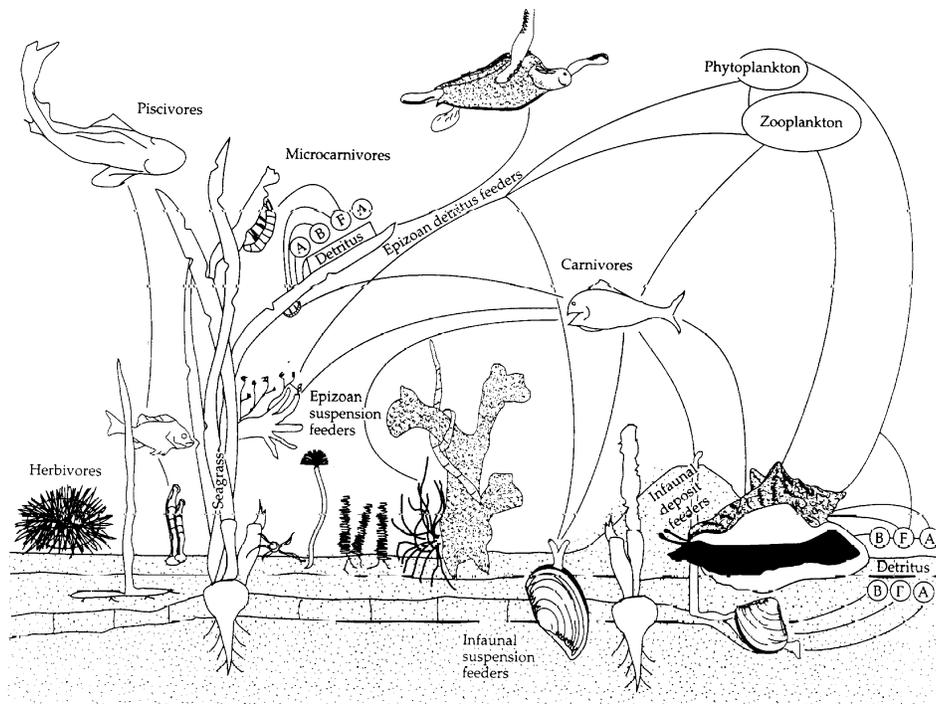


Figura 2. Las vías de flujo de energía entre los grupos de consumidores en las fanerógamas marinas del Caribe (Tomado de Ogden, 1980).

De acuerdo con Kikuchi y Péres (1977) y Hutchings (1982), la fauna asociada a *Thalassia* se puede clasificar en 4 grupos: 1) Organismos epífitos, son los que se encuentran sobre las hojas de la planta, 2) organismos epibénticos, son los que viven sobre la superficie del sedimento, 3) organismos infaunales, son los que se encuentran enterrados en el sedimento, y por último, 4) organismos nectónicos, los cuales se encuentran nadando por encima de la cobertura vegetal. Sin embargo, hay organismos como los erizos que pueden encontrarse sobre las hojas de la *Thalassia* (epífito) y también sobre el sedimento (epibéntico), y en estos casos no es posible ubicar a este organismo en una sola de estas categorías. Por su parte, Heck y Orth (1980) establecieron otra clasificación: 1) especies que viven sobre las hojas incluyendo micro y meiofauna, fauna sésil, epifauna móvil que camina o se desliza y fauna nadadora; 2) especies ubicadas en los tallos y rizomas y 3) especies bajo las hojas de los pastos. Este grupo a la vez puede dividirse en residentes permanentes y visitantes regulares o esporádicos (Díaz y col., 2003). Los últimos son organismos transitorios y migratorios que visitan las praderas de manera regular u ocasional en busca de alimento y refugio (Peña y Jiménez-Prieto, 2001). Otra forma de clasificar los organismos bentónicos es en relación a su tamaño: 1) Microbentos: < 42 micras (bacterias, hongos), 2) Meiobentos: entre 42 y 500 micras (nematodos, copépodos), 3) Megabentos: > 1mm.

En este estudio se consideró sólo el megabentos debido a que, por su tamaño, se pueden contar a simple vista en el campo, así como también por la escasa información existente de estos organismos en el área de estudio. La mayoría de ellos son sésiles o poco móviles, e incluyen a los organismos epífitos, epibénticos y algunos infaunales como los poliquetos.

La definición de comunidades ecológicas es bastante compleja, sin embargo uno de los conceptos más aceptados es el descrito por Begon y col. (1990), quienes mencionan que las comunidades son un conjunto de poblaciones de diferentes especies que se encuentran en un lugar y tiempo determinado; pero también incluyen las relaciones e interacciones que existen entre los organismos que las conforman. Las comunidades suelen tener patrones de distribución espacial y temporal muy complejos que responden a múltiples factores, tanto ambientales como biológicos.

En el caso de las comunidades asociadas a las praderas de *Thalassia*, estas están reguladas por tres factores que se consideran importantes: 1) biológicos, como por ejemplo depredación, 2) abióticos, principalmente luz, temperatura, salinidad y turbidez del agua 3) la estructura y morfología de la fanerógama. (Phillips y Meñez, 1988; English y col., 1997).

Dichas comunidades son perturbadas frecuentemente porque generalmente se encuentran en zonas costeras, donde los cambios en los parámetros hidrográficos son más pronunciados, por ejemplo cuando ocurren intensas precipitaciones, estas áreas sufren un cambio brusco en la salinidad, disminución de la temperatura superficial del agua, incremento en la sedimentación y posible resuspensión de sedimentos, entre otras (Björk y col., 2008). Estos cambios podrían ubicarse fácilmente por encima de los niveles de tolerancia de los organismos asociados a *Thalassia*, por lo que muchas de las especies que allí se encuentren no logran sobrevivir degradándose así la comunidad (Laboy-Nieves y col., 2001).

Existen además muchos tipos de problemas ambientales que afectan a las comunidades de *T. testudinum*, los cuales operan a diferentes escalas espaciales y temporales, abarcando desde el calentamiento global (Björk y col., 2008), hasta perturbaciones físicas locales generadas por el tráfico de embarcaciones marinas (Zieman, 1976; Bryceson, 1981; Van Katwijk y col., 1997), que causan un impacto negativo en cuanto a la

disminución en la cobertura y por ende de sus comunidades asociadas (Williams y Heck, 2001).

En el Parque Nacional Morrocoy (PNM) han ocurrido mortandades masivas de comunidades de manglares, pastos marinos y arrecifes coralinos debido a que el mismo es un área muy sensible, que ha sido objeto de un deterioro continuo del medio ambiente durante décadas, ocasionados principalmente por impactos antropogénicos (Laboy-Nieves y col., 2001). El aumento de la población en los alrededores del parque y del turismo ha hecho que aumente el tráfico de lanchas, y simultáneamente el incremento en el número de las gasolineras y los desechos al medio acuático de aceite, gasolina con plomo, pintura, entre otros, los cuales generan altas concentraciones de metales y otros contaminantes en el agua. El crecimiento de la población aledaña al parque también ocasiona un incremento en las descargas de aguas residuales que van directamente a estas comunidades (Short y Echeverria, 1996; Rossel, 2011). Además existe un complejo petroquímico y una planta generadora de electricidad que se encuentran situados dentro de un radio de 50km alrededor del parque, que también descargan sus aguas residuales al mar. No solo la población cercana al parque ha contribuido con el deterioro del mismo, sino también poblaciones rurales más alejadas por vías indirectas ya que los ríos que desembocan en las cercanías del PNM (ríos Yaracuy, Aroa, Morón y Tocuyo) transportan en sus aguas altas cantidades de plaguicidas y fertilizantes que podrían cambiar el pH del agua y también causar efectos dañinos directos a los organismos (García y col., 2011).

Se ha propuesto que los cambios naturales que ocurren en las comunidades marinas son acentuados por los cambios climáticos globales y por disturbios de origen antrópico, que desde hace más de 20 años, han tenido un impacto en las comunidades locales del Parque Nacional Morrocoy. Para determinar si han existido variaciones en tales comunidades, se requiere de estudios temporales de las comunidades. Sin embargo, como los ecosistemas son variables y heterogéneos, para entender estos cambios es necesario tomar en consideración también los patrones de distribución espacial de estas comunidades (Underwood y Chapman, 1996). Por lo tanto en el presente estudio se hará una descripción espacial de las comunidades asociadas a *T. testudinum* tomando en consideración varias escalas y además se realizará una comparación temporal durante 6 meses, en donde se realizaron 6 muestreos (Agosto, Septiembre, Octubre, Diciembre, Enero y Febrero).

ANTECEDENTES

Las comunidades de invertebrados asociadas a praderas de *Thalassia testudinum* han sido estudiadas en distintas localidades del Caribe (Brook, 1978; Young y Young, 1978; Lewis y Stoner, 1983; Aguirre y col., 2007). En Venezuela se inició con el estudio de Acosta (1974), el cual es un trabajo descriptivo de las comunidades vegetales en la Bahía de los Totumos, Estado Miranda, donde se registraron 3 especies de fanerógamas marinas: *Thalassia testudinum*, *Ruppia marítima* y *Halophila baillonis*. Vera (1992) en una revisión sobre las praderas de Venezuela reporta 8 especies de fanerógamas para el país, agrupadas en 3 familias, siendo la especie más abundante *Thalassia testudinum*. Además menciona que los pastos marinos están muy asociados con las comunidades de manglares, y que también se ubican en la plataforma o lagunas de arrecifes coralinos, lo cual resulta en un incremento de la diversidad de la comunidad asociada. Más recientemente, Vera (2008) describe la distribución de las fanerógamas marinas y suministra listados de especies de macroalgas y de grupos faunísticos asociados a las mismas en Venezuela

También se estudiaron grupos particulares de invertebrados y se evaluaron poblaciones de algunas especies, así como comunidades asociadas a *Thalassia* a lo largo de las costas del país. De estos los más resaltantes son: Golfo de Cariaco (Graterol, 1986; Jiménez y col., 2005, 2009), Bahía de Mochima (Vera, 1978; Rodríguez-Grau y Losada, 1986; Jiménez, 1994; Sant, 1994; Jiménez y col., 2000; Jiménez y Liñero, 2002; Noriega y col., 2002; Prieto y col, 2003; Díaz y Liñero, 2004; Liñero y Díaz, 2006), Isla de Cubagua (Gómez, 2000a; Tagliafico y col., 2011, 2012a, 2012b), Isla de Margarita (Gómez, 2000b, 2001, 2003), Carenero y los Totumos (Paz, 2007), Archipiélago de Los Roques (Ruiz, 1983; López 1992; Schweizer y Posada 2006) y Punta Morón (Golfo Triste) (Doering y Bone, 1983).

En el Parque Nacional Morrocoy, donde existe uno de los mayores complejos de praderas de *Thalassia* de Venezuela, se han realizado varios estudios relacionados con su fauna asociada. De los cuales, los primeros trabajos realizados, a nivel de comunidad, fueron los de Mahieu (1984, 1989), Bitter (1988, 1999) y Rebolledo (1988).

En 1993 Bitter publicó un estudio sobre la estructura y función del campo de *Thalassia testudinum* como ecosistema, basado en datos de Morrocoy. En el mismo, describe la

estructura de la comunidad béntica y las características fisioecológicas de las praderas de *Thalassia*. Posteriormente Bitter (1999) publica una descripción de las comunidades de organismos asociados a tres praderas de *Thalassia* en Morrocoy, según su grado de exposición a aguas oceánicas y concluye que la abundancia de organismos bentónicos asociados a las praderas de *Thalassia* depende de la variación local de los parámetros ambientales.

Adicionalmente en el mismo parque se realizaron estudios con grupos particulares de invertebrados, por ejemplo poliquetos (Galindo, 1997; San Martín y Bone, 2001; Bone y San Martín, 2003; Bone y Rodríguez, 2005; Chollett y Bone, 2007); moluscos (Huck, 2001; Bitter y col., 2009; Miloslavich y Huck 2009), anfípodos (Atienza, 2000), crustáceos decápodos (Rodríguez 2003) y equinodermos (Sambrano, 1987; Sambrano y col., 1990; Laboy-Nieves y Conde, 2001, 2006; Martín y col., 2001), entre otros. De estos, se destaca el realizado por San Martín y Bone en 2001 sobre poliquetos Syllidae encontrando un total de 40 especies, de las cuales 36 eran nuevos registros para Venezuela.

El Parque Nacional Morrocoy es una localidad ideal para estudiar las variaciones espaciales y temporales de comunidades naturales, ya que es un complejo de sistemas marinos tropicales (arrecifes de coral, manglar y praderas de fanerógamas marinas) muy amplio y donde algunos parámetros ambientales son muy variables por la propia heterogeneidad ambiental del parque. Si bien existen estudios sobre comunidades de organismos asociados a *Thalassia* en el P.N. Morrocoy se desconoce la variabilidad de las mismas a diferentes escalas espaciales y temporales. Además, en los últimos años, en estas comunidades están ocurriendo cambios cada vez más rápidos con un deterioro continuo como consecuencia de eventos naturales y antrópicos. Por ello se plantearon las siguientes preguntas: ¿Existen patrones en la composición y estructura de las comunidades presentes, así como en los parámetros fisicoquímicos del ambiente y características de la planta en cada localidad? En caso positivo, ¿qué factores pudiesen estar explicando estos patrones? A partir de estas preguntas se propuso llenar este vacío de información y se diseñó un estudio jerárquico anidado para evaluar espacial y temporalmente la estructura de la comunidad del megabentos asociado a praderas de *T. testudinun* en cuatro localidades del parque a lo largo de 6 meses. Con ello se busca establecer posibles relaciones con parámetros ambientales y biológicos en función de la abundancia y la distribución de los organismos en las localidades de estudio.

OBJETIVOS

Objetivo general:

Evaluar espacial y temporalmente la estructura de la comunidad de megabentos asociadas a praderas de *Thalassia testudinum* en cuatro localidades del Parque Nacional Morrocoy.

Objetivos específicos:

- Describir los patrones de distribución espacial (a varias escalas) y temporal de la comunidad de megabentos asociadas a praderas de *Thalassia testudinum*.
- Determinar tanto los parámetros fisicoquímicos del agua (temperatura, salinidad y transparencia) como los estructurales de la planta de *T. testudinum* (biomasa de hojas, raíces y rizomas, longitud de las hojas y el número de tallos).
- Determinar si existe alguna relación entre la estructura y composición de la comunidad megabentónica y los parámetros estructurales de la planta y/o los parámetros fisicoquímicos del agua.

MATERIALES Y MÉTODOS

- **Área de estudio**

El área de estudio se encuentra en el Parque Nacional Morrocoy (PNM), el cual se localiza en la región nor-occidental del Golfo Triste, en la costa centro occidental de Venezuela (10° 52' N, 68° 16' W) (Fig. 3). Abarca un área total de aproximadamente 319 km² de ecosistemas continentales (≈142km²), insulares y marinos (≈177km²) entre los que destacan bosques de manglar, dominados por *Rhizophora mangle*, praderas de fanerógamas marinas dominadas por *Thalassia testudinum*, fondos arenosos desprovistos de vegetación y arrecifes coralinos. El clima es relativamente constante durante todo el año. La temperatura media anual del aire es de 27,2°C con picos de temperaturas más bajas entre los meses de diciembre y febrero y más altas entre agosto y octubre, mientras que la precipitación muestra un claro ciclo anual, con un período de lluvias entre junio y diciembre y sequía entre finales de diciembre y mayo. La humedad relativa es alta (83-90%), y la velocidad del viento varía entre 3 y 6m/s, con dirección noreste-suroeste durante casi todo el año. La temperatura media anual del agua es de 29,1°C con mínimas entre diciembre y febrero y máximas entre agosto y octubre. La salinidad oscila entre 25 y 30‰ (Solana y col., 2005).

El estudio se desarrolló en cuatro localidades con praderas de *Thalassia* ubicadas a lo largo de un gradiente de influencia terrestre y oceánica (Fig. 3), las cuales se eligieron debido a que poseen una hipótesis asociada: Se espera encontrar diferencias entre las zonas más externas del parque (con mayor influencia oceánica) y las más internas (con mayor influencia terrestre).

La primera localidad, Las Luisas, es la más interna, se ubica junto a la costa en la Bahía de Morrocoy; abarca un sector de la línea continental donde se alternan manglares con embarcaderos y un puesto de guarda parques. La pradera de *T. testudinum* se extiende hasta 80-100 m de la línea costera y alcanza una profundidad de 3 m (Pérez y Galindo, 2000; Bone y col., 2001). La segunda localidad se ubica en Caño León, el cual es un canal ubicado en el sector sur-oeste del Parque, entre bosques e islotes de manglar, alrededor de los cuales se extienden praderas de *T. testudinum* de apariencia homogénea y que está establecida en un sustrato constituido principalmente por material fangoso

anóxico y elevadas concentraciones de materia orgánica (Martin 2005). La tercera localidad es Tumba Cuatro, ubicada en la laguna central del parque (Ensenada de Morrocoy), es un islote de manglar que posee una pradera bastante conspicua y establecida en un fondo bastante limoso (Martin 2005). La cuarta localidad es Boca Seca, localizada entre los cayos Animas y Boca Seca, adyacente a un arrecife coralino que recibe influencia de aguas oceánicas, contiene una pradera poco desarrollada, establecida en un sustrato constituido mayormente por fragmentos de algas calcáreas (Bone y col., 2005; Chollett y Bone, 2007).

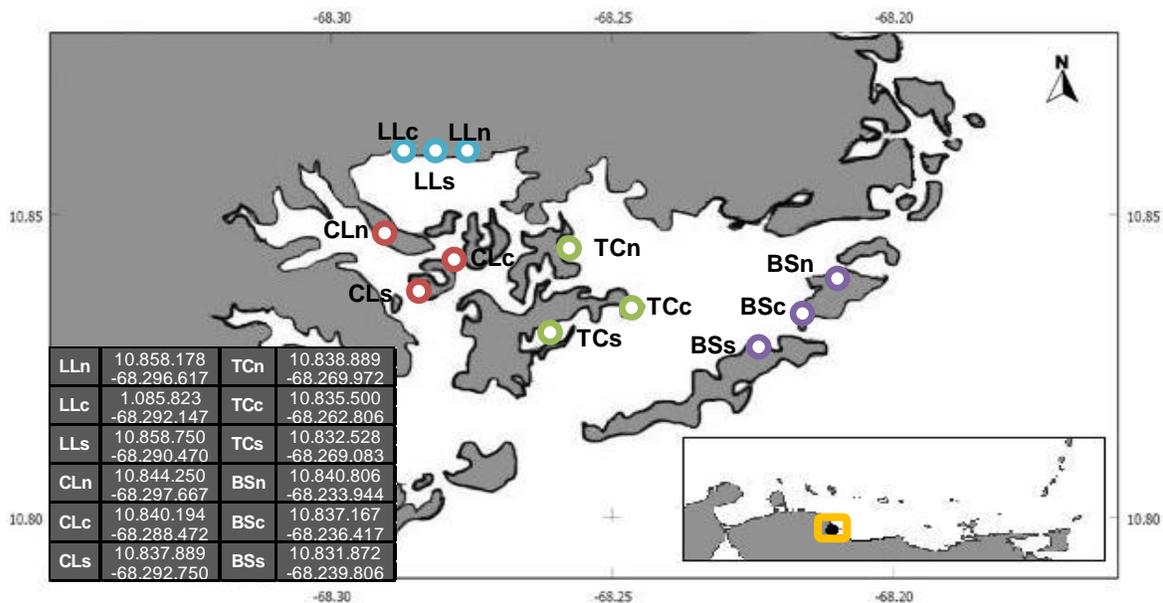


Figura 3. Mapa del Parque Nacional Morrocoy con la ubicación de las localidades de estudio: Las Luisas (LL), Caño León (CL), Tumba Cuatro (TC) y Boca Seca (BS) y sus 3 sitios de muestreo: Norte (n), Sur (s) y Centro (c).

- **Métodos de campo:**

En base a un muestreo piloto (Anexo 1), se definió el diseño de muestreo de este trabajo, el cual fue efectuado durante 6 meses (Agosto, Septiembre, Octubre y Diciembre-2011, Enero y Febrero-2012) en las cuatro localidades anteriormente descritas (Fig. 3). En cada localidad se seleccionaron tres (3) sitios aleatoriamente. En cada sitio se evaluaron cuatro (4) bandas (Fig. 4), de 10 x 1 m, paralelas a la costa y ubicadas aleatoriamente, donde se determinó la densidad de los organismos megabentónicos más grandes (estrellas de mar, pepinos de mar, ofiuros, botutos, colonias de corales, esponjas y algunos cnidarios). Asimismo, en cada banda se colocaron aleatoriamente tres (3) cuadrículas de 0,5x0,5m

para estimar la cobertura del componente vegetal y de los distintos tipos de sustratos (arena, *Thalassia*, *Halimeda*, etc.), además de cuantificar el número de tallos cortos de *Thalassia* y determinar la densidad de los organismos megabentónicos más pequeños (no considerados en las bandas). En resumen, se evaluó un total de 12 cuadrículas por sitio y 4 réplicas de bandas por sitio de cada localidad. Todos los muestreos se realizaron a una profundidad menor de 2 mts.

Se utilizaron dos unidades de muestreo porque las diferentes poblaciones que componen el megabentos son altamente variables en términos de densidades y tamaños. Por ejemplo existen organismos como las colonias de esponjas, cuya densidad es baja en comparación a la de otros organismos (como los erizos de mar), por lo que su conteo era más preciso utilizando las bandas; pero organismos como los erizos de mar, con mucha más densidad, junto con la cobertura de *Thalassia*, arena y algas asociadas, era más apropiado utilizar cuadrículas como unidad de muestreo. Por otro lado, esta decisión de utilizar dos unidades de muestreo también incrementa el número de escalas espaciales en este estudio (Localidad, Sitio, Banda y Cuadrícula).

Posteriormente se midió la longitud de las hojas de *Thalassia* (10 en cada cuadrícula), además se tomaron muestras de la planta con un cilindro de 22,5 cm de diámetro, las cuales se colocaron en bolsas (mallas) identificadas, y fueron llevadas a laboratorio para determinar la biomasa de hojas, raíces y rizomas (Pérez, 2005).

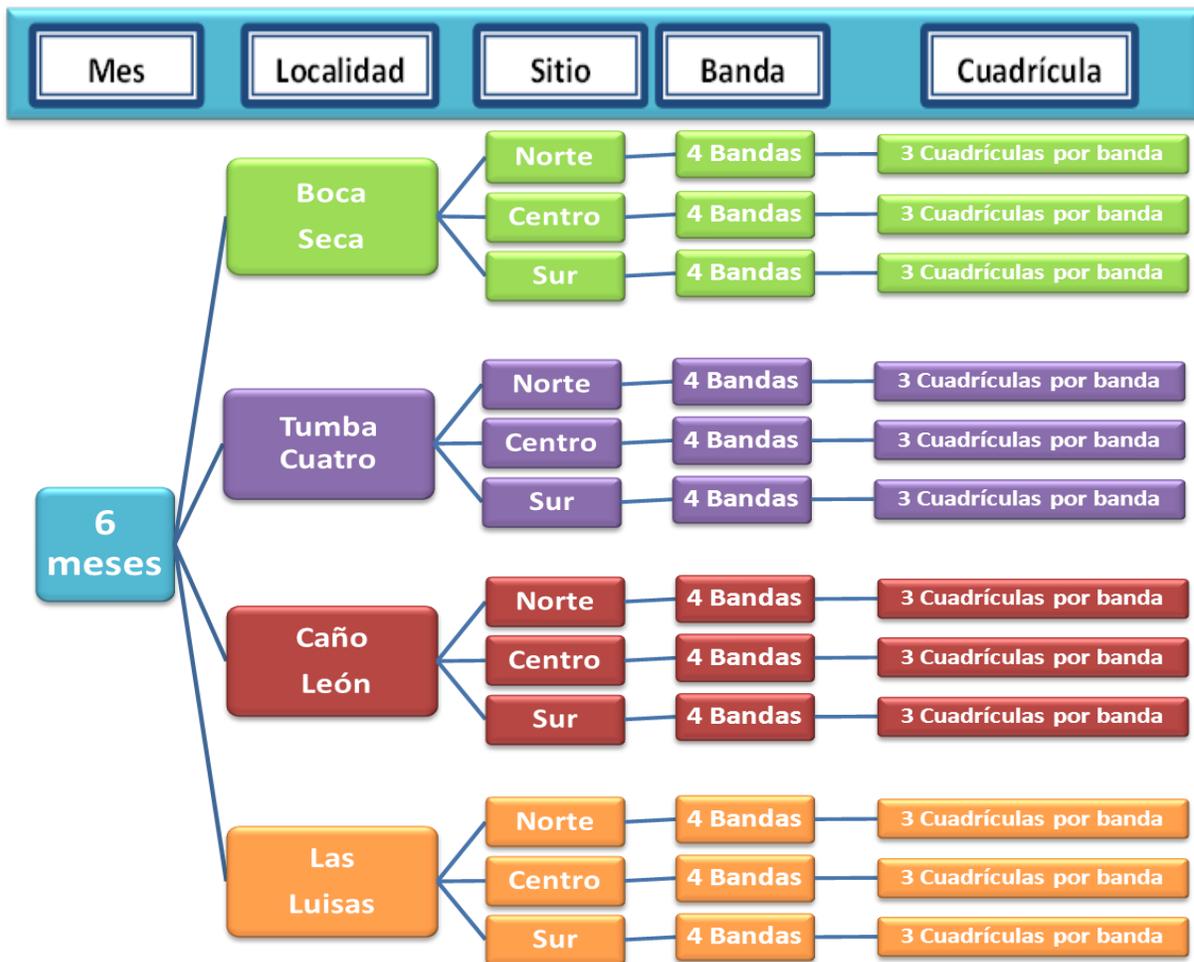


Figura 4. Esquema del diseño de muestreo que se utilizó en el estudio de las praderas de *Thalassia testudinum* tomando en consideración diferentes escalas espaciales.

