

Curso 2010/11  
**CIENCIAS Y TECNOLOGÍAS/39**  
I.S.B.N.: 978-84-15287-71-1

**CARLOS SANGIL HERNÁNDEZ**

**La vegetación sublitoral de sustratos rocosos  
en las Islas Canarias: estructura, composición  
y dinámica de las comunidades de macroalgas**

**Directores**

**MARTA SANSÓN ACEDO  
JULIO AFONSO CARRILLO**



**SOPORTES AUDIOVISUALES E INFORMÁTICOS**  
**Serie Tesis Doctorales**

## *Agradecimientos...*

*Con esta tesis se cierra una etapa importante en mi carrera, y quizás retos más importantes puedan abrirse a partir de ahora. Pero antes es necesario reconocer a todos aquellos que han hecho posible que llegara este momento, y recordar algunas vivencias que de alguna manera han fraguado este destino.*

*Los primeros agradecidos son sin duda mis padres, Nieves y Pepe, que me han apoyado en todo momento, que han creído en lo que hago, y quizás lo más importante que con sus quehaceres diarios me demostrado que con trabajo todo es posible. Importante también ha sido tener cerca a mis hermanos Jose y Rocío, así como a una larga familia. De esta me gustaría señalar a mi tía Carmen que se conjugó con mi madre para que me matriculara en biología una vez deje “aparejadores” a las dos semanas de haber empezado. Gracias por esa alianza.*

*Los mejores recuerdos de mi infancia son junto al mar en especial los que pase con mi abuelo Pepe y mi hermano José, virando callaos para coger jullonas para después pescar viejas en La Punta. De mi abuelo aprendí los secretos que esconde la marea, a respetar la ola de mar de leva y los olores del mujo, y escuche historias de grades pescas y extraños peces. Gracias abuelo.*

*La licenciatura en biología la verdad, me supo a poco, como una primera parte de una larga saga, lejos de responder a todas mis preguntas se abrieron infinitas nuevas. Recuerdo como si fuera hoy cuando pase por el departamento a recoger mi herbario de Botánica Marina, y Marta y Julio me propusieron seguir con el estudio de las algas; en un primer momento el objetivo era aprender un poco más, y desde ahí hasta el presente más hambre por descubrir. Marta y Julio no sólo son unos buenos vectores para transmitir la ficología y sino que brindan a todos aquellos que los rodean una enorme hospitalidad. Gracias por todo lo aprendido y por el futuro claro, que seguiré dando algún que otro dolor de cabeza.*

*A lo largo de la carrera y del doctorado otros profesores han marcado mi camino, en especial quería señalar a Nacho, Pepe Braun, Jacinto y Alberto. En especial a este último que me integró y casi adoptó en su grupo de investigación como a uno más, facilitando así la tarea de toma de datos de esta tesis. De Botánica no quiero olvidar a Chiqui, a Ana, Esperanza, Javi, Cheli, Octavio, Kati y Laly, siempre los más cercanos, ni tampoco a Don Wolfredo por sus continuas palabras de ánimo.*

*Angelita y Conchi, no me olvido de ustedes, gracias por la amabilidad y el cariño con el que me han tratado.*

*Grandes recuerdos me llevo de los doctorandos de Botánica, muchos ellos son ahora buenos amigos. Abro un paréntesis especial para mis compañeras ficólogas Ana y Tania con las que he compartido la mayor parte del tiempo en el departamento y de las que he aprendido mucho de su talento. No dejo atrás a otros compañeros criptógamos contemporáneos míos como Isra, Naroa, Jairo, Nere, Fran, Guacimara, Javi, Jaqui, Angeles, Alejandro, Popo...ni a la sangre nueva.*

*Con los compañeros del Departamento de Biología Animal (Ciencias Marinas), Kilian, Dominiq, Adriana, José María, Gustavo, Oscar, y Falcón, he compartido muchas y gratas horas de trabajo de campo, muchos cafés, alguna que otra fiesta y viajes. Gracias por enriquecerme y por toda la ayuda que me habéis prestado.*

*Jose Carlos y Sabrina, han sido un apoyo importante de esta tesis y un continuo acicate para que esta llegará a su fin, por vuestro tiempo e interés, siempre estaré agradecido. “En contra de lo que se predijo en el inicio de esta tesis he llegado enterito al final sin ninguna fractura...bueno toco madera para que en estas semanas no pase nada”. Gracias amigos.*

*Los últimos párrafos para los palmeros. Tomás y Ángel de la Agencia del Mar, siempre han estado ahí para resolver problemas, y para ayudar cuando se los he pedido. Claudio y Jorge, patronos de El Chucho, gracias a ellos sembramos los fondos de La Palma con bloques de hormigón.*

*Y como no, a mis compañeros de trabajo de la Reserva de la Biosfera con los que comparto proyectos y esfuerzos, en especial a Antonio por creer en mis ideas, a Nieves Rodríguez por preocuparse y no dejar preguntar por esta tesis en los momentos más inciertos, y a Laura C. y Laura M. las compañeras más cercanas y las que más me padecen.*

*Finalmente, a Marta pilar que me sostiene, me inspira y me anima, y con la que espero trazar rumbo y proyecto de vida.*

*Me he dejado a muchos anónimos por el camino a todos ellos gracias...*

*A mi primer profesor de biología,  
mi abuelo Pepe,*

*Gracias abuelo.*

## CONTENIDOS

---

|                      |   |            |
|----------------------|---|------------|
| <i>Capítulo I</i>    | Introducción, planteamiento y objetivos.....  | 15         |
| <b>Sección I</b>     | <b>Aspectos generales sobre la distribución de las comunidades de macroalgas del sublitoral rocoso somero en las Islas Canarias....</b>   | <b>37</b>  |
| <i>Capítulo II</i>   | Comunidades de macroalgas de fondos rocosos en las Islas Canarias: variaciones a gran, media y pequeña escala.....  | 39         |
| <b>Sección II</b>    | <b>Estructura y composición de comunidades de macroalgas del sublitoral rocoso somero de las Islas Canarias con presencia de poblaciones del erizo <i>Diadema aff. antillarum</i> .....</b> | <b>85</b>  |
| <i>Capítulo III</i>  | La interacción de las comunidades de macroalgas con el herbívoro <i>Diadema aff. antillarum</i> .....   | 87         |
| <i>Capítulo IV</i>   | Comunidades de macroalgas en blanquizales: influencia de factores ambientales en su estructura y composición.....   | 123        |
| <i>Capítulo V</i>    | Comunidades de macroalgas en blanquizales: Variaciones espacio-temporales.....  | 151        |
| <i>Capítulo VI</i>   | Variación morfológica de <i>Lobophora variegata</i> : influencia de las densidades de <i>Diadema aff. antillarum</i> .....  | 179        |
| <b>Sección III</b>   | <b>Estructura y composición de las comunidades de macroalgas de sustratos rocosos inestables del sublitoral somero de las Islas Canarias.....</b>   | <b>191</b> |
| <i>Capítulo VII</i>  | Comunidades de macroalgas de piedras y cascajos en fondos arenosos: variaciones espacio-temporales.....   | 193        |
| <i>Capítulo VIII</i> | Colonización de sustratos experimentales por macroalgas en fondos arenosos con piedras y cascajos: variaciones espacio-temporales.....  | 237        |
| <i>Capítulo IX</i>   | Procesos de sucesión de comunidades de macroalgas en sustratos experimentales en fondos arenosos con piedras y cascajos.....  | 269        |
| <b>Conclusiones</b>  | .....   | <b>301</b> |
| <i>Anexo</i>         | .....   | 309        |

# INTRODUCCIÓN



# CAPÍTULO I

## INTRODUCCIÓN

### LOS MACRÓFITOS EN LOS ECOSISTEMAS SUBLITORALES MARINOS.

En los ecosistemas bentónicos sublitorales someros los macrófitos (algas macroscópicas y fanerógamas) son los vegetales dominantes, y en numerosas partes del mundo forman grandes extensiones y caracterizan gran número de comunidades (Lüning, 1990; Dring, 1992). Las fanerógamas poseen una estructura cormofítica, con tejidos organizados en verdaderos órganos, con raíces para la fijación y absorción de nutrientes, tallos para la conducción de sustancias, hojas para la fotosíntesis y flores para la reproducción. Se conocen 58 especies de fanerógamas marinas, todas ellas monocotiledóneas (Kuo & McComb, 1989). Las fanerógamas marinas derivan de ancestros procedentes de ambientes terrestres, y se originaron hace unos 70 ma (Larkum & den Hartog, 1989), creciendo, en general, en fondos arenosos. Las macroalgas, por el contrario, no poseen una estructura tan compleja y aunque pueden existir verdaderos tejidos, éstos no constituyen verdaderos órganos. El término macroalga agrupa a un heterogéneo grupo de organismos vegetales carentes de organización cormofítica, que incluye representantes de Cyanophyta, Rhodophyta, Ochrophyta y Chlorophyta (Dawes, 1986; Lobban & Harrison, 1994).

El origen de las macroalgas es muy antiguo, hace unos 3.500 ma surgieron las primeras cianofitas, y hace unos 1.000 ma las primeras algas eucariotas pluricelulares (Margulis & Schwartz, 1985). Aunque los diferentes linajes derivaron muy tempranamente, y las diferencias genéticas entre los distintos grupos son notables, las macroalgas no se han diversificado de una forma tan notable como otros grupos de organismos marinos (Nybakken, 1993). Para los ecosistemas marinos se ha estimado que el número de especies reconocidas es de unas 4.000-6.000 especies pertenecientes a Rhodophyta, 900-1.500 a Phaeophyceae, y unas 2.000-2.500 a Chlorophyta (Norton et al., 1996). Para Cyanophyta existe una gran controversia en las cifras de su diversidad. Las macroalgas presentan una gran variabilidad morfológica que probablemente es responsable de su gran éxito ecológico (Hay, 1981; Littler & Littler, 1984; Lobban & Harrison, 1994; Steneck & Dethier, 1994).

El cuerpo vegetativo de las macroalgas, el talo, incluye desde el nivel de organización más simple (filamento) a otros más complejos (sifonocladal, sifonal, pseudoparénquima, parénquima) (South & Whittick, 1987). El tamaño de los talos es variable e incluye desde formas de pocos milímetros de longitud hasta de varias decenas de metros. Los ciclos biológicos de las macroalgas son complejos, siendo común la alternancia de generaciones, isomórfica o heteromórfica (Fritsch, 1967; Dawes, 1986; Lee, 1989).

A diferencia de las fanerógamas marinas, la mayor parte de las macroalgas crece en sustratos rocosos, y pocos son los géneros que han desarrollado sistemas de

fijación para establecerse en los sustratos blandos (Round, 1981). En los ambientes rocosos las macroalgas alcanzan su papel más destacado, y aunque en términos globales la producción primaria en los océanos se debe mayoritariamente a las algas planctónicas, en los ambientes litorales corresponde fundamentalmente a las macroalgas, que ocupan una estrecha franja a lo largo de las costas de continentes e islas, desarrollándose en las aguas someras donde llega la luz suficiente para la fotosíntesis (Dring, 1992; Nybakken, 1993). En estos ambientes, las macroalgas constituyen praderas o bosques, desempeñando funciones ecológicas similares a las que realizan las formaciones boscosas y praderas en los ecosistemas terrestres (Dring, 1992). Las macroalgas generan la energía para el resto del ecosistema bentónico gracias a la síntesis de materia orgánica, y son capaces de estructurar el medio, añadiendo complejidad al sustrato y creando nuevos hábitats para el desarrollo de otras especies (Jones et al., 1994; Benedetti-Cecchi, 2001). El carácter estructurante de las macroalgas está directamente relacionado con sus morfotipos, y las condiciones ambientales. En ambientes estables predominan formas complejas (foliosas, frondosas o arborescentes), generalmente perennes; mientras que en ambientes inestables dominan formas simples (filamentosas), habitualmente anuales, con reducida capacidad estructurante (Steneck & Dethier, 1994; Crooks, 2002).

#### **FACTORES QUE DETERMINAN LA DISTRIBUCIÓN DE LAS MACROALGAS EN EL SUBLITORAL.**

##### **Factores abióticos.**

**Luz.-** La luz solar es un factor indispensable para la fotosíntesis y el desarrollo de las macroalgas y en el medio marino la energía solar que penetra se altera con la profundidad (Kirk, 1983). A 10 m de profundidad la intensidad lumínica se reduce a la mitad. La penetración de la luz en el agua depende de la transparencia de las aguas, la estación del año, la hora del día y la latitud (Jerlov, 1976; Kirk, 1983). Las macroalgas disponen de pigmentos especializados, clorofila (a,b,c), así como de pigmentos accesorios (carotenoides, xantofilas, ficobilinas) que permiten la fotosíntesis en las particulares condiciones marinas (Lobban & Harrison, 1994). La distribución vertical de las macroalgas está determinada por el denominado límite de compensación, aquel en el que la fotosíntesis y la respiración se igualan (Lobban et al., 1985). La máxima profundidad a la que pueden crecer las macroalgas varía en función de la especie, y del estado fisiológico o fenológico, y varía con la latitud oscilando entre unos 200 m en las regiones tropicales y una decena de metros en zonas polares (Lobban et al., 1985; Lüning & Dieck, 1989).

**Dióxido de carbono.-** Para la fotosíntesis son necesarios dos elementos, agua y CO<sub>2</sub>, y éste último puede llegar a ser limitante. En el mar, el CO<sub>2</sub> procede de la respiración de los organismos marinos y de la atmósfera, y aunque su concentración debería ser elevada, al combinar rápidamente con el agua pasa a las formas bicarbonato y carbonato en una serie de reacciones de equilibrio químico (Round, 1981). Este equilibrio depende directamente del pH, y debido a que el pH del agua marina es alcalino (8-8,2) se produce un desplazamiento del equilibrio hacia el bicarbonato. De las tres formas de carbono inorgánico disueltos en el agua, un 95%



corresponde a bicarbonato, un 5% a carbonato y únicamente el 1‰ a CO<sub>2</sub>, y no todas pueden ser captadas de igual modo por las macroalgas. El CO<sub>2</sub> puede ser asimilado directamente, mientras que la captación del bicarbonato depende de la mediación del enzima anhidrasa carbónica, proceso que requiere gasto energético, comprometiendo el balance de la fotosíntesis. La forma carbonato no puede ser asimilada por los macrófitos (Lobban & Harrison, 1994).

**Nutrientes (N, P, Si).**- Determinados elementos como nitratos, fosfatos o silicatos son esenciales para el desarrollo de los vegetales, pero están en el medio en bajas concentraciones. Su disponibilidad varía con la profundidad, y en aguas someras, donde su demanda es mayor, presentan menor concentración. También varían en el tiempo puesto que la concentración de nutrientes es más elevada en invierno debido a los aportes de las escorrentías, a la resuspensión de sedimentos por el oleaje, y sobre todo a la ruptura de la estratificación de la columna de agua (ruptura de la termoclina) que provoca el ascenso de nutrientes de aguas profundas. En verano sucede lo contrario, la disponibilidad de nutrientes es baja debido a que la columna de agua se encuentra fuertemente estratificada, no suelen haber temporales que remuevan los sedimentos y los aportes de las escorrentías son nulos o escasos (Round, 1981; Lobban & Harrison, 1994). El crecimiento de las macroalgas está ligado a los cambios en la concentración de nutrientes, pero no coincide con los máximos de concentración del invierno puesto que la duración del día (número de horas de radiación lumínica) es muy pequeña. Tampoco con el verano, cuando la duración del día es mayor, ya que la concentración de nutrientes es baja. Por ello el crecimiento suele estar desplazado a un periodo intermedio, la primavera. Estos cambios estacionales en la concentración de nutrientes son más acusados en las latitudes templadas y frías que en las cálidas, y tienen su reflejo directo sobre la estacionalidad de las macroalgas (Lüning, 1990; Lobban & Harrison, 1994).

**Temperatura.**- La temperatura afecta directamente a la fisiología y metabolismo celular de las macroalgas, regulando su desarrollo, crecimiento y ciclos biológicos (Lobban et al., 1985). La temperatura estimula el crecimiento al acelerar los procesos enzimáticos; sin embargo, cuando la temperatura aumenta también se incrementa la respiración y, por tanto, el balance entre los procesos autotróficos y heterotróficos se reducen (Lobban & Harrison, 1994). La temperatura es un parámetro que cambia espacio-temporalmente. Desde el punto de vista espacial, las temperaturas son más estables hacia el ecuador y los polos, donde los cambios estacionales suponen el incremento de pocos grados. No sucede lo mismo en latitudes templadas, donde las diferencias entre estaciones pueden ser incluso de más de 10°C. Los cambios estacionales de temperatura son más acusados en las aguas superficiales, mientras que en profundidad la temperatura es más estable a lo largo del año (Druehl, 1981; Kain, 1989; Lüning, 1990; Lobban & Harrison, 1994).

**Sustrato.**- La relación de las macroalgas con el sustrato es fundamentalmente de naturaleza física. La composición química del sustrato no suele ser importante para la mayor parte de las macroalgas puesto que, a diferencia de los vegetales terrestres, la relación es básicamente de fijación (den Hartog, 1972). Las características de textura y movilidad sin embargo resultan determinantes. La mayor o menor dureza así como la rugosidad son factores que intervienen en los procesos de fijación y reclutamiento de diásporas y plántulas (Fletcher & Callow, 1992). La característica

física del sustrato más importante es su propia estabilidad, ya que condiciona estrategias de vida y sistemas de fijación más o menos especializados (Hardy & Moss, 1979). Las plataformas rocosas constituyen desde el punto de vista dinámico los ambientes más estables, mientras que en el extremo opuesto se encuentran las gravas, arenas y lodos, sustratos sometidos a continua redistribución. En una posición intermedia se sitúan piedras y cascajos, sustratos que son removidos en determinados periodos (Davis & Wilce, 1987).

**Sedimentación.-** La movilización y depósito de sedimentos es un factor determinante en los fondos rocosos, ya que genera un enorme estrés ambiental condicionando el desarrollo de las especies y la estructura y composición de las comunidades de macroalgas (Airoldi, 2003). Los sedimentos producen una profunda transformación física de las aguas y de las características de los fondos, incrementando la turbidez e impidiendo una eficiente penetración de la luz necesaria para la fotosíntesis. La deposición muy intensa de partículas transforma los fondos rocosos en arenosos, y combinada con corrientes y oleaje provoca fenómenos de abrasión. El efecto de la sedimentación sobre las macroalgas es muy variable y depende de la duración del fenómeno, tamaño de las partículas, y formas de vida y morfotipos de las especies. Los procesos de sedimentación son altamente variables tanto en el espacio como en el tiempo, siendo más intensos en aquellas zonas donde se concentran las descargas de materiales de procedencia terrestre, más acusados en invierno cuando las escorrentías y el oleaje son mayores (Airoldi, 2003).

**Oleaje y corrientes.-** El movimiento del agua tiene un efecto positivo sobre el desarrollo de las macroalgas, puesto que la agitación mezcla las diferentes capas de la columna de agua evitando la estratificación y renovando continuamente los nutrientes. Cuando el movimiento es muy intenso puede tener un efecto negativo, provocando estrés dinámico que requiere de sistemas de fijación más eficientes o metabolitos especiales para obtener una mayor flexibilidad en sus talos (Lewis, 1964; Lobban & Harrison, 1994). Sus efectos sobre las comunidades de macroalgas dependen del grado de exposición de la costa y de la profundidad. El oleaje suele ser más intenso y regular en las zonas templadas, siendo generalmente más frecuente en invierno.

**Salinidad, pH, y oxígeno.-** Son parámetros menos importantes en el ambiente sublitoral ya que no experimentan los grandes cambios del intermareal. Sólo en ambientes cerrados como bahías, ensenadas, estuarios o fiordos, pueden mostrar variación y llegar a ser parámetros determinantes. El oxígeno, en ambientes con elevada renovación siempre se encuentra cerca de los límites de saturación, aunque en aguas profundas puede haber un cierto descenso en su concentración. Las variaciones en el pH pueden afectar a los procesos enzimáticos, mientras que la salinidad produce variaciones en la presión osmótica celular (Lobban & Harrison, 1994).

## **Bióticos**

**Herbívoros.-** La actividad de los herbívoros puede alterar la estructura y composición de las comunidades de macroalgas (Underwood, 2007). Atendiendo a su tamaño, existen tres tipos de herbívoros, micro, meso y macroherbívoros. Los dos

primeros están constituidos fundamentalmente por pequeños crustáceos (isópodos, anfípodos), así como algunos moluscos gasterópodos que ejercen presión limitada, principalmente en los primeros estadios de desarrollo de las macroalgas (Vadas et al., 1992). Los macroherbívoros engloban crustáceos decápodos, moluscos gasterópodos, equinodermos (erizos) o vertebrados (peces, tortugas, manatíes, dugones), destacando por su voracidad el grupo de los erizos (Hay et al., 1989). Los macroherbívoros aunque pueden tener ciertas preferencias alimenticias, poseen en su mayoría una dieta generalista, siendo muy reducidos los casos documentados de herbívoros con dieta especializada (Hay et al., 1989). Las macroalgas evitan los herbívoros ocupando hábitats con poblaciones de herbívoros escasas, creciendo en microhábitats inaccesibles como grietas y oquedades, asociándose con organismos no comestibles o territoriales, o con rápido crecimiento y los picos de abundancia cuando las poblaciones de herbívoros son escasas (Littler & Littler, 1988). Algunos morfotipos, como los talos costrosos o calcificados, reducen la susceptibilidad a los herbívoros, y defensas químicas mediante la síntesis de metabolitos secundarios reducen la calidad nutricional, la palatabilidad y tienen incluso efectos tóxicos (Lobban & Harrison, 1994; Centrulo & Hay, 2000; Amsler, 2008).

**Ciclos de vida y morfotipos de las especies.-** El ciclo de vida, longevidad y morfología de las diferentes especies de macroalgas tienen relación directa con el ambiente que ocupan. Como en otros organismos, existen dos extremos de supervivencia. En uno se sitúan las macroalgas con una longevidad baja, efímeras que poseen una o más generaciones a lo largo del año, elevado esfuerzo reproductor, baja tasa de supervivencia de diásporas, rápido crecimiento y talos morfológicamente poco diferenciados. Por lo general, ocupan hábitats muy diversos y cambiantes en el tiempo, puesto que carecen de grandes exigencias ecológicas, siendo catalogadas como especies estrategas de la  $r$  (Littler & Littler, 1980). Por otro lado, las especies con mayor longevidad, perennes, que viven más de un año, bajo esfuerzo reproductor, diásporas más viables, crecimiento lento y talos diferenciados, que requieren una estabilidad ambiental elevada, ocupando un único hábitat y denominadas estrategas de la  $K$  (Littler & Littler, 1980).

Las especies anuales de vida corta y alternancia de generaciones isomórfica, presentes durante todo el año, son las efemerofíceas; mientras que aquellas que muestran alternancia heteromórfica y la fase macroscópica sólo es evidente durante una estación determinada, son las hipnofíceas (Feldmann, 1937; Garbary, 1976). Entre las especies perennes están las fanerofíceas (con talos erectos), las camefíceas (con talos postrados), y las hemifanerofíceas, que pierden una parte importante de su talo durante determinados periodos del año (Feldmann, 1937; Garbary, 1976). Se han propuesto diferentes grupos funcionales por su dificultad a ser consumidos por los herbívoros: microalgas, filamentosas, foliosas corticadas, macrófitos corticados, macrófitos correosos, coralinales articuladas y costrosas (Steneck & Watling, 1982; Littler & Littler, 1984; Steneck & Dethier, 1994).

### **PATRONES DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LAS MACROALGAS.**

De acuerdo con Hoek (1984), la distribución actual de las especies de macroalgas, permite reconocer 22 regiones biogeográficas, resultado de fragmentar las grandes zonas climáticas (polar, templado-fría, templado-cálida y tropical), para las costas orientales y occidentales de cada océano. Cada una de estas regiones incluye áreas con una gran similitud entre sus floras, con condiciones oceanográficas similares, separadas entre sí por barreras biogeográficas (sistemas de corrientes, zonas de transición de temperatura, cambios en la morfología del sustrato, sistemas fluviales).

La riqueza y diversidad de las comunidades aumenta hacia los trópicos. La proporción entre los diferentes grupos de macroalgas (Rhodophyta, Chlorophyta, Phaeophyceae) varía también latitudinalmente, siendo las algas rojas más numerosas hacia el ecuador. El tamaño y la longevidad de las especies disminuyen en el mismo sentido que la latitud, igual que la estacionalidad, mientras que las interacciones entre especies de macroalgas o con herbívoros se incrementan hacia las regiones tropicales (Feldmann, 1937; Cheney, 1977; Hay, 1981; Hay et al., 1989; Kain, 1989; Lüning & Dieck, 1989; Lüning, 1990; Lobban & Harrison, 1994).

En las regiones polares, las macroalgas tienen una importante limitación batimétrica en su desarrollo, puesto que la irradiación lumínica sobre los fondos no es muy grande. El ángulo de los rayos solares sobre la superficie del agua es pequeño y las partículas y nutrientes disueltos dificultan la penetración de la luz. La banquisa afecta a la estacionalidad de las comunidades. La distribución batimétrica de las comunidades de macroalgas perennes en fondos rocosos se limita a muy pocas decenas de metros. Los elementos destacados son las coralinales así como algunas laminariales (Lüning, 1990; Wilce, 1994; Amsler et al., 1995). En las regiones templado-frías, la mayor irradiación lumínica permite que el rango de distribución batimétrico de las macroalgas sea mayor, haciendo posible el desarrollo de bosques de laminariales en el sublitoral somero rocoso (Norton et al., 1977; Lüning, 1990). En las regiones templado-cálidas, el rango de distribución batimétrico continúa incrementándose y las rocas del sublitoral somero suelen estar dominadas por fucales, como *Cystoseira* y *Sargassum* (Ballesteros, 1989; Ballesteros & Pinedo, 2004). Por último, en las regiones tropicales, la penetración de la luz es mayor, y los fondos rocosos someros están ocupados por arrecifes coralinos, y las macroalgas constituyen pequeños mosaicos de vegetación, en los que intervienen numerosas especies de *Sargassum*, *Halimeda*, dictiotales y pequeñas filamentosas. No obstante, en profundidad los corales suelen ser sustituidos por macroalgas, entre las que destaca *Lobophora variegata* (Taylor, 1960; Lüning, 1990; Dring, 1992).

### **CONTEXTO OCEANOGRÁFICO, CLIMÁTICO Y GEOGRÁFICO DE LAS ISLAS CANARIAS: IMPLICACIONES SOBRE LAS COMUNIDADES BENTÓNICAS.**

Las Islas Canarias están situadas entre 27° y 29° de latitud norte y 14° y 18° de longitud oeste. La distancia entre los extremos del archipiélago es de aproximadamente 400 km, siendo la distancia mínima con la costa africana de unos 90 km. Están constituidas por siete islas principales, varios islotes y numerosos roques que en conjunto suman 1.291 km de costa (Fernández-Palacios & Martín-Esquivel,

2001). Desde el punto de vista oceanográfico constituye una región de gran interés por la interacción de diferentes fenómenos: el afloramiento de la costa africana, la corriente fría de Canarias, el oleaje y los vientos alisios. La conjugación de estos fenómenos determina un complejo mosaico de escenarios con peculiaridades en las condiciones físico-químicas de las aguas canarias. El archipiélago se sitúa en el Este del Giro Subtropical del Atlántico Norte, ocupando una situación intermedia entre las ricas y frías aguas del afloramiento noroeste de la costa africana y las aguas cálidas y pobres en nutrientes situadas hacia el centro del océano, dando lugar a la denominada Zona Costera de Transición (García-Braun & Molina 1988; Barton et al., 1998; Barton & Arístegui, 2004). La temperatura media de las aguas se sitúa entre 21-22°C, ligeramente más fría a la que corresponde por su latitud en el Océano Atlántico debido al efecto amortiguador de la corriente fría de Canarias y al afloramiento de la costa africana (García-Braun & Molina, 1988; Molina et al., 1996; Hernández-Guerra & Nykjaer, 1997; Tejera et al., 2002; Barton & Arístegui, 2004; Marrero-Díaz et al., 2006).

El afloramiento o upwelling de la cercana costa africana tiene su origen en la acción de los vientos alisios sobre las costas noroccidentales de África que provocan según, la teoría de Ekman (Ekman, 1905), afloramientos de aguas profundas perpendiculares a la dirección de los vientos. Las aguas afloradas son frías, de baja salinidad y ricas en nutrientes en relación con las aguas superficiales. La influencia de este fenómeno sobre el archipiélago tiene una importante variación espacio-temporal. Las islas orientales más cercanas al mismo se ven más afectadas, mientras que es menor sobre las islas centrales y occidentales, en estas últimas a través de los denominados filamentos del afloramiento. Desde el punto de vista temporal, el afloramiento es más regular en aquellos meses (julio-septiembre) con vientos alisios más constantes e intensos (García-Braun & Molina, 1988; Nykjaer & Van Camp, 1994; Hernández-Guerra & Nykjaer, 1997; Tejera et al., 2002; Barton & Arístegui, 2004).

La corriente fría de Canarias, que fluye con dirección NNE-SSO, es una rama de la corriente de El Golfo, un sistema de corrientes anticiclónico que transporta aguas cálidas desde el mar Caribe hacia el Atlántico nororiental. A su paso por el golfo de Vizcaya esta corriente comienza a enfriarse, convirtiéndose a su paso por Canarias en una corriente fría respecto a las aguas del archipiélago. Tiene una velocidad media de 0,1-0,2 m/s, aunque sufre importantes variaciones estacionales con mínimos de 0,025 m/s en verano. Las Islas Canarias hacen las veces de barrera, modificando su velocidad y provocando fenómenos mesoescales, como remolinos ciclónicos y anticiclónicos que producen fenómenos de hundimiento, afloramiento de pequeñas masas de agua y estelas cálidas, localizadas en el sur y suroeste de algunas islas, que tienen importantes implicaciones en la productividad primaria (García-Braun & Molina, 1988; Arístegui et al., 1997; Tejera et al., 2002). El afloramiento, y en menor medida la corriente fría de Canarias a lo largo del archipiélago, son responsables del gradiente térmico ( $\approx 2^{\circ}\text{C}$ ), de salinidad, nutrientes y producción primaria que existe entre las islas. En este sentido, las aguas de las islas orientales tienen mayor afinidad con las aguas de regiones templadas, mientras que las de las islas occidentales con las de regiones tropicales (García-Braun & Molina, 1988; Barton et al., 1998; Davenport et al., 2002; Barton & Arístegui, 2004).

El oleaje que rompe sobre las costas de las islas es de dos tipos marcadamente diferenciados: mar de viento y mar de fondo, predominando el primero

sobre el segundo. El mar de viento tiene dirección NNE y NE y se produce por la acción de los vientos alisios, que genera olas con su dirección e intensidad. La altura anual media de esta ola es de 1,4 m y de una frecuencia de 9,5 segundos. El mar de fondo o leva tiene dirección NNO y NO, su origen en borrascas originadas en zonas alejadas del Atlántico Norte que se transmiten por el océano desde distancias incluso superiores a 3.500 km. La altura media de este oleaje oscila entre 2 y 3 metros y su frecuencia es de 18 segundos (Yanes, 1990; García-Braun & Molina, 1988; Pérez et al., 2003; Yanes et al., 2006).

A nivel insular, y fruto de la interacción de cada uno de los edificios insulares con los fenómenos oceanográficos y climáticos, se produce a lo largo de las costas una gran variabilidad de situaciones, que en algunos casos pueden ser considerados verdaderos fenómenos oceanográficos mesoescalares (afloramientos o hundimientos de masas de agua). En general, las aguas situadas en el norte y este de cada una de las islas presentan menor temperatura, incluso de 1°C. Estas diferencias son provocadas por la mayor exposición al oleaje e hidrodinamismo de estas costas, ya que las olas provocan una mayor tasa de mezcla en la columna de agua, impidiendo en cierta medida el establecimiento de termoclinas. Por el contrario, en las zonas oeste y suroeste de las islas, al socaire gran parte del año del oleaje y de los vientos, la columna de agua tiende a estratificarse favoreciendo el calentamiento superficial de las aguas (García-Braun & Molina, 1988; Barton et al., 1998). Estacionalmente, las condiciones oceanográficas y climáticas del Archipiélago Canario son también cambiantes. La temperatura es mínima en marzo-abril (18-19°C) y máxima en septiembre-octubre (24-25°C); la concentración de nutrientes es mayor en invierno y mínima en verano; mientras que el oleaje es más intenso en invierno y primavera (García-Braun & Molina, 1988).

Las Islas Canarias se localizan en una latitud intermedia en el hemisferio norte, y presentan oscilación en la duración del día, mínima en invierno y máxima en verano, con una diferencia entre el día más corto y más largo de 3 horas y 32 minutos. El ángulo con el que incide la luz solar sobre la superficie del agua, y por tanto su capacidad de penetración en la misma varía, con las estaciones, más pequeño en invierno y mayor en verano.

Todas las islas del Archipiélago Canario pertenecen desde el punto de vista geológico al grupo de "islas oceánicas", caracterizadas por tener edificios insulares que surgen de las plataformas oceánicas e independientes de los continentes. Cada una de las islas, salvo Lanzarote y Fuerteventura que comparten edificio insular, es en realidad un único edificio insular (Carracedo et al., 1988). Como el resto de islas oceánicas, las Canarias son de naturaleza volcánica, por ello sus plataformas submarinas son reducidas y de importante pendiente (Mitchell, 1998; Masson et al., 2002). Esta característica determina directamente el sustrato disponible para el crecimiento de las macroalgas, puesto que éste se circunscribe a una pequeña superficie entorno a cada uno de los edificios insulares. Aunque existen diferencias entre las islas debidas a su edad, los fondos someros son por lo general abruptos y de elevada pendiente. Entre 0-20 m predominan los fondos rocosos, mientras que con la profundidad aumentan los fondos de arena al incrementarse la sedimentación.

## **CARACTERÍSTICAS DE LA FLORA Y VEGETACIÓN SUBLITORAL DE LAS ISLAS CANARIAS.**

Las Islas Canarias se sitúan en el extremo sur de la Región Templado Cálida del Atlántico Nororiental (Hoek, 1984). Esta región es florísticamente una de las más ricas del Atlántico, y Canarias constituye uno de sus puntos calientes de biodiversidad (Sansón et al., 2001; Tuya et al., 2009). La mayor parte de las especies presentes en Canarias son endémicas de esta región (31%). Sin embargo, la presencia en Canarias de elementos de otras regiones es también importante. Las especies con distribución tropical a subtropical son también numerosas (30%), circunstancia que señala al archipiélago como un enclave estratégico de transición donde coexisten especies templado-cálidas y tropicales (Sansón et al., 2001; Sansón, 2009).

Las macroalgas, pese a que la luz limita su distribución a una pequeña franja litoral, contribuyen con el 14% a la biodiversidad marina de las islas (Sansón et al., 2001; Moro et al., 2003; Sansón, 2009). Desde el punto de vista biológico, las especies anuales son dominantes (67,4%), frente a las perennes (22,6%), algunas de las cuales son elementos estructurantes de las comunidades (Sansón et al., 2001).

Las macroalgas se distribuyen casi en su mayoría sobre sustratos estables (97,8%), y muy pocas crecen en los fondos arenosos (Sansón et al., 2001; Sangil et al., 2010). La latitud de las islas, junto con el carácter oligotrófico de sus aguas, permiten una gran penetración de la radiación lumínica en la columna de agua, y es probable que las comunidades de macroalgas alcancen cotas próximas a los 200 m de profundidad. Existen diversas evidencias, obtenidas tanto mediante buceo autónomo como a partir de dragados o registros en vídeo, que apuntan el papel destacado que pueden jugar las macroalgas en ecosistemas sublitorales profundos (>40 m) (Haroun et al., 1993; Ballesteros, 1993; Sangil et al., 2005a; 2010). Pese al amplio rango batimétrico de distribución de las macroalgas, la mayor biodiversidad (66,7%) está en los primeros metros del sublitoral (Sansón et al., 2001). La gran heterogeneidad y longitud de costa, unidas a las diferentes condiciones oceanográficas han promovido esta elevada diversidad de las comunidades someras (Aguilera-Klink et al., 1994; Sansón et al., 2001).

## **APORTACIONES AL CONOCIMIENTO DE LA VEGETACIÓN SUBLITORAL DE LAS ISLAS CANARIAS.**

El conocimiento de la diversidad vegetal bentónica del Archipiélago Canario, aunque no es definitivo puesto que regularmente nuevas especies son citadas para las islas, puede ser considerado bastante bueno (Sansón, 2009). Los estudios clásicos de Montagne (1841), Sauvageau (1912) y Børgesen (1925-1930), han sido un referente y la base de la mayor parte de investigaciones ficológicas desarrolladas posteriormente (ver Gil-Rodríguez & Afonso-Carrillo, 1981; Afonso-Carrillo & Sansón, 1999; Haroun et al. 2002; Sansón, 2009). El esfuerzo para catalogar la diversidad de las islas ha sido elevado, y según datos recientes, unas 700 especies de algas bentónicas se conocen en Canarias (Sansón, 2009).

Los datos florísticos han permitido determinar la posición biogeográfica de las Islas Canarias en el contexto del Atlántico Norte (Hoek, 1984), y analizar la relación de su flora con la de los archipiélagos próximos y la costa africana (Afonso-Carrillo & Gil-

Rodrígueza, 1982; Prud'homme van Reine & Hoek, 1990; Prud'homme van Reine, 1998; Tuya & Haroun, 2009), y la afinidad entre las diferentes islas (Sanson et al., 2001; Sangil et al., 2007). Estos últimos trabajos apuntan la existencia de diferencias entre las floras de las islas orientales, occidentales y centrales.

Los estudios de la vegetación submarina comenzaron más tardíamente y no es hasta finales de los años 60 del pasado siglo cuando aparecen las primeras contribuciones (Johnston, 1969a,b). Estos estudios se basan en datos puntuales y en pocas localidades y la información se limita a descripciones de las especies y comunidades que pueblan los primeros metros del sublitoral, siguiendo los modelos de zonación y utilizando el método de transecto perpendicular a la costa (Lewis, 1964; Norton, 1985; Lobban & Harrison, 1994). Los datos cuantitativos aportados son escasos, lo que ha impedido hacer comparaciones a posteriori. La mayor parte de estos trabajos corresponden a Tenerife (Acuña, 1970; Acuña et al., 1970; Afonso-Carrillo et al., 1979; López-Hernández & Gil-Rodríguez, 1982; Elejabeitia & Afonso-Carrillo, 1994; Pinedo & Afonso-Carrillo, 1994; Hernández-González et al., 2005a,b; Muñoz et al., 2007), La Palma (Santos-Guerra et al., 1979; Sangil et al., 2003, 2004a,b, 2005b, 2006c) y Lanzarote (Viera-Rodríguez & Wildpret, 1986; Viera-Rodríguez, 1987; Guadalupe-González et al., 1995; Reyes et al., 2000; Cruz et al., 2004). Más escasos han sido los desarrollados en Gran Canaria (Herrera et al., 1993; Briz-Miquel et al., 1998), Fuerteventura (González-Ruiz et al., 1995; Reyes et al., 2005), La Gomera (Haroun et al., 1984) y El Hierro (Afonso-Carrillo, 1980). Otros trabajos han documentado la presencia de algunas poblaciones de macrófitos sublitorales, como *Cymodocea nodosa* (Afonso-Carrillo & Gil-Rodríguez, 1980), fondos de määrl (Afonso-Carrillo & Gil-Rodríguez, 1982b), *Halophila decipiens* (Gil-Rodríguez & Cruz-Simó, 1982), o *Caulerpa* ssp. (Haroun et al., 1986). Por otro lado, Wildpret et al. (1987) realizaron una cartografía preliminar de las comunidades vegetales sublitorales más significativas.

Los estudios cuantitativos de la vegetación sublitoral comprenden un número más reducido de trabajos. Con respecto a los macrófitos que se desarrollan en los sustratos blandos destacan los trabajos sobre la fanerógama *Cymodocea nodosa* (Reyes et al., 1995a,b, 1998; Reyes & Sansón, 1996, 1997, 2001), en los que se recogieron datos sobre su distribución a lo largo del archipiélago, diferentes aspectos sobre la fenología vegetativa y reproductora en una pradera de esta fanerógama en El Médano (Tenerife), así como el análisis de la distribución y fenología de sus epífitos. Pavón-Salas et al. (2005) realizaron un estudio de la estructura de las praderas de *Cymodocea nodosa* en la Playa de las Canteras (Gran Canaria), llegando a conclusiones similares a las de los autores anteriores. Barberá et al. (2005) analizaron la variabilidad espacial de las praderas de *Cymodocea nodosa* a lo largo del Archipiélago Canario y mostraron la existencia de diferencias a pequeña y gran escala. Con respecto a otros macrófitos, Moreira-Reyes et al. (2004) realizaron las primeras aproximaciones sobre caracterización de las comunidades de *Halophila decipiens* y Moreira-Reyes et al. (2008a,b) estudiaron la expansión de la especie invasora *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea*. Barquín-Diez et al. (2005) mediante sistemas de información geográfica plasmaron la distribución de las comunidades vegetales para los fondos blandos de Tenerife. Por último, Sangil et al. (2010c) detectaron



recientemente nuevas comunidades de macroalgas para las islas, los fondos de *Penicillus capitatus*.

En los sustratos rocosos se han realizado estudios cuantitativos para caracterizar las poblaciones de algunas de las especies dominantes en los primeros metros del sublitoral. Betancort-Villalba & González-Henríquez (1991) realizaron estudios sobre poblaciones de *Gelidium canariense*, completados posteriormente por Lindgren et al. (1998). Medina & Haroun (1993, 1994) estudiaron la dinámica de *Cystoseria abies-marina* y Medina et al., (1995) realizaron el estudio fitosociológico de la comunidad. Herrera-Pérez (1998) estudió los procesos de colonización de la flora en arrecifes artificiales. Montañés et al. (2003, 2004, 2005) analizaron la variabilidad temporal en la estructura vegetativa y reproductora de *Zonaria tournefortii* y su comunidad de epífitos. Algunos estudios han tratado la estructura y composición de las comunidades en localidades concretas. Johnston (1969a,b) examinó la producción primaria de las comunidades de macroalgas en Lanzarote. Lawson & Norton (1971) estudiaron la zonación en localidades del norte de Tenerife. Más recientemente, Ballesteros (1993) examinó las comunidades de profundidad (30-55 m) de Lanzarote y Fuerteventura; Bianchi et al. (2000) estudiaron las comunidades sublitorales someras de Puerto del Carmen, en Lanzarote; Sangil et al. (2006a,b) analizaron la distribución, composición, y principales variables que afectan al crecimiento de las macroalgas en los primeros 20 metros del sublitoral en El Hierro y La Palma; Sangil et al. (2007b) compararon la estructura y composición de las comunidades de macroalgas en las tres reservas marinas de Canarias; y Rodríguez et al. (2008) realizaron un estudio de la distribución de las poblaciones de *Cystoseria abies-marina*, *Cystoseira tamariscifolia*, *Gelidium arbuscula* y *Gelidium canariense* a lo largo del archipiélago a 0-3 m de profundidad, aportando datos cuantitativos de abundancia. Sangil et al. (2010a) cuantificaron la expansión de *Pseudotetraspora marina* en las comunidades sublitorales de macroalgas.

Otros trabajos se han centrado en el estudio de variables concretas que afectan a la distribución de las macroalgas. El efecto del oleaje en comunidades de macroalgas situadas entre 2-8 m de profundidad a lo largo del Archipiélago Canario fue analizado por Tuya & Haroun (2006), que encontraron diferencias entre las comunidades en relación con los diferentes niveles de exposición. El efecto de los herbívoros, y en concreto de *Diadema* aff. *antillarum*, ha sido objeto de diferentes estudios. Tuya et al. (2004a,b) mostraron la relación entre la abundancia del erizo y la reducción de la cobertura de macroalgas erectas; Clemente et al. (2005) estudiaron los efectos del erizo sobre las comunidades de macroalgas en la Reserva Marina de La Palma; Martín-García et al. (2006) compararon la estructura de comunidades de macroalgas e invertebrados en fondos dominados o con escasa presencia del herbívoro; Hernández et al. (2007) analizaron el estado de conservación de los ecosistemas rocosos utilizando la relación de erizo / macroalgas como indicador; Hernández et al. (2008) estudiaron la distribución del erizo a lo largo del Archipiélago Canario, aportando datos sobre distribución y extensión de blanquiales; Sangil et al. (2008a,b) llevaron a cabo estudios preliminares sobre la variabilidad espacial de comunidades de macroalgas sometidas a la presión del erizo; por último, Sangil et al. (2010b) analizaron la recuperación de comunidades de macroalgas erectas en la Reserva Marina de La Palma ligadas a la reducción de las poblaciones del erizo.

## PLANTEAMIENTO Y OBJETIVOS.

Las comunidades de macroalgas de sustratos rocosos del sublitoral somero de las Islas Canarias han sido escasamente estudiadas desde el punto de vista cuantitativo, siendo muy pocas las aportaciones realizadas sobre la estructura y composición de estas comunidades. El litoral canario constituye un territorio ambientalmente complejo debido a que existe una fuerte interacción entre las variables que afectan al desarrollo de las macroalgas, lo que determina las importantes variaciones espaciales y temporales que muestran las comunidades.

Los estudios de la variación y dinámica de las comunidades de macroalgas son básicos para comprender el funcionamiento de los ecosistemas litorales, debido al importante papel que juegan estos organismos, no sólo aportando materia orgánica a las redes tróficas sino promoviendo la diversidad a través de su capacidad estructurante. Por tanto, de su conocimiento se pueden extraer conclusiones sobre la funcionalidad global de los ecosistemas bentónicos. En este sentido, el objetivo principal de esta Tesis ha sido proporcionar información cuantitativa detallada sobre la estructura y composición de las comunidades del sublitoral rocoso, remarcando sus variaciones tanto a nivel espacial como temporal. Los datos cuantitativos aportados en este trabajo pretenden además, servir como base para estudios comparativos futuros, en la medida que las series temporales de datos se vayan poco a poco implementando.

La Tesis se ha organizado en tres secciones, que abarcan aspectos generales y particulares de la distribución y abundancia de las macroalgas del sublitoral rocoso somero de las Islas Canarias.

*Sección I: Aspectos generales sobre la distribución de las comunidades de macroalgas del sublitoral rocoso somero en las Islas Canarias.*

Integrada únicamente por el Capítulo II, se ha planteado como un capítulo introductorio general donde, en conjunto y a diferentes escalas espaciales, se analizan las principales variables que determinan la estructura y composición de las comunidades de macroalgas. Los principales objetivos de este capítulo fueron los siguientes:

- Identificar y cuantificar los principales taxones vegetales presentes en los fondos rocosos someros.
- Analizar las diferencias espaciales entre las comunidades a gran escala, (diferencias entre islas), relacionándolas con el gradiente oceanográfico de temperatura y nutrientes que existe a lo largo del archipiélago.
- Determinar la variabilidad a media escala de las comunidades en respuesta a la diferente exposición al oleaje a la que están sometidas las costas de las islas.
- Valorar la influencia de variables (sedimentación, tipo de sustrato, profundidad) a pequeña escala.
- Estudiar las relaciones entre las densidades de los macroherbívoros (erizos) y las comunidades de macroalgas.

A partir de este planteamiento inicial el contenido de la Tesis deriva hacia dos secciones diferentes. Por un lado, se examinan fondos donde las comunidades de macroalgas están afectadas por la presión de los macroherbívoros (Sección II); y por otro, se estudian fondos donde las condiciones ambientales (sedimentación y tipo de sustrato) excluyen a los macroherbívoros (Sección III).

*Sección II: Estructura y composición de comunidades de macroalgas del sublitoral rocoso somero de las Islas Canarias con presencia de poblaciones del erizo *Diadema aff. antillarum*.*

En este apartado se analiza la relación de las comunidades de macroalgas con el herbívoro. Esta sección está integrada por cuatro capítulos. En el Capítulo III se analiza y la relación espacial entre la estructura y composición de las comunidades de macroalgas y las densidades del erizo. Como objetivos específicos para este capítulo se plantearon los siguientes:

- Examinar los efectos generales de la presión del erizo sobre la fisonomía de las comunidades de macroalgas.
- Determinar qué densidades de erizos marcan la frontera entre fondos dominados por macroalgas erectas y fondos dominados por macroalgas costrosas (blanquizales).
- Comparar la estructura y composición de la vegetación de fondos de macroalgas erectas y fondos de macroalgas costrosas (blanquizales).
- Analizar la variabilidad espacial a diferentes escalas de la vegetación en estos dos tipos de fondos.

El Capítulo IV se enfoca al estudio de la composición florística de los blanquizales en la isla de Tenerife, prestando especial atención a la composición del grupo funcional macroalgas costrosas (grupo muy diverso que habitualmente es tratado en conjunto). Los principales objetivos de este capítulo fueron los siguientes:

- Examinar la variabilidad en la estructura y composición de sus comunidades de macroalgas.
- Analizar la estructura de las comunidades a diferentes escalas: a media escala (diferencias entre sectores insulares con distintas condiciones de exposición al oleaje) y a pequeña escala (diferencias dentro de una misma localidad, ligadas a la complejidad o rugosidad de la roca).

En el Capítulo V se estudia la variación temporal de las comunidades de macroalgas en blanquizales, a partir del análisis de datos de dos años. El objetivo principal fue determinar la existencia de cambios temporales, a través del análisis de diferentes grupos de macroalgas.

En el Capítulo VI se examina la variación morfológica del macrofito dominante en los fondos rocosos de Canarias, *Lobophora variegata*, en relación con las densidades de *Diadema aff. antillarum* y se comparan las distribuciones de los diferentes morfotipos de esta especie.

*Sección III: Estructura y composición de las comunidades de macroalgas de sustratos rocosos inestables del sublitoral somero de las Islas Canarias.*

En esta sección se estudian las comunidades de macroalgas de fondos de piedras y cascajos en ausencia de poblaciones de erizos. Se examina el efecto de las variables ambientales y las características del sustrato sobre su estructura y composición. La sección se divide en tres capítulos.

En el Capítulo VII se comparan las comunidades de sustratos inestables (piedras y cascajos) establecidas en fondos arenosos desde una perspectiva espacio-temporal. Los principales objetivos fueron los siguientes:

- Evaluar la riqueza y diversidad de las comunidades.
- Analizar la variación de la estructura y composición de las comunidades en función del tamaño y estabilidad del sustrato.
- Examinar los efectos de la variación de los factores ambientales.
- Analizar la variación de las comunidades a lo largo del año.

El Capítulo VIII se analizan los patrones de fijación y reclutamiento de macroalgas en estos ambientes inestables, utilizando sustratos artificiales para detectar la variabilidad de las comunidades iniciales. Los principales objetivos fueron:

- Determinar el reclutamiento potencial en estos ambientes a lo largo del año cuando la disponibilidad de sustrato no es limitante.
- Estudiar la riqueza y diversidad de las comunidades iniciales.
- Determinar los cambios espacio-temporales en la estructura y composición de las comunidades.

En el Capítulo IX se examinan las comunidades de sucesión que se desarrollan en sustratos rocosos artificiales establecidos en ambientes arenosos. Los principales objetivos de este capítulo fueron:

- Examinar la variación temporal de la estructura y composición de estas comunidades.
- Comprobar si estas comunidades convergen hacia comunidades similares a las asentadas en piedras y cascajos, y en tal caso, establecer el tiempo que dura este proceso.
- Evaluar los efectos de algunos factores ambientales (exposición al oleaje y sedimentación) en la sucesión.

#### **BIBLIOGRAFÍA.**

- Acuña, A. 1970. Algunos aspectos de la vegetación submarina de las Islas Canarias. *Vieraea*, 1: 2-5.
- Acuña, A., A. Santos & W. Wildpret. 1970. Algunos aspectos de la vegetación algal de la Playa San Marcos, Icod, Tenerife. *Cuad. Bot. Mus. Canar.*, 9: 30-36.
- Afonso-Carrillo, J. 1980. Algunas observaciones sobre la distribución vertical de las algas en la isla de El Hierro (Canarias). *Vieraea*, 10: 3-16.
- Afonso-Carrillo, J. & M.C. Gil-Rodríguez. 1980. *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson y las praderas submarinas o seabadales en el Archipiélago Canario. *Vieraea*, 8: 365-376.

- Afonso-Carrillo, J. & M. C. Gil-Rodríguez, 1982a. Aspectos biogeográficos de la Flora Ficológica Marina de las Islas Canarias. *Actas II Simp. Iber. Bentos Marino*, 3: 41-48.
- Afonso-Carrillo, J. & M.C. Gil-Rodríguez. 1982b. Sobre la presencia de un fondo de "mäerl" en las Islas Canarias. *Collect. Bot. Barcelona*, 13: 703-708.
- Afonso-Carrillo, J. M.C. Gil-Rodríguez & W. Wildpret. 1979. Estudio de la vegetación algal de la costa del futuro polígono industrial de Granadilla (Tenerife). *Vieraea*, 8: 201-242.
- Afonso-Carrillo, J. & M. Sansón. 1999. Algas, hongos y fanerógamas marinas de las Islas Canarias. Clave analítica. Materiales didácticos universitarios. Serie Biología 2. Secretariado de Publicaciones Universidad de La Laguna. La Laguna. 254 pp.
- Aguilera-Klink, F., A. Brito, C. Castilla Gutiérrez, A. Díaz Hernández, J.M. Fernández Palacios, A. Rodríguez Rodríguez, F. Sabaté Bel & J. Sánchez García. 1994. Canarias, economía, ecología y medio ambiente. Francisco Lemus Editor. La Laguna. 361 pp.
- Airoldi, L. 2003. The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 41: 161-236.
- Arístegui, J., P. Tett, A. Hernández-Guerra, G. Basterretxea, M.F. Montero, K. Wild, P. Sandrá, S. Hernández-León, M. Cantón, J.A. García-Braun & M. Pacheco. 1997. The influence of island-generated eddies on chlorophyll distribution: a study of mesoscale variation around Gran Canaria. *Deep Sea Research*, 44: 71-95.
- Amsler, C.D. (ed) 2008. *Algal Chemical Ecology*. Springer-Verlag. Berlin. 358 pp.
- Amsler, C.D., R.J. Rowley, D.R. Laur, L.B. Quetin & R.M. Ross. 1995. Vertical distribution of Antarctic peninsular macroalgae: cover, biomass and species composition. *Phycologia*, 34: 424-430.
- Ballesteros, E. 1989. Production of seaweeds in north-western Mediterranean marine communities: its relation with environmental factors. *Scientia Marina*, 53: 357-364.
- Ballesteros, E. 1993. Algunas observaciones sobre las comunidades de algas profundas en Lanzarote y Fuerteventura (Islas Canarias). *Vieraea*, 22: 17-27.
- Ballesteros, E., & S. Pinedo. 2004. Los bosques de algas pardas y rojas. In: A. Luque & J. Templado (Eds.), *Praderas y bosques marinos de Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Sevilla. 199-222 pp.
- Barberá, C., F. Tuya, A. Boyra, P. Sánchez-Jerez, I. Blanch & R. Haroun. 2005. Spatial variation in the structural parameters of *Cymodocea nodosa* seagrass meadows in the Canary Islands: a multiscaled approach. *Botanica Marina*, 48: 122-126.
- Barquín-Diez, J., G. González-Lorenzo, L. Martín-García, M.C. Gil-Rodríguez & A. Brito-Hernández. 2005. Distribución espacial de las comunidades bentónicas submareales de los fondos someros de Canarias. I: Las comunidades de sustrato blando de las costas de Tenerife. *Vieraea*, 33: 435-448.
- Barton, E.D. & J. Arístegui. 2004. The Canary Islands coastal transition zone-upwelling eddies and filaments. *Progr. Oceanogr.*, 62: 67-69.
- Barton, E.D., J. Arístegui, P. Tett, M. Cantón, J. García-Braun, S. Hernández-León, L. Nykjaer, C. Almeida, J. Almunia, S. Ballesteros, G. Basterretxea, J. Escánez, L. García-Weill, A. Hernández-Guerra, F. López-Laatzee, R. Molina, M.F. Montero, E. Navarro-Pérez, J.M. Rodríguez, K. Van Lenning, H. Vélez & K. Wild. 1998. The transition zone of Canary Current upwelling region. *Progr. Oceanogr.*, 41: 455-504.
- Benedetti-Cecchi, L. 2001. Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 215: 79-92.
- Betancort-Villalba, M.J. & M.N. González-Henríquez. 1991. Estudio preliminar sobre la biología de las poblaciones de *Gelidium canariensis* (Grunow) Seoane en Gran Canaria. *Acta Bot. Malacitana*, 16: 51-58.
- Bianchi, C.N., R.J. Haroun, C. Morri & P. Wirtz. 2000. The subtidal epibenthic communities of Puerto del Carmen (Lanzarote, Canary Islands). *Arquipelago*, 2: 145-155.
- Børgesen, F. (1925-1930). Marine algae from the Canary Islands especially from Tenerife and Gran Canaria. I. Chlorophyta, II. Phaeophyta, III. Rhodophyta. Kongelige Danske Videnskaberne Selskab. Biologiske Meddelelser.
- Briz-Miquel, M.O., N. Pavón-Salas & N. González-Henríquez. 1998. Vegetación marina de la Bahía del Confital: 2 años de estudios. *Algas*, 19: 5-6.
- Carracedo, J.C. 1988. Marco geográfico. En varios autores, *Geografía de Canarias* (2ª ed.). Vol I. Editorial Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife. pp. 10-16.
- Centrulo, G. & M. Hay. 2000. Active chemical defenses in tropical versus temperate seaweeds. *Mar. Prog. Ser.*, 207: 243-253.

- Cheney, D.P. 1977. A new improved ratio for comparing seaweeds floras. *J. Phycol.*, 13(suppl.): p. 13.
- Clemente, S., C. Sangil, J. C. Hernández, T. Díaz-Villa, J. Afonso-Carrillo, A. Brito & M. Sansón. 2005. Influencia del erizo *Diadema antillarum* en la estructura de las comunidades algales de fondos rocosos en la Reserva Marina de La Palma (Islas Canarias). Proc. XV Simposio de Botánica Criptogámica. Bilbao 21-24 de septiembre.
- Crooks, J.A. 2002. Characterizing ecosystem level consequences of biological invasions: the role of ecosystems engineers. *Oikos*, 97: 153-166.
- Cruz-Reyes, A., M.I. Parente, N. Aldanondo-Arztizábal, M.C. Gil-Rodríguez & A. Moreira-Reyes. 2004. Resultados de la expedición Macaronesia 2000: flora y vegetación bentónica del parque natural del Archipiélago Chinijo (Islas Canarias). *Rev. Acad. Canar. Cienc.*, 15: 257-278.
- Davenport, R., S. Never, P. Helmke, J. Pérez-Moreno & O. Llinás. 2002. Primary productivity in the northern Canary Islands region as inferred from Seawifs imagery. *Deep-Sea Research II*, 49: 3481-3496.
- Davis A.N. & R.T. Wilce. 1987. Algal diversity in relation to physical disturbance: a mosaic of successional stages in a subtidal cobble habitat (Plum Cove, Cap Ann, Massachusetts, USA). *Mar Ecol. Prog. Ser.*, 37: 229-237.
- Dawes, D.C. 1986. *Botánica Marina*. Ed. Limusa. Mexico. 673 pp.
- Den Hartog, C. 1972. Substratum. In: O. Kinne (ed), *Marine Ecology* vol. I. Wiley-Interscience. London. pp. 1277-1289.
- Dring, M.J. 1992. *The biology of marine plants*, 2<sup>nd</sup> Edition. Cambridge University Press. Cambridge. 199 pp.
- Druehl, L.D. 1981. Geographic distribution. I: Lobban C.S. & M.J. Wynne (eds.). *The biology of seaweeds*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp. 306-325.
- Ekman, W. 1905. On the influence of the Earth's rotation on ocean currents. *Arkiv. Mat. Astron. Fys.* 2,: 1-52.
- Elejabeitia, Y. & J. Afonso-Carrillo. 1994. Observaciones sobre la zonificación de las algas de Punta Hidalgo, Tenerife (Islas Canarias). *Anuar. Estud. Canar.*, 38: 15-23.
- Feldmann, J. 1937. Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères. *Rev. Algol.*, 10: 1-339.
- Fernández-Palacios, J.M. & J.L. Martín Esquivel. 2001. Las islas como experimento de laboratorio. In: J.M. Fernández Palacios & J.L. Martín-Esquivel (eds.). *Naturaleza de las Islas Canarias: ecología y conservación*. Ed. Turquesa. Santa Cruz de Tenerife. pp. 39-44.
- Fletcher, R.L. & M.E. Callow. 1992. The settlement, attachment and establishment of marine algal spores. *Br. Phycol. Jour.*, 27: 303-329.
- Fristch, F.E. 1967. *The structure and reproduction of algae*. Vol. I & II. Cambridge University Press. Cambridge.
- Garbary, D. 1976. Life-forms of algae and their distribuion. *Botanica Marina*, 19: 97-106.
- García-Braun, J. & M. Molina. 1988. El mar, el Atlántico en el área de Canarias. In varios autores (eds.), *Geografía de Canarias* (2<sup>a</sup> ed.). Vol I. Editorial Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife. pp. 18-28.
- Gil-Rodríguez, M.C. & J. Afonso-Carrillo. 1981. Catálogo de algas marinas bentónicas (Cyanophyta, Chlorophyta, Phaeophyta y Rhodophyta) para el Archipiélago Canario. Aula de Cultura de Tenerife. Santa Cruz de Tenerife. 47 pp.
- Gil-Rodríguez, M.C. & T. Cruz-Simó. 1982. *Halophila decipiens* Ostefeld (Hydrocharitaceae) una fanerógama marina nueva para el Atlántico Oriental. *Vieraea*, 11: 207-216.
- González-Ruiz, S., M. Sansón & J. Reyes. 1995. Distribución vertical de las algas en el litoral de Cotillo (Noroeste de Fuerteventura, Islas Canarias). *Vieraea*, 24: 39-50.
- Guadalupe-González, M.E., M.C. Gil-Rodríguez & M.C. Hernández-González. 1995. Flora y vegetación marina de Arrecife de Lanzarote. Fundación César Manrique. Torcusa. Madrid. 269 pp.
- Hardy, F.G. & B.L. Moss. 1979. The effects of the substratum on the morphology of the rhizoids of *Fucus* germling. *Estuar. Coast. Mar. Scienc.*, 9: 577-584.
- Haroun, R.J., M.C. Gil-Rodríguez, J. Afonso-Carrillo & W. Wildpret. 1984. Estudio del fitobentos del Roque de Los Órganos (Gomera). Catálogo florístico. *Vieraea*, 13: 259-276.
- Haroun, R.J., M.C. Gil-Rodríguez, J. Afonso-Carrillo & W. Wildpret de la Torre. 1986. Estudio ecológico y fenológico de algunas especies del género *Caulerpa* Lamouroux presentes

- en el Archipiélago Canario. Proc. IV Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino, Lisboa.
- Haroun, R.J., M.C. Gil-Rodríguez, J. Díaz de Castro & W.F. Prud'homme van Reine. 2002. A check-list of the marine plants from the Canary Islands (Central Eastern Atlantic Ocean). *Botanica Marina*, 45: 139-169.
- Haroun, R., W.F. Prud'homme van Reine, D.G. Müller, E. Serrao & R. Herrera. 1993. Deep-water macroalgae from the Canary Islands: New records and biogeographical relationships. *Helgoländer Meeresunters*, 47: 125-143.
- Hay, M.E. 1981. The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology*, 62: 739-750.
- Hay, M.E., J.R. Pawlik, J.E. Dufy & W. Fenical. 1989. Seaweed herbivore predator interactions: host plant specialisation reduces predation on small herbivores. *Oecologia*, 81: 418-427.
- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2007. Actual status of the sea urchin *Diadema* aff. *antillarum* populations and macroalgal cover in the Marine Protected Areas comparing to a Highly Fished Area (Canary Islands - Easter Atlantic Ocean). *Aquatic Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.* 18: 1091-1108. [DOI: 10.1002/aqc.903].
- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2008. The key role of sea urchin *Diadema* aff. *antillarum* in controlling macroalgae assemblages throughout the Canary Islands (eastern subtropical Atlantic): an spatio-temporal approach. *Marine Environmental Research*, 66: 259-270. [DOI:10.1016/j.marenvres. 2008.03.002].
- Hernández-González, C.L., M.C. Gil-Rodríguez, A. Cruz-Reyes, S. Domínguez-Álvarez & E. Soler Onís. 2005a. Comunidades vegetales submarinas. Análisis previo a la instalación de un cultivo off-shore. *Rev. Acad. Canar. Cienc.*, 16: 9-36.
- Hernández-González C.L., A. Cruz-Reyes, E. Soler Onís, S. Domínguez-Álvarez & M.C. Gil-Rodríguez. 2005b. Comunidades vegetales submarinas. Seguimiento tras la instalación de un cultivo off-shore. *Rev. Acad. Canar. Cienc.*, 16: 37-57.
- Hernández-Guerra, A. & L. Nykjaer. 1997. Sea surface temperature variability of north-west Africa: 1981-1989. *Int. J. Remote Sensing*, Vol. 18, nº, 12: 2539-2558.
- Herrera Pérez, R. 1998. Dinámica de las comunidades bentónicas de los arrecifes artificiales de Arguinegín (Gran Canaria) y Lanzarote. Tesis Doctoral. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Las Palmas de Gran Canaria. 335 pp.
- Herrera, R., D. Montero & R. Haroun. 1993. Bionomía bentónica del litoral de la Playa del Cabrón (Gran Canaria). *Publ. Espc. Inst. Esp. Oceanogr.*, 11: 291-298.
- Hoek. C. van den. 1984. World-wide longitudinal seaweed distribution patterns and their possible causes, as illustrated by the distribution of rhodophytan genera. *Helgoländer Meeresunters*, 38: 227-257.
- Jerlov. N.H. 1976. *Marine optics*. Elsevier. Amsterdam. 231 pp.
- Johnston, C.S. 1969a. The ecological distribution and primary production of macrophytic marine algae in the eastern Canaries. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 54: 473-490.
- Johnston, C.S. 1969b. Studies on the ecology and primary production of Canary Islands marine algae. *Proc. VI International Seaweed Symposium*: 213-222.
- Jones, C.G., J.H. Lawton & M. Shachak. 1994. Organism as ecosystem engineers. *Oikos*, 69: 373-386.
- Kain, J.M. 1989. Seasons in the subtidal. *Br. Phycol. J.*, 24: 203-215.
- Kirk, J.T.O. 1983. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge University Press. Cambridge. 410 pp.
- Kuo, J. & McComb, A.J. 1989. Seagrass taxonomy, structure and development. In: A.W.D. Larkum, A.J. McComb & S.A. Shepherd (eds.), *Biology of Seagrasses. A treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region*. *Aquatic Plant Studies 2*. Elsevier, Amsterdam. pp. 6-73.
- Larkum, A.W.D. & C. den Hartog. 1989. Evolution and Biogeography of Seagrasses. In: Larkum A.W.D., A.J. McComb & S.A. Shepherd (Eds.) *Biology of Seagrasses. A treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region*. *Aquatic Plant Studies 2*. Elsevier, Amsterdam. pp 143-165.
- Lawson, G.W. & T.A. Norton. 1971. Some observations on littoral and sublittoral zonation at Tenerife. *Botanica Marina*, 14: 116-120.
- Lee, R.E. 1989. *Phycology*. Cambridge University Press. Cambridge. 645 pp.
- Lewis, J. R. 1964. *The ecology of rocky shores*. Cambridge University Press. London. 323 pp.