○ **Muestreo**

Se evaluó la cobertura en cada cuadrícula mediante el método del punto intercepto, y se realizaron los conteos e identificación de los organismos directo en el campo, los cuales fueron anotados en planillas de papel plástico. En caso de que los organismos no pudieron ser identificados en campo, los mismos fueron colocados en bolsas plásticas ziploc con un código que se anotó en las planillas. Posteriormente fueron fijados con una solución de formol al 10%, y en laboratorio fueron preservados en alcohol al 70%. La identificación de los organismos fue realizada hasta género o especie mediante la utilización de bibliografía especializada para cada grupo taxonómico (Humann y Deloach, 2002; Diaz y Puyana, 1994; Abbott, 1974; Agudo, 1987, etc.).

Se estimó la densidad a través del número de individuos por unidad de muestreo (cuadrículas de 0,25m² y bandas de 10m²), y la riqueza de la comunidad por medio del número de especies presentes.

Para caracterizar el área de estudio y determinar si existen posibles relaciones con los parámetros biológicos se realizaron mediciones en cada sitio de algunos parámetros fisicoquímicos: la transparencia horizontal del agua (visibilidad) mediante un Disco de Secchi, temperatura del agua con un termómetro y salinidad mediante un refractómetro, ambos parámetros a 30cm por debajo de la superficie del agua.

- **Métodos de laboratorio**

En el laboratorio, las muestras de plantas de *Thalassia* fueron lavadas para eliminar los sedimentos y organismos que pudiesen estar adheridos. Posteriormente fueron separadas en 2 fracciones: hojas (verdes, no verdes y tallos cortos) y raíces-rizomas, y colocadas para secar en una estufa a 70° C por 72 horas. A continuación fueron pesadas para así obtener la biomasa como peso seco en gramos (Bone y col., 2001).

- **Cálculos de estimadores y análisis de datos.**

Primeramente se construyeron matrices de similaridad en base a Bray-Curtis para los datos biológicos (datos de presencia/ausencia, cuadrículas y bandas) y en base a la distancia Euclidea para los datos ambientales (parámetros fisicoquímicos y estructurales de la planta).

A partir de las matrices biológicas se calcularon los centroides y se realizaron análisis de ordenación multidimensional (MDS).

Posteriormente se realizaron análisis de varianza basado en permutaciones (PERMANOVA) para cada una de las matrices biológicas.

En cuanto a los parámetros fisicoquímicos del agua y estructurales de la planta, se realizaron análisis univariados, también con PERMANOVA, para cada variable por separado (temperatura, salinidad, transparencia, biomasa hojas, raíces y rizomas, número de tallos y longitud de las hojas).

También se realizaron análisis SIMPER (para identificar la contribución de especies a las diferencias observadas en cada localidad) y se graficó la densidad por localidad y por tiempo de cada una de las especies detectadas con este análisis.

Luego se realizaron análisis de Componentes Principales (ACP) con las matrices de presencia/ausencia, de los parámetros fisicoquímicos y de los parámetros estructurales de la planta.

Seguidamente se realizaron análisis BIO-ENV para identificar la contribución de cada variable fisicoquímica a los patrones de distribución espacial de las comunidades biológicas. Y por último se calculó el componente de variación de cada estimador espacial durante los seis muestreos y se graficaron tanto para las cuadrículas como para para bandas.

Todos estos análisis fueron realizados con el programa PRIMER V6 (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research) (Clarke y Gorley, 2001).

RESULTADOS

1. Descripción de la pradera

1.1 Parámetros físico-químicos del agua

Durante los meses en los cuales se realizaron los muestreos (Agosto, Septiembre, Octubre, Diciembre, Enero y Febrero) se obtuvo una temperatura del agua promedio de 29,58 °C. Siendo las temperaturas más elevadas en los meses de Agosto, Septiembre y Octubre (30,39 °C en promedio) y las más bajas en los meses de Enero y Febrero (28,08°C en promedio). Se realizó un análisis PERMANOVA univariado, en donde existe un efecto independiente y significativo del tiempo ($p=0,0001$) y la localidad ($p=0,001$) (Anexo 2). Las temperaturas difirieron entre localidades, pero en todas ellas hubo una disminución hacia finales del estudio, teniendo entonces que las temperaturas entre Caño León y Boca Seca ($p=0,0443$), Boca Seca y Tumba Cuatro ($p=0,0045$), Boca Seca y Las Luisas ($p=0,0016$) y Tumba Cuatro y Las Luisas (p negativo) son diferentes (Fig. 5) (Anexo 3).

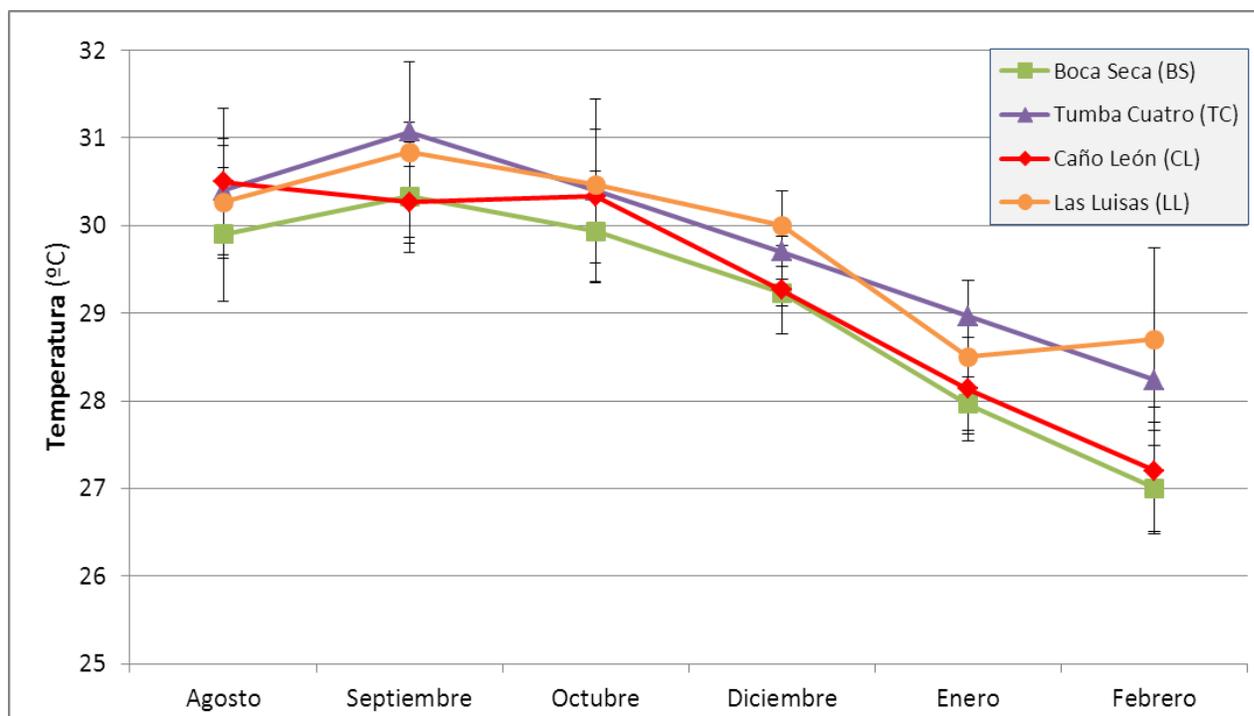


Figura 5. Temperatura promedio del agua (+/- desv stand), medida en grados centígrados, en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL), durante los seis muestreos.

Por otro lado, la salinidad osciló entre 25,76 y 36,66 ppm. Existió una interacción significativa entre el tiempo y la localidad (PERMANOVA. $p=0,0349$) (Anexo 4), implicando que los cambios temporales en salinidad no fueron los mismos en las cuatro localidades. En la figura 6 podemos observar que la salinidad presentó un ligero aumento en los últimos meses de muestreo. Los mayores valores (> 30 ppm) se registraron en Boca Seca y Las Luisas durante todos los meses evaluados. Por el contrario en Caño León y Tumba Cuatro se encontraron valores más reducidos, los cuales se incrementaron en Enero y Febrero. La salinidad en Caño León y Boca Seca ($p=0,0436$), Caño León y Las Luisas ($p=0,0028$), Boca Seca y Tumba Cuatro ($p=0,0179$), Boca Seca y Las Luisas ($p=0,0058$) y Tumba Cuatro y Las Luisas ($p=0,002$) son diferentes (Fig. 6) (Anexo 5).

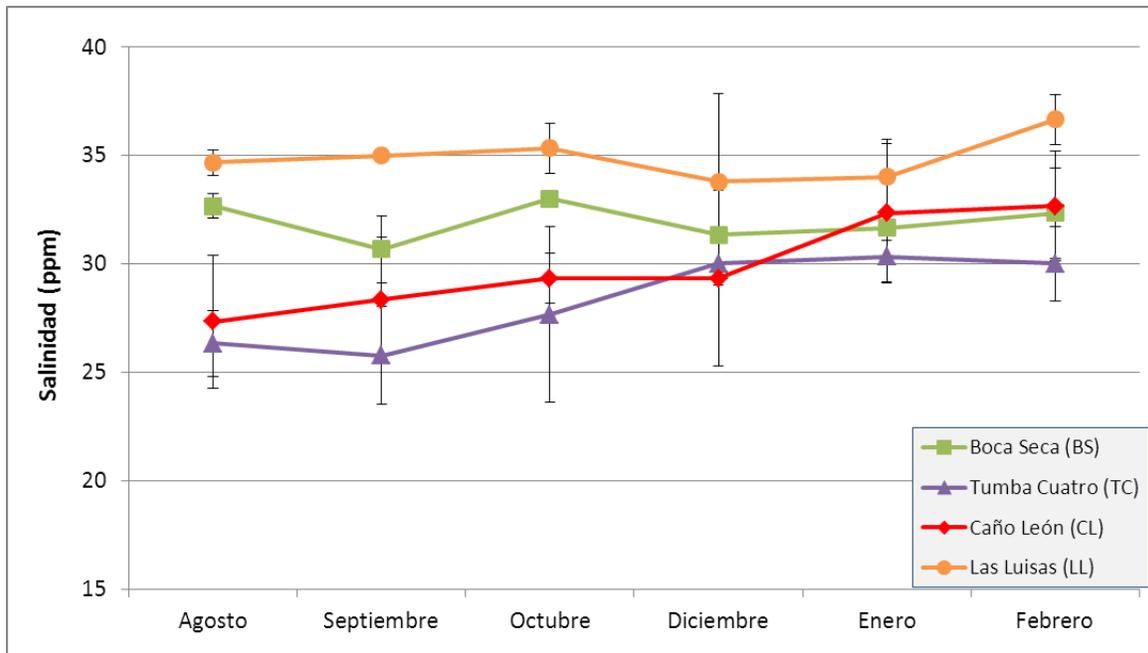


Figura 6. Salinidad promedio del agua (+/- desv stand), medida en partes por mil (ppm), en las cuatro localidades (BS, TC, CL, LL) durante los seis muestreos.

En relación a la transparencia del agua, se registró el mayor valor (7m) en Tumba Cuatro en el mes de Agosto y en Las Luisas (7m) en el mes de Septiembre y el menor valor se registró en Tumba Cuatro (2,3m) y en Las Luisas (3,1m) en el mes de Febrero. En el análisis PERMANOVA univariado se determinó que existen diferencias significativas entre los meses ($p=0,0047$); sin embargo, entre localidades y en la interacción mes- localidad no existen diferencias significativas (Anexo 6 y 7). Por otro lado, se puede apreciar un patrón de disminución en los últimos cuatro meses en las localidades de Tumba Cuatro y

Las Luisas. En las demás localidades los valores a lo largo de los 6 meses no presentan un patrón definido, aunque entre los meses de Agosto a Diciembre la transparencia de Tumba Cuatro y Las Luisas son mayores en comparación con las otras dos localidades, pero en los meses de Enero y Febrero, Caño León y Boca Seca tienen ligeramente mayor transparencia (Fig. 7).

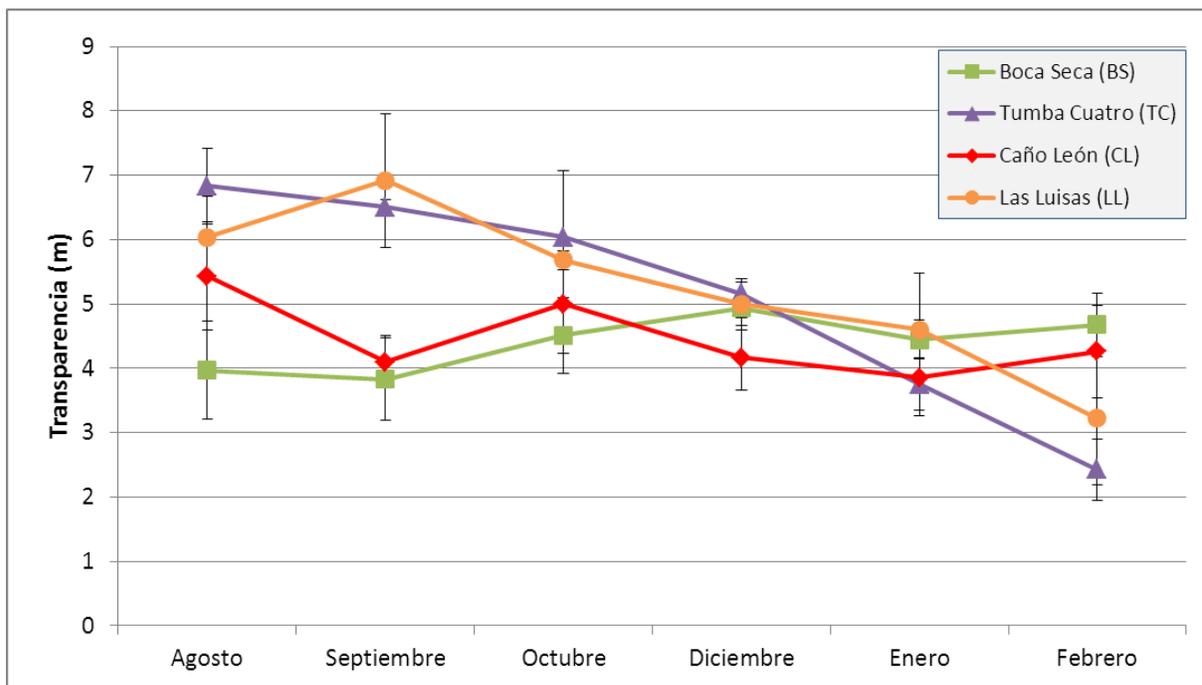


Figura 7. Transparencia promedio del agua (+/- desv stand), medida en metros, en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.

1.2 Parámetros estructurales de la planta

En cuanto a las características de la planta tenemos que la longitud de las hojas oscila entre 15 y 31cm. Existen diferencias significativas, según el PERMANOVA, en cuanto a los meses ($p=0,0074$) y en cuanto a las localidades ($p=0,0001$) (Anexo 8). En la Figura 8 se puede observar que la longitud de las hojas aumentó a lo largo de los meses muestreados. Además se observa que las localidades de Caño León y Tumba Cuatro son las que tienen mayor longitud de hojas que las de Boca Seca y Las Luisas, repitiéndose este patrón en todos los meses muestreados, presentándose diferencias significativas entre las cuatro localidades (Anexo 9).

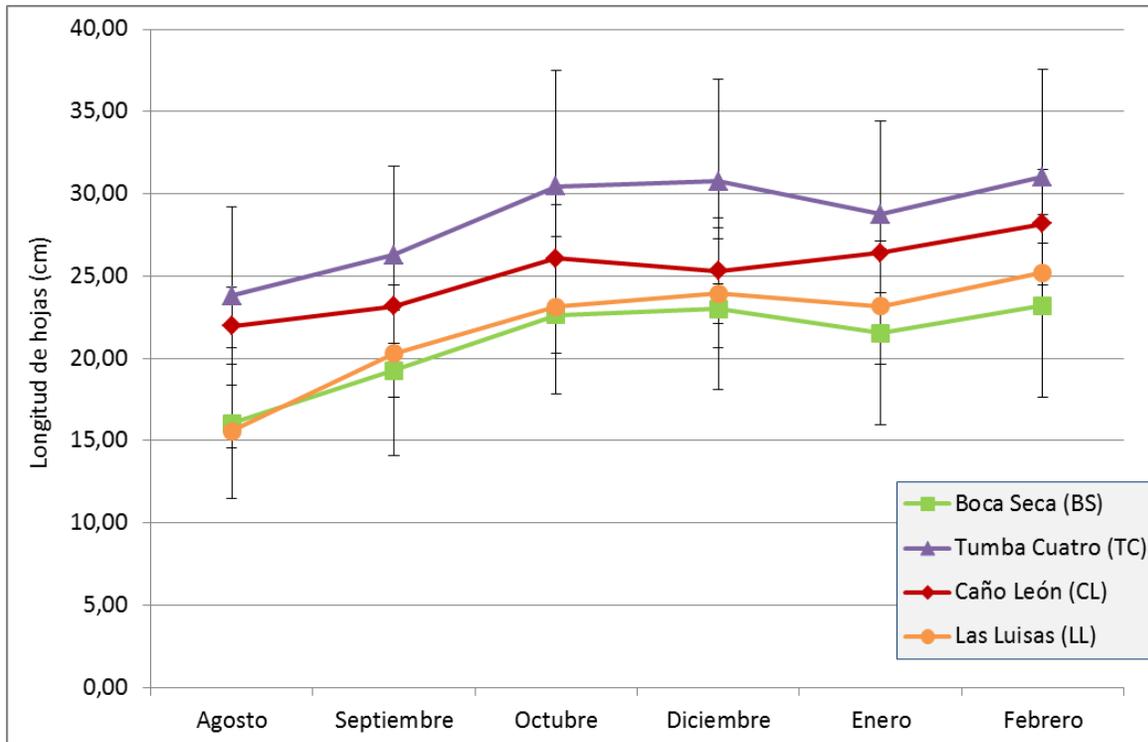


Figura 8. Longitud promedio de las hojas (+/- desv stand), medida en centímetros, en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.

La densidad de tallos cortos osciló entre 7,67 y 110,67 por cuadrícula de 0,25m². En el análisis PERMANOVA univariado se determinó que existen diferencias significativas entre los meses ($p=0,0006$) y entre las localidades ($p=0,0001$) (Anexo 10). Por otro lado, se puede observar un pico de abundancia entre los meses de Septiembre, Octubre y Diciembre (Fig. 9). En las localidades más internas del parque (Caño León y Las Luisas) es donde se encontró la mayor densidad durante todos los meses de muestreo con valores por encima de 60 tallos por cuadrícula de 0,25m². Las variaciones entre las localidades son significativas menos entre Caño León y Las Luisas cuyo $p=0,7061$ (Fig. 9 y Anexo 11).

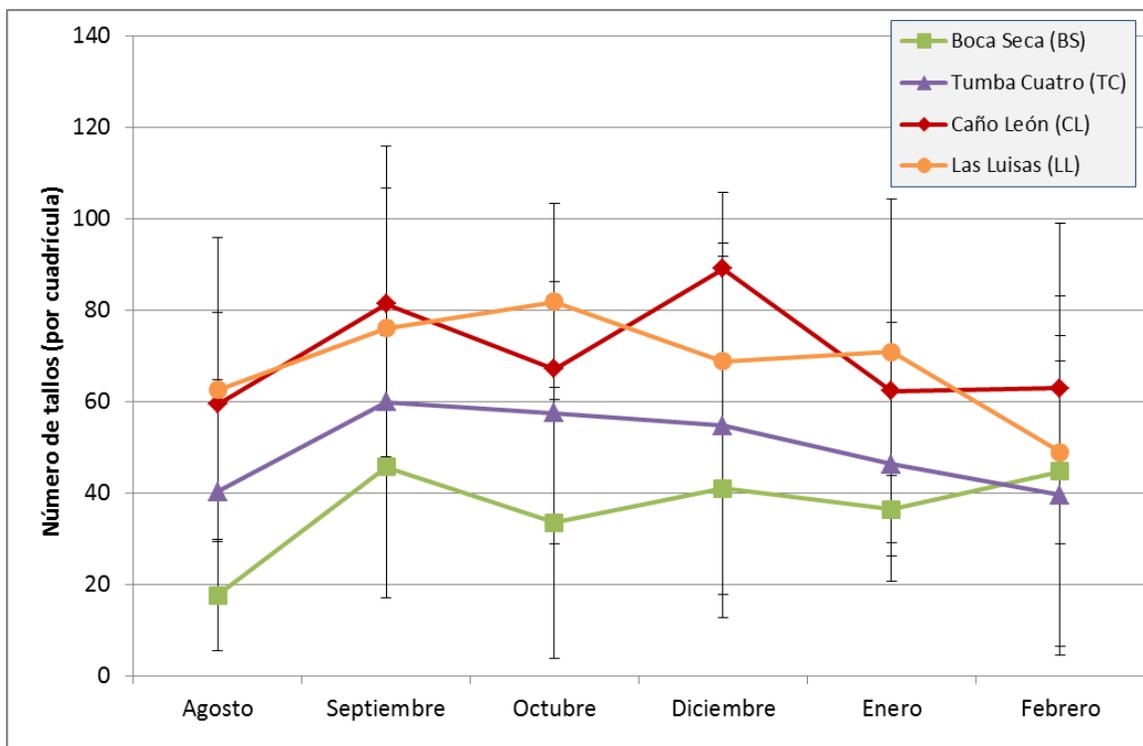


Figura 9. Densidad promedio de tallos (+/- desv stand), por unidad de muestreo (es decir, por cuadrícula de $0,25m^2$), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.

Con relación a la biomasa, se realizó un análisis PERMANOVA univariado tanto para las hojas como para las raíces y rizomas. En cuanto a la biomasa de hojas, se determinó que no existen diferencias significativas entre meses ni entre localidades (Anexos 12 y 13). Pero con respecto a la biomasa de raíces y rizomas, solamente existen diferencias significativas entre las localidades ($p=0,0001$) (Anexo 14).

Para la biomasa de las hojas de *T. testudinum*, se puede observar un patrón, en el cual Boca Seca (la localidad más oceánica) presenta valores por debajo de $400 g/m^2$ todos los meses, mientras que en las demás localidades los valores se ubican siempre por encima de los $500 g/m^2$. Además, durante todos los meses de muestreo las localidades de ubicación intermedias Caño León, seguida por Tumba Cuatro fueron las que presentaron mayor biomasa de hojas (Fig. 10). Sin embargo, la biomasa de raíces y rizomas durante todos los meses, y en todas las localidades, se mantiene aproximadamente constante (Fig. 11); pero los valores de dicha biomasa, según los análisis PERMANOVA, entre Caño León y Boca Seca ($p=0,0401$), Boca Seca y Tumba Cuatro ($p=0,0284$), Boca Seca y Las Luisas ($p=0,0072$) y Tumba Cuatro y Las Luisas ($p=0,0028$) son diferentes (Anexo 15).

Al cuantificar cada localidad por separado Caño León es la localidad con mayor promedio en la biomasa de las hojas ($765,93\text{g/m}^2 \pm 205,94\text{g/m}^2$), seguido de Tumba Cuatro ($641,94\text{g/m}^2 \pm 74,85\text{g/m}^2$), Las Luisas ($556,98 \text{g/m}^2 \pm 60,63\text{g/m}^2$) y por último Boca Seca ($342,34\text{g/m}^2 \pm 63,89\text{g/m}^2$). Y en cuanto a la biomasa de las raíces y rizomas, Boca Seca es la localidad que posee mayor promedio ($728,88\text{g/m}^2 \pm 86,84\text{g/m}^2$).

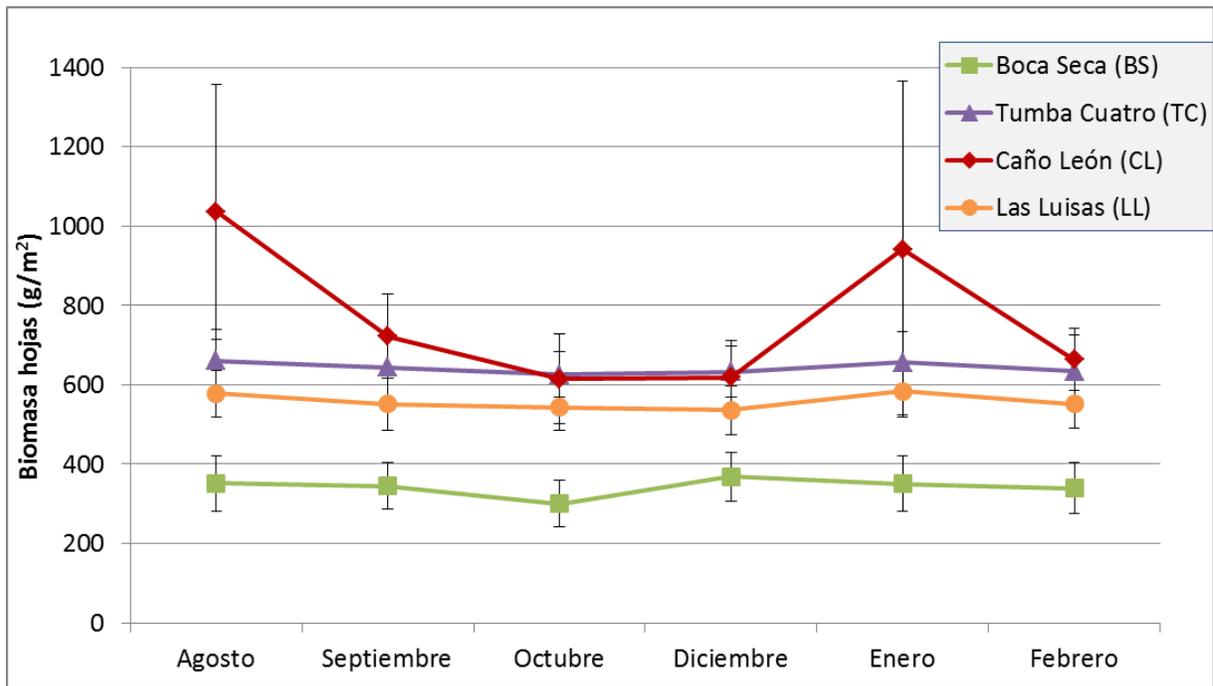


Figura 10. Biomasa promedio de las hojas de *T. testudinum* (+/- desv stand), medidas en g/m^2 , en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.

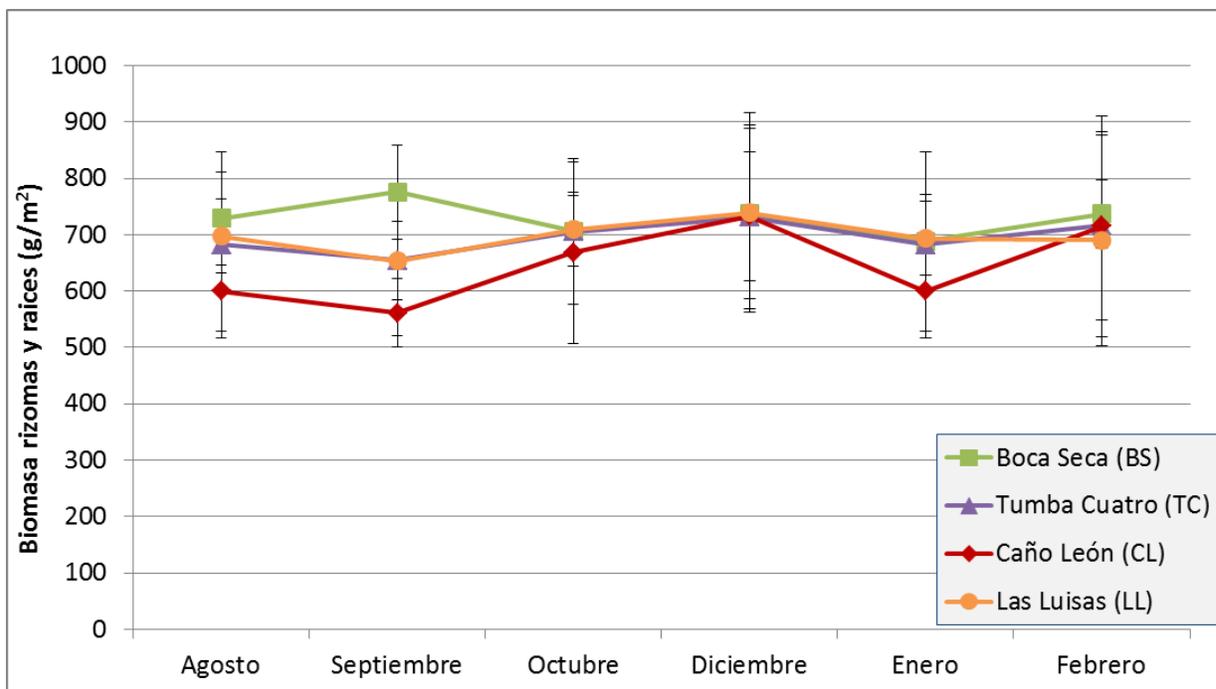


Figura 11. Biomasa promedio de las raíces y rizomas de *T. testudinum* (+/- desv stand), medidas en g/m², en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.

1.3 Cobertura del sustrato

Con respecto a la cobertura de *T. testudinum*, esta es más abundante en Caño León, Tumba Cuatro y Las Luisas, siendo constantes en todos los meses, a excepción de Tumba Cuatro donde ocurrió un descenso de la cobertura entre octubre y diciembre de aproximadamente 25% y volviendo a incrementarse en los meses posteriores (Fig. 12). Los menores valores promedio (< 65%) se registraron en Boca Seca en todos los meses. Por otro lado, la cobertura de arena presentó un patrón inverso, siendo más abundante en Boca Seca en comparación con las otras localidades, y con picos en los meses de Agosto y Diciembre (Fig. 13).

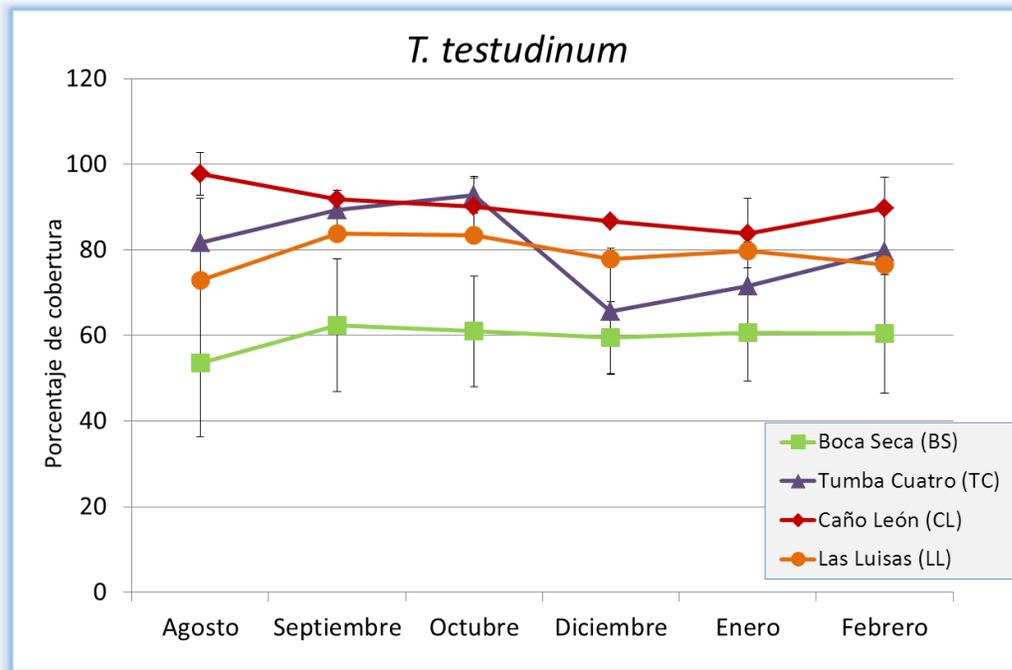


Figura 12. Porcentaje promedio de cobertura de *Thalassia testudinum* (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.

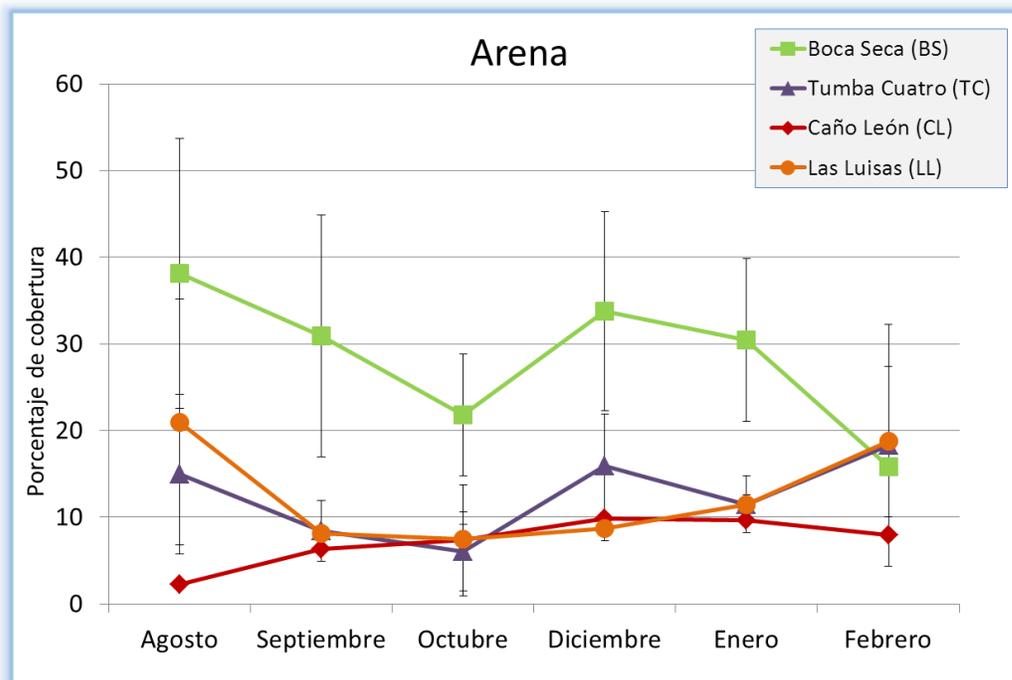


Figura 13. Porcentaje promedio de cobertura de arena (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.

En el análisis de Componentes Principales realizado con las variables fisicoquímicas y las características de la planta, se observa que la cobertura de *T. testudinum* está asociada con la transparencia del agua, la temperatura y el número de tallos. Mientras que la biomasa tanto de hojas como de raíces y rizomas están mas asociados con la salinidad del agua. (Fig. 14). Adicionalmente, se puede observar que las cuatro localidades son disímiles entre sí. Por otro lado, también se puede observar diferencias temporales en las variables ambientales y de la planta, donde las variaciones de Caño Leòn y Tumba Cuatro son mayores que las de Las Luisas y Boca Seca.

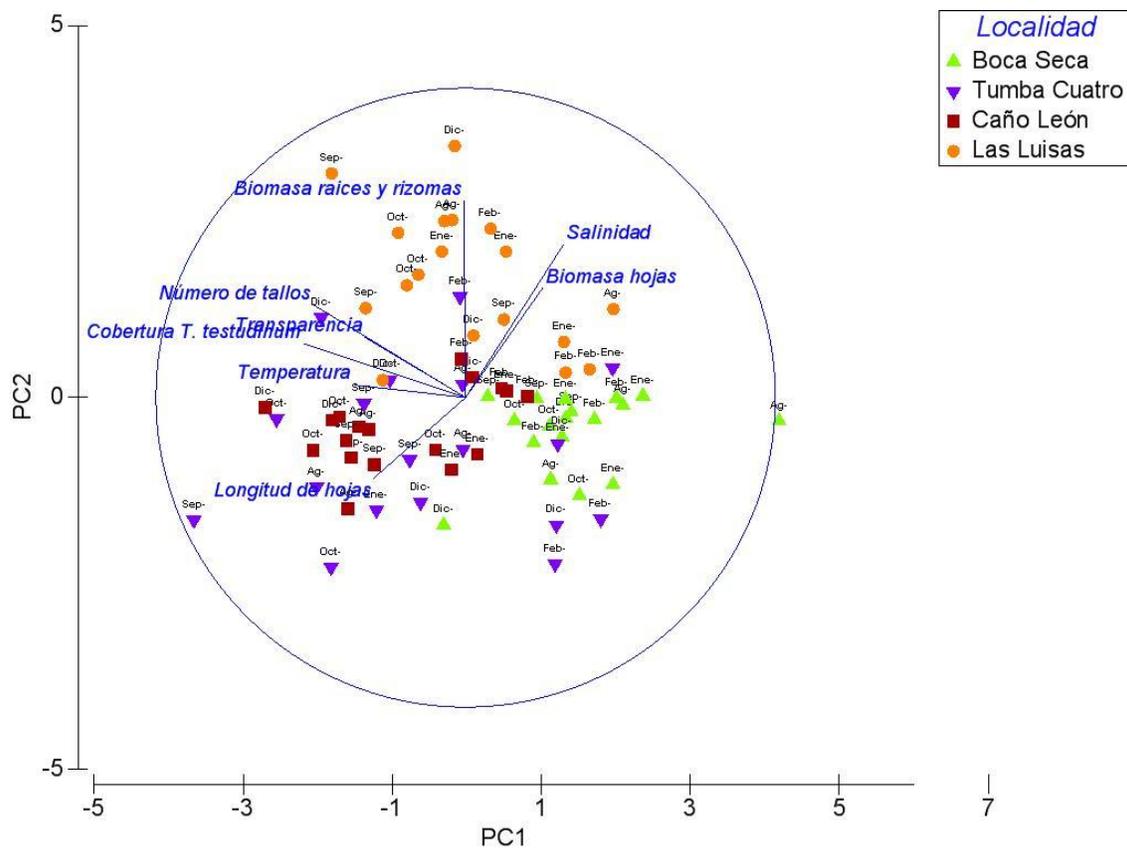


Figura 14. Análisis de Componentes Principales utilizando variables fisicoquímicas y parámetros estructurales de la planta. Las correlaciones entre las variables originales y los componentes principales son mostradas como vectores (> 40%).

2. Estructura de la comunidad

2.1 Composición, riqueza y densidad de organismos

Se construyó una matriz de presencia/ausencia con todos los organismos registrados, tanto en las cuadrículas como en las bandas, de las distintas localidades y meses, en donde se observaron diferencias significativas en todas las fuentes de variación según el análisis PERMANOVA (Tabla 1). El mayor porcentaje de variación se presenta entre las localidades (22,20%) y a pesar que las interacciones “mes-sitio” fueron significativas, también existen interacciones significativas entre “mes-localidad”, indicando que las diferencias entre localidades dependen del tiempo. Sin embargo, en una ordenación multivariada (MDS) (Fig. 15), se observa una clara diferencia entre Boca Seca y las demás localidades. En Las Luisas la variación de la riqueza y composición de especies en los sitios fue menor y los datos son más homogéneos durante los meses de muestreo.

Tabla 1. Resultados del PERMANOVA para la matriz de presencia/ausencia de los organismos registrados en las cuadrículas y las bandas por meses (Ms), localidades (Lo) y sitios (St).

Fuente	Df	MS	Pseudo-F	P (perm)	Componente de variación
Ms	5	5398.7	2.840	0.0001	7.89
Lo	3	50494	4.796	0.0001	22.20
St (Lo)	8	7040.5	3.705	0.0001	13.53
MsxLo	15	3899.9	2.051	0.0002	11.92
MsxSt (Lo)	40	1903	1.406	0.0012	10.82
Res	212	1352.8			32.64
Total	283				

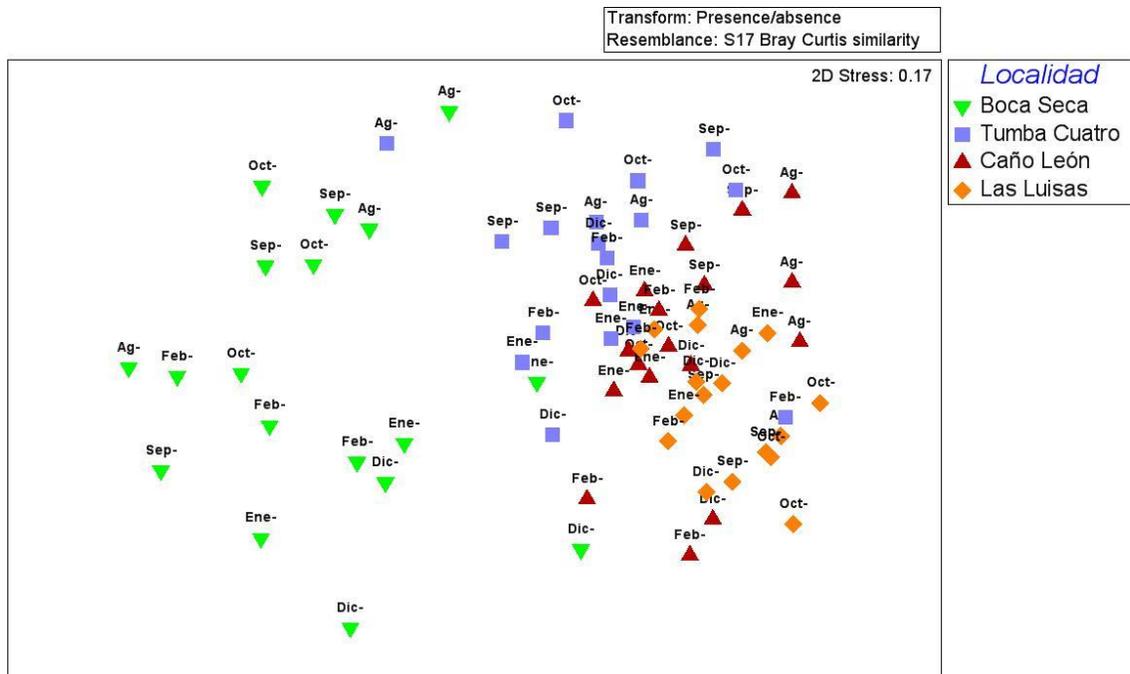


Figura 15. Ordenación multivariada (MDS) de los centroides de los datos de presencia/ausencia de organismos de las cuadrículas y las bandas, por cada sitio de las localidades y por mes de muestreo.

Las diferencias entre localidades obedecieron a la estructura y composición de la comunidad en cada una de estas localidades. En este sentido, se registraron un total de 44 especies en este estudio, 24 especies en las cuadrículas y 20 en las bandas (Tabla 2). En las cuadrículas, el grupo más diverso fue el de los moluscos (15 especies), mientras que en las bandas fue el de los equinodermos (6 especies). Por otro lado, las especies más frecuentes que se encontraron durante los seis muestreos fueron *Penicillus* sp. (Chlorophyta), *Viatrix globulifera* (Cnidaria), terebélido (Annelida), *Sabellastarte magnifica* (Annelida), *Bispira variegata* (Annelida), ermitaño (Crustacea), *Modulus modulus* (Mollusca), *Cerithium lutosum* (Mollusca), *Cerithium litteratum* (Mollusca), *Brachidontes modiolus* (Mollusca), *Lytechinus variegatus* (Echinodermata), *Microcosmus exasperatus* (Tunicata), *Amphimedon viridis* (Porifera), *Cassiopea xamachana* (Cnidaria), *Strombus gigas* (Mollusca), *Isostichopus badiotus* (Echinodermata), *Echinaster* sp. (Echinodermata), *Holothuria mexicana* (Echinodermata), *Oreaster reticulatus* (Echinodermata).

Tabla 2. Listado de las especies registradas en las cuatro localidades (Caño León, Boca Seca, Tumba Cuatro, Las Luisas), tanto en las bandas como en las cuadrículas, durante los seis muestreos.

		Caño León						Boca Seca						Tumba Cuatro						Las Luisas					
		Ag	Sep	Oct	Dic	Ene	Feb	Ag	Sep	Oct	Dic	Ene	Feb	Ag	Sep	Oct	Dic	Ene	Feb	Ag	Sep	Oct	Dic	Ene	Feb
CUADRÍCULAS	Chlorophyta	<i>Penicillus sp.</i>						x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x						
		<i>Acetabularia schenckii</i>					x	x							x										x
	Cnidaria	<i>Viatrix globulifera</i>	x	x	x		x	x						x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	Annelida	Terebélido		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x
		<i>Sabellastarte magnifica</i>		x		x			x	x	x	x	x	x	x		x			x		x	x	x	
		<i>Bispira variegata</i>	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x			x	x
	Crustacea	Ermitaño	x	x	x	x	x	x							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	Mollusca	<i>Isognomon alatus</i>																			x				
		<i>Lindapecten muscosus</i>															x					x			x
		<i>Murex donmoorei</i>		x		x																x			
		<i>Hypselodoris acriba</i>															x	x							
		<i>Hypselodoris edenticulata</i>															x	x							
		<i>Smaragdia viridis</i>	x	x																					
		<i>Anadara notabilis</i>	x	x																					
		<i>Columbella mercatoria</i>							x																
		<i>Ctena orbiculata</i>	x				x																		
		<i>Calliostoma pulchrum</i>				x			x	x	x	x													
		<i>Modulus modulus</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
		<i>Cerithium lutosum</i>													x					x	x	x	x		
		<i>Cerithium litteratum</i>				x				x		x	x								x	x	x	x	
<i>Turbo castanea</i>		x			x										x	x		x		x		x			
<i>Brachidontes modiolus</i>	x	x	x	x	x									x		x		x	x	x	x	x	x		
Echinodermata	<i>Lytechinus variegatus</i>	x	x	x	x	x	x				x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
Tunicata	<i>Microcosmus exasperatus</i>	x	x	x	x				x				x	x	x	x							x		
BANDAS	Porifera	<i>Amphimedon viridis</i>									x	x						x		x	x	x	x	x	
		<i>Aplysina fistularis</i>			x															x		x		x	
		<i>Ircinia strobilina</i>																		x	x	x			
		<i>Desmapsamma anchorata</i>														x									
	Cnidaria	<i>Callyspongia vaginalis</i>										x						x							
		<i>Cassiopea xamachana</i>	x	x	x		x	x			x	x				x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
		<i>Millepora alcornis</i>							x	x	x		x												
		<i>Bartholomea annulata</i>		x		x	x	x	x	x	x	x	x			x	x	x		x			x	x	
		<i>Epicystis crucifer</i>											x												
	Mollusca	<i>Siderastrea radians</i>											x												
		<i>Strombus gigas</i>							x	x	x	x		x											
		<i>Pinna sp.</i>										x	x	x							x				
		<i>Pinctada imbricata</i>								x		x	x									x		x	
	Echinodermata	<i>Chicoreus brevifrons</i>											x												
		<i>Isostichopus badionotus</i>				x	x	x							x	x	x	x	x			x	x	x	
		<i>Ophioderma appressum</i>													x										
<i>Ophiotrix suesoni</i>												x													
<i>Echinaster sp.</i>		x	x	x	x	x	x										x	x	x	x	x	x	x	x	
	<i>Holothuria mexicana</i>	x		x	x	x			x	x		x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	
	<i>Oreaster reticulatus</i>	x		x	x	x		x				x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	

Se registró en los seis muestreos un total de 7.216 individuos en las cuadrículas y 856 en las bandas. Los grupos taxonómicos más abundantes en las cuadrículas fueron los moluscos con 59,9% (4.269 individuos) y los equinodermos con 21,8% (1.646 individuos) (Fig. 16). Mientras que en las bandas los más abundantes fueron los equinodermos con 42,60% (389 individuos) y los cnidarios con 27,40% (274 individuos) (Fig. 17).