- Lindgren, A., N. Bouza, P. Åberg & P.A. Sosa. 1998. Spatial and temporal variation in distribution of *Gelidium canariensis* (Rhodophyta) from natural populations of the Canary Islands. *J. Appl. Phycol.*, 10: 273-278.
- Littler, M.M. & D.S. Littler. 1984. Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 74: 13-34.
- Littler, M.M. & D.S. Littler. 1988. Structure and role of algae in tropical reef communities. In C.A. Lembi & J.R. Waaland (eds), *Algae and Human Affairs*. Cambridge Univ. Press. Cambridge pp. 29-56.
- Lobban C.S. & P.J. Harrison. 1994. *Seaweeds ecology and physiology*. Cambridge University Press. Cambridge. 366 pp.
- Lobban, C.S., P.J. Harrison, & M.J. Duncan. 1985. *The Physiological Ecology of Seaweeds*. Cambridge University Press. Cambridge. 242 pp.
- López-Hernández, M. & M.C. Gil-Rodríguez. 1982. Estudio de la vegetación ficológica del litoral comprendido entre Cabezo del Socorro y Montaña del Mar, Güímar, Tenerife. *Vieraea*, 11: 141-170.
- Lüning K. 1990. *Seaweeds. Their environment, biogeography and ecophysiology*. Wiley and Sons, Inc. New York. 527 pp.
- Lüning, K. & I.T. Dieck. 1989. Environmental tigers in algal seasonality. *Botanica Marina*, 32: 389-397.
- Margulis L. & K.V. Szwartz. 1985. *Cinco reinos. Guía ilustrada de los phyla de la vida en la Tierra*. Labor. Barcelona. 335 pp
- Marrero Díaz, A., A. Rodríguez Santana, F. Machín & J.L. Pelegrí. 2006. Analytic salinity temperature relations for the upper-thermocline waters of the eastern North Atlantic subtropical gyre. *Scien. Mar.*, 70: 167-175.
- Martín-García, L., C. Sangil, G. González-Lorenzo, K. Toledo-Guedes & J. Barquín. 2006. Estudio comparativo entre comunidades de blanquiazal y fondos de algas erectas en la isla de La Palma (Islas Canarias). *Proc. XIV Simposio Ibérico de Estudios en Biología Marina*. Barcelona 12-15 de septiembre.
- Masson, D.G., A.B. Watts, AM.J.R. Gee, R. Urgelés, N.C. Mitchell, T.P. Le Bas & M. Canals. 2002. Slope failures on the flanks of the western Canary Islands. *Earth-Scx. Reviews*, 57: 1-35.
- Medina, M. & R. Haroun. 1993. Preliminary study on the dynamics of *Cystoseira abies-marina* populations in Tenerife (Canary Islands). *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg*, 159: 109-112.
- Medina, M. & R. Haroun. 1994. Dinámica regresiva de una pradera submareal de *Cystoseira abies-marina* (Cystoseiraceae, Phaeophyta) en la isla de Tenerife. *Vieraea*, 23: 65-71.
- Medina, M., R.J. Haroun, & W. Wildpret. 1995. Phytosociological study of the *Cystoseira abies-marina* (Gmelin) C. Agardh (Cystoseiraceae, Phaeophyceae) community in the Canarian Archipelago. *Bol. Mus. Munic. Funchal*, 4: 433-440.
- Mitchell, N.C. 1998. Characterising the irregular coastlines of volcanic ocean islands. *Geomorphology*, 23: 1-14.
- Molina, R., J.M. Cabanas & F.L. Laatzén. 1996. Corrientes e hidrografía en la región canaria. Campaña Canarias 9205. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 12: 43-51.
- Montagne, J.F.C. 1841. *Plantae cellulares*. In Barker-Webb P. & S. Berthelot (eds). *Historie naturelle des Isles Canaries*. Vol. 33. Paris. pp. 161-208.
- Montañés, M.A., J. Reyes & M. Sansón. 2003. La comunidad de epífitos de *Zonaria tournefortii* en el norte de Tenerife (islas Canarias): análisis florístico y comentarios sobre su epifauna. *Vieraea*, 31: 121-132.
- Montañés, M.A., M. Sansón & J. Reyes. 2004. Análisis de los desprendimientos de *Zonaria tournefortii* en el Norte de Tenerife: densidad, longitud, cobertura y biomasa de las diferentes fases de su ciclo de vida (Dictyotales, Phaeophyta). *Vieraea*, 32: 151-165.
- Montañés, M.A., M. Sansón & J. Reyes. 2006. Vegetative and reproductive phenology of *Zonaria tournefortii* (Dictyotales, Phaeophyceae) in sublittoral populations off the Canary Islands. *Botanica Marina*, 49: 406-416.
- Moreira-Reyes, A. & M.C. Gil-Rodríguez. 2008a. Variaciones espaciales y temporales de *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Chlorophycota) en Los Cristianos e Iguete de San Andrés, Tenerife, islas Canarias. *Vieraea*, 36: 91-102.
- Moreira-Reyes, A. & M.C. Gil-Rodríguez. 2008b. Variaciones espaciales y temporales de *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Sonder) Verlaque, Huisman et Boudouresque en



- Los Cristianos, LIC "Franja Marina Teno-Rasca (ES 7020017)", Tenerife, Canarias. Rev. Acad. Canar. Cienc., 19: 29-34.
- Moreira-Reyes, A., O. Monterroso, H. Aguirre, A. Cruz-Reyes, M.C. Gil-Rodríguez, J. Núñez. 2004. Diversidad y estructura de *Halophiletum decipiens* en el LIC seadales de San Andrés (ES 7020120) Tenerife, Islas Canarias. Rev. Acad. Canar. Cienc., 15: 143-158.
- Moro, L., J.L. Martín, M.J. Garrido & I. Izquierdo (eds.). 2003. Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales) 2003. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente de Canarias. 250 pp.
- Muñoz, E., J. Reyes, & M. Sansón. 2007. Descripción y cartografía de las comunidades bentónicas de la Playa San Marcos (Tenerife, islas Canarias). *Vieraea*, 35: 93-108.
- Norton T.A. 1985. The zonation of seaweeds on rocky shores. In: Moore P.G. & R. Seed (eds.). The ecology of rocky coast. Columbia University Press, New York. pp. 7-21.
- Norton, T.A., K. Hiscock, & J.A. Kitching. 1977. The ecology of Lough Ine XX. The *Laminaria* forest at Carrigathorna. *J. Ecol.*, 65: 919-941.
- Nybakken, J.W. 1993. Marine Biology: an ecological approach. Harper Collins College Publishers. New York. 345 pp.
- Nykjaer, L. & L. Van Camp. 1994. Seasonal and interannual variability of coastal upwelling along northwest Africa and Portugal from 1981-1991. *J. Geoph. Res.* 99: 14197-14207.
- Pavón-Salas, N., M. Garrido & R. Haroun. 1998. Distribution and structure of seagrass meadows in Las Canteras Beach, Las Palmas, Canary Islands (Spain). *Bol. Mus. Munic. Funchal*, 50: 107-115.
- Pérez, O.M., T.C. Telfer & L.G. Ross. 2003. On the calculation of wave climate for offshore cage culture site selection: a case study in Tenerife (Canary Islands). *Aquacultural Engineering*, 29: 1-21.
- Pinedo, S. & J. Afonso-Carrillo. 1994. Distribución y zonación de las algas marinas bentónicas en Puerto de la Cruz, Tenerife (Islas Canarias). *Vieraea*, 23: 109-123.
- Prud'homme van Reine, W.F. 1998. Seaweeds and biogeography in the Macaronesian Region. *Bol. Mus. Munic. Funchal Supl.*, 5B: 307-331.
- Reyes, J., O. Ocaña, M. Sansón, & A. Brito. 2000. Descripción de comunidades bentónicas infralitorales en la Reserva Marina de La Graciosa e islotes del Norte de Lanzarote (Islas Canarias). *Vieraea*, 28: 137-154.
- Reyes, J. & M. Sansón. 1996. Las algas epífitas en *Cymodocea nodosa* en El Médano, isla de Tenerife (Magnoliophyta, Cymodoceaceae). *Vieraea*, 25: 45-56.
- Reyes, J. & M. Sansón. 1997. Temporal distribution and reproductive phenology of epiphytes on *Cymodocea nodosa* leaves in the Canary Islands. *Botanica Marina*, 40: 193-201.
- Reyes, J. & M. Sansón. 2001. Biomass and production of the epiphytes on leaves of *Cymodocea nodosa* in the Canary Islands. *Botanica Marina*, 44: 307-313.
- Reyes, J., M. Sansón & J. Afonso-Carrillo. 1995a. Distribution and reproductive phenology of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson in the Canary Islands. *Aquatic Botany*, 50: 171-180.
- Reyes, J., M. Sansón & J. Afonso-Carrillo. 1995b. Leaf phenology, growth and reproduction of the seagrass *Cymodocea nodosa* at El Médano (South of Tenerife, Canary Islands). *Botanica Marina*, 38: 457-465.
- Reyes, J., M. Sansón & J. Afonso-Carrillo. 1998. Distribution of epiphytes along the leaves of *Cymodocea nodosa* in the Canary Islands. *Botanica Marina*, 41: 543-551.
- Reyes, J., M. Sansón, J. Afonso-Carrillo. 2005. Flora y vegetación marina. Algas y sebas. In: Rodríguez-Delgado O. (coord.). Patrimonio Natural de la isla de Fuerteventura. Centro de la Cultura Popular Canaria. Las Palmas de Gran Canaria. pp. 117-140.
- Rodríguez, M., O. Pérez, E. Ramos, O. Monterroso, R. Riera, J. Sánchez, A. Sacramento, M.C. Gil-Rodríguez, A. Cruz, T. Morales, C. Sangil & S. Domínguez. 2008. Estudio de la distribución y tamaño poblacional de las especies: *Cystoseira abies-marina* (S.G. Gmelin) C. Agardh, *Cystoseira tamariscifolia* (Hudson) Papenfuss, *Gelidium arbuscula* Bory de Saint-Vincent ex Børgesen y *Gelidium canariense* (Grunow) Seoane Camba ex Haroun, Gil-Rodríguez, Díaz de Castro & Prud'homme van Reine, en Canarias. Centro de Estudios Medioambientales del Atlántico (CIMA), Gesplan, Gobierno de Canarias, La Laguna.
- Round, F.E. 1981. The Ecology of Algae. Cambridge Univ. Press. Cambridge. 653 pp.
- Sangil, C., J. Afonso-Carrillo, M. Sansón. 2003. Algas bentónicas de la reserva marina de La Palma (Islas Canarias): zonación y catálogo florístico. Rev. Acad. Canar. Cienc., 14: 63-81.

- Sangil, C., J. Afonso-Carrillo & M. Sansón. 2004a. Zonación del fitobentos del sureste de La Palma (Islas Canarias) y adiciones al catálogo florístico insular. *Rev. Acad. Canar. Cienc.*, 15: 301-319.
- Sangil, C., J. Afonso-Carrillo & M. Sansón. 2005a. Adiciones a la flora marina de La Palma (Islas Canarias). *Rev. Acad. Canar. Cienc.*, 16: 91-99.
- Sangil, C., J. Afonso-Carrillo & M. Sansón. 2005b. Zonación del fitobentos del noroeste de La Palma (Islas Canarias). *Rev. Acad. Canar. Cienc.*, 16: 75-90.
- Sangil, C., J. Afonso-Carrillo & M. Sansón. 2006a. Estructura y composición de las comunidades algales sublitorales de los fondos rocosos de la isla de El Hierro (Islas Canarias). *Proc. XIV Simposio Ibérico de Estudios en Biología Marina, Universidad Complutense de Barcelona, Barcelona.*
- Sangil, C., J. Afonso-Carrillo & M. Sansón. 2007a. Biodiversidad y biogeografía de las macroalgas bentónicas de la isla de La Palma. *Rev. Estud. General. La Palma*, 3: 457-479.
- Sangil, C., J. Afonso-Carrillo, M. Sansón R. Herrera, A. Rodríguez, L. Martín-García & T. Díaz-Villa. 2010a. Cambios recientes en la vegetación sublitoral de las Islas Canarias: la explosión demográfica de *Pseudotetraspora marina* (Tetrasporales, Chlorophyta). *Proc. XVI Simposio Ibérico de Estudios en Biología Marina. Alicante 6-10 de septiembre.*
- Sangil, C., S. Clemente, J.C. Hernández, L. Martín-García, a. Rodríguez, M. Sansón & J. Afonso-Carrillo. 2007b. Structure and composition of subtidal seaweed assemblages in the Marine Reserves from Canary Islands: spatial variation and environmental factors. *Proc. III European Symposium on Marine Protected Areas as a tool for Fisheries Management and Ecosystem Conservation. Murcia 24-28 September.*
- Sangil, C., S. Clemente, J.C. Hernandez & L. Martín-García. 2010b. Rápido retablecimiento de la vegetación sublitoral en la Reserva Marina de La Palma (La Palma, Islas Canarias) como consecuencia de la reducción de las poblaciones del erizo *Diadema aff. antillarum*. *Proc. XVI Simposio Ibérico de Estudios en Biología Marina. Alicante 6-10 de septiembre.*
- Sangil, C., S. Clemente, J.C. Hernández, M. Sansón & J. Afonso-Carrillo. 2008a. El control de *Diadema aff. antillarum* sobre la estructura composición y variación espacial de las comunidades de macroalgas en las Islas Canarias. *Proc. XV Simposio Ibérico de Estudios en Biología Marina. Funchal 8-13 de septiembre.*
- Sangil, C., T. Díaz-Villa, J.C. Hernández, S. Clemente, J. Afonso-Carrillo & M. Sansón. 2008b. Variación en las comunidades de macroalgas en blanquiales de Tenerife (Islas Canarias): oleaje factor determinante en la actividad ramoneadora de *Diadema aff. antillarum*. *Proc. XV Simposio Ibérico de Estudios en Biología Marina. Funchal 8-13 de septiembre.*
- Sangil C., M. Sansón & J. Afonso-Carrillo. 2004b. Zonación del fitobentos del nordeste y este de La Palma (Islas Canarias). *Rev. Acad. Canar. Cienc.*, 15: 279-300.
- Sangil, C., M. Sansón & J. Afonso-Carrillo. 2006a. Distribución de las comunidades algales de sustratos rocosos en la isla de La Palma (Islas Canarias). *Proc. XIV Simposio Ibérico de Estudios en Biología Marina. Barcelona 12-15 de septiembre.*
- Sangil, C., M. Sansón, J. Afonso-Carrillo. 2006b. Zonación del fitobentos del norte de La Palma (Islas Canarias). *Rev. Acad. Canar. Cienc.*, 16: 151-165.
- Sangil, C., M. Sansón, J. Afonso-Carrillo & L. Martín-García. 2010c. Extensive off-shore meadows of *Penicillus capitatus* (Udoteaceae, Chlorophyta) in the Canary Islands (eastern Atlantic Ocean). *Botanica Marina*, 53:183-187.
- Sansón, M., J. Reyes, J. Afonso-Carrillo. 2001. Flora marina. In: Fernández Palacios J.M. & J.L. Martín-Esquivel (eds.). *Naturaleza de las Islas Canarias: ecología y conservación*. Ed. Turquesa. Santa Cruz de Tenerife. pp. 193-198.
- Sansón, M. 2009. Flora marina canaria: evidencias de una elevada biodiversidad aún por descubrir. In: Sangil C., L. Concepción, L. Martín-García & R. Fernández de León (eds.). *I Workshop de Estrategias para la Planificación y Conservación de los Recursos Marinos de Canarias. Consorcio Insular de la Reserva Mundial de la Biosfera La Palma. Santa Cruz de La Palma. 91-93 pp.*
- Santos-Guerra, A., A. Acuña González & W. Wildpret. 1970. Contribución al estudio de la flora marina de la isla de La Palma. *Cuad. Bot. Canar.*, 9: 20-29.
- South, G.R. & A. Whittick. 1987. *Introduction to Phycology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 341 pp.

- Steneck, R.L. & M.N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69: 476-498.
- Steneck, R.S. & L. Watling. 1982. Feeding capabilities and limitation of herbivorous molluscs: a functional group approach. *Marine Biology*, 68: 299-319.
- South, G.R. & A. Whittick, 1987. *Introduction to Phycology*. Blackwell Scientific Publications. 341 pp.
- Taylor, W.R. 1960. *Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas*. University of Michigan Press. Ann Arbor. 870 pp.
- Tejera, A., L. García-Weil, K.J. Heywood & M. Cantón-Garbín. 2002. Observations of oceanic mesoscale features and variability in the Canary Islands area from ERS-1 altimeter data, satellite infrared imagery and hydrographic measurements. *Int. J. Remote Sensing*, 23,: 4897-4916.
- Tuya, F., A. Boyra, P. Sánchez-Jerez, C. Barbera, & R.J. Haroun. 2004a. Can one species determine the structure of the benthic community on a temperate rocky reef? The case of the long-spined sea-urchin *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the eastern Atlantic. *Hydrobiologia*, 519: 211-214.
- Tuya, F., A. Boyra, P. Sánchez-Jerez, C. Barbera & R.J. Haroun. 2004b. Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 278: 157-169.
- Tuya, F. & R. Haroun. 2006. Spatial patterns and response to wave exposure of shallow water algal assemblages across the Canarian Archipelago: a multi-scaled approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 311: 15-28.
- Tuya, F. & R. Haroun. 2009. Phytogeography of Lusitanian Macaronesia: biogeographic affinities in species richness and assemblage composition. *Eur. J. Phycol*, 44: 405-413.
- Underwood, A. J. 2007. Ecology of marine macroalgae. In: McCarthy, P.M. & A.E. Orchard (eds.). *Algae of Australia*. Introduction. Australian Biological Resources Study. Canberra. pp. 374-404.
- Vadas, R.L., Johnson, S. & Norton, T.A. 1992. Recruitment and mortality of early post-settlement stages of benthic algae. *Br. Phycol. Jour*, 27: 331-351.
- Viera-Rodríguez, M.A. 1987. Contribución al estudio de la flórmula bentónica de la isla de La Graciosa. Canarias. *Vieraea*, 17: 237-259.
- Viera-Rodríguez, M.A. & Wildpret de la Torre, W. 1986. Contribución al estudio de la vegetación bentónica de la isla de La Graciosa. Canarias. *Vieraea*, 16, 211-231.
- Wilce, R.T. 1994. The Arctic subtidal as a habitat for macrophytes. In: C.S. Lobban & P.J. Harrison, *Seaweeds Ecology and Physiology* Cambridge University Press. Cambridge. pp. 89-92.
- Wildpret, W., M.C. Gil-Rodríguez & J. Afonso-Carrillo. 1987. Cartografía de los campos de algas y praderas de fanerógamas marinas del piso infralitoral del Archipiélago Canario. Consejería de Agricultura y Pesca, Gobierno de Canarias. La Laguna. 534 pp.
- Yanes, A., 1990. Morfología litoral de las islas Canarias occidentales. Secretariado de Publicaciones Universidad de La Laguna. La Laguna. 208 pp.
- Yanes, A., M.V. Marzol & C. Romero. 2006. Characterization of sea storms along the coast of Tenerife, the Canary Islands. *J. Coast. Res.*, 48: 124-128.

## SECCIÓN I

ASPECTOS GENERALES SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE LAS  
COMUNIDADES DE MACROALGAS DEL SUBLITORAL  
ROCOSO SOMERO EN LAS ISLAS CANARIAS.



## CAPÍTULO II

### COMUNIDADES DE MACROALGAS DE FONDOS ROCOSOS EN LAS ISLAS CANARIAS: VARIACIONES A GRAN, MEDIA Y PEQUEÑA ESCALA.

#### INTRODUCCIÓN.

La biota marina de las Islas Canarias es una de las más singulares de la región Atlántico Nororiental. Diferentes factores como la gran longitud de costa, las variables condiciones oceanográficas, las diferentes exposiciones al oleaje y la variada geomorfología de los fondos han condicionado la existencia de infinidad de hábitats y ambientes, que se han traducido en ecosistemas ricos y diversificados. El estratégico enclave geográfico del archipiélago ha favorecido que en las islas puedan coexistir especies con muy distintas áreas de distribución (Brito et al., 1984; Aguilera-Klink et al., 1994; Sansón et al., 2001).

En los ecosistemas bentónicos sublitorales de Canarias, las macroalgas ocupan un lugar destacado dominando y caracterizando la mayor parte de las comunidades, jugando un importante papel en la producción primaria y en el mantenimiento de la biodiversidad y funcionalidad de los ecosistemas litorales. Estos organismos constituyen el sustrato y el hábitat sobre el que se desarrollan innumerables comunidades de invertebrados y peces, de ahí que deban ser consideradas verdaderas especies estructurantes (Hernández et al., 2007, 2008), desempeñando un papel similar al que realizan los quelpos y laminarias en latitudes templadas o los corales en las tropicales (Jones et al., 1994, 1997; Crook, 2002).

En la distribución de estos vegetales, las condiciones ambientales que se generan en los primeros metros del sublitoral son determinantes a la hora de provocar diferencias en la estructura y composición de las comunidades. En este sentido, se ha reconocido ampliamente la influencia de diferentes factores físicos o biológicos (condiciones oceanográficas, oleaje, sedimentación, sustrato y herbívoros) en el desarrollo de las comunidades de macroalgas (Hoek et al., 1978; Cheroske et al., 2000; Leliaert et al., 2000; Díez et al., 2003; Erikson & Bergström, 2005).

Las grandes escalas espaciales (centenares de km) son las responsables de la aparición de nuevos hábitats y ecosistemas para el desarrollo de las comunidades, y pueden significar cambios en las condiciones oceanográficas y con ellas en los patrones de distribución de las macroalgas (Benedetti-Cecchi et al., 2003). Normalmente estas diferencias están ligadas a variación en la latitud (Vroom & Page, 2006; Tribollet & Vroom, 2007), aunque también existen cambios longitudinales en las comunidades, estos últimos en ocasiones asociados a fenómenos de afloramientos o de enfrentamiento de corrientes cálidas y frías (Schils & Coppejans, 2003; Bolton et al., 2004).

A menor escala, otras variables como la exposición al oleaje, la sedimentación, el tipo de sustrato, la profundidad y la abundancia de herbívoros, son determinantes a la hora de explicar las diferencias en la estructura de las comunidades de macroalgas.

El oleaje contribuye a la creación de heterogeneidad en la vegetación al limitar el asentamiento y crecimiento de muchas especies, favoreciendo el desarrollo de aquellas adaptadas al dinamismo de las olas, y limitando a su vez la presencia de los herbívoros (Kilar & McLachlan, 1989; Cheroske et al., 2000; Leliaert et al., 2000; Goldberg & Kendrick, 2004). La sedimentación interactúa igualmente en diversas fases del desarrollo de los macrófitos: asentamiento, crecimiento o reproducción. Por lo general, las especies perennes son más sensibles a sus efectos, y por ello la presencia de arena suele restringir su distribución (Littler et al., 1983a; Airoldi et al., 1995; Airoldi, 2003; Díez et al., 2003). Los sustratos estables como plataformas rocosas, bloques y grandes piedras favorecen el establecimiento de comunidades de macroalgas perennes, frente a los sustratos dinámicos, que pueden moverse o rodar por el efecto del oleaje, donde se instalan fundamentalmente especies oportunistas (Murray & Littler, 1978; Lieberman et al., 1979, 1984; Sousa, 1979; Davis & Wilce, 1987a,b). La profundidad representa una importante variable en la distribución de las comunidades marinas, y está relacionada con varios factores, como la disminución de la radiación lumínica, cambios en la hidrodinamia, en la sedimentación o en la presión de herbívoros (Lüning, 1990; Goldberg & Kendrick, 2004; Balata et al., 2005). Por último, los herbívoros pueden llegar a jugar un importante papel en la estructura de las comunidades. Su actividad ejerce una gran presión sobre el establecimiento y desarrollo de las macroalgas, pudiendo llegar a eliminar las especies erectas, permitiendo sólo el crecimiento de comunidades de algas incrustantes o generando fondos desprovistos de vegetación (Sammarco et al., 1973; Carpenter, 1981; Littler et al., 1983b; Hackney et al., 1989; Cheroske et al., 2000).

Tal como ha sido indicado en el Capítulo I, los estudios sobre las macroalgas de las Islas Canarias han tratado principalmente aspectos florísticos, taxonómicos y fenológicos. Estos trabajos han constatado la gran biodiversidad de las islas, han aportado información sobre la distribución vertical y horizontal de los principales macrófitos y sus poblaciones, pero pocos estudios han aportado datos cuantitativos de las comunidades de macrófitos sublitorales.

Algunos estudios han valorado el efecto de determinados factores en la distribución de las macroalgas. La influencia del oleaje en la distribución de algunas especies de macroalgas a lo largo de las islas fue estudiada por Tuya & Haroun (2006) que observaron cierta variabilidad espacial de las comunidades en los primeros metros del sublitoral (2-8 m de profundidad). Montañés et al. (2006) mostraron que el oleaje y la sedimentación condicionan la estructura de una comunidad de macrófitos erectos perennes del sublitoral. El papel del erizo *Diadema* aff. *antillarum* sobre la distribución y abundancia de macroalgas erectas en el Archipiélago Canario ha sido objeto de varios estudios (Tuya et al., 2004; Hernández et al., 2007, 2008; Clemente, 2008). La abundancia de este erizo ha provocado la disminución de las comunidades de macroalgas estructurantes desencadenando drásticos cambios en su estructura y ha transformado vastas extensiones de fondos de macroalgas erectas en extensas áreas dominadas por especies de algas incrustantes.

El presente capítulo tiene como finalidad establecer la composición y estructura de las principales comunidades de macroalgas que se distribuyen en los fondos rocosos de las Islas Canarias entre 5-20 m de profundidad. Además, se realizan comparaciones espaciales para determinar patrones en la distribución de las

comunidades en las diferentes islas y evaluar el efecto de diferentes factores abióticos (oleaje, sedimentación, sustrato y profundidad) y bióticos (herbívoros) en la distribución de las especies y comunidades.

## **MATERIAL Y MÉTODOS.**

### **Área de estudio.**

Las Islas Canarias están situadas entre 27° y 29° de latitud Norte y 14° y 18° de longitud Oeste. La distancia entre la isla más occidental y la más oriental es de aproximadamente 400 km, siendo la distancia mínima con la costa africana de unos 90 km. Están constituidas por siete islas principales, varios islotes y numerosos roques que en su conjunto suman aproximadamente 1.291 km de costa (Fernández-Palacios & Martín-Esquivel, 2001).

Desde el punto de vista oceanográfico las islas, con temperaturas medias de 17-19°C en marzo-abril y 23-25°C en septiembre-octubre, se localizan en el límite Este del Giro Subtropical del Atlántico Norte. Están situadas entre las ricas y frías aguas del afloramiento noroeste de la costa africana y las aguas cálidas y pobres en nutrientes situadas hacia el centro del océano, en la denominada Zona Costera de Transición (García-Braun & Molina, 1988; Barton et al., 1998). Dentro del archipiélago, la propia distribución longitudinal de las islas es la responsable de la existencia de un gradiente térmico ( $\approx 2^\circ\text{C}$ ) de nutrientes y de producción primaria entre el límite Este más afectado por el afloramiento y el Oeste más alejado del mismo (García-Braun & Molina, 1988; Barton et al., 1998; Davenport et al., 2002). Además de la existencia de este gradiente, la Corriente Fría de Canarias en su choque con las islas es responsable de fenómenos oceanográficos mesoescalares como afloramientos locales, remolinos o estelas cálidas al Sur-Suroeste de las islas (Molina & Laatzén, 1986; Arístegui et al., 1997; Barton et al., 1998).

A escala insular, existen diferencias en el grado de exposición del litoral, resultado de la interacción de la orientación y la orografía con el oleaje. En Canarias existen dos tipos de oleaje marcadamente diferenciados: el mar de viento y el mar de fondo, predominando el primero sobre el segundo. El mar de viento, de dirección NNE y NE, y de 18-22 km/h de velocidad, se produce por la acción de los vientos sobre las aguas circundantes a las islas, generando olas con su dirección e intensidad. La altura anual media de esta ola es de 1,4 m y su frecuencia de 9,5 segundos. El mar de fondo o leva, de dirección NNO y NO, tiene su origen en borrascas originadas en zonas alejadas del Atlántico Norte, transmitiéndose a lo largo del océano desde distancias de hasta 3.500 km. Es un oleaje de marcado comportamiento estacional, siendo más frecuente entre los meses de octubre-marzo, tiene una altura media entre 2 y 3 m y una frecuencia de 18 segundos. La combinación de estos dos tipos de oleaje provoca que las costas orientadas al Noroeste, Norte, Noreste y Este sean significativamente más expuestas que las situadas en el Suroeste, Sur y Sureste (García-Braun & Molina, 1988; Pérez et al., 2003; Yanes et al., 2006).

A una escala local, la naturaleza volcánica de las islas y su relación con la dinámica marina favorecen la presencia de una rica y variada geomorfología, que se

ve reflejada en la diversidad y complejidad del modelado costero y en un mosaico de diferentes tipos de sustratos y niveles de sedimentación (Yanes, 1990).

### **Muestreos.**

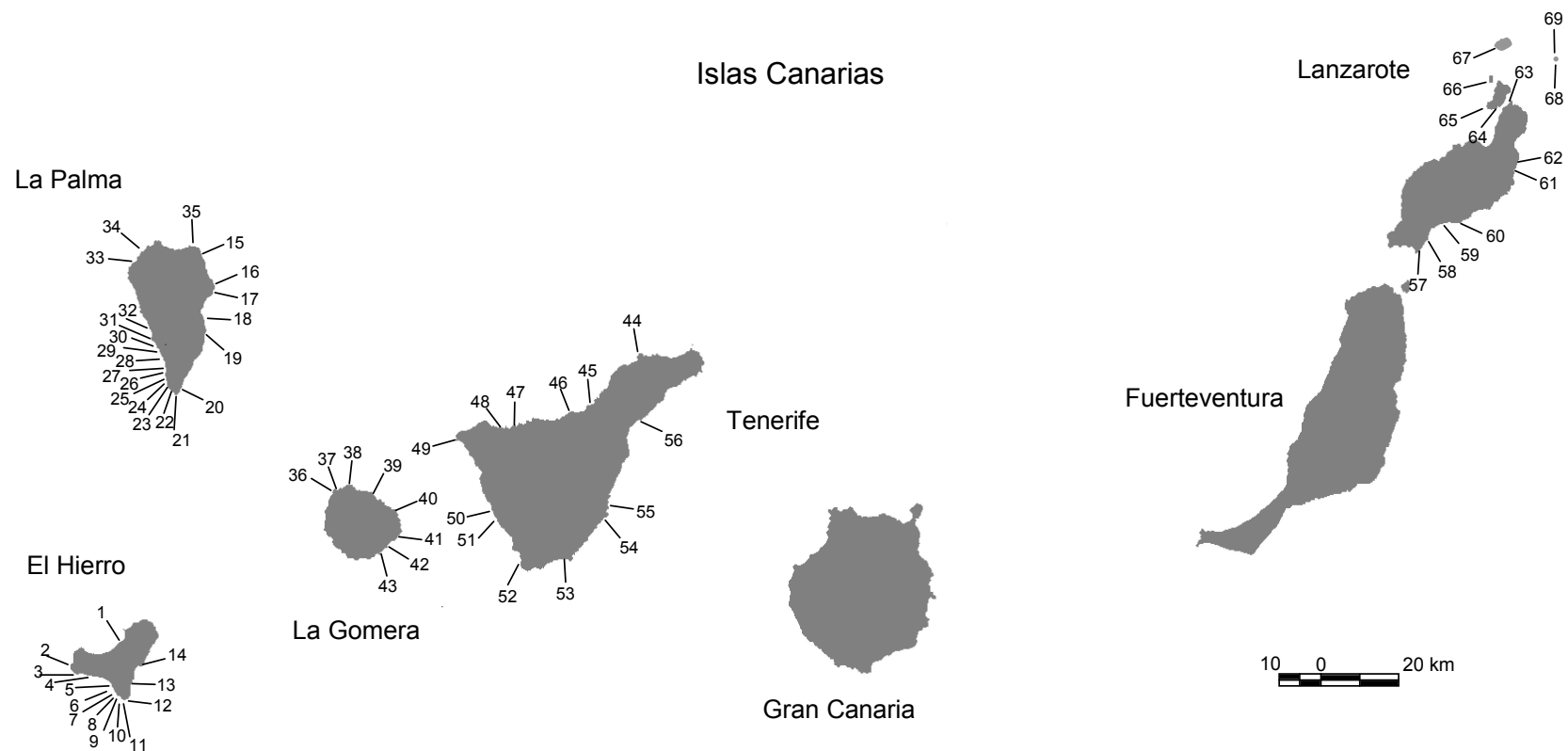
Los muestreos se realizaron en 69 localidades repartidas por cinco de las siete islas del Archipiélago Canario, intentando abarcar la mayor disparidad de hábitats y ambientes presentes. Las localidades estudiadas en el Archipiélago Chinijo han sido consideradas conjuntamente con las de Lanzarote (Fig. 2.1).

El trabajo de campo se desarrolló en diferentes campañas comprendidas entre mayo de 2004 y mayo de 2007 (La Palma, diciembre de 2004 y diciembre-mayo de 2007; El Hierro, octubre de 2005; La Gomera, agosto de 2006; Tenerife, mayo-noviembre de 2004 y mayo de 2007; Lanzarote, noviembre de 2005). Los muestreos fueron realizados mediante buceo autónomo entre 5 y 20 m de profundidad, repartiendo equitativamente el número de muestras en tres niveles de profundidad 5-10 m, 10-15 m y 15-20 m. Debido a la naturaleza arenosa de los fondos de algunas localidades, no se realizaron muestreos en los niveles más profundos. Igualmente, los del nivel somero de la estación Roque del Este Norte no se realizaron por el mal estado de la mar.

El estudio de las coberturas de las macroalgas se realizó mediante una cuadrícula de 25x25 cm (subdividida en subcuadrículas de 5x5 cm), estableciendo 6 cuadrículas por nivel de profundidad y sumando un total de 1.038 muestras (Foto 2.1). La identificación de las especies fue realizada in situ, a excepción de algunas especies para las cuales se recolectó material para su posterior identificación en el laboratorio siguiendo a Afonso-Carrillo & Sansón (1999). Un listado de las especies identificadas en este estudio, ordenadas sistemáticamente y con sus autorías, ha sido incluido en el Anexo I. La cobertura fue estimada a partir del análisis de la fotografía de cada una de las cuadrículas (Foto 2.2), expresando los datos en porcentajes. La cobertura total de cada una de las cuadrículas fue calculada mediante la suma de las coberturas de las especies de la muestra. Las fotografías fueron obtenidas con una cámara digital SONY DSC-P100 de 5.1 megapixels, equipada con la carcasa MPK-PHB. El método fotográfico de muestreo empleado permite al buceador realizar un elevado número de réplicas a profundidades donde sólo puede permanecer un tiempo limitado. Además es especialmente apropiado para el estudio de comunidades con especies de escaso porte y de no muy alta biodiversidad (Littler & Littler, 1985; Murray, 2001; Balata et al., 2005), como ocurre con la mayoría de las comunidades de las Islas Canarias.

Para cada una de las muestras se calculó la riqueza, expresándola como el número de especies por muestra, y la diversidad a partir del índice de Shannon-Weaver ( $H'$ ),  $H' = - \sum (n_i / N) \log_2 (n_i / N)$ , donde  $N$  es la cobertura total de la muestra y  $n_i$  es la cobertura de cada una de las especies que componen la muestra (Shannon & Weaver, 1949).

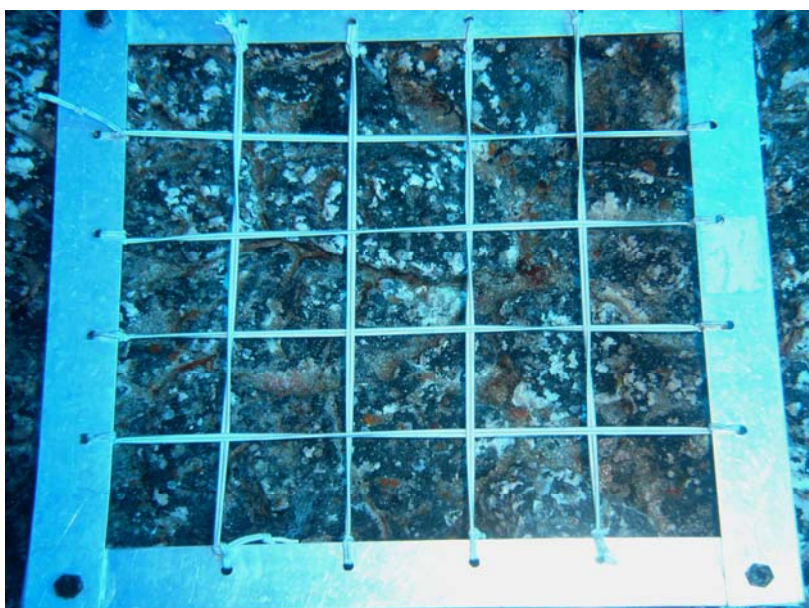




**Figura 2.1. Localidades de muestreo. El Hierro:** 1. Pta. Grande, 2. Baja de Anacón, 3. Laja de Orchilla, 4. Pta. de La Palometa, 5. Tacorón, 6. Las Lapillas, 7. Las Cañas, 8. Roque Chico, 9. La Gabarra, 10. Pta. de Los Frailes, 11. Cueva de los Frailes, 12. La Herradura, 13. Roque de los Joraditos, 14. Roque de la Bonanza; **La Palma:** 15. Pto. Espíndola, 16. Pto. Paja, 17. Pto. Trigo, 18. Los Cascajos, 19. La Bajita, 20. Las Cabras, 21. Pta. de Fuencaliente, 22. Pta. Larga, 23. La Resbaladera, 24. Siete Islas, 25. Los Andenes, 26. Pta. Banco, 27. Pta. El Remo, 28. El Remo, 29. El Faro, 30. Pta. Bogullos, 31. La Bombilla, 32. Pta. de Juan Graje, 33. Lomada Grande, 34. Roques de Sto. Domingo, 35. La Fajana; **La Gomera:** 36. Playa Santa Catalina I, 37. Playa Santa Catalina II, 38. Los Órganos, 39. Playa de San Marcos, 40. Pta. Majona, 41. Pta. de Los Canarias, 42. Playa del Guincho, 43. Playa de Suárez; **Tenerife:** 44. Punta Hidalgo, 45. La Rapadura, 46. Martíáñez, 47. La Consolación, 48. La Hondura, 49. Teno, 50. La Tixera, 51. El Balito, 52. El Palm-Mar, 53. La Tejita, 54. Abades, 55. El Porís, 56. Boca Cangrejo; **Lanzarote e islotes:** 57. Caleta Larga, 58. Pta. Gorda, 59. Risco Prieto, 60. Bajón de Puerto del Carmen, 61. Los Cocoteros, 62. Charco del Palo, 63. Pta. Fariones, 64. Caleta de Sebo, 65. Montaña Amarilla, 66. Cuevas Coloradas, 67. La Mareta, 68. Roque del Este (Sur), 69. Roque del Este (Norte).



**Foto 2.1.** Investigador realizando los muestreos. El estudio de las coberturas de macroalgas se realizó mediante una cuadrícula de 25x25 cm, subdividida en subcuadrículas de 5x5 cm.



**Foto 2.2.** Imagen de una de las cuadrículas. La cobertura fue estimada a partir del análisis de la fotografía de cada una de las cuadrículas.

Un conjunto de variables ambientales fueron asociadas a la muestra: distancia al afloramiento de la costa africana, exposición al oleaje, sedimentación, tipo de sustrato, profundidad y densidades de *Diadema* aff. *antillarum*. La distancia de cada localidad a la costa africana fue calculada a partir de sistemas de información geográfica (SIG). Esta variable ha tenido un sentido oceanográfico puesto que las localidades más próximas a la costa africana se encuentran más afectadas por el afloramiento, las aguas son más frías y la concentración de nutrientes es mayor. La exposición al oleaje, agrupada en tres rangos (semiexpuesto, expuesto y muy

expuesto), fue establecida para cada una de las localidades en función de los datos procedentes del sistema de boyas virtuales del Archipiélago Canario ([www.puertos.es](http://www.puertos.es)), de la orientación y de la morfología de las zonas estudiadas. La sedimentación (% de arena recubriendo la roca) fue estimada in situ de acuerdo con una escala de tres categorías de sedimentación: baja (< 5%), moderada (5-30%) y alta (> 30%) (Díez et al., 2003; Erikson & Bergström, 2005). Para el sustrato se consideraron tres tipos en función del diámetro: plataforma y bloques (> 2 m); piedras grandes (2-0,5 m) y piedras pequeñas (< 0,5 m).

Las densidades del erizo *Diadema aff. antillarum* se estimaron mediante recuentos visuales en transectos (tres transectos por nivel de profundidad), siguiendo la metodología utilizada por diferentes autores en la evaluación de las poblaciones de equinodermos en diferentes regiones del globo (Harmelin et al., 1980; Turón et al., 1995; Sala & Zabala, 1996), pero ajustándola a las peculiaridades de los fondos y comunidades canarias, más complejas y variadas en el espacio. Para ello se realizaron transectos más cortos (10x2 m) y un mayor número de réplicas (Brito et al., 2001b; Hernández, 2006; Hernández et al., 2007). Para los análisis se establecieron cinco intervalos de densidad de erizos: 0-0,15; 0,15-2; 2-4; 4-6; y >6 erizos por m<sup>2</sup>.

### **Análisis de datos.**

#### **Relación entre estructura y composición de las comunidades y variables ambientales.**

Para estudiar la relación entre la estructura y composición de las comunidades y las variables ambientales se utilizó el método DistLM (distance-based linear model routine) (Legendre & Anderson, 1999). Este análisis partió de dos matrices diferentes: una matriz de abundancia especie-muestra y otra de variables ambientales-muestra. En esta última matriz, los datos de profundidad, sedimentación y densidades de *Diadema aff. antillarum* fueron transformados mediante raíz cuadrada, la distancia al afloramiento mediante doble raíz cuadrada, mientras que los datos de tipo de sustrato no fueron transformados. Previa a la realización del análisis se examinó la relación entre variables mediante los coeficientes de correlación de Pearson (Clarke & Gorley, 2006). Este test se realizó para detectar la posible relación entre las variables descartando, si procediera, las variables que estuvieran fuertemente correlacionadas. Existió cierta correlación entre algunos pares de variables, *Diadema aff. antillarum* - sedimentación, *Diadema aff. antillarum* - distancia al afloramiento y sedimentación - exposición al oleaje, sin embargo esta correlación no fue lo suficientemente elevada como para excluir variables del análisis. El procedimiento aplicado en el DistLM fue el de "step-wise" y "adjusted R<sup>2</sup>" empleando 9999 permutaciones. Adicionalmente, se realizó el análisis dbRDA (distance-based redundancy analysis) (McArdle & Anderson, 2001) para visualizar gráficamente, y de acuerdo con la regresión multivariable obtenida en el DistLM, la relación entre las muestras, las variables ambientales y la abundancia de las especies.

### **Variación de las comunidades de macroalgas a gran escala: diferencias entre islas.**

La composición y estructura de las comunidades de macroalgas se abordó mediante el análisis multivariante de la varianza por permutaciones (PERMANOVA), basados en el cálculo del índice de similitud de Bray-Curtis a partir de una matriz de datos originales TAXÓN-MUESTRA, y empleando 4999 permutaciones (Anderson, 2001). Para este análisis se diseñó un modelo de dos vías en el que el factor ISLA se consideró fijo con cinco niveles, y el factor LOCALIDAD como aleatorio anidado en ISLA con 69 niveles. Para el factor ISLA se realizaron comparaciones a posteriori dos a dos mediante permutaciones (Anderson, 2004).

Para la cobertura total, la cobertura de las especies más abundantes (>1% de cobertura media), la diversidad y la riqueza se realizaron análisis de ANOVAs de dos vías por permutaciones (Anderson, 2001; Anderson & Millar, 2004), basadas en las distancias euclídeas de matrices de datos originales (Anderson, 2004; Anderson & Millar, 2004) y usando 4999 permutaciones (Anderson & ter Braak, 2003). El diseño del análisis fue el mismo que para los análisis multivariantes: ISLA como factor fijo, y LOCALIDAD como factor aleatorio anidado en ISLA. Cuando el factor ISLA resultó significativo se realizaron comparaciones a posteriori dos a dos (Anderson, 2004).

### **Variación a media escala: exposición al oleaje.**

La influencia de la exposición en la estructura y la composición de las comunidades se estudió mediante PERMANOVAs (Anderson, 2001), al igual que para la variación a lo largo del archipiélago, pero utilizando un modelo de tres vías, en el que los factores ISLA (con cinco niveles) y EXPOSICIÓN (con tres niveles) se consideraron factores fijos, y LOCALIDAD (69 niveles) como factor aleatorio anidado en la interacción ISLA x EXPOSICIÓN. Se realizaron comparaciones dos a dos para aquellos niveles de los factores ISLA y EXPOSICIÓN que resultaron significativos (Anderson, 2004).

La cobertura total, la cobertura de las especies más abundantes, la diversidad y la riqueza se analizaron por ANOVAs de tres vías por permutaciones (Anderson, 2001; Anderson & Millar, 2004) siguiendo el mismo modelo que para los análisis multivariantes y realizando las mismas comparaciones a posteriori. Los datos para estos análisis no fueron transformados.

### **Variación a pequeña escala: sedimentación, tipo de sustrato y profundidad.**

Para el estudio de la variación de las comunidades a escala local, se analizó la influencia de tres variables: sedimentación, tipo de sustrato y profundidad. El análisis de la estructura de las comunidades se realizó mediante PERMANOVAs (Anderson, 2001), al igual que para la variación a gran y media escala. El modelo fue el siguiente: ISLA se consideró factor fijo (con cinco niveles), las variables a pequeña escala SEDIMENTACIÓN, SUSTRATO y PROFUNDIDAD (con tres niveles cada una) como factores fijos, y LOCALIDAD (con 69 niveles) como factor aleatorio anidado en la interacción ISLA x variable a pequeña escala (SEDIMENTACIÓN, SUSTRATO, PROFUNDIDAD). Se emplearon

en todos los casos matrices de datos originales. Se realizaron comparaciones a posteriori tanto para el factor ISLA como para las variables a pequeña escala (Anderson, 2004).

De igual modo, la cobertura total, la cobertura de las especies más abundantes, la diversidad y la riqueza se analizaron por ANOVAs de tres vías por permutaciones (Anderson, 2001; Anderson & Millar, 2004), siguiendo el mismo modelo que para los análisis multivariantes, sin transformación de datos. Tanto para el factor ISLA como para las variables a pequeña escala se realizaron comparaciones a posteriori. Cuando el número de permutaciones de este análisis resultó bajo como para considerarlo aceptable, los p-valores se corrigieron, de forma que los nuevos p-valores se calcularon utilizando una muestra aleatoria de Monte Carlo (n=4999) de la distribución asintótica de las permutaciones (Anderson & Robinson, 2003).

### **El herbívoro *Diadema aff. antillarum* y las comunidades de macroalgas.**

La relación entre las densidades del erizo *Diadema aff. antillarum* y las comunidades de macroalgas se estudió mediante análisis multivariantes y univariantes de una vía, considerando la DENSIDAD DEL ERIZO como factor fijo (con cinco niveles). Modelos más complejos, como los desarrollados en los anteriores análisis no se pudieron realizar ya que los cinco niveles de densidad del erizo no se observaron en todas las islas. La variación en la composición y estructura de las comunidades de macroalgas se estudió mediante análisis multivariantes de la varianza por permutaciones (PERMANOVA), a partir de una matriz TAXÓN-MUESTRA de datos originales, utilizando el índice de similaridad de Bray-Curtis y un número de 4999 permutaciones (Anderson, 2001). Comparaciones a posteriori dos a dos se realizaron para testar las diferencias entre los niveles de DENSIDAD DEL ERIZO (Anderson, 2004).

Las diferencias en la cobertura total, la cobertura de las especies más abundantes, la diversidad y la riqueza se analizaron mediante ANOVAs por permutaciones (Anderson, 2001; Anderson & Millar, 2004), utilizando distancias euclídeas de matrices originales (Anderson, 2004; Anderson & Millar, 2004) y usando 4999 permutaciones (Anderson & ter Braak, 2003). Se emplearon comparaciones a posteriori dos a dos para testar las diferencias entre los niveles (Anderson, 2004).

Por otro lado, la variación de las densidades del erizo a lo largo del archipiélago se examinó mediante ANOVAs de dos vías por permutaciones (Anderson, 2001; Anderson & Millar, 2004) a partir de las distancias euclídeas de una matriz original y utilizando 4999 permutaciones (Anderson & Robinson, 2003; Anderson, 2004; Anderson & Millar, 2004). El modelo fue el siguiente: ISLA como factor fijo (con cinco niveles) y LOCALIDAD como factor aleatorio (con 69 niveles) y anidado en ISLA. Comparaciones a posteriori dos a dos se emplearon para examinar los niveles del factor ISLA (Anderson, 2004).

Para el cálculo de los descriptivos de los diferentes análisis se empleó el programa SPSS 15.0, mientras que los análisis multivariantes y univariantes se realizaron con PRIMER-E<sup>®</sup> v.6 + PERMANOVA+ (www.primer-e.com; Clarke & Gorley, 2006).

## RESULTADOS.

En las comunidades de macroalgas estudiadas se identificaron 83 taxones (1 Cyanophyta, 43 Rhodophyta, 29 Phaeophyceae y 10 Chlorophyta) (Tabla 2.1). Los taxones más abundantes (con cobertura media >1%) fueron: *Lobophora variegata* (con una cobertura del  $28,56 \pm 37,91\%$ ; 41,84% de contribución a la cobertura total), coralinales costrosas ( $25,05 \pm 25,04\%$ ; 36,68% del total), *Canistrocarpus cervicornis* ( $2,00 \pm 6,81\%$ ; 2,93% del total), *Jania adhaerens* ( $1,70 \pm 4,75\%$ ; 2,49% del total), *Cystoseira abies-marina* ( $1,34 \pm 9,03\%$ ; 1,96% del total) y *Pseudolithoderma adriaticum* ( $1,16 \pm 3,50\%$ ; 1,69% del total) (Fotos 2.3, 2.4). En conjunto, estos taxones representaron el 87,63% de la cobertura media total de los fondos. El resto de taxones fueron más escasos y su cobertura media no superó el 1%.

*Lobophora variegata* (Dictyotales, Phaeophyceae) es una especie perenne caracterizada por sus talos ampliamente flabelados, erectos o postrados, generalmente agrupados, de color pardo amarillento a pardo oscuro, y de hasta 12 cm de largo. Se fija al sustrato por rizoides originados a partir de un corto estipe. En coralinales costrosas se incluye un heterogéneo grupo de especies de las familias Corallinaceae y Hapaladiaceae (Rhodophyta) caracterizadas por sus talos costrosos calcificados, de colores desde blanquecinos a amarillentos, rosados, violetas o rojizos, firmemente adheridos al sustrato, en el que intervienen formas relativamente gruesas y perennes de hasta 1 mm de grosor y varios centímetros de largo (algunos *Lithophyllum*, *Lithothamnion*, *Mesophyllum*, *Neogoniolithon*, *Phymatolithon*, *Titanoderma*) y formas muy delgadas y anuales de menos de 200  $\mu\text{m}$  de grosor y menos de un centímetro de largo (algunos *Hydrolithon*, *Pneophyllum*, *Titanoderma*). *Canistrocarpus cervicornis* (Dictyotales, Phaeophyceae), previamente conocido como *Dictyota cervicornis*, es una especie anual caracterizada por sus talos acintados, con base enmarañada postrada y ramas erectas estrechas, de color pardo amarillentas, dicótomamente ramificadas, y de hasta unos 10 cm de largo. *Jania adhaerens* (Corallinales, Rhodophyta) es una especie anual parcialmente erecta, calcificada y geniculada, constituida por ramas filiformes, con amplias dicotomías, de color rosa blanquecino, y de alrededor de 1 cm de largo. *Cystoseira abies-marina* (Fucales, Phaeophyceae) es una especie perenne constituida por ejes erectos cilíndricos flexibles, irregularmente ramificados, portando numerosas ramas cortas espiniscentes, de color amarillento, a veces iridiscente, de hasta 50 cm de largo, fijos al sustrato por una base de hápteros enmarañados. Por último, *Pseudolithoderma adriaticum* (Ectocarpales, Phaeophyceae) es una especie perenne, con talo costroso no calcificado, de color pardo verdoso, muy adherido al sustrato, de menos de 1 mm de grosor y varios centímetros de largo.

### **Relación entre estructura y composición de las comunidades y variables ambientales.**

Los resultados del análisis DistLM reflejaron la existencia de relación significativa entre la abundancia de las especies y todas las variables ambientales consideradas como predictores (Tabla 2.2). El mayor porcentaje de variación de las comunidades es el explicado por las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* (26,94%),

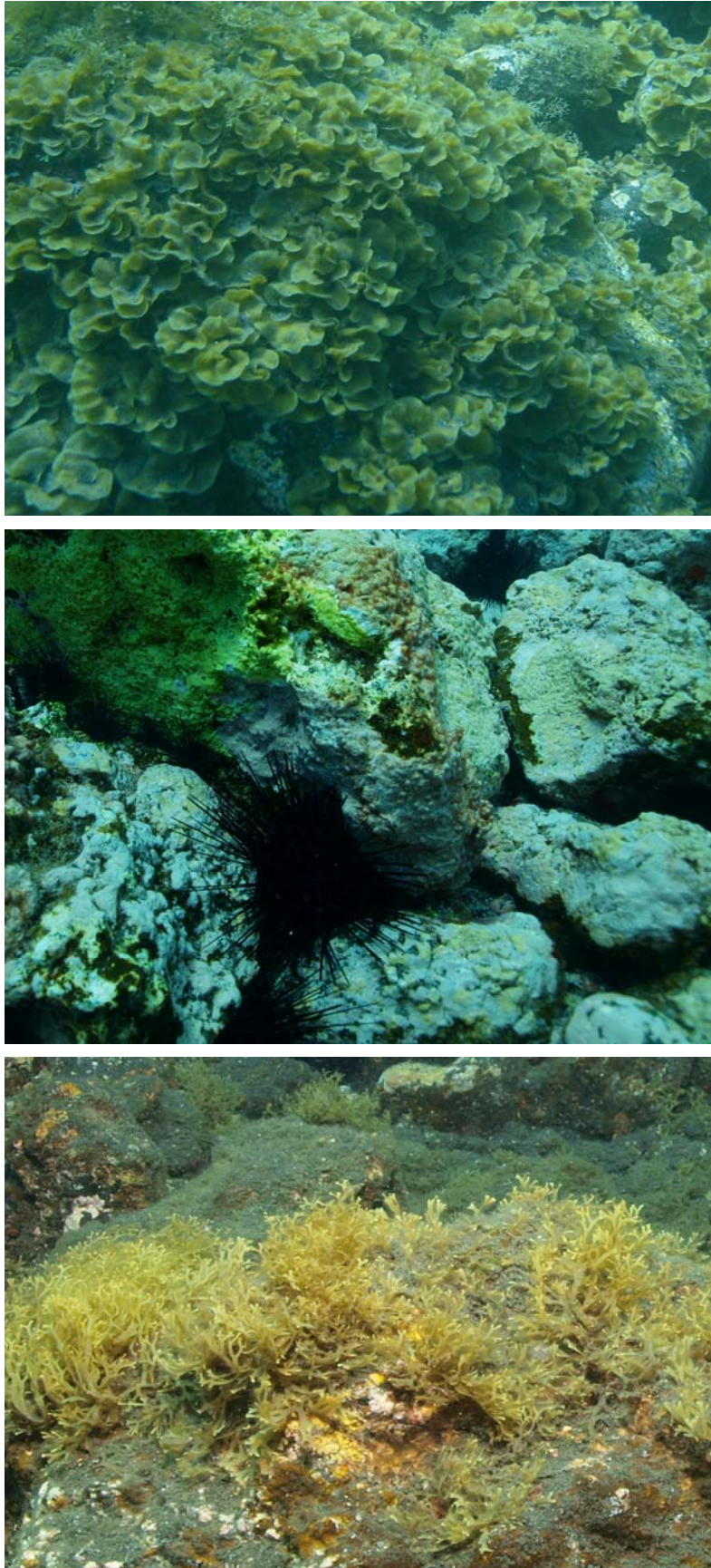
| Taxones                                     | Islas Canarias |            | El Hierro    | La Palma     | La Gomera    | Tenerife    | Lanzarote   |
|---|----------------|------------|--------------|--------------|--------------|-------------|-------------|
|   | (M±SD)         | Frecuencia | (M±SD)       | (M±SD)       | (M±SD)       | (M±SD)      | (M±SD)      |
| <b>Cyanophyta</b>                           |                |            |              |              |              |             |             |
| Cianofitas no identificadas                 | 0,43±1,57      | 35,83      | 1,49±2,79    | 0,05±0,21    | 0,10±0,33    | ---         | 0,21±0,98   |
| <b>Rhodophyta</b>                           |                |            |              |              |              |             |             |
| <i>Acrosymphyton purpuriferum</i>           | 0,13±1,90      | 0,67       | 0,003±0,06   | ---          | 1,06±5,27    | ---         | ---         |
| <i>Acrosorium ciliolatum</i>                | 0,00009±0,003  | 0,09       | ---          | ---          | 0,0007±0,008 | ---         | ---         |
| <i>Amphiroa</i> spp.                        | 0,16±0,63      | 14,45      | 0,26±1,65    | 0,37±2,22    | 0,86±2,45    | 0,19±1,74   | 0,003±0,04  |
| <i>Asparagopsis taxiformis</i>              | 0,32±1,87      | 8,18       | 0,32±1,87    | ---          | ---          | ---         | ---         |
| <i>Asparagopsis taxiformis</i> (esporófito) | 0,005±0,07     | 1,83       | ---          | 0,006±0,001  | ---          | 0,01±0,10   | 0,01±0,42   |
| <i>Ceramium echinotum</i>                   | 0,0007±0,01    | 0,19       | ---          | ---          | ---          | ---         | 0,003±0,04  |
| <i>Ceramium flaccidum</i>                   | 0,00009±0,003  | 0,09       | ---          | 0,0002±0,005 | ---          | ---         | ---         |
| Coralinales costrosas no identificadas      | 25,05±25,04    | 92,10      | 8,24±13,49   | 29,62±26,80  | 33,79±28,00  | 39,86±26,95 | 25,63±18,15 |
| <i>Corallina elongata</i>                   | 0,34±2,76      | 6,35       | 0,01±0,05    | 0,65±3,96    | 0,77±3,80    | ---         | 0,01±0,070  |
| <i>Cottoniella filamentosa</i>              | 0,13±1,14      | 5,97       | 0,37±2,05    | 0,11±0,82    | 0,01±0,13    | ---         | 0,019±0,15  |
| <i>Dasya baillouviana</i>                   | 0,026±0,37     | 0,67       | 0,05±0,60    | 0,03±0,35    | ---          | ---         | ---         |
| <i>Dasya hutchinsiae</i>                    | 0,005±0,07     | 1,15       | ---          | 0,002±0,031  | 0,005±0,03   | ---         | 0,02±0,16   |
| Filamentosas no identificadas               | 0,39±1,20      | 48,45      | 0,29±1,08    | 0,43±1,23    | 0,22±0,59    | 0,97±2,21   | 0,28±0,90   |
| <i>Galaxaura rugosa</i>                     | 0,02±0,45      | 0,28       | ---          | ---          | ---          | ---         | 0,12±1,05   |
| <i>Ganonema farinosum</i>                   | 0,007±0,24     | 0,09       | ---          | ---          | 0,06±0,69    | ---         | ---         |
| <i>Ganonema lubricum</i>                    | 0,23±3,08      | 0,67       | ---          | ---          | 1,83±8,51    | ---         | ---         |
| <i>Gelidiopsis intricata</i>                | 0,08±0,48      | 10,21      | 0,05±0,35    | 0,17±0,73    | 0,01±0,05    | 0,03±0,18   | 0,02±0,09   |
| <i>Gelidium pusillum</i>                    | 0,00009±0,003  | 0,09       | ---          | ---          | 0,0007±0,008 | ---         | ---         |
| <i>Haliphtilum virgatum</i>                 | 0,0004±0,01    | 0,19       | ---          | 0,001±0,01   | ---          | ---         | ---         |
| <i>Herposiphonia secunda</i>                | 0,0002±0,005   | 0,28       | ---          | ---          | ---          | ---         | 0,001±0,01  |
| <i>Heterosiphonia crispella</i>             | 0,004±0,08     | 0,57       | ---          | 0,02±0,013   | ---          | ---         | ---         |
| <i>Hydrolythion onkodes</i>                 | 0,81±5,39      | 3,66       | ---          | 0,61±3,81    | 0,18±1,19    | 7,03±15,88  | ---         |
| <i>Hypnea spinella</i>                      | 0,008±0,10     | 1,05       | 0,0003±0,006 | 0,01±0,17    | 0,01±0,02    | ---         | 0,009±0,06  |
| <i>Jania adhaerens</i>                      | 1,70±4,75      | 71,96      | 0,88±2,49    | 3,15±7,18    | 1,33±1,90    | 0,51±0,98   | 0,69±1,72   |
| <i>Jania pumila</i>                         | 0,01±0,17      | 1,73       | 0,04±0,35    | 0,0002±0,005 | 0,004±0,02   | ---         | ---         |
| <i>Laurencia majuscula</i>                  | 0,004±0,10     | 0,19       | ---          | 0,01±0,17    | ---          | ---         | ---         |
| <i>Laurencia</i> spp.                       | 0,0006±0,009   | 0,48       | 0,003±0,006  | 0,0006±0,01  | 0,0007±0,008 | ---         | 0,001±0,01  |
| <i>Liaqora canariensis</i>                  | 0,22±3,09      | 1,15       | ---          | ---          | 1,79±8,54    | ---         | ---         |
| <i>Liaqora ceranoides</i>                   | 0,004±0,01     | 0,09       | 0,001±0,03   | ---          | ---          | ---         | ---         |
| <i>Liaqora distenta</i>                     | 0,009±0,15     | 0,38       | ---          | ---          | 0,07±0,44    | ---         | ---         |
| <i>Liaqora tetrasporifera</i>               | 0,002±0,03     | 0,77       | 0,005±0,40   | ---          | ---          | 0,01±0,10   | ---         |
| <i>Lithothamnion corallioides</i>           | 0,003±0,04     | 0,48       | ---          | ---          | ---          | ---         | 0,01±0,11   |
| <i>Lophocladia trichoclados</i>             | 0,29±2,44      | 3,75       | 0,06±0,69    | 0,35±2,20    | 1,55±5,60    | ---         | 0,01±0,21   |
| <i>Mesophyllum canariense</i>               | 0,0009±0,03    | 0,09       | 0,003±0,06   | ---          | ---          | ---         | ---         |
| <i>Peyssonnelia</i> spp.                    | 0,21±1,64      | 3,27       | ---          | 0,35±1,98    | 0,61±3,08    | 0,01±0,10   | ---         |
| <i>Plocamiun cartilagineum</i>              | 0,00009±0,003  | 0,09       | ---          | ---          | 0,0007±0,008 | ---         | ---         |
| <i>Pterosiphonia pennata</i>                | 0,002±0,06     | 0,28       | ---          | ---          | ---          | ---         | 0,01±0,14   |
| <i>Spyridia hypnoides</i>                   | 0,10±0,17      | 0,86       | ---          | 0,001±0,025  | ---          | ---         | 0,05±0,41   |
| <i>Titanoderma polycephalum</i>             | 0,01±0,29      | 0,48       | ---          | ---          | 0,03±0,34    | 0,19±0,93   | ---         |
| <i>Tricleocarpa cylindrica</i>              | 0,004±0,09     | 0,28       | ---          | ---          | 0,03±0,27    | ---         | ---         |
| <i>Thuretella schousboei</i>                | 0,01±0,40      | 0,09       | ---          | ---          | 0,09±1,13    | ---         | ---         |

**Tabla 2.1.** Cobertura media y desviación estándar (M±SD) y frecuencia (%) de los taxones identificados en las comunidades de macroalgas.

| Taxones                              | Islas Canarias     |            | El Hierro          | La Palma           | La Gomera          | Tenerife           | Lanzarote          |
|--------------------------------------|--------------------|------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
|                                      | (M±SD)             | Frecuencia | (M±SD)             | (M±SD)             | (M±SD)             | (M±SD)             | (M±SD)             |
| <i>Wrangelia arqus</i>               | 0,09±1,02          | 2,31       | ---                | 0,01±0,16          | 0,72±2,79          | ---                | ---±               |
| <i>Wrangelia penicillata</i>         | 0,005±0,10         | 0,96       | 0,01±0,19          | 0,002±0,05         | 0,001±0,02         | ---                | ---                |
| <b>Phaeophyceae</b>                  |                    |            |                    |                    |                    |                    |                    |
| <i>Canistrocarpus cervicornis</i>    | 2,00±6,81          | 32,85      | 2,51±5,90          | 1,71±5,26          | 5,76±14,5          | 0,19±0,45          | 0,33±1,79          |
| <i>Colpomenia sinuosa</i>            | 0,05±0,61          | 2,81       | ---                | 0,14±1,02          | 0,01±0,08          | ---                | ---                |
| <i>Cystoseira abies-marina</i>       | 1,34±9,03          | 4,04       | 0,03±0,17          | 2,11±11,90         | ---                | 6,96±18,14         | 0,006±0,05         |
| <i>Cystoseira compressa</i>          | 0,18±1,59          | 5,58       | 0,18±1,59          | ---                | ---                | ---                | ---                |
| <i>Cystoseira foeniculacea</i>       | 0,01±0,29          | 0,28       | ---                | ---                | ---                | ---                | 0,07±0,68          |
| <i>Cystoseira sp.</i>                | 0,59±4,85          | 2,11       | ---                | ---                | ---                | ---                | 3,23±10,92         |
| <i>Dictyopteris polypodioides</i>    | 0,002±0,04         | 0,28       | ---                | 0,006±0,07         | ---                | ---                | ---                |
| <i>Dictyota ciliolata</i>            | 0,0007±0,02        | 0,09       | ---                | 0,01±0,03          | ---                | ---                | ---                |
| <i>Dictyota crenulata</i>            | 0,013±0,15         | 0,86       | 0,04±0,25          | 0,007±0,15         | ---                | ---                | ---                |
| <i>Dictyota dichotoma</i>            | 0,09±0,78          | 2,69       | 0,008±0,06         | 0,17±1,12          | 0,05±0,30          | 0,25±1,27          | ---                |
| <i>Dictyota fasciola</i>             | 0,008±0,13         | 1,05       | ---                | 0,01±0,22          | 0,01±0,06          | ---                | ---                |
| <i>Dictyota linearis</i>             | 0,003±0,07         | 0,09       | ---                | 0,005±0,081        | 0,01±0,17          | ---                | ---                |
| <i>Dictyota pfaffii</i>              | 0,24±0,99          | 15,02      | 0,18±0,67          | 0,28±1,101         | 0,02±0,14          | 0,27±0,78          | 0,38±1,55          |
| <i>Dictyota pulchella</i>            | 0,003±0,12         | 0,09       | ---                | 0,01±0,0,20        | ---                | ---                | ---                |
| <i>Dictyota sp.</i>                  | 0,32±2,04          | 6,74       | 0,007±0,07         | 0,89±3,32          | 0,003±0,01         | ---                | ---                |
| <i>Halopteris scoparia</i>           | 0,10±1,25          | 2,60       | 0,005±0,070        | 0,025±2,03         | 0,01±0,09          | ---                | 0,07±0,59          |
| <i>Hydroclathrus clathratus</i>      | 0,003±0,46         | 0,57       | 0,01±0,08          | ---                | 0,003±0,04         | ---                | ---                |
| <i>Lobophora variegata</i>           | 28,56±37,91        | 65,79      | 69,72±37,83        | 24,30±31,93        | 12,72±24,58        | 6,92±14,05         | 3,27±10,75         |
| <i>Nemacystus hispanicus</i>         | 0,0009±0,003       | 0,09       | ---                | ---                | 0,0007±0,008       | ---                | ---                |
| <i>Padina pavonica</i>               | 0,05±0,40          | 7,99       | 0,005±0,03         | 0,09±0,50          | 0,13±0,71          | 0,02±0,15          | 0,007±0,03         |
| <i>Pseudolithoderma adriaticum</i>   | 1,16±3,50          | 35,60      | ---                | 1,43±4,61          | 1,22±2,80          | 2,23±5,72          | 1,64±1,45          |
| <i>Rosenvingea intricata</i>         | 0,001±0,02         | 0,28       | ---                | ---                | 0,009±0,06         | ---                | ---                |
| <i>Sargassum desfontainesii</i>      | 0,01±0,31          | 0,38       | ---                | 0,008±0,11         | ---                | 0,11±1,09          | ---                |
| <i>Sargassum sp1.</i>                | 0,45±2,28          | 16,98      | 0,18±0,50          | 0,96±3,58          | 0,003±0,03         | 0,16±1,10          | 0,24±1,22          |
| <i>Sargassum sp2.</i>                | 0,99±0,6,39        | 3,08       | 0,0009±0,15        | 2,70±10,36         | ---                | 0,11±1,09          | ---                |
| <i>Sphacelaria cirrosa</i>           | 0,005±0,09         | 0,48       | ---                | ---                | ---                | ---                | 0,02±0,20          |
| <i>Styopodium zonale</i>             | 0,23±1,93          | 3,57       | 0,23±1,48          | 0,12±1,32          | 0,35±1,46          | 1,04±5,67          | 0,01±0,09          |
| <i>Taonia atomaria</i>               | 0,02±0,38          | 0,77       | ---                | 0,03±0,38          | ---                | 0,11±1,09          | ---                |
| <i>Zonaria tournefortii</i>          | 0,42±5,67          | 0,57       | ---                | 1,71±9,36          | ---                | ---                | ---                |
| <b>Chlorophyta</b>                   |                    |            |                    |                    |                    |                    |                    |
| <i>Parvocaulis parvulus</i>          | 0,001±0,03         | 0,19       | ---                | ---                | 0,01±0,10          | ---                | ---                |
| <i>Caulerpa racemosa</i>             | 0,0004±0,01        | 0,09       | ---                | 0,001±0,03         | ---                | ---                | ---                |
| <i>Caulerpa webbiana</i>             | 0,00009±0,003      | 0,09       | ---                | ---                | ---                | ---                | 0,0005±0,007       |
| <i>Chaetomorpha spp.</i>             | 0,0009±0,03        | 0,09       | ---                | ---                | ---                | 0,01±0,10          | ---                |
| <i>Cladophora liebetruthii</i>       | 0,03±0,55          | 1,63       | 0,003±0,03         | 0,002±0,05         | ---                | ---                | 0,16±1,28          |
| <i>Dasycladus vermicularis</i>       | 0,005±0,05         | 1,34       | ---                | ---                | 0,04±0,13          | ---                | ---                |
| <i>Ernodesmis verticillata</i>       | 0,004±0,09         | 0,38       | 0,002±0,03         | ---                | ---                | 0,04±0,34          | ---                |
| <i>Microdyction calodyction</i>      | 0,002±0,06         | 0,28       | 0,0009±0,015       | 0,005±0,10         | ---                | ---                | ---                |
| <i>Pseudochlorodesmis furcellata</i> | 0,06±0,25          | 27,45      | 0,01±0,07          | 0,04±0,16          | 0,01±0,03          | 0,33±0,74          | 0,07±0,09          |
| <i>Pseudotetraspora marina</i>       | 0,34±2,06          | 9,53       | 1,40±4,01          | 0,007±0,70         | 0,007±0,06         | ---                | ---                |
| <b>Total</b>                         | <b>68,25±29,21</b> |            | <b>81,61±28,18</b> | <b>73,03±19,76</b> | <b>65,35±20,54</b> | <b>68,18±29,49</b> | <b>36,78±25,69</b> |

Tabla 2.1. Continuación.





**Foto 2.3.** Diferentes detalles de fondos rocosos estables dominados por las macroalgas: *Lobophora variegata* (arriba), coralinales costrosas (centro) y *Canistrocarpus cervicornis* (abajo).



**Foto 2.4.** Diferentes detalles de fondos rocosos estables dominados por las macroalgas: *Jania adhaerens* (arriba), *Cystoseira abies-marina* (centro) y *Pseudolithoderma adriaticum* (abajo).

seguido por la distancia al afloramiento (11,66%), y la sedimentación (6,81%). Tipo de sustrato, exposición y profundidad sólo explicaron respectivamente el 2,73, 1,89 y 0,86% (Tabla 2.2.a). Considerando conjuntamente todas las variables, y construyendo un modelo secuencial multivariante, se observó similares resultados que al considerar cada variable por separado, todas las variables siguen siendo significativas y con similares valores de variación explicada. En conjunto, el modelo de 6 variables considerado explicó un 44,22% de la variación total de los datos (Tabla 2.2.b).