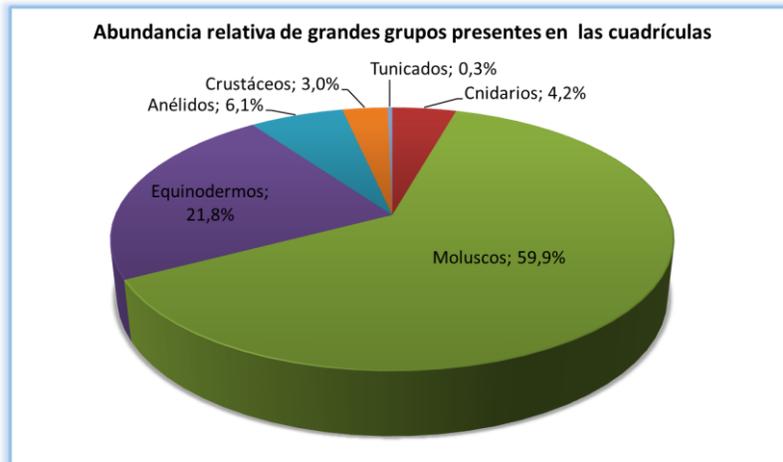


Figura 16. Abundancia relativa de individuos de grandes grupos, presentes en las cuadrículas.

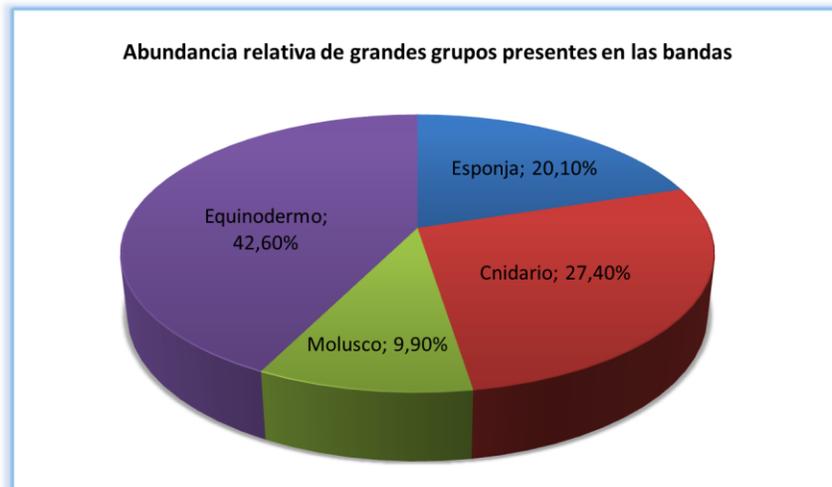


Figura 17. Abundancia relativa de individuos de grandes grupos, presentes en las bandas

En cuanto a la densidad de individuos por cuadrículas de 0,25 m², según el análisis PERMANOVA, las diferencias entre meses ($p=0,0003$) y localidades ($p= 0,0002$) son estadísticamente significativas, y también la interacción entre mes y localidad ($p=0,0265$), indicando que las diferencias entre localidades dependen del tiempo (Anexo 16). Al comparar la densidad entre localidades, se observa que Caño León es la localidad con mayor número de individuos por cuadrículas, con respecto a las otras localidades, y este

patrón se repite durante todos los meses de muestreo. La segunda localidad con mayor densidad de organismos es Tumba Cuatro, seguido de Las Luisas y, por último, Boca Seca la más externa y que presentó densidades siempre inferiores a 5 individuos por cuadrícula de 0,25 m² (Fig. 18).

En cuanto a la densidad por bandas, las diferencias entre los meses ($p=0,0001$) y las localidades ($p=0,0052$) son estadísticamente significativas, y también, como en las cuadrículas existe una interacción entre mes y localidad ($p=0,0119$) (Anexo 17). Por otro lado, en la Figura 19, se puede observar que en casi todos los meses, a excepción de Enero, Las Luisas es la localidad que posee el mayor número de individuos, y en cuanto a las demás localidades, no hay un patrón apreciable, además de una alta variabilidad entre las bandas de la localidad.

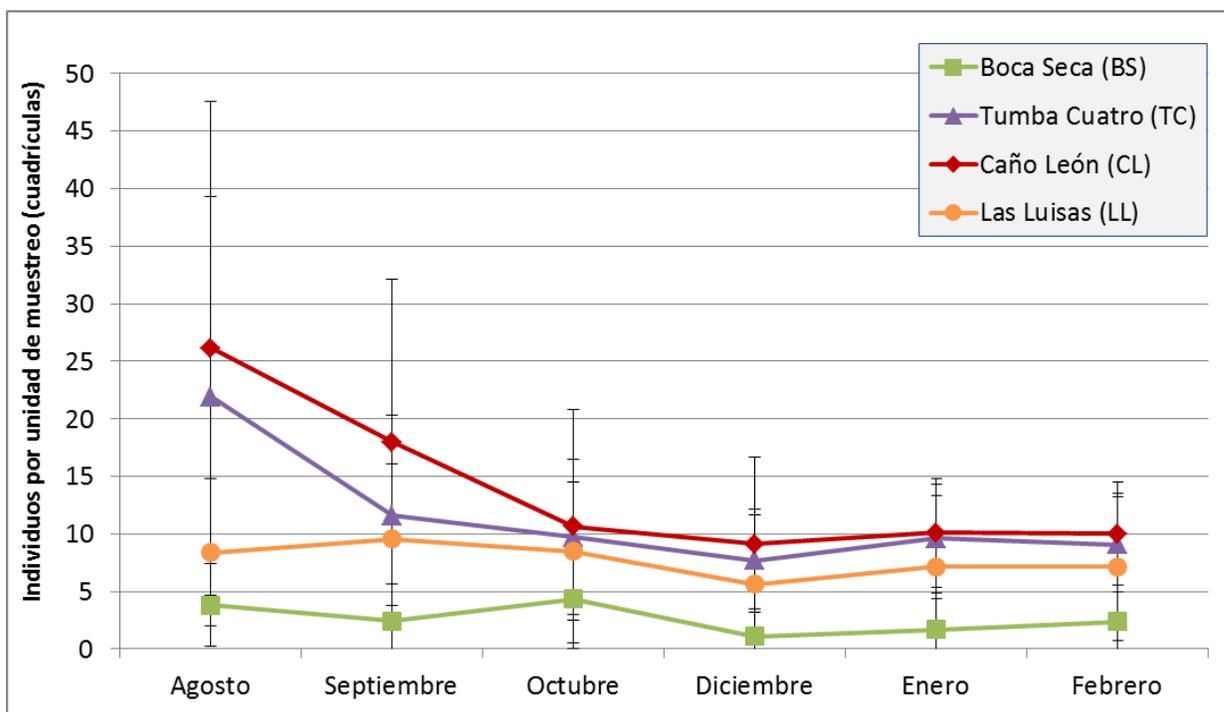


Figura 18. Densidad promedio de individuos por unidad de muestreo, es decir por cuadrícula de 0,25m² (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.

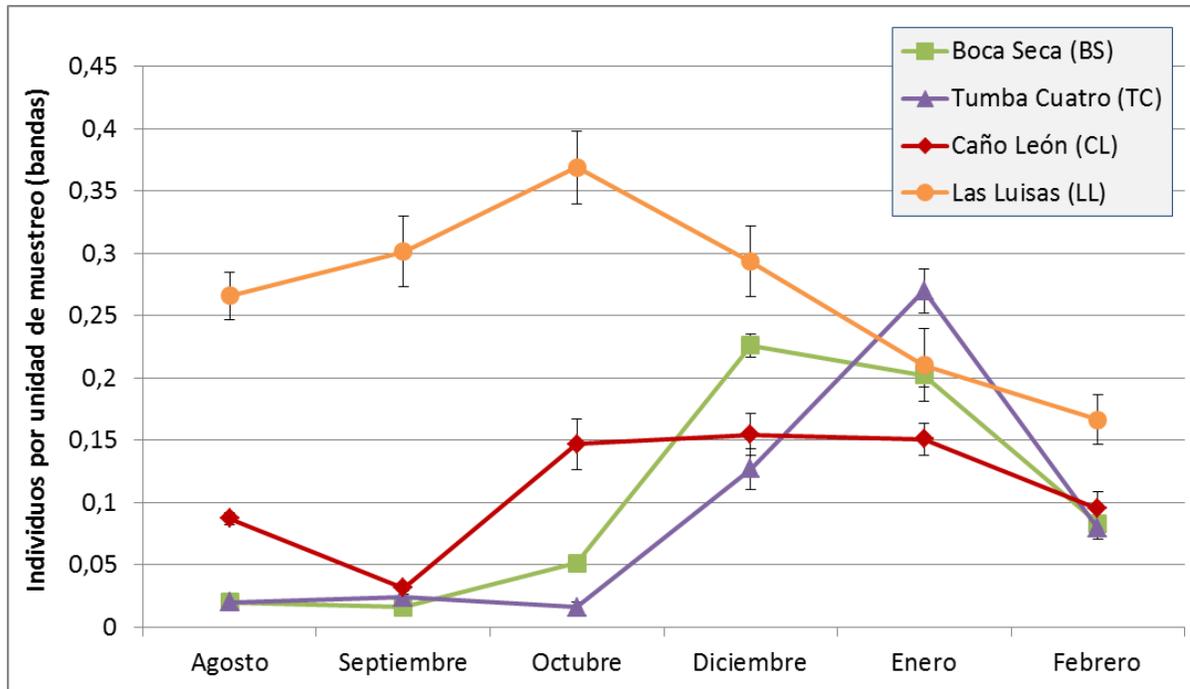


Figura 19. Densidad promedio de individuos por unidad de muestreo, es decir por bandas de 10m² (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.

3. Dinámica de la comunidad

3.1 Variación espacial y temporal de la riqueza

Las Luisas y Tumba Cuatro son las localidades que poseen la mayor riqueza (27 especies), seguidas por Caño León y Boca Seca, ambas con 24 especies. En la Figura 20 se observa que la riqueza total de especies en las cuadrículas tiene el mismo patrón en las cuatro localidades, se aprecian dos picos pertenecientes a los meses de Septiembre y Diciembre en donde el número de especies es mayor. También se puede observar que en Boca Seca es menor este número durante casi todos los muestreos, en comparación a las otras tres localidades. Por otra parte, en las bandas, la riqueza total igualmente conserva el mismo patrón en todas las localidades, teniendo un pico de mayor número de especies en el mes de Enero y siendo Las Luisas la localidad con mayor riqueza total en comparación a las otras tres (Fig. 21).

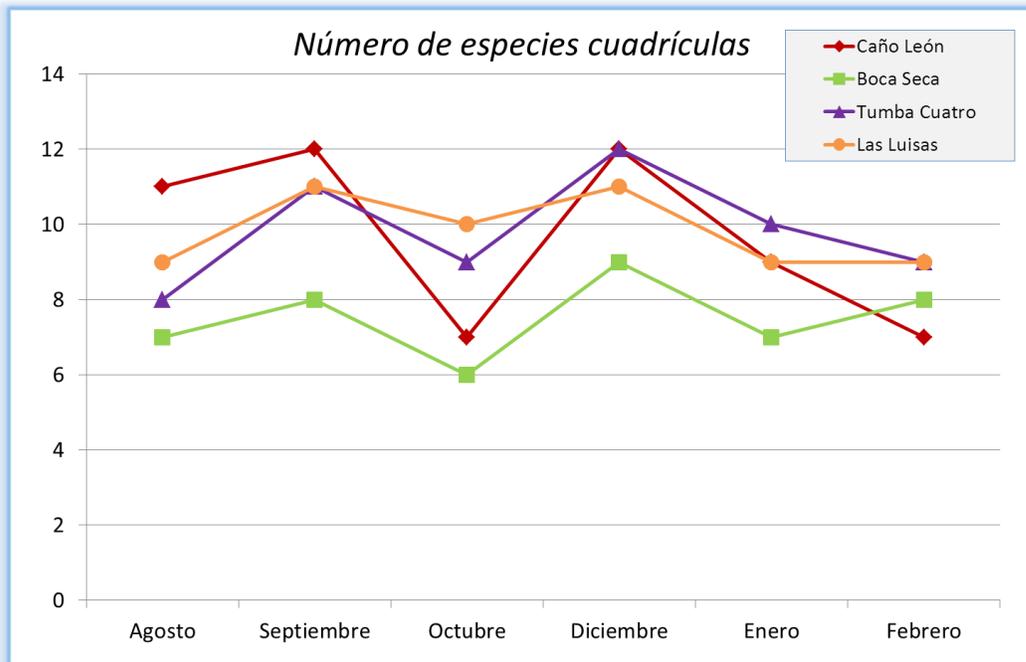


Figura 20. Número de especies totales presentes en las cuadrículas en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) en los seis muestreos.

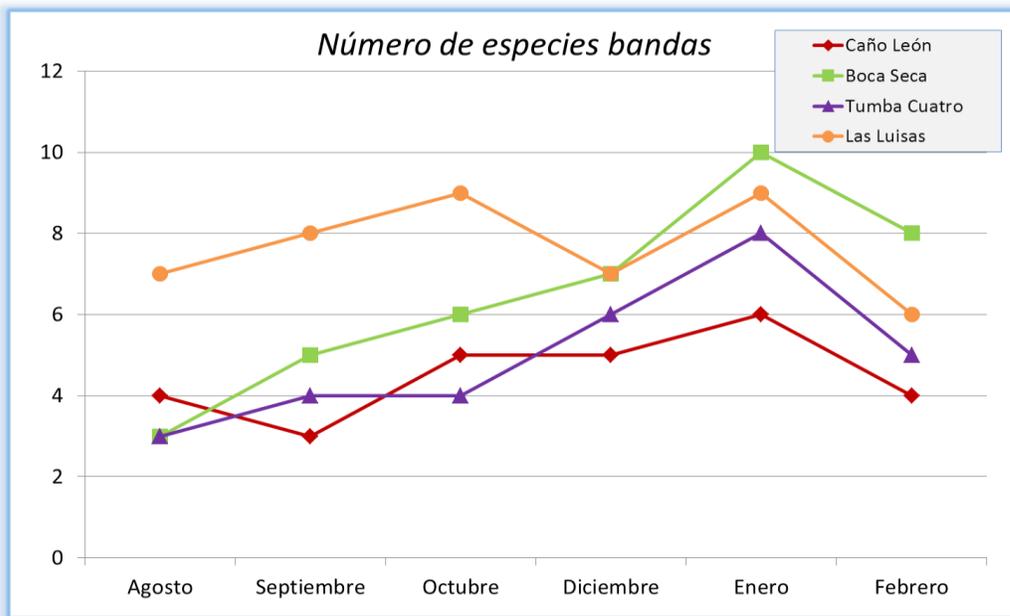


Figura 21. Número de especies totales presentes en las bandas en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) en los seis muestreos.

3.2 Variación espacial y temporal de la abundancia de los organismos

3.2.1 Cuadrículas

La densidad de organismos registrada en las cuadrículas de las distintas localidades y meses presenta diferencias significativas en todas las fuentes de variación según el análisis PERMANOVA (Tabla 3). El mayor porcentaje de variación se presenta entre las localidades (26,95%) seguido por el residual (15,32%) y a pesar que existieran variaciones significativas en los sitios y en las bandas en las cuales estaban ubicadas las cuadrículas, también existen interacciones entre mes y localidad, indicando que las diferencias entre las localidades dependen del tiempo. Utilizándose la técnica de ordenación multivariada (MDS) (Fig. 22), se observa una clara diferencia en la densidad de organismos entre localidades y una variación temporal, aunque en la localidad de Las Luisas tal variación es menor que en las demás localidades. Por último se puede observar que Las Luisas y Boca Seca son diferentes entre sí y entre Caño León y Tumba Cuatro, las cuales son muy parecidas entre sí.

Tabla 3. Resultados del PERMANOVA para la densidad de organismos registrados en las cuadrículas por meses (Me), localidades (Lo), sitios (Si) y bandas (Tr).

Fuente	Df	MS	Pseudo-F	P (perm)	Componente de variación
Me	5	29170	74.596	0.001	9.628
Lo	3	1,70E+09	15.058	0.002	26.95
Si (Lo)	8	11257	5.084	0.001	8.15
MexLo	15	11189	28.614	0.001	10.34
Tr (Si (Lo))	36	2214.1	24.483	0.001	6.20
MexSi (Lo)	40	3910.5	18.667	0.001	8.94
MexTr (Si (Lo))	180	2094.9	23.165	0.001	14.48
Res	576	904.35			15.32
Total	863				

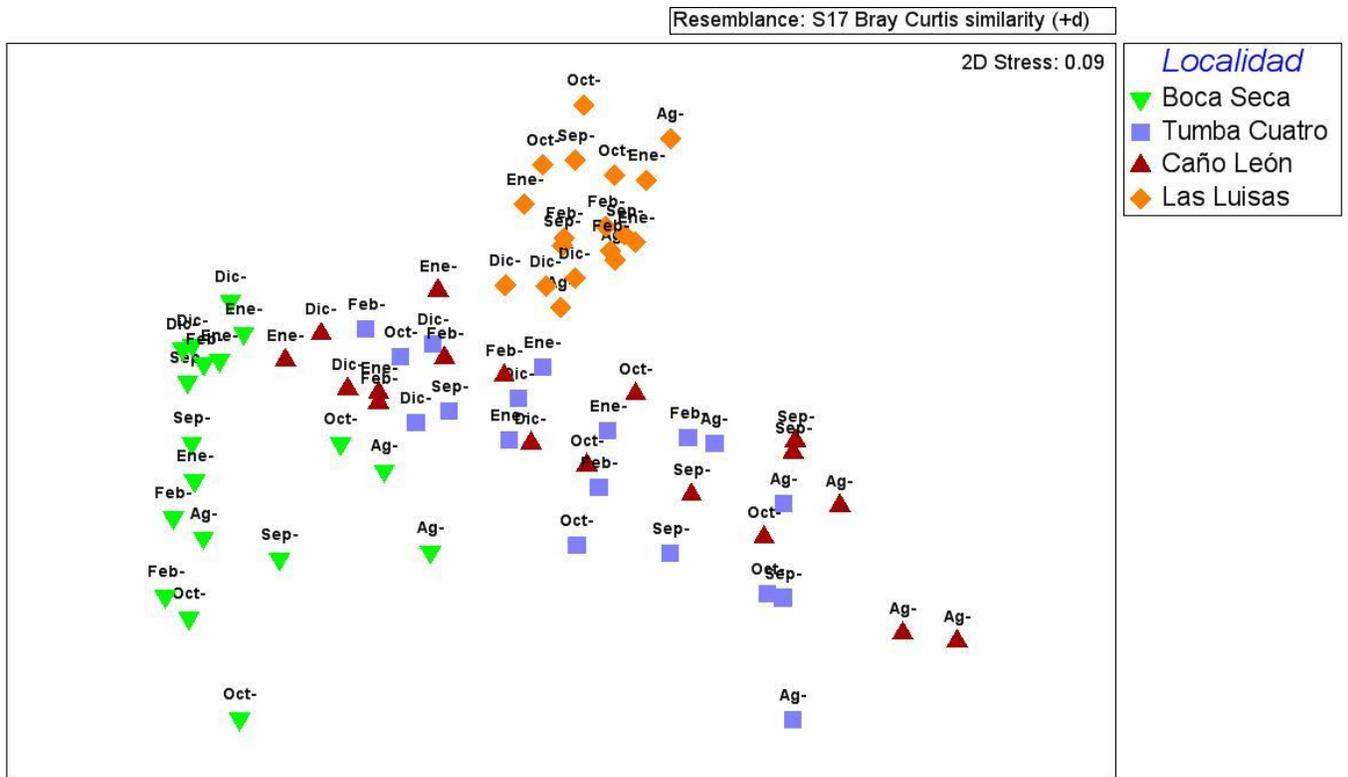


Figura 22. Ordenación multivariada (MDS) de los centroides de los datos de densidad de organismos de las cuadrículas por cada sitio de las localidades y por mes de muestreo.

Para determinar si estas diferencias entre las localidades son significativas se realizó un análisis *a posteriori*, el cual reveló que tanto Las Luisas (LL) como Boca Seca (BS) son diferentes entre sí y entre Caño León (CL) y Tumba Cuatro (TC), cuya diferencia no son significativas entre si, y estos resultados son consistentes en los seis meses de muestreo evaluados ($LL \neq BS \neq TC = CL$). Para saber cuáles organismos definían estas diferencias se realizó un análisis de similitudes (SIMPER), en donde destacan 4 organismos: *Modulus modulus*, *Lytechinus variegatus*, *Viatrix globulifera* y *Penicillus sp.*

El gastrópodo *Modulus modulus* se encuentra en mayor abundancia en Caño León durante todos los muestreos y esta abundancia va disminuyendo a lo largo de los meses, también se observa que hay muy pocos registros de esta especie en Boca Seca (Fig. 23).

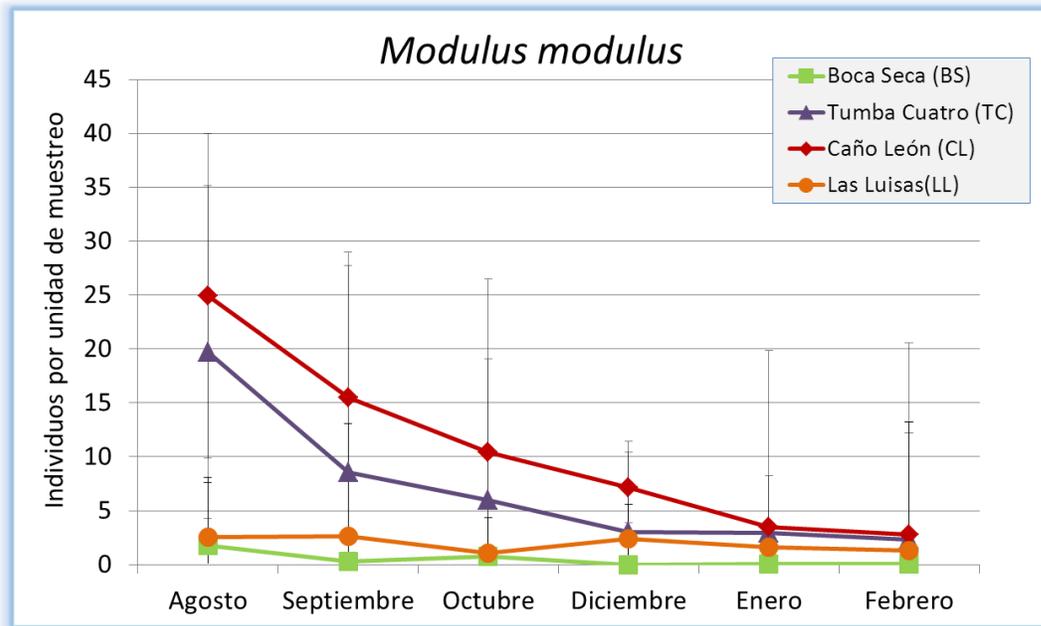


Figura 23. Abundancia promedio de individuos de *Modulus modulus* por unidad de muestreo (individuos por cuadrícula de 0,25m²) (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.

Por otra parte, el erizo *Lytechinus variegatus* se encuentra en gran abundancia en Las Luisas, manteniendo una densidad promedio de aproximadamente 5 erizos por 0,25 m² a lo largo de todos los meses. Sin embargo, esta especie también tiene muy pocos registros en Boca Seca (Fig. 24).

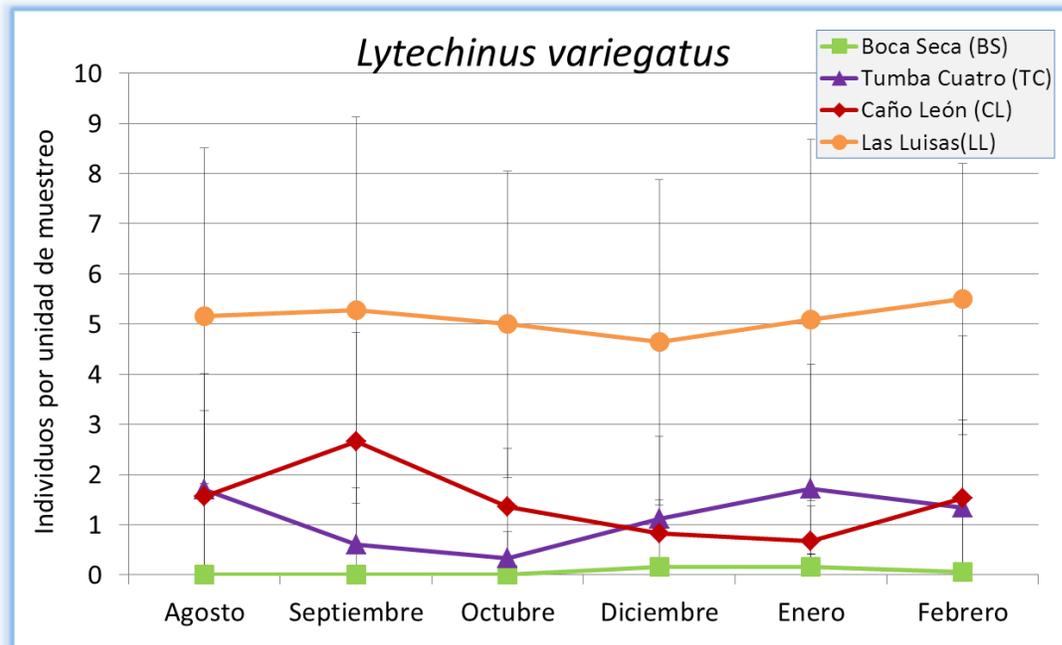


Figura 24. Abundancia promedio de individuos de *Lytechinus variegatus* por unidad de muestreo (individuos por cuadrícula de 0,25m²) (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.

En la Figura 25 se puede observar que la pequeña anémona *Viatrix globulifera* se encontró en mayor proporción, durante todos los meses de muestreo, en la localidad de Tumba Cuatro, teniendo un patrón de disminución de la abundancia a lo largo de los muestreos. En Boca Seca la especie no fue registrada en ninguno de los muestreos.

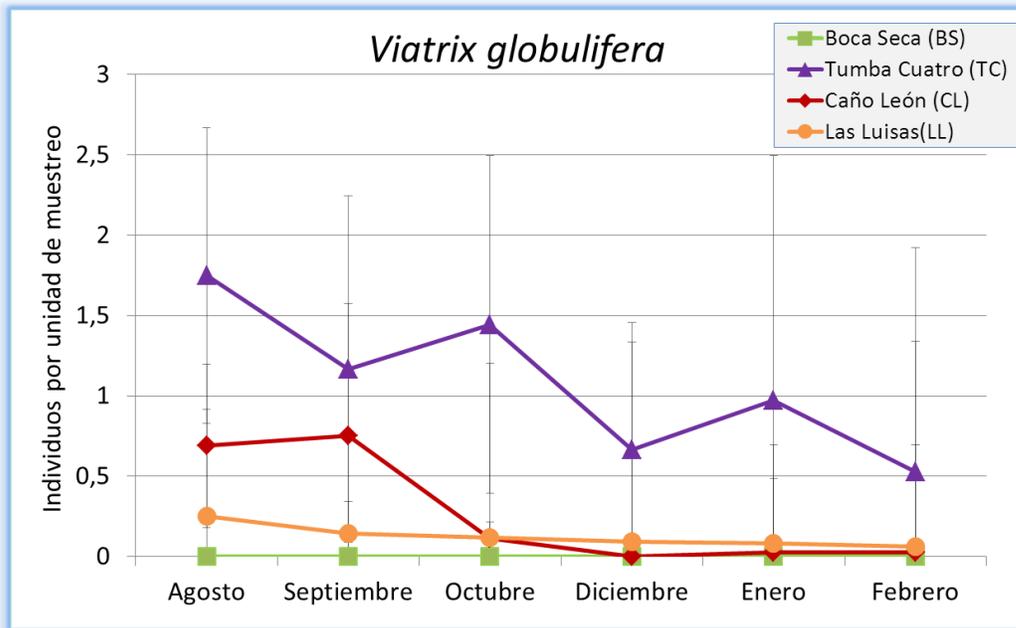


Figura 25. Abundancia promedio de individuos de *Viatrix globulifera* por unidad de muestreo (individuos por cuadrícula de 0,25m²) (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.

En contraste con las especies anteriormente mencionadas, el alga *Penicillus sp.* se encontró en mayor abundancia en la localidad de Boca Seca en comparación a las demás localidades, teniendo picos en los meses de Octubre y Febrero (Fig. 26). En las otras localidades hubo muy pocos registros.

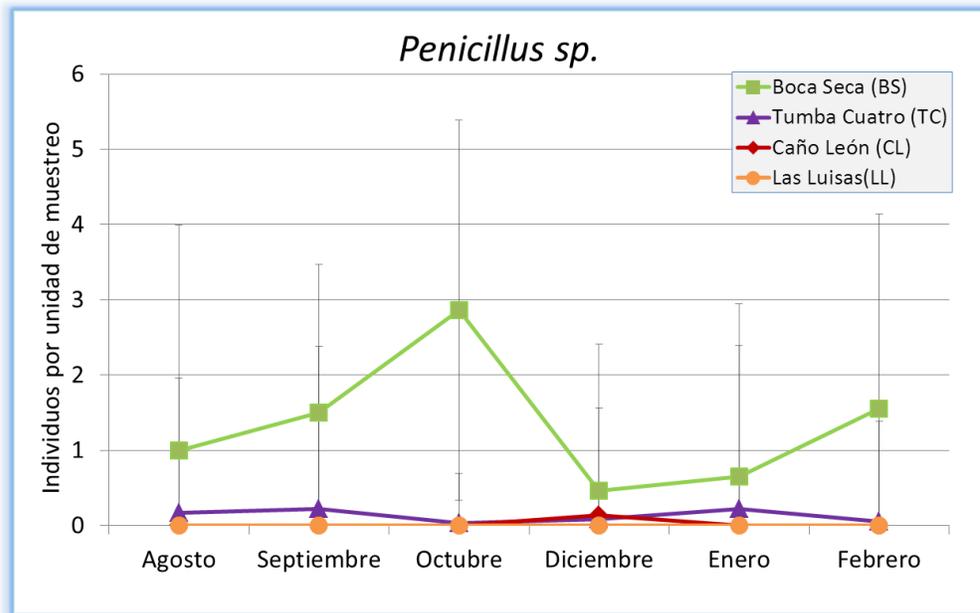


Figura 26. Abundancia promedio de individuos de *Penicillus sp.* por unidad de muestreo (individuos por cuadrícula de 0,25m²) (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.

3.2.2 Bandas

De la misma manera, se realizó un análisis PERMANOVA con la densidad de organismos registrada en las bandas de las distintas localidades y meses, las cuales presentan diferencias significativas en todas las fuentes de variación (Tabla 4), como en las cuadrículas. El mayor porcentaje de variación se presenta en el residual (42,32%) lo que indica que este modelo deja un 42,32% de variación sin explicar; pero el segundo porcentaje de variación mayor lo presentan las localidades (17,28%) y a pesar que existieran variaciones significativas en los sitios y en las bandas, también existen interacciones entre mes y localidad, indicando que las diferencias entre las localidades dependen del tiempo. Sin embargo, en una ordenación multivariada (MDS) (Fig. 27), se observa una diferencia entre localidades, no tan clara como en las cuadrículas. Pero, se puede apreciar que las localidades de Las Luisas y Caño León son parecidas entre sí y diferentes a Boca Seca y Tumba Cuatro, las cuales a su vez son similares entre sí.

Tabla 4. Resultados del PERMANOVA para la densidad de organismos registrados en las bandas por meses (Me), localidades (Lo), sitios (Si) y bandas (Tr).

Fuente	Df	MS	Pseudo-F	P (perm)	Componente de variación
Me	5	3954.2	35.474	0.001	9.81
Lo	3	17294	42.579	0.001	17.28
Si (Lo)	8	4061.5	39.071	0.001	14.31
MexLo	15	1985	17.807	0.003	10.86
Tr (Si (Lo))	36	1039.5	0.94359	0.046	3.13
MexSi (Lo)	40	1114.7	10.118	0.044	2.30
Res	180	1101.7			42.32
Total	287				

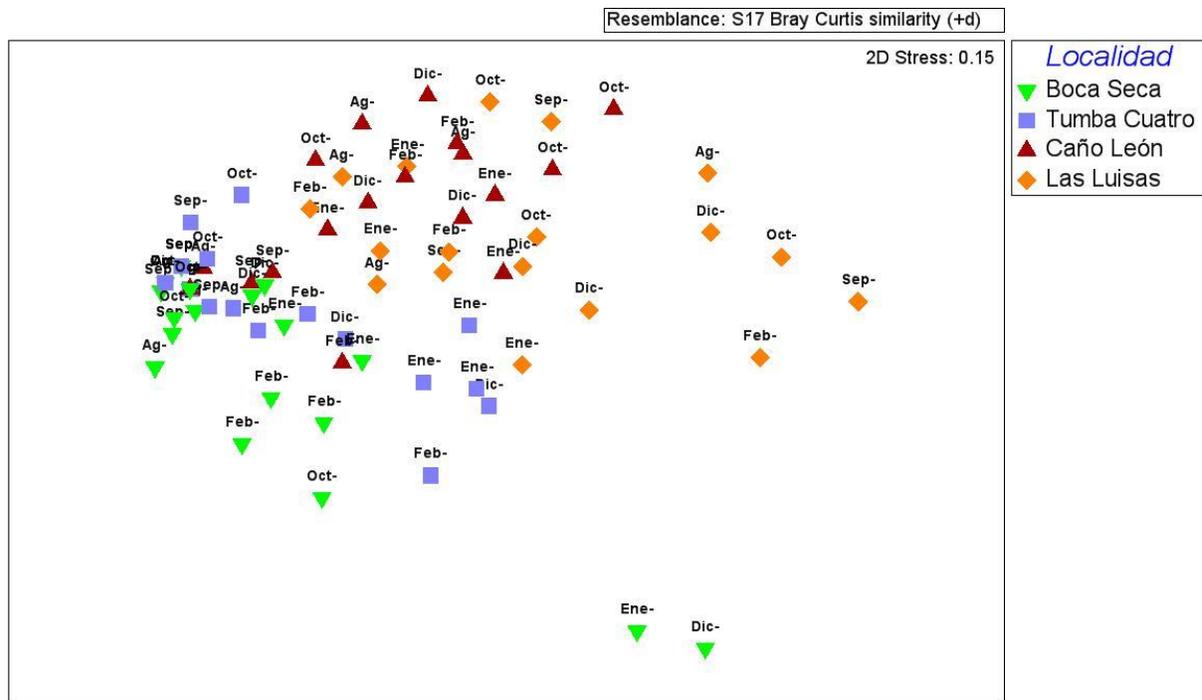


Figura 27. Ordenación multivariada (MDS) de los centroides de los datos de densidad de organismos de las bandas por cada sitio de las localidades y por mes de muestreo.

Para definir estas diferencias y semejanzas se realizó un análisis SIMPER, en el cual se identificaron las especies más comunes y dominantes, destacándose los siguientes organismos: *Echinaster sp.*, *Bartholomea annulata* y *Amphimedon viridis*. Se realizaron gráficas de abundancia de cada organismo, para cada localidad durante todos los meses y así poder observar las variaciones temporales y espaciales.

La estrella de mar *Echinaster sp.* se encuentra en mayor abundancia en Caño León, con la máxima en el mes de Diciembre y con densidades que oscilaron entre 1,8 a 2,5 individuos por bandas de 10 m². En las demás localidades las abundancias fueron inferiores a 1 individuo/ 10 m² (Fig. 28).

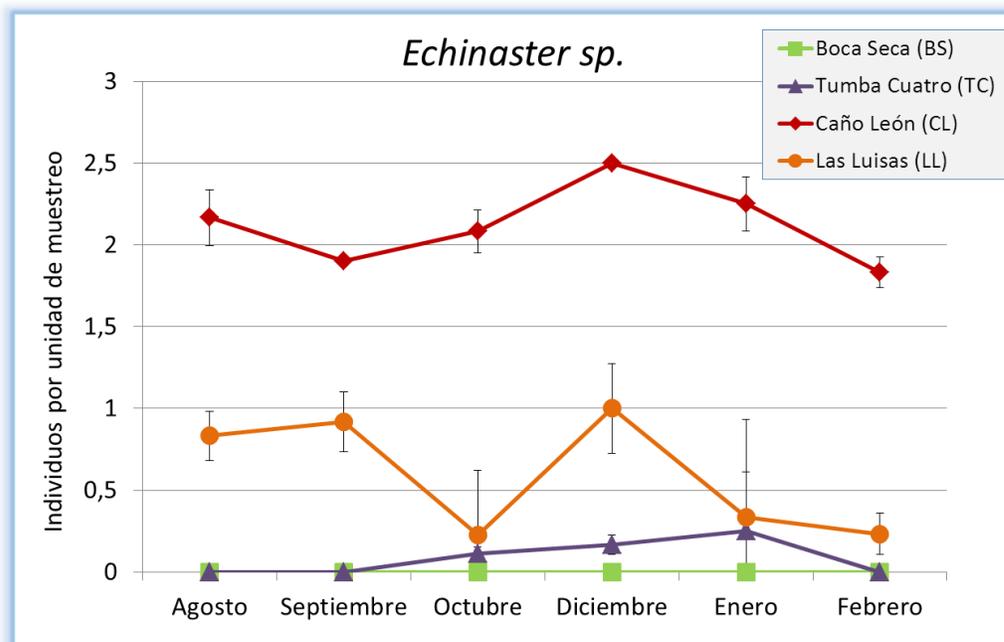


Figura 28. Abundancia promedio de individuos de *Echinaster sp.* por unidad de muestreo (individuos por banda de 10m²) (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.

Por el contrario, la anémona *Bartholomea annulata* se encuentra en mayor abundancia en Boca Seca, con picos en los meses de Septiembre y Diciembre (Fig. 29). También se pueden observar en Las Luisas el mismo patrón, aunque con valores inferiores. Además hay algunos registros en Tumba Cuatro y Caño León principalmente en los últimos tres meses de muestreo.

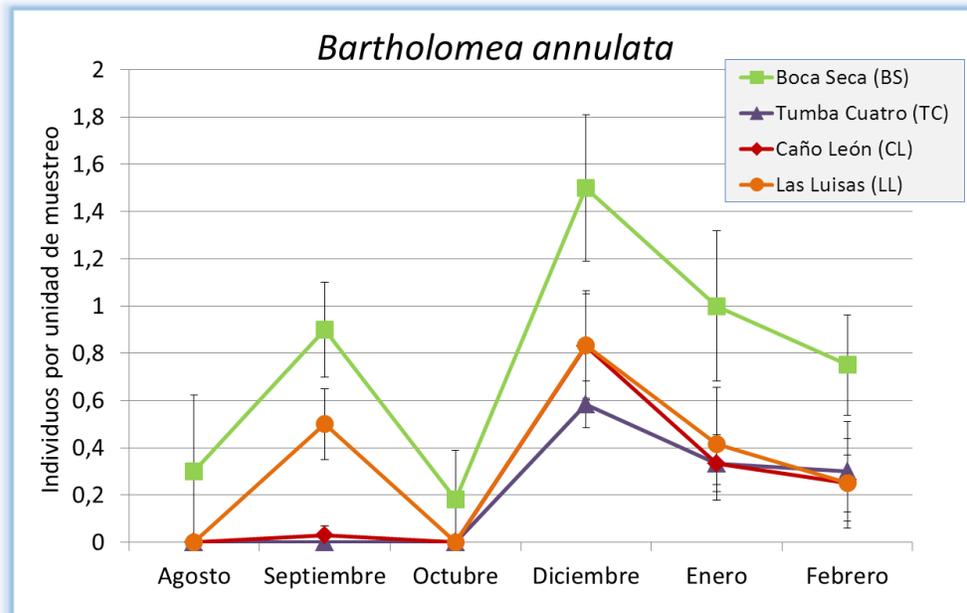


Figura 29. Abundancia promedio de individuos de *Bartholomea annulata* por unidad de muestreo (individuos por banda de 10m²) (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.

La esponja verde *Amphimedon viridis* se encontró en Las Luisas, manteniendo una abundancia constante en los primeros meses; sin embargo, en los meses de Enero y Febrero se observó una disminución de la misma (Fig. 30). Además de encontrarse en Las Luisas, la especie fue registrada en Boca Seca y en Tumba Cuatro solo en Diciembre y Enero, y no fue observada en Caño León ninguna vez.

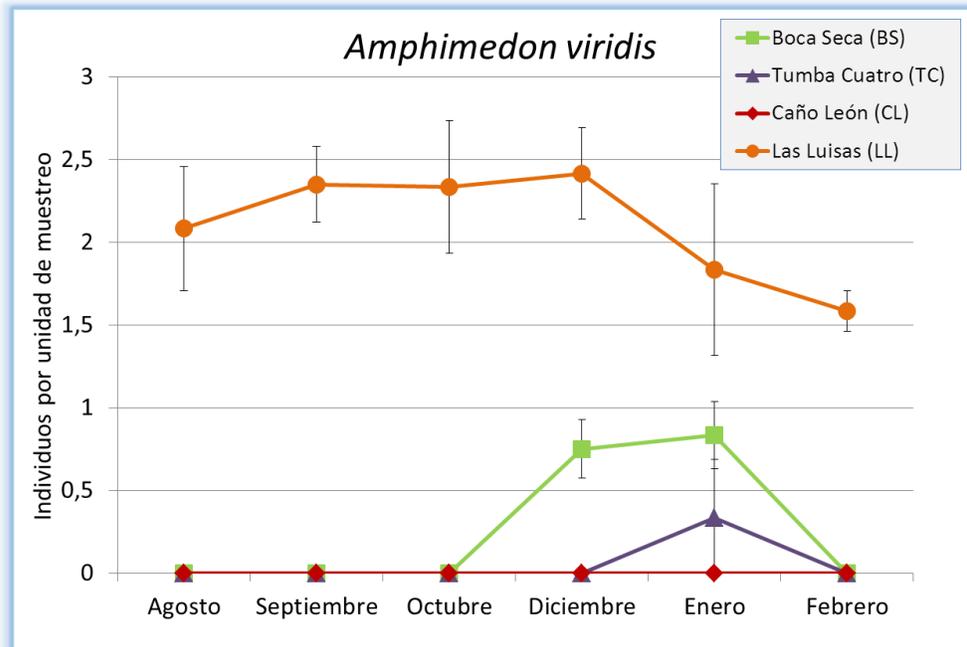


Figura 30. Abundancia promedio de individuos de *Amphimedon viridis* por unidad de muestreo (individuos por banda de 10m²) (+/- desv stand), en las cuatro localidades (BS, TC, CL y LL) durante los seis muestreos.

3.3 Componentes de variación

En cuanto a los componentes de variación del análisis PERMANOVA, podemos observar que, tanto en las cuadrículas como en las bandas, la “localidad” y el “residual” son los que poseen mayor variación, sin embargo esta variación disminuye a lo largo de los muestreos, mientras que aumentan las variaciones de “sitios” y “bandas” en las cuadrículas (Fig. 31) y de “sitios” en las bandas (Fig. 32), durante los meses de Enero y Febrero. Los resultados anteriores indican que los procesos responsables de los patrones espaciales descritos en este trabajo operan a pequeñas escalas espaciales.

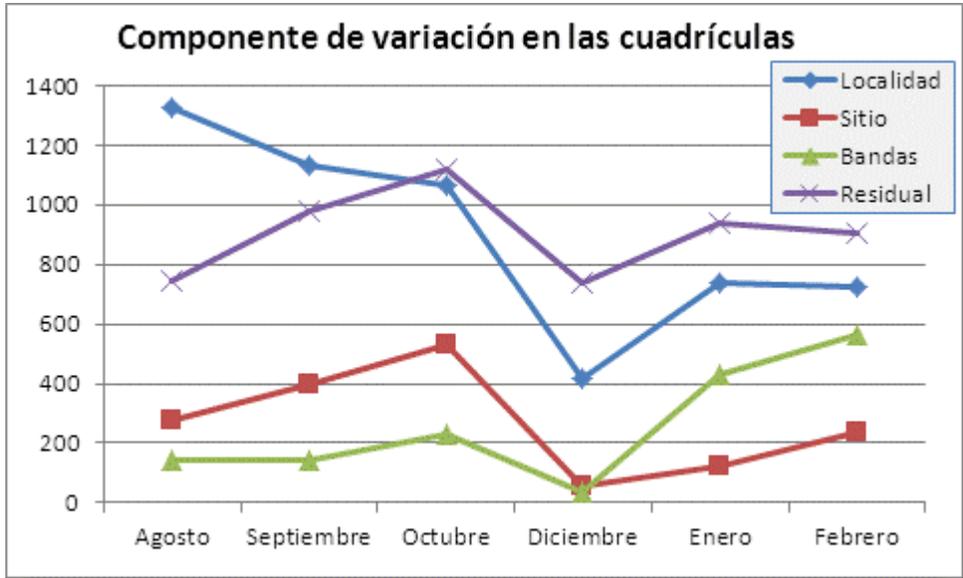


Figura 31. Componente de variación en la densidad de los organismos de las cuadrículas en cada uno de los meses de muestreo.

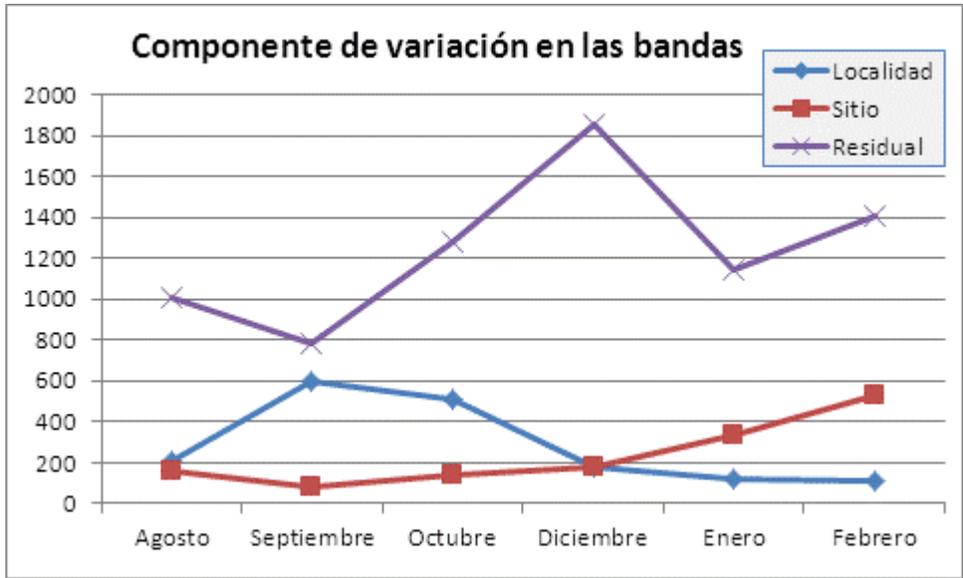


Figura 32. Componente de variación en la densidad de los organismos de las bandas en cada uno de los meses de muestreo.

4. Relaciones entre parámetros ambientales y características de la planta con la estructura comunitaria.

Las variables ambientales del agua y los parámetros de *Thalassia* que mejor explican los patrones encontrados en la estructura comunitaria de los organismos en cada una de las localidades, según el análisis BIO-ENV para las cuadrículas (Anexo 18) son la temperatura, la salinidad, el número de tallos y la cobertura de *T. testudinum*. Para las bandas (Anexo 19) son la temperatura, la salinidad, el número de tallos, la longitud de las hojas y la cobertura de *T. testudinum*. Y para los datos de presencia/ausencia (Anexo 20) son la temperatura, el número de tallos, la longitud de las hojas y la cobertura de *T. testudinum*; sin embargo la correlación de estas variables con la estructura comunitaria es muy baja (Tabla 5).

Tabla 5: Análisis BIO-ENV destacando el grupo de variables con mayor contribución a la estructura de la comunidad en las localidades.

	Variables	Correlación	p
Cuadrículas	Temperatura	0,235	0,0001
	Salinidad		
	Número de tallos		
	Cobertura <i>T. testudinum</i>		
Bandas	Temperatura	0,279	0,0002
	Salinidad		
	Número de tallos		
	Longitud de las hojas		
	Cobertura <i>T. testudinum</i>		
Presencia / Ausencia	Temperatura	0,334	0,0001
	Número de tallos		
	Longitud de las hojas		
	Cobertura <i>T. testudinum</i>		

Por último, podemos destacar que según el análisis de Componentes Principales, mostrado anteriormente en la Figura 14, las variables que mejor explican la estructura comunitaria en las localidades de Caño León, Tumba Cuatro y Las Luisas son: la cobertura de *T. testudinum*, la temperatura, transparencia y número de tallos, mientras que en Boca Seca es la cobertura de arena, la cual va en dirección contraria a la cobertura de *T. testudinum*.