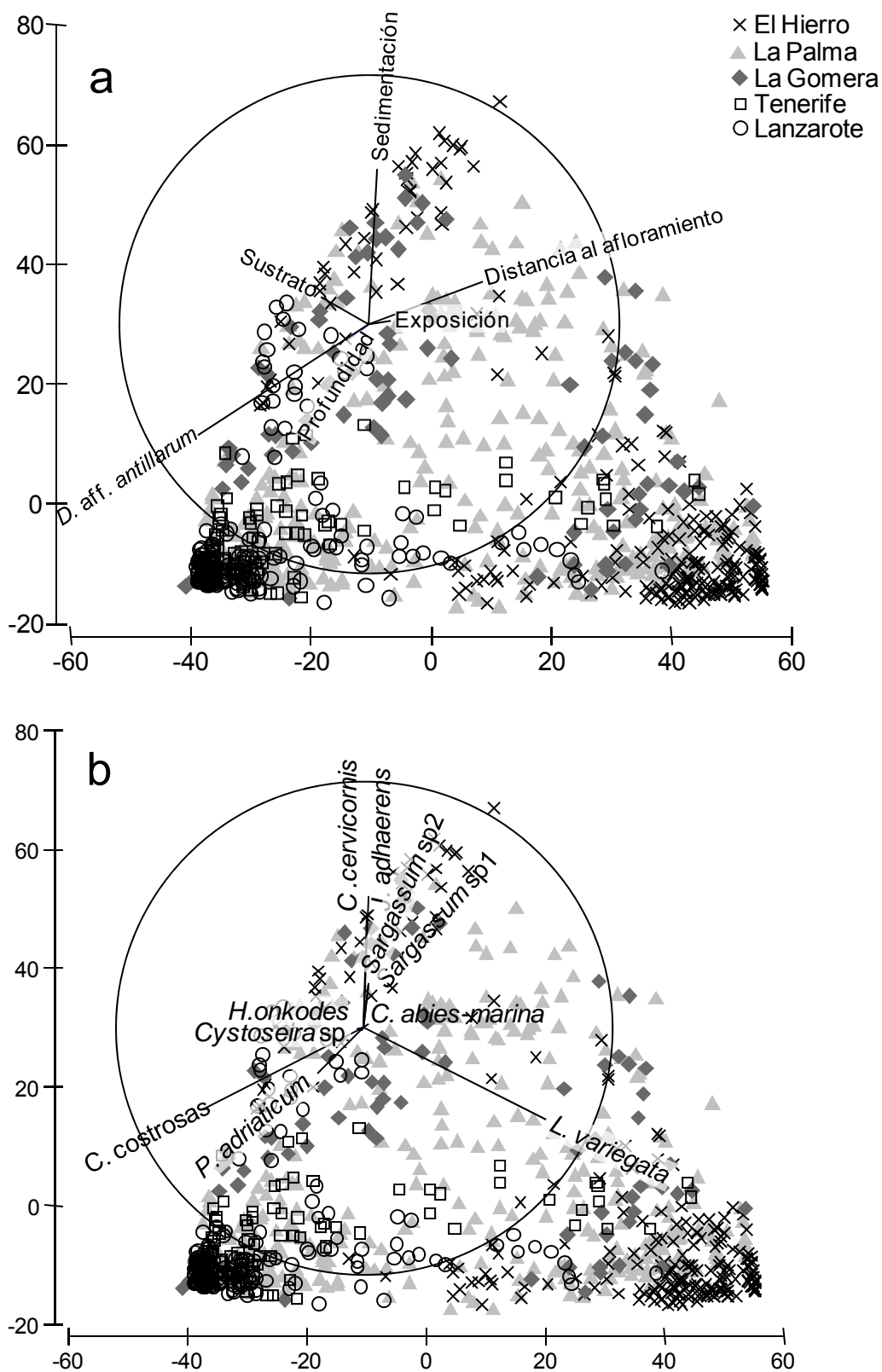
| (a) Test marginal         |          |        |        |  |
|---------------------------|----------|--------|--------|--|
| Variable                  | Pseudo-F | $p$    | % var. |  |
| Profundidad               | 8,998    | 0,0001 | 0,86   |  |
| Distancia al afloramiento | 136,770  | 0,0001 | 11,66  |  |
| Exposición                | 20,030   | 0,0001 | 1,89   |  |
| Sedimentación             | 75,821   | 0,0001 | 6,81   |  |
| Densidad de herbívoros    | 382,170  | 0,0001 | 26,94  |  |
| Sustrato                  | 29,190   | 0,0001 | 2,73   |  |

| (b) Test secuencial       |          |        |        |            |
|---------------------------|----------|--------|--------|------------|
| Variable                  | Pseudo-F | $p$    | % var. | com. % var |
| Densidad de herbívoros    | 410,140  | 0,0001 | 22,51  | 22,51      |
| Distancia al afloramiento | 137,080  | 0,0001 | 11,59  | 35,10      |
| Sedimentación             | 88,653   | 0,0001 | 6,79   | 41,90      |
| Sustrato                  | 16,175   | 0,0001 | 0,87   | 42,78      |
| Exposición                | 19,004   | 0,0001 | 1,57   | 43,36      |
| Profundidad               | 8,998    | 0,0003 | 0,86   | 44,22      |

**Tabla 2.2.** Resultados del análisis DistLM (distance-based linear model routine). (a) Relación entre variables ambientales consideradas por separado con el conjunto de los datos de cobertura de las especies. (b) Relación entre variables ambientales y el conjunto de los datos de cobertura de las especies integrados en un modelo de regresión múltiple.

El análisis de ordenación dbRDA mostró cómo se relacionaron las variables ambientales y la cobertura de las especies con las muestras. Las variables ambientales que mayor influencia tuvieron sobre los datos fueron densidad de herbívoros, distancia al afloramiento, sedimentación y tipo de sustrato (Fig. 2.2.a). La distancia al afloramiento se correlacionó positivamente con el primer eje, la densidad de herbívoros y sustrato negativamente con el primer eje, mientras que la sedimentación se relacionó positivamente con el segundo eje (Fig. 2.2a). La mayor parte de las muestras se ordenan siguiendo el gradiente del primer eje. Las muestras de Tenerife y Lanzarote presentan una alta relación con la presión del herbívoro *D. aff. antillarum* mientras que el lado opuesto se encuentran las de El Hierro. Las muestras de La Palma y La Gomera se reparten a lo largo de este gradiente. Con la sedimentación aparecen relacionadas muestras de diferentes islas. La representación de las especies (Fig. 2.2.b) mostró con el primer eje relación positiva con la cobertura de *Lobophora variegata*, y negativa con las coberturas de coralinales costosas y *Pseudolithoderma adriaticum*. Positivamente con el segundo aparecieron correlacionadas las coberturas de *Canistrocarpus cerviconis*, *Jania adhaerens* y las especies del género *Sargassum*.



**Figura 2.2.** Resultados del análisis de ordenación dbRDA (Distance-based redundancy analysis). **a**, Relación entre las muestras basada en la abundancia de las especies y las variables ambientales. **b**, Dirección del incremento de la cobertura de los 10 taxones más abundantes en las comunidades sublitorales estudiadas. Eje I explicó el 47,7% de la variación del modelo y un 51,2% de la variación total, mientras que el eje II explicó respectivamente el 14,3% y el 15,3% de la variación total.

### Variación de las comunidades de macroalgas a gran escala: diferencias entre islas.

Los análisis multivariantes revelan diferencias significativas en la estructura y en la composición de las comunidades tanto entre las islas como entre las localidades (Tabla 2.3). Las comparaciones a posteriori diferencian significativamente todos los pares de islas, excepto La Palma - La Gomera, y La Gomera - Tenerife.

| Islas               |      |        |          |         |
|---------------------|------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                | 4    | 0,0001 | 8,534    | < 0,001 |
| LOC (ISLA)          | 62   | 20544  | 20,625   | < 0,001 |
| Residual            | 971  | 996,07 |          |         |
| Total               | 1037 |        |          |         |

**Tabla. 2.3.** Resultados de los PERMANOVAs comparando la estructura y la composición de las comunidades de macroalgas entre las diferentes islas y las localidades muestreadas en cada una de ellas.

Tal como muestra el análisis dbRDA (Fig. 2.2.a) las diferencias entre islas obedecen fundamentalmente a la abundancia de dos taxones, *Lobophora variegata* y coralinales costrosas. *Lobophora variegata* es más abundante en las islas occidentales, especialmente en El Hierro, mientras que las coralinales costrosas lo son hacia las islas centrales y orientales.

La cobertura total muestra diferencias significativas entre las islas y entre las localidades muestreadas (Tabla 2.4). El Hierro registra los porcentajes de cobertura total más elevados ( $81,61 \pm 28,18\%$ ), mientras que Lanzarote presenta los más bajos ( $36,78 \pm 25,69\%$ ) (Tabla 2.1, Fig. 2.3). Las comparaciones a posteriori diferencian significativamente todos los pares de islas, excepto La Palma-La Gomera, La Palma-Tenerife y La Gomera-Lanzarote. En cuanto a la riqueza y diversidad, no hay diferencias significativas entre las islas, sin embargo, existen diferencias entre las localidades muestreadas (Tabla 2.4, Fig. 2.3).

Los análisis de la cobertura de los principales taxones muestran diferencias significativas para *Lobophora variegata*, coralinales costrosas, *Canistrocarpus cervicornis* y *Jania adhaerens*, entre las islas y localidades. Sin embargo, para *Cystoseira abies-marina* y *Pseudolithoderma adriaticum* las diferencias son únicamente entre localidades (Tabla 2.5).

La cobertura de *Lobophora variegata* tiene valores máximos en El Hierro ( $69,72 \pm 37,83\%$ ) y mínimos en Lanzarote ( $3,27 \pm 10,75\%$ ) (Tabla 2.1, Fig. 2.4). Las comparaciones por pares de islas dan diferencias para todas las combinaciones excepto para La Palma-La Gomera y La Gomera-Lanzarote.

Los valores más elevados de cobertura de coralinales costrosas aparecen en Tenerife ( $39,86 \pm 26,95\%$ ) mientras que los más bajos se registran en El Hierro ( $8,24 \pm 13,49\%$ ) (Tabla 2.1, Fig. 2.4). Los análisis a posteriori indican que las diferencias detectadas se deben a los pares El Hierro-La Gomera, El Hierro-Tenerife, El Hierro-Lanzarote y Tenerife-Lanzarote.

| <b>Cobertura total</b> |      |        |          |         |
|------------------------|------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación    | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                   | 4    | 64279  | 12,899   | < 0,001 |
| LOC (ISLA)             | 64   | 5500,6 | 20,602   | < 0,001 |
| Residual               | 971  | 267    |          |         |
| Total                  | 1037 |        |          |         |

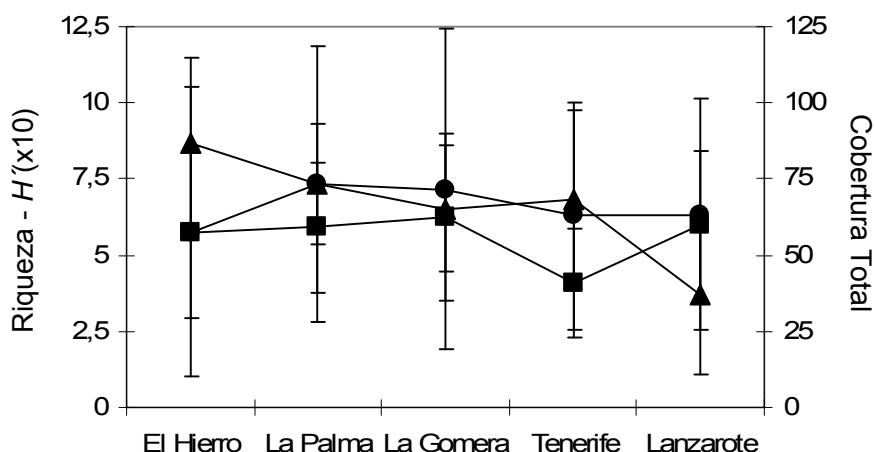
  

| <b>Riqueza</b>      |      |        |          |         |
|---------------------|------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                | 4    | 86,587 | 1,814    | 0,129   |
| LOC (ISLA)          | 64   | 53,007 | 18,583   | <0,001  |
| Residual            | 971  | 2,852  |          |         |
| Total               | 1037 |        |          |         |

| <b>Diversidad</b>   |      |       |          |         |
|---------------------|------|-------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl   | MC    | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                | 4    | 1,629 | 0,1034   | 0,397   |
| Loc (ISLA)          | 64   | 1,755 | 16,94    | <0,001  |
| Residual            | 971  | 0,103 |          |         |
| Total               | 1037 |       |          |         |

**Tabla 2.4.** Resultados de los ANOVAs de dos vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de cobertura total, riqueza y diversidad de las comunidades de macroalgas, comparando dichas variables entre las islas y las localidades muestreadas en cada una de ellas.



**Figura 2.3.** Variación de los valores medios ( $\pm$ SD) del porcentaje de cobertura total (▲), riqueza (número de especies) (■) y diversidad (x10) (●) de las macroalgas entre las islas estudiadas.

Para *Canistrocarpus cervicornis*, las mayores coberturas se observan en La Gomera ( $5,76 \pm 14,76\%$ ) y las menores en Tenerife ( $0,19 \pm 0,45\%$ ) (Tabla 2.1, Fig. 2.4). Las diferencias para esta especie se deben a las desiguales coberturas encontradas entre La Palma-Lanzarote y La Gomera-Lanzarote.

*Jania adhaerens* presenta sus valores máximos en La Palma ( $3,15 \pm 5,26\%$ ) y sus mínimos en Tenerife ( $0,51 \pm 0,98\%$ ) (Tabla 2.1, Fig. 2.4). Las comparaciones por pares de islas dan diferencias sólo entre La Gomera-Tenerife.

Aunque no se detectan diferencias significativas entre islas, los valores más altos de coberturas de *Cystoseira abies-marina* y *Pseudolithoderma adriaticum* aparecen en Tenerife ( $6,96 \pm 18,14\%$  y  $2,23 \pm 5,72\%$ , respectivamente) (Tabla 2.1, Fig. 2.4).

| <i>L. variegata</i> |      |         |          |         | <i>C. costrosas</i> |        |          |         |
|---------------------|------|---------|----------|---------|---------------------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl   | MC      | Pseudo-F | p(perm) | gl                  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                | 4    | 0,00001 | 19,825   | < 0,001 | 4                   | 25913  | 4,815    | 0,002   |
| LOC (ISLA)          | 64   | 8608,1  | 25,496   | < 0,001 | 64                  | 5994,7 | 34,061   | < 0,001 |
| Residual            | 971  | 337,63  |          |         | 971                 | 176    |          |         |
| Total               | 1037 |         |          |         | 1037                |        |          |         |

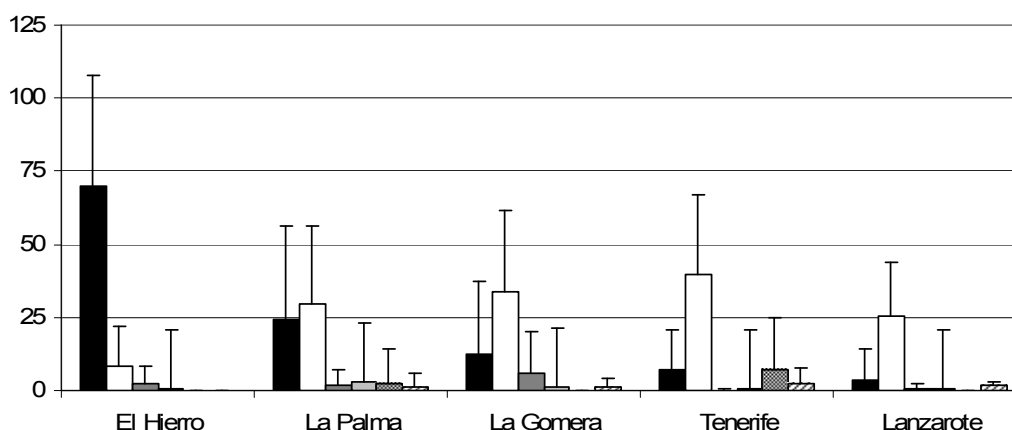
  

| <i>C. cervicornis</i> |      |        |          |         | <i>J. adhaerens</i> |        |          |         |
|-----------------------|------|--------|----------|---------|---------------------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación   | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) | gl                  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                  | 4    | 723,51 | 3,021    | 0,019   | 4                   | 307,51 | 2,469    | 0,045   |
| LOC (ISLA)            | 64   | 264,11 | 8,738    | < 0,001 | 64                  | 137,54 | 9,790    | < 0,001 |
| Residual              | 971  | 30,224 |          |         | 971                 | 14,04  |          |         |
| Total                 | 1037 |        |          |         | 1037                |        |          |         |

| <i>C. abies-marina</i> |      |        |          |         | <i>P. adriaticum</i> |        |          |         |
|------------------------|------|--------|----------|---------|----------------------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación    | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) | gl                   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                   | 4    | 424,63 | 0,713    | 0,588   | 4                    | 120,88 | 1,689    | 0,166   |
| LOC (ISLA)             | 64   | 660,63 | 16,114   | < 0,001 | 64                   | 79,11  | 10,534   | < 0,001 |
| Residual               | 971  | 40,998 |          |         | 971                  | 7,51   |          |         |
| Total                  | 1037 |        |          |         | 1037                 |        |          |         |

**Tabla 2.5.** Resultados de los ANOVAs de dos vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de las coberturas medias de los seis taxones más abundantes (cobertura >1%) entre las islas y las localidades muestreadas.



**Figura 2.4.** Coberturas medias (% $\pm$ SD) en cada una de las islas de los seis taxones más abundantes. *Lobophora variegata* (negro), coralinales costrosas (blanco), *Canistrocarpus cervicornis* (gris oscuro), *Jania adhaerens* (gris claro), *Cystoseira abies-marina* (punteado) y *Pseudolithoderma adriaticum* (rayado).

### Variación a media escala: exposición al oleaje.

Los análisis de la estructura y la composición de las comunidades indican que las comunidades de macroalgas en el archipiélago varían significativamente en función de la exposición al oleaje, y que esta variación es distinta según la isla considerada. También se observan diferencias significativas para las localidades examinadas (Tabla 2.6). Las comparaciones a posteriori reflejan que en El Hierro no existen diferencias en las comunidades en función de la exposición. En La Palma, sin embargo, si hay

diferencias entre los tres rangos de exposición. En La Gomera y en Lanzarote existen diferencias significativas únicamente entre las comunidades de los ambientes semiexpuestos y muy expuestos. Por último, en Tenerife las diferencias se dan entre los ambientes semiexpuestos y expuestos, y entre los semiexpuestos y muy expuestos.

| <b>Exposición</b>   |      |        |           |         |
|---------------------|------|--------|-----------|---------|
| Fuente de variación | gl   | MC     | Pseuddo-F | p(perm) |
| ISLA                | 4    | 86829  | 6,121     | < 0,001 |
| EXP                 | 2    | 50545  | 3,948     | < 0,001 |
| ISLA x EXP          | 8    | 38402  | 2,717     | < 0,001 |
| LOC (ISLA x EXP)    | 64   | 14940  | 14,999    | < 0,001 |
| Residual            | 971  | 996,07 |           |         |
| Total               | 1037 |        |           |         |

**Tabla. 2.6.** Resultados de los PERMANOVAs comparando la estructura y la composición de las comunidades de macroalgas en los diferentes rangos de exposición, entre las diferentes islas y las localidades muestreadas en cada una de ellas.

El análisis de la cobertura total de las comunidades de macroalgas muestra un efecto significativo en la interacción entre los factores ISLA x EXPOSICIÓN, reflejando que esta cobertura varía de diferente forma en función de la isla (Tabla 2.7). Los valores de cobertura en El Hierro, La Palma y La Gomera son similares para los tres rangos de exposición (Fig. 2.5). Sin embargo, los test a posteriori detectan diferencias significativas para Tenerife entre los ambientes semiexpuestos y expuestos, y entre los semiexpuestos y muy expuestos. Para Lanzarote las diferencias se dan entre los ambientes semiexpuestos y muy expuestos. Por localidades también se encontraron diferencias significativas (Fig. 2.5). Riqueza y diversidad muestran solamente diferencias significativas entre los diferentes rangos de exposición y entre las localidades, pero no entre las islas (Tabla 2.7). Los valores medios de riqueza oscilan entre  $7,47 \pm 2,13$  taxones para los ambientes muy expuestos y  $5,20 \pm 2,42$  taxones para los semiexpuestos (Fig. 2.6). Las comparaciones a posteriori dos a dos muestran que las diferencias detectadas por el análisis están entre los rangos semiexpuestos y muy expuestos, y entre los expuestos y muy expuestos. La diversidad varía entre  $0,99 \pm 0,37$  para los ambientes muy expuestos y  $0,57 \pm 0,42$  para los semiexpuestos (Fig. 2.6). Igual que para la riqueza, las diferencias a posteriori están entre los ambientes semiexpuestos y muy expuestos, y entre los expuestos y muy expuestos.



| <b>Cobertura total</b> |      |        |          |         |
|------------------------|------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación    | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                   | 4    | 32952  | 7,989    | < 0,001 |
| EXP                    | 2    | 23303  | 6,265    | 0,003   |
| ISLA x EXP             | 8    | 10333  | 2,514    | 0,019   |
| LOC (ISLA x EXP)       | 53   | 4345,3 | 16,275   | < 0,001 |
| Residual               | 971  | 267    |          |         |
| Total                  | 1037 |        |          |         |

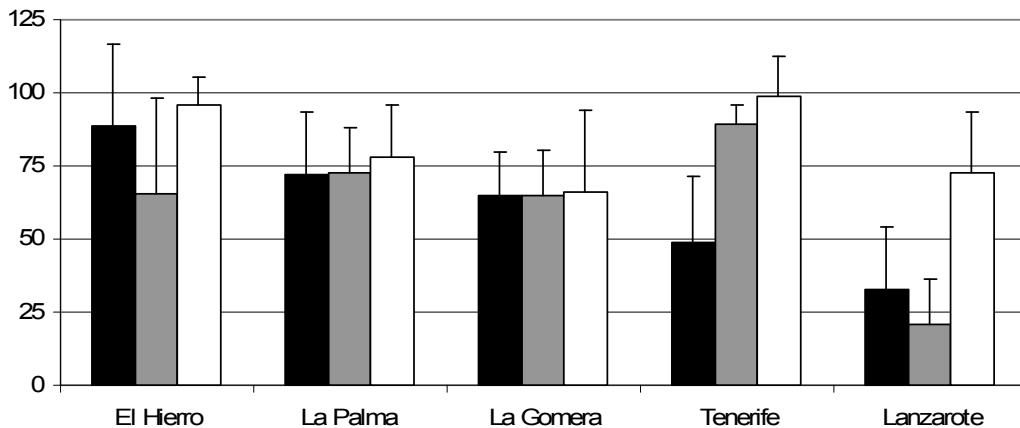
  

| <b>Riqueza</b>      |      |        |          |         |
|---------------------|------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                | 4    | 86,587 | 1,377    | 0,247   |
| EXP                 | 2    | 53,007 | 8,140    | 0,001   |
| ISLA x EXP          | 8    | 48,674 | 1,217    | 0,297   |
| LOC (ISLA x EXP)    | 53   | 42,256 | 14,814   | < 0,001 |
| Residual            | 971  | 2,852  |          |         |
| Total               | 1037 |        |          |         |

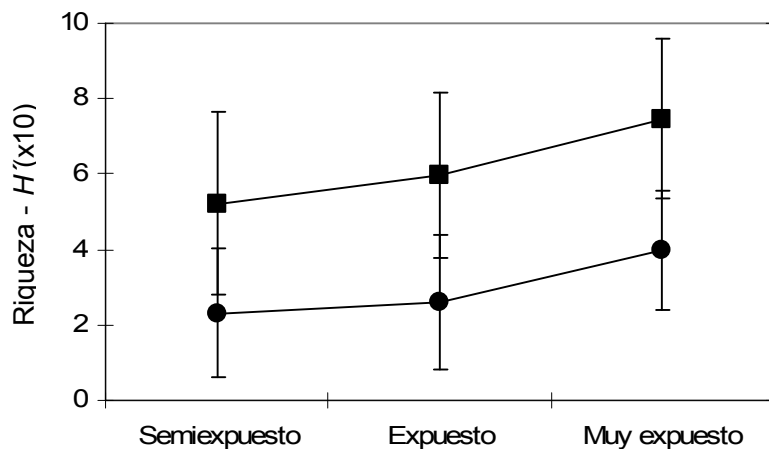
  

| <b>Diversidad</b>   |      |       |          |         |
|---------------------|------|-------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl   | MC    | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                | 4    | 0,402 | 0,314    | 0,867   |
| EXP                 | 2    | 9,550 | 8,277    | <0,001  |
| ISLA x EXP          | 8    | 1,912 | 1,503    | 0,177   |
| LOC (ISLA x EXP)    | 53   | 1,344 | 12,972   | < 0,001 |
| Residual            | 971  | 0,103 |          |         |
| Total               | 1037 |       |          |         |

**Tabla 2.7.** Resultados de los ANOVAs de dos vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de cobertura total, riqueza y diversidad de las comunidades de macroalgas, comparando dichas variables entre las islas, los rangos de exposición y las localidades muestreadas.



**Figura 2.5.** Cobertura total media (%±SD), para cada isla y rango de exposición: semiexpuesto (negro), expuesto (gris) y muy expuesto (blanco).



**Figura 2.6.** Riqueza media (número especies  $\pm$ SD) (■) y diversidad media ( $\pm$ SD) (●) en cada rango de exposición.

Entre las especies más abundantes, las coberturas de *Lobophora variegata*, *Canistrocarpus cervicornis*, *Jania adhaerens* y *Pseudolithoderma adriaticum* no muestran diferencias significativas según la exposición al oleaje. Sin embargo, las coralinales costrosas y *Cystoseira abies-marina* presentan diferencias para la interacción ISLA x EXPOSICIÓN, por lo que la cobertura de estos taxones varía según la exposición pero a nivel de cada isla. Por localidades, existen diferencias para todas estas especies (Tabla 2.8). Para las coralinales costrosas, los test a posteriori reflejan en El Hierro diferencias significativas en sus coberturas entre los ambientes semiexpuestos y muy expuestos, con máximos valores en ambientes muy expuestos y mínimos en los semiexpuestos. En La Palma, las diferencias se encuentran entre los ambientes semiexpuestos y expuestos y los expuestos y muy expuestos. En La Gomera, las diferencias aparecen entre los expuestos y muy expuestos. A diferencia de El Hierro, en estas islas la mayor cobertura de coralinales costrosas se registra en los ambientes expuestos y la menor en los ambientes muy expuestos. En Tenerife y Lanzarote no se encuentran diferencias para las coberturas de este taxón (Fig. 2.7). Para *Cystoseira abies-marina* hay diferencias en La Palma y Tenerife. En estas islas, la especie muestra una cobertura significativamente superior en costas muy expuestas. En El Hierro y Lanzarote la cobertura es muy baja y no se registran diferencias entre rangos de exposición; y en La Gomera no se reconoció esta especie (Fig. 2.7).

| <i>L. variegata</i> |      |        |          | <i>C. costrosas</i> |      |        |          |         |
|---------------------|------|--------|----------|---------------------|------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm)             | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                | 4    | 70477  | 10,897   | < 0,001             | 4    | 12670  | 3,349    | 0,018   |
| EXP                 | 2    | 15954  | 2,739    | 0,070               | 2    | 11399  | 3,349    | 0,041   |
| ISLA X EXP          | 8    | 12322  | 1,912    | 0,077               | 8    | 12083  | 3,206    | 0,002   |
| LOC (ISLA X EXP)    | 53   | 6818,5 | 20,195   | < 0,001             | 53   | 3988,4 | 22,661   | < 0,001 |
| Residual            | 971  | 337,63 |          |                     | 971  | 176    |          |         |
| Total               | 1037 |        |          |                     | 1037 |        |          |         |

| <i>C. cervicornis</i> |      |        |          | <i>J. adhaerens</i> |      |        |          |         |
|-----------------------|------|--------|----------|---------------------|------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación   | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm)             | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                  | 4    | 575,74 | 2,549    | 0,049               | 4    | 493,49 | 2,184    | 0,042   |
| EXP                   | 2    | 438,68 | 2,137    | 0,125               | 2    | 18,65  | 0,141    | 0,864   |
| ISLA X EXP            | 8    | 488,68 | 2,169    | 0,055               | 8    | 61,07  | 0,429    | 0,895   |
| LOC (ISLA X EXP)      | 53   | 237    | 7,841    | < 0,001             | 53   | 153,49 | 10,929   | < 0,001 |
| Residual              | 971  | 30,224 |          |                     | 971  | 14,049 |          |         |
| Total                 | 1037 |        |          |                     | 1037 |        |          |         |

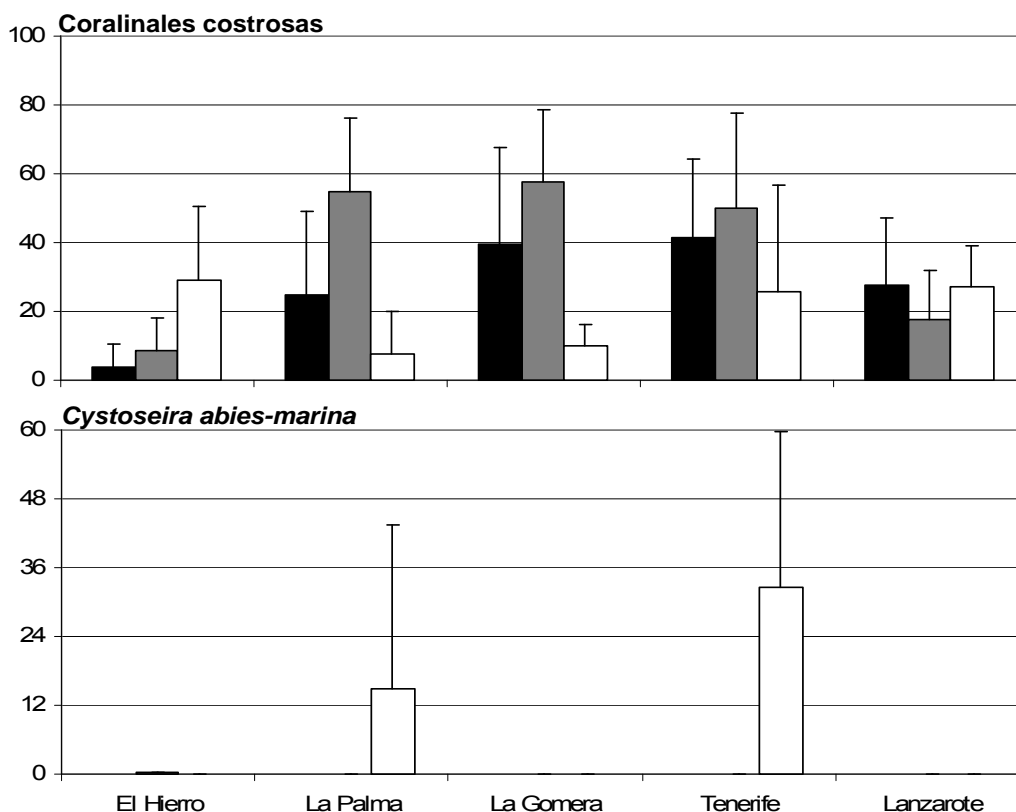
| <i>C. abies-marina</i> |      |        |          | <i>P. adriaticum</i> |      |        |          |         |
|------------------------|------|--------|----------|----------------------|------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación    | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm)              | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                   | 4    | 122,41 | 1,742    | 0,384                | 4    | 90,856 | 1,301    | 0,285   |
| EXP                    | 2    | 3643,1 | 13,795   | < 0,001              | 2    | 53,471 | 0,845    | 0,435   |
| ISLA X EXP             | 8    | 1341,7 | 4,637    | 0,001                | 8    | 96,046 | 1,380    | 0,233   |
| LOC (ISLA X EXP)       | 53   | 304,54 | 7,428    | < 0,001              | 53   | 73,367 | 9,768    | < 0,001 |
| Residual               | 971  | 40,998 |          |                      | 971  | 7,510  |          |         |
| Total                  | 1037 |        |          |                      | 1034 |        |          |         |

**Tabla 2.8.** Resultados de los ANOVAs de dos vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de las coberturas medias de los seis taxones más abundantes (cobertura >1%) entre los diferentes rangos de exposición al oleaje, entre las islas y las localidades muestreadas.

### Variación a pequeña escala: sedimentación, tipo de sustrato y profundidad.

#### Sedimentación.

Los análisis de la estructura y la composición de las comunidades indican que las comunidades de macroalgas en el archipiélago varían significativamente en función de la sedimentación, y que esta variación es distinta según la isla considerada. Entre localidades, también se observan diferencias significativas (Tabla 2.9). Las comparaciones a posteriori reflejan que en El Hierro existen diferencias significativas en las comunidades cuando el porcentaje de sedimentación es <5% frente a >30% y para las categorías de sedimentación de 5-30% frente a >30%. En La Palma, La Gomera y Lanzarote existen diferencias entre las comunidades de fondos con <5% de sedimentos frente a aquellos con >30%, mientras que en Tenerife no se encontraron diferencias significativas.



**Figura 2.7.** Cobertura media (%±SD) de coralinales costrosas y *Cystoseira abies-marina*, para cada isla y rango de exposición: semiexpuesto (negro), expuesto (gris) y muy expuesto (blanco).

| <b>Sedimentación</b> |      |        |          |         |
|----------------------|------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación  | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                 | 4    | 88785  | 9,158    | < 0,001 |
| SED                  | 2    | 35574  | 3,758    | < 0,001 |
| ISLA x SED           | 8    | 23373  | 2,345    | < 0,001 |
| LOC (ISLA x SED)     | 80   | 13883  | 18,577   | < 0,001 |
| Residual             | 943  | 747,31 |          |         |
| Total                | 1037 |        |          |         |

**Tabla. 2.9.** Resultados de los PERMANOVAs comparando la estructura y la composición de las comunidades de macroalgas en las tres categorías de sedimentación, entre las diferentes islas y las localidades muestreadas.

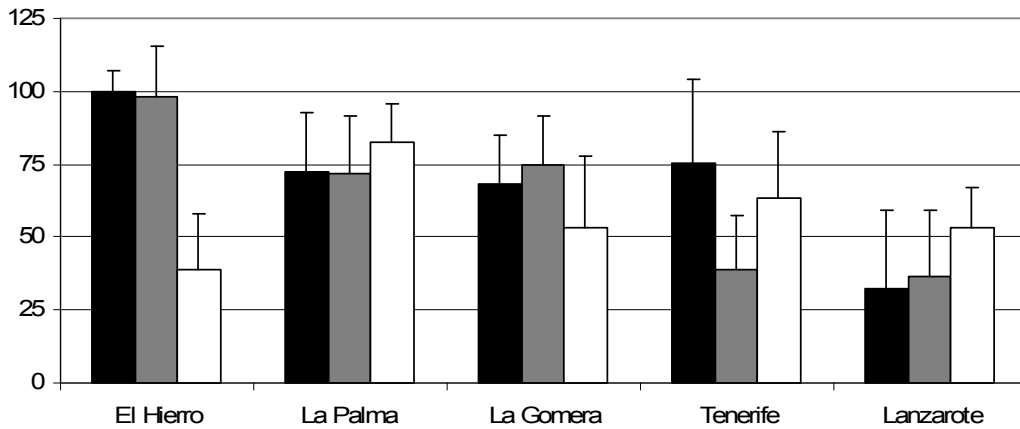
El análisis de la cobertura total de las comunidades de macroalgas muestra un efecto significativo en la interacción entre los factores ISLA x SEDIMENTACIÓN, reflejando que esta cobertura varía de diferente forma en función de las localidades (Tabla 2.10). Para la interacción, el test a posteriori únicamente encuentra diferencias significativas en El Hierro, donde los niveles de menor sedimentación, con mayor cobertura media, son diferentes al nivel de mayor sedimentación (Fig. 2.8). En La Palma y Lanzarote se observa que la mayor cobertura se alcanza cuando el nivel de sedimentación es máximo, mientras que en La Gomera y Tenerife no se observan patrones claros (Fig. 2.8).

La riqueza muestra diferencias significativas según el nivel de sedimentación y la localidad estudiada (Tabla 2.10). Los valores medios de riqueza oscilan entre  $8,55 \pm 2,48$  taxones cuando la sedimentación es  $>30\%$ , y  $5,18 \pm 2,19$  taxones cuando la sedimentación es baja ( $<5\%$ ). Los test a posteriori encuentran diferencias significativas en la riqueza entre el nivel de sedimentación  $>30\%$  y el resto de niveles (Fig. 2.9).

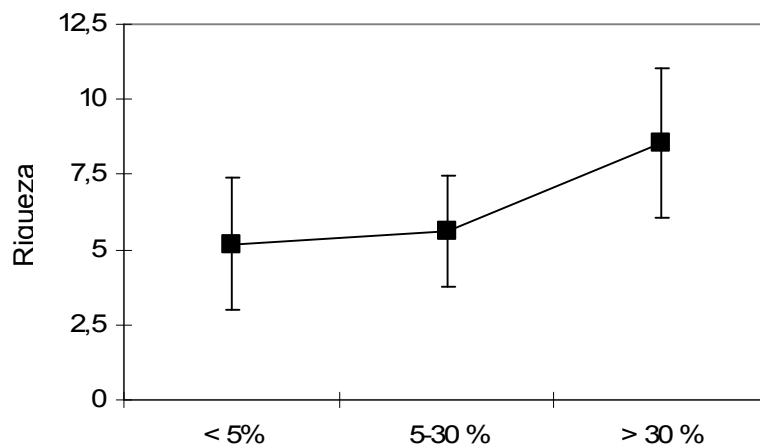
La diversidad, como la cobertura total, muestra un efecto significativo en la interacción ISLA x SEDIMENTACIÓN y diferencias entre localidades (Tabla 2.10). En todas las islas, a excepción de Tenerife, se encuentran diferencias significativas entre los niveles de sedimentación, correspondiendo los valores más elevados de diversidad con los de mayor sedimentación (Fig. 2.10). En El Hierro, La Palma y Lanzarote los test a posteriori reflejan diferencias en la diversidad entre los niveles de sedimentación  $<5\%$  y  $>30\%$ , mientras que en La Gomera las diferencias se registran entre el nivel  $<5\%$  y el resto.

| <b>Cobertura total</b> |      |        |          |           |
|------------------------|------|--------|----------|-----------|
| Fuente de variación    | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm)   |
| ISLA                   | 4    | 22026  | 10,461   | $< 0,001$ |
| SED                    | 2    | 6795,6 | 3,305    | 0,04      |
| ISLA x SED             | 8    | 16,24  | 7,451    | $< 0,001$ |
| LOC (ISLA x SED)       | 80   | 3007,5 | 16,874   | $< 0,001$ |
| Residual               | 943  | 178,23 |          |           |
| Total                  | 1037 |        |          |           |
| <b>Riqueza</b>         |      |        |          |           |
| Fuente de variación    | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm)   |
| ISLA                   | 4    | 92,567 | 1,785    | 0,147     |
| SED                    | 2    | 370,98 | 17,652   | $< 0,001$ |
| ISLA x SED             | 8    | 25,45  | 1,511    | 0,325     |
| LOC (ISLA x SED)       | 80   | 30,659 | 15,438   | $< 0,001$ |
| Residual               | 943  | 1,986  |          |           |
| Total                  | 1037 |        |          |           |
| <b>Diversidad</b>      |      |        |          |           |
| Fuente de variación    | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm)   |
| ISLA                   | 4    | 1,126  | 1,970    | 0,456     |
| SED                    | 2    | 11,568 | 18,077   | $< 0,001$ |
| ISLA x SED             | 8    | 2,335  | 3,470    | 0,001     |
| LOC (ISLA x SED)       | 80   | 0,93   | 14,404   | $< 0,001$ |
| Residual               | 943  | 0,0006 |          |           |
| Total                  | 1037 |        |          |           |

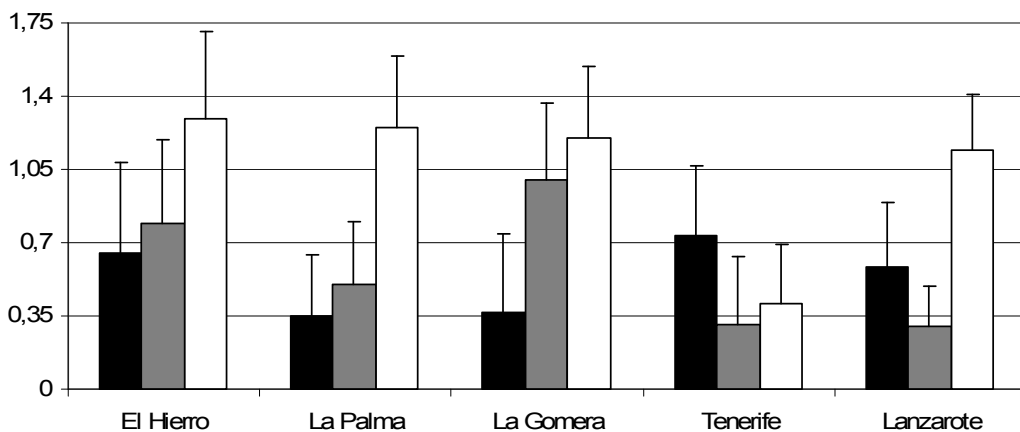
**Tabla 2.10.** Resultados de los ANOVAs de dos vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de cobertura total, riqueza y diversidad de las comunidades de macroalgas, comparando dichas variables entre las islas, los niveles de sedimentación y las localidades muestreadas.



**Figura 2.8.** Cobertura total media ( $\% \pm SD$ ), para cada isla y nivel de sedimentación: <5% (negro), 5-30% (gris) y >30% (blanco).



**Figura 2.9.** Riqueza media (número especies  $\pm SD$ ) en cada nivel de sedimentación.

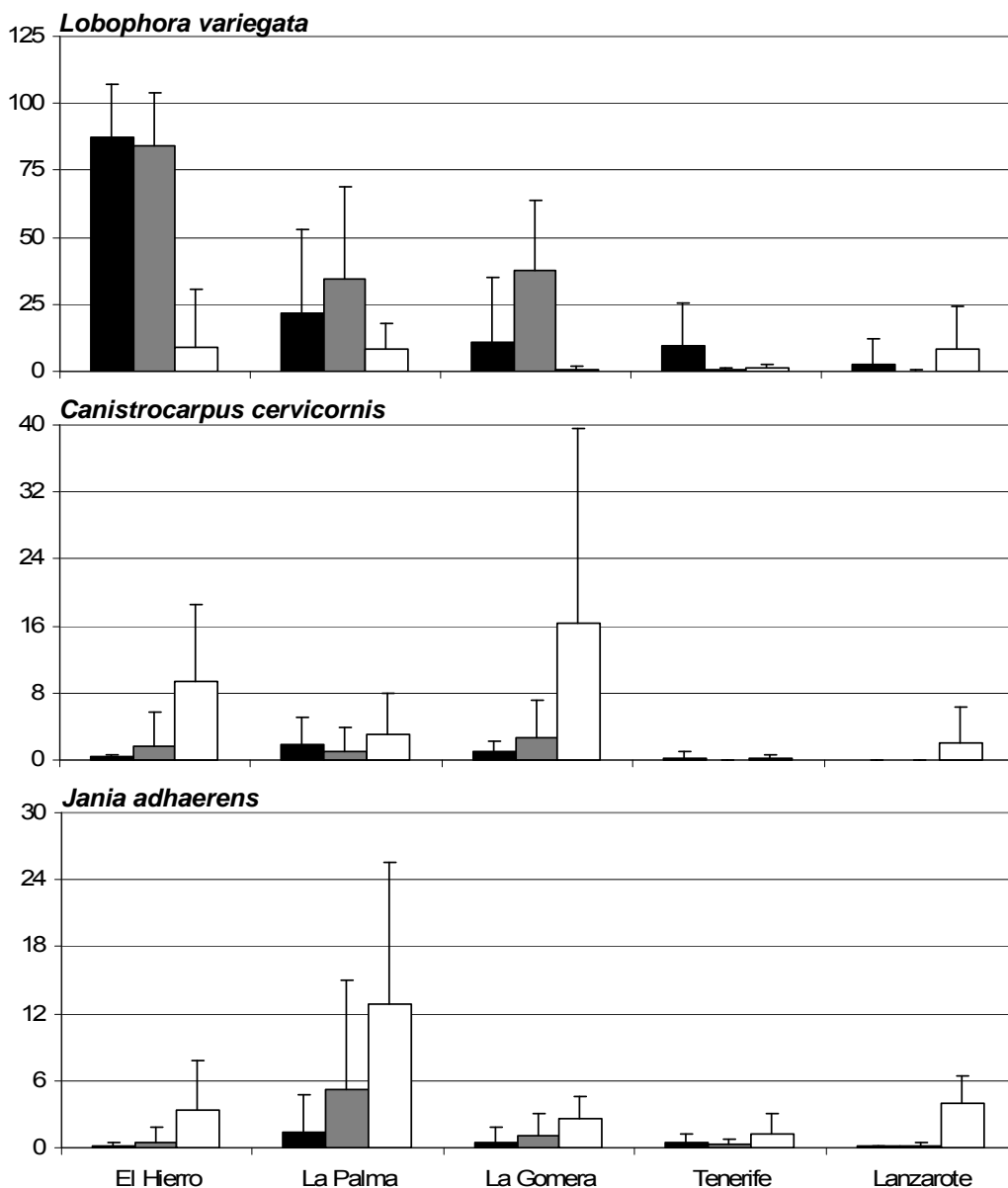


**Figura 2.10.** Diversidad media ( $\pm SD$ ), para cada isla y nivel de sedimentación: <5% (negro), 5-30% (gris) y >30% (blanco).

Entre las especies más abundantes, las coberturas de *Lobophora variegata*, *Canistrocarpus cervicornis* y *Jania adhaerens* muestran diferencias para la interacción ISLA X SEDIMENTACIÓN, por lo tanto la cobertura de estas especies varía en función de la sedimentación pero a nivel de cada isla (Tabla 2.11). Entre las localidades también se detectan diferencias para estas especies (Tabla 2.11). Las coberturas de coralinales costrosas, *Cystoseira abies-marina* y *Pseudolithoderma adriaticum* no presentan diferencias significativas con los niveles de sedimentación, pero sí por localidades (Tabla 2.11). En todas las islas salvo en Lanzarote, la cobertura de *Lobophora variegata* muestra valores sensiblemente más altos en los niveles bajos e intermedios de sedimentación (Fig. 2.11). Sin embargo, sólo en El Hierro es donde los test a posteriori detectan diferencias [ $< 5\% \neq > 30\%$  y  $5-30\% \neq > 30\%$ ]. Por el contrario, la cobertura de *Canistrocarpus cervicornis* presenta un patrón claramente inverso, con máximos valores en el nivel de mayor sedimentación (Fig. 2.11). Las comparaciones a posteriori evidencian para El Hierro diferencias entre el máximo nivel de sedimentación y el resto de niveles; y para Lanzarote entre el nivel mínimo y máximo. Mientras que en el resto de islas no se observan diferencias. Finalmente, la cobertura de *Jania adhaerens* también es máxima en el nivel de mayor sedimentación (Fig. 2.11), encontrándose diferencias entre el nivel de menor sedimentación y el mayor para todas las islas, excepto Tenerife.

| <i>L. variegata</i>    |      |        |          |         | <i>C. costrosas</i>  |        |          |         |
|------------------------|------|--------|----------|---------|----------------------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación    | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) | gl                   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                   | 4    | 65278  | 20,277   | < 0,001 | 4                    | 18601  | 6,590    | < 0,001 |
| SED                    | 2    | 21655  | 6,892    | 0,001   | 2                    | 2888,6 | 1,048    | 0,345   |
| ISLA X SED             | 8    | 16941  | 5,116    | < 0,001 | 8                    | 3325   | 1,145    | 0,346   |
| LOC (ISLA X SED)       | 80   | 4629,5 | 22,398   | < 0,001 | 80                   | 4073   | 26,988   | < 0,001 |
| Residual               | 943  | 206,69 |          |         | 943                  | 150,92 |          |         |
| Total                  | 1037 |        |          |         | 1037                 |        |          |         |
| <i>C. cervicornis</i>  |      |        |          |         | <i>J. adhaerens</i>  |        |          |         |
| Fuente de variación    | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) | gl                   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                   | 4    | 843,99 | 5,066    | < 0,001 | 4                    | 564,37 | 6,867    | 0,001   |
| SED                    | 2    | 1473,1 | 9,048    | < 0,001 | 2                    | 810,52 | 10,094   | 0,001   |
| ISLA X SED             | 8    | 544,17 | 3,180    | 0,006   | 8                    | 191,29 | 2,266    | 0,030   |
| LOC (ISLA X SED)       | 80   | 255,87 | 12,681   | < 0,001 | 80                   | 116,5  | 13,14    | < 0,001 |
| Residual               | 943  | 18,601 |          |         | 943                  | 8,866  |          |         |
| Total                  | 1037 |        |          |         | 1037                 |        |          |         |
| <i>C. abies-marina</i> |      |        |          |         | <i>P. adriaticum</i> |        |          |         |
| Fuente de variación    | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) | gl                   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                   | 4    | 66,533 | 0,160    | 0,942   | 4                    | 49,996 | 1,122    | 0,343   |
| SED                    | 2    | 272,25 | 0,671    | 0,505   | 2                    | 124,75 | 2,862    | 0,057   |
| ISLA X SED             | 8    | 108,28 | 0,253    | 0,957   | 8                    | 20,274 | 0,443    | 0,859   |
| LOC (ISLA X SED)       | 80   | 594,85 | 18,271   | < 0,001 | 80                   | 62,059 | 8,741    | < 0,001 |
| Residual               | 943  | 32,557 |          |         | 943                  | 7,099  |          |         |
| Total                  | 1037 |        |          |         | 1037                 |        |          |         |

**Tabla 2.11.** Resultados de los ANOVAs de dos vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de las coberturas medias de los seis taxones más abundantes (cobertura >1%) entre los diferentes niveles de sedimentación, entre las islas y las localidades muestreadas.



**Figura 2.11.** Cobertura media (%±SD) de *Lobophora variegata*, *Canistrocarpus cervicornis* y *Jania adhaerens* en cada isla y nivel de sedimentación: <5% (negro), 5-30% (gris) y >30% (blanco).

**Tipo de sustrato.**

Los análisis de la estructura y la composición de las comunidades indican que las comunidades de macroalgas en el archipiélago varían significativamente en función del tipo de sustrato, y que esta variación es distinta según la isla considerada al detectarse un efecto significativo de la interacción ISLA x SUSTRATO. Entre localidades también se reconocieron diferencias significativas (Tabla 2.12). Las comparaciones a posteriori para la interacción encuentran diferencias en El Hierro y La Palma. En ambas islas, las comunidades establecidas en plataforma-bloques resultan diferentes a las de piedras pequeñas.



| <b>Tipo de sustrato</b> |      |        |          |         |
|-------------------------|------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación     | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                    | 4    | 55396  | 4,518    | < 0,001 |
| SUST                    | 2    | 18047  | 1,568    | 0,095   |
| ISLA x SUST             | 8    | 17859  | 1,469    | 0,027   |
| LOC (ISLA x SUST)       | 72   | 16471  | 18,448   | < 0,001 |
| Residual                | 951  | 892,83 |          |         |
| Total                   | 1037 |        |          |         |

**Tabla 2.12.** Resultados de los PERMANOVAs comparando la estructura y la composición de las comunidades de macroalgas según el tipo de sustrato, entre las diferentes islas y las localidades muestreadas.

El análisis de la cobertura total de las comunidades de macroalgas muestra igualmente un efecto significativo en la interacción entre los factores ISLA x SUSTRATO (Tabla 2.13), aunque para la interacción, el test a posteriori únicamente encuentra diferencias significativas en El Hierro, donde el tipo de sustrato plataforma y bloques fue diferente al de piedras pequeñas. En esta isla la mayor cobertura se observa en los sustratos más estables (plataforma-bloques y piedras grandes) mientras que la menor en piedras pequeñas. La Palma y La Gomera registran valores similares en los tres tipos de sustrato, mientras que en Tenerife y Lanzarote las mayores coberturas están en los sustratos menos estables (Fig. 2.12). Por localidades hay igualmente diferencias.

| <b>Cobertura total</b> |      |        |          |         |
|------------------------|------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación    | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                   | 4    | 13173  | 4,356    | < 0,001 |
| SUST                   | 2    | 1832,5 | 0,645    | 0,526   |
| ISLA x SUST            | 8    | 6970,7 | 2,324    | 0,022   |
| LOC (ISLA x SUST)      | 72   | 4048,1 | 15,746   | < 0,001 |
| Residual               | 951  | 257,08 |          |         |
| Total                  | 1037 |        |          |         |

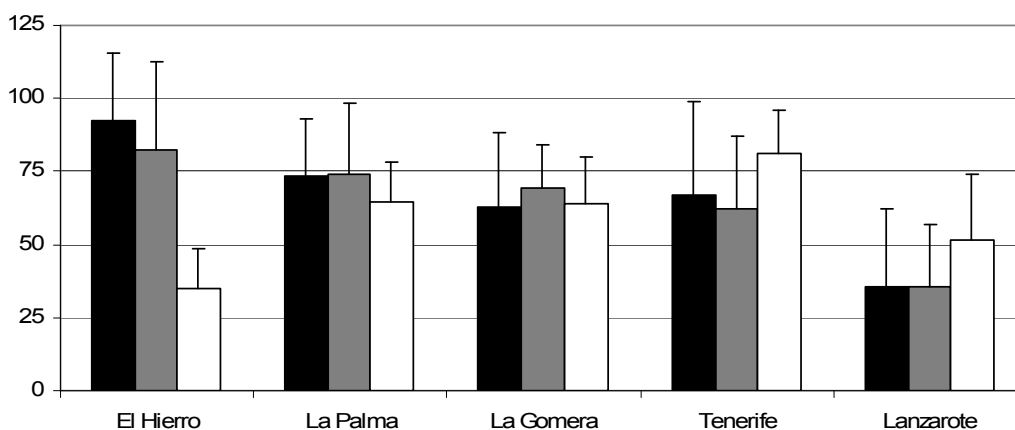
| <b>Riqueza</b>      |      |        |          |         |
|---------------------|------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                | 4    | 58,403 | 1,670    | 0,159   |
| SUST                | 2    | 19,88  | 0,606    | 0,540   |
| ISLA x SUST         | 8    | 36,047 | 1,039    | 0,405   |
| LOC (ISLA x SUST)   | 72   | 47,01  | 19,415   | < 0,001 |
| Residual            | 951  | 2,421  |          |         |
| Total               | 1037 |        |          |         |

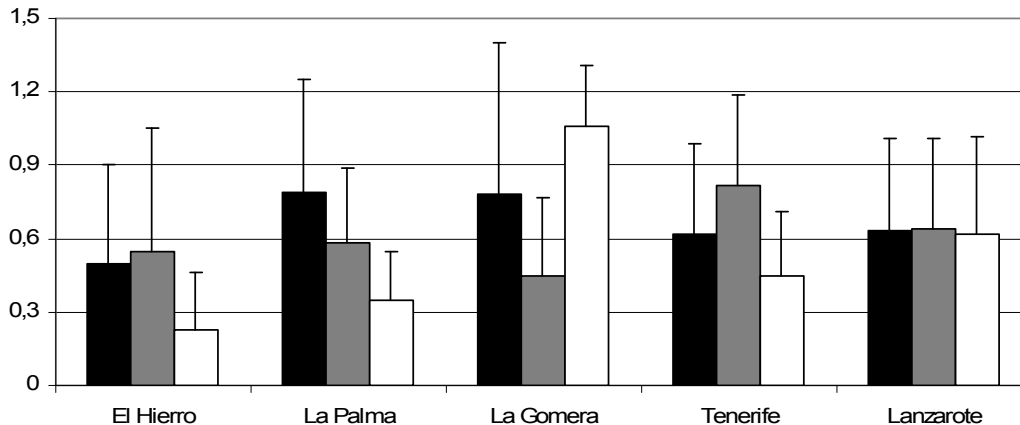
| <b>Diversidad</b>   |      |       |          |         |
|---------------------|------|-------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl   | MC    | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                | 4    | 0,822 | 0,771    | 0,550   |
| SUST                | 2    | 1,001 | 0,994    | 0,373   |
| ISLA x SUST         | 8    | 3,049 | 2,866    | 0,005   |
| LOC (ISLA x SUST)   | 72   | 1,439 | 17,18    | < 0,001 |
| Residual            | 951  | 0,083 |          |         |
| Total               | 1037 |       |          |         |

**Tabla 2.13.** Resultados de los ANOVAs de dos vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de cobertura total, riqueza y diversidad de las comunidades de macroalgas, comparando dichas variables entre las islas, los tipos de sustrato y las localidades muestreadas.

La riqueza no muestra diferencias significativas según el tipo de sustrato, sin embargo la diversidad muestra un efecto significativo en la interacción ISLA x SUSTRATO. En ambos casos si hay diferencias por localidades (Tabla 2.13). El Hierro y La Palma muestran diferencias entre plataforma-bloques y piedras pequeñas, con los valores más altos de diversidad en plataforma-bloques. En La Gomera hay diferencias en diversidad entre piedras grandes y piedras pequeñas, presentando estas últimas los valores más altos (Fig. 2.13).



**Figura 2.12.** Cobertura total media ( $\% \pm SD$ ), para cada isla y tipo de sustrato: plataforma-bloques (negro), piedras grandes, 2-0,5 m (gris) y piedras pequeñas, <0,5 m (blanco).



**Figura 2.13.** Diversidad media ( $\pm SD$ ), para cada isla y tipo de sustrato: plataforma-bloques (negro), piedras grandes, 2-0,5 m (gris) y piedras pequeñas, <0,5 m (blanco).

El estudio de la cobertura de los taxones más abundantes encuentra las mayores diferencias según el tipo de sustrato para *Lobophora variegata* (Tabla 2.14). Esta especie muestra las mayores coberturas en plataforma-bloques y piedras grandes (Fig. 2.14). El test a posteriori indica que estas diferencias se deben a las diferencias en cobertura entre plataforma-bloques y piedras pequeñas. Todos los taxones más abundantes exhiben diferencias según la localidad.

| <i>L. variegata</i> |      |        |          |         | <i>C. costrosas</i> |        |          |         |
|---------------------|------|--------|----------|---------|---------------------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) | gl                  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                | 4    | 29449  | 6,497    | < 0,001 | 4                   | 17502  | 4,820    | 0,001   |
| SUST                | 2    | 15601  | 3,668    | 0,03    | 2                   | 1301,6 | 0,382    | 0,690   |
| ISLA X SUST         | 8    | 8607,8 | 1,915    | 0,063   | 8                   | 4292,1 | 1,192    | 0,301   |
| LOC (ISLA X SUST)   | 72   | 6095,7 | 19,47    | < 0,001 | 72                  | 4916,4 | 30,686   | < 0,001 |
| Residual            | 951  | 313,09 |          |         | 951                 | 160,22 |          |         |
| Total               | 1037 |        |          |         | 1037                |        |          |         |

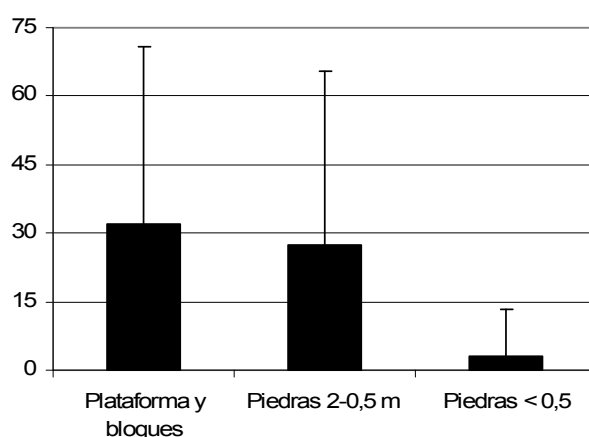
  

| <i>C. cervicornis</i> |      |        |          |         | <i>J. adhaerens</i> |        |          |         |
|-----------------------|------|--------|----------|---------|---------------------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación   | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) | gl                  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                  | 4    | 521,77 | 3,520    | 0,017   | 4                   | 39,825 | 0,408    | 0,783   |
| SUST                  | 2    | 199,04 | 1,417    | 0,237   | 2                   | 46,574 | 0,506    | 0,600   |
| ISLA X SUST           | 8    | 217,38 | 1,447    | 0,176   | 8                   | 125,73 | 1,299    | 0,253   |
| LOC (ISLA X SUST)     | 72   | 191,87 | 6,330    | < 0,001 | 72                  | 129,12 | 10,408   | < 0,001 |
| Residual              | 951  | 30,31  |          |         | 951                 | 12,30  |          |         |
| Total                 | 1037 |        |          |         | 1037                |        |          |         |

| <i>C. abies-marina</i> |      |        |          |         | <i>P. adriaticum</i> |        |          |         |
|------------------------|------|--------|----------|---------|----------------------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación    | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) | gl                   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                   | 4    | 43,899 | 0,094    | 0,972   | 4                    | 92,759 | 2,016    | 0,104   |
| SUST                   | 2    | 201,92 | 0,463    | 0,601   | 2                    | 6,391  | 0,147    | 0,862   |
| ISLA X SUST            | 8    | 70,818 | 0,153    | 0,988   | 8                    | 87,646 | 1,019    | 0,072   |
| LOC (ISLA X SUST)      | 72   | 622,72 | 17,468   | < 0,001 | 72                   | 60,441 | 8,579    | < 0,001 |
| Residual               | 951  | 35,65  |          |         | 951                  | 7,045  |          |         |
| Total                  | 1037 |        |          |         | 1037                 |        |          |         |

**Tabla 2.14.** Resultados de los ANOVAs de dos vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de las coberturas medias de los seis taxones más abundantes (cobertura >1%) entre los diferentes tipos de sustrato, entre las islas y las localidades muestreadas.



**Figura 2.14.** Cobertura media (%±SD) de *Lobophora variegata* en cada tipo de sustrato estudiado.

**Profundidad.**

La estructura y composición de las comunidades de macroalgas no muestran diferencias significativas en función de la profundidad, indicando que las comunidades son similares en los tres niveles estudiados. Únicamente se observan diferencias por localidades (Tabla 2.15).

| <b>Profundidad</b>  |      |        |          |         |
|---------------------|------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                | 4    | 0,0001 | 14,262   | < 0,001 |
| PROF                | 2    | 13152  | 1,195    | 0,284   |
| ISLA x PROF         | 8    | 7767,4 | 0,703    | 0,934   |
| LOC (ISLA x PROF)   | 152  | 11204  | 21,776   | < 0,001 |
| Residual            | 871  | 514,51 |          |         |
| Total               | 1037 |        |          |         |

**Tabla 2.15.** Resultados de los PERMANOVAs comparando la estructura y la composición de las comunidades de macroalgas en los tres niveles de profundidad, entre las diferentes islas y las localidades muestreadas.

Cobertura total, riqueza y diversidad tampoco reflejan diferencias entre niveles de profundidad (Tabla 2.16).

| <b>Cobertura total</b> |      |        |          |         |
|------------------------|------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación    | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                   | 4    | 69516  | 24,832   | < 0,001 |
| PROF                   | 2    | 3135,4 | 1,122    | 0,327   |
| ISLA x PROF            | 8    | 3916,7 | 1,397    | 0,209   |
| LOC (ISLA x PROF)      | 152  | 2844,7 | 19,353   | < 0,001 |
| Residual               | 871  | 146,99 |          |         |
| Total                  | 1037 |        |          |         |

| <b>Riqueza</b>      |      |        |          |         |
|---------------------|------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                | 4    | 61,246 | 2,266    | 0,062   |
| PROF                | 2    | 18,735 | 0,694    | 0,499   |
| ISLA x PROF         | 8    | 21,393 | 0,790    | 0,614   |
| LOC (ISLA x PROF)   | 152  | 27,446 | 14,213   | < 0,001 |
| Residual            | 871  | 1,931  |          |         |
| Total               | 1037 |        |          |         |

| <b>Diversidad</b>   |      |       |          |         |
|---------------------|------|-------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl   | MC    | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                | 4    | 1,144 | 1,217    | 0,300   |
| PROF                | 2    | 0,356 | 0,380    | 0,683   |
| ISLA x PROF         | 8    | 1,476 | 1,569    | 0,135   |
| LOC (ISLA x PROF)   | 152  | 0,954 | 15,808   | < 0,001 |
| Residual            | 871  | 0,060 |          |         |
| Total               | 1037 |       |          |         |

**Tabla 2.14.** Resultados de los ANOVAs de dos vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de cobertura total, riqueza y diversidad de las comunidades de macroalgas, comparando dichas variables entre las islas, los niveles de profundidad y las localidades muestreadas.

En cuanto a los taxones más abundantes, sólo *Cystoseira abies-marina* muestra diferencias en su cobertura según la profundidad (Tabla 2.16). En esta especie los valores más elevados de cobertura se registran en el nivel de menor profundidad, estando ausente la especie en el nivel más profundo (Fig. 2.16). El test a posteriori encuentra diferencias entre la mayor profundidad y el resto de niveles.

| <i>L. variegata</i> |      |        |          |         | <i>C. costrosas</i> |        |          |         |
|---------------------|------|--------|----------|---------|---------------------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) | gl                  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                | 4    | 1,513  | 34,575   | < 0,001 | 4                   | 25203  | 9,008    | < 0,001 |
| PRO                 | 2    | 1449,6 | 0,331    | 0,717   | 2                   | 5829,5 | 2,088    | 0,129   |
| ISLA X PRO          | 8    | 2641,1 | 0,602    | 0,772   | 8                   | 1892,4 | 0,675    | 0,707   |
| LOC (ISLA X PRO)    | 72   | 4448,2 | 24,868   | < 0,001 | 72                  | 2843,7 | 27,863   | < 0,001 |
| Residual            | 951  | 178,88 |          |         | 951                 | 102,06 |          |         |
| Total               | 1037 |        |          |         | 1037                |        |          |         |

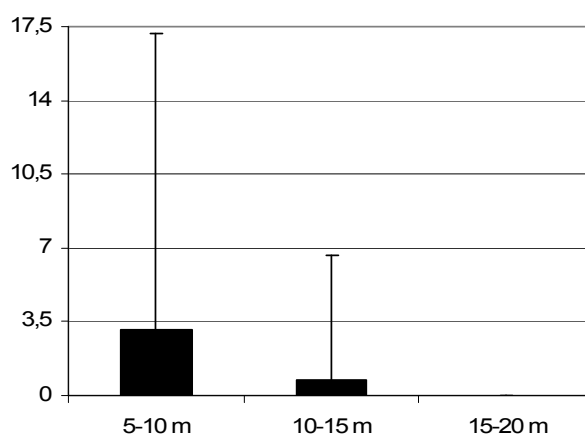
  

| <i>C. cervicornis</i> |      |        |          |         | <i>J. adhaerens</i> |        |          |         |
|-----------------------|------|--------|----------|---------|---------------------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación   | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) | gl                  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                  | 4    | 299,27 | 1,729    | 0,014   | 4                   | 329,51 | 3,336    | 0,016   |
| PRO                   | 2    | 119,62 | 0,692    | 0,492   | 2                   | 8,201  | 0,082    | 0,915   |
| ISLA X PRO            | 8    | 100,05 | 0,577    | 0,787   | 8                   | 23,332 | 0,235    | 0,983   |
| LOC (ISLA X PRO)      | 152  | 175,69 | 8,562    | < 0,001 | 152                 | 100,32 | 13,240   | < 0,001 |
| Residual              | 871  | 20,52  |          |         | 871                 | 7,577  |          |         |
| Total                 | 1037 |        |          |         | 1037                |        |          |         |

| <i>C. abies-marina</i> |      |        |          |         | <i>P. adriaticum</i> |        |          |         |
|------------------------|------|--------|----------|---------|----------------------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación    | gl   | MC     | Pseudo-F | p(perm) | gl                   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                   | 4    | 158,83 | 1,534    | 0,273   | 4                    | 104,72 | 1,903    | 0,112   |
| PRO                    | 2    | 1518,8 | 3,387    | 0,036   | 2                    | 76,471 | 1,393    | 0,255   |
| ISLA X PRO             | 8    | 695,15 | 1,544    | 0,146   | 8                    | 44,891 | 0,814    | 0,594   |
| LOC (ISLA X PRO)       | 152  | 457,05 | 124,25   | < 0,001 | 152                  | 55,885 | 15,535   | < 0,001 |
| Residual               | 871  | 3,678  |          |         | 871                  | 3,597  |          |         |
| Total                  | 1037 |        |          |         | 1037                 |        |          |         |

**Tabla 2.16.** Resultados de los ANOVAs de dos vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de las coberturas medias de los seis taxones más abundantes (cobertura >1%) entre los diferentes niveles de profundidad, entre las islas y las localidades muestreadas.



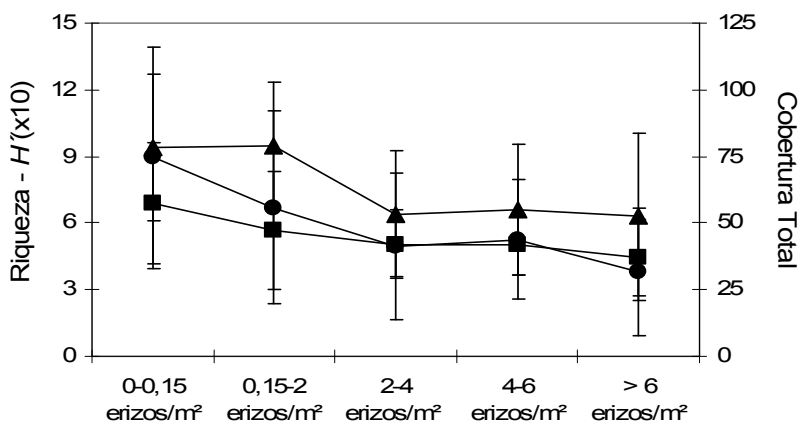
**Figura 2.15.** Cobertura media (%±SD) de *Cystoseira abies-marina* en cada nivel de profundidad estudiado.

**El herbívoro *Diadema aff. antillarum* y las comunidades de macroalgas.**

Los análisis de la estructura y composición de las comunidades de macroalgas realizados a partir de las técnicas multivariantes, muestran la existencia de diferencias significativas según las densidades de *Diadema aff. antillarum* ( $F=118,4$ ;  $p<0,001$ ). Los análisis a posteriori revelan diferencias entre todos los intervalos de densidad del erizo excepto para 2-4 y 4-6 erizos/m<sup>2</sup>.

Cobertura total, riqueza y diversidad de las comunidades de macroalgas presentan diferencias altamente significativas ( $F=56,163$ ,  $p<0,001$ ;  $F=42,43$ ,  $p<0,001$ ; y  $F=57,88$ ,  $p<0,001$ , respectivamente). La cobertura total media oscila entre  $78,99\pm 27,38\%$  cuando la densidad del herbívoro es de 0,15-2 erizos/m<sup>2</sup> y  $56,43\pm 31,49\%$  para densidades  $>6$  erizos/m<sup>2</sup> (Fig. 2.16). Los test a posteriori no encuentran diferencias significativas para los dos intervalos de densidad más bajos, ni para las comparaciones entre los tres intervalos más altos, pero si hay al comparar estos dos grupos.

La riqueza varía entre  $6,76\pm 2,70$  taxones para el intervalo de densidad 0-0,15 erizos/m<sup>2</sup> y  $4,42\pm 1,73$  taxones para densidades  $>6$  erizos/m<sup>2</sup>. Hay diferencias significativas para todos los pares de comparaciones excepto para los intervalos de densidad 2-4 y 4-6 erizos/m<sup>2</sup>. Igualmente, la diversidad muestra los valores más altos de  $0,89\pm 0,49$  para el intervalo 0-0,15 erizos/m<sup>2</sup> y los más bajos de  $0,38\pm 0,28$  para densidades  $>6$  erizos/m<sup>2</sup>. Los análisis a posteriori muestran el mismo patrón que para la riqueza, es decir, diferencias entre todos los intervalos salvo para 2-4 y 4-6 erizos/m<sup>2</sup> (Fig. 2.16).



**Figura 2.16.** Variación de los valores medios ( $\pm$ SD) del porcentaje de cobertura total (▲), riqueza (número de especies) (■) y diversidad (x10) (●) de las macroalgas según las densidades del erizo *Diadema aff. antillarum*.

La cobertura de los seis taxones más abundantes presenta diferencias significativas según las densidades del erizo *Diadema aff. antillarum* (*Lobophora variegata*  $F=122,28$ ,  $p<0,001$ ; coralinales costrosas  $F=163,18$ ,  $p<0,001$ ; *Canistrocarpus cervicornis*  $F=13,09$ ,  $p<0,001$ ; *Jania adhaerens*  $F=11,80$ ,  $p<0,001$ ; *Cystoseira abies-marina*  $F=10,22$ ,  $p<0,001$ ; y *Pseudolithoderma adriaticum*  $F=36,32$ ,  $p<0,001$ ).