DISCUSIÓN

1. Variación espacial y temporal de los organismos.

Una gran proporción de la variación en la abundancia de los organismos, reportada en este estudio, estuvo asociada a las pequeñas escalas espaciales, es decir, entre unidades de muestreo. Sin embargo, también, se detectaron diferencias entre localidades del Parque Nacional Morrocoy (mayor escala espacial considerada). En cuanto a las variaciones a grandes escalas de los organismos registrados en las cuadrículas, la localidad de Boca Seca es diferente a Tumba Cuatro, la cual es parecida a Caño León que a su vez, es distinta a Las Luisas ($BS \neq TC = CL \neq LL$). Por otro lado, en las variaciones de los organismos observados en las bandas, se destaca que Boca Seca es parecida a Tumba Cuatro, la cual, a su vez es diferente a Caño León, y esta es parecida a Las Luisas ($BS = TC \neq CL = LL$), dicha diferenciación, tanto en las cuadrículas como en las bandas, está determinada por el alto porcentaje de variación obtenido en las localidades, lo que puede ser debido a la influencia continental y oceánica que pudieran tener cada una de las cuatro localidades muestreadas. Además existen variaciones en los parámetros ambientales y estructurales de la planta, siendo las cuatro localidades diferentes entre sí, sin embargo, en la representación gráfica de los análisis, los datos de Tumba Cuatro se encuentran en forma más dispersa que los datos de las otras localidades. Igualmente, existen variaciones temporales donde los tres primeros meses de muestreo (Agosto, Septiembre y Octubre) tenían características ambientales diferentes a los tres últimos meses de muestreo (Diciembre, Enero y Febrero), mientras que en los datos biológicos, las localidades de Las Luisas, en las cuadrículas, y Tumba Cuatro, en las bandas, presentaba menor diferencia entre los meses muestreados. Sin embargo, a pesar de que existen variaciones temporales importantes, las diferencias entre las localidades del Parque se mantienen durante todos los meses.

Los patrones arriba mencionados han sido ampliamente reportados por diversos autores para el Parque Nacional Morrocoy. Por ejemplo, Bitter, en 1999 quien realizó un estudio seleccionando tres localidades, una externa, intermedia e interna, donde, obtuvo un gradiente en cuanto a los valores de materia orgánica, oxígeno, salinidad y temperatura. Algunos de los parámetros se incrementaban desde el área protegida a las más expuesta,

mientras que otros tenían un patrón inverso, por lo que concluyó que existía cierta influencia continental en la interna, oceánica en la externa y una combinación de ambas en la intermedia. Luego Bitter y col. (2009) en otro estudio, ahora con comunidades de moluscos en seis localidades del parque, concluye que hay dos grupos de localidades, uno constituido por aquellas con marcada influencia continental (Las Luisas, Caño Capuchino y Caño León), con mayor aporte de sedimentos y materia orgánica, y otro formado por aquellas localidades con influencia de aguas oceánicas (Tumba Cuatro, Playa Sur y Boca Seca). Esta influencia continental y oceánica ha sido también descrita en praderas de fanerógamas del Indo-Pacífico en Indonesia y Australia (Erftemeijer, 1994; Carruthers y col., 2002).

Las influencias continentales y oceánicas podrían inicialmente explicar las diferencias sedimentológicas que existen en el parque. Aunque este parámetro no fue evaluado en este estudio, se puede afirmar que las áreas con fracciones de sedimentos más fangosos (los cuales tienen un origen continental, y se introducen en el ambiente marino-costero a través del aporte de las quebradas y por las aguas de escorrentía, y se dispersan posteriormente con las corrientes) se encontraban en las localidades muestreadas localizadas más internamente. Además, estas localidades con un alto contenido de material orgánico en sus sedimentos, son áreas que generalmente están dominadas por manglares y en consecuencia, presentan una entrada constante de material orgánico (hojas, ramas y raíces) en sus sedimentos. Mientras que los sedimentos arenosos calcáreos, con bajo contenido de nutrientes (Erftemeijer, 1994), corresponden a áreas ubicadas a lo largo del eje de los cayos coralinos, y su origen puede venir dado por los arrecifes coralinos que se encuentran cercanos (García y Farina, 2005). Esta mayor abundancia de materia orgánica en los sedimentos de las localidades más internas, estimula el aumento de la biomasa de *Thalassia* (Carruthers y col. 2002; Boer 2007), crea una mayor complejidad estructural, lo que a su vez permite el establecimiento de un mayor número de organismos (Attrill y col., 2000; Kovalenko y col., 2012).

Otro factor que explica dicha influencia terrestre u oceánica, es la edad de las praderas, las cuales son más jóvenes, con altas tasas de recambio, en las localidades más internas donde hay influencia terrestre, y más longevas hacia las áreas más externas del parque (Pérez, 2005). Esto pareciera indicar que existe un patrón de estructura de edades diferenciado por la localización de la pradera en el gradiente de influencia oceánico-

continental, lo que sugiere que podría tratarse de una contribución diferencial de nutrientes en estas áreas debido a los continuos aportes terrestres, como ya ha sido reseñado anteriormente (Pérez, 2005).

En cuanto a los organismos registrados en las cuadrículas y responsables de las diferencias entre las localidades, estos poseen marcadas diferencias en sus densidades. Uno de los organismos más abundantes es el gastrópodo *Modulus modulus*, dominante en Caño León, que a lo largo de los seis meses de muestreo, disminuyó considerablemente, pero de forma paulatina, pasando su abundancia de aproximadamente 25 a 5 individuos por cuadrícula de 0,25 m². Es una de las especies de moluscos más abundantes y comunes de las praderas de fanerógamas del Caribe (Houbrick, 1980; Prieto y col., 2003) y también de Morrocoy (Bitter 1988). Aunque su hábitat normal sea sobre las hojas de la fanerógama, bajará a los estratos inferiores de la planta cuando las aguas se ponen turbulentas (Houbrick, 1980). Este comportamiento pudiese explicar una ocasional y local disminución de la abundancia de la especie. Pero la disminución de la densidad en los meses de menores temperaturas sugiere que este parámetro u otro estaría de alguna forma determinando su abundancia.

El erizo *Lytechinus variegatus*, es la especie determinante en las praderas de Las Luisas, con una abundancia que se mantiene constante a lo largo de los muestreos (promedio alrededor de 5 erizos por 0,25 m²). Es una especie que se alimenta directamente de las hojas de *Thalassia* o de otra fanerógama (Drifmeyer, 1981). Aguirre y col. (2007) en su estudio sobre caracterización de macroinvertebrados asociados a *Thalassia* en el Caribe Colombiano, plantea que la presencia de este erizo se debe a los altos valores de biomasa foliar, ya que las características físicas y estructurales de las praderas le proporcionan importantes recursos (Thayer y col., 1984). Por otro lado, la intensidad del oleaje parece determinar también la distribución de la especie. Noriega y col. (2002) encontraron en la Bahía de Mochima, que *L. variegatus* fue menos abundante en las áreas más expuestas, mientras que en zonas con menor intensidad de oleaje o dentro de pequeñas ensenadas, la densidad era mayor. Estos resultados concuerdan con los obtenidos en este estudio, siendo Las Luisas la localidad más interna muestreada, con alta biomasa de *Thalassia*, aguas tranquilas y donde se registraron las mayores densidades del erizo.

La anémona *Viatix globulifera*, registró un patrón muy característico en la localidad de Tumba Cuatro, donde fue más abundante. La densidad va disminuyendo en forma escalonada con el tiempo, es decir, en Agosto tiene una alta abundancia, en Septiembre disminuye y en Octubre vuelve a aumentar y así sucesivamente hasta febrero. Por lo que se podría inferir que dicha anémona posee un ciclo de vida corto.

Por último el alga *Penicillus sp.*, el cual fue la especie determinante en Boca Seca, donde se ancla directamente al sedimento calcáreo, posee un pico de abundancia durante el mes de Octubre, y el valor más bajo en Diciembre. Esta especie generalmente se establece cuando ocurren disturbios localizados en la pradera dejando expuesto el sedimento arenoso, y es una de las especies involucradas en la sucesión y recuperación de la pradera en sus estadios tempranos (Zieman 1982). Por lo tanto este pico de abundancia en Octubre pudiese estar relacionado con algún parche arenoso en la pradera colonizado por una agregación de algas, y que no volvió a ser evaluado en los demás meses por la aleatoriedad en el establecimiento de las unidades de muestreo.

En cuanto a la fauna registrada en las bandas, que son especies de mayor tamaño móviles o sésiles, el mayor porcentaje de variación definido por la densidad de individuos coincide con lo obtenido en las cuadrículas y también es determinado por las localidades. De manera similar que en las cuadrículas, la abundancia de muchas de las especies puede ser debido a la influencia continental y oceánica que pudieran tener cada una de las localidades.

La densidad y composición de las especies registradas en las bandas son más parecidas en las localidades de Las Luisas y Caño León, y a su vez difieren de Tumba Cuatro y Boca Seca. Dichos resultados concuerdan con los resultados obtenidos por Bitter y col. (2009) para Morrocoy. La influencia oceánica y la cercanía de un arrecife coralino explican la presencia de algunas especies de mayor tamaño y vida sésil típicas de ambientes coralinos como los corales *Millepora alcicornis* y *Siderastrea radians*, así como la esponja *Callyspongia vaginalis* y su ofiuroido inquilino *Ophiotrix suenoni*.

Una de las especies que diferencian las localidades en las bandas es la estrella de mar *Echinaster sp.*, muy abundante en Las Luisas y Caño León, donde tiene una leve disminución de la densidad en el mes de Septiembre y uno pico en el mes de Diciembre.

La especie es típica de hábitats de aguas tranquilas, más resguardados, pero se desconoce que otros factores estarían determinando la mayor abundancia en las localidades más internas.

Por otro lado, *Bartholomea annulata* es un cnidario, carnívoro, que se encuentra en mayor abundancia en Boca Seca, con picos en los meses de Septiembre y Diciembre. Igual que con lo que ocurrió con otros organismos donde la abundancia descendió en Enero y Febrero, no se puede afirmar categóricamente que el descenso de la temperatura de 4 grados como máximo (31-27°C) sea la causa, ya que los límites inferiores de tolerancia de la mayoría de estas especies está por debajo de los 20°C. Como el descenso de la abundancia ocurre simultáneamente en todas las localidades pudiese estar relacionado con algún evento ambiental a nivel del parque no evaluado o a la dinámica misma de las poblaciones.

Y por último, *Amphimedon viridis* es una esponja filtradora que se encontró en mayor abundancia en Las Luisas, manteniéndose constante los primeros meses y en los dos últimos presentó una disminución. Ha sido registrada también en Boca Seca y Tumba Cuatro. Como es un organismo filtrador, pudiese ser que sus poblaciones sean reguladas por una mayor abundancia de alimento en la columna de agua, lo que ocurre justamente en el período de los vientos Alisios que resuspenden los sedimentos del fondo en aguas someras, y a la vez disminuyen la temperatura del agua.

2. Características de las praderas

Las comunidades tropicales se han caracterizado por tener un gran número de especies, y una distribución uniforme de las mismas. Generalmente estas características son explicadas por los bajos niveles de estrés físico, produciéndose pequeñas variaciones estacionales (McArthur, 1969). Sin embargo, muchos estudios de comunidades en general, han demostrado que los valores de abundancia de las especies pueden sufrir grandes cambios estacionales, o ser muy diferentes en zonas cercanas geográficamente. Por ejemplo, Heck y Westone (1977), expresaron que las fanerógamas marinas no pueden considerarse comunidades estables, ya que no están libres de estrés.

En las costas venezolanas, una de las características climatológicas más resaltantes son los vientos Alisios provenientes del Nor-Este, entre mediados de Diciembre hasta Abril, afectando también la región de Morrocoy (Solana y col., 2005).

Tanto la temperatura del aire, como la del agua están condicionadas por los vientos Alisios. Mientras mayor sea la velocidad del viento, más bajas serán las temperaturas tanto del aire como del agua. Fenómeno que ocurre durante los meses de Diciembre, Enero y Febrero, cuando se registran las menores temperaturas, mientras que las máximas ocurren entre Agosto y Octubre (Solana y col., 2005). Las temperaturas registradas en este estudio están dentro del intervalo reportado para el parque: la menor temperatura registrada fue en Boca Seca en Febrero (27°C) y la mayor fue en Tumba Cuatro en Septiembre (31°C). Además el promedio de temperatura de 29,58°C es similar al promedio anual registrado en otros estudios para Morrocoy: 29.18° (Bone y col., 2001), 29.1° C (Solana y col., 2005) y 29.2°C (Pérez y col., 2006).

Por otra parte, las corrientes marinas superficiales también pueden estar determinadas por los vientos Alisios, y a su vez cuando son muy intensas en aguas someras pueden resuspender los sedimentos alterando la transparencia del agua (Castellanos y col., 2000). Esto podría ser una explicación para la disminución de la transparencia en todas las localidades en los últimos tres meses de muestreo. Como los vientos Alisios estaban soplando durante este periodo, puede ser que el incremento de la velocidad de los mismos provocara un aumento de las corrientes, o generara turbulencia en el agua lo que produjo una suspensión de las partículas del sedimento y por ende, una disminución en la transparencia del agua (Ward y col., 1984).

La salinidad afecta la distribución y crecimiento de las praderas, y de igual forma determina la presencia y abundancia de las especies asociadas (Lirman y Cropper, 2003; Fletcher y Fletcher, 1995). En este estudio los valores de salinidad aumentaron hacia los meses de Diciembre, Enero y Febrero, lo que coincide con la época de sequía que va desde finales de Diciembre hasta Mayo, mientras que desde Junio hasta principios de Diciembre es la época de lluvias, donde se espera que la salinidad sea menor (Pérez-Nieto, 1980; Mahieu, 1984). También hay que destacar que las localidades que presentaron mayor salinidad fueron Boca Seca, que es de esperarse, por encontrarse hacia la región más externa con influencia de aguas oceánicas y Las Luisas, que está

ubicada junto a la costa y como los niveles de pluviosidad fueron muy bajos en las épocas de muestreo, al contrario de algunos años anteriores (Martin, 2005; Chollet y Bone, 2007), en conjunto con el estancamiento de las aguas en esa bahía, unido a una alta evaporación de las aguas superficiales y las pequeñas lagunas hipersalinas que descargan en Las Luisas, pudiesen incrementar la salinidad en esta localidad.

Tanto la temperatura como la salinidad y la transparencia del agua son importantes para el desarrollo de las fanerógamas marinas, ya que en marea baja se mantienen expuestos al sol el follaje de *T. testudinum*, y esto produce la reposición de la biomasa del follaje dañado (Bitter, 1999).

Las praderas son sistemas estructuralmente complejos a distintas escalas (Williams y Heck, 2001) y la estructura de la comunidad y la abundancia de los grupos de invertebrados que la integran, está directamente relacionado con los cambios en la heterogeneidad y complejidad del hábitat, particularmente con la biomasa de las hojas de *Thalassia* (Bitter y col., 2009). En este estudio, la biomasa de las hojas (aquí referida como la suma de las hojas verdes, no verdes y tallos cortos de otros estudios) fue mayor en la localidad de Caño León ($765,93\text{g/m}^2 \pm 205,94\text{g/m}^2$) seguido de Tumba Cuatro ($641,94\text{g/m}^2 \pm 74,85\text{g/m}^2$), Las Luisas ($556,98 \text{g/m}^2 \pm 60,63\text{g/m}^2$) y bastante inferior en Boca Seca ($342,34\text{g/m}^2 \pm 63,89\text{g/m}^2$) manteniéndose el mismo patrón en el tiempo. Estos valores son similares a los obtenidos por Pérez (2005) para Morrocoy, con la diferencia que en Tumba Cuatro es donde se obtuvo la mayor biomasa ($601,97$ y $646,15 \text{g/m}^2$), seguida de Caño León ($570,26$ y $517,49 \text{g/m}^2$) y la menos abundante fue igualmente Boca Seca ($272,43$ y $391,5 \text{g/m}^2$). No obstante, la biomasa de raíces y rizomas fue muy parecida a lo largo del tiempo en las cuatro localidades, pero levemente mayor en la localidad de Boca Seca ($728,88\text{g/m}^2 \pm 86,84\text{g/m}^2$), lo que era de esperarse, ya que esta localidad recibe influencia de aguas oceánicas, donde las corrientes supuestamente son más intensas y las plantas necesitan de mayor anclaje, el cual se lo dan las raíces y los rizomas de las mismas (Bitter, 1988). Pérez (2005) obtuvo valores bastante inferiores para esta localidad ($197,51$ y $300,31 \text{g/m}^2$). La biomasa total estimada en este estudio, es decir, la suma de la biomasa de las hojas más la biomasa de las raíces y rizomas, fue similar a lo reportado por Isea (1994) y Pérez (2005) para Morrocoy, sin embargo difieren en el orden de abundancia de las localidades. Estos autores encontraron la mayor biomasa total en Tumba Cuatro $1078,31 \text{g/m}^2$ y $1210,3 \text{g/m}^2$ respectivamente, la cual en este

estudio fue de 1337,10 g/m². La segunda localidad más abundante de Pérez (2005) fue Caño León (908,88 g/m²), la cual no fue evaluada por Isea (1994), pero en este estudio fue la localidad con mayor biomasa (1412,25 g/m²). Las Luisas es la tercera localidad en abundancia en los tres estudios, aunque los valores difieren: 927,25 g/m² (Isea 1994), 714,18 g/m² (Pérez 2005) y 1254,17 g/m² (este estudio), además de variar entre 543,22 y 721,91 g/m² en un estudio realizado en la localidad a largo de un año por Pérez y col (2006). La última localidad, Boca Seca, la más externa, también presenta valores muy disimiles entre los estudios: 956,59 g/m² (Isea, 1994), 469,96 g/m² (Pérez 2005) y 1071,22 g/m² (este estudio). Estos resultados demuestran que hay una variabilidad espacial y temporal de la biomasa entre las praderas del parque.

La arquitectura de la planta de las fanerógamas marinas desempeña un papel importante en la abundancia de las especies asociadas a ellas (Orth y col., 1984), ya que mientras mayor sea el área foliar, más organismos podrían establecerse en ella (Atrill y col., 2000). Por otro lado, el mayor desarrollo de los pastos marinos generalmente se encuentra asociado a áreas con moderada a baja intensidad del oleaje o dentro de pequeñas ensenadas (Fonseca y Bell, 1998). Además Bitter (1988) señala que en las zonas más externas del Parque Nacional Morrocoy existe un aumento de la biomasa de rizomas como fuente de arraigo en lugares de fuertes corrientes marinas, mientras que en las zonas cerradas de aguas más tranquilas el componente foliar es el que se ve favorecido en su desarrollo. También, la presencia de manglares favorece positivamente a la cobertura y la biomasa de las praderas debido a que contribuyen a la productividad primaria de *Thalassia testudinum* por el aporte de nutrientes a los sedimentos (Patriquin, 1973; Erftemeijer, 1994; Gutiérrez-Aguirre y col. 2000; Mónaco y col. 2010).

Tomando en cuenta lo antes expuesto, y comparando la longitud de las hojas de *Thalassia testudinum* y el número de tallos de la misma, obtenidos en este estudio se observan algunos patrones. Las cuatro localidades muestreadas se encontraban cercanas a manglares, pero los sedimentos donde están establecidas las praderas son distintos. Boca Seca posee un mayor contenido de arenas calcáreas (Bone y col., 2005; Martin, 2005), y por ende menos nutrientes, por estar más cerca de arrecifes coralinos. Sin embargo, el oleaje y las corrientes marinas podrían ser también una explicación del porqué Boca Seca tenga tanto el menor promedio de longitud de hojas, como el menor promedio de número de tallos (también encontrado por Pérez 2005), ya que esta localidad

se encuentra cerca de la zona más externa del parque. También podemos destacar que las fanerógamas de estas áreas de mayor influencia oceánica, son muy longevas y la tasa de recambio es reducida (Pérez, 2005). Sin embargo, Tumba Cuatro es la localidad con mayor longitud de hojas pero con reducido número de tallos en promedio en este estudio. Por otro lado, tanto Caño León y Las Luisas poseen alto promedio de longitud de hojas y de número de tallos, lo cual puede ser explicado por la ubicación de estas localidades en las zonas internas del parque, donde el oleaje es menor y también porque son praderas jóvenes con una alta tasa de recambio (Pérez, 2005).

En cuanto a la cobertura del sustrato, se supone que cuanto mayor sea la cobertura y la densidad de las fanerógamas marinas, mejores serán las condiciones ambientales de la localidad principalmente de la calidad del agua (Zieman, 1982; Walker y McComb, 1992). Es por esto que, al tener un alto porcentaje de cobertura de *Thalassia testudinum* (aproximadamente de 70%) en las cuatro localidades, durante los muestreos, se podría interpretar que estas áreas poseen buenas condiciones ambientales actualmente. No obstante, en estudios previos los valores de cobertura en las mismas localidades oscilaban alrededor de 50-60% (Pérez, 2005), y en el orden de 87-90% en Playa Mero (Rodríguez y Villamizar, 2000).

También, las localidades de Caño León, Las Luisas y Tumba Cuatro poseen una cobertura de sustrato con una alta proporción de *Thalassia testudinum* en relación a la arena, siendo constante en todos los meses. Esto coincide con los valores de biomasa y de número de tallos. Sin embargo, en Boca Seca la proporción de *T. testudinum* es menor, pero la de arena es mayor que en las otras localidades, e igualmente coincide con los valores de biomasa y número de tallos. Esta mayor proporción de arena permite a algunos organismos colonizar esos parches y anclarse directamente en el sedimento como en el caso del alga *Penicillus sp.* (Zieman, 1982).

Las variables más relacionadas entre sí en los análisis son la longitud de las hojas y el número de tallos, como ambas forman parte de los parámetros estructurales de la planta, era de esperarse que estuviesen correlacionadas. Adicionalmente estas variables también están relacionadas con la temperatura y con la transparencia del agua, ya que la luz es un factor crítico para la sobrevivencia y crecimiento de la planta (Kraemer y Hanisak 2000).

3. Estructura de la comunidad.

La riqueza de especies registrada en este estudio fue de 44 especies, siendo el grupo más diverso el de los moluscos con 19 especies, seguido de los equinodermos con 7 y los cnidarios con 6 especies. Por otro lado, las localidades más diversas fueron Las Luisas y Tumba Cuatro (27 especies), seguidas por Caño León y Boca Seca ambas con 24 especies. Estos resultados son consistentes con estudios previos donde también se señalan a los moluscos como el grupo dominante en distintas praderas de Venezuela y del Caribe (Greenway, 1995; Galindo, 1997; Jiménez y col. 2000; Bone y col., 2005; Aguirre y col., 2007). Igualmente los resultados coinciden con Bone y col. (2005) en que la localidad con mayor riqueza fue Las Luisas, mientras que Boca Seca fue la de menor riqueza. En relación a la dominancia de los moluscos en las praderas, Aguirre y col. (2007) explica que se debe a la variedad de formas de vida y estrategias de alimentación que presentan, con lo cual sobresalen en la comunidad jugando un papel importante en la red trófica del ecosistema. Por otro lado, en Venezuela la abundancia de los moluscos se ha relacionado también con el enriquecimiento de las aguas que están sometidas a las acciones constantes de los vientos Alisios favoreciendo el crecimiento y la reproducción del grupo, sin embargo esto está descrito para el oriente del país (Prieto y col., 2003).

En cuanto a la densidad de organismos por localidad, Caño León fue la que presentó el mayor número de individuos, en las cuadrículas, con respecto a las otras localidades, durante todos los meses de muestreo. La segunda localidad más abundante fue Tumba Cuatro, seguida de Las Luisas y por último, Boca Seca. Esto concuerda con el patrón obtenido en el promedio de biomasa de las hojas, lo que sugiere que podría existir una correlación entre la biomasa foliar y la abundancia de los organismos, ya que una mayor abundancia de hojas crea más microhabitats y refugios permitiendo alojar una mayor cantidad de organismos (Ansari y col., 1991; Bostrom y Bonsdorff, 1997; Williams y Heck, 2001).

La riqueza de las especies puede estar asociada a cambios en los parámetros fisicoquímicos del agua o estructurales de la planta, así como a la dinámica poblacional de las especies de la comunidad, entre otros (Duffy 2006). De las localidades estudiadas Boca Seca es la que presentó menor riqueza, tanto en las cuadrículas como en las bandas,

durante todos los meses de muestreo, pero también es la localidad que presentó la menor biomasa de hojas, o sea es un hábitat menos estructurado para los invertebrados que en las demás localidades; y la complejidad del hábitat en las praderas es considerado de gran importancia en la composición de la fauna (Heck y Orth, 1980). Por otro lado, las localidades restantes (Las Luisas, Tumba Cuatro y Caño León) presentaron una mayor riqueza que Boca Seca durante todos los meses, y poseen un patrón muy parecido, en el cual, en las cuadrículas, se aprecian dos picos altos en los meses de Septiembre y Diciembre, y en las bandas, dicho pico es en Enero. Estos incrementos de riqueza pudiesen estar relacionados con los cambios de temperatura, por alteraciones en las corrientes marinas, por el mismo ciclo de vida de cada una de las especies o por otros componentes bióticos como la depredación (Orth y col., 1984; Hasegawa y col., 2008). Sin embargo, el factor o factores que realmente estarían actuando sobre la riqueza de las especies son muy inciertos.