La cobertura de *Lobophora variegata* varía entre  $52,87\pm 38,52\%$  para el intervalo de 0,5-2 erizos/m<sup>2</sup> y  $0,67\pm 1,57\%$  para las densidades  $>6$  erizos/m<sup>2</sup> (Fig. 2.17).

Los análisis a posteriori muestran diferencias significativas para todos los intervalos menos para 2-4 y 4-6 erizos/m<sup>2</sup>.

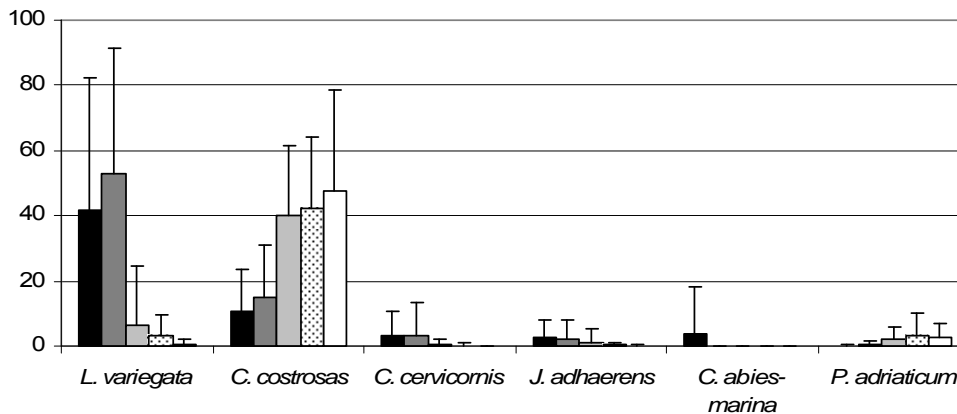
Coralinales costrosas presenta las coberturas más altas (47,72±30,97%) en densidades de *Diadema* >6 erizos/m<sup>2</sup>, mientras que las más bajas (10,57±12,92%) en el intervalo 0-0,15 erizos/m<sup>2</sup> (Fig. 2.17). Las comparaciones a posteriori reflejan diferencias para todos los intervalos salvo para 2-4 y 4-6 erizos/m<sup>2</sup>.

Las coberturas de *Canistrocarpus cervicornis* oscila entre 3,40±10,60% para el intervalo 0,15-2 erizos/m<sup>2</sup> y 0,0005±0,03% para >6 erizos/m<sup>2</sup> (Fig. 2.17), existiendo diferencias significativas para todos los intervalos de densidad excepto 0-0,15 y 0,15-2 erizos/m<sup>2</sup>, y 2-4 y 4-6 erizos/m<sup>2</sup>.

*Jania adhaerens* presenta las mayores coberturas (2,63±5,52%) en el intervalo 0-0,15 erizos/m<sup>2</sup> y mínimas (0,15±0,48%) para densidades >6 erizos/m<sup>2</sup> (Fig. 2.17). Las comparaciones entre pares de intervalos resultan diferentes menos para 0-0,15 y 0,15-2 erizos/m<sup>2</sup>.

*Cystoseira abies-marina* aparece únicamente en los dos intervalos más bajos de densidad de *Diadema* y alcanza las mayores coberturas (3,67±14,69%) en el intervalo 0-0,15 erizos/m<sup>2</sup> (Fig. 2.17). Los test a posteriori muestran que existen diferencias entre los dos intervalos de densidad más bajos.

La mayor cobertura de *Pseudolithoderma adriaticum* (3,41±6,89%) se registra a densidades de 4-6 erizos/m<sup>2</sup> y la menor (0,05±0,36%) a densidades de 0-0,15 erizos/m<sup>2</sup> (Fig. 2.17). Todos los intervalos resultan ser significativamente diferentes salvo los pares 2-4 y >6, y 4-6 y >6 erizos/m<sup>2</sup>.

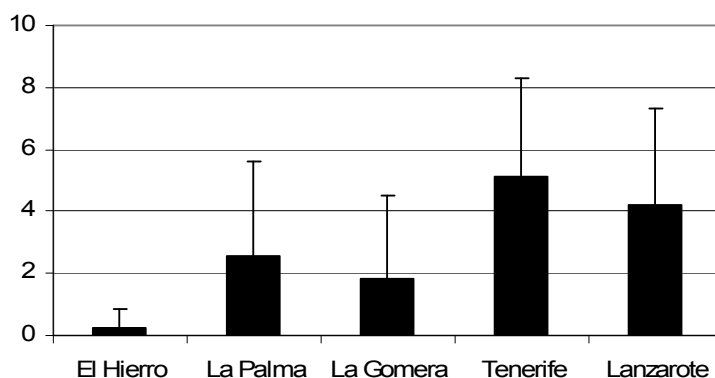


**Figura 2.17.** Cobertura media (%±SD) de los seis principales taxones para los cinco intervalos de densidad de *Diadema* (erizos/m<sup>2</sup>): 0-0,15 (negro); 0,15-2 (gris oscuro); 2-4 (gris claro); 4-6 (punteado); > 6 (blanco).

Las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* muestran diferencias significativas en función de la isla y la localidad (Tabla 2.18). Por islas, las densidades oscilan entre 0,23±0,60 erizos/m<sup>2</sup> en El Hierro y 5,13±3,15 erizos/m<sup>2</sup> en Tenerife (Fig. 2.18). Los test a posteriori para el factor ISLA indican diferencias significativas para la mayoría de los pares de comparaciones excepto para La Palma-La Gomera, La Palma-Lanzarote y La Gomera-Lanzarote.

| <i>Diadema aff. antillarum</i> |     |        |          |         |
|--------------------------------|-----|--------|----------|---------|
| Fuente de variación            | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                           | 4   | 252,51 | 8,475    | 0,001   |
| LOC (ISLA)                     | 65  | 35,357 | 12,756   | 0,001   |
| Residual                       | 452 | 2,77   |          |         |
| Total                          | 521 |        |          |         |

**Tabla 2.18.** Resultados de las ANOVAs por permutaciones de las densidades de *Diadema aff. antillarum*.



**Figura 2.18.** Densidad media (erizos/m<sup>2</sup>±SD) de *Diadema aff. antillarum* en cada una de las islas estudiadas.

## DISCUSIÓN

Las Islas Canarias constituyen una región singular en el Atlántico Nororiental. La situación geográfica, la gran longitud de costa, las condiciones oceanográficas, con diferentes exposiciones al oleaje y la geomorfología de los fondos han condicionado la existencia de una rica y diversificada biota marina (Brito et al., 1984; Aguilera-Klink et al., 1994; Sansón et al., 2001). En sus fondos rocosos someros e iluminados, las macroalgas son los elementos dominantes, y juegan un destacado papel en la estructuración de las comunidades (Hernández et al., 2008), aportando la mayor parte de la producción primaria litoral y constituyendo el hábitat de numerosos invertebrados y peces. En ausencia de otros organismos, como los corales de latitudes tropicales o los bosques de laminarias y quelpos de latitudes templado frías, macroalgas de menor tamaño son los principales organismos estructurantes en los ecosistemas litorales bentónicos de latitudes templado cálidas y subtropicales (Jones et al., 1994, 1997; Crook, 2002).

Como en otras regiones, en el sublitoral somero (0-20 m de profundidad) de las Islas Canarias se dan las condiciones más favorables para el crecimiento y establecimiento de las macroalgas. La combinación de diferentes factores (luz, nutrientes, oleaje, sustrato, herbívoros, etc.) determina la existencia de un elevado número de hábitats, ecosistemas y especies. A pesar de la alta riqueza florística, que asciende a más de 420 especies en estos hábitats sublitorales (Sansón et al., 2001),



en el presente estudio se han utilizado los datos de 83 taxones, que son los que constituyen poblamientos macroscópicos y considerando a la mayoría de las coralinales costrosas como una sola entidad. De estos taxones sólo seis, *Lobophora variegata*, coralinales costrosas, *Canistrocarpus cervicornis*, *Jania adhaerens*, *Cystoseira abies-marina* y *Pseudolithoderma adriaticum* son los dominantes en las comunidades de los fondos rocosos, representando cerca del 90% de la cobertura vegetal. Entre estos taxones, *Lobophora variegata* con una cobertura media de  $28,56 \pm 37,91\%$  y coralinales costrosas con  $25,05 \pm 25,05\%$ , son además los elementos con más amplia distribución, creciendo habitualmente en todas las comunidades y condiciones ambientales.

Por las características biogeográficas de las macroalgas marinas, las Islas Canarias están situadas en la posición meridional de la Región Templado Cálida del Atlántico Nororiental (RTCAO) (Hoek, 1984). Esta región fitogeográfica es la que muestra una mayor riqueza florística en la costa este del Atlántico y abarca desde el sur de las Islas Británicas hasta las costas de Senegal, incluyendo también el Mar Mediterráneo (Hoek, 1984). Las afinidades fitogeográficas de la flora marina de las Islas Canarias fueron analizadas por Sansón et al. (2001) mostrando que el 31% de las especies presentan un área de distribución restringida dentro de la RTCAO, y por tanto son endémicas de esta región, siendo los endemismos exclusivos de las islas muy escasos; el 30% son características de las costas tropicales y subtropicales; el 19% cosmopolitas o subcosmopolitas; el 16% tienen distribución templado fría a templado cálida, y muchas con su límite meridional de distribución en las islas; por último, el 4% son especies con distribuciones disyuntas.

La predominancia en los fondos sublitorales de *Lobophora variegata*, una especie con distribución tropical a subtropical (Guiry & Guiry, 2011), y la gran similitud de las comunidades que constituye en las islas con las descritas en regiones tropicales (Hoek et al., 1978; Ruyter van Stevenick & Breman, 1987; Díaz-Pulido et al., 2004; Vroom & Page, 2006) remarcan que Canarias muestra afinidades tropicales. También desde otros puntos de vista, como el oceanográfico (Barton et al., 1998), la fauna de algunas comunidades (Brito et al., 2001a) o el funcionamiento de algunos ecosistemas (Clemente, 2008; Hernández et al., 2008), Canarias está en un punto intermedio entre los ambientes tropicales y los templados, y de ahí que para caracterizar sus comunidades el término más apropiado sea el subtropical.

Las distribuciones de los otros taxones más abundantes también remarcan la posición singular de frontera entre la región tropical y la templado cálida que ocupan las Islas Canarias. *Jania adhaerens* y *Canistrocarpus cervicornis* son también especies con distribución tropical y subtropical. Por el contrario, tanto *Cystoseira abies-marina* como *Pseudolithoderma adriaticum* son endémicas de la RTCAO y tienen en Canarias su límite sur de distribución. Por último, en las coralinales costrosas se agrupan varias especies que muestran áreas de distribución diversas (Guiry & Guiry, 2011).

La relación entre la estructura y composición de las comunidades y las variables estudiadas es altamente significativa, y el conjunto de estas variables consigue explicar el 44,22% de la variabilidad total. La principal variable resulta ser la densidad de *Diadema* aff. *antillarum* que explica el 26,94%, seguida por la distancia al afloramiento con el 11,66%. La sedimentación explica un 6,81% de la variabilidad de los datos, mientras que sustrato, exposición y profundidad sólo 2,73%, 1,89% y 0,86%,

respectivamente. Estas variables intervienen a diferentes escalas espaciales, y en algunos casos llegan a interactuar. Esta circunstancia advierte de la complejidad espacial que posee la vegetación sublitoral de las islas y del mosaico de situaciones que podemos encontrar en sus fondos. A grandes escalas (diferencias entre islas), existen claras diferencias en la estructura de la comunidad y en la cobertura total, máxima hacia el oeste del archipiélago (El Hierro) y mínima hacia el este (Lanzarote). Por otro lado, para la mayor parte de los taxones dominantes, excepto *Cystoseira abies-marina* y *Pseudolithoderma adriaticum*, existe también diferencia significativa, muy marcada en los casos de *Lobophora variegata* y coralinales costrosas.

Las diferencias en la estructura de la vegetación y en la distribución de algunas especies podrían responder al gradiente oceanográfico de nutrientes y temperatura del Archipiélago Canario (García-Braun & Molina, 1988; Barton et al., 1998; Davenport et al., 2002), de manera similar a lo que se ha observado en otras regiones del mundo (Schils & Coppejans, 2003; Vroom & Page, 2006; Tribollet & Vroom, 2007) y tal como se ha demostrado para Canarias a partir de análisis de datos de presencia/ausencia de cada una de las floras insulares (Sangil et al., 2007). No obstante, la cobertura total, con máximos en El Hierro y mínimos en Lanzarote, muestra un patrón inverso a lo esperado, puesto que en las aguas frías y ricas en nutrientes cabe esperar una vegetación con mayor desarrollo. Por otro lado, las diferencias entre las islas están explicadas fundamentalmente por la diferente distribución en ellas de dos taxones *Lobophora variegata* y coralinales costrosas. Trabajos anteriores han puesto de manifiesto que el predominio de las coralinales costrosas se debe a la actividad del erizo *Diadema* aff. *antillarum*. Este herbívoro desempeña un papel clave en los fondos rocosos someros de las islas y es capaz de afectar a la cobertura de macroalgas erectas favoreciendo el desarrollo de las macroalgas incrustantes (Tuya et al., 2004; Hernández et al., 2007, 2008; Clemente, 2008). Los valores máximos de *Lobophora variegata* se registran en las islas occidentales donde las poblaciones del erizo son limitadas; por el contrario, las mayores coberturas de coralinales costrosas se reconocen en islas orientales coincidiendo con las mayores poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum*. Esto sugiere el importante papel que ejerce este herbívoro en el Archipiélago Canario, ya que con su desigual presencia en cada una de las islas genera la mayor parte de las diferencias entre las comunidades de macroalgas. Su impacto es tan importante que impide reconocer con claridad los efectos del gradiente oceanográfico este-oeste en la vegetación.

El patrón de distribución de las poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum*, y como consecuencia de las comunidades de macroalgas, está a su vez relacionado con el grado de explotación pesquera de los predadores del erizo a lo largo de las islas (Brito et al., 1984; Aguilera-Klink et al., 1994; Tuya et al., 2004; Clemente, 2008; Hernández et al., 2008). En este sentido, en las islas donde hay una mayor presión pesquera sobre el litoral, las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* son mayores (Clemente, 2008; Hernández et al., 2008). Analizando el efecto de los erizos sobre las comunidades de macroalgas de las diferentes islas, se observa que las de El Hierro podrían ser consideradas como comunidades de referencia de buen estado de conservación; mientras que las comunidades de Tenerife y Lanzarote ilustrarían a las comunidades sometidas a una mayor presión de herbívoros y mayor degradación.

La actividad del erizo es notable, puesto que pequeños incrementos en sus densidades, como los estudiados en este trabajo, son suficientes para provocar cambios en la estructura y composición de las comunidades de macroalgas. La cobertura total, riqueza y diversidad experimentan un notable descenso en la medida que se incrementan las densidades del erizo. Al igual que sucede con la estructura y composición de las comunidades, los principales cambios en estos parámetros se originan entre densidades de 0,15-2 y 2-4 erizos/m<sup>2</sup> (Clemente, 2008; Hernández et al., 2008). Por encima de 4 erizos/m<sup>2</sup> los cambios no resultan tan evidentes y las comunidades son más similares entre sí.

Los principales taxones implicados en la estructura de las comunidades presentan diferente respuesta frente a la presencia de *Diadema* aff. *antillarum* en el medio. Las especies erectas *Lobophora variegata*, *Canistrocarpus cervicornis*, *Jania adhaerens* y *Cystoseira abies-marina*, sufren reducción en sus coberturas, siendo especialmente marcada a partir de 2 erizos/m<sup>2</sup>. Entre estas especies *Cystoseira abies-marina* es más sensible a la actividad del erizo ya que desaparece cuando las densidades superan los 2 erizos/m<sup>2</sup>. Los taxones costrosos, coralinales costrosas y *Pseudolithoderma adriaticum* incrementan sus coberturas al aumentar la densidad del erizo, sin embargo esto se debe al método de muestreo que las subestima cuando sobre la roca crecen también macroalgas no costrosas.

A media escala, las orientaciones norte y sur de las costas de las islas pueden ser correlacionadas con diferentes exposiciones al oleaje. El oleaje es uno de los principales factores que determina la estructura de las comunidades de macroalgas al limitar el establecimiento y desarrollo de las especies más sensibles al estrés dinámico (Kilar & McLachlan, 1989; Cheroske et al., 2000; Leliaert et al., 2000; Goldberg & Kendrick, 2004), por tanto interviene en la creación de muchos de los patrones de distribución de las macroalgas. En Canarias es difícil reconocer un patrón común en la distribución de las comunidades para todas las islas. Sólo en La Palma se detectan diferencias significativas entre los ambientes muy expuestos, expuestos y semiexpuestos. En La Gomera, Tenerife y Lanzarote se distinguen dos ambientes (expuestos y semiexpuestos), y en El Hierro no hay diferencias significativas en la composición y estructura de las comunidades de macroalgas de los fondos rocosos ligadas a la exposición. La riqueza y la diversidad muestran diferencias significativas entre los tres ambientes de exposición, mostrando los valores máximos en los ambientes muy expuestos. Este incremento de riqueza y diversidad evidencia que el oleaje provoca una cierta heterogeneidad en las comunidades (Leliaert et al., 2000; Goldberg & Kendrick, 2004). La cobertura total no muestra diferencias entre los ambientes en las islas más occidentales, donde la cobertura es máxima. Sin embargo, en Tenerife y Lanzarote existen diferencias con máximas coberturas en ambientes muy expuestos (al contrario de lo que cabría esperar por el efecto de desprendimiento de los talos por el oleaje, sugiriendo la mayor presión de herbívoros en los ambientes menos expuestos). De los taxones más abundantes, sólo coralinales costrosas y *Cystoseira abies-marina* muestran diferencias significativas en sus coberturas con la exposición. Coralinales costrosas y *Cystoseira abies-marina* presentaron diferencias en su abundancia, pero variando de forma diferente en función de la isla. Las coralinales costrosas, aparecen dominando tanto cuando hay una alta presión de herbívoros como en ambientes con elevado oleaje. *Cystoseira abies-marina* como

otras fucales (Schiel, 1994; Goldberg & Kendrick, 2004; Engelen et al., 2005), es una especie que se distribuye preferentemente en las zonas batidas de las islas aunque sus poblaciones únicamente fueron dominantes en determinadas localidades de Tenerife y La Palma. En las islas más occidentales (El Hierro, La Palma y La Gomera) las coralinales costrosas tienen sus máximos valores de cobertura en los ambientes más expuestos, mientras que en las islas centrales y orientales (Tenerife y Lanzarote) no hay diferencias significativas en su cobertura con respecto a la exposición. *Cystoseira abies-marina* muestra coberturas máximas en ambientes muy expuestos (La Palma y Tenerife), mientras que en el resto de las islas las coberturas son muy bajas o está ausente.

La exposición al oleaje también condiciona la distribución del erizo *Diadema aff. antillarum* y afecta a las comunidades de macroalgas. De este modo y al igual que *Diadema antillarum* en las costas del Mar Caribe (Foster, 1987), las poblaciones de este erizo y su actividad ramoneadora es limitada en las zonas más expuestas al oleaje (Tuya et al., 2007; Clemente, 2008; Hernández et al., 2008). En Tenerife y Lanzarote, donde las poblaciones de este erizo son mayores, las comunidades de macroalgas erectas dominan únicamente en las zonas de máxima exposición, mientras que las comunidades de especies costrosas se extienden por localidades menos expuestas. En islas como La Palma, con valores intermedios de densidades del erizo, las macroalgas erectas dominan tanto en localidades expuestas como en algunas semiexpuestas al oleaje. Finalmente, El Hierro constituye un caso especial ya que pese a que las poblaciones de *Diadema aff. antillarum* son muy reducidas, y por tanto con escasa o nula interferencia en las comunidades, el oleaje no parece ser un factor determinante en la estructura y composición de sus comunidades.

A pequeña escala, variaciones en el grado de sedimentación, tipo de sustrato y profundidad, provocan diferencias en la estructura y la composición de las comunidades de macroalgas de los fondos rocosos de las Islas Canarias

La sedimentación, como otras variables, tiene un claro efecto sobre la distribución y composición de las comunidades de macroalgas. La deposición de arena, o la combinación de la misma con la dinámica del oleaje somete a un importante estrés a la vegetación, llegando a interactuar sobre diversas fases del desarrollo de los macrófitos: crecimiento, reproducción, asentamiento o germinación (Airoldi, 2003; Díez et al., 2003; Erikson & Bergström, 2005). El incremento de la sedimentación provoca la reducción en la cobertura de las macroalgas, y especies perennes o semiperennes son sustituidas por especies efímeras más adaptadas a los procesos de sedimentación (Littler et al., 1983a; Airoldi et al., 1995; Airoldi, 2003; Díez et al., 2003). Por otro lado, la presencia de sedimentos (hasta un cierto nivel) promueve un aumento en la riqueza y diversidad de las comunidades. La sedimentación previene la monopolización de las comunidades por especies perennes dominantes. De este modo y a pequeña escala se pueden generar mosaicos en la distribución de las comunidades de macroalgas (Foster, 1975; Littler et al., 1983a; Airoldi, 2003).

Los resultados de este trabajo reflejan el efecto de la sedimentación sobre las comunidades. Al igual que sucede con la exposición, no existe un patrón común a todas las islas, aunque la influencia de la sedimentación es evidente. En todas las islas (excepto Tenerife), se observan diferencias significativas en las comunidades cuando la sedimentación es elevada (>30%). Hay que señalar a su vez que niveles de

sedimentación superiores al 20-30% limitan las poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum* y por tanto previenen a los fondos de su actividad y ramoneo (Hernández et al., 2008). Al igual que sucede con otros herbívoros, la sedimentación provoca daños en sus tejidos, afecta a su alimentación y evita la fijación eficiente al sustrato (Airolidi, 2003; Clemente, 2008; Hernández et al., 2008). De este modo, en aquellas islas (La Palma, La Gomera, Lanzarote) donde las densidades del erizo llegan a ser importantes modificando el desarrollo de las comunidades, podemos encontrar dos situaciones. Que la sedimentación afecte a las poblaciones de algas erectas perennes (*Lobophora variegata*, *Cystoseira abies-marina*) o que limite la distribución de *Diadema* aff. *antillarum* modificando así las comunidades de algas costrosas. En ambos casos, el incremento de la sedimentación (>30%) provoca la evolución de las comunidades hacia una comunidad mixta en la que participan numerosos taxones: *Lobophora variegata*, coralináceas articuladas (*Jania*, *Amphiroa*, *Corallina*), coralinales costrosas, *Canistrocarpus cervicornis*, *Dictyota* spp. y filamentosas (ceramiales), entre otras. En localidades expuestas al oleaje se pudo observar que el elemento predominante en estas comunidades era *Zonaria tournefortii*. En el caso de El Hierro, el incremento en la sedimentación provoca únicamente la transformación de los fondos de *Lobophora variegata* en comunidades mixtas. En cuanto a la cobertura total, sólo en El Hierro se observan los efectos negativos de la sedimentación. En el resto de las islas, la sedimentación parece favorecer incrementos en cobertura, pero debido a que limita la distribución de *Diadema* aff. *antillarum*. El incremento de riqueza y diversidad indica que la sedimentación aumenta la heterogeneidad de las comunidades de macroalgas. Entre los taxones más abundantes, *Lobophora variegata* muestra una gran sensibilidad a la sedimentación y valores superiores al 30% limitan su cobertura sobre la roca. Con *Canistrocarpus cervicornis* y *Jania adhaerens* sucede todo lo contrario, la sedimentación favorece su desarrollo y predominio sobre la roca.

El tipo de sustrato parece provocar un efecto similar al de la sedimentación. En sustratos estables como plataformas rocosas, bloques o grandes piedras predominan las comunidades constituidas por especies perennes (Davis & Wilce, 1987a,b), mientras que en los sustratos dinámicos, sometidos a movimiento por el oleaje, se desarrollan fundamentalmente especies efímeras u oportunistas. La estructura de estas últimas comunidades suele ser más variable, debido a la intervención en las mismas de un mayor número de especies (Murray & Littler, 1978; Lieberman et al., 1979, 1984; Sousa, 1979; Davis & Wilce, 1987b). En La Palma y El Hierro son evidentes las diferencias entre las comunidades establecidas sobre diferentes tipos de sustratos. Comunidades mixtas, similares a las que crecen en ambientes de elevada sedimentación, predominan en los sustratos inestables (piedras de pequeño tamaño), mientras que especies perennes dominan los sustratos estables (plataforma, bloques). El estudio de la riqueza y diversidad no ofreció resultados clarificadores, no obstante en capítulos posteriores se demuestra la mayor heterogeneidad de las comunidades de sustratos inestables. Es evidente también que en sustratos inestables los procesos de sedimentación son mayores, por lo que ambos factores intervienen conjuntamente. Al igual que la sedimentación, los sustratos inestables parecen limitar las poblaciones de los herbívoros (Davis & Wilce, 1987b). De este modo, la presión de *Diadema* aff. *antillarum* sobre estos sustratos es reducida. *Lobophora variegata* es la especie que presenta variaciones más claras ante los diferentes tipos de sustratos. Al tratarse de

una especie perenne, su cobertura resulta drásticamente reducida en los sustratos inestables. Los sustratos de menor estabilidad impiden la maduración de las comunidades de macroalgas, estando dominadas por las especies que caracterizan los primeros estadios de colonización. Las comunidades estructurantes dominarían los sustratos más estables. Por último, en los muestreos realizados en primavera y principios de verano se observó la presencia de varias macroalgas efímeras establecidas sobre los sustratos más dinámicos, piedras de pocos centímetros de diámetro, en las que algas rojas gelatinosas con crecimiento estacional, como *Liagora* spp., *Ganonema* spp., *Acrosymphyton purpuriferum* y *Scinaia complanata*, fueron las especies dominantes. Estas especies tienen ciclos de vida marcadamente heteromórficos y los esporófitos microscópicos sobreviven a la abrasión por la arena, por lo que su presencia sobre este tipo de sustratos ha sido observada en numerosas localidades de las Islas Canarias (Afonso-Carrillo & Sansón, 2009).

La profundidad no parece ser un factor determinante en la distribución de las comunidades de macroalgas en las cotas estudiadas (5-20 m), ya que tanto la riqueza, la diversidad como la cobertura total no muestran diferencias significativas. Sólo para *Cystoseira abies-marina* se observan diferencias, con disminución de la cobertura por debajo de los 10 metros.

En síntesis, las macroalgas son los elementos caracterizadores y estructurantes de los fondos rocosos de las Islas Canarias y desempeñan un papel destacado en la funcionalidad de los ecosistemas litorales. El elevado número de especies que se desarrollan en los primeros metros del sublitoral contrasta con comunidades dominadas por muy pocos taxones. *Lobophora variegata* es la macroalga más abundante y de mayor distribución en el Archipiélago Canario, y se desarrolla en la mayor parte de los ambientes sublitorales. La variación espacial de las comunidades y su respuesta frente a diferentes variables ambientales parece estar fuertemente condicionada por la interacción del erizo *Diadema* aff. *antillarum*. La diferente distribución de las poblaciones de este herbívoro, en cada una de las islas, constituye una dificultad en la interpretación de los patrones de distribución de las comunidades, y probablemente contribuye a enmascarar las diferencias entre las islas.

Para realizar una interpretación correcta de la vegetación sublitoral de los fondos rocosos de Canarias parece necesario profundizar en la interacción de las comunidades de macroalgas con el herbívoro *Diadema* aff. *antillarum*, analizando la influencia de diferentes factores ambientales en su estructura y composición. Además, es preciso evaluar las variaciones espacio-temporales de estas comunidades de macroalgas, y en particular sobre la especie más abundante *Lobophora variegata* cuya morfología parece estar condicionada por la presión del herbívoro. Del mismo modo, es necesario conocer las variaciones espacio-temporales de la vegetación sublitoral en los fondos rocosos inestables de piedras y cascajos establecidos en lechos arenosos, prestando particular atención a los procesos de colonización y sucesión.

## BIBLIOGRAFÍA

- Afonso-Carrillo, J. & M. Sansón. 1999. Algas, hongos y fanerógamas marinas de las Islas Canarias. Clave analítica. Materiales didácticos universitarios. Serie Biología 2. Secretariado de Publicaciones Universidad de La Laguna. La Laguna. 254 pp.
- Afonso-Carrillo, J. & M. Sansón. 2009. Aún lejos de un completo conocimiento de la biota canaria: el ejemplo de la flora de algas rojas gelatinosas efímeras del sublitoral. In: Beltrán Tejera, E., J. Afonso-Carrillo, A. García Gallo & O. Rodríguez Delgado (Eds.): Homenaje al Profesor Dr. Wolfredo Wildpret de la Torre. Instituto de Estudios Canarios. La Laguna (Tenerife. Islas Canarias). Monografía LXXVIII. pp. 433-452.
- Aguilera-Klink, F., A. Brito, C. Castilla Gutiérrez, A. Díaz Hernández, J.M. Fernández Palacios, A. Rodríguez Rodríguez, F. Sabaté Bel & J. Sánchez García. 1994. Economía, ecología y medio ambiente. Francisco Lemus Editor. La Laguna. 361 pp.
- Airoldi, L. 2003. The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 41: 161-236.
- Airoldi, L., F. Rindi & F. Cinelli. 1995. Structure, seasonal dynamics and reproductive phenology of a filamentous turf assemblage on a sediment influenced, rocky subtidal shore. *Botanica Marina*, 38: 227-237.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral. Ecol.*, 26: 32-46.
- Anderson, M.J. 2004. PERMANOVA\_2 factor: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance (for any two-factor ANOVA design) using permutation test. Department of Statistics, University of Auckland. New Zealand. 35 pp.
- Anderson, M.J. & R.B. Millar. 2004. Spatial variation and effects of habitat on temperate reef assemblages in north eastern New Zealand. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 305: 191-221.
- Anderson, M.J. & J. Robinson. 2003. Generalised discriminant analysis based on distances. *Aust. N. Z. J. Statistics*, 45: 301-318.
- Anderson, M.J. & C.J.F. ter Braak. 2003. Permutation test for multi-factorial analysis of variance. *J. Stat. Comput. Sim.*, 73: 85-113.
- Arístegui, J., P. Tett, A. Hernández-Guerra, G. Basterretxea, M.F. Montero, K. Wild, P. Sangra, S. Hernández-Leon, M. Canton, J.A. García Braun, M. Pacheco & E.D. Barton. 1997. The influence of island generated eddies on chlorophylla distribution: a study of mesoscale variation around Gran Canaria. *Deep-Sea Research I*, 44: 71-96.
- Balata, D., L. Piazzini, E. Cecchi & F. Cinelli. 2005. Variability of Mediterranean coralligenous assemblages subject to local variation in sediment deposition. *Marine Environmental Research*, 60: 403-421.
- Barton, E.D., J. Arístegui, P. Tett, M. Canton, J. García-Braun, S. Hernández-León, L. Nykjaer, C. Almeida, J. Almunia, S. Ballesteros, G. Basterretxea, J. Escánez, L. García-Weill, A. Hernández-Guerra, F. López-Laatzén, R. Molina, M.F. Montero, E. Navarro-Pérez, J.M. Rodríguez, K. van Lenning, H. Veleza & K. Wilda. 1998. The transition zone of the Canary Current upwelling region. *Prog. Oceanogr.*, 41: 455-504.
- Benedetti-Cecchi, L., E. Maggi, I. Bertocci, S. Vaselli, F. Micheli, G.C. Osio & F. Cinelli. 2003. Variation in rocky shore assemblages in the northwestern Mediterranean: contrast between islands and mainland. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 293: 193-215.
- Bolton, J.J., F. Leliaert, O. De Clerk, R.J. Anderson, H. Stegenga, H.E. Engledow & E. Coppejans. 2004. Where is the western limit of the tropical Indian Ocean seaweed flora? An analysis of intertidal seaweed biogeography on the east coast of South Africa. *Marine Biology*, 144: 51-59.
- Brito, A., T. Cruz, E. Moreno & J.M. Moreno. 1984. Fauna marina de las Islas Canarias. In: Bacallado Aránega, J.J. (ed.). Fauna marina y terrestre del Archipiélago Canario. Edirca. Las Palmas de Gran Canaria. pp. 42-65.
- Brito, A., J.M. Falcón, N. Aguilar & P. Pascual. 2001a. Fauna vertebrada marina. In: Fernández-Palacios, J.M. & J.L. Martín-Esquível (coords). Naturaleza de las Islas Canarias: Ecología y Conservación. Ed. Turquesa. Santa Cruz de Tenerife. pp. 219-231.
- Brito, A., J.M. Falcón, G. González, A. Sancho, P. Pascual, N. García & J.C. Hernández. 2001b. Estudio sobre la valoración del estado de las poblaciones de erizos y desarrollo del blanquizar en la reserva marina de La Graciosa. Consejería de Agricultura, Pesca y Alimentación, Gobierno de Canarias. Universidad de La Laguna. 36 pp.
- Carpenter, R.C. 1981. Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) and its effects on the benthic algal community. *J. Mar. Res.*, 39: 749-785.

- Cheroske, A.C., S.L. Williams & R. Carpenter. 2000. Effects of physical and biological disturbances on algal turfs in Kaneohe Bay, Hawaii. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 248: 1-34.
- Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth. 190 pp.
- Clemente, S. 2008. Evolución de las poblaciones del erizo *Diadema* aff. *antillarum* en Canarias y valoración de la depredación como factor de control. Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna. La Laguna. 420 pp.
- Crook, J.A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions, the role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97: 153-166.
- Davenport, R., S. Never, P. Helmke, J. Pérez-Moreno & O. Llinás. 2002. Primary productivity in the northern Canary Islands region as inferred from Sealifts imagery. *Deep-Sea Research II*, 49: 3481-3496.
- Davis, A.N. & R.T. Wilce. 1987a. Algal diversity in relation to physical disturbance: a mosaic of successional stages in a subtidal cobble habitat (Plum Cove, Cap Ann, Massachusetts, USA). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 37: 229-237
- Davis, A.N. & R.T. Wilce. 1987b. Floristic, phenology and ecology of sublittoral marine algae in an unstable cobble habitat (Plum Cove, Cap Ann, Massachusetts, USA). *Phycologia*, 26: 23-34.
- Díaz-Pulido, G., J. Sánchez, S. Zea, J. Díaz & J. Garzón-Ferreira. 2004. Esquemas de distribución espacial en la comunidad bentónica de arrecifes coralinos continentales y oceánicos del Caribe Colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 108: 337-347.
- Díez, I., A. Santolaria & J.M. Gorostiaga. 2003. The relationship of environmental factors to the structure and distribution of subtidal seaweed vegetation of the western Basque coast (N Spain). *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 56: 1041-1054.
- Engelen, A.H., P. Åberg, J.L. Olsen, W.T. Stam & A.M. Breeman. 2005. Effects of wave exposure and depth on biomass, density and fertility of the fucoid seaweed *Sargassum polyceratum* (Phaeophyta, Sargassaceae). *Eur. J. Phycol.*, 40: 149-158.
- Erikson, B.K. & L. Bergström. 2005. Local distribution patterns of macroalgae in relation to environmental variables in northern Baltic Proper. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 62: 109-117.
- Fernández-Palacios, J.M. & J.L. Martín-Esquivel. 2001. Las islas como experimento de laboratorio. In: Fernández-Palacios, J.M. & J.L. Martín-Esquivel (coords). *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Ed. Turquesa. Santa Cruz de Tenerife. pp. 39-44.
- Foster, M.S. 1975. Algal succession in a *Macrocystis pyrifera* forest. *Marine Biology*, 32: 313-329.
- Foster, S.A. 1987. The relative impacts of grazing by Caribbean coral reefs fishes and *Diadema antillarum*: effects of habitat and surge. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 105: 1-20.
- García-Braun, J. & R. Molina. 1988. El mar, el Atlántico en el área de Canarias. In: vv.aa., *Geografía de Canarias (2ª Ed)*. Vol I. Ed. Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife. pp. 18-28.
- Goldberg, N.A. & G.A.K Kendrick. 2004. Effects of island groups, depth and wave exposure to ocean waves on macroalgal assemblages in the Recherche Archipelago, Western Australia. *J. Phycol.*, 40: 631-641.
- Guiry, M.D. & G.M. Guiry. 2011. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; consultada en abril 2011.
- Hackney, J.M., R.C. Carpenter & W.H. Adey. 1989. Characteristic adaptations to grazing among algal turfs on a Caribbean coral reef. *Phycologia*, 28: 109-119.
- Harmelin, J.G., C. Bouchon, C. Duval & J.S. Hong. 1980. Les échinodermes des substrats durs de l'île de Port-Cros, Parc National (Méditerranée Nord-Occidentale). *Eléments pour un inventaire quantitatif. Travaux Scientifiques Parc National de Port-Cros*, 6: 25-38.
- Hernández, J.C. 2006. Estrategia reproductiva de la población canaria del erizo *Diadema* aff. *antillarum* Philippi, 1845: maduración gonadal, asentamiento larvario y reclutamiento. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna. La Laguna. 241 pp.
- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2007. Actual status of the sea urchin *Diadema* aff. *antillarum* populations and macroalgal cover in the Marine Protected Areas comparing to a Highly Fished Area (Canary Islands - Easter Atlantic Ocean). *Aquatic Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.* 18: 1091-1108. [DOI: 10.1002/aqc.903].
- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2008. The key role of sea urchin *Diadema* aff. *antillarum* in controlling macroalgae assemblages throughout the Canary Islands



- (eastern subtropical Atlantic): an spatio-temporal approach. *Marine Environmental Research*, 66: 259-270. [DOI:10.1016/j.marenvres.2008.03.002].
- Hoek, C. van den. 1984. World-wide longitudinal seaweed distribution patterns and their possible causes, as illustrated by the distribution of rhodophytan genera. *Helgoländer Meeresunters*, 38: 227-257.
- Hoek, C. van den, A.M. Breeman, R.P.M. Bak & G. van Buurt. 1978. The distribution of algae, corals and gorgonians in relation to depth, light attenuation, water movement and grazing pressure in the fringing coral reef of Curaçao, Netherlands Antilles. *Aquat. Bot.*, 3: 1-46.
- Jones, G.C., J.H. Lawton & M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 689: 373-386.
- Jones, G.C., J.H. Lawton & M. Shachak. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78: 1946-1957.
- Kilar, J.A. & J.M. McLachlan. 1989. Effects of wave exposure on the community structure of a plant-dominated, fringing-reef platform: intermediate disturbance and disturbance-mediated competition. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 54: 265-276.
- Leliaert, F., R.J. Anderson, J.J. Bolton & E. Coppejans. 2000. Subtidal understory algal community structure in kelp beds around the Cape Peninsula (Western Cape, South Africa). *Botanica Marina*, 43: 359-356.
- Legendre P. & M.J. Anderson. 1999. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs*, 69: 1-24.
- Lieberman, M., D.M. John & D. Lieberman. 1979. Ecology of subtidal algae on seasonality devastated cobble substrates off Ghana. *Ecology*, 60: 1151-1161.
- Lieberman, M., D.M. John & D. Lieberman. 1984. Factors influencing algal species assemblages on reef and cobble substrata off Ghana. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 75: 129-143.
- Littler, M.M. & D.S. Littler. 1985. Nondestructive sampling. In: Littler M.M. & D.S. Littler (eds). *Handbook of phycological methods*. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 161-175.
- Littler, M.M., D.R. Martz & D.S. Littler. 1983a. Effects of recurrent sand deposition on rocky intertidal organisms: importance of substrata heterogeneity in a fluctuating environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 129-139.
- Littler, M.M., P.R. Taylor & D.S. Littler. 1983b. Algal resistance to herbivory on a Caribbean barrier reef. *Coral Reefs*, 2: 111-118.
- Lüning, K. 1990. *Seaweeds: their environment, biogeography and ecophysiology*. John Wiley & Sons Inc. New York. 527 pp.
- McArdle, B.H. & M.J. Anderson. 2001. Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*, 82: 290-297.
- Molina, R. & F.L. Laatzén. 1986. Hidrología en la región comprendida entre las Islas Canarias Orientales, Marruecos y la Isla Madeira. Campaña "Norcanarias I". *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 3: 1-16.
- Montañés, M.A., M. Sansón & J. Reyes. 2006. Vegetative and reproductive phenology of *Zonaria tournefortii* (Dictyotales, Phaeophyceae) in sublittoral populations off the Canary Islands. *Botanica Marina*, 49: 406-416.
- Murray, S.N. 2001. Quantifying abundance: density and cover. In: Murray, N.S., R.F. Ambrose & M.N. Dethier (eds). *Methods for performing monitoring, impact, and ecological studies on rocky shores*. Coastal Research Center, Marine Science Institute, University of California, Santa Barbara. California. pp. 123-154.
- Murray, S.N. & M.N. Littler. 1978. Patterns of algal succession in a perturbed marine intertidal community. *J. Phycol.*, 14: 506-512.
- Pérez, O.M., T.C. Telfer & L.G. Ross. 2003. On the calculation of wave climate for offshore cage culture site selection: a case study in Tenerife (Canary Islands). *Acuacultural Engineering*, 29: 1-21.
- Ruyter van Stevenick, E.D. & A.M. Breman. 1987. Deep water populations of *Lobophora variegata* (Phaeophyceae) on the coral reef of Curaçao: influence of grazing and dispersal on distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 38: 241-250.
- Sala, E. & M. Zabala. 1996. Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 140: 71-81.

- Sammarco, P.W., J.S. Leviton & J.C. Orden. 1973. Grazing and control of coral reef community structure by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea): a preliminary study. *J. Mar. Res.*, 32: 47-53.
- Sangil, C., J. Afonso-Carrillo & M. Sansón. 2007. Biodiversidad y biogeografía de las macroalgas bentónicas de la isla de La Palma. *Rev. Estud. General. La Palma*, 3: 457-479.
- Sansón, M., J. Reyes & J. Afonso-Carrillo. 2001. Flora Marina. In: Fernández-Palacios, J.M. & J.L. Martín-Esquivel (eds). *Naturaleza de las Islas Canarias: Ecología y Conservación*. Ed. Turquesa. Santa Cruz de Tenerife. pp. 193-198.
- Schiel, D.R. 1994. Kelp communities. In: Hammond, L.S. & R.N. Synot (eds). *Marine Biology*. Longman Chesire Pty Limited. Melbourne. 134-361 pp.
- Schils, T. & E. Coppejans. 2003. Spatial variation in subtidal plant communities around Socotra Archipelago and their biogeographic affinities within the Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 251: 103-114.
- Shannon, C.E. & W. Weaver. 1949. *The Mathematical Theory of Communications*. University of Illinois Press. Illinois. 117 pp.
- Sousa, W.P. 1979. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*, 60: 1225-1239.
- Tribollet, A.D. & P.S. Vroom. 2007. Temporal and spatial comparison of the relative abundance of macroalgae across the Mariana Archipelago between 2003 and 2005. *Phycologia*, 46: 187-197.
- Turón, X., G. Giribet, S. López & C. Palacín. 1995. Growth and population structure of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 122: 193-204.
- Tuya, F., A. Boyra, P. Sánchez-Jerez, C. Barbera & R. Haroun. 2004. Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 278: 157-169.
- Tuya, F., J. Cisneros, L. Ortega-Borges & R. Haroun. 2007. Bathymetric segregation of sea urchins on reefs on the Canarian Archipelago: role of flow-induced forces. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 73: 481-488.
- Tuya, F. & R. Haroun. 2006. Spatial patterns and response to wave exposure of shallow water algal assemblages across the Canarian Archipelago: a multi-scaled approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 311: 15-28.
- Vroom, P.S. & K.N. Page. 2006. Relative abundance of macroalgae (RAM) on Northwestern Hawaiian Island reefs. *Atoll Research Bulletin*, 543: 533-548.
- Yanes, A., 1990. *Morfología litoral de las islas Canarias occidentales*. Secretariado Publicaciones Universidad de La Laguna. La Laguna. 208 pp.
- Yanes, A., M.V. Marzol & C. Romero. 2006. Characterization of sea storms along the coast of Tenerife, the Canary Islands. *J. Coast. Res.*, 48: 124-128.

## SECCIÓN II

ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE COMUNIDADES DE  
MACROALGAS DEL SUBLITORAL ROCOSO SOMERO DE LAS  
ISLAS CANARIAS CON PRESENCIA DE POBLACIONES DEL  
ERIZO *DIADEMA* AFF. *ANTILLARUM*



## CAPÍTULO III

### LA INTERACCIÓN DE LAS COMUNIDADES DE MACROALGAS CON EL HERBÍVORO *DIADEMA* AFF. *ANTILLARUM*

#### INTRODUCCIÓN.

Los herbívoros intervienen de manera decisiva en la organización de la vegetación marina condicionando a través de su actividad ramoneadora la estructura y composición de las comunidades bentónicas (Sammarco et al., 1973; Lawrence, 1975; Carpenter, 1981; Littler et al., 1983; Sala et al., 1998). Por encima de cualquier otro grupo, los equinodermos (erizos) han sido considerados los principales herbívoros de los ecosistemas marinos (Sammarco et al., 1973; Lawrence, 1975; Carpenter, 1981; Harrold & Pearse, 1987; McClanahan & Safir, 1990). El éxito evolutivo alcanzado por los erizos radica en su movilidad, sus hábitos preferentemente nocturnos, sus defensas frente a los predadores, su alta tasa reproductiva y la posesión de un eficiente aparato masticador, la linterna de Aristóteles, que les permite alimentarse de gran variedad de recursos, tanto vegetales como animales (Mortensen, 1940; Atkinson et al., 1973; Ridder & Lawrence, 1982).

La actividad de estos herbívoros y sus preferencias alimenticias se ven claramente plasmadas en el control que pueden ejercer sobre la distribución y abundancia de las macroalgas erectas, que bajo determinadas condiciones pueden llegar a disminuir considerablemente su cobertura, permitiendo el predominio sobre la roca de las macroalgas costrosas (Lawrence, 1975; Vadas, 1977; Lawrence & Sammarco, 1982; Vadas & Elnor, 1992; Sala et al., 1998; Hereu, 2004). En ocasiones, los erizos pueden constituir poblaciones con una alta densidad de individuos, ocupando extensas superficies, y ocasionando dramáticos cambios en las comunidades de macroalgas. Estos cambios pueden permitir la aparición de fondos dominados por macroalgas costrosas e invertebrados sésiles, o fondos totalmente desnudos (Lawrence, 1975; Vadas & Elnor, 1992; Sala et al., 1998). Estos fondos dominados por macroalgas costrosas han sido ampliamente reconocidos en las costas de todos los océanos, incluyendo regiones templadas (Estes & Palmisiano, 1974; Mann, 1977; Scheibling & Stephenson, 1984; Miller, 1985; Duggins, 1989; McShane & Naylor, 1991; Vadas & Elnor, 1992; Andrew, 1993; Sala et al., 1998; Guidetti et al., 2005; Valentine & Johnson, 2005; Guidetti, 2006), subtropicales (Aguilera-Klink et al., 1994; Alves et al., 2001, 2003; Tuya et al., 2004a; Hernández, 2006; Hernández et al., 2007a, 2008; Clemente, 2008), y tropicales (Ogden et al., 1973; Sammarco, 1982; McClanahan, 2000).

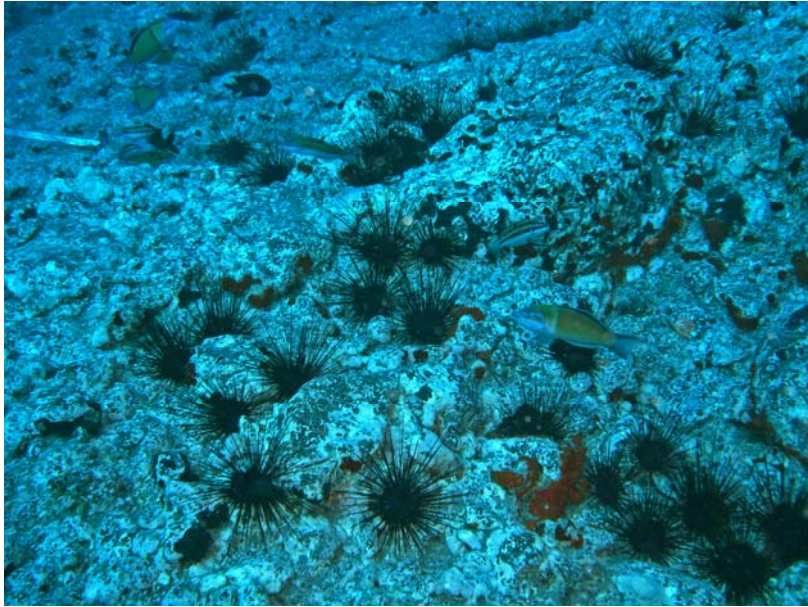
En la mayor parte de las Islas Canarias, como en Madeira e Islas Salvajes, el erizo *Diadema* aff. *antillarum* presenta poblaciones con elevadas densidades que han provocado una importante transformación de los fondos rocosos ocupados por macroalgas erectas (Aguilera-Klink et al., 1994; Alves et al., 2001, 2003; Tuya et al., 2004a; Hernández, 2006; Hernández et al., 2007a, 2008; Clemente, 2008). Este erizo

debido a su capacidad para controlar el desarrollo de las macroalgas ha sido considerado la especie clave en la estructuración de las comunidades bentónicas rocosas (Tuya et al., 2004a,b; Hernández et al., 2007a, 2008; Clemente 2008). Desde incluso bajas densidades, los erizos parecen producir una importante reducción en la cobertura de las macroalgas erectas, mientras que densidades altas pueden llegar a provocar la práctica desaparición de las mismas (Tuya et al., 2004a,b; Hernández et al., 2007a, 2008; Clemente, 2008). Estos cambios en la cobertura pueden ir acompañados también de una reducción en la riqueza de macroalgas (Hernández et al., 2007a, ver Capítulo II).

Los fondos dominados por macroalgas costrosas de las islas, como en otras regiones templadas y subtropicales, han sido interpretados como un estado degradado de los fondos rocosos (Foto 3.1) (Lawrence, 1975; Sala et al., 1998; Hernández et al., 2007a, 2008; Clemente, 2008). Se trata de fondos de escasa producción y poca funcionalidad, puesto que la pérdida de cobertura de macroalgas erectas afecta directamente al resto de comunidades: peces (Falcón et al., 1996; Tuya et al., 2004a; Clemente et al., 2009), macroinvertebrados (Tuya et al., 2006) y mesoinvertebrados (Martín-García et al., 2006). Es un ecosistema bentónico frecuente en los sustratos rocosos de las islas, que ha sido identificado desde pocos metros hasta más allá de los 50 metros de profundidad, ocupando en algunas islas más del 75% de la superficie rocosa y que es referido habitualmente con el término 'blanquizal' (Clemente, 2008; Hernández et al., 2008). Los fondos de macroalgas erectas representan el estado equilibrado y conservado de los fondos rocosos (Foto 3.2) (Sala et al., 1998; Hernández et al., 2007a, 2008; Clemente, 2008). En estos ecosistemas, las macroalgas erectas proveen de energía al resto de comunidades bentónicas a través de la fijación de carbono, y constituyen a su vez el hábitat para el desarrollo de otras especies desempeñando el papel de principales organismos estructurantes de las comunidades bentónicas litorales (ver Capítulo II).

Aunque *Diadema* aff. *antillarum* ha sido considerada como una especie clave en la estructuración de las comunidades bentónicas en rocas, hasta el presente la estructura y composición de las comunidades de macroalgas que pueden verse afectadas por el herbívoro no han sido estudiadas. Tampoco se conocen las variaciones que pueden sufrir dichas comunidades en función de diferentes densidades de herbívoros, ni cómo es esta variación en las distintas islas que exhiben comunidades con estructuras y composiciones diferentes. Por otra parte, hasta el momento se ha utilizado el término 'blanquizal' para referirse a fondos que soportan una elevada densidad de erizos permitiendo el crecimiento de algunas algas costrosas calcificadas que confieren el color blanquecino a estos fondos. Sin embargo, la estructura y composición de estas comunidades dominadas por vegetales no han sido hasta el momento establecidas.

En este capítulo, se examina la distribución de las macroalgas en diferentes islas del Archipiélago Canario en relación a las poblaciones del erizo *Diadema* aff. *antillarum*, y se caracterizan lo que pueden ser los dos tipos de fondos rocosos más extendidos en el sublitoral de las Islas Canarias: fondos de macroalgas erectas y fondos de macroalgas costrosas (blanquizales). Se analizan su composición y estructura, así como la variabilidad espacial a diferentes escalas.



**Foto 3.1.** Aspecto general de un fondo de macroalgas costosas.



**Foto 3.2.** Aspecto general de un fondo de macroalgas erectas.

## **MATERIAL Y MÉTODOS.**

### **Área de estudio.**

Las Islas Canarias están constituidas por siete islas principales, varios islotes y numerosos roques que en su conjunto suman 1.291 km de longitud de costa. Se localizan en el Noreste del Océano Atlántico entre 27° y 29° de latitud Norte y 14° y 18° de longitud Oeste. El archipiélago muestra un notable gradiente en las condiciones oceanográficas, presentando las islas orientales unas aguas más ricas en nutrientes y una temperatura de unos 2°C inferior a la de las islas occidentales debido a la

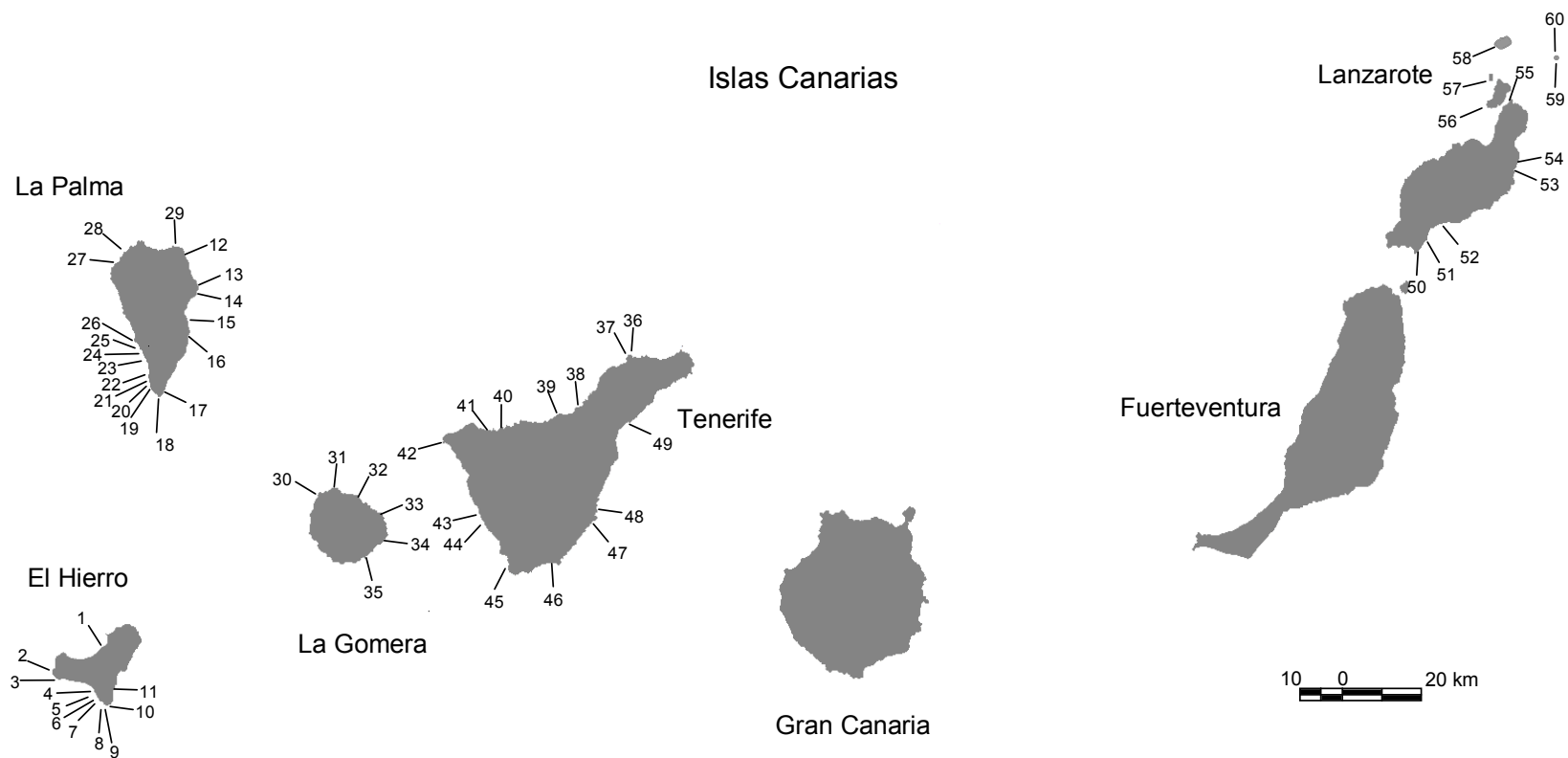
diferente influencia del afloramiento norteafricano. A escala insular, se producen estelas cálidas en el Sur y Suroeste de las islas al interaccionar las islas con la Corriente Fría de Canarias. La exposición al oleaje de las islas varía enormemente en función de la orientación de sus costas, siendo las orientadas al N y NO las más expuestas al oleaje (García-Braun & Molina, 1988; Barton et al., 1998; Fernández-Palacios & Martín-Esquivel, 2001; ver Capítulos I y II).

### **Muestreos.**

Los muestreos se realizaron en 60 localidades repartidas por cinco de las siete islas del Archipiélago Canario (11 en El Hierro, 18 en La Palma, 6 en La Gomera, 14 en Tenerife y 11 en Lanzarote). Las localidades estudiadas en el Archipiélago Chinijo han sido consideradas conjuntamente con las de Lanzarote (Fig. 3.1). El trabajo de campo consistió en varias campañas comprendidas entre mayo de 2004 y mayo de 2007 (El Hierro, octubre de 2005; La Palma, diciembre de 2004 y diciembre-mayo de 2007, La Gomera, agosto de 2006; Tenerife, mayo-noviembre de 2004 y mayo de 2007; Lanzarote, noviembre de 2005). Los muestreos se realizaron en fondos rocosos situados entre 5 y 20 m de profundidad, repartiendo los muestreos en tres niveles de profundidad, 5-10 m, 10-15 m y 15-20 m. En algunas localidades, debido a la aparición de fondos arenosos con la profundidad, únicamente fueron realizados los muestreos más someros. Se evitaron los fondos donde la arena sobre la roca alcanzaba un porcentaje de cobertura superior al 20%, ya que a partir de estos niveles de sedimentación, el efecto abrasivo de la arena en suspensión limita enormemente la distribución de las poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum* y, por lo tanto, en este tipo de fondos el papel que desempeña el erizo en la estructura de las comunidades es prácticamente nulo (ver Capítulo II).

Las densidades del erizo *Diadema* aff. *antillarum* se estimaron mediante recuentos visuales en transectos (tres transectos por nivel de profundidad) (Foto 3.3), siguiendo la metodología utilizada por diferentes autores en la evaluación de las poblaciones de equinodermos en diferentes regiones del globo, pero ajustándola a las peculiaridades de los fondos y comunidades canarias, más complejas y variadas en el espacio. Para ello, se realizaron transectos más cortos (10x2 m) y un mayor número de réplicas (Harmelin et al., 1980; Turón et al., 1995; Sala & Zabala, 1996; Brito et al., 2001; Hernández, 2006; Hernández et al., 2007a).

En cada uno de los transectos, se dispusieron dos cuadrículas de 25x25 cm (subdivididas en subcuadrículas de 5x5 cm) para estudiar las coberturas de macroalgas, estableciendo por tanto 6 cuadrículas por nivel de profundidad. La identificación de las especies fue realizada in situ, a excepción de algunas especies para las cuales se recolectó material para su posterior identificación en el laboratorio.



**Figura 3.1. Localidades de muestreo.** **El Hierro:** 1. Pta. Grande, 2. Baja de Anacón, 3. Laja de Orchilla, 4. Tacorón, 5. Las Lapillas, 6. Las Cañas, 7. Roque Chico, 8. Pta. de Los Frailes, 9. Cueva de los Frailes, 10. La Herradura, 11. Roque de los Joraditos; **La Palma:** 12. Pto. Espíndola, 13. Pto. Paja, 14. Pto. Trigo, 15. Los Cascajos, 16. La Bajita, 17. Las Cabras, 18. Pta. de Fuencaliente, 19. La Resbaladera, 20. Siete Islas, 21. Los Andenes, 22. Pta. Banco, 23. El Remo, 24. El Faro, 25. Pta. Bogullos, 26. La Bombilla, 27. Lomada Grande, 28. Roques de Sto. Domingo, 29. La Fajana; **La Gomera:** 30. Playa Santa Catalina, 31. Los Órganos, 32. Playa de San Marcos, 33. Pta. Majona, 34. Pta. de Los Canarias, 35. Playa de Suárez; **Tenerife:** 36. Punta Hidalgo I, 37. Punta Hidalgo II, 38. La Rapadura, 39. Martiánez, 40. La Consolación, 41. La Hondura, 42. Teno, 43. La Tixera, 44. El Balito, 45. El Palm-Mar, 46. La Tejita, 47. Abades, 48. El Porís, 49. Boca Cangrejo; **Lanzarote e islotes:** 50. Caleta Larga, 51. Pta. Gorda, 52. Risco Prieto, 53. Los Cocoteros, 54. Charco del Palo, 55. Pta. Fariones, 56. Montaña Amarilla, 57. Cuevas Coloradas, 58. La Mareta, 59. Roque del Este (Sur), 60. Roque del Este (Norte).





**Foto 3.3.** Recuentos visuales en transectos para estimar las densidades de *Diadema* aff. *antillarum*.

La cobertura fue estimada a partir del análisis de la fotografía de cada una de las cuadrículas, expresando los datos en porcentajes. La cobertura total de cada una de las cuadrículas fue calculada mediante la suma de las coberturas de las especies de la muestra. Las fotografías fueron obtenidas con una cámara digital SONY DSC-P100 de 5.1 megapixels, equipada con la carcasa MPK-PHB (ver Capítulo II).

Para cada una de las muestras se calculó la riqueza, expresándola como el número de especies por muestra, y la diversidad a partir del índice de Shannon-Weaver ( $H'$ ) (Shannon & Weaver, 1949):  $H' = - \sum (n_i / N) \log_2 (n_i / N)$ , donde  $N$  es la cobertura total de la muestra y  $n_i$  es la cobertura de cada una de las especies que componen la muestra.

Para facilitar algunos de los análisis de los datos e interpretación de los resultados, las especies fueron reunidas en grupos funcionales. Especies con similar morfotipo y fenología tienden a responder de forma similar al medio (respuesta en grupo) y pueden tener similares efectos sobre el resto de la comunidad (efecto grupo) (Dethier, 2001). Entre las distintas clasificaciones propuestas en la bibliografía (Littler & Littler, 1984; Airoldi, 2000; Williams & Polunin, 2001; Fowler-Walker & Connell, 2002; Guidetti, 2006) se optó por seguir los grupos funcionales de Steneck & Dethier (1994), ya que resultaban más adecuados y menos artificiales para las especies de macroalgas de las islas. En este trabajo fueron considerados siete grupos funcionales: microalgas (que agrupó a cianofitas y *Pseudotetraspora marina*), filamentosas (ceramiales, pequeñas feofíceas), foliosas corticadas (ej. *Lobophora variegata*, *Canistrocarpus cervicornis*, *Dictyota* spp., *Padina pavonica*), macrófitos corticados (ej. *Gelidiopsis intricata*, *Asparagopsis taxiformis*, *Laurencia* spp.), coralináceas articuladas (ej. *Jania adhaerens*, *Corallina elongata*, *Amphiroa* spp.), costrosas (ej. *Hydrolithon farinosum*, *Hydrolithon samoëense*, *Neogoniolithon orotavicum*, *Pseudolithoderma adriaticum*) y macrófitos correosos (ej. *Cystoseira* spp., *Sargassum* spp.) (ver Tabla 3.2).

## **Análisis.**

### **Relación entre las coberturas de macroalgas y las densidades de *Diadema aff. antillarum*.**

Las relaciones entre coberturas de macroalgas (cobertura total, cobertura de erectas, grupos funcionales, y siete especies más abundantes), riqueza y diversidad, y densidades de *Diadema aff. antillarum* fueron testadas mediante análisis de la regresión, empleando para ello modelos cúbicos, cuadráticos, logarítmicos y lineales. Para estos análisis se enfrentaron los datos de cada una de las muestras (cuadrículas) con su correspondiente transecto de erizos. A partir de los modelos de regresión se definieron las formaciones vegetales de los sustratos rocosos de las islas. Para la representación espacial de las muestras de estos hábitats se utilizó el análisis de coordenadas principales (PCO, Gower 1966), también conocido como MDS métrico, empleando el índice de similitud de Bray-Curtis y una matriz de datos especie-muestra original.

### **Variabilidad de las comunidades en relación con las densidades de *Diadema aff. antillarum*.**

Con objeto de analizar el efecto de *Diadema aff. antillarum* en la reducción de la variabilidad de las comunidades de macroalgas, se realizaron correlaciones de Spearman. Los datos utilizados en este análisis fueron las densidades medias del erizo y la similitud entre muestras (cuadrículas) para cada una de las localidades. La similitud entre cada una de las muestras fue calculada mediante el índice de similitud de Bray-Curtis.

### **Patrones en la distribución de las densidades de *Diadema aff. antillarum*.**

La variación de las densidades de *Diadema aff. antillarum* a lo largo del archipiélago fue analizada mediante ANOVAs de dos vías por permutaciones (Anderson, 2001; Anderson & Millar, 2004) a partir de las distancias euclídeas de una matriz original utilizando 4999 permutaciones (Anderson & Robinson, 2003; Anderson, 2004; Anderson & Millar, 2004). El modelo fue el siguiente: ISLA como factor fijo con cinco niveles, y LOCALIDAD como factor aleatorio con 60 niveles y anidado en ISLA. Comparaciones a posteriori dos a dos fueron empleadas para examinar los niveles del factor ISLA y LOCALIDAD (Anderson, 2004).

### **Patrones en la distribución de las coberturas de las macroalgas erectas.**

La variación del total de las coberturas de macroalgas erectas fue utilizada para estudiar la distribución de las formaciones vegetales de los fondos rocosos (fondos de macroalgas erectas y fondos de macroalgas costrosas) a lo largo del Archipiélago Canario. Los análisis fueron realizados a partir de un modelo de ANOVAs de dos vías por permutaciones (Anderson, 2001; Anderson & Millar, 2004), basados en distancias euclídeas y empleando 4999 permutaciones (Anderson & Robinson, 2003; Anderson,

2004; Anderson & Millar, 2004). En este modelo, ISLA fue considerado factor fijo con cinco niveles, mientras que LOCALIDAD fue tratada como factor aleatorio anidado en ISLA y con 60 niveles. Comparaciones a posteriori dos a dos fueron empleadas para examinar los niveles del factor ISLA y LOCALIDAD (Anderson, 2004).

### **Variación en la estructura y composición de los fondos de macroalgas erectas y de los fondos de macroalgas costrosas.**

La variación de la estructura y composición de las comunidades de macroalgas erectas y de macroalgas costrosas a lo largo del archipiélago fue analizada mediante técnicas multivariantes y univariantes. Para cada uno de los hábitats, fue estudiada mediante análisis multivariante de la varianza por permutaciones (PERMANOVA), y se basaron en el cálculo del índice de similaridad de Bray-Curtis a partir de las matrices de datos originales, empleando para ello 4999 permutaciones (Anderson, 2001). El diseño del análisis fue de dos vías, donde ISLA fue tratado como factor fijo y LOCALIDAD como factor aleatorio anidado en ISLA. El hábitat 'fondos de macroalgas erectas' contó con 5 niveles para el factor ISLA (El Hierro, La Palma, La Gomera, Tenerife, Lanzarote) y 28 niveles para el factor LOCALIDAD. Para el hábitat 'fondos de macroalgas costrosas' el número de niveles para el factor ISLA fue 4 (La Palma, La Gomera, Tenerife, Lanzarote) y para el factor LOCALIDAD fue 38. Cuando los factores resultaron significativos, se realizaron comparaciones a posteriori dos a dos mediante permutaciones (Anderson, 2004). Por otro lado, las similitudes entre las muestras de cada uno de los hábitats fueron detectadas utilizando análisis de coordenadas principales (PCO, Gower 1966), empleando el índice de similaridad de Bray-Curtis calculado a partir de una matriz de datos original TAXÓN-MUESTRA. En los PCOs se representaron únicamente los taxones con un porcentaje de cobertura superior al 1%.

Las diferencias en la cobertura total y la cobertura de los principales taxones (>1%) entre los hábitats fondos de macroalgas erectas y fondos de macroalgas costrosas fueron analizadas con ANOVAs de dos vías por permutaciones (Anderson, 2001; Anderson & Millar, 2004), basados en las distancias euclídeas de matrices de datos originales (Anderson, 2004; Anderson & Millar, 2004), usando 4999 permutaciones (Anderson & ter Braak, 2003). El modelo empleado fue el mismo que para los análisis multivariantes, ISLA fue tratado como factor fijo y LOCALIDAD como factor aleatorio anidado en ISLA. Para los factores que resultaron significativos se realizaron comparaciones a posteriori dos a dos (Anderson, 2004). Cuando el número de permutaciones de este análisis resultó bajo como para considerarlo aceptable, los p-valores se corrigieron mediante el uso de p-valores asintóticos de Monte Carlo, de forma que el nuevo p-valor fue calculado utilizando una muestra aleatoria de Monte Carlo (n=4999) de la distribución asintótica de las permutaciones (Anderson & Robinson, 2003).

Para el cálculo de los descriptivos, los modelos de regresión y correlaciones de los diferentes análisis se empleó el programa SPSS 15.0, mientras que los análisis multivariantes y univariantes se realizaron con PRIMER-E® v.6 + PERMANOVA+ (www.primer-e.com; Clarke & Gorley, 2006).