4. Relaciones entre parámetros ambientales y características de la planta con la estructura comunitaria.

Las diferencias observadas entre los datos ambientales y biológicos parecen coincidir. Sin embargo, al realizar las correlaciones, tomando en consideración la estructura completa del diseño, se obtiene que la correlación entre los datos ambientales y los datos biológicos son muy bajos, esto puede estar ocurriendo por las variaciones a pequeñas escalas, determinadas por las interacciones biológicas como la depredación (Peterson y col., 2001) y la competencia (Rose y Dawes, 1999) que no se evaluaron en este estudio, también podría ser por disponibilidad de alimento, disponibilidad de larvas en la columna de agua o por efectos indirectos.

De las variables ambientales y parámetros de *Thalassia* que mejor explican los patrones encontrados en la estructura comunitaria de las cuadrículas, las bandas y los datos de presencia/ausencia, la cobertura de *T. testudinum* y el número de tallos cortos son las que aparecen en los 3 componentes. Estos resultados coinciden con lo expresado por varios autores (Heck, 1977; Greening y Levinson, 1982; y Virnstein y Howard, 1987, Diaz y Liñero, 2004), quienes señalan que la mayor abundancia de organismos se encuentra en localidades con mayor cobertura de fanerógamas y algas macrofíticas, mientras que otros autores, tales como Heck y Westone, 1977; Virnstein y col., 1983; Leber, 1985; Graham y

Neville, 2002 y Penagos y col., 2008, señalan que las praderas de *Thalassia* que contienen mayor biomasa vegetal permite la presencia de un mayor número de especies y que éste es el principal factor que influye en la abundancia de los organismos. Sin embargo, a pesar de que la relación entre la biomasa de hojas y el número de individuos presentes en cada localidad es positiva, los análisis estadísticos mostraron que la correlación de la biomasa con la composición de la comunidad es muy baja.

También se ha utilizado la densidad de tallos de *Thalassia* como indicador de la complejidad estructural del hábitat. Sin embargo, esta complejidad depende también de otras múltiples variables, por lo que Atrill y col. (2000) y Kovalenko y col. (2012) señalan que estas conclusiones están poco sustentadas, ya que en lugares donde la cobertura vegetal de las plantas es similar, podrían presentarse diferentes niveles de complejidad estructural del hábitat.

En relación a los patrones de distribución espacial a grandes escalas (localidades) de las comunidades del megabentos asociadas a fondos de *T. testudinum*, en el PNM, las variables señaladas en los análisis como potencialmente estructuradoras son la salinidad y la temperatura. La primera, como se mencionó anteriormente, puede estar establecida por los vientos Alisios, ausencia o presencia de lluvias y por las corrientes marinas.

Los vientos Alisios se intensifican en los meses de Diciembre, Enero y Febrero, lo que produce una disminución de la temperatura en esos meses, los cuales concuerdan con los últimos meses de muestreo. Por su parte, en Agosto, Septiembre y Octubre disminuye la intensidad de estos vientos y la temperatura del agua está en su máximo. Sin embargo, como el descenso de la temperatura durante el período de estudio fue de cuatro grados (31-27°C), la variación parece ser muy pequeña como para afectar a los organismos, ya que los límites inferiores de tolerancia de la mayoría de las especies tropicales están por debajo de los 20°C.

Rodríguez y col. (2010), en un monitoreo de CARICOMP en Colombia no encontraron correlación significativa entre los datos ambientales (temperatura, transparencia del agua y salinidad) y los parámetros biológicos de *T. testudinum* evaluados, por lo que supone que las fluctuaciones observadas para algunos de los parámetros biológicos son explicados por cambios ambientales a lo largo del año más que una respuesta de la

comunidad a los cambios ambientales interanual, debido a que él realizó su estudio en un solo período durante el año.

Por otro lado, hay que tener en cuenta que la localidad de Boca Seca está determinada por la cobertura de arena, tal como lo muestra el análisis de Componentes Principales, este resultado coincide con los altos valores de abundancia de *Penicillus sp.* en dicha localidad, que coloniza estos parches arenosos. En las demás localidades se puede observar que están determinadas por la cobertura de *T. testudinum*, temperatura del agua y número de tallos, lo que coincide con los resultados obtenidos en el BIO-ENV.

Finalmente, también se observaron variaciones a pequeñas escalas espaciales, las cuales normalmente están determinadas por interacciones biológicas, por lo que no podemos descartar que otros factores no medidos o evaluados en este estudio, como el comportamiento de algunos animales, la depredación, migración, reproducción, dinámica poblacional, composición de los sedimentos, detritus sobre las hojas de la planta o el fondo, turbulencia del agua, corrientes internas dentro del parque, entre otros, tengan un efecto importante en las comunidades de invertebrados asociadas a *Thalassia*.

En general, los resultados y análisis de este estudio describen un patrón de distribución espacial que ha sido reportado para diferentes comunidades del Parque Nacional Morrocoy (incluyendo praderas de *T. testudinum*), es decir, un claro gradiente de distribución entre localidades expuestas a las condiciones oceánicas y localidades internas con mayor influencia terrestre. Esta descripción clásica del área de estudio, deriva en la conclusión directa que los parámetros ambientales como la temperatura, salinidad, etc., son fundamentales en determinar los patrones de distribución de las comunidades asociadas a las praderas de *T. testudinun*. Sin embargo, y a diferencia de los trabajos realizados con anterioridad en dicha área, el presente estudio muestra que al considerar diferentes escalas espaciales, tal correlación directa entre variables ambientales y la comunidad del megabentos no existe. Se indica que a pesar de existir una clara diferencia entre localidades, también existe una alta variación a pequeñas escalas espaciales que no ha sido descrita, ni mucho menos considerada a la hora de proponer los modelos de funcionamiento del parque. Estas variaciones, no pueden ser explicadas por los factores tradicionalmente considerados importantes para el PNM. Por todo lo anterior, se recomienda continuar estudiando los organismos asociados a

fanerógamas marinas tomando en consideración factores biológicos (como la competencia, depredación) para poder entender mejor algunos de los patrones encontrados, los procesos que los determinan, la importancia ecológica de los mismos y proponer proyectos de conservación tanto de las praderas como del Parque Nacional Morrocoy en general.

CONCLUSIONES

- Se encontraron patrones de distribución espacial a grandes escalas espaciales para todos los aspectos estudiados (megabentos, parámetros ambientales, y estructura de la planta) que coinciden con las descripciones clásicas del Parque Nacional Morrocoy, es decir, un gradiente entre las localidades expuestas y aquellas internas relacionados a influencias oceánicas y continentales respectivamente.
- Los patrones de distribución espacial de los organismos a grandes escalas (localidad) parecen estar determinadas por características de la planta como la cobertura de la fanerógama y la densidad de tallos cortos, mientras que las variaciones temporales parecieran estar determinadas por factores fisicoquímicos, como la temperatura del agua.
- También se encontró una alta variación en la composición y abundancia de las comunidades bentónicas a pequeñas escalas espaciales (bandas y cuadrículas). Al considerar estas variaciones, no se encontraron correlaciones entre el componente biológico y los parámetros ambientales.
- Al considerar diferentes escalas espaciales, en relación a las comunidades de megabentos, las interpretaciones actuales sobre el funcionamiento del Parque Nacional Morrocoy pudiesen cambiar sustancialmente.

BIBLIOGRAFÍA

- Abbott, R.T. 1974. American Seashells. Van Nostrand Reinhold Company. New York (USA). 663 pp.
- Acosta, J.M. 1974. Estudio de las comunidades vegetales en la Bahía de Los Totumos. *Bol. Soc. Venez. Cien. Nat.*, **31**: 79-112.
- Agudo, A.I. 1987. Contribución al conocimiento de la Actinofauna de Venezuela (Anthozoa: Cerianthipatharia y Zoantharia). Agudo. Primera Edición. Caracas, Venezuela. 307 pp.
- Aguirre, A., Duque, G., Gómez, D. 2007. Caracterización de la Fauna de Macroinvertebrados Epibentónicos Asociados a Praderas de *Thalassia testudinum* (Banks ex König, 1805) en La Guajira, Caribe Colombiano. *Gulf and Carib. Fish. Inst.* **58**: 56-61.
- Ansari, Z.A., Rivonker, C.U., Ramani, P. y Parulekar, A.H. 1991. Seagrass habitat complexity and macroinvertebrate abundance in Lakshadweep coral reef lagoons, Arabian Sea. *Coral Reefs* **10**:127-131.
- Atienza, D. 2000. Taxonomía y ecología de los anfípodos asociados a praderas de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Morrocoy. Trabajo Especial de Grado, Coordinación de Biología, Universidad Simón Bolívar, Caracas.
- Atrill, M. J., Strong, J.A. y Rowden, A.A. 2000. Are macroinvertebrate communities influenced by seagrass structural complexity? *Ecography*. **23**: 114-121.
- Begon, M., Harper, J.L. y Townsend, C.R. 1990. Ecology: individuals, populations and communities. Segunda Edición. Blackwell Scientific, Cambridge, Massachussets.

- Bitter, R. 1988. Análisis multivariado de la comunidad asociada a *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Morrocoy. Tesis de Doctorado, Postgrado en Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Bitter, R. 1993. Estructura y función del campo de *Thalassia* como ecosistema. *Ecotropicos* **6**: 30-42.
- Bitter, R. 1999. Benthic communities associated to *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) at three localities of Morrocoy National Park, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* **47**: 443-452.
- Bitter, R., Didonna, G. y Vieitez, J.M. 2009. Caracterización de la comunidad de moluscos asociada a *Thalassia testudinum* en localidades del Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Ciencia* **17**: 151 - 168.
- Björk, M., Short, F., Mcleod, E. y Beer, S. 2008. Managing Seagrasses for Resilience to Climate Change. *IUCN*, Gland, Switzerland.
- Boer, W.F. 2007. Seagrass-sediment interactions, positive feedbacks and critical thresholds for occurrence: a review. *Hydrobiologia* **591**: 5-24.
- Bone, D., Cróquer A., Klein E., Pérez D., Losada F., Martín A., Bastidas C., Rada M., Galindo L. y Penchaszadeh, P. 2001. Programa CARICOMP: Monitoreo a largo plazo de los ecosistemas marinos del Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Interciencia* **26**: 457-462.
- Bone, D., Miloslavich, P., Martín, A., Bitter, R., Rodríguez, C., Huck, E., Díaz, Y. y Di Donna, G. 2005. Estudio de la macrofauna bentónica asociada a praderas de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Morrocoy. p: 425-486 En: *AGENDA MORROCOY: Estudio integral del sistema Parque Nacional Morrocoy con vías al desarrollo de planes de uso y gestión para su conservación*. Bone, D., Spiniello, P., Solana, P., Martín, A., García, E., López, J., La Barbera, A., Gómez, S., Pérez, D., Vera, B., Barreto, M., Zoppi, E., Miloslavich, P., Bitter, R., Klein, E., Villamizar, E., Losada, F. y Posada, J. Informe final. Fonacit. Caracas.

- Bone, D y Rodríguez, C. 2005. Estudio de la fauna de anélidos poliquetos (Annelida: Polychaeta) asociados a praderas de *Thalassia testudinum*. p: 487-530 En: *AGENDA MORROCOY: Estudio integral del sistema Parque Nacional Morrocoy con vías al desarrollo de planes de uso y gestión para su conservación*. Bone, D., Spiniello, P., Solana, P., Martín, A., García, E., López, J., La Barbera, A., Gómez, S., Pérez, D., Vera, B., Barreto, M., Zoppi, E., Miloslavich, P., Bitter, R., Klein, E., Villamizar, E., Losada, F. y Posada, J. Informe final. Fonacit. Caracas.
- Bone, D. y San Martín, G. 2003. Ecological aspects of syllids (Annelida: Polychaeta: Syllidae) on *Thalassia testudinum* beds in Venezuela. *Hydrobiologia* **496**: 289-298.
- Bostrom, C., Bonsdorff, E. 1997. Community structure and spatial variation of benthic invertebrates associated with *Zostera marina* (L.) beds in the northern Baltic Sea. *J. Sea Research* **37**: 153-166.
- Brook, M. 1978. Comparative macrofaunal abundance in turtlegrass (*Thalassia testudinum*) communities in south Florida characterized by high blade density. *Bull. Mar. Sci.* **28**: 212-217.
- Bryceson, I. 1981. A review of some problems of tropical marine conservation with particular reference to the Tanzanian coast. *Biological Conservation* **20**: 163-171.
- Castellanos, P., R. Valera y F. Muller-Karger. 2000. Descripción de las áreas de surgencia al sur del Mar Caribe examinadas con el sensor infrarrojo AVHRR. *Mem. Fund. La Salle de Cienc. Nat.* **154**: 55-76.
- Carruthers, T.J., Dennison W.C., Longstaff B.J., Waycott M., Abal E.G., McKenzie L.J., Long V.J. 2002. Seagrass habitats of northeast Australia: Models of key processes and controls. *Bull. Mar. Sci.* **71**: 1153-1169.
- Chollett, I. y Bone, D. 2007. Effects of heavy rainfall on polychaetes: Differential spatial patterns generated by a large-scale disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **340**: 113–125.

- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2001. Primer V6: User Manual/tutorial. Primer-E. Ltd. Plymouth.
- Dawes, C. 1986. Botánica marina. Editorial Limusa S.A. Primera Edición, México.
- Den Hartog, C. 1977. Structure, function, and classification in seagrass communities. pp: 89-121. En: *Seagrass Ecosystem. Series: Marine science*. Vol. 4. Editorial Marcel Dekker Inc., New York, USA.
- Díaz, J.M., Puyana, M. 1994. Moluscos del Caribe colombiano. Un catálogo ilustrado., Editorial Presencia, Colciencias, Fundación Natura, Invemar. Bogotá.
- Diaz, J.M., Barrios, L.M. y Gómez-López, D.I. 2003. Las praderas de pastos marinos en Colombia. Estructura y distribución de un ecosistema estratégico. *Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "José Benito Vives de Andrés" INVEMAR*. Serie de publicaciones especiales (Nº10). Santa Marta. Colombia.
- Díaz, O. y Liñero I. 2004. Comunidad de moluscos asociados a praderas de *Thalassia testudinum* (Bank et koning 1805), en la Bahía de Mochima, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* **55**: 44-55
- Doering, V. y Bone, D. 1983. Composición de la fauna asociada a la pradera de *Thalassia testudinum* de Punta Morón. pp: 115-131. En: Ecología del ambiente marino costero de Punta Morón (Termoeléctrica Planta Centro, Estado Carabobo, Venezuela). P.E. Penchaszadeh (Ed.). Informe Final de la Fase II del Proyecto por contrato CADAFE- Universidad Simón Bolívar, INTECMAR, Caracas.
- Drifmeyer, J.E. 1981. Urchin *Lytechinus variegatus* grazing on eelgrass, *Zostera marina*. *Estuaries* **4**: 374-375.
- Duffy, J.E. 2006. Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* **311**: 233-250.

- English, S., Wilkinson, C. y Baker, V. 1997. Survey manual for tropical marine resources. Australian Institute of Marine Science. Segunda Edición. Townsville, Australia.
- Erfemeijer, P.L. 1994. Differences in nutrient concentrations and resources between seagrass communities on carbonate and terrigenous sediments in South Sulawesi, Indonesia, *Bull. Mar. Sci.* **54**: 403-419.
- Fletcher, S.W. y Fletcher, W.W. 1995. Factors affecting changes in seagrass distribution and diversity in the Indian River lagoon complex between 1940 and 1992. *Bull. Mar. Sci.* **57**: 49-58.
- Fonseca, M.S. y Bell S.S. 1998. Influence of physical setting on seagrass landscapes near Beaufort, North Carolina, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **171**: 109-121.
- Galindo, L.I. 1997. Variación espacial y temporal de los poliquetos asociados a praderas de *Thalassia testudinum*. Trabajo Especial de Grado, Coordinación de Biología, Universidad Simón Bolívar, Caracas.
- García, E.M., Bastidas, C., Cruz, J.J. y Farina, O. 2011. Metals in Waters and Sediments of the Morrocoy National Park, Venezuela: Increased Contamination Levels of Cadmium over time. *Water Air Soil Pollut* **214**:609-621.
- García, E.M. y Farina O. 2005. Evaluación de la calidad del agua y de los indicadores de la contaminación del Parque Nacional Morrocoy y sus áreas de influencia. Parte I: Hidrocarburos. p: 809-849 In: *AGENDA MORROCOY: Estudio integral del sistema Parque Nacional Morrocoy con vías al desarrollo de planes de uso y gestión para su conservación*. Bone, D., Spiniello, P., Solana, P., Martín, A., García, E., López, J., La Barbera, A., Gómez, S., Pérez, D., Vera, B., Barreto, M., Zoppi, E., Miloslavich, P., Bitter, R., Klein, E., Villamizar, E., Losada, F. y Posada, J. Informe final. Fonacit. Caracas.

- Gómez, A. 2000a. Abundancia de *Lytechinus variegatus* (Lamarck) en la Isla de Cubagua, Venezuela. *Rev. de Biol. Trop.* **48**: 125-131.
- Gómez, A. 2000b. Abundancia relativa del erizo *Lytechinus variegatus* (Lamarck) en la costa sur de la Isla de Margarita, Venezuela. *Acta Ecol. Museo Marino Margarita* **2**: 31-39.
- Gómez, A. 2001. Abundancia del erizo *Lytechinus variegatus* (Lamarck) en la costa norte, este y oeste de la Isla de Margarita (Venezuela). *Acta Científica Venezolana* **53**: 210-215.
- Gómez, A. 2003. Relación diámetro-peso y proporción cromática del erizo *Lytechinus variegatus* (Echinoidea: Toxopneustidae) en las islas de Margarita y Cubagua, Venezuela. *Rev. de Biol. Trop.* **51**: 83-86.
- Graham, J.E. y Neville, S.B. 2002. Benthic macrofauna in Tasmanian estuaries: scales of distribution and relationships with environmental variables. *Journal Exp. Mar. Biol. Ecol.* **270**: 1-24.
- Graterol, A. 1986. Diversidad de moluscos en dos localidades del Golfo de Cariaco, Edo Sucre. Trabajo Especial de Grado, Departamento de Biología, Universidad de Oriente, Cumaná.
- Greenway, M. 1995. Trophic relationships of macrofauna within a Jamaican seagrass meadow and the role of the echinoid *Lytechinus variegatus* (Lamarck). *Bull. Mar. Sci.* **56**: 719-736.
- Greening, H. S. y Levinson, R. J. 1982. Diel variation in the structures of seagrass associated epibenthic macroinvertebrate communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **7**: 147-156.
- Gutierrez-Aguirre, M.A., De la Fuente, M.C. y Cervantes, A. 2000. Biomasa y densidad de dos especies de pastos marinos en el sur de Quintana Roo, México. *Revista Biol. Trop.* **48**: 313-316.

- Hasegawa, N., Hori, M. y Mukai, H. 2008. Seasonal changes in eelgrass functions: current velocity reduction, prevention of sediment resuspension, and control of sediment–water column nutrient flux in relation to eelgrass dynamics *Hydrobiologia* **596**:387-399.
- Heck, K.L. 1977. Comparative species richness, composition, and abundance in Caribbean seagrass (*Thalassia testudinum*) meadows (Panama). *Mar. Biol.* **41**: 335-348.
- Heck, K.L. y Wetstone, G.S. 1977. Habitat Complexity and Invertebrate Species Richness and Abundance in Tropical Seagrass Meadows. *J. Biogeogr.* **4**: 135-142.
- Heck, K.L. y Orth, R.J. 1980. Seagrass habitats: The role of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages. En: Kennedy, V.S. *Estuarine Perspectives*. Academic Press. Nueva York. Estados Unidos. 449-464.
- Houbrick, R.S. 1980. Observations on the anatomy and life history of *Modulus modulus* (Prosobranchia: Modulidae). *Malacologia* **20**: 117-142.
- Huck, E. 2001. Composición y ecología de gasterópodos asociados a tres praderas de *Thalassia testudinum* del Parque Nacional Morrocoy. Trabajo Especial de Grado, Coordinación de Biología, Universidad Simón Bolívar, Caracas.
- Humann, P. y Deloach, N. 2002. Reef creatures identification. Second edition. New world publication. Florida. USA.
- Hutchings, P. 1982. The fauna of Australian seagrass beds. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* **106**:181-200.
- Isea, J.A. 1994. Variación espacial y temporal de la epifauna móvil asociada a las praderas de *Thalassia testudinum*. Tesis de Grado, Coordinación de Biología, Universidad Simón Bolívar, Caracas.

- Jagtap, T.G., Komarpant D.S. y Rodrigues, R.S. 2003. Status of a seagrass ecosystem: an ecological sensitive wetland habitat from India. *Wetlands* 23: 161-170.
- Jiménez, M. 1994. Comunidad de moluscos asociadas a *Thalassia testudinum* en la Ensenada de Reyes, Bahía de Mochima, Edo. Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente* 33: 67-76.
- Jiménez, M., Bone, D., y Liñero, I. 2009. Variaciones temporales de la densidad y riqueza de especies de moluscos en una pradera de *Thalassia testudinum* en la localidad de los Cachicatos, Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente* 48: 67-78.
- Jiménez, M., Bone, D., Pereira, G. y Liñero, I. 2005. Comunidad de moluscos bivalvos en una pradera de *Thalassia testudinum* en el Golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente* 44: 41-50.
- Jiménez, M. y Liñero, I. 2002. Moluscos en praderas de *Thalassia testudinum* en Isla Larga, Bahía de Mochima, Edo. Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente* 41: 55-65.
- Jiménez, M., Liñero, I., Blanco-Rambla, J. y Fermin, J. 2000. Macrofauna béntica asociada con *Thalassia testudinum* en la Bahía de Mochima, Sucre, Venezuela. *Rev. Biol. Tropical* 48: 233-242.
- Kikuchi, T., y Péres, J. 1977. Consumer ecology of seagrass beds. pp: 147-193. In: *Seagrass Ecosystem: A scientific perspective. Series: Marine science. Vol. 4.* Editorial Marcel Dekker Inc., New York, USA.
- Kovalenko, K.E., Thomaz, S.M. y Warfe, D.M. 2012. Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685:1-17

- Kraemer, G.P. y Hanisak, M.D. 2000. Physiological and growth responses of *Thalassia testudinum* to environmentally-relevant periods of low irradiance. *Aquatic Botany* **67**: 287-300.
- Laboy-Nieves, E., Klein, E., Conde, J., Losada, F., Cruz, J y Bone, D. 2001. Mass Mortality of tropical marine communities in Morrocoy, Venezuela. *Bulletin of marine Science*. **68**: 163–179.
- Laboy-Nieves E.N. y Conde, J.E. 2001. Metal levels in eviscerated tissue of shallow water deposit-feeding holothurians. *Hydrobiologia*. **459**:19–26.
- Laboy-Nieves, E.N. y Conde, J.E. 2006. A new approach for measuring *Holothuria mexicana* and *Isostichopus badionotus* for stock assessments. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* **24**: 39-44.
- Leber, K.M. 1985. The influence of predatory decapods, refuge and microhabitat selection on seagrass communities. *Ecology* **66**: 1951-1964.
- Lewis, F.G. y Stoner, A.W. 1983. Distribution of macrofauna within seagrass beds: an explanation for patterns of abundance. *Bull. Mar. Sci.* **33**: 296-304.
- Liñero, I. y Díaz, O. 2006. Polychaeta (Annelida) associated with *Thalassia testudinum* Banks ex Koning 1805 from northeastern coast of Venezuela. *Rev. Biol. Tropical* **54**: 971-978.
- Lirman, D. y Cropper, W. 2003. The influence of salinity on seagrass growth, survivorship, and distribution within Biscayne Bay, Florida: Field, experimental, and modeling studies. *Estuaries* **26**: 131-141.
- López, B.1992. Caracterización de la comunidad de camarones (Crustacea: Decapoda: Natantia) de la epifauna asociada a una pradera somera de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques. Trabajo Especial de Grado, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas.