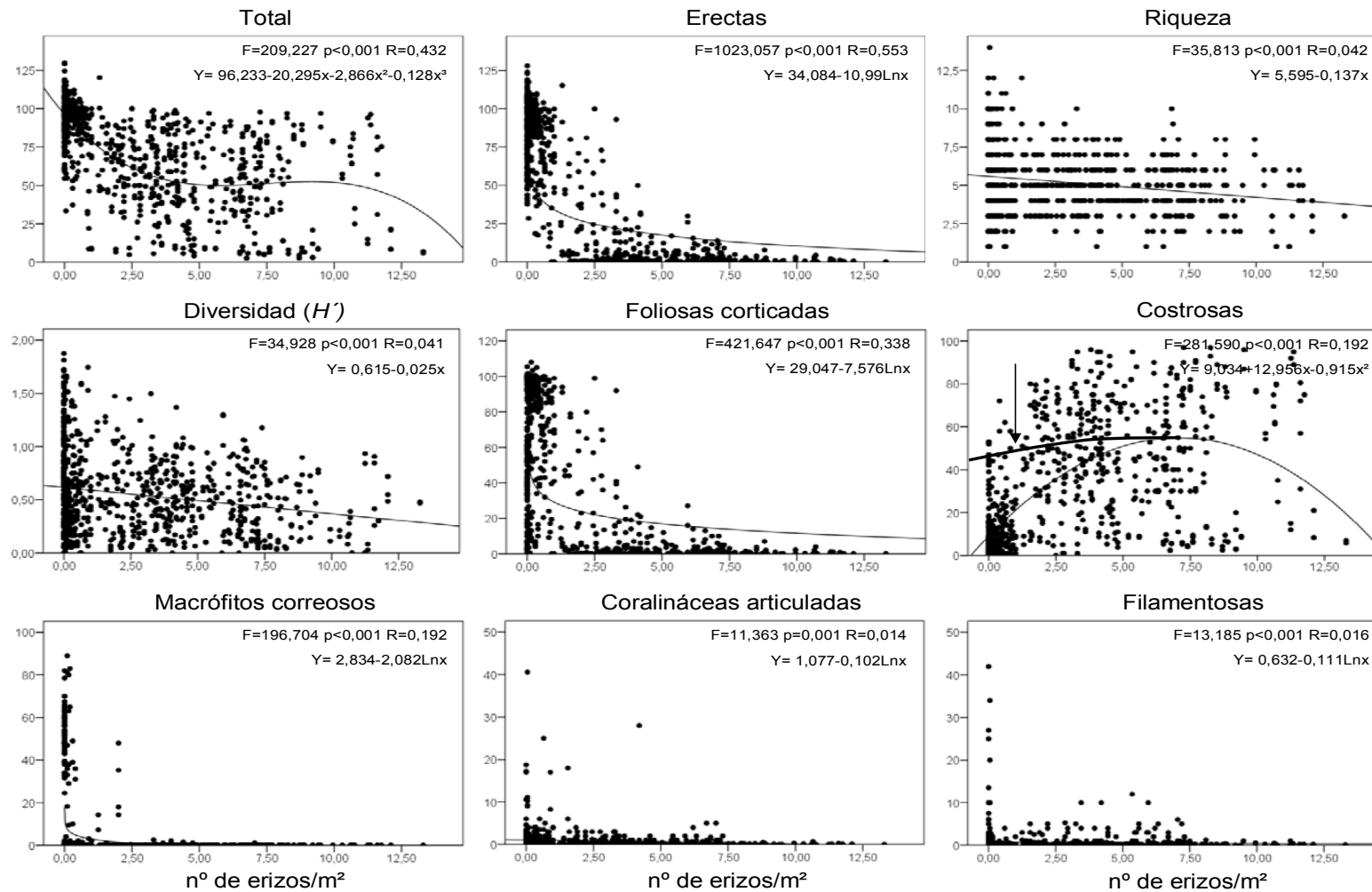
## RESULTADOS.

### Relación entre las coberturas de las comunidades de macroalgas y las densidades de *Diadema aff. antillarum*.

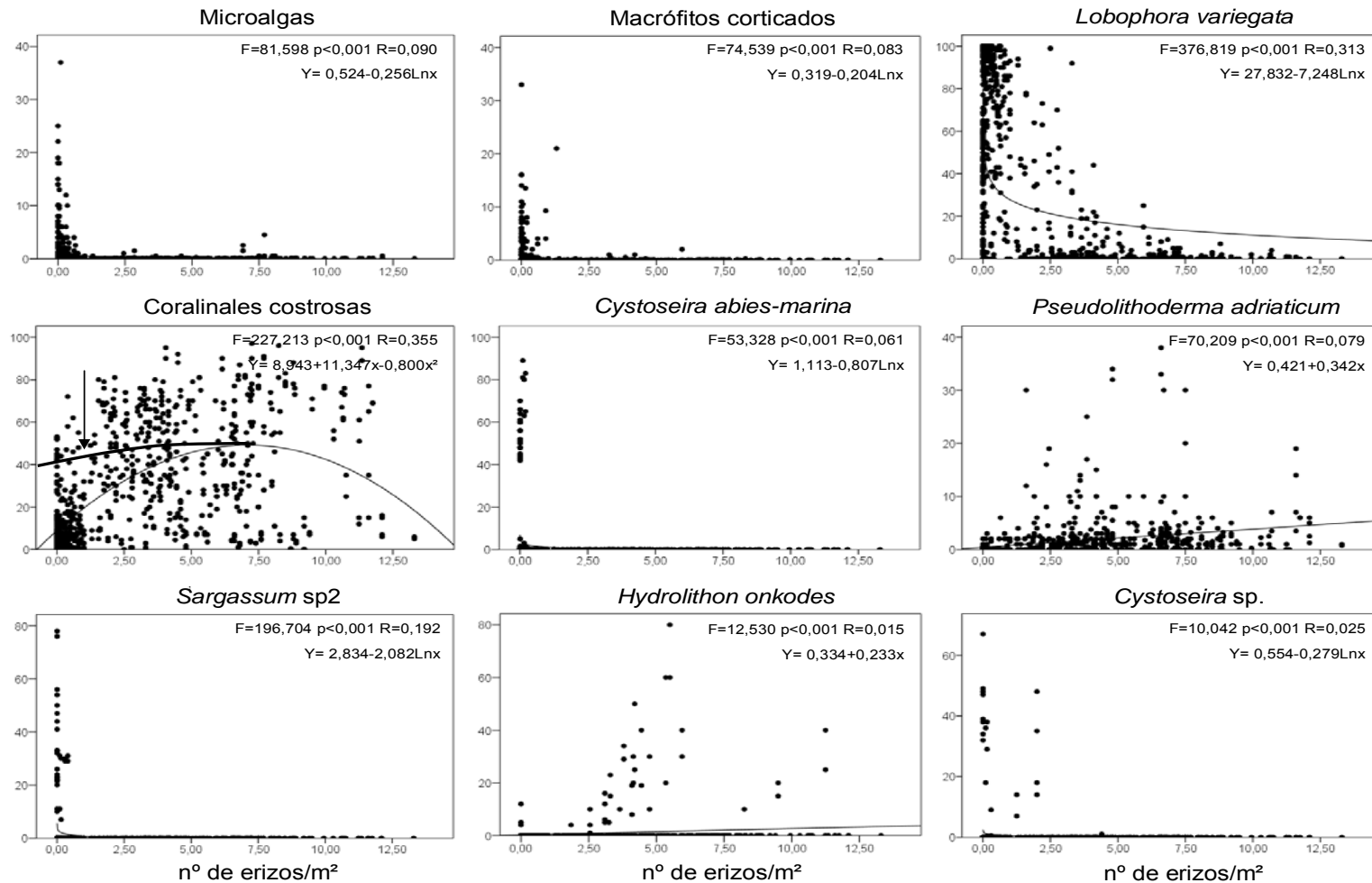
Los análisis mediante modelos de regresión de la relación entre las coberturas, riqueza y diversidad de macroalgas y las densidades de *Diadema aff. antillarum* muestran una relación altamente significativa (Fig. 3.2.a,b). Para la mayoría de los casos esta relación es negativa, ya que a medida que se incrementan las densidades del erizo disminuyen los valores de cobertura, riqueza y diversidad de macroalgas, simplificándose la estructura y composición de las comunidades. La cobertura total de macroalgas y las densidades de *Diadema* varían mediante un modelo de regresión cúbico. Cuando las densidades se incrementan desde 0 a 2,5 erizos/m<sup>2</sup> se observa un marcado descenso de la cobertura total de macroalgas hasta unos valores próximos al 60%. Para densidades intermedias de 2,5-10 erizos/m<sup>2</sup>, la cobertura total permanece relativamente constante, descendiendo nuevamente cuando las densidades son superiores a 10 erizos/m<sup>2</sup> (Fig. 3.2.a). La cobertura de las macroalgas erectas (suma de todas las especies no costrosas) presenta una relación logarítmica, en la que se reconoce un punto de inflexión cuando las coberturas son del 20-30% y las densidades de *Diadema* de 2-2,5 erizos/m<sup>2</sup>. Riqueza y diversidad reflejan un modelo lineal (Fig. 3.2.a).

Por grupos funcionales, foliosas corticadas muestran una variación logarítmica con las densidades de *Diadema*. Por debajo de 2,5 erizos/m<sup>2</sup>, su cobertura es, por lo general, superior al 20%. Para costrosas el modelo es cuadrático, debido al método de muestreo que subestima las coberturas de este grupo al no considerar las que están recubiertas por especies erectas. Para bajas densidades del erizo estimamos que la curva debería aproximarse a la trazada en negrita e indicada con una flecha en la Fig. 3.2.a. Para altas densidades, a partir de 7,5-8 erizos/m<sup>2</sup>, se observa un descenso en la cobertura de las mismas. Macrófitos correosos, coralináceas articuladas, filamentosas, microalgas y macrófitos corticados, presentan también una relación logarítmica con las densidades de *Diadema* (Fig. 3.2.a,b). Macrófitos correosos desaparecen a partir de densidades de 2 erizos/m<sup>2</sup>. Coralináceas articuladas y filamentosas persisten hasta densidades de 7,5 erizos/m<sup>2</sup>, mientras microalgas y macrófitos corticados están ausentes a partir de densidades de 2-2,5 individuos (Fig. 3.2.a,b).

Los siete taxones más abundantes (con un porcentaje de cobertura superior al 1%) muestran diferentes relaciones con las densidades de *Diadema*. *Lobophora variegata*, *Cystoseira abies-marina*, *Sargassum* sp.2 y *Cystoseira* sp. presentan una relación logarítmica. *Lobophora variegata* mantiene coberturas elevadas hasta una densidad de 2-2,5 erizos/m<sup>2</sup>, *Cystoseira abies-marina* y *Sargassum* sp.2. sólo aparecen cuando las densidades son inferiores a 0,5 erizos/m<sup>2</sup>, mientras que *Cystoseria* sp. está presente hasta densidades cercanas a 2,5 erizos/m<sup>2</sup> (Fig. 3.2.b). Coralinales costrosas tiene un modelo cuadrático, presentando igual que el grupo funcional costrosas, una subestimación a bajas densidades del erizo. Finalmente, *Hydrolithon onkodes* y *Pseudolithoderma adriaticum*, se ajustan a un modelo lineal, donde las coberturas se incrementan ligeramente con las densidades del erizo (Fig. 3.2.b).



**Figura 3.2.a.** Relaciones existentes y ecuaciones de ajuste entre densidades de *Diadema aff. antillarum* (nº de erizos/m<sup>2</sup>) y la cobertura total, la cobertura de especies erectas, riqueza de macroalgas, diversidad de macroalgas y cobertura de los grupos funcionales (foliosas corticadas, costrosas, macrófitos correosos, coralináceas articuladas y filamentosas).



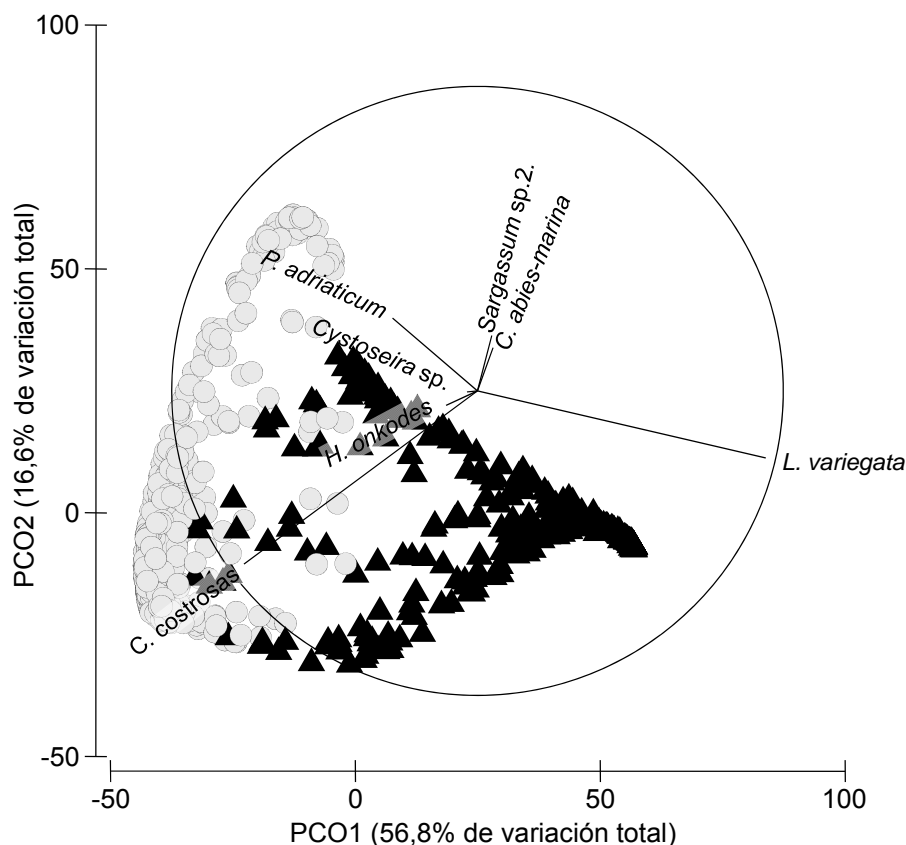
**Figura 3.2.b.** Relaciones existentes y ecuaciones de ajuste entre densidades de *Diadema aff. antillarum* (nº de erizos/m²) y la cobertura de los grupos funcionales (microalgas y macrófitos corticados) y de los taxones más abundantes (*Lobophora variegata*, Coralinales costrosas, *Cystoseira abies-marina*, *Pseudolithoderma adriaticum*, *Sargassum sp.2*, *Hydrolithon onkodes* y *Cystoseira sp.*).

Tomando como referencia los modelos de regresión obtenidos, y en especial el de las coberturas de macroalgas erectas, de foliosas corticadas y de *Lobophora variegata*, podemos determinar un marcado punto de inflexión en la relación entre las coberturas de las macroalgas y las densidades de *Diadema*, que se establece a 2-2,5 erizos/m<sup>2</sup>. En este punto, las coberturas de estas macroalgas caen bruscamente a valores inferiores al 20-30%, lo que puede ser utilizado para definir el límite entre estos dos grandes hábitats rocosos someros de Canarias: fondos de macroalgas erectas y fondos de macroalgas costrosas (blanquizales).

El análisis de ordenación PCO (Fig. 3.3) de las coberturas de macroalgas registradas en la totalidad de muestreos pone de manifiesto que las especies que determinan en mayor medida la variación entre ambos ambientes son coralinales costrosas y *Pseudolithoderma adriaticum* (blanquizales), y *Lobophora variegata* (fondos de macroalgas erectas).

Los valores medios de los descriptores de ambos hábitats se muestran en la Tabla 3.1. Las densidades de *Diadema* son cerca de 15 veces superiores en los blanquizales que en los fondos de macroalgas erectas. La cobertura total, la cobertura de macroalgas erectas y la cobertura de casi todos los grupos funcionales (excepto macroalgas costrosas) son siempre superiores en los fondos de macroalgas erectas. El número medio de especies y la diversidad también es superior en este tipo de fondos.

En los fondos de macroalgas erectas se reconocieron 55 especies, mientras que en los blanquizales sólo fueron 35 (Tabla 3.2). En los fondos de macroalgas erectas, la especie dominante es *Lobophora variegata* con 65,73±33,52% de cobertura, seguida por coralinales costrosas (10,33±14,23%), *Cystoseira abies-marina* (3,44±14,22%), *Sargassum* sp.2 (2,54±10,04%), *Cystoseira* sp. (1,53±7,68%) y *Canistrocarpus cervicornis* (1,08±2,96%). Por el contrario, en los blanquizales el taxón predominante es coralinales costrosas con una cobertura de 43,92±25,62%, seguido de *Pseudolithoderma adriaticum* (2,65±5,05%), *Hydrolithon onkodes* (1,95±8,30%) y *Lobophora variegata* (1,57±4,08%). El resto de las especies presentan escasas coberturas no superando el 1% (Tabla 3.2).



**Figura 3.3.** Gráfico de ordenación de los muestreos realizados en blanquizar (●) y fondos de macroalgas erectas (▲), en cinco islas del Archipiélago Canario, que incluye los dos primeros ejes del análisis de coordenadas principales (PCO) (73,4% de la variabilidad original de los datos), en base a la similaridad de Bray-Curtis calculada sobre datos de cobertura del total de las especies. Los vectores representan los siete taxones de macroalgas más abundantes (cobertura media >1%: coralinales costrosas, *Cystoseira abies-marina*, *Cystoseira* sp., *Hydrolithon onkodes*, *Lobophora variegata*, *Pseudolithoderma adriaticum* y *Sargassum* sp.2).

|                                    | Fondos de macroalgas erectas | Blanquizar  |
|------------------------------------|------------------------------|-------------|
| Número erizos/m <sup>2</sup>       | 0,38±0,66                    | 5,41±2,61   |
| Cobertura total macroalgas         | 91,96±15,58                  | 51,26±26,81 |
| Cobertura erectas                  | 81,34±23,32                  | 3,08±5,77   |
| Riqueza macroalgas                 | 5,58±2,52                    | 4,81±1,58   |
| Diversidad macroalgas              | 0,62±0,44                    | 0,45±0,29   |
| Cobertura foliosas corticadas      | 68,29±31,86                  | 1,95±4,67   |
| Cobertura costrosas                | 10,61±14,41                  | 48,90±25,82 |
| Cobertura macrófitos correosos     | 8,77±19,94                   | 0,02±0,16   |
| Cobertura microalgas               | 1,38±3,05                    | 0,05±0,27   |
| Cobertura coralináceas articuladas | 1,12±3,33                    | 0,44±2,01   |
| Cobertura macrófitos corticados    | 0,92±3,05                    | 0,01±0,12   |
| Cobertura filamentosas             | 0,84±3,63                    | 0,57±1,37   |

**Tabla 3.1.** Descriptores de los hábitats fondos de macroalgas erectas y blanquizar. Valores medios (±SD) de densidad de *Diadema* aff. *antillarum*, riqueza (nº de especies), diversidad y coberturas de macroalgas (total, especies erectas y grupos funcionales).



| Taxones                                  | Islas Canarias |                    | El Hierro          |             | La Palma           |             | La Gomera          |             | Tenerife           |              | Lanzarote          |     |
|--|----------------|--------------------|--------------------|-------------|--------------------|-------------|--------------------|-------------|--------------------|--------------|--------------------|-----|
|  | Blanquikal     | Macroalgas erectas | Macroalgas erectas | Blanquikal  | Macroalgas erectas | Blanquikal  | Macroalgas erectas | Blanquikal  | Macroalgas erectas | Blanquikal   | Macroalgas erectas |     |
| <b>Cyanophyta</b>                        |                |                    |                    |             |                    |             |                    |             |                    |              |                    |     |
| Cianofitas no ident. (mic)               | 0,05±0,27      | 0,96±2,35          | 1,87±3,05          | 0,025±0,08  | 0,10±0,31          | 0,05±0,19   | 0,10±0,17          | ---         | ---                | 0,11±0,44    | 0,66±2,60          |     |
| <b>Rhodophyta</b>                        |                |                    |                    |             |                    |             |                    |             |                    |              |                    |     |
| <i>Amphiroa</i> spp. (cart)              | 0,02±0,19      | 0,05±0,24          | ---                | 0,001±0,01  | 0,10±0,37          | 0,14±0,49   | 0,18±0,26          | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Asparagopsis taxiformis</i> (mcort)   | ---            | 0,73±2,86          | 0,27±1,75          | ---         | 0,41±2,43          | ---         | 3,35±4,06          | ---         | 1,33±4,61          | ---          | ---                | --- |
| <i>A. taxiformis</i> (esporófito) (fil)  | 0,009±0,10     | 0,002±0,02         | ---                | 0,01±0,16   | 0,82±3,39          | ---         | ---                | 0,01±0,11   | ---                | 0,007±0,03   | 0,05±0,09          | --- |
| Coralinales costrosas no ident.          | 43,92±25,63    | 10,33±14,23        | 8,24±14,43         | 54,56±21,27 | 11,56±14,12        | 60,63±17,81 | 7,70±5,94          | 45,76±24,51 | 4,50±2,87          | 24,55±20,20  | 27,66±12,72        | --- |
| <i>Corallina elongata</i> (cart)         | 0,0002±0,004   | 0,25±2,21          | ---                | ---         | 0,04±0,49          | ---         | 3,27±7,54          | ---         | ---                | 0,0007±0,008 | ---                | --- |
| <i>Cottoniella filamentosa</i> (fil)     | ---            | 0,18±1,52          | 0,37±2,20          | ---         | 0,01±0,10          | ---         | ---                | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Dasya baillouviana</i> (fil)          | ---            | 0,02±0,35          | 0,01±0,21          | ---         | 0,06±0,52          | ---         | ---                | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| Filamentosas no ident. (fil)             | 0,41±0,19      | 0,19±0,75          | 0,15±0,80          | 0,52±1,26   | 0,29±0,83          | 0,13±0,21   | 0,02±0,05          | 1,13±2,35   | ---                | 0,05±0,06    | 0,18±0,25          | --- |
| <i>Gelidiopsis intricata</i> (mcort)     | 0,01±0,08      | 0,006±0,03         | 0,001±0,01         | 0,005±0,02  | 0,01±0,05          | ---         | ---                | 0,04±0,20   | ---                | 0,01±0,03    | ---                | --- |
| <i>Gelidium pusillum</i> (mcort)         | 0,0002±0,004   | ---                | ---                | ---         | ---                | 0,001±0,01  | ---                | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Hydroclathrus onkodes</i> (cost)      | 1,95±8,30      | 0,05±0,67          | ---                | 1,50±5,94   | 0,03±0,40          | 0,13±0,72   | 0,53±2,28          | 8,20±16,88  | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Hypnea spinella</i> (mcort)           | ---            | 0,0002±0,004       | 0,0005±0,007       | ---         | ---                | ---         | ---                | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Jania adhaerens</i> (cart)            | 0,42±2,00      | 0,77±1,99          | 0,18±0,74          | 0,80±3,24   | 1,41±2,79          | 0,09±0,16   | 2,06±2,30          | 0,58±1,04   | 0,10±0,28          | 0,08±0,13    | 0,15±0,16          | --- |
| <i>Jania pumila</i> (cart)               | ---            | 0,03±0,27          | 0,06±0,40          | ---         | 0,0006±0,008       | ---         | 0,02±0,04          | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Laurencia majuscula</i> (mcort)       | ---            | 0,01±0,16          | ---                | ---         | 0,03±0,27          | ---         | ---                | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Laurencia</i> spp. (mcort)            | 0,001±0,013    | 0,0002±0,004       | 0,0005±0,007       | 0,001±0,02  | ---                | 0,001±0,01  | ---                | ---         | ---                | 0,0007±0,008 | ---                | --- |
| <i>Liagora tetrasporifera</i> (mcort)    | 0,002±0,04     | 0,001±0,02         | 0,002±0,03         | ---         | ---                | ---         | ---                | 0,01±0,11   | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Lithothamnion corallioides</i> (cost) | 0,001±0,02     | ---                | ---                | ---         | ---                | ---         | ---                | ---         | ---                | 0,005±0,04   | ---                | --- |
| <i>Lophocladia trichocladus</i> (fil)    | ---            | 0,40±3,26          | 0,09±0,79          | ---         | 0,006±0,08         | ---         | 4,85±11,85         | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Mesophyllum canariense</i> (cost)     | ---            | 0,002±0,04         | 0,005±0,07         | ---         | ---                | ---         | ---                | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Peyssonnelia</i> spp. (cost)          | 0,32±1,88      | 0,08±0,88          | ---                | 0,90±3,08   | ---                | ---         | 1,09±3,12          | 0,01±0,11   | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Plocanium cartilagineum</i> (mcort)   | ---            | 0,0002±0,004       | ---                | ---         | ---                | ---         | 0,003±0,01         | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Titanoderma polycephalum</i> (cost)   | 0,04±0,46      | ---                | ---                | ---         | ---                | 0,06±0,51   | ---                | 0,22±1,01   | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Wrangelia argus</i> (fil)             | 0,01±0,24      | 0,0006±0,01        | ---                | 0,002±0,01  | 0,001±0,02         | 0,10±0,65   | ---                | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Wrangelia penicillata</i> (fil)       | ---            | 0,01±0,15          | 0,02±0,22          | ---         | 0,006±0,08         | ---         | ---                | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <b>Phaeophyceae</b>                      |                |                    |                    |             |                    |             |                    |             |                    |              |                    |     |
| <i>Canistrocarpus cervicornis</i> (fcor) | 0,23±1,30      | 1,08±2,96          | 0,44±1,17          | 0,33±1,56   | 1,70±4,06          | 0,55±2,32   | 3,30±4,17          | 0,22±0,48   | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Colpomenia sinuosa</i> (mcort)        | 0,002±0,02     | 0,13±0,98          | ---                | 0,005±0,04  | 0,35±1,59          | ---         | 0,01±0,05          | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Cystoseira abies-marina</i> (mcorr)   | ---            | 3,44±14,22         | 0,04±0,20          | ---         | 5,34±18,47         | ---         | ---                | ---         | 48,75±16,22        | ---          | 0,03±0,11          | --- |
| <i>Cystoseira compressa</i> (mcorr)      | 0,007±0,07     | 0,41±2,52          | 0,009±0,05         | 0,006±0,05  | ---                | ---         | ---                | 0,02±0,16   | 3,33±10,35         | ---          | ---                | --- |
| <i>Cystoseira</i> sp. (mcorr)            | 0,003±0,05     | 1,53±7,68          | ---                | ---         | ---                | ---         | ---                | ---         | ---                | 0,01±0,09    | 29,54±18,01        | --- |
| <i>Dictyopteris polypodioides</i> (fcor) | ---            | 0,006±0,07         | ---                | ---         | 0,01±0,11          | ---         | ---                | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Dictyota ciliolata</i> (fcor)         | ---            | 0,001±0,03         | ---                | ---         | 0,005±0,06         | ---         | ---                | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Dictyota crenulata</i> (fcor)         | ---            | 0,01±0,19          | 0,02±0,18          | ---         | 0,02±0,24          | ---         | ---                | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Dictyota dichotoma</i> (fcor)         | ---            | 0,23±1,24          | 0,005±0,05         | ---         | 0,44±1,76          | ---         | 0,22±0,62          | ---         | 1,75±3,07          | ---          | ---                | --- |
| <i>Dictyota fasciola</i> (fcor)          | 0,0005±0,01    | 0,0006±0,01        | ---                | ---         | ---                | 0,004±0,03  | 0,008±0,04         | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Dictyota linearis</i> (fcor)          | 0,004±0,07     | ---                | ---                | 0,01±0,12   | ---                | ---         | ---                | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Dictyota paffii</i> (fcor)            | 0,10±0,55      | 0,20±0,82          | 0,10±0,46          | 0,15±0,70   | 0,33±1,18          | ---         | 0,05±0,15          | 0,31±0,83   | ---                | 0,002±0,01   | 0,46±0,91          | --- |
| <i>Dictyota pulchella</i> (fcor)         | ---            | 0,009±0,19         | ---                | ---         | 0,02±0,32          | ---         | ---                | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Dictyota</i> sp. (fcor)               | 0,02±0,19      | 0,26±1,42          | 0,009±0,081        | 0,06±0,33   | 0,71±2,28          | 0,008±0,02  | ---                | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |
| <i>Hydroclathrus clathratus</i> (mcort)  | ---            | 0,002±0,04         | 0,005±0,07         | ---         | ---                | ---         | ---                | ---         | ---                | ---          | ---                | --- |

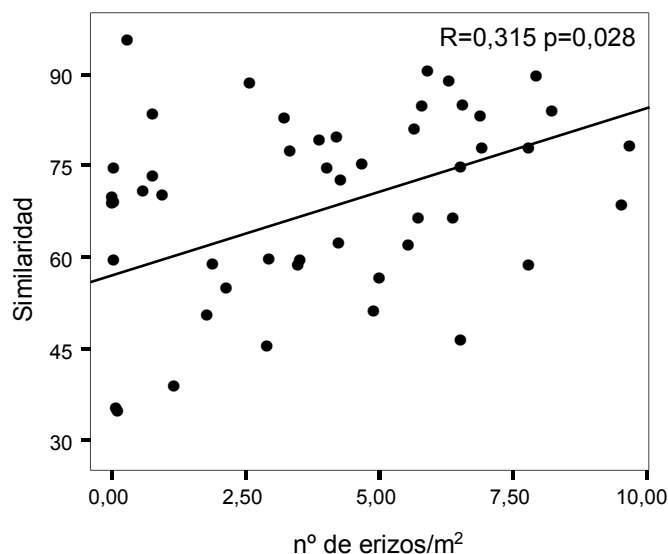
**Tabla 3.2.** Cobertura (M±SD) de los taxones reconocidos. Se indica el grupo funcional de cada taxón: microalgas (mic); filamentosas (fil); foliosas corticadas (fcor); macrófitos corticados (mcort); coralináceas articuladas (cart); costrosas (cost); macrófitos correosos (mcorr). Un listado de todas las especies identificadas en este estudio, ordenadas sistemáticamente y con sus autorías, ha sido incluido en el Anexo I.

| Taxones                                    | Islas Canarias |                    | El Hierro          | La Palma     |                    | La Gomera   |                    | Tenerife   |                    | Lanzarote    |                    |
|--|----------------|--------------------|--------------------|--------------|--------------------|-------------|--------------------|------------|--------------------|--------------|--------------------|
|  | Blanquikal     | Macroalgas erectas | Macroalgas erectas | Blanquikal   | Macroalgas erectas | Blanquikal  | Macroalgas erectas | Blanquikal | Macroalgas erectas | Blanquikal   | Macroalgas erectas |
| <i>Halopteris scoparia</i> (mcort)         | ---            | 0,001±0,02         | ---                | ---          | 0,003±0,04         | ---         | ---                | ---        | ---                | ---          | ---                |
| <i>Lobophora variegata</i> (fcor)          | 1,57±4,08      | 65,73±33,52        | 86,95±19,93        | 3,07±5,61    | 50,04±33,56        | 0,17±0,81   | 55,06±18,08        | 2,77±4,59  | 34,83±19,07        | 0,21±0,54    | 16,66±20,16        |
| <i>Nemacystus hispanicus</i> (mcort)       | ---            | 0,0002±0,004       | ---                | ---          | ---                | ---         | 0,003±0,01         | ---        | ---                | ---          | ---                |
| <i>Padina pavonica</i> (fcor)              | 0,007±0,07     | 0,06±0,47          | 0,0005±0,007       | ---          | 0,18±0,77          | ---         | 0,01±0,09          | 0,02±0,16  | ---                | ---          | ---                |
| <i>Pseudolithoderma adriaticum</i> (cost)  | 2,65±5,05      | 0,14±0,80          | ---                | 3,29±6,83    | 0,18±1,06          | 2,75±3,67   | ---                | 2,61±6,10  | ---                | 1,99±1,36    | 1,50±1,60          |
| <i>Sargassum desfontainesii</i> (mcorr)    | ---            | 0,02±0,50          | ---                | ---          | 0,01±0,16          | ---         | ---                | 0,83±2,88  | ---                | ---          | ---                |
| <i>Sargassum</i> sp1. (mcorr)              | 0,01±0,10      | 0,81±3,38          | 0,11±0,34          | 0,001±0,02   | 1,96±5,29          | ---         | ---                | 0,05±0,23  | 0,83±2,88          | 0,008±0,06   | 0,14±0,25          |
| <i>Sargassum</i> sp2. (mcorr)              | ---            | 2,54±10,04         | 0,001±0,01         | ---          | 6,81±15,61         | ---         | ---                | ---        | 0,83±2,88          | ---          | ---                |
| <i>Sphacelaria cirrosa</i> (fil)           | ---            | 0,01±0,14          | ---                | ---          | ---                | ---         | ---                | ---        | ---                | ---          | 0,25±0,60          |
| <i>Styopodium zonale</i> (fcor)            | 0,004±0,06     | 0,60±3,06          | 0,31±1,69          | ---          | 0,32±2,08          | ---         | 1,55±2,78          | 0,02±0,16  | 7,16±12,74         | ---          | 0,13±0,26          |
| <i>Taonia atomaria</i> (fcor)              | ---            | 0,05±0,61          | ---                | ---          | 0,08±0,60          | ---         | ---                | ---        | 0,83±2,88          | ---          | ---                |
| <b>Chlorophyta</b>                         |                |                    |                    |              |                    |             |                    |            |                    |              |                    |
| <i>Caulerpa racemosa</i> (mcort)           | ---            | 0,001±0,02         | 0,002±0,03         | ---          | ---                | ---         | ---                | ---        | ---                | ---          | ---                |
| <i>Caulerpa webbiana</i> (mcort)           | 0,0002±0,004   | ---                | ---                | ---          | ---                | ---         | ---                | ---        | ---                | 0,0007±0,008 | ---                |
| <i>Chaetomorpha</i> spp. (fil)             | 0,002±0,04     | ---                | ---                | ---          | ---                | ---         | ---                | 0,01±0,11  | ---                | ---          | ---                |
| <i>Cladophora liebetruthii</i> (fil)       | ---            | 0,004±0,05         | 0,004±0,04         | ---          | 0,006±0,08         | ---         | ---                | ---        | ---                | ---          | ---                |
| <i>Ernodesmis verticillata</i> (fil)       | 0,009±0,15     | 0,0002±0,004       | 0,0005±0,007       | ---          | ---                | ---         | ---                | 0,05±0,37  | ---                | ---          | ---                |
| <i>Microdiction calodyction</i> (fcort)    | 0,0002±0,004   | 0,005±0,10         | 0,001±0,01         | 0,0006±0,008 | 0,01±0,16          | ---         | ---                | ---        | ---                | ---          | ---                |
| <i>Pseudochlorodesmis furcellata</i> (fil) | 0,12±0,35      | 0,02±0,15          | 0,02±0,08          | 0,08±0,13    | 0,02±0,22          | 0,03±0,04   | 0,006±0,02         | 0,38±0,79  | ---                | 0,07±0,04    | 0,16 ±0,22         |
| <i>Pseudotetraspora marina</i> (mic)       | ---            | 0,41±2,39          | 0,87±3,42          | ---          | ---                | ---         | ---                | ---        | ---                | ---          | ---                |
| <b>Total</b>                               | 51,98±26,88    | 91,96±15,58        | 100,24±9,72        | 65,38±18,78  | 83,98±14,38        | 64,82±14,83 | 83,59±12,11        | 62,02±027  | 105,10±11,54       | 27,14±20,10  | 77,62±19,86        |

**Tabla 3.2.** (Continuación). Cobertura (M±SD) de los taxones reconocidos. Se indica el grupo funcional de cada taxón: microalgas (mic); filamentosas (fil); foliosas corticadas (fcor); macrófitos corticados (mcort); coralináceas articuladas (cart); costrosas (cost); macrófitos correosos (mcorr).

**Variabilidad de las comunidades en relación con las densidades de *Diadema aff. antillarum*.**

La densidad de *Diadema aff. antillarum* muestra una relación positiva y significativa ( $R=0,315$ ,  $p=0,028$ ) con la similitud de las comunidades (Fig. 3.4). A bajas densidades del erizo las comunidades presentan una menor similitud reflejando con ello una mayor variabilidad en su estructura y composición. A medida que las densidades del erizo van incrementándose la similitud entre muestras es cada vez mayor, y por tanto, la variabilidad de las comunidades se reduce.



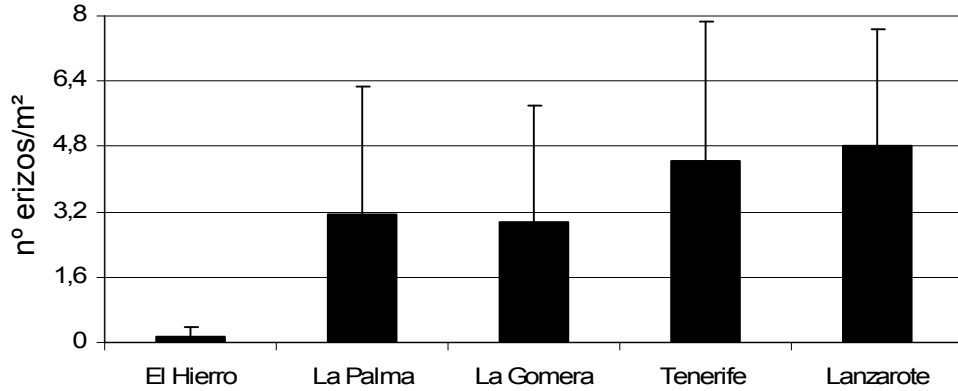
**Figura 3.4.** Relación existente entre densidades de *Diadema aff. antillarum* (nº de erizos/m<sup>2</sup>) y similitud entre muestras para cada una de las localidades, calculada mediante el índice de similitud de Bray-Curtis.

**Patrones en la distribución de las densidades de *Diadema aff. antillarum*.**

Las densidades de *Diadema aff. antillarum* muestran diferencias altamente significativas, tanto para el factor ISLA como para LOCALIDAD (Tabla 3.3). Por islas, los valores más bajos se registran en El Hierro con  $0,16 \pm 0,23$  erizos/m<sup>2</sup>, valores intermedios en La Gomera ( $2,96 \pm 2,84$  erizos/m<sup>2</sup>) y La Palma ( $3,12 \pm 3,17$  erizos/m<sup>2</sup>), y los más elevados en Tenerife ( $4,44 \pm 3,41$  erizos/m<sup>2</sup>) y Lanzarote ( $4,81 \pm 2,85$  erizos/m<sup>2</sup>) (Fig. 3.2). Las comparaciones a posteriori dos a dos muestran que El Hierro es la única isla que difiere del resto.

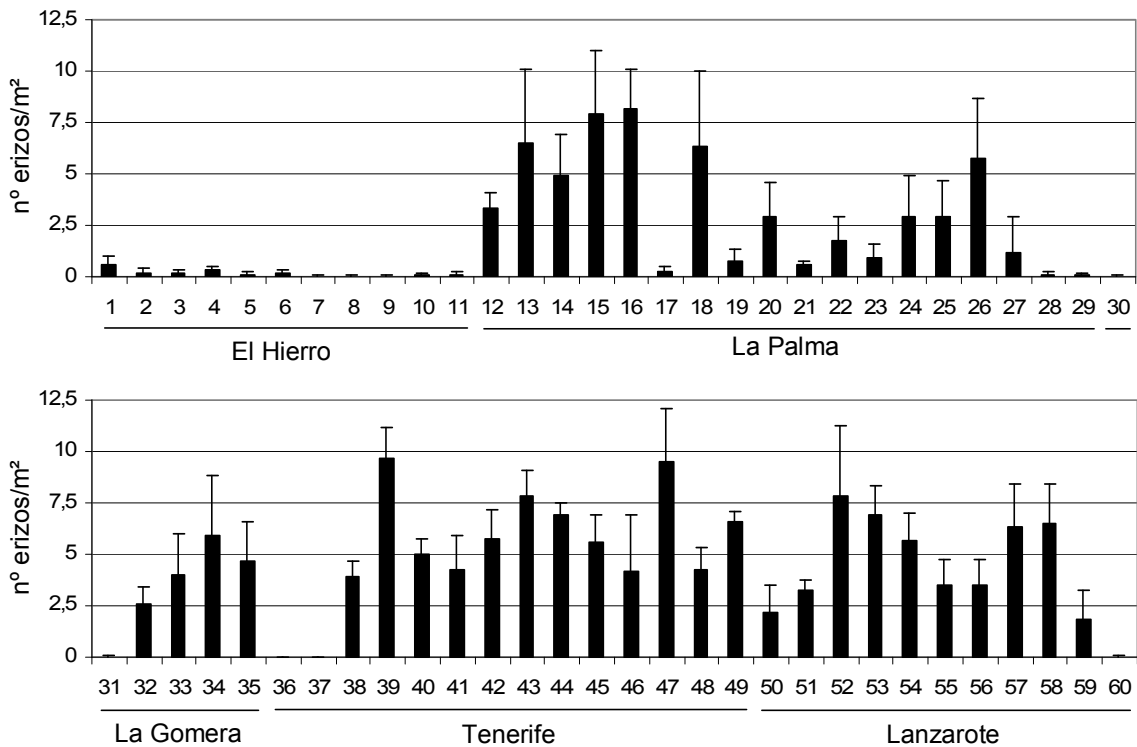
| <i>Diadema aff. antillarum</i> |     |        |          |         |
|--------------------------------|-----|--------|----------|---------|
| Fuente de variación            | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                           | 4   | 278,95 | 7,589    | < 0,001 |
| LOC (ISLA)                     | 55  | 39,334 | 15,89    | < 0,001 |
| Residual                       | 360 | 2,48   |          |         |
| Total                          | 419 |        |          |         |

**Tabla 3.3.** Resultados de las ANOVAs por permutaciones de las densidades de *Diadema aff. antillarum* en las localidades seleccionadas en este estudio.



**Fig. 3.5.** Densidad media ( $\pm$ SD) de *Diadema aff. antillarum* en las localidades seleccionadas en este estudio en las diferentes islas.

Por localidades, los análisis a posteriori encuentran diferencias en cada una de las islas. El Hierro presenta las densidades más similares variando entre un mínimo de  $0,03\pm 0,04$  y un máximo de  $0,61\pm 0,41$  erizos/m<sup>2</sup> (Fig. 3.6). En La Palma, las densidades presentan mayor diferencia oscilando entre  $0,07\pm 0,08$  y  $7,92\pm 3,03$  erizos/m<sup>2</sup>. En esta isla se puede observar un patrón en la distribución con las menores densidades en localidades situadas en el Norte y algunas al Sur de la isla (Figs. 3.1 y 3.6). En La Gomera, Tenerife y Lanzarote se observan elevadas densidades en todas las localidades muestreadas, con la excepción de las orientadas al Norte. En La Gomera los valores mínimos son de  $0,03\pm 0,02$  erizos/m<sup>2</sup> y los máximos de  $5,90\pm 2,94$ , en Tenerife varían entre  $0,00\pm 0,00$  y  $9,66\pm 1,50$  erizos/m<sup>2</sup>, mientras que en Lanzarote oscilan entre  $0,04\pm 0,06$  y  $6,92\pm 1,42$  erizos/m<sup>2</sup> (Figs. 3.1 y 3.6).



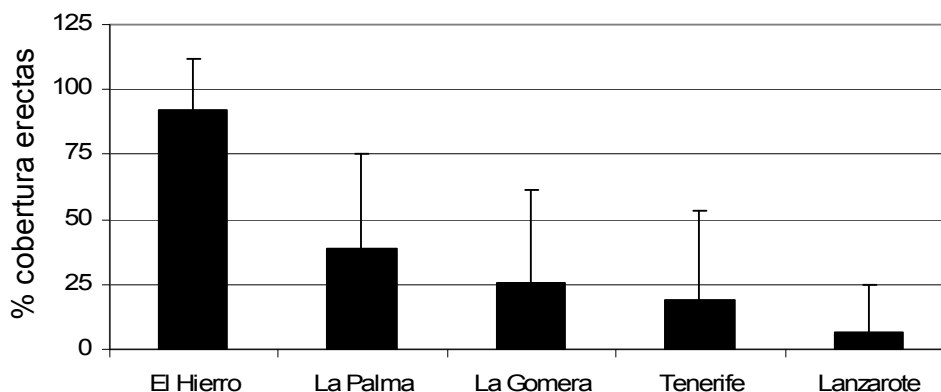
**Figura 3.6.** Densidad media ( $\pm$ SD) de *Diadema aff. antillarum* (nº erizos/m<sup>2</sup>) en las localidades estudiadas en cada una de las islas según aparecen numeradas en la Fig. 3.1.

**Patrones en la distribución de las coberturas de las macroalgas erectas.**

Las coberturas de las macroalgas erectas varían significativamente tanto para el factor ISLA como para el factor LOCALIDAD (Tabla 3.4). Entre islas, las mayores coberturas corresponden a El Hierro con el  $91,99 \pm 19,60\%$ . Tras estos valores siguen los de La Palma ( $38,65 \pm 36,58\%$ ), La Gomera ( $25,63 \pm 35,97\%$ ) y Tenerife ( $18,83 \pm 34,42\%$ ), mientras que las coberturas más bajas corresponden a Lanzarote, con  $6,79 \pm 1,39\%$  (Fig. 3.7). Los test a posteriori para el factor ISLA muestran la existencia de diferencias entre las coberturas de El Hierro y el resto de las islas, y entre La Palma y Lanzarote; mientras que entre el resto de comparaciones no se encuentran diferencias significativas.

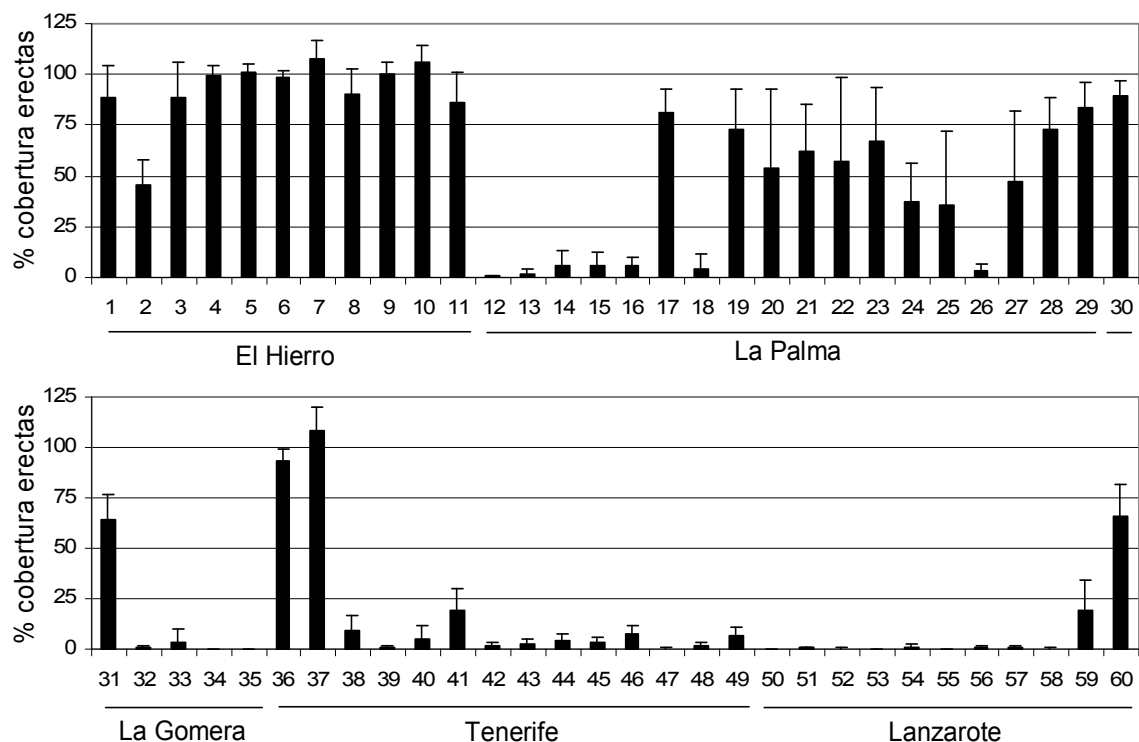
| Cobertura macroalgas erectas |     |        |          |         |
|------------------------------|-----|--------|----------|---------|
| Fuente de variación          | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                         | 4   | 0,0001 | 17,667   | < 0,001 |
| LOC (ISLA)                   | 55  | 10494  | 47,112   | < 0,001 |
| Residual                     | 768 | 222,75 |          |         |
| Total                        | 827 |        |          |         |

**Tabla 3.4.** Resultados de las ANOVAs por permutaciones de la cobertura de macroalgas erectas en las localidades seleccionadas en este estudio.



**Figura 3.7.** Cobertura media ( $\pm$ SD) de macroalgas erectas de las localidades seleccionadas en este estudio en las diferentes islas.

Por localidades, las comparaciones a posteriori encuentran diferencias en todas las islas. El Hierro presenta los valores más similares entre localidades, oscilando las coberturas entre un mínimo de  $45,72 \pm 11,94\%$  y un máximo de  $107,55 \pm 9,07\%$ . En La Palma, los valores más bajos son de  $0,45 \pm 0,48\%$  y los más altos de  $83,83 \pm 12,14\%$ . La Gomera muestra coberturas entre  $0,15 \pm 0,06\%$  y  $89,20 \pm 7,86\%$ , Tenerife entre  $0,33 \pm 0,81\%$  y  $108,18 \pm 12,01\%$ , y Lanzarote entre  $0,13 \pm 0,09\%$  y  $66,08 \pm 15,57\%$  (Fig. 3.8).



**Figura 3.8.** Cobertura media ( $\pm$ SD) de macroalgas erectas en las localidades estudiadas en cada una de las islas según aparecen numeradas en la Fig. 3.1.

### Variación en la estructura y composición de los fondos de macroalgas erectas y de los fondos de macroalgas costrosas (blanquizales).

La estructura y composición de los fondos de macroalgas erectas muestra diferencias altamente significativas para los factores ISLA y LOCALIDAD (Tabla 3.5). Las comparaciones dos a dos para el factor ISLA, encuentran diferencias significativas entre todos los pares de comparaciones excepto para el par La Palma – La Gomera. Entre localidades también se registran diferencias significativas en la mayoría de los pares de comparaciones.

En el análisis de ordenación PCO para los fondos de macroalgas erectas (Fig. 3.9), se observa gran diferencia entre islas. Dentro de cada una de las islas, La Palma es la que presenta una mayor variabilidad en la composición de sus comunidades. Por taxones, *Lobophora variegata* es la que presenta una mayor relación con las muestras de El Hierro y La Gomera, *Cystoseira abies-marina* con las de Tenerife, y *Cystoseira* sp. y coralinales costrosas con las de Lanzarote.

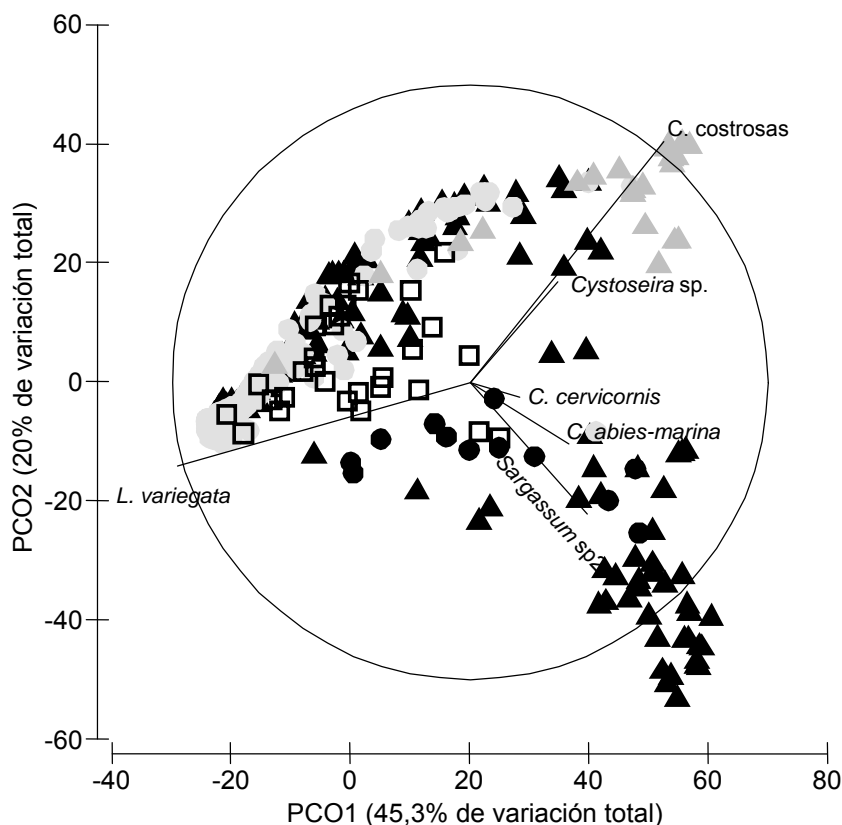
Para los fondos de macroalgas costrosas (blanquizales) también se encuentran diferencias altamente significativas para los factores ISLA y LOCALIDAD (Tabla 3.5). Sin embargo, los test a posteriori para el factor ISLA demuestran que estas diferencias son debidas únicamente al comparar Lanzarote con el resto de islas. Sin embargo, las comparaciones dos a dos entre localidades muestran diferencias significativas entre la mayoría de los casos.

El PCO para los blanquizales (Fig. 3.10) corrobora los análisis a posteriori. Los muestreos correspondientes a La Palma, La Gomera y Tenerife evidencian una gran similitud entre sí, mientras que los de Lanzarote resultan ser claramente diferentes. Tal

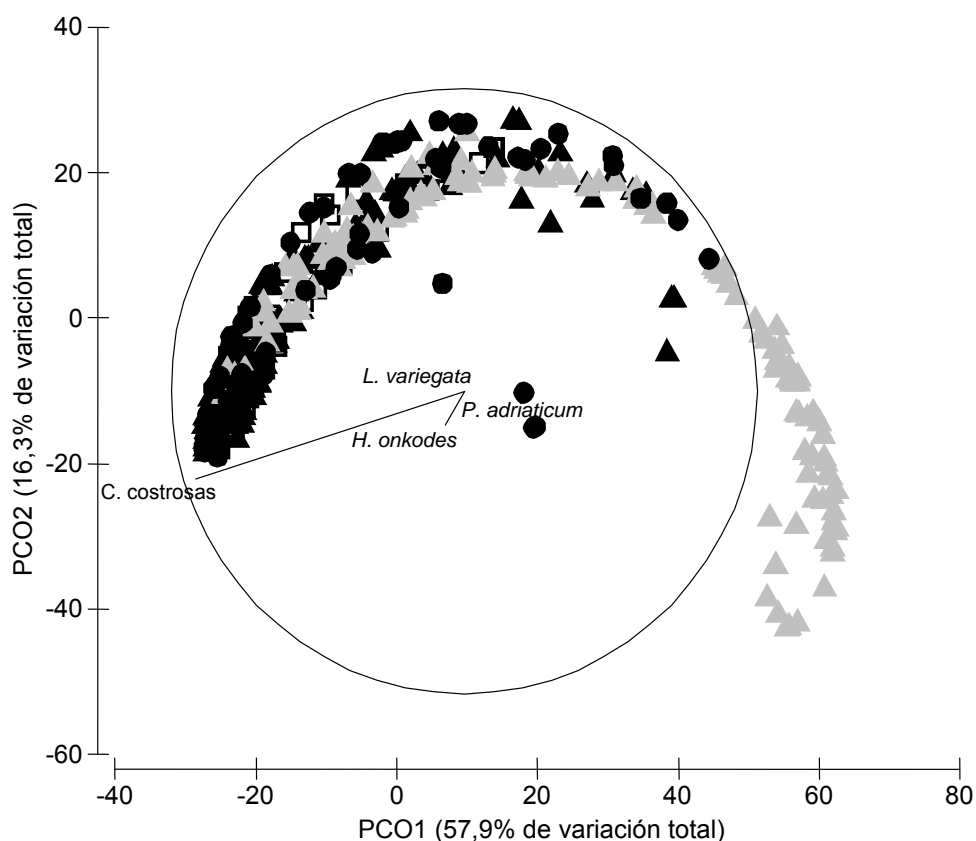
como muestra este gráfico, las diferencias en las coberturas de coralinales costrosas son las que determinan en mayor medida este patrón.

| <b>Macroalgas erectas</b> |     |        |          |         |
|---------------------------|-----|--------|----------|---------|
| Fuente de variación       | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                      | 4   | 43796  | 5,376    | < 0,001 |
| LOC (ISLA)                | 23  | 10404  | 20,303   | < 0,001 |
| Residual                  | 377 | 512,42 | 1,069    |         |
| Total                     | 404 |        |          |         |
| <b>Blanquizal</b>         |     |        |          |         |
| Fuente de variación       | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                      | 3   | 34822  | 5,442    | < 0,001 |
| LOC (ISLA)                | 34  | 6815,3 | 12,632   | < 0,001 |
| Residual                  | 385 | 539,51 |          |         |
| Total                     | 422 |        |          |         |

**Tabla 3.5.** Resultados de los PERMANOVAs comparando la estructura y composición de los fondos de macroalgas erectas y de los blanquizales en las localidades seleccionadas en este estudio en las diferentes islas.



**Figura 3.9.** Gráfico de ordenación de los muestreos realizados en los fondos de macroalgas erectas, que incluye los dos primeros ejes del análisis de coordenadas principales (PCO) (65,3% de la variabilidad original de los datos), en base a la similitud de Bray-Curtis calculada sobre datos de cobertura del total de las especies. Los vectores representan los seis taxones de macroalgas más abundantes (cobertura media >1%: *Canistrocarpus cervicornis*, coralinales costrosas, *Cystoseira abies-marina*, *Cystoseira sp.*, *Lobophora variegata* y *Sargassum sp.*2), en las localidades de las diferentes islas estudiadas: El Hierro (●), La Palma (▲), La Gomera (□), Tenerife (●), Lanzarote (▲).



**Figura 3.10.** Gráfico de ordenación de los muestreos realizados en los blanquiales, que incluye los dos primeros ejes del análisis de coordenadas principales (PCO) (74,2% de la variabilidad original de los datos), en base a la similaridad de Bray-Curtis calculada sobre datos de cobertura del total de las especies. Los vectores representan los cuatro taxones de macroalgas más abundantes (cobertura media >1%: coralinales costrosas, *Hydrolithon onkodes*, *Lobophora variegata* y *Pseudolithoderma adriaticum*), en las localidades de las diferentes islas estudiadas: La Palma (▲), La Gomera (□), Tenerife (●), Lanzarote (▲).

En los fondos de macroalgas erectas, la cobertura total muestra diferencias significativas tanto para el factor ISLA como para LOCALIDAD (Tabla 3.6). Para las islas, los porcentajes de cobertura varían entre  $105,10 \pm 11,54\%$  en Tenerife y  $77,62 \pm 19,86\%$  en Lanzarote (Tabla 3.2). Los test a posteriori para este factor encuentran diferencias en los pares El Hierro – La Palma, El Hierro – La Gomera, El Hierro – Lanzarote y La Palma – Tenerife. Hay diferencias significativas entre las localidades de La Gomera, Tenerife y Lanzarote, y entre la mayoría de las de El Hierro, sin embargo en La Palma las diferencias son menores (Fig. 3.11).

El análisis de las coberturas para los taxones más abundantes (Tabla 3.6), refleja diferencias significativas para ambos factores (ISLA y LOCALIDAD) en *Lobophora variegata*, *Cystoseira abies-marina* y *Cystoseira* sp., mientras que coralinales costrosas, *Sargassum* sp.2 y *Canistrocarpus cervicornis* sólo muestran diferencias para LOCALIDAD.

La cobertura de *Lobophora variegata* oscila entre  $86,95 \pm 19,93\%$  en El Hierro y  $16,66 \pm 20,16\%$  en Lanzarote (Tabla 3.2). Las comparaciones a posteriori para este factor encuentran diferencias entre El Hierro y el resto de las islas, y entre La Gomera y Lanzarote. Por localidades, hay diferencias entre los pares de comparaciones en Tenerife y Lanzarote, y en la mayoría de los de El Hierro y La Palma (Fig. 3.11). En La Gomera no existen diferencias entre localidades.



En corallinales costrosas, las mayores coberturas se registran en Lanzarote (27,66±12,72%) y las menores en Tenerife (4,50±2,87%). Por localidades, existen diferencias entre las de La Gomera y en gran parte de las de El Hierro y La Palma, sin embargo entre las de Tenerife y Lanzarote no se registran diferencias (Tabla 3.2, Fig. 3.11).

*Cystoseira abies-marina* presenta máxima cobertura en Tenerife (48,75±16,22%) y mínima en La Gomera donde la especie no fue registrada. Las comparaciones dos a dos evidencian diferencias entre Tenerife y el resto de las islas. Entre localidades, las comparaciones únicamente muestran diferencias entre algunas localidades de El Hierro y La Palma (Tabla 3.2, Fig. 3.11).

*Sargassum* sp.2 sólo se reconoce en El Hierro, La Palma y Tenerife, correspondiendo las mayores coberturas a La Palma (6,81±15,61%). Los test a posteriori encuentran diferencias significativas entre algunos pares de localidades en El Hierro y La Palma (Tabla 3.2, Fig. 3.11).

*Cystoseira* sp. se limita a Lanzarote, con una cobertura media de 29,54±18,01%. En esta isla las comparaciones a posteriori encuentran diferencias entre las localidades estudiadas (Tabla 3.2, Fig. 3.11).

*Canistrocarpus cervicornis* está presente en El Hierro, La Palma y La Gomera. En esta última isla están las mayores coberturas (3,30±4,17%). Los test a posteriori detectan solamente diferencias para el par La Palma – El Hierro. Por islas se observan diferencias entre las localidades de La Gomera y en la mayoría de las de El Hierro y La Palma (Tabla 3.2, Fig. 3.11).

La cobertura total en los blanquiales evidencia diferencias significativas tanto para el factor ISLA como LOCALIDAD (Tabla 3.7). Por islas, el porcentaje de cobertura oscila entre un máximo de 65,38±18,78% para La Palma y un mínimo de 27,14±20,10% para Lanzarote (Tabla 3.2). Las comparaciones dos a dos para este factor encuentran únicamente diferencias en la comparación de Lanzarote con el resto de islas. La cobertura total en cada una de las localidades (Fig. 3.12), muestra una importante variación. Los test a posteriori para este factor dan diferencias significativas en la mayoría de las comparaciones.

El estudio de las coberturas de los principales taxones presentes en los blanquiales (Tabla 3.7), indica diferencias significativas en los factores ISLA y LOCALIDAD en corallinales costrosas y *Lobophora variegata*, mientras que en *Hydrolithon onkodes* y *Pseudolithoderma adriaticum* sólo hay diferencias para LOCALIDAD.

La cobertura de corallinales costrosas varía entre 60,63±17,81% en La Gomera y 24,55±20,20% en Lanzarote (Tabla 3.2). De nuevo en los análisis a posteriori se encuentran diferencias entre Lanzarote y el resto de las islas. Por localidades, también se reconoce gran variación, confirmada por los análisis a posteriori que dan diferencias en gran parte de las comparaciones (Fig. 3.12).

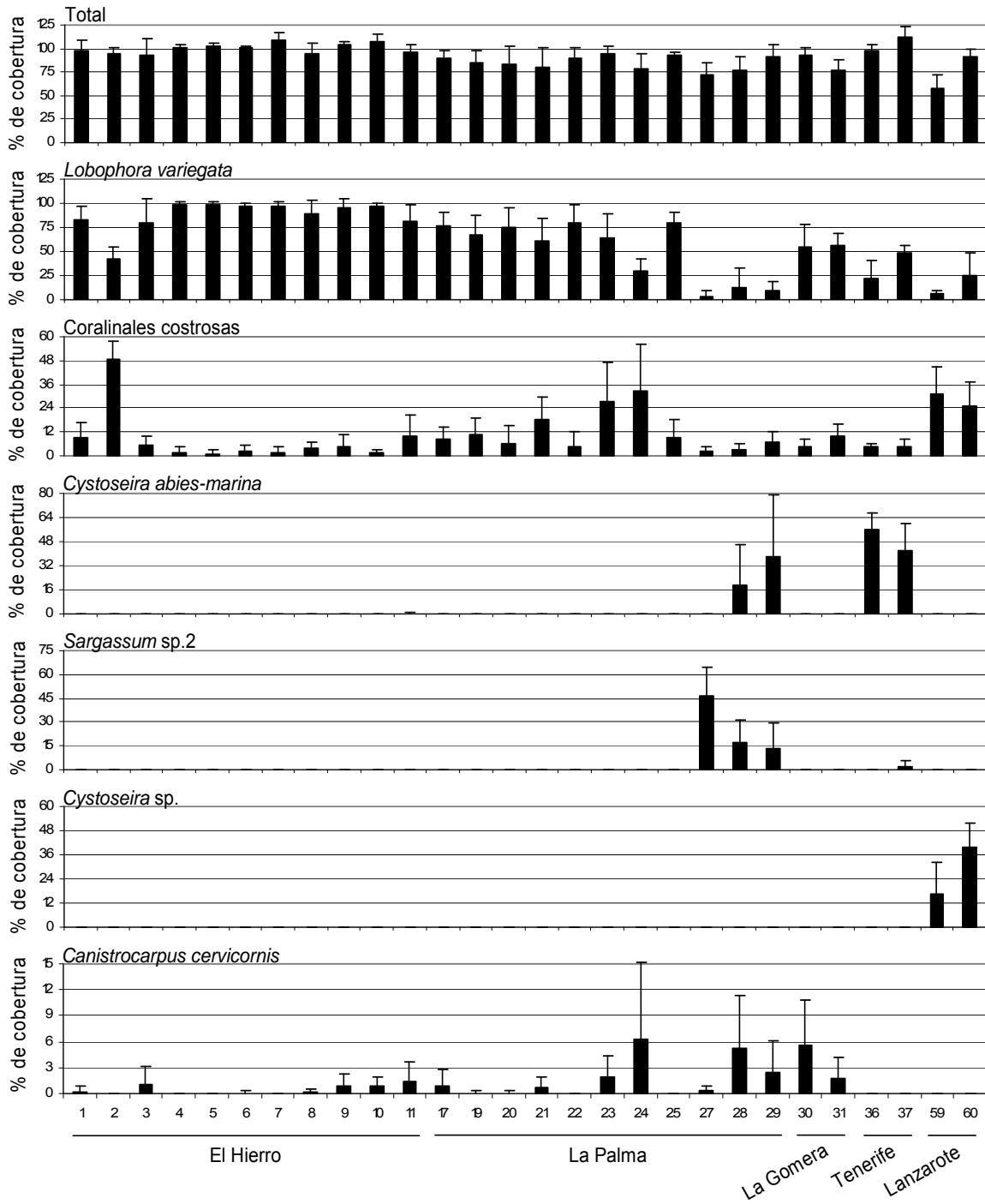
*Hydrolithon onkodes* no se registró en Lanzarote ni en El Hierro. En el resto de las islas su cobertura varía entre 8,20±16,88% en Tenerife y 0,13±0,72% en La Gomera. Dentro de cada una de las islas, la presencia de esta especie se limita únicamente a unas pocas localidades. Los test a posteriori encuentran diferencias entre algunas de las localidades en las que se registra la especie (Tabla 3.2, Fig. 3.12).

Las mayores coberturas de *Lobophora variegata* se encuentran en La Palma (3,07±5,61%) y las menores (0,17±0,81%) en La Gomera. Los test a posteriori reflejan diferencias en los pares La Palma – Lanzarote y Tenerife – Lanzarote. Se encuentran diferencias significativas entre muchas de las localidades, excepto para las de La Gomera (Tabla 3.2, Fig. 3.12).

Por último, *Pseudolithoderma adriaticum* presenta coberturas muy similares en todas las islas, variando entre 3,29±6,83% en La Palma y 1,99±1,36% en Lanzarote. Por localidades si se registra una mayor variación, tal como muestran los test a posteriori que dan diferencias significativas en la mayoría de las comparaciones (Tabla 3.2, Fig. 3.12).

| <b>Total</b>                             |     |        |          |         |
|--|-----|--------|----------|---------|
| Fuente de variación                      | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                                     | 4   | 7205   | 10,181   | < 0,001 |
| LOC (ISLA)                               | 23  | 880,39 | 7,107    | < 0,001 |
| Residual                                 | 377 | 123,86 |          |         |
| Total                                    | 404 |        |          |         |
| <b><i>Lobophora variegata</i></b>        |     |        |          |         |
| Fuente de variación                      | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                                     | 4   | 45965  | 7,741    | < 0,001 |
| LOC (ISLA)                               | 23  | 7622,6 | 31,912   | < 0,001 |
| Residual                                 | 377 | 238,86 |          |         |
| Total                                    | 404 |        |          |         |
| <b>Coralinales costrosas</b>             |     |        |          |         |
| Fuente de variación                      | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                                     | 4   | 2096,5 | 1,3178   | 0,2792  |
| LOC (ISLA)                               | 23  | 2040,2 | 28,507   | < 0,001 |
| Residual                                 | 377 | 71,569 |          |         |
| Total                                    | 404 |        |          |         |
| <b><i>Cystoseira abies-marina</i></b>    |     |        |          |         |
| Fuente de variación                      | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                                     | 4   | 6957   | 9,867    | < 0,001 |
| LOC (ISLA)                               | 23  | 887,48 | 10,038   | < 0,001 |
| Residual                                 | 377 | 88,413 |          |         |
| Total                                    | 404 |        |          |         |
| <b><i>Sargassum sp. 2</i></b>            |     |        |          |         |
| Fuente de variación                      | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                                     | 4   | 527,55 | 1,444    | 0,219   |
| LOC (ISLA)                               | 23  | 381,99 | 15,525   | < 0,001 |
| Residual                                 | 377 | 24,598 |          |         |
| Total                                    | 404 |        |          |         |
| <b><i>Cystoseira sp.</i></b>             |     |        |          |         |
| Fuente de variación                      | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                                     | 4   | 3783,6 | 39,067   | < 0,001 |
| LOC (ISLA)                               | 23  | 122,61 | 12,582   | < 0,001 |
| Residual                                 | 377 | 9,745  |          |         |
| Total                                    | 404 |        |          |         |
| <b><i>Canistrocarpus cervicornis</i></b> |     |        |          |         |
| Fuente de variación                      | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                                     | 4   | 87,904 | 3,017    | 0,039   |
| LOC (ISLA)                               | 23  | 35,859 | 5,600    | < 0,001 |
| Residual                                 | 377 | 6,402  |          |         |
| Total                                    | 404 |        |          |         |

**Tabla 3.6.** Resultados de los ANOVAs de dos vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de cobertura total y de las coberturas de los taxones más abundantes en los fondos de macroalgas erectas, comparando dichas variables entre las islas y las localidades muestreadas.



**Figura 3.11.** Porcentaje de cobertura total media ( $\pm$ SD) y cobertura media ( $\pm$ SD) de los taxones más abundantes en los fondos de macroalgas erectas en las localidades estudiadas en cada una de las islas, según aparecen numeradas en la Fig. 3.1.

| <b>Total</b>                              |     |        |          |         |
|---|-----|--------|----------|---------|
| Fuente de variación                       | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                                      | 3   | 30034  | 10,195   | < 0,001 |
| LOC (ISLA)                                | 34  | 3143,3 | 18,074   | < 0,001 |
| Residual                                  | 385 | 173,91 |          |         |
| Total                                     | 422 |        |          |         |
| <b>Coralinales costrosas</b>              |     |        |          |         |
| Fuente de variación                       | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                                      | 3   | 20180  | 7,749    | < 0,001 |
| LOC (ISLA)                                | 34  | 2772,4 | 11,633   | < 0,001 |
| Residual                                  | 385 | 238,33 |          |         |
| Total                                     | 422 |        |          |         |
| <b><i>Hydrolithon onkodes</i></b>         |     |        |          |         |
| Fuente de variación                       | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                                      | 3   | 1160,8 | 2,572    | 0,06    |
| LOC (ISLA)                                | 34  | 481,59 | 20,232   | < 0,001 |
| Residual                                  | 385 | 23,804 |          |         |
| Total                                     | 422 |        |          |         |
| <b><i>Lobophora variegata</i></b>         |     |        |          |         |
| Fuente de variación                       | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                                      | 3   | 276,05 | 3,705    | 0,018   |
| LOC (ISLA)                                | 34  | 79,138 | 8,482    | < 0,001 |
| Residual                                  | 385 | 9,33   |          |         |
| Total                                     | 422 |        |          |         |
| <b><i>Pseudolithoderma adriaticum</i></b> |     |        |          |         |
| Fuente de variación                       | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| ISLA                                      | 3   | 17,746 | 0,138    | 0,941   |
| LOC (ISLA)                                | 34  | 136,54 | 8,735    | < 0,001 |
| Residual                                  | 385 | 15,63  |          |         |
| Total                                     | 422 |        |          |         |

**Tabla 3.7.** Resultados de los ANOVAs de dos vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de cobertura total y de las coberturas de los taxones más abundantes en los blanquiales, comparando dichas variables entre las islas y las localidades muestreadas.

## DISCUSIÓN.

Los resultados obtenidos confirman la existencia de relación entre la estructura y la composición de las comunidades de macroalgas y las densidades del herbívoro *Diadema* aff. *antillarum* en los fondos rocosos de las Islas Canarias, tal como había sido previamente observado por varios autores (Tuya et al., 2004a,b; Hernández et al., 2007a, 2008; Clemente, 2008; ver Capítulo II). Esta relación resulta clave para comprender la organización y funcionalidad de los ecosistemas sublitorales someros de las islas, puesto que el erizo con su actividad controla la abundancia y distribución de las macroalgas, entre ellas las de un pequeño grupo de especies perennes con capacidad para estructurar y promover la diversidad en los fondos rocosos (Hernández et al., 2008; ver Capítulo II).

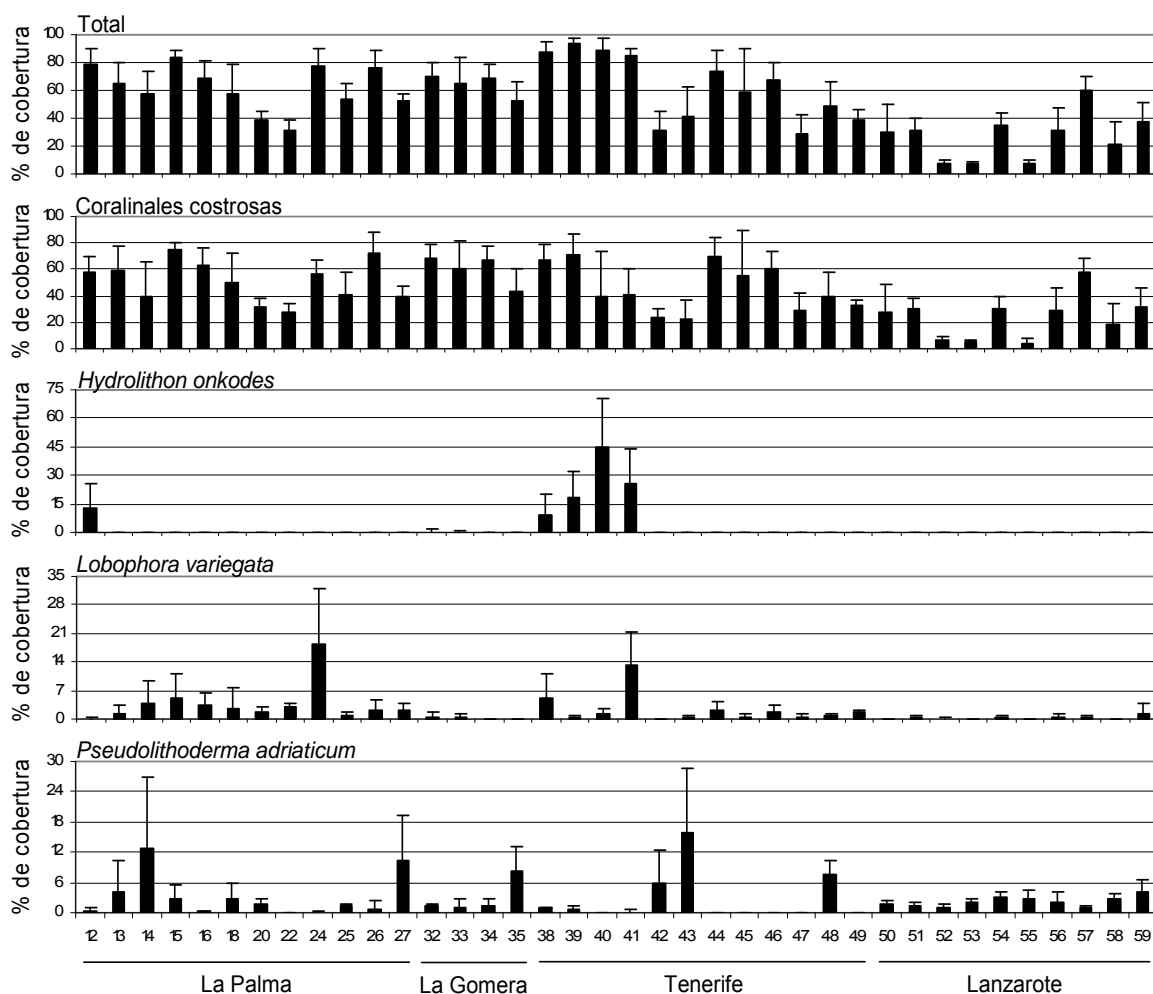
Una de las principales características de esta relación es que densidades de *Diadema* aff. *antillarum* relativamente bajas son suficientes para promover profundos cambios en la vegetación submarina. Esta circunstancia coincide con lo que sucede con otras especies del género *Diadema* en latitudes tropicales (Atkinson et al., 1973; Ogden et al., 1973; Carpenter, 1981; Hawkins, 1981; Sammarco, 1982), pero

contrasta con lo que ocurre en latitudes templadas o frías con otras especies de erizos (ej. *Strongylocentrotus droebachiensis*, *Paracentrotus lividus*, *Heliocidaris erythrogramma*) donde los cambios en la vegetación se reconocen a partir de densidades mucho más elevadas (Scheibling & Stephenson, 1984; Miller, 1985; Sala et al., 1998; Guidetti et al., 2005; Valentine & Johnson, 2005). La voracidad y actividad de *Diadema* aff. *antillarum* queda también plasmada con la relación con otras especies de erizos presentes en las islas (*Arbacia lixula*, *Paracentrotus lividus*), a cuyas poblaciones desplaza a otros ambientes, como las aguas someras (< 5 m de profundidad) y charcos intermareales.

Gran parte del éxito del género *Diadema*, al margen de sus defensas frente a los predadores, radica en su potente aparato bucal (linterna de Aristóteles) que le permite alimentarse de cualquier tipo de macroalga incluyendo las formas costrosas calcificadas (Mortensen, 1940; Atkinson et al., 1973). A su vez, su sistema digestivo posee una elevada eficiencia y alta tasa de asimilación de la materia orgánica retenida en los carbonatos de las estructuras celulares de las macroalgas costrosas (Hawkins, 1981; Hawkins & Lewis, 1982). Esta última particularidad, junto con la capacidad para aprovechar otros recursos como pequeños invertebrados, germinaciones, pequeños céspedes de algas filamentosas y películas de microalgas (Hernández et al., 2007b), puede resultar clave para explicar la persistencia de este erizo en ecosistemas con tan baja productividad como los dominados por macroalgas costrosas.

La estructura y la composición de las comunidades de macroalgas se simplifican a medida que aumentan las densidades del erizo (Foto 3.4). La cobertura total de macroalgas que en ausencia de presión de herbívoros puede tener valores próximos al 100%, disminuye significativamente hasta valores de 20-30% con la presencia del herbívoro, cuando las densidades se sitúan en torno a 2,5 erizos/m<sup>2</sup>.

El análisis de las coberturas de los diferentes grupos funcionales pone de relieve que macrófitos correosos (*Cystoseira* y *Sargassum*), macrófitos corticados (*Asparagopsis*, *Gelidiopsis*, *Gelidium*, *Hypnea*, *Laurencia*, *Liagora*, *Plocamium*, *Colpomenia*, *Hydroclathrus*, *Nemacystus*, *Halopteris* o *Caulerpa*), y microalgas (cianofitas) desaparecen desde que el erizo supera la densidad de 1 individuo/m<sup>2</sup>. *Cystoseira* sp. parece un caso excepcional entre los macrófitos correosos, puesto que persiste hasta densidades de unos 2,5 erizos/m<sup>2</sup>. A estas densidades también resisten foliosas corticadas (*Lobophora*, *Canistrocarpus*, *Dictyota*, *Dictyopteris*, *Styopodium* o *Taonia*). Coralináceas articuladas (*Amphiroa*, *Corallina*, *Jania*), y filamentosas (*Cottoniella*, *Dasya*, *Wrangelia*, *Sphacelaria*, *Chaetomorpha*, *Cladophora* y *Pseudochlorodesmis*) presentan también cierto grado de tolerancia. Sin embargo, por encima de 2,5 erizos/m<sup>2</sup> la caída de la cobertura de estos grupos de macroalgas erectas es significativa. Costrosas (*Hydrolithon*, el resto de coralinales costrosas y *Pseudolithoderma*) mantienen valores altos de cobertura (>60%) cuando cae la cobertura de los grupos erectos. Hay que señalar que cuando la cobertura de macroalgas erectas es dominante, la cobertura de las costrosas resulta subestimada al no ser considerado su recubrimiento debajo del estrato erecto. Sin embargo, la relación positiva mostrada por *Pseudolithoderma adriaticum* puede estar ligada a la pérdida de cobertura de coralinales costrosas, favoreciendo el desarrollo de especies primocolonizadoras (Sammarco, 1982). La cobertura de costrosas sólo desciende cuando las densidades de los erizos son superiores a unos 7,5 erizos/m<sup>2</sup>.



**Figura 3.12.** Porcentaje de cobertura total media ( $\pm$ SD) y cobertura media ( $\pm$ SD) de los taxones más abundantes en los blanquiales en las localidades estudiadas en cada una de las islas, según aparecen numeradas en la Fig. 3.1.

Los resultados expuestos amplían el conocimiento de la relación entre cobertura de las macroalgas y las densidades de *Diadema aff. antillarum* advertida por otros autores (Tuya et al., 2004a; Hernández et al., 2007a, 2008). El estudio de diferentes especies y grupos funcionales señala que la capacidad de control de la cobertura se extiende también a las macroalgas costrosas.

A partir de las relaciones expuestas previamente es posible reconstruir un modelo de la variación de la estructura y composición de las comunidades de macroalgas en función de la diferente presión del herbívoro. En ausencia de erizos o con muy bajas densidades ( $0-1$  erizos/ $m^2$ ), los fondos presentan una elevada cobertura de macroalgas erectas. En ellos, los elementos dominantes son foliosas corticadas (principalmente *Lobophora variegata*), macrófitos correosos (fucales), y macrófitos corticados (diferentes especies de algas rojas y pardas, ver tabla 3.2). A partir de densidades de  $1$  erizo/ $m^2$ , las macroalgas erectas disminuyen significativamente, en especial los macrófitos correosos. *Lobophora variegata*, coralináceas articuladas y filamentosas, aunque también disminuyen en cobertura, no lo hacen en la misma medida que los macrófitos correosos.



**Foto 3.4.** Diferentes aspectos de fondos rocosos estables sometidos a diferente presión de *Diadema*, donde se observa una progresiva modificación en la cobertura de las macroalgas. De arriba a abajo, fondo de macroalgas erectas ( $< 1$  erizo/m<sup>2</sup>), blanquizado (4 erizos/m<sup>2</sup>) y roca desnuda ( $> 10$  erizos/m<sup>2</sup>).

Densidades de 2-2,5 erizos/m<sup>2</sup> marcan un profundo cambio en el aspecto de la vegetación, y macroalgas erectas son bruscamente sustituidas por elementos costrosos. Con densidades entre 2,5-10 erizos/m<sup>2</sup>, la cobertura total parece mantenerse relativamente constante, sin embargo la estructura y composición va cambiando y se advierte la sustitución de las coralinales costrosas por otras especies como *Pseudolithoderma adriaticum*. A densidades muy altas, superiores a 10 erizos/m<sup>2</sup>, la pérdida de cobertura de macroalgas en los fondos afecta a todas las especies y la roca puede quedar totalmente desprovista de vegetación macroscópica. El modelo expuesto debe entenderse como un modelo general para Canarias, y variaciones al mismo podrían ser explicadas por modificaciones locales en las condiciones ambientales o características del sustrato (exposición al oleaje o complejidad de los fondos) (ver Capítulo IV).

Los cambios en la vegetación no sólo se limitan a la reducción de la cobertura y al cambio en el predominio de las macroalgas, sino que se extienden a la pérdida de riqueza y a la reducción en la diversidad. En este sentido, la riqueza de taxones macroscópicos desciende progresivamente desde los 55 de los fondos de macroalgas erectas, pasando por los 35 identificados en los blanquizales, hasta la pérdida total en los fondos desnudos. Aunque no fue estimada la riqueza de taxones de pequeño tamaño, ésta podría mostrar unos valores parecidos puesto que la mesoflora (especies entre 1-30 mm de alto) y la microflora (<1 mm) constituyen el 50% de la flora marina de las Islas Canarias (Sansón & Afonso-Carrillo, datos no publicados). Otro aspecto importante es la pérdida de heterogeneidad o diversidad espacial a pequeña escala; así, incrementos en las densidades del erizo están también relacionados con la reducción de los mosaicos de vegetación.

La frontera entre los dos tipos de vegetación característica en los fondos rocosos de Canarias (los fondos de macroalgas erectas dominados por *Lobophora* y los blanquizales donde predominan las especies costrosas), está ligada a densidades de 2-2,5 erizos/m<sup>2</sup>. Estos dos tipos de vegetación responden a su vez a dos estados alternativos de conservación del ecosistema: macroalgas erectas - estado "conservado y equilibrado" y blanquizales - estado "degradado y desequilibrado" (Clemente, 2008; Hernández et al., 2008).

Los diferentes patrones de distribución de las macroalgas erectas a lo largo del Archipiélago Canario, responden al diferente tamaño de las poblaciones de *Diadema aff. antillarum* en cada una de las islas. Las mayores coberturas de macroalgas erectas, así como las menores densidades de *Diadema*, y por tanto los fondos en un mejor estado de conservación, se encuentran en El Hierro; mientras que las menores coberturas de macroalgas y las mayores densidades de erizos se detectan en Lanzarote y Tenerife. La Palma y La Gomera muestran valores intermedios para ambos parámetros.

En los ecosistemas litorales, el principal factor que controla las poblaciones de los erizos es la presencia de predadores en el medio (determinadas especies de peces). Cuando estas especies están ausentes debido a que son eliminadas de los fondos, las poblaciones de erizos se incrementan desmesuradamente. Esta circunstancia deriva finalmente por efecto cascada en la reducción de la abundancia y distribución de las macroalgas erectas (Sala et al., 1998; McClanahan, 2000; Pinnegar



et al., 2000; Shears & Babcock, 2003; Guidetti, 2006). La explosión demográfica de *Diadema* aff. *antillarum* y la expansión de los blanquizales a lo largo del Archipiélago Canario responden a la reducción de los predadores por la sobrepesca (Clemente et al., 2007; Clemente, 2008; Hernández et al., 2008). Las islas de mayor densidad de población, mayores actividades recreativas y mayor presión pesquera (Tenerife, Lanzarote) registran las mayores densidades de *Diadema* aff. *antillarum*. Sin embargo, las islas de menor densidad de población humana (El Hierro, La Palma) o las áreas marinas protegidas, presentan una distribución más limitada del herbívoro y una corte de predadores más abundante (Hernández et al., 2007a; 2008; Clemente, 2008).

En las islas más afectadas por *Diadema* aff. *antillarum*, los fondos de macroalgas erectas han quedado relegados a las vertientes Norte. En estas zonas, el oleaje actúa como factor limitante, las poblaciones del erizo son más reducidas y se desarrollan por lo general en fondos a mayor profundidad (Tuya et al., 2007; Clemente, 2008; Hernández et al., 2008). También es posible que las poblaciones de los predadores del erizo no estén tan afectadas por la pesca puesto que el oleaje condiciona negativamente el desarrollo de esta actividad. La Palma constituye un estadio intermedio, puesto que los fondos de macroalgas se encuentran presentes tanto en el Norte como en el Sur de la isla. Las zonas donde los blanquizales se encuentran más extendidos coinciden con las zonas más densamente pobladas y con lugares de concentración de actividades en el mar. Finalmente, en El Hierro, escasamente poblada y con elevadas poblaciones de especies predatoras del erizo, y por tanto, con ecosistemas de elevado equilibrio y funcionalidad (Bortone et al., 1991; Falcón et al., 1996; Clemente, 2008), las poblaciones de *Diadema* están muy limitadas, los fondos están dominados por las macroalgas erectas y la distribución de los blanquizales está restringida y localizada únicamente en determinados puntos del Norte y Este de la isla.

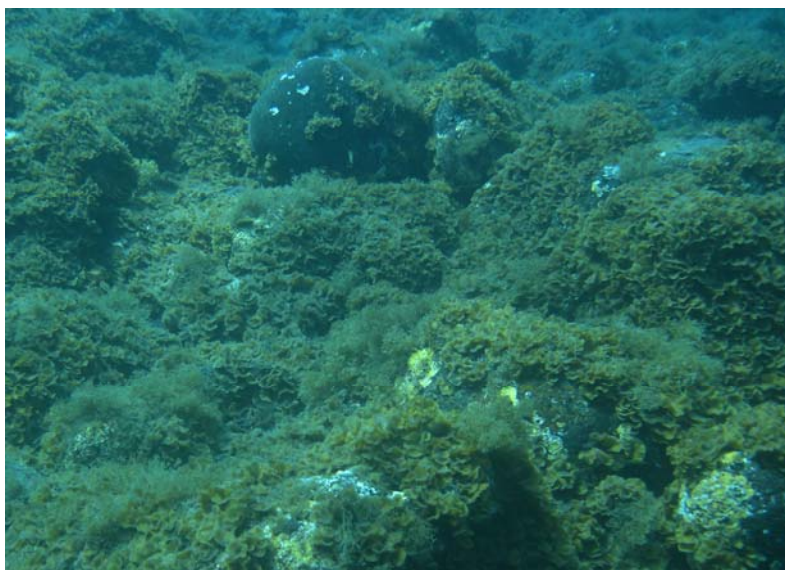
La estructura y composición de las comunidades en los fondos de macroalgas erectas y en los blanquizales presentan diferencias significativas a lo largo del archipiélago. Sin embargo, la variabilidad de las comunidades en los fondos de macroalgas erectas (Foto 3.5) es muy superior a la de los blanquizales. A diferencia de los blanquizales, en los fondos de macroalgas erectas se reconocen diferencias entre la mayor parte de las islas. Estas diferencias a su vez responden básicamente a la diferente distribución de tres especies, *Lobophora variegata*, *Cystoseira abies-marina* y *Cystoseira* sp. La cobertura de *Lobophora variegata* es máxima en El Hierro y mínima en Lanzarote. *Cystoseira abies-marina* registra las mayores coberturas en Tenerife, seguida por La Palma. En El Hierro y Lanzarote presenta una cobertura muy escasa, mientras que en La Gomera esta especie no fue detectada. *Cystoseira* sp. sólo se reconoce en Lanzarote. El predominio de *Lobophora variegata*, especie con afinidad por aguas cálidas y distribución tropical-subtropical (Guiry & Guiry, 2011), hacia las islas occidentales, en especial en El Hierro, puede responder a factores ambientales como el gradiente oceanográfico (temperatura) que caracteriza al Archipiélago Canario (García-Braun & Molina, 1988; Barton et al., 1998). Este gradiente podría explicar en parte la distribución de las especies de *Cystoseira* puesto que es un género distribuido por aguas más frías (endémico de la Región Templado Cálida del Atlántico Nororiental). Sin embargo, la presencia de notables poblaciones en La Palma advierten que otros factores pueden intervenir en su desarrollo. En este sentido,

fondos someros de escasa pendiente muy expuestos al oleaje, escasos en El Hierro y no muestreados en La Gomera, pueden favorecer la aparición de este género.

A su vez, en cada una de las islas existen importantes diferencias a escala local. Éstas responden en gran parte a la diferente extensión de los fondos de macroalgas erectas en cada una de las islas, consecuencia de la interacción con *Diadema aff. antillarum* que limita la disponibilidad de hábitats y con ello la propia variabilidad de sus comunidades. En Lanzarote, Tenerife y La Gomera, las comunidades de macroalgas erectas se limitan a las localidades más expuestas presentando una variabilidad reducida en comparación con La Palma, donde la mayor disponibilidad de hábitats y la exposición a un conjunto de situaciones ambientales más amplias (oleaje, productividad, complejidad de los fondos, pendiente) provoca una variación mayor en la vegetación submarina. El Hierro constituye un caso excepcional, ya que los fondos de macroalgas erectas son los que dominan en toda la isla. No obstante, sus comunidades no muestran una variabilidad muy elevada y se encuentran ampliamente dominadas por *Lobophora variegata*. Las temperaturas más cálidas de sus aguas así como la ausencia de hábitats alternativos (plataformas sublitorales de escasa pendiente) para el desarrollo de otras macroalgas pueden favorecer el predominio de esta especie.

La estructura y composición de las comunidades de macroalgas en los blanquiales es muy similar a lo largo del archipiélago. Únicamente los blanquiales de Lanzarote resultan diferentes al resto de las islas. Estas diferencias son originadas fundamentalmente por la menor cobertura de las coralinales costosas, lo que indica que los blanquiales de esta isla presentan un mayor estado de degradación. La mayor regresión de estos fondos puede ser debida a un conjunto de factores, entre ellos la mayor presión por el herbívoro, pero también puede responder a la menor rugosidad de los sustratos rocosos. La ausencia de grietas e irregularidades en la roca favorece la mayor eficiencia en el ramoneo del erizo (ver Capítulo IV). Entre localidades, también se advierten diferencias en la estructura y composición, y a este nivel tanto la exposición al oleaje como la rugosidad de la roca pueden intervenir en la diferente actividad de *Diadema* (ver Capítulo IV).

Los resultados obtenidos en este capítulo remarcan el importante papel que juega *Diadema aff. antillarum* en los fondos rocosos de las Islas Canarias, al determinar con su actividad la estructura y composición de las comunidades de macroalgas. Con su expansión a lo largo del archipiélago ha reducido la superficie disponible para el desarrollo de las macroalgas erectas y con ello la variabilidad espacial a lo largo del archipiélago. La expansión de los blanquiales está contribuyendo a homogeneizar la vegetación sublitoral de las islas que, de otra forma, presentaría una mayor disparidad y complejidad.



**Foto 3.5.** Comunidades de macroalgas erectas. Comunidad de *Lobophora variegata*, arriba; Comunidad de fucales, *Cystoseira abies-marina*, centro. Comunidad de *Cystoseira* sp., abajo.

## BIBLIOGRAFÍA.

- Aguilera-Klink, F., A. Brito, C. Castilla Gutiérrez, A. Díaz Hernández, J.M. Fernández- Palacios, A. Rodríguez Rodríguez, F. Sabaté Bel & J. Sánchez García. 1994. Economía, ecología y medio ambiente. Francisco Lemus Editor. La Laguna. 361 pp.
- Airoldi, L. 2000. Effects of disturbance, life history, and overgrowth on coexistence of algal crusts and turfs. *Ecology*, 81: 798-814.
- Alves, F.M., L.M. Chicharo, E. Serrão & A.D. Abreu. 2001. Algal cover and sea urchin spatial distribution at Madeira (NE Atlantic). *Scientia Marina*, 65: 383-392.
- Alves, F.M., L.M. Chicharo, E. Serrão & A.D. Abreu. 2003. Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) upon algal communities on rocky substrates. *Scientia Marina*, 67: 307-311.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral. Ecol.*, 26: 32-46.
- Anderson, M.J. 2004. PERMANOVA\_2 factor: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance (for any two-factor ANOVA design) using permutation test. Department of Statistics, University of Auckland. New Zealand. 35 pp.
- Anderson, M.J. & R.B. Millar. 2004. Spatial variation and effects of habitat on temperate reef assemblages in north eastern New Zealand. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 305: 191-221.
- Anderson, M.J. & J. Robinson. 2003. Generalised discriminant analysis based on distances. *Aust. N. Z. J. Statistics*, 45: 301-318.
- Anderson, M.J. & C.J.F. ter Braak. 2003. Permutation test for multi-factorial analysis of variance. *J. Stat. Comput. Sim.*, 73: 85-113.
- Andrew, N.L. 1993. Spatial heterogeneity, sea urchin grazing, and habitat structure on reefs in temperate Australia. *Ecology*, 74: 292-302.
- Atkinson, C., S. Hopley, L. Mendelson & S. Acowitz. 1973. Food studies on *Diadema antillarum* on a path reef, St. Croix, Virgin Islands, West Indies. *Lab. Spec. Publ. Christiansted*, 2: 65-80.
- Barton, E.D., J. Arístegui, P. Tett, M. Canton, J. García-Braun, S. Hernández-Leon, L. Nykjaer, C. Almeida, J. Almunia, S. Ballesteros, G. Basterretxea, J. Escánez, L. García-Weill, A. Hernández-Guerra, F. López-Laatzén, R. Molina, M.F. Montero, E. Navarro-Pérez, J.M. Rodríguez, K. van Lenning, H. Veleza & K. Wilda. 1998. The transition zone of the Canary Current upwelling region. *Prog. Ocenogr.*, 41: 455-504.
- Bortone, S.A., J.V. Tassell, A. Brito, J.M. Falcón & S.M. Bundrick. 1991. A visual assessment of the inshore fishes and fisheries resources off El Hierro, Canary Islands: a base line survey. *Scientia Marina*, 55: 529-541.
- Brito, A., J.M. Falcón, G. González, A. Sancho, P. Pascual, N. García & J.C. Hernández. 2001. Estudio sobre la valoración del estado de las poblaciones de erizos y desarrollo del blanquizal en la reserva marina de La Graciosa. Consejería de Agricultura, Pesca y Alimentación, Gobierno de Canarias. Universidad de La Laguna. 36 pp.
- Carpenter, R.C. 1981. Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) and its effects on the benthic algal community. *J. Mar. Res.*, 39: 749-785.
- Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth. 190 pp.
- Clemente, S. 2008. Evolución de las poblaciones del erizo *Diadema aff. antillarum* en Canarias y valoración de la depredación como factor de control. Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna. La Laguna. 420 pp.
- Clemente, S., J.C. Hernández, A. Rodríguez & A. Brito. 2009. Identificación de los predadores del erizo *Diadema aff. antillarum*: la necesidad de preservar la diversidad funcional para la conservación de los fondos rocosos de las Islas Canarias. In: Sangil, C., L. Concepción, L. Martín & R. Fernández de León (eds). Conservación del medio marino

- de las Islas Canarias. I Workshop de estrategias para la planificación y conservación de los recursos marinos de Canarias. Consorcio de la Reserva Mundial de la Biosfera La Palma. Santa Cruz de La Palma. pp. 140-145.
- Clemente, S., J.C. Hernández, K. Toledo & A. Brito. 2007. Predation upon *Diadema* aff. *antillarum* at barrens grounds in the Canary Islands. *Scientia Marina*, 71: 745-754.
- Dethier, M.N. 2001. Biological Units. In: Murray, S.N., R.F. Ambrose & M.N. Dethier (eds). Methods for performing monitoring, impact, and ecological studies on rocky shores. MMS OCS study 2001-070. Coastal Research Center, Marine Science Institute, University of California. Santa Barbara, California. pp. 48-74.
- Duggins, D.O. 1989. Kelp beds and sea urchins: an experimental approach. *Ecology*, 61: 447-453.
- Estes, J. & J.F. Palmisiano. 1974. Sea otters: their role in structuring nearshore communities. *Science*, 185: 1058-1060.
- Falcón, J.M., S.A. Bortone, A. Brito, & C.M. Bundrick. 1996. Structure and relationships within and between the litoral, rock-substrate fish off four islands in the Canary Archipelago. *Marine Biology*, 125: 137-142.
- Fernández-Palacios, J.M. & J.L. Martín-Esquivel. 2001. Las islas como experimento de laboratorio. In: Fernández-Palacios, J.M. & J.L. Martín-Esquivel (coords). *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Ed. Turquesa. Santa Cruz de Tenerife. pp. 39-44.
- Fowler-Walker, M.J. & S.D. Connell. 2002. Opposing states of subtidal habitat across temperate Australia: consistency and predictability in kelp canopy-benthic associations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 212: 49-56.
- García-Braun, J. & R. Molina. 1988. El mar, el Atlántico en el área de Canarias. In: vv.aa. *Geografía de Canarias (2ª Ed)*. Vol I. Ed. Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife. pp. 18-28.
- Gower, J.C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53: 325-338.
- Guidetti, P. 2006. Marine reserves reestablish lost predatory interactions and cause community changes in rocky reefs. *Ecological Applications*, 16: 963-976.
- Guidetti, P., S. Bussotti & F. Boero. 2005. Evaluating the effects of protection on fish predators and sea urchins in shallow artificial rocky reefs habitats: a case study in the northern Adriatic Sea. *Marine Environmental Res.*, 59: 333-348.
- Guiry, M.D. & G.M. Guiry. 2011. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; consultada en abril de 2011.
- Harmelin, J.G., C. Bouchon, C. Duval & J.S. Hong. 1980. Les échinodermes des substrats durs de l'île de Port-Cros, Parc National (Méditerranée Nord-Occidentale). *Éléments pour un inventaire quantitatif*. *Travaux Scientifiques Parc National de Port-Cros*, 6: 25-38.
- Harrold, C. & J.S. Pearse. 1987. The ecological role of echinoderms in kelp forest. In: Jangoux, M. & J.M. Lawrence (eds.). *Equinoderm studies 2*. Balkema. Rotterdam. Pp. 137-233.
- Hawkins, C.M. 1981. Efficiency of organic matter absorption by the tropical echinoid *Diadema antillarum* Philippi fed non-macrophytic algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 49: 245-253.
- Hawkins, C.M. & J.B. Lewis. 1982. Ecological energetics of the Tropical Sea Urchin *Diadema antillatum* Philippi in Barbados, West Indies. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 15: 645-669.
- Hereu, B. 2004. The role of trophic interactions between fishes, sea urchins and algae in the northwestern Mediterranean rocky infralittoral. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona. 295 pp.
- Hernández, J.C. 2006. Estrategia reproductiva de la población canaria del erizo *Diadema* aff. *antillarum* Philippi, 1845: maduración gonadal, asentamiento larvario y reclutamiento. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna. La Laguna. 241 pp.

- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2007a. Actual status of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* populations and macroalgal cover in the Marine Protected Areas comparing to a Highly Fished Area (Canary Islands - Eastern Atlantic Ocean). *Aquat. Conser.: Mar. Freshw. Ecosyst.*, 18: 1091-1108. [DOI: 10.1002/aqc.903].
- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2008. The key role of sea urchin *Diadema aff. antillarum* in controlling macroalgae assemblages throughout the Canary Islands (eastern subtropical Atlantic): an spatio-temporal approach. *Marine Environmental Res.*, 66: 259-270. [DOI:10.1016/j.marenvres. 2008.03.002]
- Hernández, J.C., M.C. Gil-Rodríguez, G. Herrera-López & A. Brito. 2007b. Diet of the "key herbivore" *Diadema antillarum* in two contrasting habitats in the Canary Islands (Eastern Atlantic). *Vieraea*, 35: 109-120.
- Lawrence, J.M. 1975. On the relationships between marine plants and sea urchins. *Ocean Mar. Biol. Ann. Rev.*, 13: 213-286.
- Lawrence, J.M. & P.W. Sammarco 1982. Effects of feeding on the environment: Echinoidea. In: Jangoux, M. & J.M. Lawrence (eds.). *Echinoderm studies 2*. Balkema. Rotterdam. pp. 499-635.
- Littler, M.M. & D.S. Littler. 1984. Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 74: 13-34.
- Littler, M.M., P.R. Taylor & D.S. Littler. 1983. Algal resistance to herbivory on a Caribbean barrier reef. *Coral Reefs*, 2: 111-118.
- Martín-García, L., C. Sangil, G. González-Lorenzo, K. Toledo & J. Barquín. 2006. Estudio comparativo entre comunidades de blanquizal y fondos de algas erectas en la isla de La Palma (Islas Canarias). *Proc. XIV Simposio Ibérico de Estudios en Biología Marina*. Barcelona 12-15 de septiembre.
- Mann, K.H. 1977. Destruction of kelp-beds by sea urchins, a cyclical phenomenon or irreversible degradation. *Helgol. Wiss. Meeresunter*, 30: 455-467.
- McClanahan, T.R. 2000. Coral reef use and conservation. In: McClanahan, T.R., C.R.C. Sheppard & D.O. Omura (eds). *Coral reef of the Indian Ocean. Their Ecology and Conservation*. Oxford University Press. New York. pp. 39-80.
- McClanahan, T.R. & S.H. Safir. 1990. Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoons. *Oecologia*, 83: 362-370.
- McShane, P.E. & J.R. Naylor. 1991. A survey of Kina populations (*Evechinus chloroticus*) in Dusky Sound and Chalky Inlet, southwestern New Zealand. *New Zealand Fish Asset Research Doc.*, 91: 17-21.
- Miller, R.J. 1985. Succession in sea urchin and seaweed abundance in Nova Scotia, Canada. *Marine Biology*, 84: 275-286.
- Mortensen, T. 1940. *Monograph of the Echinoidea*. III (1) C.A. Reitzel, Copenhagen. 551 pp.
- Ogden, J.C., R.A. Brown & N. Salesky. 1973. Grazing by the echinoid *Diadema antillarum* Philippi: formation of halos around West Indian path reefs. *Science*, 182: 715-717.
- Pinnegar, J.K., N.V.C. Poulin, P. Francour, F. Baladamenti, R. Chamelo, M.L. Hammerlin-Vivien, B. Hereu, M. Milazzo, M. Zabala, G. D'Anna & C. Pipitone. 2000. Trophic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental Conservation*, 27: 179-200.
- Ridder, C.D. & J.M. Lawrence. 1982. Food and feeding mechanisms in the Echinoidea. In: Jangoux, M. & J.M. Lawrence (eds.). *Echinoderm Nutrition 2*. Balkema. Rotterdam. pp. 57-115.
- Sala, E., C.F. Boudouresque & M. Hammerlin-Vivien. 1998. Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos*, 82: 425-439.

- Sala, E. & M. Zabala. 1996. Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 140: 71-81.
- Sammarco, P.W. 1982. Effects of grazing by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea) on algal diversity and community structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 65: 83-105.
- Sammarco, P.W., J.S. Leviton & J.C. Orden. 1973. Grazing and control of coral reef community structure by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea): a preliminary study. *J. Mar. Res.*, 32: 47-53.
- Scheibling, R.E. & R.L. Stephenson. 1984. Mass mortality of *Strongylocentrus droebachiensis* (Echinodermata: Echinoidea) off Nova Scotia, Canada. *Marine Biology*, 78: 153-164.
- Shannon, C.E. & W. Weaver. 1949. *The Mathematical Theory of Communications*. University of Illinois Press. Illinois. 117 pp.
- Shears, N.T. & R.C. Babcock. 2003. Continuing trophic cascade effects after of no-take marine reserve protection. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 246: 1-16.
- Steneck, R.L. & M.N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69: 476-498.
- Turón, X., G. Giribet, S. López & C. Palacín. 1995. Growth and population structure of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 122: 193-204.
- Tuya, F., A. Boyra, P. Sánchez-Jerez, C. Barbera & R.J. Haroun. 2004a. Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 278: 157-169
- Tuya, F., A. Boyra, P. Sánchez-Jerez, C. Barbera & R. Haroun. 2004b. Can one species determinate the structure of benthic community on a temperate rocky reef? The case of the long-spined sea-urchin *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the eastern Atlantic. *Hydrobiologia*, 519: 211-214.
- Tuya, F., J. Cisneros-Aguirre, L. Ortega-Borges & R. Haroun. 2007. Bathymetric segregation of sea urchins on reefs on the Canarian Archipelago: role of flow-induced forces. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 73: 481-488.
- Tuya, F., J.C. Hernández & S. Clemente. 2006. Is there a link between the type of habitat and the patterns of abundance of holothurians in shallow rocky reefs? *Hydrobiologia*, 571: 191-199.
- Vadas, R.L. 1977. Preferential feeding: an optimization strategy in sea urchins. *Ecological Monograph*, 47: 337-371.
- Vadas R.L. & R.W. Elnor. 1992. Plant-animal interaction in the north-west Atlantic. In: John, D.M., S.J. Hawkins & J.H. Price (eds). *Plant-animal interactions in the marine benthos*. Oxford Clarendon Press. Oxford. pp. 33-60.
- Valentine, J.P. & C.R. Johnson. 2005. Persistence of sea urchin (*Heliocidaris erythrogramma*) barrens on the east coast of Tasmania: inhibition of macroalgal recovery in the absence of high densities of sea urchins. *Botanica Marina*, 48: 106-115.
- Williams, I.D. & N.V.C. Polunin. 2001. Large-scale associations between macroalgal cover and grazer biomass on mid-depth reefs in the Caribbean. *Coral Reefs*, 19: 358-366.

## CAPÍTULO IV

### COMUNIDADES DE MACROALGAS EN BLANQUIZALES: INFLUENCIA DE FACTORES AMBIENTALES EN SU ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN.

#### INTRODUCCIÓN.

Los blanquizales constituyen un estado degradado de los fondos de macroalgas erectas (Lawrence, 1975; Vadas & Elnor, 1992; Andrew, 1993; Sala et al., 1998; Shears & Babcock, 2002; Konar & Estes, 2003; Hernández et al., 2007, 2008; Clemente, 2008; ver Capítulo III). En estos ecosistemas la fuerte presión ejercida por los herbívoros (erizos), provoca que las comunidades de macroalgas erectas sean eliminadas prácticamente en su totalidad (Vadas, 1977; Lawrence & Sammarco, 1982; Vadas & Elnor, 1992; Sala et al., 1998; Hereu, 2004). Son fondos ampliamente extendidos y pueden ser reconocidos a lo largo de las aguas litorales de todos los océanos (Sammarco, 1982; Vadas & Elnor, 1992; Sala et al., 1998; McClanahan, 2000; Hernández et al., 2008). El desequilibrio en el ecosistema provocado por la sobrepesca ha reducido o eliminado drásticamente las poblaciones de las especies predatoras y controladoras de los herbívoros, desencadenando procesos de cascada trófica. La explosión demográfica de los herbívoros que se ha originado con este fenómeno ha estado acompañada de una fuerte reducción en la cobertura de las macroalgas erectas, y por tanto, de la pérdida de la función que estas algas desempeñan en los ecosistemas litorales (Sala et al., 1998; McClanahan, 2000; Pinnegar et al., 2000; Shears & Babcock, 2003; Guidetti, 2006, Clemente, 2008; Hernández et al., 2008; ver Capítulo III).

Las comunidades vegetales que se desarrollan en los blanquizales están dominadas por macroalgas costrosas, fundamentalmente coralinales (Lawrence, 1975; Vadas, 1977; Sammarco, 1982; Carpenter, 1986; Hackney et al., 1989; Sala et al., 1998; Hereu, 2004). Estos taxones, debido a sus morfotipos incrustantes firmemente adheridos al sustrato, y en el caso de las coralinales costrosas porque las paredes celulares están calcificadas con carbonato cálcico, consiguen soportar mejor la presión ejercida por los herbívoros y predominar en estos ambientes (Atkinson et al., 1973; Borowitzka, 1981; Sammarco, 1982; Steneck, 1983; Hackney et al., 1989). Junto a las macroalgas costrosas, en los blanquizales es posible reconocer pequeños céspedes de otras algas: microalgas (cianofitas, diatomeas) y especies filamentosas, formas efímeras que debido a su rápido crecimiento y elevada tasa de renovación son capaces de establecerse y permanecer en ecosistemas con elevado herbivorismo (Littler & Littler, 1980; Sammarco, 1982; Hay, 1981a; Hackney et al., 1989).

Los blanquizales, pese a haber sido considerados ecosistemas pobres y de gran homogeneidad, pueden presentar una importante variación espacial, tanto a gran escala (centenares de kilómetros), a media escala (decenas o pocos



kilómetros), como a pequeña escala (decenas de metros o escasos centímetros). La interacción de diferentes factores físicos y biológicos (oleaje, complejidad topográfica, competencia), con la actividad de los herbívoros es en muchos casos responsable de la creación de patrones o mosaicos en la distribución de las comunidades de macroalgas (Hay, 1981b, 1985; Lewis & Wainwright, 1985). Según el régimen de presión de herbívoros y la diferente susceptibilidad de las macroalgas, la comunidad de macroalgas de estos ambientes puede sufrir cambios en su composición y estructura (Hackney et al., 1989; Lobban & Harrison, 1994; McClanahan, 2000). Bajo una intensa y prolongada exposición a la actividad de los herbívoros, las especies de macroalgas costrosas que crecen en los blanquiales también son vulnerables, y llegan incluso a desaparecer de la roca dejando el sustrato desnudo (Borowitzka, 1981; Sammarco, 1983; Steneck, 1983; ver Capítulo III).

En las Islas Canarias, los blanquiales originados por el erizo *Diadema aff. antillarum*, constituyen un ecosistema ampliamente extendido en los fondos litorales, llegando a ocupar hasta el 80% del sustrato rocoso en islas como Tenerife (Barquín et al., 2004; Tuya et al., 2004; Hernández, 2006; Clemente, 2008; Hernández et al., 2008). Las comunidades de macroalgas establecidas en los blanquiales de las islas, en comparación con las de los fondos de macroalgas erectas, presentan una reducida variabilidad en su estructura y composición (ver Capítulo III). Al comparar los blanquiales de diferentes islas se ha observado un patrón insular común en sus comunidades. Sin embargo, a una menor escala, a nivel insular y local, los blanquiales parecen mostrar una importante variación en la estructura y composición de sus comunidades. Estas diferencias pueden en muchos casos responder a diferencias entre las poblaciones de *Diadema aff. antillarum* y a otros factores, como el oleaje o la complejidad del sustrato (ver Capítulo III).

En este capítulo, se examina la composición florística de los blanquiales en la isla de Tenerife, prestando especial atención a la composición del grupo funcional macroalgas costrosas (grupo muy diverso que habitualmente es tratado en conjunto). Se estudia la variabilidad en la estructura y composición de sus comunidades de macroalgas a diferentes escalas, se comparan blanquiales sometidos a diferentes condiciones de exposición al oleaje, y se analiza cómo la complejidad o rugosidad de la roca influye en la estructura y composición de estas comunidades.

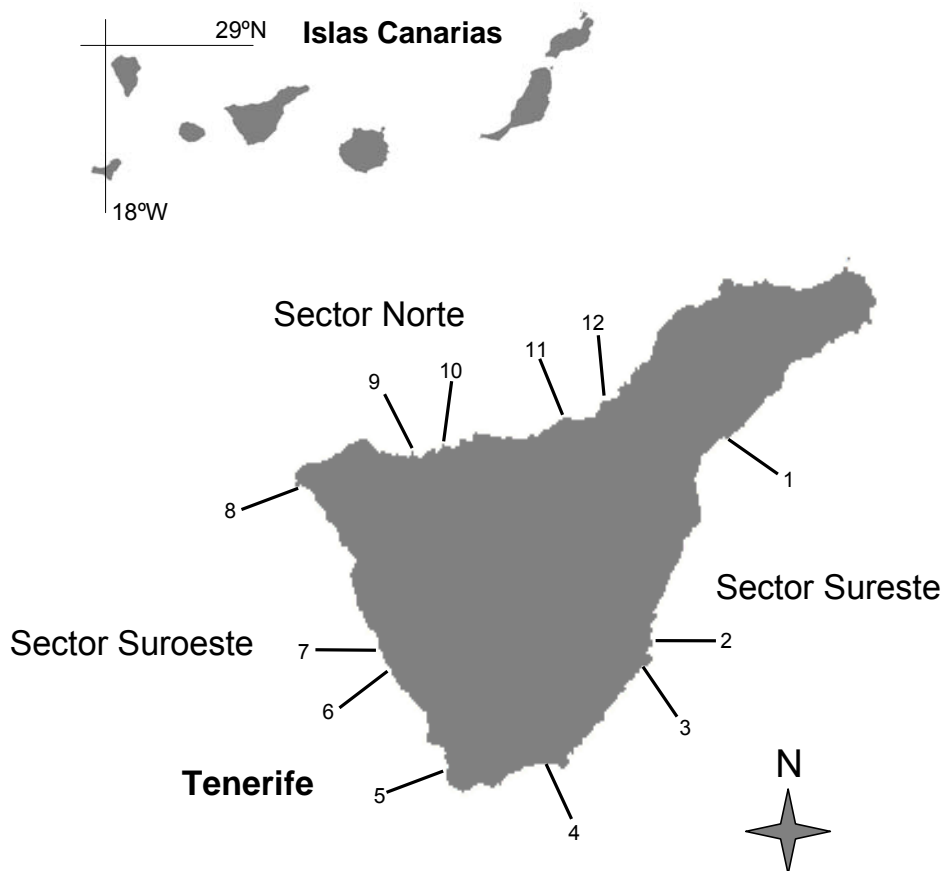
## **MATERIAL Y MÉTODOS.**

### **Área de estudio.**

El estudio fue desarrollado durante el periodo comprendido entre mayo y noviembre de 2004, en blanquiales localizados en plataformas rocosas basálticas situadas entre 10 y 20 m de profundidad en doce localidades de la isla de Tenerife (28°24'22''N, 16°18'52''O) (Fig. 4.1). En esta isla, los blanquiales son los ambientes más extendidos en los fondos rocosos y llegan a ocupar alrededor del 80% de los sustratos situados entre 0-50 m de profundidad (Barquín

et al., 2004). Las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* en estos fondos son de las más altas del archipiélago, las coberturas de macroalgas erectas escasas, y por tanto, presentan comunidades fuertemente controladas por la actividad del erizo (Clemente, 2008; Hernández et al., 2008).

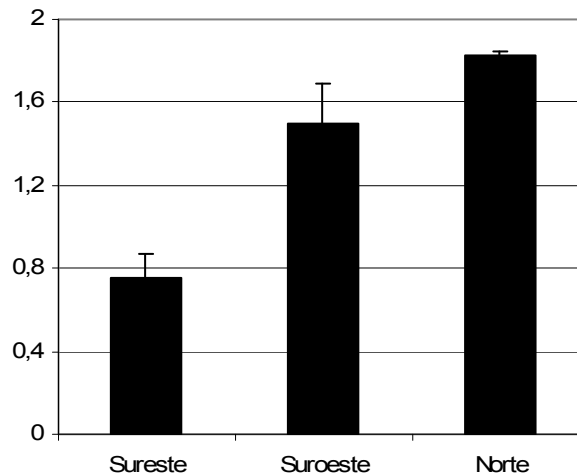
Los muestreos se realizaron en localidades distribuidas en las tres vertientes (sectores) de la isla: Norte, Sureste y Suroeste (Fig. 4.1). De esta forma se intentó abarcar la mayor heterogeneidad espacial de los blanquiales y las mayores diferencias oceanográficas a escala insular, para poder testar la distribución de *Diadema* en función del oleaje y su control sobre las comunidades de macroalgas.



**Figura 4.1. Localidades de muestreo.** 1. Boca Cangrejo, 2. Punta del Porís, 3. Abades, 4. La Tejita, 5. El Palm-Mar, 6. El Balito, 7. La Tixera, 8. Teno, 9. La Hondura, 10. La Consolación, 11. Martiánez, 12. La Rapadura.

El grado de exposición en estos sectores es marcadamente diferente (Fig. 4.2). El sector Norte se encuentra expuesto a los dos tipos de oleaje predominantes en Canarias: mar de fondo (de componente NNO y NO, y de alturas medias de ola de entre 2 y 3 metros) y mar de viento (de dirección NNE y NE, y de altura media de 1,4 m). El Sureste se encuentra al abrigo del mar de fondo, pero está afectado por el mar de viento originado por los vientos alisios. Finalmente, el Suroeste se encuentra al socaire de los vientos de componente

NNE y NE, y por tanto de su oleaje, y sólo se ve afectado parcialmente por el oleaje de componente NNO y NO (García-Braun & Molina, 1988; Pérez et al., 2003; Yanes et al., 2006; ver Capítulos I y II). Según la zonificación del oleaje propuesta para la isla por Pérez et al. (2003), a partir de la altura media de la ola, altura máxima y energía, utilizando para ello los datos de las boyas virtuales WANA ([www.puertos.es](http://www.puertos.es)), las localidades situadas en el sector Sureste se encuentran poco expuestas al oleaje, las localizadas en el Suroeste semiexpuestas y las del Norte muy expuestas al oleaje.



**Figura 4.2.** Altura media de la ola para cada uno de los sectores estudiados. Los datos de oleaje proceden del sistema de boyas virtuales WANA para el Archipiélago Canario, año 2004 ([www.puertos.es](http://www.puertos.es)).

### Muestreos.

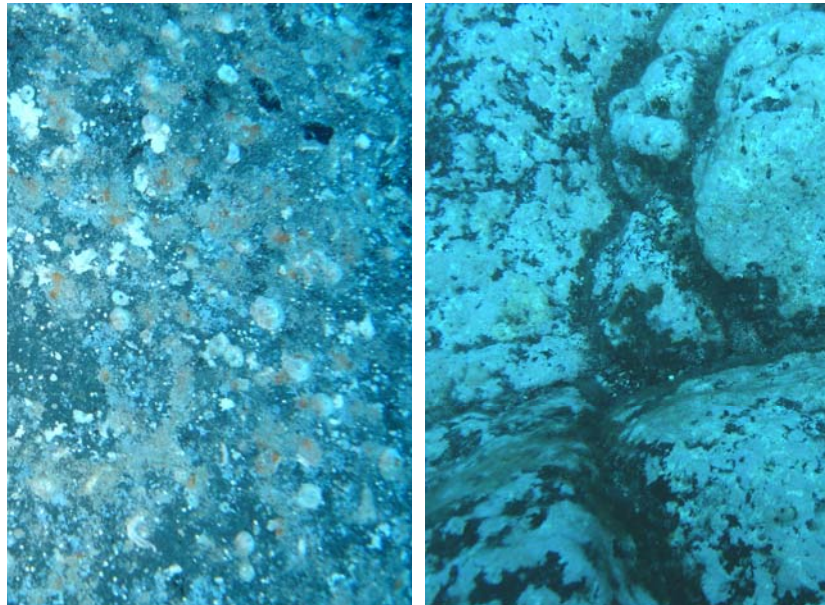
En cada una de las localidades se establecieron dos estaciones de muestreo, alejadas entre sí más de un centenar de metros. En ellas se procedió a tomar datos de macroalgas, y densidades y biotipo de *Diadema aff. antillarum*. Dos tipos de datos fueron tomados en las comunidades de macroalgas: cobertura y presencia/ausencia. La cobertura de las especies fue estimada in situ mediante el método de cuadrículas (Foster, 1975; Cowen et al., 1982; Fowler-Walker & Conell, 2002), con una unidad de muestreo de 50x50 cm (subdividida en subcuadrículas de 10x10 cm). Se establecieron 5 cuadrículas en cada una de las estaciones. Todos los taxones fueron identificados a nivel de especie o género, salvo las pequeñas especies filamentosas. Las coralinales costrosas fueron agrupadas en dos tipos morfológicos. Las costras tipo I incluyeron aquellas pequeñas y delgadas, con pocos estratos celulares, y un grosor inferior a 200 µm (principalmente *Hydrolithon farinosum*, *Hydrolithon samoëense*, *Pneophyllum fragile*). Las costras tipo II agruparon las de mayor tamaño, con mayor número de estratos celulares y grosor entre 200 µm y 1 mm (principalmente *Lithophyllum vickersiae*, *Mesophyllum lichenoides*, *Neogoniolithon hirtum*, *Neogoniolithon orotavicum*, *Phymatolithon lenormandii*) (Foto 4.1).

Los datos de presencia/ausencia fueron obtenidos a partir del estudio e identificación en el laboratorio de una muestra de superficie rocosa de 10x10 cm

extraída con martillo y cincel de cada una de las cuadrículas (Foto 4.2). La finalidad con la que se tomaron estas muestras fue la determinación de las coralinales costrosas no identificadas en el campo, así como de las pequeñas especies. Para la identificación de las mismas se siguieron los criterios de Afonso-Carrillo & Sansón (1999).

Para cada una de las cuadrículas se estimó la complejidad topográfica o rugosidad del sustrato mediante el método “rope and chain” (Luckhurst & Luckhurst, 1978; McClanahan & Safir, 1990; Kingsford & Battershill, 1998). Se calculó un índice de rugosidad, expresado como  $I_R = 1 - CR$  (coeficiente de rugosidad), donde CR se obtiene de dividir un lateral de la cuadrícula (50 cm) por la longitud de una cinta métrica que recorre la superficie de la roca (Foto 4.3). Valores de  $I_R$  próximos a 1 indican elevada rugosidad, mientras que cercanos a 0 reflejan una superficie de la roca prácticamente lisa.

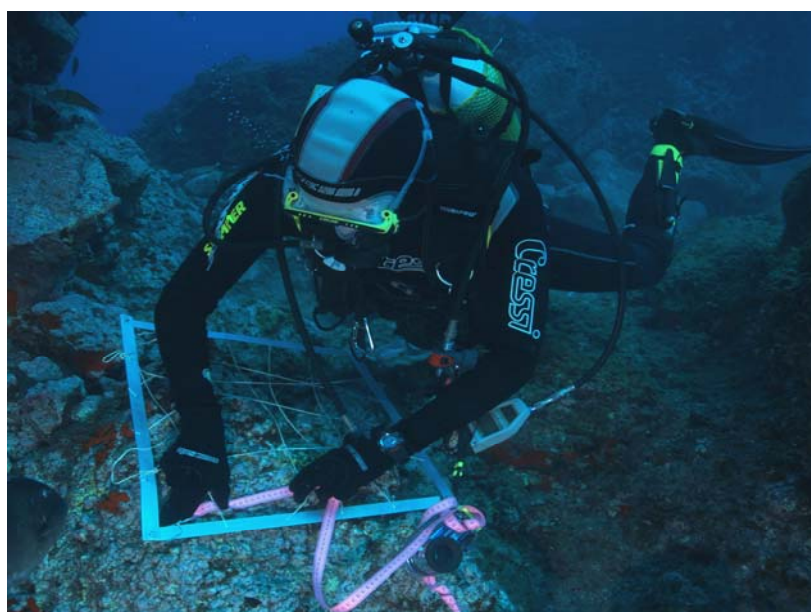
La estimación de las densidades del erizo se realizó mediante recuentos visuales en transectos (5 transectos por estación), siguiendo la metodología utilizada por diferentes autores en la evaluación de las poblaciones de equinodermos en diferentes regiones del globo (Harmelin et al., 1980; Turón et al., 1995; Sala & Zabala, 1996), ajustándola a las peculiaridades del fondo y comunidades marinas litorales canarias (ver Capítulo II). El biotipo de cada estación se caracterizó mediante la medida del ancho del caparazón sin púas de 15 ejemplares. La biomasa, peso seco de *Diadema* aff. *antillarum*/m<sup>2</sup>, fue calculada a partir del modelo de regresión  $PS = 0,000913 * (DC^{2,57867})$ , donde PS es el peso seco del erizo en gramos y DC el diámetro del caparazón en milímetros. Para ello se multiplicó la densidad media de cada estación por el resultante del modelo de regresión (Hernández, 2006; Hernández et al., 2007).



**Foto 4.1.** Tipos morfológicos de coralinales costrosas reconocidos en este estudio: costras tipo I (izquierda) y costras tipo II (derecha).



**Foto 4.2.** Investigador extrayendo sustrato para su posterior estudio.



**Foto 4.3.** Investigador estimando la rugosidad del sustrato.

### **Análisis de datos.**

Para testar las diferentes hipótesis de trabajo se utilizó una combinación de análisis multivariantes, univariantes y correlaciones. La variación en la composición y estructura de las comunidades de macroalgas, tanto para los datos de cobertura como de presencia/ausencia, fue analizada mediante análisis multivariante de la varianza por permutaciones (PERMANOVA). Se basaron en el cálculo del índice de similitud de Bray-Curtis a partir de las matrices de datos originales, empleando para ello 4999 permutaciones (Anderson, 2001). El diseño consistió en un análisis de tres vías donde: SECTOR se trató como factor fijo con

tres niveles (Norte, Sureste y Suroeste), LOCALIDAD como factor aleatorio con doce niveles y anidado en SECTOR; y ESTACIÓN como factor aleatorio con dos niveles y anidado en LOCALIDAD y SECTOR. Para el factor SECTOR se realizaron comparaciones a posteriori dos a dos mediante permutaciones (Anderson, 2004). Similaridades entre las muestras de cobertura y presencia/ausencia fueron observadas utilizando Análisis de Coordenadas Principales (PCO, Gower 1966), también conocido como MDS métrico, empleando para ello el índice de similitud de Bray-Curtis. En ambas representaciones se utilizaron matrices de datos originales. En el PCO de datos de cobertura se representaron únicamente los taxones que mostraron porcentajes de coberturas superiores al 1%.

Los datos de *Diadema* aff. *antillarum* (densidad, biotipo y biomasa), cobertura total y cobertura de los taxones más abundantes (>1%), se analizaron con ANOVAs de tres vías por permutaciones (Anderson, 2001; Anderson & Millar, 2004), basados en las distancias euclídeas de matrices de datos originales (Anderson, 2004; Anderson & Millar, 2004), usando 4999 permutaciones (Anderson & ter Braak, 2003). El diseño del análisis coincidió con los multivariantes: SECTOR como factor fijo con tres niveles, LOCALIDAD como factor aleatorio con doce niveles y anidado en SECTOR, y ESTACIÓN como factor aleatorio con dos niveles y anidado en LOCALIDAD y SECTOR. Para el factor SECTOR se efectuaron las comparaciones a posteriori dos a dos (Anderson, 2004).

Se utilizaron correlaciones de Spearman para estudiar la relación entre el índice de rugosidad y la cobertura total, riqueza (datos de presencia/ausencia) y cobertura de los taxones más abundantes.

Para el cálculo de los descriptivos y correlaciones de los diferentes análisis se empleó el programa SPSS 15.0, mientras que los análisis multivariantes y univariantes se realizaron con PRIMER-E® v.6 + PERMANOVA+ (www.primere.com; Clarke & Gorley, 2006).

## RESULTADOS.

### **Variación espacial de las densidades, biotipo y biomasa de *Diadema* aff. *antillarum*.**

Los parámetros poblacionales medios (densidad, biotipo y biomasa) para el conjunto de los blanquizales estudiados fueron los siguientes:  $5,75 \pm 2,16$  erizos/m<sup>2</sup>,  $42,98 \pm 11,01$  mm de ancho de caparazón y  $360,55 \pm 121,84$  g peso seco/m<sup>2</sup>. Las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* entre los sectores fueron similares entre sí y no se registraron diferencias significativas (Tabla 4.1; Fig. 4.3). El factor LOCALIDAD, reflejó diferencias significativas entre las localidades dentro de cada uno de los sectores, mientras que no se encontraron diferencias entre las estaciones de muestreo (Tabla 4.1; Fig. 4.4).

El biotipo no experimentó diferencias significativas entre los sectores pero sí entre los factores LOCALIDAD y ESTACIÓN. Finalmente, la biomasa mostró un patrón común con la densidad, con medias similares para los factores SECTOR y ESTACIÓN, pero con diferencias significativas entre localidades (Tabla 4.1; Fig. 4.3; Fig. 4.4).

| <b>Densidad</b>     |     |       |          |         |
|---------------------|-----|-------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl  | MC    | Pseudo-F | p(perm) |
| SEC                 | 2   | 0,263 | 0,183    | 0,841   |
| LOC (SEC)           | 9   | 1,439 | 8,017    | 0,004   |
| EST (LOC (SEC))     | 12  | 0,179 | 1,786    | 0,057   |
| Residual            | 96  | 0,100 |          |         |
| Total               | 119 |       |          |         |

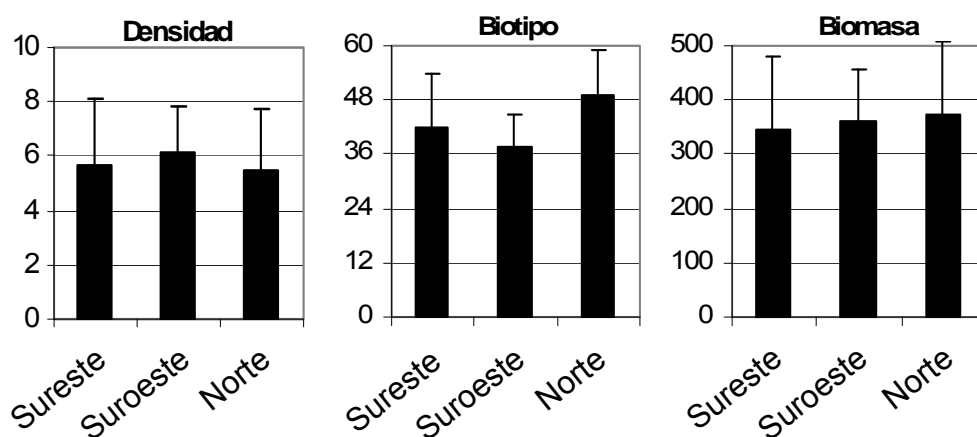
  

| <b>Biotipo</b>      |     |        |          |         |
|---------------------|-----|--------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| SEC                 | 2   | 22,778 | 1,653    | 0,219   |
| LOC (SEC)           | 9   | 13,832 | 24,362   | 0,001   |
| EST (LOC (SEC))     | 12  | 0,568  | 2,546    | 0,002   |
| Residual            | 343 | 0,223  |          |         |
| Total               | 366 |        |          |         |

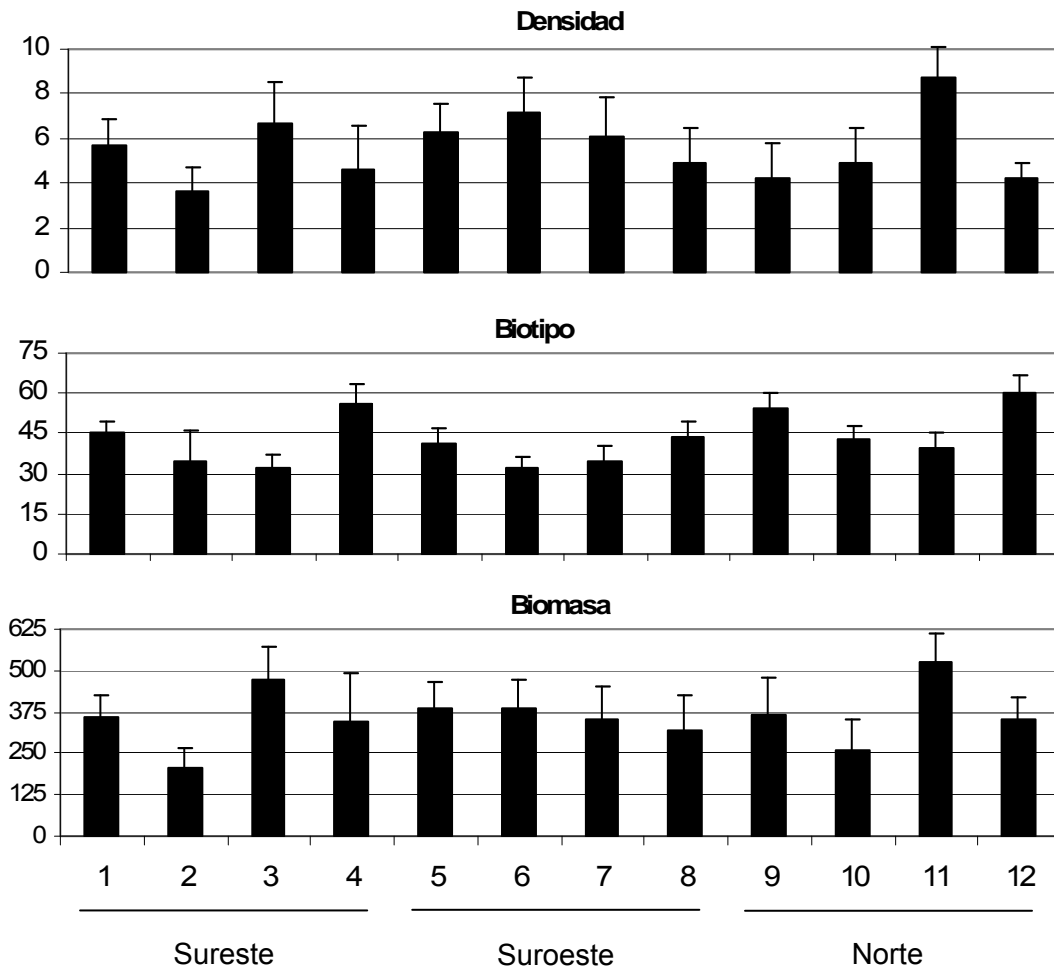
  

| <b>Biomasa</b>      |     |        |          |         |
|---------------------|-----|--------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| SEC                 | 2   | 8,316  | 0,134    |         |
| LOC (SEC)           | 9   | 62,040 | 5,655    | 0,893   |
| EST (LOC (SEC))     | 12  | 10,970 | 1,665    | 0,004   |
| Residual            | 96  | 6,586  |          | 0,079   |
| Total               | 119 |        |          |         |

**Tabla 4.1.** Resultados de los ANOVAs de tres vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de densidad, biotipo y biomasa de *Diadema aff. antillarum*, comparando dichas variables entre los sectores, localidades y estaciones muestreadas en la isla de Tenerife.



**Figura 4.3.** Parámetros poblacionales medios ( $\pm$ SD) de *Diadema aff. antillarum* por sectores: densidad ( $n^\circ$  erizos/ $m^2$ ), biotipo (diámetro caparazón en mm) y biomasa (g peso seco/ $m^2$ ).



**Figura 4.4.** Parámetros poblacionales medios ( $\pm$ SD) de *Diadema* aff. *antillarum* por localidades según aparecen numeradas en la Fig. 4.1. Densidad (nº erizos/m<sup>2</sup>), biotipo (diámetro caparazón en mm) y biomasa (g peso seco/m<sup>2</sup>).

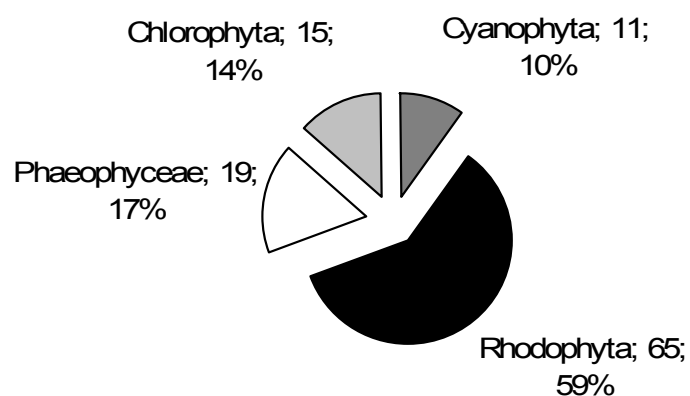
#### Composición de las comunidades de macroalgas.

Un total de 111 taxones fueron reconocidos en este trabajo (65 Rhodophyta, 19 Phaeophyceae, 16 Chlorophyta, 11 Cyanophyta) (Tabla 4.2, Fig. 4.5). En los blanquizales estudiados están representados 22 órdenes de algas. Ceramiales, con 40 especies (36%), es el orden mejor representado, seguido de Corallinales con 13 (11%), Hormogonales con 9 (8%) y Dictyotales con 7 (6%) (Fig. 4.6). Desde el punto de vista de los grupos funcionales, las formas filamentosas con 56 especies, costrosas 14 especies, macrófitos corticados 12 especies, y microalgas 11 especies, son los grupos mejor representados (Fig. 4.7).

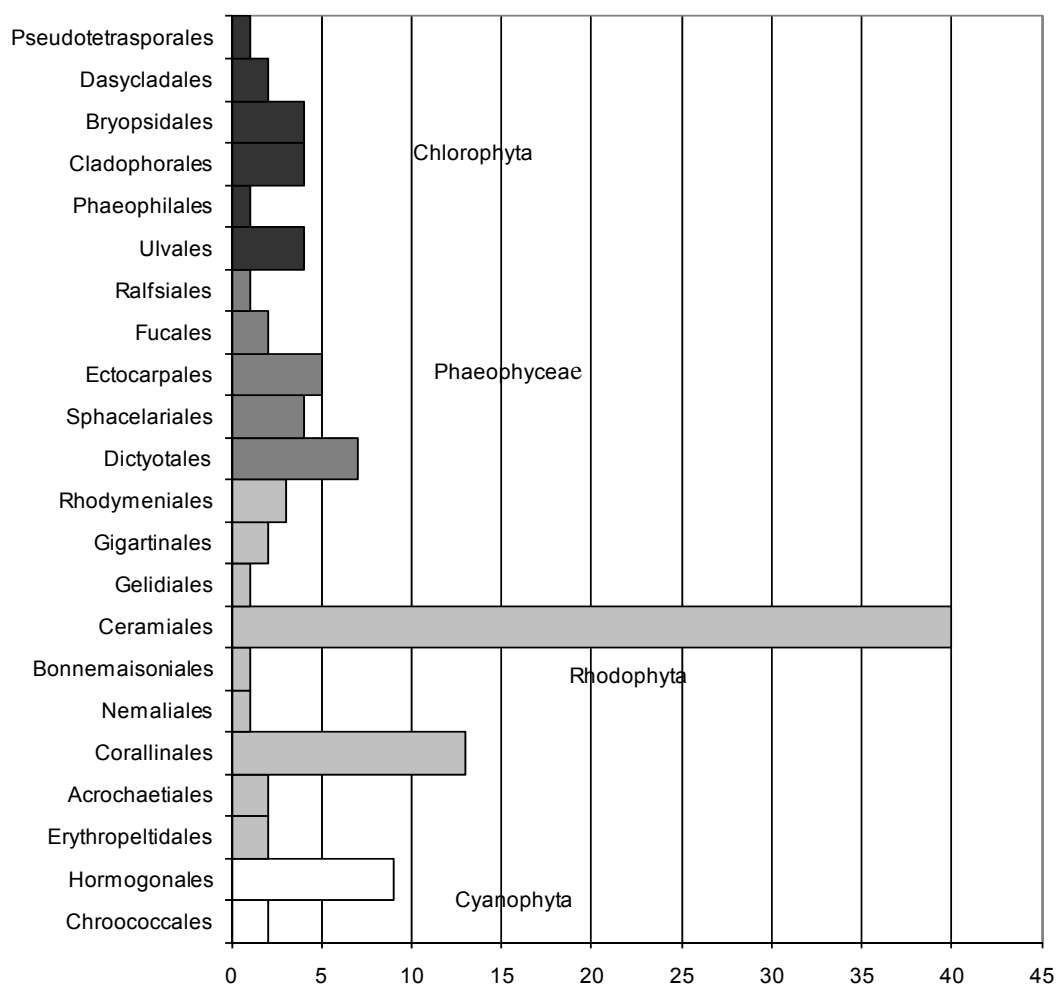
La cobertura total media para los blanquizales estudiados fue de  $62,69 \pm 26,99\%$ . Seis taxones representaron el 96,71% de la cobertura total: costras tipo II ( $29,65 \pm 27,52\%$  cobertura; 91,66% frecuencia), costras tipo I ( $16,90 \pm 13,11\%$  cobertura; 95,83% frecuencia), *Hydrolithon onkodes* ( $8,23 \pm 17,61\%$  cobertura; 29,16% frecuencia), *Pseudolithoderma adriaticum* ( $2,74 \pm 7,08\%$  cobertura; 35,00% frecuencia), *Lobophora variegata* ( $1,98 \pm 3,78\%$



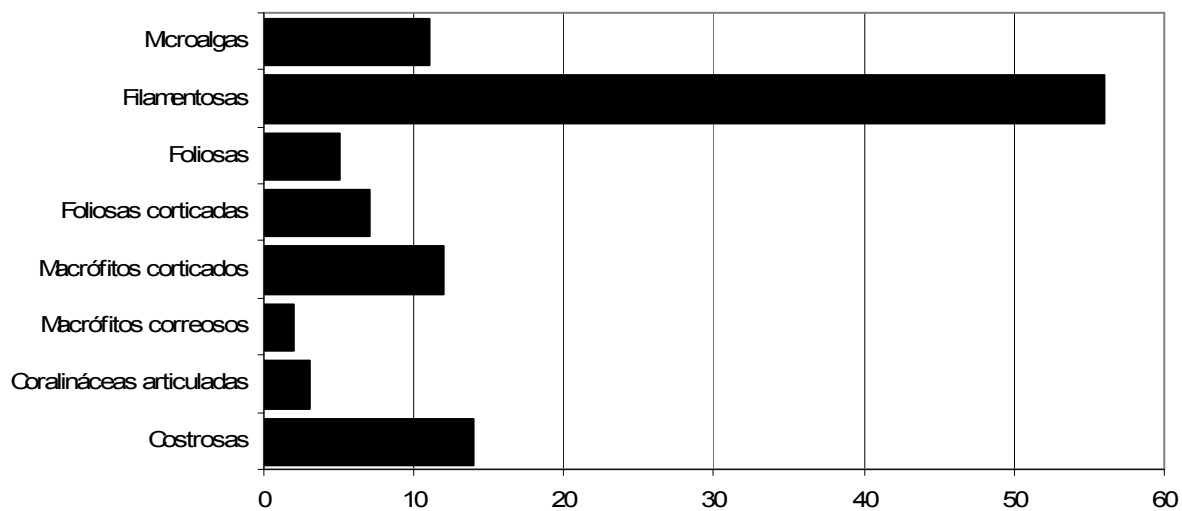
cobertura; 60,00% frecuencia) y filamentosas ( $1,13 \pm 2,26\%$  cobertura; 43,33% frecuencia) (Tabla 4.3).