- Mahieu, G. 1984. Milieu et peuplements macrobenthiques littoraux du Golfo Triste (Venezuela): études expérimentales sur la pollution. Thèse de Doctorat 3e. cycle, Université D'Aix Marseille, Marseille, France.
- Mahieu, G. 1989. Les peuplements macrobenthiques de deux herbiers de *Thalassia testudinum* du Vénézuéla soumis ou non à des rejets thermiques. *Mésogée*, **49**: 71-89.
- Martín, A. 2005. Evaluación de los parámetros ambientales y de calidad de las aguas en el Parque Nacional Morrocoy y zonas aledañas. p: 159-239 En: *AGENDA MORROCOY: Estudio integral del sistema Parque Nacional Morrocoy con vías al desarrollo de planes de uso y gestión para su conservación*. Bone, D., Spiniello, P., Solana, P., Martín, A., García, E., López, J., La Barbera, A., Gómez, S., Pérez, D., Vera, B., Barreto, M., Zoppi, E., Miloslavich, P., Bitter, R., Klein, E., Villamizar, E., Losada, F. y Posada, J. Informe final. Fonacit. Caracas.
- Martín, A., Penchaszadeh, P. y Atienza, D. 2001. Densidad y hábitos alimentarios de *Oreaster reticulatus* en praderas de fanerógamas de Venezuela. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **17**: 203-208.
- Mc Arthur, R.H. 1969. Patterns of communities in the tropics. *Biol. J. Linnean. Soc.* **1**:19-30.
- McRoy, C.P. y Helfferich, C. 1980. Applied aspects of seagrasses. En: Phillips, R.C. y McRoy, C.P. (eds.), *Handbook of Seagrass Biology, An Ecosystem Perspective*. Garland STPM Press, New York. p. 297-343.
- Miloslavich, P., Klein, E., Martín, A., Bastidas, C., Marin, B. y Spiniello, P. 2005. Venezuela. pp: 109-136. In: P. Miloslavich y E. Klein (eds), *Caribbean Marine Biodiversity: the known and the unknown*, DEStech Publications Inc., Lancaster, USA.

- Miloslavich, P. y Huck, E. 2009. Mollusk assemblages in seagrasses and macroalgal rocky shores in Venezuela: implementing the NaGISA Protocol. *Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat.* **171**: 81-98.
- Mónaco, C., Giménez, E., Narciso, S., Alfonso, F. y Bustillos, F. 2010. Caracterización de los bosques de manglar y las praderas de *Thalassia testudinum* de la Isla la Tortuga y cayos adyacentes, Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas, LUZ, Maracaibo, Venezuela.* **44**: 297-316.
- Nielsen-Muñoz, V., Cortés, J. 2008. Abundancia, biomasa y floración de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en el Caribe de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* **56**: 175-189.
- Noriega, N., Croquer, A. y Pauls, S.M. 2002. Población de *Lytechinus variegatus* (Echinoidea: Toxopneustidae) y características estructurales de las praderas de *Thalassia testudinum* en la Bahía de Mochima, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* **50**: 49-56.
- Ogden, J.C. 1980. Faunal relationships in Caribbean seagrass beds. pp: 173-198. In: Phillips R.C. and McRoy C.P. (eds), A handbook of seagrass biology; An ecosystem perspective. Garland STPM Press, New York.
- Ogden, R.J., y Zieman, J.C. 1977. Ecological aspects of coral reef-seagrass bed contacts in the Caribbean. Proceeding. *Third international Coral Reef Symposium.* 377-382
- Orth, R.J., Heck, K.L. y Van Montfrans, J. 1984. Faunal Communities in Seagrass Beds: A Review of the Influence of Plant Structure and Prey Characteristics on Predator-Prey Relationships. *Estuaries* **7**: 339-350.
- Patriquin, D.G. 1973. Estimation of growth rate, production and age of the marine angiosperm *Thalassia testudinum* König. *Carib. J. Sci.*, **13**: 111-124.

- Paynter, C., Cortés J. y Engels, M. 2001. Biomass, productivity and density of the seagrass *Thalassia testudinum* at three sites in Cahuita National Park, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* **49**: 265-272
- Paz, C.A. 2007. Estudio de la comunidad de moluscos asociada a *Thalassia testudinum* en la Bahía de Los Totumos, Estado Miranda. Trabajo de Grado, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Penagos, G., Palacios, J. y Aguirre, N. 2008. Microhabitat use and multivariate pattern of motile epifaunal community in relation to sediment grain size in a tropical Seagrass meadow. *Gestión y Ambiente.* **11**: 17-26.
- Peña, T.A. y Jiménez-Prieto, M. 2001. Comunidad de peces en tres praderas de *Thalassia testudinum* del Golfo de Cariaco, Estado Sucre. Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela.* Universidad de Oriente. **40**: 39-48.
- Pérez, D. 2005. Praderas de fanerógamas marinas y macroalgas asociadas: estructura, composición y dinámica de comunidades de *Thalassia testudinum* y macroalgas asociadas en el Parque Nacional Morrocoy. p: 367-424 En: *AGENDA MORROCOY: Estudio integral del sistema Parque Nacional Morrocoy con vías al desarrollo de planes de uso y gestión para su conservación.* Bone, D., Spiniello, P., Solana, P., Martín, A., García, E., López, J., La Barbera, A., Gómez, S., Pérez, D., Vera, B., Barreto, M., Zoppi, E., Miloslavich, P., Bitter, R., Klein, E., Villamizar, E., Losada, F. y Posada, J. Informe final. Fonacit. Caracas.
- Pérez, D. y L. Galindo. 2000. Effects of hyposalinity in *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) from Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* **48**: 251-260
- Pérez, D., Guevara, M., Bone, D. 2006. Temporal variation of biomass and productivity of *Thalassia testudinum* (Hydrocharitacea) in Venezuela, Southern Caribbean. *Rev. Biol. Trop.* **54**: 329-339.

- Pérez-Nieto, H. 1980. Estudio ambiental marino costeros de Golfo Triste y marco de referencia para evaluar efectos de operaciones petroleras. (*Contrato USB-MARAVEN*). Tomo II, Informe.
- Peterson, B.J., Thompson, K.R., Cowan, J.H. y Heck, K.L., 2001. Comparison of predation pressure in temperate and subtropical seagrass habitats based on chronographic tethering. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **224**: 77-85
- Peterson, C.H., Summerson, H.C. y Duncan, R.B. 1984. The Influence of Seagrass Cover on Population Structure and Individual Growth Rate of a Suspension Feeding Bivalve, *Mercenaria mercenaria*. *J. Mar. Res.* **42**: 123-138.
- Phillips, R. y Meñez, E. 1988 Seagrasses. *Smith. Contrib. Mar. Sci.* **34**: 1-104.
- Prieto, A., Sant, S., Méndez E., y Lodeiros, C. 2003. Diversidad y abundancia de los moluscos en las praderas de *Thalassia testudinum* en la Bahía de Mochima, Parque Nacional Mochima, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* **51**: 413-426.
- Rebolledo, N.G. 1988. Caracterización ecológica de la fauna asociada a una pradera de *Thalassia testudinum* (Banks) en el Cayo Paiclá, frente a Boca Seca, Parque Nacional Morrocoy, Edo. Falcón, Venezuela. Trabajo de Grado, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Rodríguez, A., Garzón, J., Batista, A., Gil, D., Gómez, D., Gómez, K., López, T., Navas, R., Reyes, M.C., Vega, J., 2010. Temporal patterns in coral reef, seagrass and mangrove communities from Chengue bay CARICOMP site (Colombia): 1993-2008. *Rev. Biol. Trop.* **58**: 45-62.
- Rodríguez, C. 2003. Depredación por peces y crustáceos decápodos como factor regulador de la macrofauna bentónica asociada a praderas de fanerógamas. Tesis de Doctorado, Postgrado en Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas.

- Rodríguez, C. y Villamizar, E. 2000. Fauna bentónica asociada a una pradera de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitacea) en el Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* **48**: 243-249.
- Rodríguez Grau, J.L. y Losada, F. 1986. Efecto del apacentamiento de los erizos *Lytechinus variegatus* y *Echinometra lucunter* sobre las comunidades marinas de la Bahía de Mochima, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela.* **25**: 69-84.
- Rose, C.D. y Dawes, C.J. 1999. Effects of Community Structure on the Seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **184**: 83-95.
- Rossel, M. 2011. Morrocoy National Park Report State of Environment, Projects and Stakeholders Analysis. Europaisch-Karibische Gesellschaft - EKG (Asociación Europea-Caribeña), Konstanz, Alemania.
- Ruiz, J. 1983. Densidad poblacional máxima sostenible del botuto *Strombus gigas* (Linnaeus), en las praderas de *Thalassia testudinum* (Koning) en el Archipiélago de Los Roques. Trabajo de Grado, División de Ciencias Biológicas, Universidad Simón Bolívar, Caracas, 84 p.
- Sambrano, A. 1987. Actividad sedimentívora de *Holothuria mexicana* e *Isostichopus badionotus* (Echinodermata: Holothuroidea) en bajos de *Thalassia testudinum*. Trabajo de Grado, División de Ciencias Biológicas, Universidad Simón Bolívar, Caracas, 131 p.
- Sambrano, A., Diaz, H. y Conde, J.E. 1990. Caracterización de la ingesta en *Isostichopus badionotus* (Selenka) y *Holothuria mexicana* Ludwig (Echinodermata: Holothuroidea). *Carib. J. Sci.* **26**: 45-51.
- San Martín, G. y Bone, D. 2001. Syllidae (Polychaeta) de praderas de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Morrocoy (Venezuela). *Rev. Biol. Trop.* **49**: 609-620.

- Sant, S. 1994. Estudio ecológico de la comunidad de moluscos asociadas a praderas de *Thalassia testudinum* (Konig, 1805), en la Bahía de Mochima, Estado Sucre, Venezuela. Trabajo Especial de Grado, Universidad de Oriente, Cumaná, 132 p.
- Schweizer, D. y Posada, J. 2006. Distribution, density, and abundance of the queen conch, *Strombus gigas*, in Los Roques Archipelago National Park, Venezuela. *Bulletin of Marine Science* **79**: 243–258.
- Short, F.T., Coles, R. y Pergent-Martini, C. 2001. Global seagrass distribution. pp: 5-30. In: *Global seagrass research methods*. Short, F.T. y Coles, R. (eds). Elsevier Science B.V. Amsterdam
- Short, F.T. y Echeverria, S. 1996. Nature and human-induced disturbance of seagrasses. *Environmental Conservation* **23**: 17-27.
- Short, F.T. y Neckles, A.H. 1999. The effects of global climate change on seagrass. *Aquat. Bot.* **63**: 169-196.
- Solana, P., García, R. y Castellanos, B. 2005. Estudio hidrodinámico y de transporte de contaminantes en el sistema costero de Morrocoy y del Golfete de Cuare, Venezuela. p: 113-158 In: *AGENDA MORROCOY: Estudio integral del sistema Parque Nacional Morrocoy con vías al desarrollo de planes de uso y gestión para su conservación*. Bone, D., Spiniello, P., Solana, P., Martín, A., García, E., López, J., La Barbera, A., Gómez, S., Pérez, D., Vera, B., Barreto, M., Zoppi, E., Miloslavich, P., Bitter, R., Klein, E., Villamizar, E., Losada, F. y Posada, J. Informe final. Fonacit. Caracas.
- Stoner, A. W. 1980. The role of seagrass biomass in the organization of benthic macrofaunal assemblages. *Bull. Mar. Sci.* **30**: 537-551.
- Tagliafico, A., Rangel, M.S. y Rago, N. 2011. Distribución y densidad de dos especies de holoturoideos en la isla de Cubagua, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* **59**: 843-852.

- Tagliafico, A., Rangel, M.S. y Rago, N. 2012a. Distribución, densidad y estructura de talla de *Oreaster reticulatus* y *Luidia senegalensis* (Echinodermata: Asteroidea) en isla de Cubagua, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* **60**: 1149-1159.
- Tagliafico, A., Rangel, M.S. y Rago, N. 2012b. Distribución, densidad y estructura de tallas del género *Strombus* isla de Cubagua. *Interciencia* **37**: 381-389
- Thayer, G., Bjorndal, K., Ogden, J., Williams, S., Zieman, J. 1984. Role of Larger Herbivores in Seagrass Communities. *Estuaries*. **7**: 351-376
- Underwood, A.J., Chapman, M.G. 1996. Scales of Spatial Patterns of Distribution of Intertidal Invertebrates. *Oceanologia* **107**: 212-224.
- Van Katwijk, M.M., Vergeer, L.H.T., Schmitz, G.H.W. y Roelofs, J.G.M. 1997. Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series* **157**:159-173.
- Vera, B. 1978. Introducción al conocimiento taxoecológico de la comunidad de *Thalassia* en las aguas costeras de la Región Noroccidental del Estado Sucre. Trabajo Especial de Grado, Departamento de Biología, Universidad de Oriente, Cumaná.
- Vera, B. 1992. Seagrass of Venezuelan coast: distribution and community components. pp: 135-140. In: U. Seeliger (ed.) *Coastal Plant Communities of Latin America*. Academic Press, San Diego.
- Vera, B. 2008. Contribution of seagrasses ecosystems to the Venezuelan coastline vegetation. pp: 65-75 In: Lieth, H; Sucre, M., Herzog, B. (eds) *Mangroves and Halophytes: Restoration and utilization*. Springer Science & Business Media B.V. New York

- Virnstein, R.W., Mikkelsen, P.S., Cairns, K.D. y Capone, M.A. 1983. Seagrass beds versus sand bottoms: The trophic importance of their associated benthic invertebrates. *Florida Scientist* **46**: 363-381.
- Virnstein R. W. y Howard, R. K. 1987. Motile epifauna of marine macrophytes in the Indian River lagoon, Florida. II. Comparisons between drift algae and three species of seagrasses. *Bull. Mar. Sci.* **41**: 13-26.
- Walker, D.I., McComb A.J. 1992. Seagrass degradation in Australian coastal waters. *Mar. Poll. Bull.* **25**: 191-195.
- Ward, L.G., Kemp, W.M., Boynton, W.R. 1984. The influence of waves and seagrass communities on suspended particulates in an estuarine embaymewnt. *Marine Geology* **59**: 85-103.
- Williams, S.L. y Heck, K.L. 2001. Seagrass community ecology. pp: 317-337. In: *Marine Community Ecology*. Bertness, M.D., Gaines, S.D. y Hay, M.E. (eds). Sinauer Associates Inc., Sunderland, USA.
- Wood, N. y Lavery, P. 2000. Monitoring seagrass ecosystem health. *Ecosystem Health* **6**: 134-148.
- Young, D.K., Young M.W. 1978. Community structure of the macrobenthos associated with seagrass of the Indian River Estuary, Florida. p: 359-381. In: *Ecology of Marine Benthos*. University of South Carolina Press, Columbia, USA.
- Zieman, J.C. 1976. The ecological effects of physical damage from motor boats on turtle grass beds in southern Florida. *Aquatic Botany* **2**: 127-139
- Zieman, J.C. 1982. The ecology of the seagrasses of south Florida: a community profile. U.S. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services. Washington, DC.

ANEXOS

Anexo 1: Información del muestreo piloto realizado en Abril 2011

Para definir el diseño de muestreo se realizó una salida piloto en tres localidades: Caño León, Boca Seca y Tumba Cuatro. Donde se utilizaron diferentes métodos de muestreo:

-Conteos de organismos durante recorridos de bandas de 20x2 y 30x2mts paralelas a la costa.

-Evaluación de los organismos en cuadrículas de 0,5x0,5m y de 1x1m ubicadas aleatoriamente a lo largo de las bandas en estratos someros y profundos.

En cada cuadrícula se estimó cobertura de *Thalassia*, *Halimeda*, arena, *Dictyota* y *Caulerpa*, además se realizó un conteo de los tallos cortos de *Thalassia* y de los organismos asociados a la misma.

A los datos obtenidos en Boca Seca y Tumba Cuatro se le calculó la precisión (P).

$P = SE / \bar{X}$ Donde $SE = S / (\sqrt{n})$ Siendo S la desviación estándar, n número de muestras y \bar{X} es el promedio de las muestras.

Posteriormente se calculó el número de muestras óptimo (n).

$n = [S / \bar{X} \cdot p]^2 \times \bar{t}$ Tomando S como la desviación estándar, \bar{X} promedio, \bar{t} es el promedio del tiempo en que se realizaron los muestreo y $P = 0,2$ y $0,1$.

Con estos datos obtuvimos que el número de muestras óptimo por sitio fue de 10 muestras de acuerdo a una precisión de 20%

Posteriormente se realizó un análisis de varianza basado en permutaciones (PERMANOVA) con el programa Primer v6 (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research) con todos los datos. Para estimar el número de muestras óptimo (calculando el costo-beneficio para la comunidad), se multiplicó la variación de las localidades, los sitios y el residual obtenido en la prueba, por el tiempo total en el que se realizaron los muestreos en cada sitio. Con esto tuvimos que el número de muestras óptimo era de 5.

De acuerdo con estos análisis pudimos concluir que el diseño de muestreo más eficiente consistía de 3 sitios de muestreo en los cuales se evaluarán cuatro bandas de 10x1m y se contabilizara únicamente las estrellas de mar, pepinos de mar, botutos, colonias de esponjas y corales; además de tres cuadrículas de 0,5x0,5m por banda para la determinación de cobertura, conteo de tallos cortos de *Thalassia* y los demás organismos. Con un total de 12 réplicas de cuadrícula por sitios.

Además los resultados del análisis del PERMANOVA indicaron una alta variabilidad en las localidades, por las que se decidió agregar una cuarta localidad al estudio (Las Luisas).

Anexo 2: Permanova temperatura

Fuente	Df	MS	Pseudo-F	P(perm)	Componente de variación
Me	5	15.944	45.355	0.0001	1.1399
Lo	3	2.4711	9.141	0.001	0.34966
MexLo	15	0.27033	0.76902	0.7009	-0.16451
Res	48	0.35153			0.5929
Total	71				

Anexo 3: Permanova temperatura por cada localidad

Grupos	P(perm)
Caño León, Boca Seca	0.0443
Caño León, Tumba Cuatro	0.0874
Caño León, Las Luisas	0.086
Boca Seca, Tumba Cuatro	0.0045
Boca Seca, Las Luisas	0.016
Tumba Cuatro, Las Luisas	

Anexo 4: Permanova salinidad

Fuente	Df	MS	Pseudo-F	P(perm)	Componente de variación
Me	5	15.658	4.4212	0.0012	1.0048
Lo	3	146.61	20.793	0.0002	2.7844
MexLo	15	7.0509	1.9908	0.0349	1.0816
Res	48	3.5417			1.8819
Total	71				

Anexo 5: Permanova salinidad por cada localidad

Grupos	P(perm)
Caño León, Boca Seca	0.0436
Caño León, Tumba Cuatro	0.1921
Caño León, Las Luisas	0.0028
Boca Seca, Tumba Cuatro	0.0179
Boca Seca, Las Luisas	0.0058
Tumba Cuatro, Las Luisas	0.002

Anexo 6: Permanova transparencia del agua

Fuente	Df	MS	Pseudo-F	P(perm)	Componente de variación
Me	5	6.4277	3.6483	0.0047	0.62356
Lo	3	3.8954	1.2452	0.328	0.20644
MexLo	15	3.1283	1.7756	0.0638	0.6749
Res	48	1.7618			1.3273
Total	71				

Anexo 7: Permanova transparencia del agua por cada localidad

Grupos	P(perm)
Caño León, Boca Seca	0.7177
Caño León, Tumba Cuatro	0.3074
Caño León, Las Luisas	0.1839
Boca Seca, Tumba Cuatro	0.3877
Boca Seca, Las Luisas	0.2312
Tumba Cuatro, Las Luisas	0.6564

Anexo 8: Permanova longitud de las hojas de *Thalassia*.

Fuente	Df	MS	Pseudo-F	P(perm)	Componente de variación
Me	5	94.603	3.5406	0.0074	2.3784
Lo	3	212.61	104.24	0.0001	3.4203
MexLo	15	2.0395	7.6331E-2	1	-2.8682
Res	48	26.72			5.1691
Total	71				

Anexo 9: Permanova longitud de las hojas de *Thalassia* por localidad

Grupos	P(perm)
Caño León, Boca Seca	0.0026
Caño León, Tumba Cuatro	0.0033
Caño León, Las Luisas	0.0057
Boca Seca, Tumba Cuatro	0.0021
Boca Seca, Las Luisas	0.0523
Tumba Cuatro, Las Luisas	0.0024

Anexo 10: Permanova número de tallos de *Thalassia*

Fuente	Df	MS	Pseudo-F	P(perm)	Componente de variación
Me	5	13032	4.6596	0.0006	29.205
Lo	3	74267	24.387	0.0001	62.903
MexLo	15	3045.4	1.0889	0.383	9.1044
Res	48	2796.7			52.884
Total	71				

Anexo 11: Permanova número de tallos de *Thalassia* por localidad

Grupos	P(perm)
Caño León, Boca Seca	0.0031
Caño León, Tumba Cuatro	0.0027
Caño León, Las Luisas	0.7061
Boca Seca, Tumba Cuatro	0.035
Boca Seca, Las Luisas	0.006
Tumba Cuatro, Las Luisas	0.0024

Anexo 12: Permanova biomasa hojas de *Thalassia*

Fuente	Df	MS	Pseudo-F	P(perm)	Componente de variación
Me	5	1.3737E5	1.2393	0.2769	47.015
Lo	3	2.1353E5	2.3687	0.0951	82.793
MexLo	15	90149	0.81333	0.7256	-82.048
Res	48	1.1084E5			332.92
Total	71				

Anexo 13: Permanova biomasa hojas de *Thalassia* por localidad

Grupos	P(perm)
Caño León, Boca Seca	0.197
Caño León, Tumba Cuatro	0.1896
Caño León, Las Luisas	0.2213
Boca Seca, Tumba Cuatro	0.1171
Boca Seca, Las Luisas	0.052
Tumba Cuatro, Las Luisas	0.0510

Anexo 14: Permanova biomasa raíces y rizomas de *Thalassia*

Fuente	Df	MS	Pseudo-F	P(perm)	Componente de variación
Me	5	37824	1.2976	0.2822	26.888
Lo	3	2.002E5	18.588	0.0001	102.59
MexLo	15	10770	0.3695	0.9831	-78.269
Res	48	29149			170.73
Total	71				

Anexo 15: Permanova biomasa raíces y rizomas de *Thalassia* por localidad

Grupos	P(perm)
Caño León, Boca Seca	0.0401
Caño León, Tumba Cuatro	0.0743
Caño León, Las Luisas	0.0519
Boca Seca, Tumba Cuatro	0.0284
Boca Seca, Las Luisas	0.0072
Tumba Cuatro, Las Luisas	0.0028

Anexo 16: Permanova densidad total en las cuadrículas

Fuente	Df	MS	Pseudo-F	P(perm)	Componente de variación
Me	5	5547.5	6.6023	0.0003	5.7174
Lo	3	17151	5.854	0.0002	8.3106
St (Lo)	8	1378.1	1.1892	0.2312	2.0934
MexLo	15	1695.3	2.0176	0.0265	4.8735
Tr (St(Lo))	36	827.21	1.3676	0.068	3.5145
MexSt (Lo)	40	840.23	1.3891	0.0527	4.4286
MexTr(St(Lo))	180	604.88	2.6473	0.0001	11.201
Res	576	228.49			15.116
Total	863				

Anexo 17: Permanova densidad total en las bandas

Fuente	Df	MS	Pseudo-F	P(perm)	Componente de variación
Me	5	5090.6	5.8541	0.0001	9.3775
Lo	3	15058	2.9873	0.0052	12.131
St (Lo)	8	3484.4	4.0069	0.0002	10.438
MexLo	15	1847.5	2.1246	0.0119	9.0274
MexSt (Lo)	40	869.58	1.0761	0.3263	3.9199
Res	216	808.11			28.427
Total	287				

Anexo 18: BIO-ENV para los datos de las cuadrículas

Número de variable	Variables
1	Temperatura
2	Salinidad
3	Transparencia
4	Número de tallos
5	Longitud de hojas
6	Biomasa hojas
7	Biomasa raices y rizomas
8	Cobertura <i>T. testudinum</i>

Correlación	Variable
0.243	8
0.240	2,4,8
0.237	4,8
0.235	1,2,4,8
0.225	2,8
0.225	1,2,4,5,8
0.224	1,4,8
0.223	2,4,5,8
0.214	1,2,8
0.208	1,4,5,8

Anexo 19: BIO-ENV para los datos de las bandas

Número de variable	Variables
1	Temperatura
2	Salinidad
3	Transparencia
4	Número de tallos
5	Longitud de hojas
6	Biomasa hojas
7	Biomasa raices y rizomas
8	Cobertura <i>T. testudinum</i>

Correlación	Variable
0.283	1,4,5,8
0.279	1,2,4,5,8
0.272	4,5,8
0.268	2,4,5,8
0.266	1,4,5
0.254	1,2,4,5
0.253	4,5
0.247	1,4,5,7,8
0.245	1,2,4,8
0.244	1,4,8

Anexo 20: BIO-ENV para los datos de presencia/ausencia

Número de variable	Variabes
1	Temperatura
2	Salinidad
3	Transparencia
4	Número de tallos
5	Longitud de hojas
6	Biomasa hojas
7	Biomasa raices y rizomas
8	Cobertura <i>T. testudinum</i>

Correlación	Variable
0.337	4,5
0.334	1,4,5,8
0.332	4,8
0.322	1,4,8
0.307	1,2,4,5,8
0.302	2,4,5,8
0.292	1,2,4,8
0.288	3-5,8
0.287	1,3-5,8
0.286	2,4,8