**Figura 4.5.** Número y porcentaje de especies en los cuatro grandes grupos taxonómicos de algas.



**Figura 4.6.** Distribución del número de especies por órdenes en los cuatro grandes grupos taxonómicos de algas.



**Figura 4.7.** Número de especies incluidas en cada uno de los grupos funcionales de Steneck & Dethier (1994).

| ESPECIES                            | SE   | SO   | N    | ESPECIES                            | SE   | SO   | N    |
|-------------------------------------|------|------|------|-------------------------------------|------|------|------|
| <b>Cyanophyta</b>                   |      |      |      | <i>Nitophyllum punctatum</i>        | 0    | 0    | 2,5  |
| <i>Anacystis dimidiata</i>          | 7,5  | 7,5  | 5    | <i>Peyssonnelia dubyi</i>           | 0    | 0    | 17,5 |
| <i>Calothrix crustacea</i>          | 15   | 20   | 12,5 | <i>Peyssonnelia rubra</i>           | 0    | 5    | 0    |
| <i>Entophysalis deusta</i>          | 0    | 2,5  | 0    | <i>Phymatolithon lenormandii</i>    | 7,5  | 5    | 2,5  |
| <i>Microcoleus lyngbyaceus</i>      | 60   | 45   | 40   | <i>Platysiphonia caribaea</i>       | 0    | 0    | 7,5  |
| <i>Oscillatoria lutea</i>           | 5    | 7,5  | 0    | <i>Pneophyllum fragile</i>          | 0    | 0    | 2,5  |
| <i>Oscillatoria princeps</i>        | 15   | 5    | 15   | <i>Polysiphonia ferulacea</i>       | 2,5  | 7,5  | 0    |
| <i>Oscillatoria submembranacea</i>  | 0    | 5    | 2,5  | <i>Polysiphonia flocculosa</i>      | 5    | 0    | 2,5  |
| <i>Schizothrix arenaria</i>         | 0    | 0    | 2,5  | <i>Polysiphonia funebris</i>        | 2,5  | 5    | 25   |
| <i>Schizothrix calcicola</i>        | 10   | 17,5 | 15   | <i>Polysiphonia scopulorum</i>      | 0    | 2,5  | 0    |
| <i>Schizothrix mexicana</i>         | 0    | 15   | 12,5 | <i>Polysiphonia sp.</i>             | 2,5  | 5    | 5    |
| <i>Spirulina subsalsa</i>           | 5    | 2,5  | 2,5  | <i>Ptilothamnion speluncarum</i>    | 30   | 22,5 | 30   |
| <b>Rhodophyta</b>                   |      |      |      | <i>Spermothamnion flabellatum</i>   | 12,5 | 2,5  | 10   |
| <i>Acrochaetium daviesii</i>        | 2,5  | 5    | 0    | <i>Spongoclonium caribaeum</i>      | 0    | 5    | 5    |
| <i>Acrochaetium gracile</i>         | 2,5  | 7,5  | 10   | <i>Taenioma nanum</i>               | 0    | 0    | 12,5 |
| <i>Acrosorium ciliolatum</i>        | 2,5  | 0    | 0    | <i>Titanoderma polycephalum</i>     | 2,5  | 2,5  | 20   |
| <i>Amphiroa fragilissima</i>        | 0    | 2,5  | 5    | <i>Vickersia baccata</i>            | 0    | 0    | 2,5  |
| <i>Anotrichium furcellatum</i>      | 2,5  | 2,5  | 0    | <i>Womersleyella setacea</i>        | 40   | 30   | 25   |
| <i>Anotrichium tenue</i>            | 32,5 | 15   | 37,5 | <i>Wrangelia argus</i>              | 0    | 0    | 5    |
| <i>Antithamnionella boergesenii</i> | 0    | 0    | 2,5  | <b>Phaeophyceae</b>                 |      |      |      |
| <i>Aphanocladia stichidiosa</i>     | 0    | 0    | 2,5  | <i>Canistrocarpus cervicornis</i>   | 0    | 5    | 2,5  |
| <i>Apoglossum ruscifolium</i>       | 0    | 7,5  | 27,5 | <i>Dictyota fasciola</i>            | 2,5  | 0    | 0    |
| <i>Asparagopsis taxiformis</i>      | 5    | 0    | 0    | <i>Dictyota pfaffii</i>             | 12,5 | 15   | 25   |
| <i>A. taxiformis</i> (esporófito)   | 47,5 | 47,5 | 50   | <i>Dictyota sp.</i>                 | 17,5 | 22,5 | 27,5 |
| <i>Botryocladia boergesenii</i>     | 0    | 0    | 2,5  | <i>Halopteris scoparia</i>          | 5    | 0    | 0    |
| <i>Callithamniella tingitana</i>    | 2,5  | 5    | 50   | <i>Hincksia mitchelliae</i>         | 7,5  | 0    | 0    |
| <i>Callithamnion tetragonum</i>     | 0    | 0    | 2,5  | <i>Lobophora variegata</i>          | 60   | 55   | 67,5 |
| <i>Centroceras clavulatum</i>       | 7,5  | 5    | 0    | <i>Padina pavonica</i>              | 10   | 0    | 0    |
| <i>Ceramium codii</i>               | 2,5  | 5    | 7,5  | <i>Sphacelaria cirrosa</i>          | 72,5 | 50   | 45   |
| <i>Ceramium diaphanum</i>           | 0    | 0    | 5    | <i>Sphacelaria plumula</i>          | 2,5  | 0    | 2,5  |
| <i>Ceramium flaccidum</i>           | 25   | 30   | 27,5 | <i>Sphacelaria sp.</i>              | 15   | 25   | 42,5 |
| <i>Ceramium tenerimum</i>           | 12,5 | 17,5 | 40   | <i>Sphacelaria rigidula</i>         | 2,5  | 2,5  | 2,5  |
| <i>Champia parvula</i>              | 0    | 0    | 7,5  | <i>Styopodium zonale</i>            | 0    | 0    | 7,5  |
| <i>Cottoniella filamentosa</i>      | 0    | 0    | 5    | <i>Myrionema sp.</i>                | 0    | 2,5  | 5    |
| <i>Crouania attenuata</i>           | 2,5  | 12,5 | 5    | <i>Nemacystus flexuosus</i>         | 2,5  | 0    | 0    |
| <i>Dasya crouaniana</i>             | 0    | 0    | 5    | <i>Feldmannia globifera</i>         | 2,5  | 0    | 0    |
| <i>Dasya hutchinsiae</i>            | 10   | 12,5 | 27,5 | <i>Feldmannia irregularis</i>       | 5    | 2,5  | 0    |
| <i>Diplothamnion jolyi</i>          | 0    | 5    | 2,5  | <i>Colpomenia sinuosa</i>           | 0    | 2,5  | 0    |
| <i>Erythrocladia irregularis</i>    | 0    | 0    | 2,5  | <i>Cystoseira compressa</i>         | 5    | 2,5  | 0    |
| <i>Erythrotrichia carnea</i>        | 7,5  | 5    | 7,5  | <i>Sargassum sp.</i>                | 12,5 | 0    | 0    |
| <i>Gelidiopsis intricata</i>        | 47,5 | 47,5 | 15   | <i>Pseudolithoderma aadriaticum</i> | 57,5 | 40   | 30   |
| <i>Gelidium pusillum</i>            | 25   | 37,5 | 57,5 | <b>Chlorophyta</b>                  |      |      |      |
| <i>Grallatoria reptans</i>          | 0    | 5    | 12,5 | <i>Parvocaulis parvulus</i>         | 0    | 0    | 2,5  |
| <i>Griffithsia phyllamphora</i>     | 0    | 5    | 30   | <i>Parvocaulis polyphysoides</i>    | 2,5  | 0    | 0    |
| <i>Haliptilon virgatum</i>          | 2,5  | 5    | 12,5 | <i>Acrochaete geniculata</i>        | 2,5  | 0    | 0    |
| <i>Herposiphonia secunda</i>        | 70   | 60   | 52,5 | <i>Anadyomene saldanhae</i>         | 0    | 0    | 2,5  |
| <i>Heterosiphonia crispella</i>     | 12,5 | 15   | 35   | <i>Blastophysa rhizopus</i>         | 5    | 5    | 2,5  |
| <i>Hydrolithon farinosum</i>        | 95   | 90   | 85   | <i>Bryopsis plumosa</i>             | 2,5  | 0    | 2,5  |
| <i>Hydrolithon onkodes</i>          | 5    | 5    | 42,5 | <i>Chaetomorpha aerea</i>           | 15   | 0    | 7,5  |
| <i>Hydrolithon samoëense</i>        | 60   | 60   | 82,5 | <i>Cladophora laetevirens</i>       | 20   | 12,5 | 30   |
| <i>Hypoglossum hypoglossoides</i>   | 5    | 12,5 | 57,5 | <i>Derbesia tenuissima</i>          | 0    | 0    | 10   |
| <i>Jania adhaerens</i>              | 80   | 85   | 77,5 | <i>Ernodesmis verticillata</i>      | 10   | 0    | 2,5  |
| <i>Laurencia sp.</i>                | 10   | 15   | 17,5 | <i>Ochlochaete hystrix</i>          | 10   | 7,5  | 7,5  |
| <i>Liagora tetrasporifera</i>       | 0    | 2,5  | 0    | <i>Phaeophila dendroides</i>        | 5    | 5    | 5    |
| <i>Lithophyllum vickersiae</i>      | 2,5  | 0    | 7,5  | <i>Pseudochlorodesmis furcelata</i> | 77,5 | 75   | 75   |
| <i>Mesophyllum lichenoides</i>      | 0    | 0    | 2,5  | <i>Pseudotetraspora marina</i>      | 12,5 | 15   | 2,5  |
| <i>Neogoniolithon hirtum</i>        | 22,5 | 10   | 22,5 | <i>Ulva sp.</i>                     | 5    | 2,5  | 2,5  |
| <i>Neogoniolithon orotavicum</i>    | 20   | 57,5 | 15   | <i>Ulvella setchellii</i>           | 0    | 0    | 2,5  |
| <i>Neosiphonia sphaerocarpa</i>     | 5    | 0    | 0    |                                     |      |      |      |

**Tabla 4.2.** Taxones reconocidos en el estudio y su porcentaje de frecuencia en cada uno de los sectores distinguidos en la isla de Tenerife. Un listado de todas las especies identificadas en este estudio, ordenadas sistemáticamente y con sus autorías, ha sido incluido en el Anexo I.

| Taxones                              | Tenerife           |          | SE                 | SO                 | N                 |
|--------------------------------------|--------------------|----------|--------------------|--------------------|-------------------|
|                                      | (M±SD)             | Frec.(%) | (M±SD)             | (M±SD)             | (M±SD)            |
| <b>Rhodophyta</b>                    |                    |          |                    |                    |                   |
| <i>Asparagopsis taxiformis</i>       | 0,01±0,09          | 0,83     | 0,03±0,25          | ---                | ---               |
| Costras tipo I                       | 16,90±13,11        | 95,83    | 22,63±9,80         | 19,08±15,32        | 9,00±9,56         |
| Costras tipo II                      | 29,65±27,52        | 91,66    | 17,43±20,64        | 24,43±24,42        | 47,10±28,21       |
| Filamentosas                         | 1,13±2,26          | 43,33    | 0,70±1,32          | 0,73±0,98          | 1,98±3,43         |
| <i>Gelidiopsis intricata</i>         | 0,05±0,25          | 4,16     | 0,03±0,15          | 0,10±0,37          | 0,03±0,15         |
| <i>Hydrolithon onkodes</i>           | 8,23±17,61         | 29,16    | ---                | ---                | 24,68±23,02       |
| <i>Jania adhaerens</i>               | 0,58±1,01          | 37,50    | 0,85±1,33          | 0,58±0,98          | 0,33±0,52         |
| <i>Liagora tetrasporifera</i>        | 0,01±0,09          | 0,83     | ---                | 0,03±0,5           | 0                 |
| <i>Peyssonnelia</i> spp.             | 0,01±0,09          | 0,83     | ---                | ---                | 0,03±0,15         |
| <i>Titanoderma polycephalum</i>      | 0,17±0,80          | 6,66     | ---                | ---                | 0,5±1,34          |
| <b>Phaeophyceae</b>                  |                    |          |                    |                    |                   |
| <i>Colpomenia sinuosa</i>            | 0,02±0,18          | 0,83     | 0,05±0,31          | ---                | ---               |
| <i>Cystoseira compressa</i>          | 0,04±0,20          | 4,16     | 0,10±0,30          | 0,03±0,15          | ---               |
| <i>Dictyota fasciola</i>             | 0,01±0,09          | 0,83     | 0,03±0,15          | ---                | ---               |
| <i>Dictyota paffii</i>               | 0,35±0,91          | 18,33    | 0,15±0,48          | 0,45±0,95          | 0,45±1,15         |
| <i>Dictyota</i> sp.                  | 0,22±0,52          | 17,50    | 0,30±1,32          | 0,08±0,26          | 0,28±0,50         |
| <i>Lobophora variegata</i>           | 1,98±3,78          | 60,00    | 1,08±1,09          | 0,83±1,39          | 4,03±5,83         |
| <i>Padina pavonica</i>               | 0,04±0,23          | 3,33     | 0,13±0,40          | ---                | ---               |
| <i>Pseudolithoderma adriaticum</i>   | 2,74±7,08          | 35,00    | 1,88±3,70          | 5,93±11,06         | 0,43±0,50         |
| <i>Sargassum</i> sp.                 | 0,06±0,23          | 5,83     | 0,13±0,33          | ---                | 0,05±0,22         |
| <i>Styopodium zonale</i>             | 0,03±0,75          | 2,50     | ---                | ---                | 0,08±0,26         |
| <b>Chlorophyta</b>                   |                    |          |                    |                    |                   |
| <i>Chaetomorpha aerea</i>            | 0,02±0,12          | 1,66     | 0,05±0,22          | ---                | ---               |
| <i>Ernodesmis verticillata</i>       | 0,06±0,32          | 4,16     | 0,18±0,54          | ---                | ---               |
| <i>Pseudochlorodesmis furcellata</i> | 0,41±0,83          | 28,33    | 0,48±1,76          | 0,35±0,62          | 0,40±0,59         |
| <b>Total</b>                         | <b>62,69±26,99</b> |          | <b>46,18±19,69</b> | <b>52,58±25,76</b> | <b>89,33±7,71</b> |

**Tabla 4.3.** Cobertura media total y por sectores ( $\pm$ SD) y porcentaje de frecuencia de las especies identificadas in situ.

### Variación espacial en la estructura y composición de las comunidades de macroalgas.

Los análisis de la estructura y composición de las comunidades de macroalgas realizados a partir de las técnicas multivariantes, tanto para los datos de cobertura como los de presencia/ausencia, revelan diferencias significativas para la mayoría de los factores estudiados (Tabla 4.4). Los datos de cobertura muestran diferencias para los tres factores, siendo las mayores diferencias para los factores LOCALIDAD y ESTACIÓN. Los análisis a posteriori para el factor SECTOR revelan diferencias para los sectores Sureste-Norte, y para Suroeste-Norte ( $t=2,560$ ,  $p=0,015$ ;  $t=1,929$ ,  $p=0,022$ , respectivamente), mientras que los sectores Sureste y Suroeste resultaron ser estadísticamente similares. Por otro lado, los datos de presencia/ausencia muestran diferencias para el factor SECTOR y LOCALIDAD pero no para el factor ESTACIÓN. Al igual que sucedió con los datos de cobertura, los análisis a posteriori muestran diferencias entre los sectores Sureste-Norte y Suroeste-Norte ( $t=1,679$ ,  $p=0,009$ ;  $t=1,543$ ,  $p=0,026$ ), pero no para el par Sureste-Suroeste.

El análisis de ordenación (PCO) para los datos de cobertura (Fig. 4.8), indica una clara diferencia entre el sector Norte y el resto. En este sector parece existir una mayor dispersión de las muestras, relacionada con una composición y

estructura de las comunidades más variable. Este gráfico, junto con la Tabla 4.3 y la Fig. 4.9, ponen en evidencia que la composición y estructura de las comunidades son muy diferentes entre los sectores. Las costras tipo I y *Pseudolithoderma adriaticum* están más relacionadas y son más abundantes en los blanquiales de los sectores Sureste y Suroeste, mientras que costras tipo II, *Hydrolithon onkodes*, *Lobophora variegata* y filamentosas lo están con los blanquiales del sector Norte (Fig. 4.8).

| <b>Cobertura</b>    |     |        |          |         |
|---------------------|-----|--------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| SEC                 | 2   | 3313,4 | 3,320    | 0,008   |
| LOC (SEC)           | 9   | 9978,2 | 2,888    | 0,001   |
| EST (LOC (SEC))     | 12  | 3454,9 | 9,324    | 0,001   |
| Residual            | 96  | 370    |          |         |
| Total               | 119 |        |          |         |

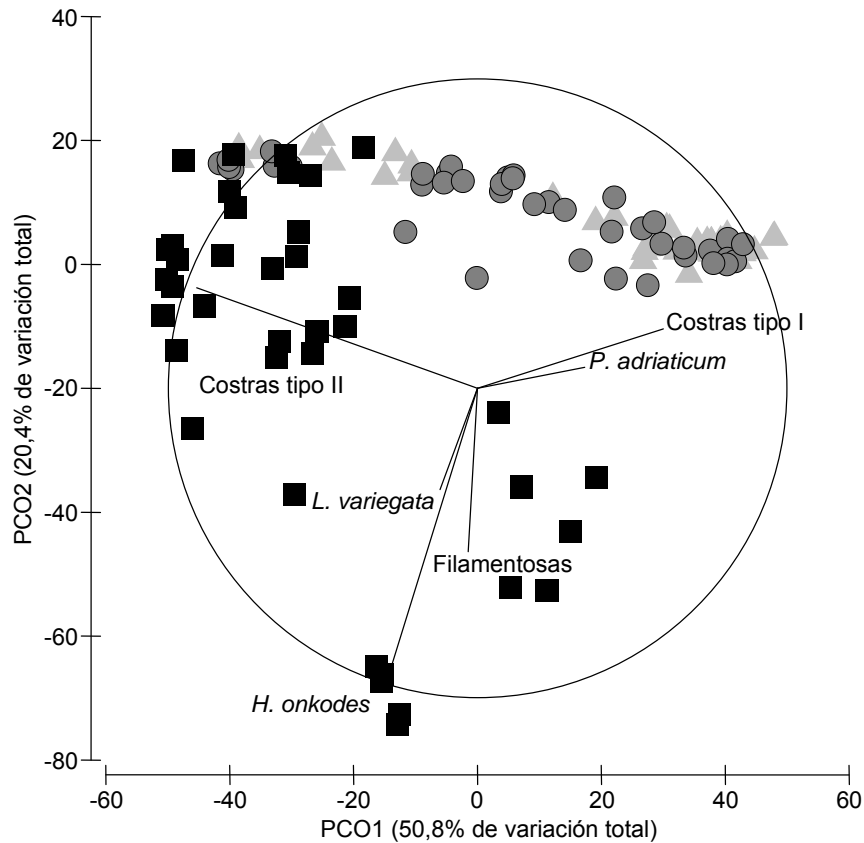
  

| <b>Presencia/ausencia</b> |     |        |          |         |
|---------------------------|-----|--------|----------|---------|
| Fuente de variación       | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| SEC                       | 2   | 9988,5 | 2,026    | 0,015   |
| LOC (SEC)                 | 9   | 4929,5 | 2,910    | 0,001   |
| EST (LOC (SEC))           | 12  | 1693,7 | 1,069    | 0,293   |
| Residual                  | 96  | 1583,3 |          |         |
| Total                     | 119 |        |          |         |

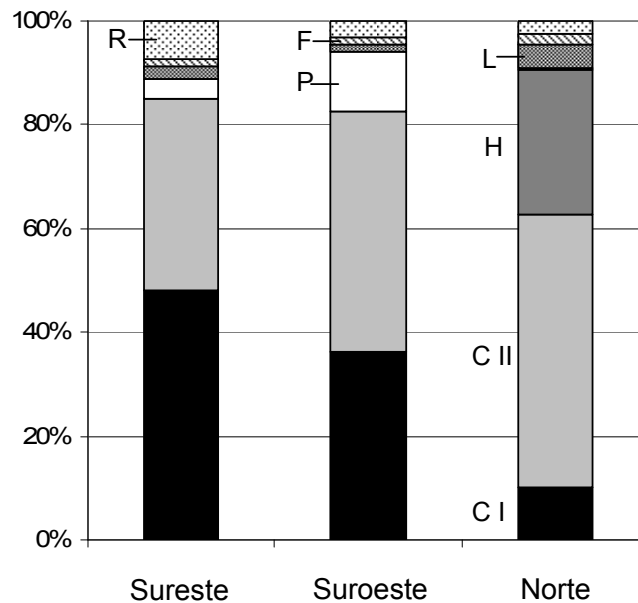
**Tabla 4.4.** Resultados de los PERMANOVAs para los datos de cobertura y presencia/ausencia de las algas en los diferentes sectores, localidades y estaciones muestreadas en la isla de Tenerife.

En el PCO de los datos de presencia/ausencia también se observa la misma tendencia. Las muestras del sector Norte quedan separadas de las del Sureste y del Suroeste, aunque aparecen más agrupadas entre sí y la variabilidad explicada por el análisis es sensiblemente menor (Fig. 4.10). La Tabla 4.2 sintetiza los datos de presencia/ausencia para cada uno de los sectores y en ella se puede comprobar como muchas especies tienden a ser más frecuentes en un sector/es respecto al resto.

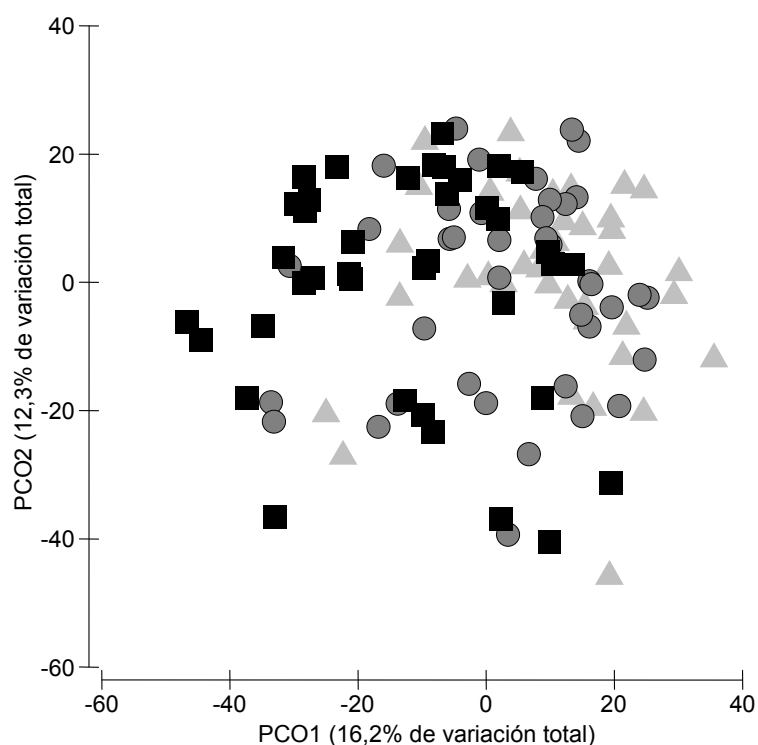
El estudio de la variación de la cobertura total indica diferencias significativas para los factores SECTOR y ESTACIÓN (Tabla 4.5). Por sectores, el Norte presenta coberturas más elevadas que el resto (Tabla 4.3). Los análisis a posteriori muestran diferencias entre este sector y el resto (Sureste-Norte:  $t=4,518$ ,  $p=0,007$ ; Suroeste-Norte:  $t=3,281$ ,  $p=0,019$ ), mientras que el Sureste y Suroeste son estadísticamente similares. Como muestra la Fig. 4.11, el porcentaje de cobertura total en cada una de las localidades estudiadas es similar, no reconociéndose diferencias significativas.



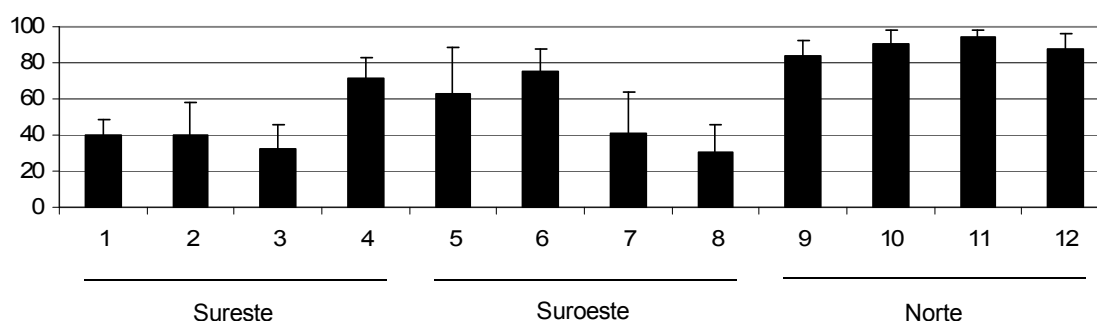
**Figura 4.8.** Gráfico de ordenación de los muestreos realizados en los blanquiales del sector Sureste (▲), Suroeste (●) y Norte (■) de la isla de Tenerife, que incluye los dos primeros ejes del análisis de coordenadas principales (PCO) (71,2% de la variabilidad original de los datos), en base a la similitud de Bray-Curtis calculada sobre datos de cobertura del total de las especies. Los vectores representan los seis taxones de mayor abundancia (cobertura media >1%: costras tipo I, costras tipo II, filamentosas, *Hydrolithon onkodes*, *Lobophora variegata* y *Pseudolithoderma adriaticum*).



**Figura 4.9.** Porcentaje de contribución de los taxones más abundantes a la cobertura total en cada uno de los sectores. C I, costras tipo I; C II, costras tipo II; F, filamentosas; H, *Hydrolithon onkodes*; L, *Lobophora variegata*; P, *Pseudolithoderma adriaticum*; R, resto de especies.



**Figura 4.10.** Gráfico de ordenación de los muestreos realizados en los blanquiales del sector Sureste (▲), Suroeste (●) y Norte (■) de la isla de Tenerife, que incluye los dos primeros ejes del análisis de coordenadas principales (PCO) (28,5% de la variabilidad original de los datos), en base a la similitud de Bray-Curtis calculada sobre datos de presencia/ausencia del total de especies.



**Figura 4.11.** Cobertura total media ( $\pm$ SD) en cada una de las localidades estudiadas, según aparecen numeradas en la Fig. 4.1.

| Cobertura Total     |     |        |          |         |
|---------------------|-----|--------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| SEC                 | 2   | 93,293 | 7,525    | 0,013   |
| LOC (SEC)           | 9   | 12,397 | 2,430    | 0,068   |
| EST (LOC (SEC))     | 12  | 5,101  | 7,322    | 0,001   |
| Residual            | 96  | 0,696  |          |         |
| Total               | 119 |        |          |         |

**Tabla 4.5.** Resultados de los ANOVAs de tres vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de la cobertura total de los taxones identificados in situ en los diferentes sectores, localidades y estaciones muestreadas en la isla de Tenerife.

**Variación espacial en las coberturas de los taxones más abundantes.**

Los análisis de cobertura media para los seis taxones más abundantes (cobertura >1%) se muestran en la Tabla 4.6. Para el factor SECTOR, las coberturas de las especies son similares a excepción de costras tipo I y de *Hydrolithon onkodes* (Tabla 4.3). En ambos casos, los test a posteriori muestran que estas diferencias resultan de comparar el sector Norte con el resto: costras tipo I (Sureste-Norte:  $t=3,263$ ,  $p=0,022$ ), *Hydrolithon onkodes* (Sureste-Norte:  $t=4,226$ ,  $p=0,008$ ; Suroeste-Norte:  $t=4,224$ ,  $p=0,009$ ). Para LOCALIDAD, la cobertura de los taxones tiene una gran variación detectándose diferencias para la mayoría, salvo para costras tipo I y filamentosas (Fig. 4.12). Finalmente, para el factor ESTACIÓN se encuentran diferencias significativas para todos los taxones.

| <b>Costras tipo I</b> |     |        |          |         | <b>Costras tipo II</b> |        |          |         |
|-----------------------|-----|--------|----------|---------|------------------------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación   | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) | gl                     | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| SEC                   | 2   | 48,778 | 4,059    | 0,049   | 2                      | 94,588 | 1,606    | 0,244   |
| LOC (SEC)             | 9   | 12,017 | 1,496    | 0,266   | 9                      | 58,886 | 4,507    | 0,004   |
| EST (LOC(SEC))        | 12  | 8,030  | 10,396   | < 0,001 | 12                     | 13,065 | 11,898   | < 0,001 |
| Residual              | 96  | 0,772  |          |         | 96                     | 11,091 |          |         |
| Total                 | 119 |        |          |         | 119                    |        |          |         |

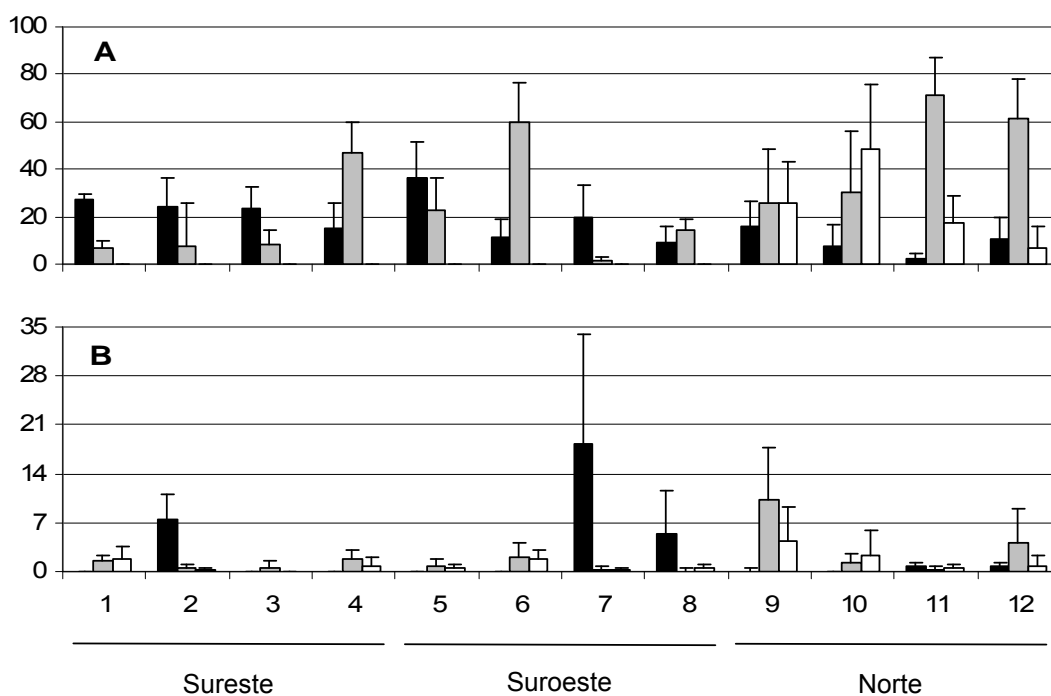
| <b>H. onkodes</b>   |     |        |          |         | <b>P. adriaticum</b> |        |          |         |
|---------------------|-----|--------|----------|---------|----------------------|--------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) | gl                   | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| SEC                 | 2   | 245,01 | 17,86    | 0,002   | 2                    | 9,315  | 0,538    | 0,606   |
| LOC (SEC)           | 9   | 13,718 | 3,68     | 0,018   | 9                    | 17,291 | 3,264    | 0,032   |
| EST (LOC (SEC))     | 12  | 3,726  | 4,27     | < 0,001 | 12                   | 5,296  | 45,623   | < 0,001 |
| Residual            | 96  | 0,872  |          |         | 96                   | 0,116  |          |         |
| Total               | 119 |        |          |         | 119                  |        |          |         |

| <b>L. variegata</b> |     |        |          |         | <b>Filamentosas</b> |       |          |         |
|---------------------|-----|--------|----------|---------|---------------------|-------|----------|---------|
| Fuente de variación | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) | gl                  | MC    | Pseudo-F | p(perm) |
| SEC                 | 2   | 10,413 | 1,779    | 0,229   | 2                   | 2,036 | 1,092    | 0,384   |
| LOC (SEC)           | 9   | 5,851  | 4,547    | 0,009   | 9                   | 1,864 | 0,576    | 0,805   |
| EST (LOC (SEC))     | 12  | 1,286  | 3,232    | < 0,001 | 12                  | 3,235 | 11,109   | < 0,001 |
| Residual            | 96  | 0,398  |          |         | 96                  |       |          |         |
| Total               | 119 |        |          |         | 119                 |       |          |         |

**Tabla 4.6.** Resultados de los ANOVAs de tres vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de las coberturas medias de los seis taxones más abundantes (cobertura >1%) entre los diferentes sectores, localidades y estaciones muestreadas en la isla de Tenerife.





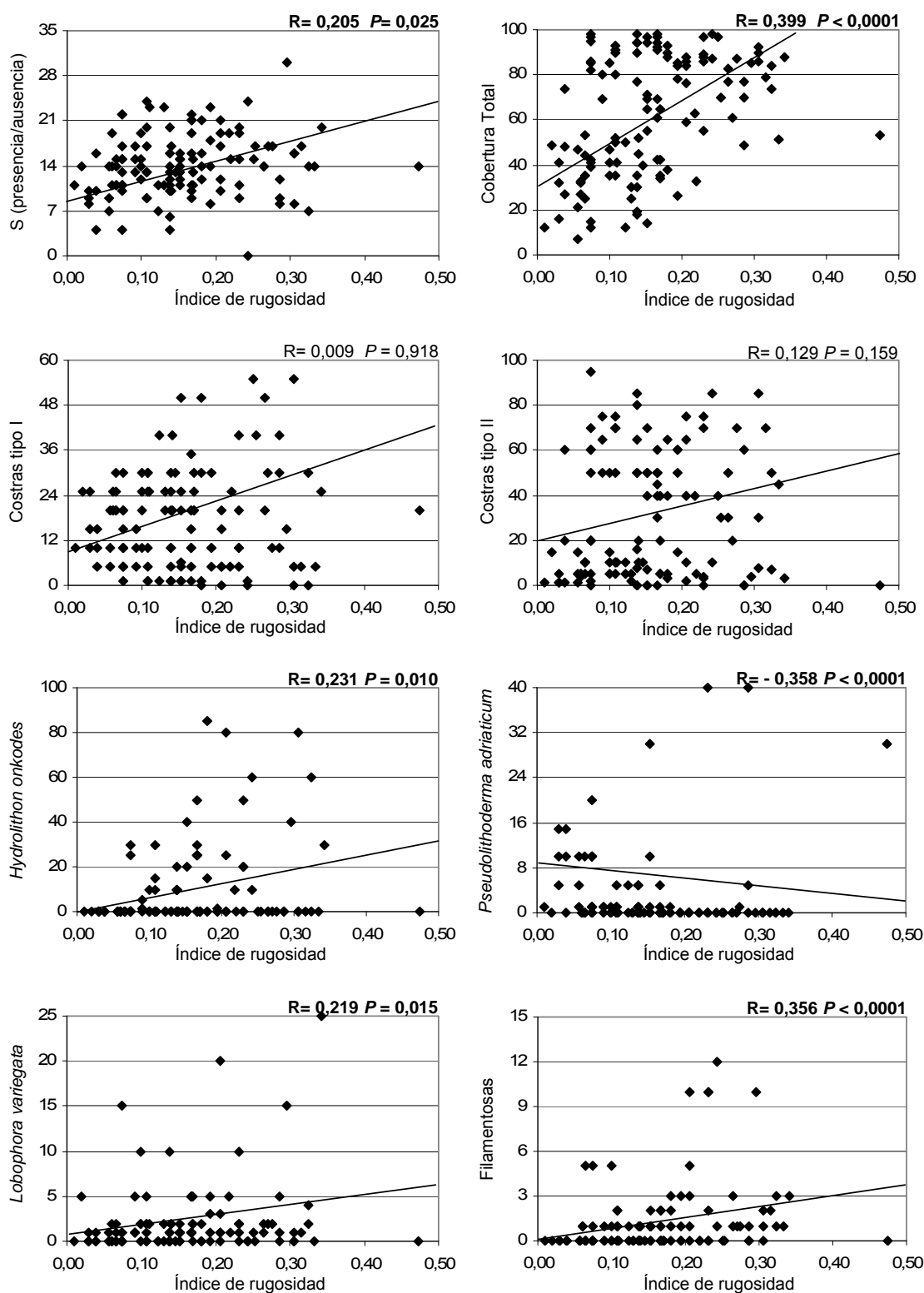
**Figura 4.12.** Cobertura total media ( $\pm$ SD) en cada una de las localidades estudiadas, según aparecen numeradas en la Fig. 4.1. **A:** costras tipo I (negro), costras tipo II (gris), *Hydrolithon onkododes* (blanco). **B:** *Pseudolithoderma adriaticum* (negro), *Lobophora variegata* (gris), filamentosas (blanco).

### Variación de la riqueza y la cobertura de las macroalgas en función de la rugosidad de la roca.

La relación entre la rugosidad de la roca y la riqueza (presencia/ausencia), cobertura total y cobertura de los taxones más abundantes (cobertura >1%) se muestra en la Fig. 4.13. Riqueza, cobertura total y cobertura de *Hydrolithon onkododes*, *Lobophora variegata* y filamentosas presentan una relación positiva y significativa con el incremento de la rugosidad. Por el contrario, para *Pseudolithoderma adriaticum* la correlación es negativa. Para costras tipo I y costras tipo II no hay correlación con la variable estudiada.

### DISCUSIÓN.

Los blanquiales de Canarias han sido considerados ecosistemas empobrecidos y de baja biodiversidad, con una relación negativa entre las poblaciones (densidades y/o biomasa) de *Diadema* aff. *antillarum* y la riqueza y diversidad de las comunidades de macroalgas (Aguilera-Klink et al., 1994; Haroun et al., 2003; Hernández et al., 2007). Sin embargo, los resultados obtenidos, como consecuencia del estudio detallado de las especies conspicuas que se desarrollan en estos ambientes, revelan que los blanquiales son ambientes que pueden llegar a tener una notable riqueza florística. Los 111 taxones identificados en este trabajo representan el 16,1% del total de la flora de algas marinas de Canarias y el 27,7% de las aproximadamente 400 especies saxícolas que han sido citadas en la cota de 0-30 m de profundidad (Sansón et al., 2001; Haroun et al., 2002).



**Figura 4.13.** Correlaciones de Spearman y gráficos de dispersión entre el Índice de Rugosidad ( $I_R$ ) y la riqueza (S) (presencia/ausencia), cobertura total y cobertura de los taxones más abundantes. Valores significativos en negrita.

Los ecosistemas de los fondos rocosos estables someros de las Islas Canarias, se caracterizan, cuando la presión de herbívoros es muy baja, por estar dominados por muy pocas especies de macroalgas erectas (*Lobophora variegata*, *Canistrocarpus cervicornis*, *Cystoseria* spp., *Sargassum* spp.) (ver Capítulos II y III). No obstante, la eliminación de la vegetación potencial por la acción de *Diadema* aff. *antillarum* y su consecuente transformación hacia blanquizales, puede favorecer el establecimiento y desarrollo de especies alternativas. Las nuevas incorporaciones son principalmente microalgas y filamentosas, que al existir disponibilidad de sustrato pueden incrementar la riqueza, tal como ha sido mostrado en otras regiones (Sammarco, 1982; Hay, 1981a; Hackney et al., 1989).

En número de especies, las macroalgas mejor representadas en los blanquizales pertenecen al morfotipo filamentoso, principalmente Rhodophyta del orden Ceramiales. Estas especies, junto con otros taxones como microalgas (Cyanophyta) y pequeñas germinaciones de diferentes macrófitos, constituyen un fino y disperso césped, muchas veces difícil de observar y cuantificar. Este conjunto de especies tienen en común el presentar una alta tasa de renovación y rápido crecimiento, condición que les permite la supervivencia en zonas con alta presión de herbívoros (Littler & Littler, 1980; Hackney et al., 1989).

En cobertura, los blanquizales están dominados ampliamente por las macroalgas de morfotipo costroso. Los taxones pertenecientes a este grupo pueden cubrir hasta el 57,69% de la roca, representando el 92,02% de la cobertura total. La mayor parte de esta cobertura se debe a coralinales costrosas (*Hydrolithon onkodes*, *Neogoniolithon hirtum*, *Neogoniolithon orotavicum*, *Hydrolithon samöense*, *Hydrolithon farinosum* y *Lithophyllum vickersiae*). *Pseudolithoderma adriaticum* (Phaeophyceae), con coberturas medias del 2,74%, es la forma costrosa no coralinal más abundante en los blanquizales. Este hábito postrado parece tener ventajas frente a la acción ramoneadora del erizo. En el caso de las coralinales costrosas, además, las paredes impregnadas de carbonato cálcico reducen su palatabilidad (Atkinson et al., 1973; Borowitzka, 1981; Steneck, 1983; Hackney et al., 1989).

La presencia de macroalgas erectas (dictiotales, fucales, etc.) en los blanquizales es muy limitada ya que estas especies suelen ser de las primeras eliminadas por los erizos (Lawrence, 1975; Vadas, 1977; Lawrence & Sammarco, 1982; Sala et al., 1998; McClanahan, 1999; Hernández et al., 2008; ver Capítulo III). *Lobophora variegata* es la especie no costrosa más abundante en los blanquizales. Esta especie que cuenta con un morfotipo postrado, parece presentar ventajas frente al resto de las macroalgas erectas, que aparentemente no superan los primeros estadios de desarrollo. La variación en las características morfológicas de *Lobophora* en los blanquizales será estudiada en el Capítulo VI.

Como comprobamos en el Capítulo III, a gran escala, las comunidades de macroalgas en los blanquizales de Canarias presentan gran homogeneidad y escasa variabilidad entre islas; mientras que a una menor escala, escala insular o local, sí se advierten diferencias. Los resultados obtenidos en este capítulo, consecuencia del esfuerzo realizado en la identificación de las macroalgas incrustantes de blanquizales de Tenerife, permiten detectar también diferencias a media y pequeña escala. Las diferencias a media escala, se producen entre

blanquizales separados por decenas o pocos kilómetros de distancia (entre sectores dentro de la isla, y entre localidades dentro de un mismo sector); y a pequeña escala, distancias de decenas de metros (entre las estaciones de muestreo de una misma localidad).

A media escala, los blanquizales muestran notables diferencias en la estructura de sus comunidades, de tal forma que tanto la composición como la cobertura permiten separar los blanquizales del Norte de los del Sur (los de los sectores SE y SO no presentan diferencias significativas entre sí). Estas diferencias están basadas fundamentalmente en la composición y abundancia de las macroalgas costrosas. Especies como *Hydrolithon onkodes*, y costras tipo II (*Neogoniolithon hirtum*, *Neogoniolithon orotavicum* o *Lithophyllum vickersiae*) son predominantes en los blanquizales situados en el Norte de la isla, mientras que costras tipo I (*Hydrolithon samöense*, *Hydrolithon farinosum*) y *Pseudolithoderma adriaticum* lo son en los blanquizales situados en el Sureste y Suroeste (Foto 4.4). En los blanquizales orientados al Sur, la intensidad del ramoneo de *Diadema* aff. *antillarum* sobre las comunidades de macroalgas parece ser más elevada que en el Norte, ya que las especies que predominan en estos ambientes son formas costrosas con talos simples y delgados (reducido número de estratos celulares). Estos taxones constituyen formas de rápido crecimiento y elevada tasa de renovación (Irvine & Chamberlain, 1994). Por el contrario, en los blanquizales del Norte predominan las especies con talos más complejos y gruesos (mayor número de estratos celulares) y, por tanto, de crecimiento y tasa de renovación más lentos. El predominio en los blanquizales del Sur de especies pioneras o primocolonizadoras, junto con la menor cobertura total, coincide con estados iniciales de la sucesión ecológica (Irvine & Chamberlain, 1994; Wai & Williams, 2006), mientras que en el Norte, las costras más gruesas representan etapas posteriores. En los blanquizales del Sur se puede observar cómo la acción ramoneadora del erizo deja la roca prácticamente desnuda con lo que cabe esperar el inicio de los procesos de recolonización de estos sustratos, siendo las coralinales de talos costrosos muy delgados elementos frecuentes en estas primeras etapas. Cuando la presión del herbívoro es algo menor (blanquizales del Norte) es posible el asentamiento de coralinales con costras más gruesas, que crecen sobre las anteriores, y soportan cierto nivel de ramoneo, siendo frecuente observar sobre estas gruesas costras cicatrices originadas por el aparato bucal del erizo. Si la presión del herbívoro es más alta se produce la alternancia de roca desnuda y costras delgadas.

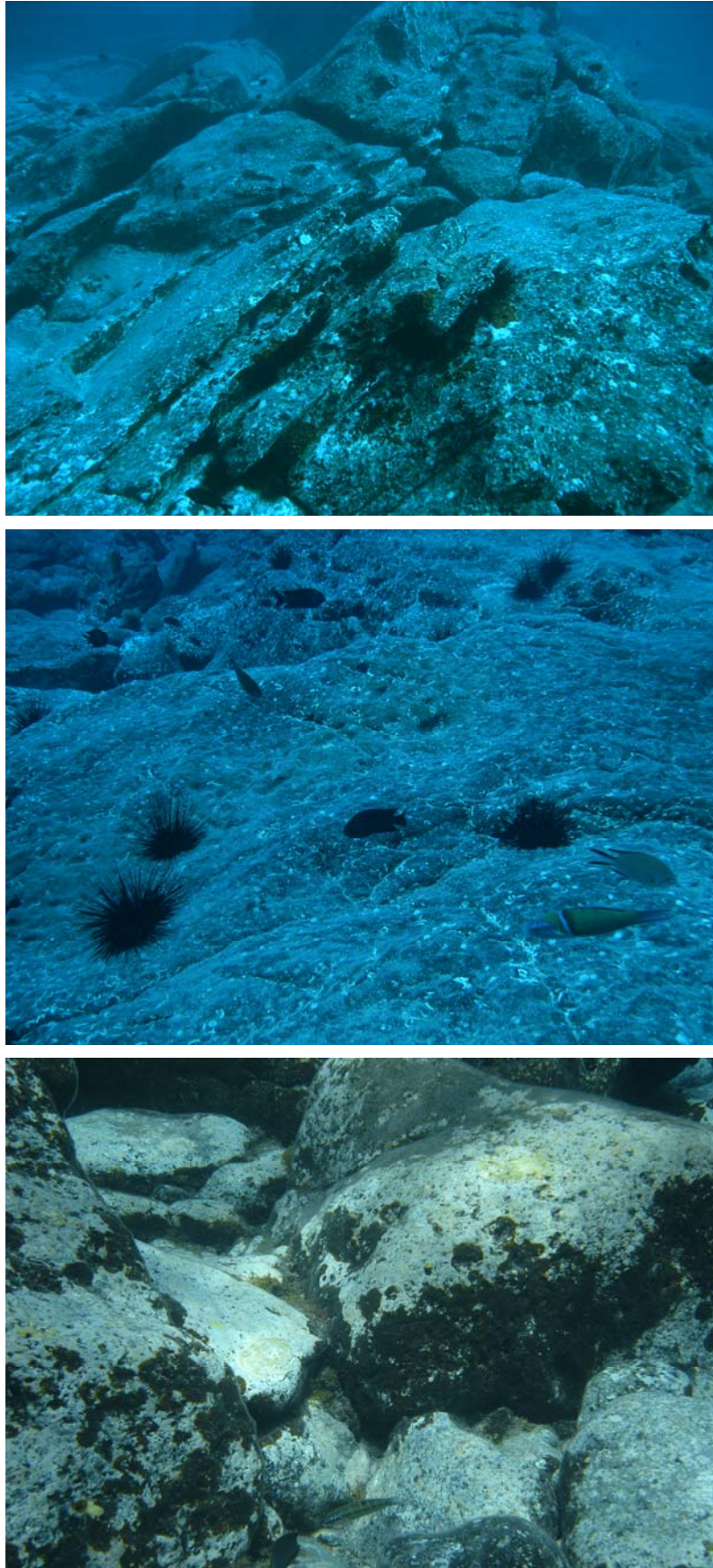
Aunque las densidades, la biomasa y el biotipo en las poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum* son similares en los sectores estudiados en Tenerife, el control que éstos realizan sobre las comunidades de macroalgas es diferente. Estas diferencias están explicadas por la actividad del erizo. La hidrodinamia, factor limitante en la movilidad de este erizo tal como ya ha sido establecido por varios autores (Tuya et al., 2007; Clemente, 2008; Hernández et al., 2008), condiciona su diferente presión. En este sentido, el menor oleaje en el SE y SO de la isla favorece el intenso ramoneo del erizo; por el contrario en el N, donde el oleaje es mayor, el ramoneo es menor. El mantenimiento de elevadas poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum* en el N de la isla, teniendo en cuenta las

limitaciones de movilidad por el oleaje, puede ser explicado por la capacidad del erizo de explotar otros recursos. El oleaje y las corrientes pueden aportar fragmentos de macroalgas desprendidas de niveles superiores, y a su vez favorecer la productividad planctónica de la zona (García-Braun & Molina, 1988; Barton et al., 1998).

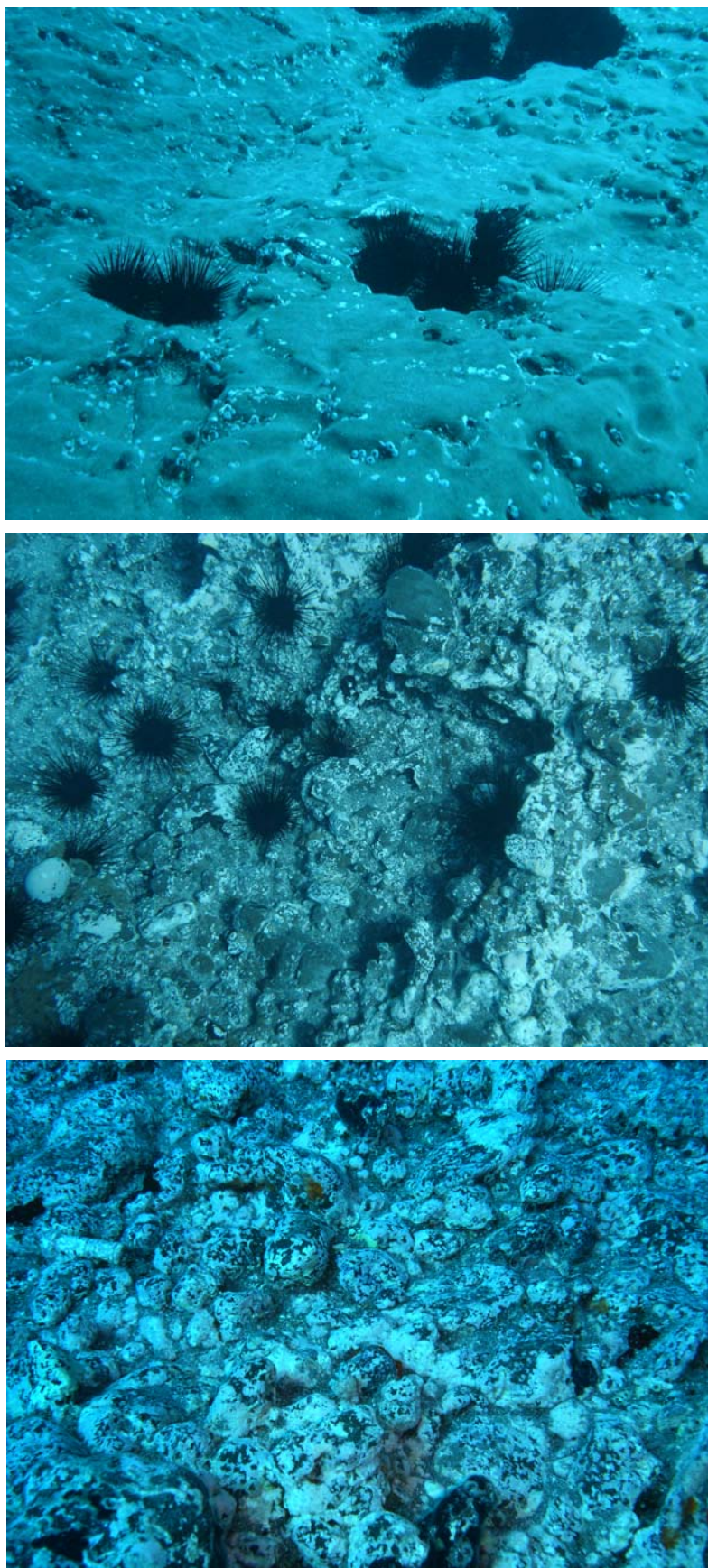
Las diferencias detectadas en las comunidades de macroalgas, entre localidades de un mismo sector o entre estaciones dentro de una localidad, responden al diferente tamaño de las poblaciones del erizo. La razón de la existencia de diferencias entre poblaciones de *Diadema aff. antillarum*, teniendo en cuenta que en los blanquizontales de Tenerife los predadores no ejercen ningún control sobre las poblaciones del erizo (Clemente et al., 2007), pueden responder a factores locales relacionados con la complejidad de los fondos. En este sentido, se ha demostrado que aquellos fondos que poseen una mayor heterogeneidad presentan densidades del erizo más elevadas (Clemente, 2008; Hernández et al., 2008).

También a pequeña escala, desde pocos metros a escasos centímetros, la complejidad de la superficie del sustrato puede condicionar el desarrollo de las comunidades de macroalgas. Las irregularidades sobre la roca han sido descritas como lugares que permiten el desarrollo de las macroalgas porque constituyen microhábitats en los que los erizos tienen limitada su actividad (Lubchenco & Gaines, 1981; Lubchenco, 1983; Hay, 1984; Duley & D'Antonio, 1991; Bergey & Weaver, 2004; Murdock & Dodds, 2007). En los blanquizontales estudiados, la rugosidad de la roca favorece la presencia de pequeños microhábitats donde *Diadema* no puede acceder con facilidad. Grietas e irregularidades funcionan como escapes espaciales y a modo de pequeños mosaicos de vegetación, con una riqueza y cobertura mayor (Foto 4.5). Estos microhábitats favorecen especialmente la presencia de algas filamentosas y algunos macrófitos, como *Lobophora variegata* y *Dictyota* spp. Esta heterogeneidad del sustrato observada a pequeña escala puede explicar también las diferencias encontradas en la estructura y composición de blanquizontales con similares densidades o biomásas de *Diadema*. Así, blanquizontales con altas poblaciones del erizo pero localizados en rocas con gran rugosidad pueden presentar mayor diversidad y cobertura de macroalgas que blanquizontales con menores poblaciones del erizo establecidos en sustratos menos rugosos.

Esta alta variación que muestran los blanquizontales a gran, media y pequeña escala, necesita también ser estimada a nivel temporal, con el propósito de detectar los cambios de tipo fenológico que podrían ocurrir a lo largo del año. Esta potencial escala de variación será analizada en el Capítulo V.



**Foto. 4.4.** Blanquiales de la isla de Tenerife. Arriba: Abades (Sureste); centro: La Tixera (Suroeste); abajo: La Consolación (Norte).



**Foto 4.5.** Diferentes niveles de rugosidad de la roca y coberturas de macroalgas en blanquizales.

**BIBLIOGRAFÍA.**

- Afonso-Carrillo, J. & M. Sansón. 1999. Algas, hongos y fanerógamas marinas de las Islas Canarias. Clave analítica. Materiales didácticos universitarios. Serie Biología 2. Secretariado de Publicaciones Universidad de La Laguna. 254 pp.
- Aguilera-Klink, F., A. Brito, C. Castilla Gutiérrez, A. Díaz Hernández, J.M. Fernández-Palacios, A. Rodríguez Rodríguez, F. Sabaté Bel & J. Sánchez García. 1994. Economía, ecología y medio ambiente. Francisco Lemus Editor. La Laguna. 361 pp.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral. Ecol.*, 26: 32-46.
- Anderson, M.J. 2004. PERMANOVA\_2 factor: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance (for any two-factor ANOVA design) using permutation test. Department of Statistics, University of Auckland. New Zealand. 35 pp.
- Anderson, M.J. & R.B. Millar. 2004. Spatial variation and effects of habitat on temperate reef assemblages in north eastern New Zealand. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 305: 191-221.
- Anderson, M.J. & C.J.F. ter Braak. 2003. Permutation test for multi-factorial analysis of variance. *J. Stat. Comput. Sim.*, 73: 85-113.
- Andrew, N.L. 1993. Spatial heterogeneity, sea urchin grazing, and habitat structure on reefs in temperate Australia. *Ecology*, 74: 292-302.
- Atkinson, C., S. Hopley, L. Mendelson & S. Acowitz. 1973. Food studies on *Diadema antillarum* on a path reef, St. Croix, Virgin Islands, West Indies. *Lab. Spec. Publ. Christiansted*, 2: 65-80.
- Barquín, J., M.C. Gil-Rodríguez, M.J. Del Arco Aguilar, G. González, S. Domínguez-Álvarez, R. González, N. Aldanondo-Arízizabal, M. Rodríguez, A. Cruz-Reyes, G. Herrera-López, A. Sancho, T. Cruz, J. O'Dwyer, L. Martín & S. Cansado. 2004. La cartografía bionómica del litoral de Tenerife: resultados preliminares. *Proc. XIII Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino, Las Palmas de Gran Canaria*. pp. 219.
- Barton, E.D., J. Arístegui, P. Tett, M. Canton, J. García-Braun, S. Hernández-León, L. Nykjaer, C. Almeida, J. Almunia, S. Ballesteros, G. Basterretxea, J. Escáñez, L. García-Weill, A. Hernández-Guerra, F. López-Laatzén, R. Molina, M.F. Montero, E. Navarro-Pérez, J.M. Rodríguez, K. van Lenning, H. Veleza & K. Wilda. 1998. The transition zone of the Canary Current upwelling region. *Prog. Ocenogr.*, 41: 455-504.
- Bergey, E.A. & J. Weaver. 2004. The influence of crevice size on the protection of epilithic algae from grazers. *Freshwater Biology*, 49: 1014-1025.
- Borowitzka, M.A. 1981. Algae and grazing in coral reef ecosystems. *Endeavour*, 5: 99-106.
- Carpenter, R.C. 1986. Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecol. Monogr.*, 56: 345-363.
- Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth. 190 pp.
- Clemente, S. 2008. Evolución de las poblaciones del erizo *Diadema aff. antillarum* en Canarias y valoración de la depredación como factor de control. Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna. La Laguna. 420 pp.
- Clemente, S., J.C. Hernández, K. Toledo & A. Brito. 2007. Predation upon *Diadema aff. antillarum* at barrens grounds in the Canary Islands. *Scientia Marina*, 71: 745-754.
- Cowen, R.K., C.R. Agegian & M.S. Foster. 1982. The maintenance of community structure in a central California giant kelp forest. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 64: 189-201.
- Duley, T.L. & C.M. D'Antonio. 1991. The effects of substrate texture, grazing, and disturbance on macroalgal establishment in streams. *Ecology*, 72: 297-309.
- Foster, M.S. 1975. Algal succession in a *Macrocystis pyrifera* forest. *Mar. Biol.*, 32: 313-329.
- Fowler-Walker, M.J. & S.D. Conell. 2002. Opposing states of subtidal habitat across temperate Australia: consistency and predictability in kelp canopy-benthic associations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 240: 49-56.



- García-Braun, J. & R. Molina. 1988. El mar, el Atlántico en el área de Canarias. In: vv.aa., Geografía de Canarias (2ª Ed). Vol I. pp. 18-28. Ed. Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife. pp. 18-28.
- Gower, J.C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53: 325-38.
- Guidetti, P. 2006. Marine reserves reestablish lost predatory interactions and cause community changes in rocky reefs. *Ecological Applications*, 16: 963-976.
- Hackney, J.M., R.C. Carpenter & W.H. Adey. 1989. Characteristic adaptations to grazing among algal turfs on a Caribbean coral reef. *Phycologia*, 28: 109-119.
- Harmelin, J.G., C. Bouchon, C. Duval & J.S. Hong. 1980. Les échinodermes des substrats durs de l'île de Port-Cros, Parc National (Méditerranée Nord-Occidentale). Éléments pour un inventaire quantitatif. *Travaux Scientifiques Parc National de Port-Cros*, 6: 25-38.
- Haroun, R.J., M.C. Gil-Rodríguez, J. Díaz De Castro & W.F. Prud'homme van Reine. 2002. A checklist of the marine plants from the Canary Islands (Central Eastern Atlantic Ocean). *Botanica Marina*, 45: 139-169.
- Haroun, R.J., M.C. Gil-Rodríguez & W. Wildpret de la Torre. 2003. Plantas marinas de las Islas Canarias. Canseco Editores. Talavera de la Reina. 319 pp.
- Hay, M.E. 1981a. The functional morphology of turf forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology*, 62: 739-750.
- Hay, M.E. 1981b. Spatial patterns of grazing intensity on a Caribbean barrier reef: herbivory and algal distribution. *Aquatic Botany*, 11: 97-109.
- Hay, M.E. 1984. Predictable spatial escapes from herbivory: how do these affect the evolution of herbivore resistance in tropical marine communities? *Oecologia*, 64: 396-407.
- Hay, M.E. 1985. Spatial patterns of herbivore impact and their importance in maintaining algal species richness. *Proc. Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti*, 4: 29-34.
- Hereu, B. 2004. The role of trophic interactions between fishes, sea urchins and algae in the northwestern Mediterranean rocky infralittoral. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona. 295 pp.
- Hernández, J.C. 2006. Estrategia reproductiva de la población canaria del erizo *Diadema aff. antillarum* Philippi, 1845: maduración gonadal, asentamiento larvario y reclutamiento. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna. La Laguna. 241 pp.
- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2007. Actual status of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* populations and macroalgal cover in the Marine Protected Areas comparing to a Highly Fished Area (Canary Islands - Easter Atlantic Ocean). *Aquat. Conser. : Mar. Freshw. Ecosyst.*, 18: 1091-1108. [DOI: 10.1002/aqc.903].
- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2008. The key role of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* throughout the Canary Islands (eastern subtropical Atlantic) in controlling macroalgae assemblages: an spatio-temporal approach. *Marine Environment Res.*, 66: 259-270. [DOI:10.1016/j.marenvres. 2008.03.002].
- Irvine, L.M. & Y.M. Chamberlain. 1994. Seaweeds of the British Isles, 1 (2B). Corallinales, Hildenbrandiales. HMSO, London. 276 pp.
- Kingsford, M.J. & C.N. Battershill. 1998. Subtidal and benthic organisms of coral reefs. In: Kingsford, M.J. & C.N. Battershill (eds.). *Studying temperate marine environments. A handbook for ecologists*. Canterbury University Press. New Zealand. 83-114 pp.
- Konar, B. & J. Estes. 2003. The stability of boundary regions between kelp beds and deforested areas. *Ecology*, 84: 174-185.
- Lawrence, J.M. 1975. On the relationships between marine plants and sea urchins. *Ocean Marine Biology Annual Review*, 13: 213-286.
- Lawrence, J.M. & P.W. Sammarco 1982. Effects of feeding on the environment: Echinoidea. In: Jangoux, M. & J.M. Lawrence (eds.). *Echinoderm studies 2*. Balkema. Rotterdam. pp. 499-635.
- Littler, M.M. & D.S. Littler. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of functional form model. *American Naturalist*, 116: 25-44.
- Lewis, S.M. & P.C. Wainwright. 1985. Herbivore abundance and grazing intensity on a Caribbean coral reef. *J. Exp. Mar. Ecol.*, 87: 215-228.

- Lobban, C.S. & P.J. Harrison. 1994. Seaweeds ecology and physiology. Cambridge University Press. Cambridge. 366 pp.
- Lubchenco, J. 1983. *Littorina* and *Fucus*: effects of herbivores, substratum heterogeneity, and plant escapes during succession. *Ecology*, 64: 1116-1123.
- Lubchenco, J. & S.D. Gaines. 1981. A unified approach to marine plant-herbivore interactions: I. Populations and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12: 405-437.
- Luckhurst, B.E. & K. Luckhurst. 1978. Analysis of influence of substratum variables on coral reef communities. *Mar. Biol.*, 49: 317-323.
- McClanahan, T.R. 1999. Predation and the control of the sea urchin *Echinometra viridis* and fleshy algae in the patch reefs of Glovers Reef, Belize. *Ecosystems*, 2: 511-523.
- McClanahan, T.R. 2000. Coral reef use and conservation. In: McClanahan, T.R., C.R.C. Sheppard & D.O. Omura (eds.). *Coral reef of the Indian Ocean. Their Ecology and Conservation*. Oxford University Press. New York. pp. 39-80.
- McClanahan, T.R. & S.H. Safir. 1990. Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoons. *Oecologia*, 83: 362-370.
- Murdock, J.N. & W.K. Dodds. 2007. Linking benthic algal biomass to stream substratum topography. *J. Phycol.*, 43: 449-460.
- Pérez, O.M., T.C. Telfer & L.G. Ross. 2003. On the calculation of wave climate for offshore cage culture site selection: a case study in Tenerife (Canary Islands). *Aquacultural Engineering*, 29: 1-21.
- Pinnegar, J.K., N.V.C. Poulin, P. Francour, F. Baladamenti, R. Chamelo, M.L. Hammerlin-Vivien, B. Hereu, M. Milazzo, M. Zabala, G. D'Anna & C. Pipitone. 2000. Trophic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental Conservation*, 27: 179-200.
- Sala, E., C.F. Boudouresque & M. Hammerlin-Vivien. 1998. Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos*, 82: 425-439.
- Sala, E. & M. Zabala. 1996. Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 140: 71-81.
- Sammarco, P.W. 1982. Effects of grazing by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea) on algal diversity and community structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 65: 83-105.
- Sammarco, P.W. 1983. Effects of fish grazing and damselfish territoriality on coral reef algae. I. Algal community structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13: 1-14.
- Sansón, M., J. Reyes & J. Afonso-Carrillo. 2001. Flora marina. In: Fernández- Palacios, J.M. & J.L. Martín-Esquivel (eds.). *Naturaleza de las Islas Canarias: ecología y conservación*. Ed. Turquesa. Santa Cruz de Tenerife. pp. 193-198.
- Shears, N.T. & R.C. Babcock. 2002. Marine reserves demonstrate top-down control of community structure on temperate reefs. *Oecologia*, 132: 131-142.
- Shears, N.T. & R.C. Babcock. 2003. Continuing trophic cascade effects after of no-take marine reserve protection. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 246: 1-16.
- Steneck, R.S. 1983. Escalating herbivory and resulting adaptative trends in calcareous algal crusts. *Paleobiology*, 9: 44-61.
- Steneck, R.S. & M.N. Dethier. 1994. A functional-group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69: 476-498.
- Turón, X., G. Giribet, S. López & C. Palacín. 1995. Growth and population structure of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 122: 193-204.
- Tuya, F., A. Boyra, P. Sánchez-Jerez, C. Cabrera & R. Haroun. 2004. Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 278: 157-169.
- Tuya, F., J. Cisneros-Aguirre, L. Ortega-Borges & R.J. Haroun. 2007. Bathymetric segregation of sea urchins on reefs on the Canarian Archipelago: role of flow-induce forces. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 73: 481-488.
- Vadas, R.L. 1977. Preferential feeding: an optimization strategy in sea urchins. *Ecological Monograph*, 47: 337-371.

- Vadas, R.L. & R.W. Elnor. 1992. Plant-animal interaction in the north-west Atlantic. In: John, D.M., S.J. Hawkins & J.H. Price (eds.). Plant-animal interactions in the marine benthos. Oxford Clarendon Press. Oxford. pp. 33-60.
- Wai, T.C. & G.A. Williams. 2006. Effect of grazing on coralline algae in seasonal, tropical, low-shore rock pools: spatio-temporal variation in settlement and persistence. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 326: 99-113.
- Yanes, A., M.V. Marzol & C. Romero. 2006. Characterization of sea storms along the coast of Tenerife, the Canary Islands. *J. Coast. Res.*, 48: 124-128.

## CAPÍTULO V

### COMUNIDADES DE MACROALGAS EN BLANQUIZALES: VARIACIONES ESPACIO-TEMPORALES

#### INTRODUCCIÓN.

Los sustratos rocosos del sublitoral se caracterizan por la elevada heterogeneidad y complejidad espacial, y por la diferente interacción entre factores ambientales y organismos (Sousa, 1984). La vegetación establecida en los fondos rocosos presenta diferentes patrones en la organización de las comunidades, que deben interpretarse desde un punto de vista dinámico, ya que pueden estar también sometidas a variación temporal. Los cambios en la estructura y composición de las comunidades de macroalgas están relacionados fundamentalmente con las variaciones en las condiciones bióticas y abióticas del medio, y responden a su vez a diferentes escalas espaciales y temporales (Aguilar-Ramírez et al., 2003; Zemke-White & Clements, 2004; Wernberg & Goldberg, 2008).

En cuanto a la variabilidad espacial, las grandes escalas propician la aparición de nuevos hábitats y ecosistemas y, en algunos casos, cambios en las condiciones oceanográficas (Benedetti-Cecchi et al., 2003; Schils & Coppejans, 2003; Tribollet & Vroom, 2007). Sin embargo, las medias y pequeñas escalas están relacionadas con la variación en el tipo de sustrato, la sedimentación, el oleaje, la presión de herbívoros o la profundidad (Sammarco et al., 1974; Airoidi et al., 1995; Cheroske et al., 2000; Goldberg & Kendrick, 2004).

La variabilidad temporal ha sido asociada en numerosas ocasiones a cambios estacionales. Cambios periódicos en las condiciones ambientales (temperatura, concentración de nutrientes, irradiación lumínica, oleaje, abundancia de herbívoros, etc.) pueden provocar una rápida respuesta en las comunidades bentónicas. Durante las épocas favorables, el desarrollo y abundancia de las macroalgas resulta estimulado, mientras que éstos se reducen durante las épocas desfavorables (Lirman & Biber, 2000; Díaz-Pulido & Garzón-Ferreira, 2002; Aguilar-Ramírez et al., 2003; Piazzzi et al., 2004; Martí et al., 2005; Irving & Connell, 2006; Lauzon-Guay & Scheibling, 2007). La variación temporal en las comunidades, sin embargo, va más allá de los simples cambios estacionales, existiendo también cambios temporales a medio o largo plazo. Los efectos de estos cambios sobre las comunidades persisten durante varios años e incluso décadas, destacando por ejemplo los ligados al incremento de la contaminación o de la sedimentación por causas antropogénicas (Airoidi et al., 1995; Gorostiaga & Díez, 1996; Piazzzi et al., 2002; Erikson et al., 2002), los cambios climáticos (Dayton et al., 1999; Tribollet & Vroom, 2007), las mortalidades masivas de herbívoros (Scheibling, 1986; De Ruyter van Steveninck & Bak, 1986; Liddell & Ohlorst, 1986) o la proliferación de herbívoros (erizos fundamentalmente) relacionados con fenómenos de cascada trófica (Sala et al., 1998; Pinnegar et al., 2000; Shears & Babcock, 2003; Guidetti, 2006).

En los capítulos previos se ha confirmado que la distribución de las comunidades bentónicas en los fondos rocosos de las Islas Canarias responde a diferentes factores ambientales y a diferentes escalas espaciales. Variables como la disposición de las islas a lo largo de un gradiente oceanográfico de temperatura y productividad, la diferente exposición al oleaje, la heterogeneidad de los diferentes tipos de sustratos, los grados de sedimentación, y la presión del erizo *Diadema aff. antillarum* son claves en la organización de las comunidades bentónicas de los fondos rocosos de Canarias, condicionando la creación de complejos mosaicos de vegetación. En los blanquiales es posible observar diferentes patrones en la distribución de las comunidades. Si bien a gran escala, entre las distintas islas del Archipiélago Canario, no hay variación, no sucede lo mismo al estudiar los blanquiales a media o pequeña escala. A estos niveles, el oleaje y la complejidad topográfica explican la variabilidad de las comunidades de macroalgas en el blanquial.

La variación estacional en las condiciones ambientales del medio es muy marcada en las regiones templado frías y sus efectos muy evidentes sobre sus ecosistemas, mientras que en las regiones tropicales los cambios estacionales son mucho menores y sus efectos sobre la vegetación son aparentemente menos importantes (Airoldi et al., 1995; Díaz-Pulido et al., 2002; Martí et al., 2005; Lauzon-Guay & Scheibling, 2007). Por su situación subtropical, en las Islas Canarias el rango de variación de las condiciones ambientales (temperatura del agua, luz y fotoperiodo) es relativamente estrecho, y aunque los estudios fenológicos en plantas marinas de Canarias no son muy numerosos, parece que las respuestas fenológicas pueden ser muy variadas debido a la coexistencia de especies con diferentes distribuciones biogeográficas. En general, las especies con distribución templada a subtropical presentan sus periodos favorables en primavera, previamente al periodo más cálido (Medina & Haroun, 1993; Reyes et al., 1995; Díaz-Villa et al., 2005; Sansón et al., 2006; Afonso-Carrillo & Sansón, 2009), mientras que las especies con distribución tropical a subtropical los muestran habitualmente en verano o después de este periodo cálido (Afonso-Carrillo & Rojas-González, 2004; Montañés et al., 2006; Sansón et al., 2006; Tronholm et al., 2008, 2010; Sangil et al., 2010b). Además, un cierto número de especies parecen no mostrar variaciones fenológicas evidentes a lo largo del año (Darias & Afonso-Carrillo, 1987; Sansón, 1994; Sansón & Reyes, 1995; Afonso-Carrillo & Sobrino, 2003).

Las comunidades de macroalgas que se desarrollan en los blanquiales puede parecer que no varían significativamente en el tiempo, ya que el fuerte control que ejerce *Diadema aff. antillarum* sobre la vegetación puede enmascarar o atenuar los cambios estacionales en las comunidades. El análisis cuantitativo de la vegetación de los blanquiales a lo largo de dos ciclos anuales, presentado en este capítulo, fue diseñado con el propósito de detectar si realmente existe una dinámica fenológica oculta por la actividad del erizo. A su vez, durante el periodo de estudio tuvo lugar un incremento en el reclutamiento y las densidades en las poblaciones de *Diadema aff. antillarum* (Hernández, 2006; Hernández et al., 2008) que nos ha permitido también analizar la posible relación que a largo plazo pudiera existir entre un evento demográfico de este tipo y la estructura de las comunidades de macroalgas.

## MATERIAL Y MÉTODOS.

### Área de estudio.

El estudio fue realizado en plataformas rocosas situadas en dos localidades del Sureste de Tenerife, Boca Cangrejo (28°24'22''N, 16°18'52''O) y Abades (28°08'26''N, 16°26'04''O) (Fotos 5.1, 5.2; Fig. 5.1), durante un periodo de dos años entre julio de 2003 y junio de 2005. Ambas localidades presentan condiciones oceanográficas similares al localizarse en la misma vertiente de la isla (Pérez et al., 2003; Hernández, 2006; Hernández et al., 2006a,b; Yanes et al., 2006).

Los fondos de estas localidades están ocupados por blanquizales en los que las poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum* han sido objeto de diferentes estudios (Hernández, 2006; Hernández et al., 2006a,b; Hernández et al., 2008; Clemente et al., 2007; Clemente, 2008). En Boca Cangrejo, las densidades medias de *Diadema* aff. *antillarum* son de  $3,62 \pm 1,52$  erizos/m<sup>2</sup> y la talla media del erizo de  $63,83 \pm 11,98$  mm; mientras que en Abades las densidades son sensiblemente más elevadas ( $9,44 \pm 0,43$  erizos/m<sup>2</sup>) y la talla media inferior ( $38,88 \pm 11,05$  mm) (Hernández, 2006; Hernández et al., 2006b).



Foto 5.1. Blanquizal de Boca Cangrejo.

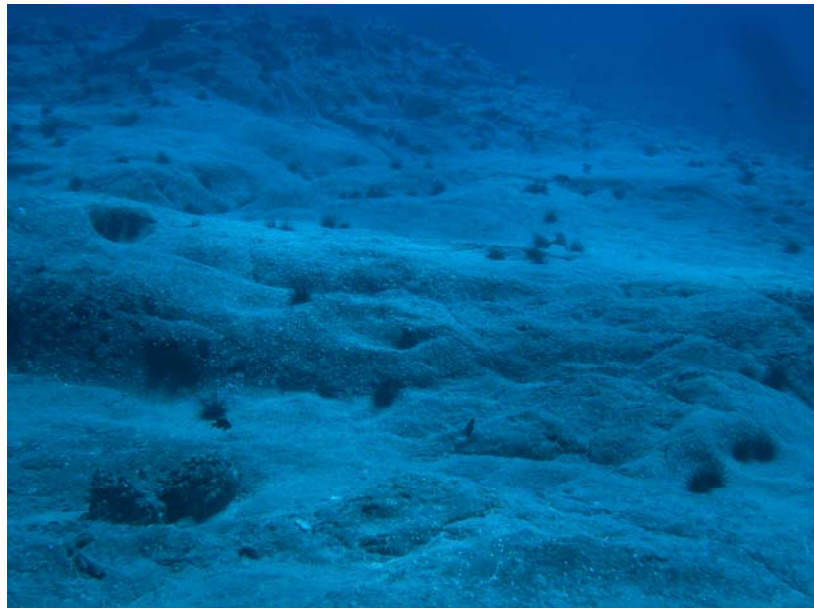


Foto 5.2. Blanquizar de Abades.

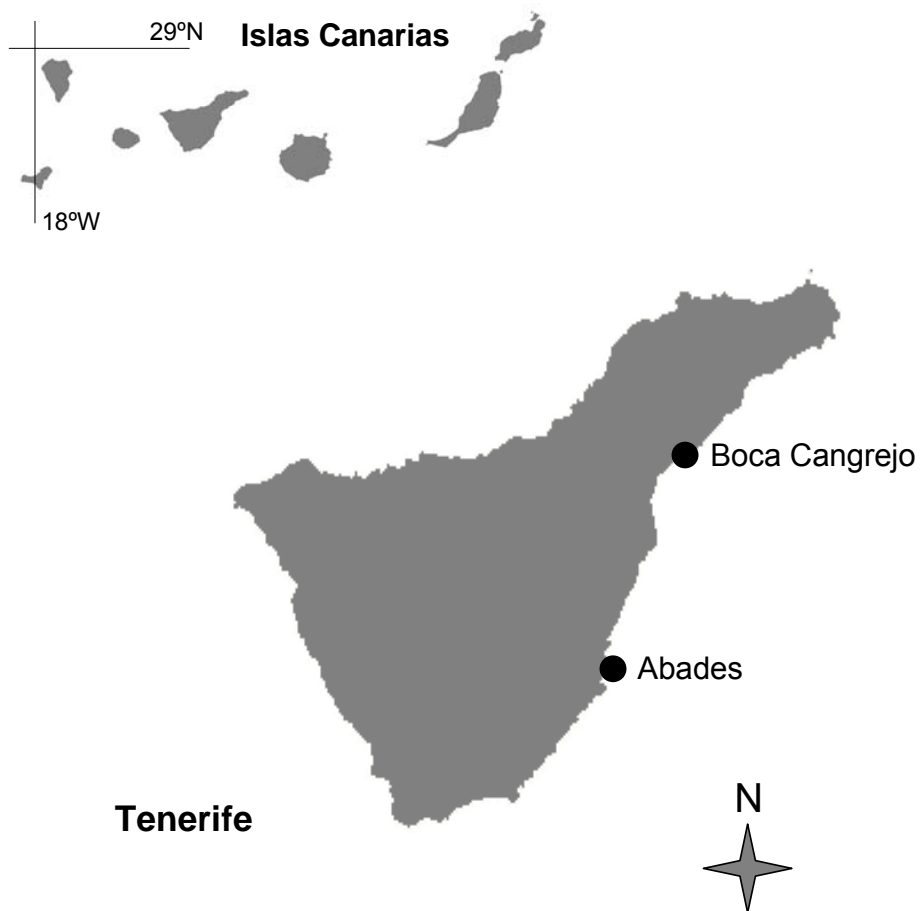


Figura 5.1. Localidades de muestreo.

### **Muestreos.**

Los muestreos se desarrollaron con una periodicidad mensual. En cada una de las localidades estudiadas, los muestreos se realizaron a dos profundidades, 5 y 10 m. Las coberturas de macroalgas fueron estimadas in situ, agrupando la cobertura de las especies en grupos funcionales (Steneck & Dethier, 1994). Para la estimación de las mismas se empleó una cuadrícula de 50x50 cm, dividida en subcuadrículas de 10x10 cm, para facilitar la toma de datos. En cada nivel de profundidad y localidad se establecieron 10 cuadrículas, resultando a lo largo del estudio 960 muestras. La cobertura total se obtuvo de la suma de la cobertura de los diferentes grupos funcionales.

Para los grupos funcionales se siguió la propuesta de Steneck & Dethier (1994) (ver Capítulo III), considerando en este estudio seis grupos: microalgas (cianofitas), filamentosas (ceramiales, pequeñas feofíceas), foliosas corticadas (ej. *Lobophora variegata*, *Canistrocarpus cervicornis*, *Dictyota* spp., *Padina pavonica*), macrófitos corticados (ej. *Gelidiopsis intricata*, *Asparagopsis taxiformis*, *Laurencia* spp.), coralináceas articuladas (ej. *Jania adhaerens*, *Corallina elongata*, *Amphiroa* spp.) y costrosas (ej. *Hydrolithon farinosum*, *Hydrolithon samoëense*, *Pseudolithoderma adriaticum*, *Neogoniolithon orotavicum*).

En cada localidad y mes se tomaron datos de temperatura, horas diarias de luz y productividad primaria. La temperatura fue tomada con un termómetro a un metro de profundidad. Los datos de horas de luz fueron obtenidos de [www.eurometeo.com](http://www.eurometeo.com). Y para la estimación de la productividad primaria se empleó el método Steeman-Nielsen (1952), donde los valores de productividad primaria se calcularon a partir de incubaciones de alícuotas de 100 ml de agua de mar recogida en superficie, a las que se añadió 4 microcurios de  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ . Tras un periodo de incubación de 4 horas, el agua de mar con el  $^{14}\text{C}$  incorporado en el fitoplancton se filtró con un Millipore® de 0,45  $\mu\text{m}$  de poro. La lectura de la radioactividad del filtro Millipore® se llevó a cabo en un contador de centelleo líquido (UNESCO, 1994). Los datos de cuentas por minuto y desintegraciones por minuto (CPM y DPM) obtenidos fueron transformados en valores de productividad primaria utilizando la fórmula de Ian Baird (J.G. Braun, com. pers.; variación de la de Steeman-Nielsen, 1952), y finalmente expresados en  $\text{mgC/m}^3\cdot\text{h}$ .

### **Análisis de datos.**

Las diferencias entre la cobertura total y la cobertura de los diferentes grupos funcionales fue estudiada mediante ANOVAs de 5 vías por permutaciones (Anderson, 2001; Anderson & Millar, 2004), basados en las distancias euclídeas de matrices originales de datos grupo funcional-muestra (Anderson, 2004; Anderson & Millar, 2004), usando 4999 permutaciones (Anderson & ter Braak, 2003). El diseño del análisis fue el siguiente: AÑO (2 niveles: julio 2003-junio 2004 y julio 2004-junio 2005), LOCALIDAD (2 niveles: Abades y Boca Cangrejo) y PROFUNDIDAD (2 niveles: 5 y 10 m), fueron tratados como factores fijos. La ESTACIÓN (8 niveles: de verano 2003 a primavera 2005) se trató como factor aleatorio y anidado en AÑO. Y por último, MES (24 niveles) como factor aleatorio y anidado en ESTACIÓN y AÑO. En algunos casos, para



los factores que resultaron significativos, se realizaron comparaciones a posteriori dos a dos mediante permutaciones (Anderson, 2004).

Correlaciones de Spearman fueron utilizadas para testar la relación entre temperatura, horas diarias de luz, productividad y coberturas de los diferentes grupos funcionales de macroalgas. Para estos análisis se utilizaron conjuntamente los datos obtenidos en cada una de las localidades.

Para el cálculo de los descriptivos y correlaciones de los diferentes análisis se empleó el programa SPSS 15.0, mientras que los análisis de la varianza por permutaciones se realizaron con PRIMER-E® v.6 + PERMANOVA+ (www.primere.com; Clarke & Gorley, 2006).

## RESULTADOS.

### Variación de las condiciones ambientales.

Las variables ambientales mostraron una clara oscilación a lo largo del periodo de estudio (Fig. 5.2). Las temperaturas máximas se registraron en los meses de septiembre-octubre (23,9-24,9°C), mientras que las mínimas en enero-marzo (19-20°C). Entre los dos años estudiados se observaron ligeras diferencias ya que, en el segundo año, septiembre y octubre fueron ligeramente más cálidos y enero-marzo algo más fríos que en el primero (Fig. 5.2).

Las horas diarias de luz variaron entre los valores mínimos de diciembre (10 h 23 minutos), y los máximos de junio (13 h 55 minutos) (Fig. 5.2).

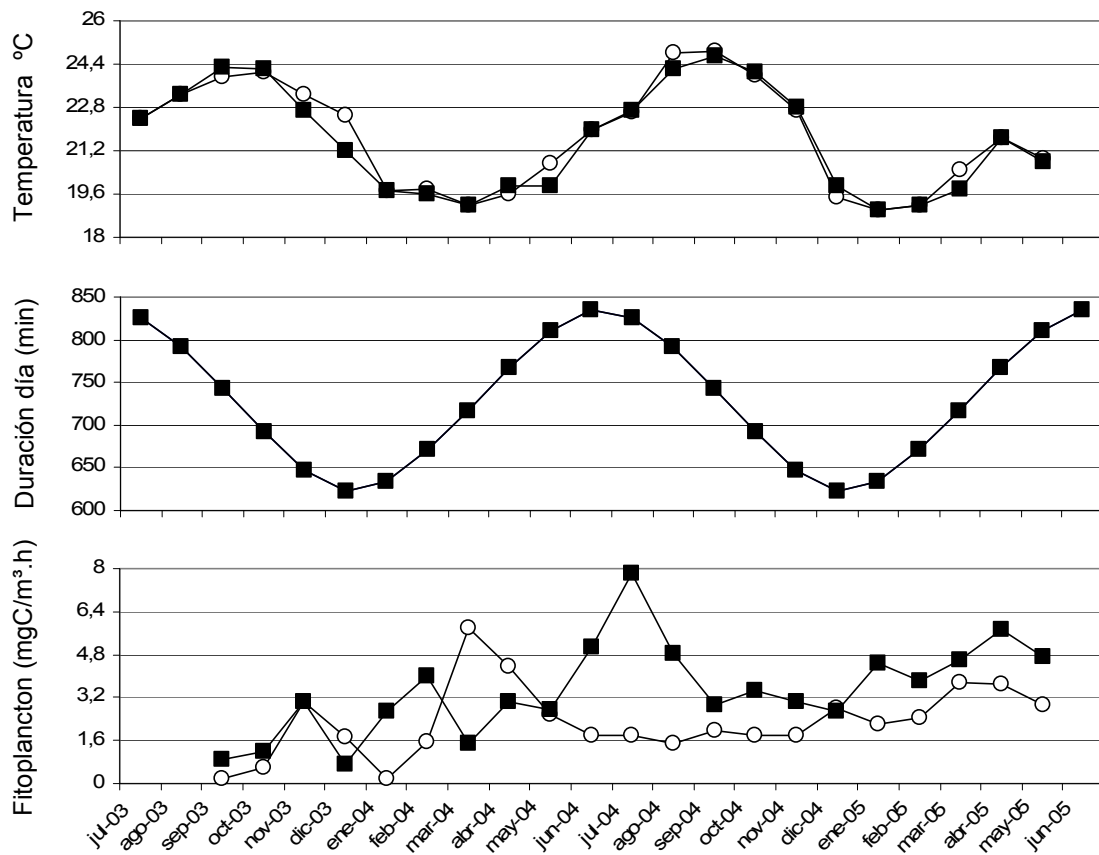
La productividad primaria presentó ciclos de baja producción en los meses de septiembre-enero, con mínimos en ambas localidades en septiembre 2003 (0,19 mgC/m<sup>3</sup>.h en Abades y 0,88 mgC/m<sup>3</sup>.h en Boca Cangrejo). Los periodos de mayor producción corresponden a los meses marzo-julio, mostrando diferencias entre localidades. En Abades, los picos se produjeron en marzo, con 5,80 mgC/m<sup>3</sup>.h (en 2004) y 3,76 mgC/m<sup>3</sup>.h (en 2005), mientras que en Boca Cangrejo se registraron en julio 2004 con 7,80 mgC/m<sup>3</sup>.h y abril 2005 con 5,73 mgC/m<sup>3</sup>.h (Fig. 5.2).

### Composición, grupos funcionales y variación de las coberturas de las macroalgas.

Los blanquiales estudiados mostraron el predominio del morfotipo costroso con un porcentaje de cobertura media ( $\pm$ SD) de 30,78 $\pm$ 23,63, que representó el 94,47% de la cobertura vegetal total. Las especies presentes en estos ambientes fueron *Hydrolithon farinosum*, *Hydrolithon samoëense* y *Pseudolithoderma adriaticum*. Otras especies como *Neogoniolithon orotavicum*, *Phymatolithon lenormandii* y *Neogoniolithon hirtum* se reconocieron en este estudio aunque su abundancia fue más escasa. El morfotipo filamentoso presentó un porcentaje de cobertura de 0,80 $\pm$ 0,86 (2,45% de la cobertura total), debido a un gran número de especies entre las que destacaron *Polysiphonia furcellata*, *Herposiphonia secunda*, *Pseudochlorodesmis furcellata*, *Sphacelaria cirrosa*, *Ceramium flaccidum*, *Anotrichium tenue* y el esporófito de *Asparagopsis taxiformis*. Foliosas corticadas contribuyeron con 0,50 $\pm$ 0,95%

(1,53%), destacando en este grupo *Lobophora variegata*, *Padina pavonica* y *Dictyota pfaffii*. Las coralináceas articuladas, principalmente *Jania adhaerens*, con  $0,29 \pm 0,55\%$  (0,89%); las microalgas (*Microcoleus lyngbyaceus*, *Schizothrix calcicola*, *Calothrix crustacea* y *Oscillatoria princeps*), con  $0,14 \pm 0,59\%$  (0,42%); y los macrófitos corticados (*Gelidiopsis intricata*, *Gelidium pusillum*, *Laurencia* spp.), con  $0,08 \pm 0,30\%$  (0,24%), fueron los grupos funcionales con valores más bajos.

La cobertura vegetal total reflejó la interacción entre todos los factores estudiados, indicando que hay variación significativa en las coberturas observadas en los diferentes meses, entre las estaciones y entre diferentes años, y que éstas a su vez varían con la profundidad y la localidad (Tabla 5.1, Fig. 5.3).



**Figura 5.2.** Variación de la temperatura, horas diarias de luz y productividad en los diferentes meses en las dos localidades estudiadas: Abades (○) y Boca Cangrejo (■).

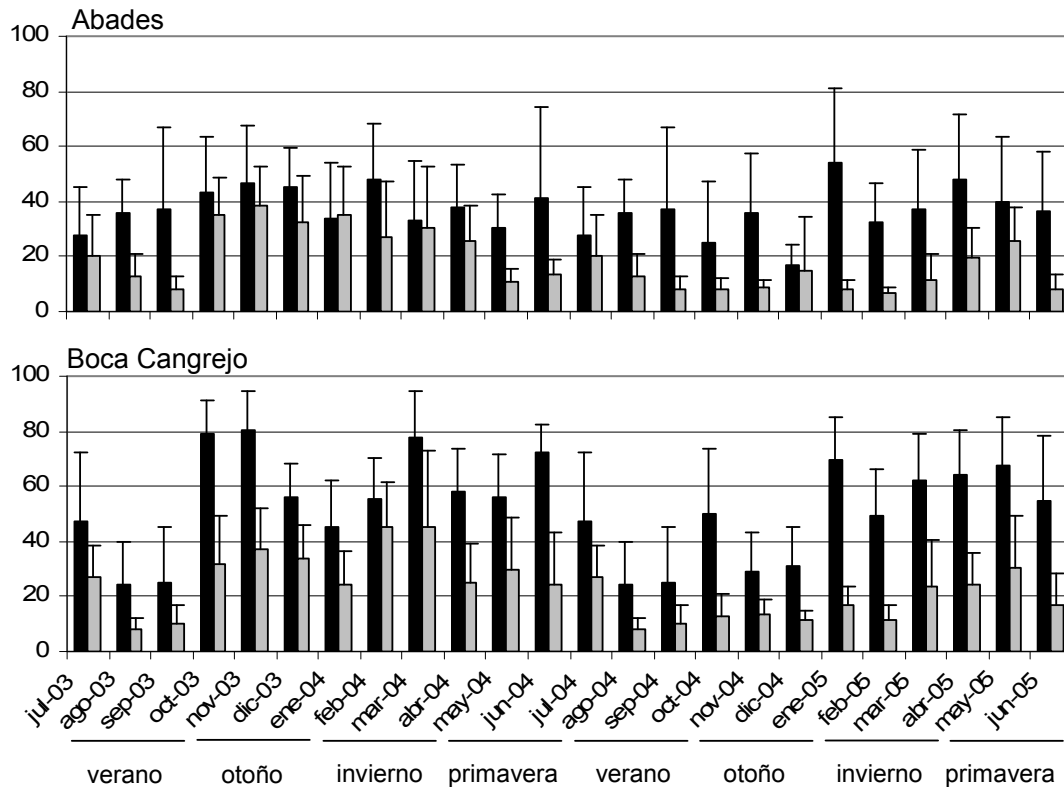
| Fuente de variación          | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
|------------------------------|-----|--------|----------|---------|
| AÑO                          | 1   | 17374  | 1,9594   | 0,216   |
| LOC                          | 1   | 23128  | 14,586   | 0,008   |
| PROF                         | 1   | 0,0001 | 77,625   | < 0,001 |
| EST (AÑO)                    | 6   | 8867   | 7,7076   | 0,001   |
| AÑO X LOC                    | 1   | 487,35 | 0,30736  | 0,609   |
| AÑO X PROF                   | 1   | 1870,4 | 1,0561   | 0,337   |
| LOC X PROF                   | 1   | 6762,8 | 8,0017   | 0,030   |
| MES (EST (AÑO))              | 16  | 1150,4 | 4,3004   | < 0,001 |
| EST (AÑO) X LOC              | 6   | 1585,6 | 1,9152   | 0,057   |
| EST (AÑO) X PROF             | 6   | 1771   | 4,0556   | 0,011   |
| AÑO X LOC X PROF             | 1   | 528,07 | 0,62481  | 0,464   |
| MES (EST (AÑO)) X LOC        | 16  | 827,88 | 3,0947   | < 0,001 |
| MES (EST (AÑO)) X PROF       | 16  | 436,67 | 1,6323   | 0,056   |
| EST (AÑO) X LOC X PROF       | 6   | 845,17 | 1,764    | 0,174   |
| MES (EST (AÑO)) X LOC X PROF | 16  | 479,13 | 1,791    | 0,032   |
| Residual                     | 864 | 267,52 |          |         |
| Total                        | 959 |        |          |         |

**Tabla 5.1.** Resultados de los ANOVAs de cinco vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos de cobertura media de las especies de macroalgas, comparando dicha variable entre los años, estaciones y meses, así como localidades y profundidades muestreadas.

La cobertura total media en Abades fue de  $27,68 \pm 20,83\%$ , mientras que en Boca Cangrejo fue sensiblemente superior ( $37,49 \pm 25,54\%$ ). La cobertura descendió con la profundidad en las dos localidades, siendo el porcentaje en Abades de  $36,99 \pm 21,40$  a 5 m y  $18,36 \pm 15,40$  a 10 m, y en Boca Cangrejo de  $52,11 \pm 24,43$  a 5 m y  $22,87 \pm 16,76$  a 10 m.

En cuanto a la variación temporal, las mayores coberturas en Abades a 5 m de profundidad se alcanzaron en invierno con los máximos mensuales en febrero 2004 ( $48,00 \pm 20,42\%$ ) y enero 2005 ( $54,10 \pm 26,91\%$ ), y los mínimos en julio 2003 ( $27,90 \pm 17,07\%$ ) y 2004 ( $27,90 \pm 17,07\%$ ) y octubre y diciembre 2004 ( $25,10 \pm 22,02\%$ ,  $17,10 \pm 7,24\%$ , respectivamente) (Fig. 5.3). En el primer año de estudio, la cobertura media fue ligeramente superior ( $38,39 \pm 20,71\%$ ) a la del segundo año ( $35,58 \pm 22,07\%$ ). A 10 m de profundidad los máximos mensuales se obtuvieron en noviembre 2003 ( $38,60 \pm 14,26\%$ ) y enero 2004 ( $35,01 \pm 20,23\%$ ) y los mínimos en septiembre 2003 ( $7,90 \pm 4,88\%$ ) y febrero 2005 ( $6,50 \pm 2,36\%$ ) (Fig. 5.3). En el primer año la cobertura media fue de  $24,04 \pm 17,09\%$ , mientras que en el segundo fue bastante más baja ( $12,68 \pm 10,93\%$ ).

En Boca Cangrejo en la profundidad de 5 m, la mayor cobertura se registró en octubre ( $78,80 \pm 12,34\%$ ) y noviembre 2003 ( $80,65 \pm 13,87\%$ ), y la menor en agosto 2003 y 2004 ( $23,95 \pm 15,90\%$ ,  $24,10 \pm 16,05\%$ , respectivamente) (Fig. 5.3), mientras que la cobertura media del primer año fue de  $56,43 \pm 24,06\%$  y más baja ( $47,80 \pm 24,14\%$ ) en el segundo. A 10 m de profundidad los valores más elevados correspondieron a febrero ( $45,10 \pm 16,61\%$ ) y marzo 2004 ( $45,55 \pm 27,80\%$ ), y los más bajos en agosto 2003 y 2004 ( $8,20 \pm 4,21\%$ ,  $8,17 \pm 4,03\%$ , respectivamente) (Fig. 5.3). La cobertura media del primer año fue de  $28,49 \pm 18,78\%$  y de sólo  $17,25 \pm 12,16\%$  en el segundo.



**Figura. 5.3.** Variación mensual del porcentaje de cobertura total media ( $\pm$ SD) de las macroalgas en los blanquiales de Abades y Boca Cangrejo, durante dos ciclos anuales en dos niveles de profundidad (5 m en negro; 10 m en gris).

Los grupos funcionales reconocidos en estos blanquiales mostraron diferentes patrones de variación de los factores estudiados. La cobertura del grupo costrosas, reflejó la interacción entre todos los factores estudiados, mostrando variación significativa en las coberturas observadas en los diferentes meses, entre las estaciones y entre diferentes años, y que éstas a su vez varían con la profundidad y la localidad (Tabla 5.2, Fig. 5.4). Debido a que el grupo costrosas es el que más contribuye a la cobertura total, el patrón de variación es muy similar en ambos casos (Figs. 5.3 y 5.4).

La cobertura total media de costrosas fue en Abades de  $26,34 \pm 20,75\%$ , mientras que en Boca Cangrejo fue sensiblemente superior ( $35,23 \pm 25,45\%$ ). La cobertura descendió con la profundidad en las dos localidades, siendo en Abades de  $35,63 \pm 21,28\%$  a 5 m y  $17,05 \pm 15,40\%$  a 10 m, y en Boca Cangrejo de  $49,85 \pm 24,32\%$  a 5 m y  $20,61 \pm 16,64\%$  a 10 m.

En cuanto a la variación temporal, y coincidiendo con la cobertura total, las mayores coberturas de costrosas en Abades a 5 m de profundidad se alcanzaron en invierno con los máximos mensuales en febrero 2004 ( $47,60 \pm 20,18\%$ ) y enero 2005 ( $52,34 \pm 26,79\%$ ), y los mínimos en octubre y diciembre 2004 ( $23,70 \pm 21,90\%$ ,  $15,90 \pm 7,53\%$ , respectivamente) (Fig. 5.4). En el primer año de estudio, la cobertura media fue ligeramente superior ( $37,06 \pm 20,81\%$ ) a la del segundo año ( $34,19 \pm 21,73\%$ ). A 10 m de profundidad los máximos mensuales se obtuvieron en noviembre 2003 ( $37,51 \pm 14,07\%$ ) y enero 2004 ( $34,72 \pm 17,78\%$ ) y los mínimos en octubre 2004 ( $6,60 \pm 4,06\%$ ) y febrero 2005 ( $5,10 \pm 2,07\%$ ) (Fig. 5.4). En el primer año la cobertura

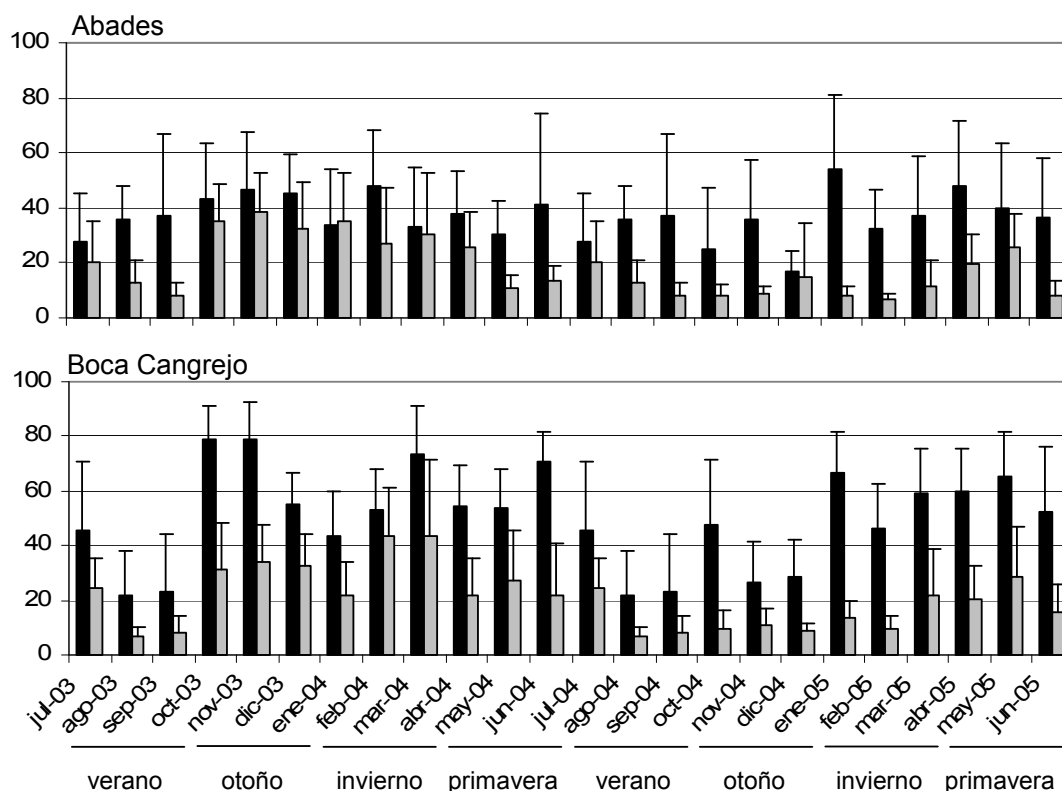
media fue de  $22,78 \pm 17,25\%$  mientras que en el segundo fue bastante más baja ( $11,32 \pm 10,61\%$ ).

| Fuente de variación          | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
|------------------------------|-----|--------|----------|---------|
| AÑO                          | 1   | 18419  | 2,093    | 0,194   |
| LOC                          | 1   | 18984  | 11,503   | 0,012   |
| PROF                         | 1   | 0,0001 | 76,988   | < 0,001 |
| EST (AÑO)                    | 6   | 8796,8 | 8,044    | 0,001   |
| AÑO X LOC                    | 1   | 612,8  | 0,371    | 0,561   |
| AÑO X PROF                   | 1   | 1839,8 | 1,032    | 0,350   |
| LOC X PROF                   | 1   | 6821,3 | 7,946    | 0,028   |
| MES (EST (AÑO))              | 16  | 1093,5 | 4,152    | < 0,001 |
| EST (AÑO) X LOC              | 6   | 1650,4 | 2,066    | 0,112   |
| EST (AÑO) X PROF             | 6   | 1782,2 | 4,071    | 0,009   |
| AÑO X LOC X PROF             | 1   | 55568  | 0,651    | 0,443   |
| MES (EST (AÑO)) X LOC        | 16  | 798,51 | 3,032    | < 0,001 |
| MES (EST (AÑO)) X PROF       | 16  | 437,76 | 1,662    | 0,052   |
| EST (AÑO) X LOC X PROF       | 6   | 858,44 | 1,740    | 0,174   |
| MES (EST (AÑO)) X LOC X PROF | 16  | 493,26 | 1,873    | 0,022   |
| Residual                     | 864 | 263,35 |          |         |
| Total                        | 959 |        |          |         |

**Tabla 5.2** Resultados de los ANOVAs de cinco vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos de cobertura media del grupo funcional costrosas, comparando dicha variable entre los años, estaciones y meses, así como localidades y profundidades muestreadas.

En Boca Cangrejo en la profundidad de 5 m, la mayor cobertura se registró en octubre ( $78,64 \pm 12,83\%$ ) y noviembre 2003 ( $78,93 \pm 13,46\%$ ), y la menor en agosto 2003 y 2004 ( $21,90 \pm 18,86\%$ ,  $21,45 \pm 17,69\%$ , respectivamente) (Fig. 5.4), mientras que la cobertura media del primer año fue de  $54,41 \pm 24,07\%$  y más baja ( $45,29 \pm 23,81\%$ ) en el segundo. A 10 m de profundidad, los valores más elevados correspondieron a febrero ( $43,74 \pm 17,25\%$ ) y marzo 2004 ( $43,75 \pm 27,92\%$ ), y los más bajos en agosto 2003 y 2004 ( $6,50 \pm 3,53\%$ ,  $6,34 \pm 3,32\%$ ) (Fig. 5.4). La cobertura media del primer año fue de  $26,41 \pm 18,66\%$  y de sólo  $14,81 \pm 11,84\%$  en el segundo.

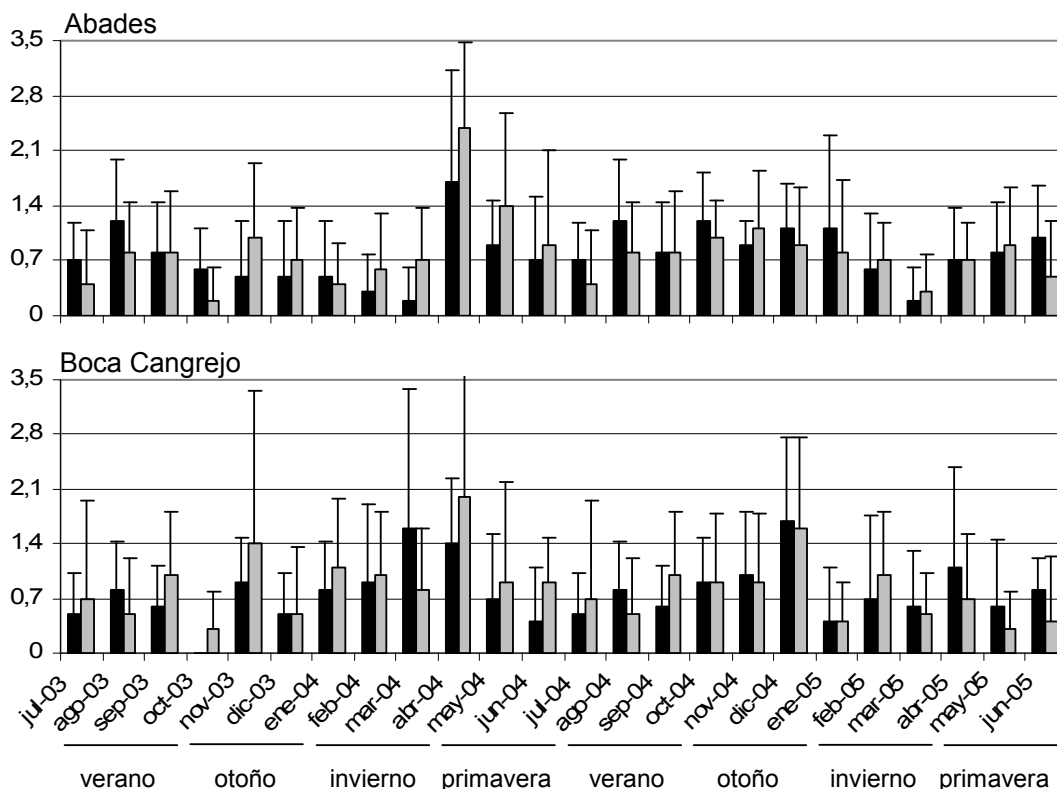
El análisis de la cobertura de filamentosas mostró diferencias únicamente entre meses, pero no entre las localidades, profundidades, años y estaciones estudiadas (Tabla 5.3, Fig. 5.5). Por meses, abril 2004 ( $1,88 \pm 1,28\%$ ) y diciembre 2004 ( $1,33 \pm 0,94\%$ ) mostraron los valores de cobertura media más altos para el conjunto de localidades y profundidades (Fig. 5.6). Los análisis a posteriori para el factor mes encontraron diferencias en otoño 2003, primavera 2004 e invierno 2005.



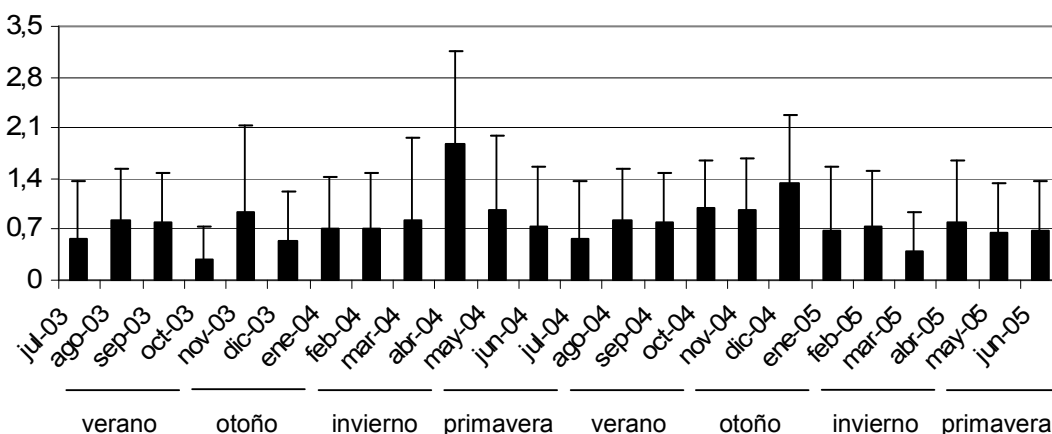
**Figura 5.4.** Variación mensual del porcentaje de cobertura total media ( $\pm$ SD) del grupo funcional costrosas en los blanquizales de Abades y Boca Cangrejo, durante dos ciclos anuales en dos niveles de profundidad (5 m en negro; 10 m en gris).

| Fuente de variación          | gl  | MC    | Pseudo-F | p(perm) |
|------------------------------|-----|-------|----------|---------|
| AÑO                          | 1   | 0,176 | 0,025    | 0,882   |
| LOC                          | 1   | 0,051 | 0,022    | 0,882   |
| PROF                         | 1   | 0,234 | 0,251    | 0,640   |
| EST (AÑO)                    | 6   | 6,855 | 2,274    | 0,099   |
| AÑO x LOC                    | 1   | 0,376 | 0,164    | 0,689   |
| AÑO x PROF                   | 1   | 3,626 | 3,898    | 0,099   |
| LOC x PROF                   | 1   | 0,084 | 0,154    | 0,708   |
| MES (EST (AÑO))              | 16  | 3,013 | 4,527    | < 0,001 |
| EST (AÑO) x LOC              | 6   | 2,291 | 2,419    | 0,077   |
| EST (AÑO) x PROF             | 6   | 0,930 | 2,015    | 0,119   |
| AÑO x LOC x PROF             | 1   | 0,009 | 0,017    | 0,893   |
| MES (EST (AÑO)) x LOC        | 16  | 0,946 | 1,422    | 0,115   |
| MES (EST (AÑO)) x PROF       | 16  | 0,461 | 0,693    | 0,807   |
| EST (AÑO) x LOC x PROF       | 6   | 0,546 | 1,277    | 0,329   |
| MES (EST (AÑO)) x LOC x PROF | 16  | 0,428 | 0,643    | 0,846   |
| Residual                     | 864 | 0,665 |          |         |
| Total                        | 959 |       |          |         |

**Tabla 5.3** Resultados de los ANOVAs de cinco vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos de cobertura media del grupo funcional filamentosas, comparando dicha variable entre los años, estaciones y meses, así como localidades y profundidades muestreadas.



**Figura 5.5.** Variación mensual del porcentaje de cobertura total media ( $\pm$ SD) del grupo filamentosas en los blanquizontales de Abades y Boca Cangrejo, durante dos ciclos anuales en dos niveles de profundidad (5 m en negro; 10 m en gris).



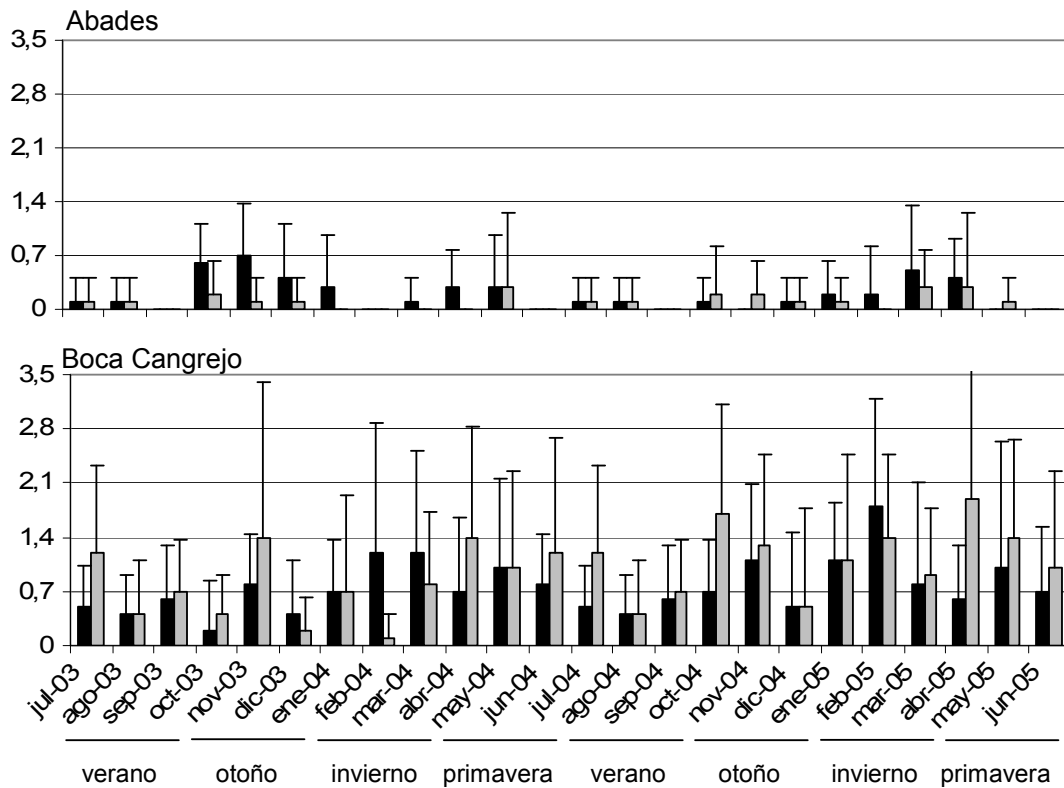
**Figura 5.6.** Variación mensual del porcentaje de cobertura total media ( $\pm$ SD) del grupo filamentosas para el conjunto de localidades y profundidades, durante dos ciclos anuales.

Para foliosas corticadas, se encontraron diferencias significativas entre las dos localidades estudiadas y entre la interacción EST (AÑO) x PROF (Tabla 5.4). El resto de factores e interacciones no mostraron diferencias (Tabla 5.4, Fig. 5.7). Por localidades la cobertura en Abades ( $0,15 \pm 0,42\%$ ) fue sensiblemente inferior a la de Boca Cangrejo ( $0,86 \pm 1,09\%$ ). En cuanto a la variación estacional de las coberturas por profundidades, los test a posteriori encontraron que las diferencias para estos factores eran debidas a

las diferencias entre las estaciones a 5 m de profundidad. A esta profundidad en los veranos se encontraron coberturas significativamente más bajas que en las primaveras y los inviernos (Fig. 5.8).

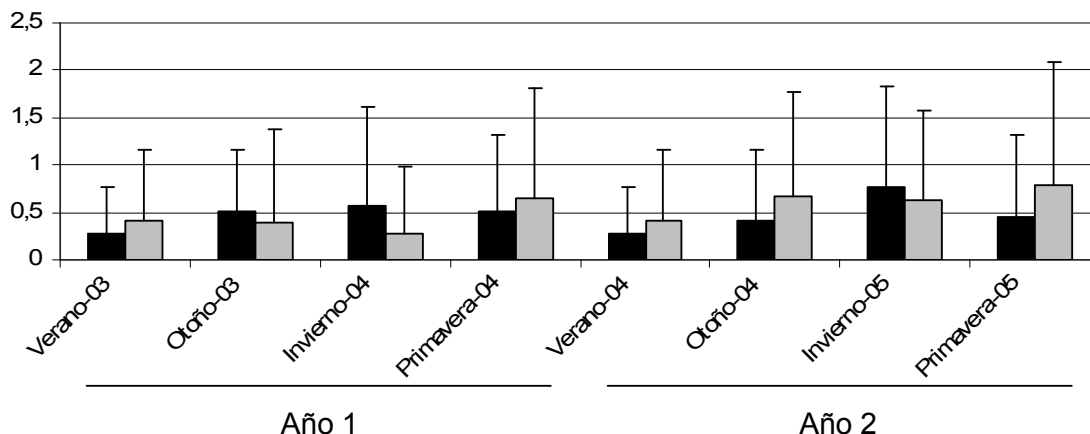
| Fuente de variación          | gl  | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
|------------------------------|-----|--------|----------|---------|
| AÑO                          | 1   | 2,301  | 1,206    | 0,311   |
| LOC                          | 1   | 122,55 | 72,222   | < 0,001 |
| PROF                         | 1   | 0,651  | 0,488    | 0,502   |
| EST (AÑO)                    | 6   | 1,908  | 1,876    | 0,142   |
| AÑO x LOC                    | 1   | 3,628  | 2,136    | 0,205   |
| AÑO x PROF                   | 1   | 2,109  | 1,582    | 0,259   |
| LOC x PROF                   | 1   | 4,959  | 5,207    | 0,063   |
| MES (EST (AÑO))              | 16  | 1,016  | 1,553    | 0,075   |
| EST (AÑO) x LOC              | 6   | 1,696  | 1,669    | 0,185   |
| EST (AÑO) x PROF             | 6   | 1,333  | 3,574    | 0,018   |
| AÑO x LOC x PROF             | 1   | 0,084  | 0,088    | 0,773   |
| MES (EST (AÑO)) x LOC        | 16  | 1,016  | 1,553    | 0,072   |
| MES (EST (AÑO)) x PROF       | 16  | 0,372  | 0,569    | 0,903   |
| EST (AÑO) x LOC x PROF       | 6   | 0,952  | 1,470    | 0,245   |
| MES (EST (AÑO)) x LOC x PROF | 16  | 0,647  | 0,989    | 0,467   |
| Residual                     | 864 | 0,654  |          |         |
| Total                        | 959 |        |          |         |

**Tabla 5.4** Resultados de los ANOVAs de cinco vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos de cobertura media del grupo funcional foliosas corticadas, comparando dicha variable entre los años, estaciones y meses, así como localidades y profundidades muestreadas.



**Figura 5.7.** Variación mensual del porcentaje de cobertura total media ( $\pm$ SD) del grupo foliosas corticadas en los blanquizales de Abades y Boca Cangrejo, durante dos ciclos anuales en dos niveles de profundidad (5 m en negro; 10 m en gris).





**Figura 5.8.** Variación estacional del porcentaje de cobertura total media ( $\pm$ SD) del grupo foliosas corticadas para el conjunto de localidades, durante los dos ciclos anuales estudiados, en dos niveles de profundidad (5 m en negro; 10 m en gris).

Para coralináceas articuladas, además de las diferencias encontradas para el grupo funcional foliosas corticadas, también se encontraron diferencias significativas para la interacción MES (EST (AÑO)) X LOC X PROF (Tabla 5.5), es decir existe variación mensual en la cobertura de coralináceas articuladas, pero esta variación es diferente según la localidad y profundidad.

| Fuente de variación          | gl  | MC    | Pseudo-F | p(perm) |
|------------------------------|-----|-------|----------|---------|
| AÑO                          | 1   | 4,816 | 1,879    | 0,207   |
| LOC                          | 1   | 21,6  | 19,432   | < 0,004 |
| PROF                         | 1   | 0,937 | 1,807    | 0,231   |
| EST (AÑO)                    | 6   | 2,563 | 1,387    | 0,279   |
| AÑO X LOC                    | 1   | 2,204 | 1,905    | 0,212   |
| AÑO X PROF                   | 1   | 0,416 | 0,803    | 0,407   |
| LOC X PROF                   | 1   | 0,266 | 0,471    | 0,511   |
| MES (EST (AÑO))              | 16  | 1,846 | 8,505    | < 0,001 |
| EST (AÑO) X LOC              | 6   | 1,110 | 1,411    | 0,263   |
| EST (AÑO) X PROF             | 6   | 0,518 | 3,635    | 0,017   |
| AÑO X LOC X PROF             | 1   | 0,004 | 0,007    | 0,935   |
| MES (EST (AÑO)) X LOC        | 16  | 0,786 | 3,622    | < 0,001 |
| MES (EST (AÑO)) X PROF       | 16  | 0,142 | 0,657    | 0,843   |
| EST (AÑO) X LOC X PROF       | 6   | 0,565 | 1,296    | 0,326   |
| MES (EST (AÑO)) X LOC X PROF | 16  | 0,436 | 2,010    | 0,011   |
| Residual                     | 864 | 0,217 |          |         |
| Total                        | 959 |       |          |         |

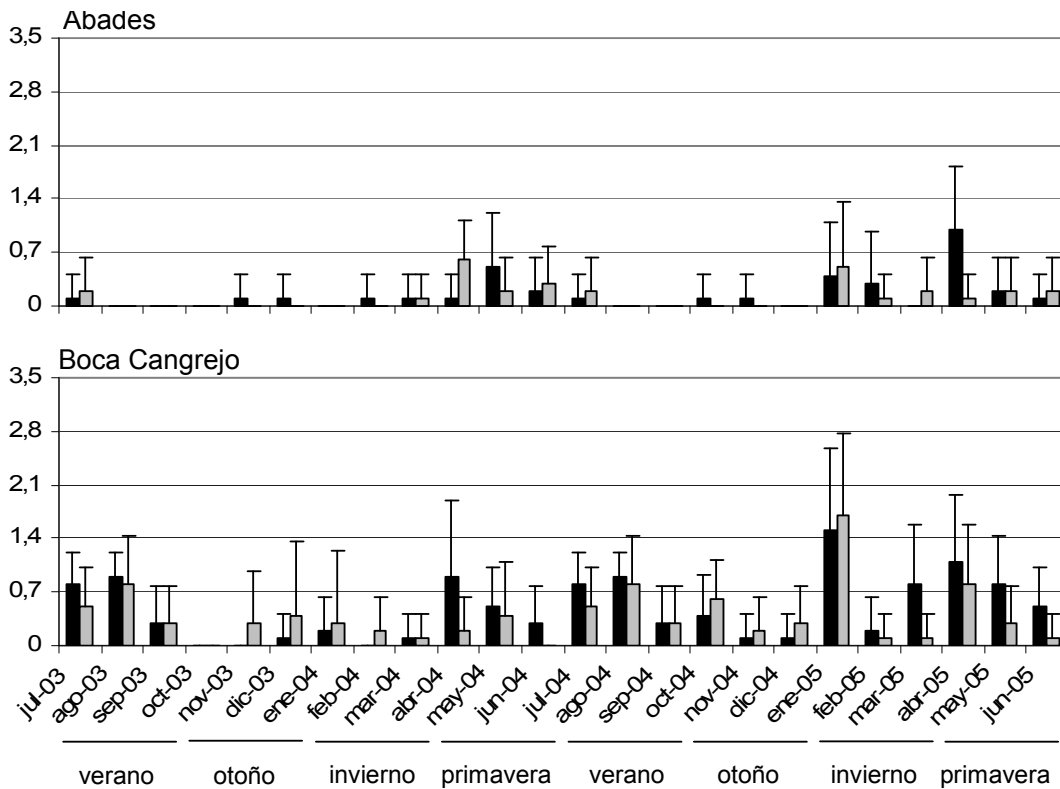
**Tabla 5.5** Resultados de los ANOVAs de cinco vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos de cobertura media del grupo funcional coralináceas articuladas, comparando dicha variable entre los años, estaciones y meses, así como localidades y profundidades muestreadas.

Por localidades, Abades registró una cobertura de  $0,14 \pm 0,38\%$  y Boca Cangrejo de  $0,44 \pm 0,65\%$ . En Abades, la cobertura fue de  $0,15 \pm 0,42\%$  a 5 m de profundidad y de  $0,12 \pm 0,35\%$  a 10 m; mientras que en Boca Cangrejo fue de  $0,48 \pm 0,64\%$  a 5 m y de  $0,39 \pm 0,65\%$  a 10 m.

En Abades, a 5 m de profundidad, las máximas coberturas se registraron en las primaveras, observándose los máximos mensuales en ambos meses de mayo

( $0,51 \pm 0,70\%$  y  $0,42 \pm 0,69\%$ , respectivamente) (Fig. 5.9). En el primer año la cobertura media fue de  $0,11 \pm 0,33\%$ , mientras que en el segundo fue de  $0,19 \pm 0,49\%$ . A 10 m de profundidad las estaciones de mayor cobertura fueron primavera 2004 e invierno 2005, y por meses los valores más elevados correspondieron a abril 2004 ( $0,63 \pm 0,51\%$ ) y enero 2005 ( $0,54 \pm 0,84\%$ ) (Fig. 5.9). En el primer año se obtuvo una cobertura media de  $0,12 \pm 0,32\%$  y en el segundo de  $0,13 \pm 0,37\%$ .

En Boca Cangrejo, a 5 m de profundidad, las mayores coberturas estacionales se observaron en invierno y primavera del segundo año, con máximos mensuales en enero y abril 2005 ( $1,54 \pm 1,08\%$  y  $1,15 \pm 0,87\%$ , respectivamente) (Fig. 5.9). El primer año se registró  $0,34 \pm 0,54\%$  de cobertura media, y  $0,63 \pm 0,71\%$  en el segundo. A 10 m de profundidad, las mayores coberturas estacionales fueron en los dos veranos e invierno 2005; enero y mayo 2005 (con  $1,70 \pm 1,05\%$  y  $0,85 \pm 0,78\%$ , respectivamente) fueron los meses de mayor cobertura (Fig. 5.9) En el primer año la cobertura media fue de  $0,29 \pm 0,60\%$  y de  $0,48 \pm 0,69\%$  en el segundo.

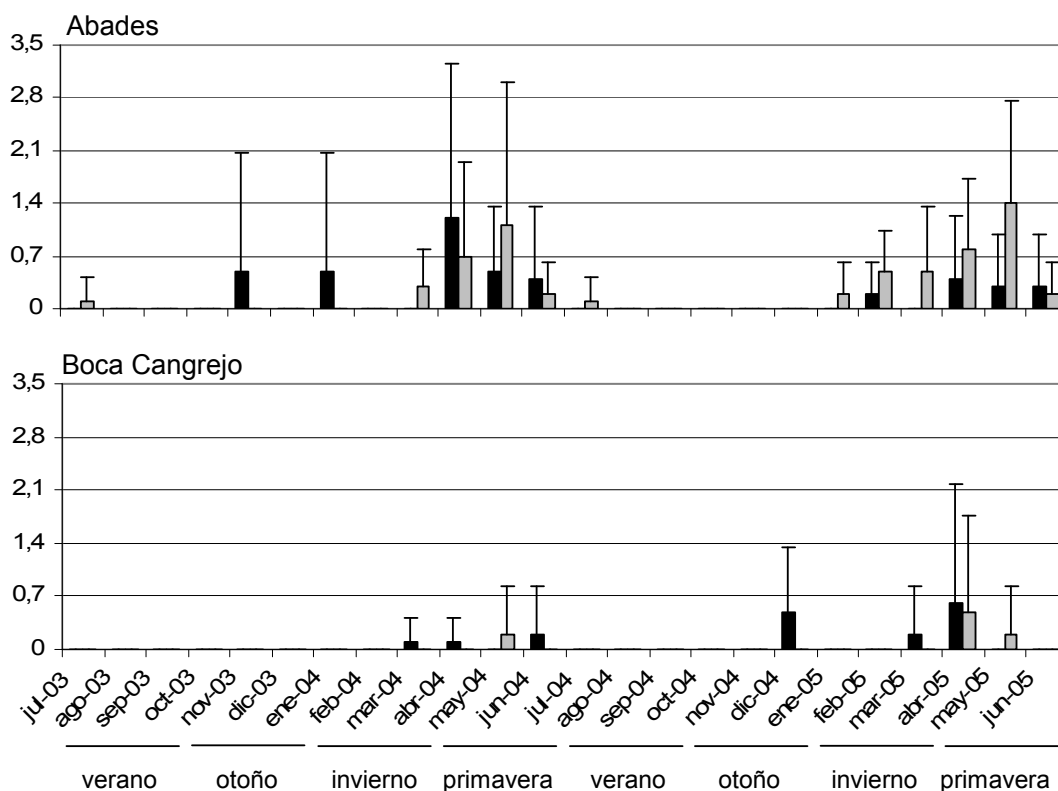


**Figura 5.9.** Variación mensual del porcentaje de cobertura total media ( $\pm$ SD) del grupo coralíneas articuladas en los blanquiales de Abades y Boca Cangrejo, durante dos ciclos anuales en dos niveles de profundidad (5 m en negro; 10 m en gris).

Para el grupo funcional microalgas, los análisis mostraron la existencia de diferencias significativas entre meses y para la interacción EST (AÑO)  $\times$  LOC, señalando que las coberturas presentan diferencias estacionalmente entre localidades, y para la interacción AÑO  $\times$  LOC  $\times$  PROF. Esto último refleja diferencias entre los años, pero con distinta variación según las localidades y profundidades (Tabla 5.6, Fig. 5.10).

| Fuente de variación          | gl  | MC    | Pseudo-F | p(perm) |
|------------------------------|-----|-------|----------|---------|
| Año                          | 1   | 0,066 | 0,018    | 0,896   |
| LOC                          | 1   | 6,337 | 3,895    | 0,091   |
| PROF                         | 1   | 0,104 | 0,308    | 0,586   |
| EST (AÑO)                    | 6   | 3,602 | 7,057    | < 0,001 |
| AÑO X LOC                    | 1   | 0,416 | 0,256    | 0,628   |
| AÑO X PROF                   | 1   | 0,816 | 2,414    | 0,169   |
| LOC X PROF                   | 1   | 0,704 | 4,242    | 0,087   |
| MES (EST (AÑO))              | 16  | 0,510 | 1,683    | 0,046   |
| EST (AÑO) X LOC              | 6   | 1,627 | 3,866    | 0,013   |
| EST (AÑO) X PROF             | 6   | 0,338 | 0,773    | 0,600   |
| AÑO X LOC X PROF             | 1   | 1,35  | 8,133    | 0,030   |
| MES (EST (AÑO)) X LOC        | 16  | 0,420 | 1,387    | 0,151   |
| MES (EST (AÑO)) X PROF       | 16  | 0,437 | 1,442    | 0,109   |
| EST (AÑO) X LOC X PROF       | 6   | 0,165 | 0,617    | 0,719   |
| MES (EST (AÑO)) X LOC X PROF | 16  | 0,268 | 0,886    | 0,586   |
| Residual                     | 864 | 0,303 |          |         |
| Total                        | 959 |       |          |         |

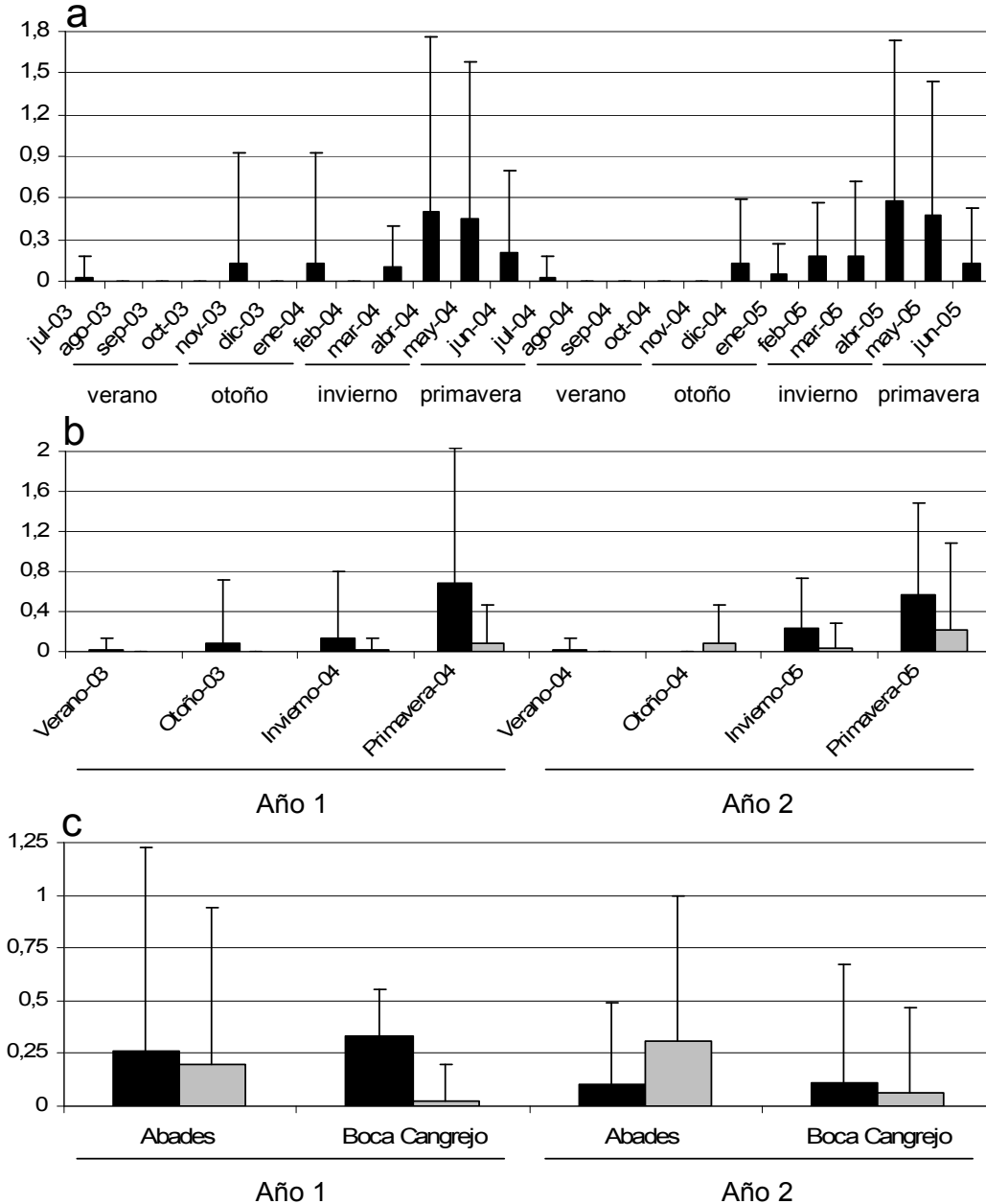
**Tabla 5.6** Resultados de los ANOVAs de cinco vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos de cobertura media del grupo funcional microalgas, comparando dicha variable entre los años, estaciones y meses, así como localidades y profundidades muestreadas.



**Figura 5.10.** Variación mensual del porcentaje de cobertura total media ( $\pm$ SD) del grupo microalgas en los blanquiales de Abades y Boca Cangrejo, durante dos ciclos anuales en dos niveles de profundidad (5 m en negro; 10 m en gris).

Por meses, abril 2004 ( $0,50 \pm 1,26\%$ ) y abril 2005 ( $0,58 \pm 1,15\%$ ) registraron las mayores coberturas (Fig. 5.11.a). Los análisis a posteriori para este factor encontraron diferencias en invierno y otoño 2004 y en invierno y primavera 2005. La interacción EST (AÑO) X LOC demostró que hay diferencias significativas entre estaciones, pero que éstas varían con la localidad. Ambas localidades registraron máximos en las

primaveras (Abades:  $0,68 \pm 1,35\%$  en 2004 y  $0,57 \pm 0,92\%$  en 2005; Boca Cangrejo:  $0,08 \pm 0,12\%$  en 2004 y  $0,22 \pm 0,86\%$  en 2005) (Fig. 5.11.b). Los test a posteriori mostraron que las diferencias entre las estaciones y localidades aparecen en todos los casos excepto para Boca Cangrejo en el segundo año, donde la cobertura entre estaciones resultó similar. Por otro lado, la interacción AÑO X LOC X PROF indicó que la cobertura varió de diferente manera entre los años, localidades y profundidades estudiadas (Fig.5.11.c). De este modo, la cobertura en Abades presentó valores más elevados el primer año a 5 m de profundidad, mientras que en el segundo año fueron a 10 m. Por el contrario, en Boca Cangrejo las coberturas siempre fueron mayores a 5 que a 10 m (Fig.5.11.c).



**Figura 5.11.** Variación del porcentaje de cobertura total media ( $\pm$ SD) del grupo funcional microalgas, **a.** Variación mensual para el conjunto de localidades y profundidades, durante dos ciclos anuales. **b.** Variación estacional para el conjunto de profundidades, durante los dos ciclos anuales estudiados, en las dos localidades (Abades en negro; Boca Cangrejo en gris). **c.** Variación por localidades y años en los dos niveles de profundidad (5 m en negro; 10 m en gris).

Macrófitos corticados presentaron también la interacción MES (EST (AÑO)) X LOC X PROF (Tabla 5.7), demostrando la existencia de una variación mensual con diferencias entre localidades y profundidades.

En Abades la cobertura media total fue de  $0,05 \pm 0,25\%$  y en Boca Cangrejo de  $0,10 \pm 0,35\%$ . Por profundidades, en Abades a 5 y 10 m, se registraron coberturas de  $0,05 \pm 0,27\%$  y  $0,04 \pm 0,22\%$ , mientras que en Boca Cangrejo fueron de  $0,16 \pm 0,44\%$  a 5 m y  $0,05 \pm 0,21\%$  a 10 m. A la profundidad de 5 m en Abades, las mayores coberturas correspondieron con las primaveras y el invierno 2005, registrándose los valores mensuales más elevados en abril y junio 2005 ( $0,41 \pm 0,69\%$  y  $0,52 \pm 0,84\%$ ) (Fig. 5.12). Por años, en el primer año la cobertura fue de  $0,01 \pm 0,09\%$ , mientras que en el segundo de  $0,10 \pm 0,37\%$ . A 10 m, las mayores coberturas fueron las del invierno y la primavera 2005, con el valor mensual más elevado en marzo ( $0,33 \pm 0,67\%$ ) (Fig. 5.12). En el primer año la cobertura media fue de  $0,02 \pm 0,12\%$  y en el segundo de  $0,07 \pm 0,29\%$ .

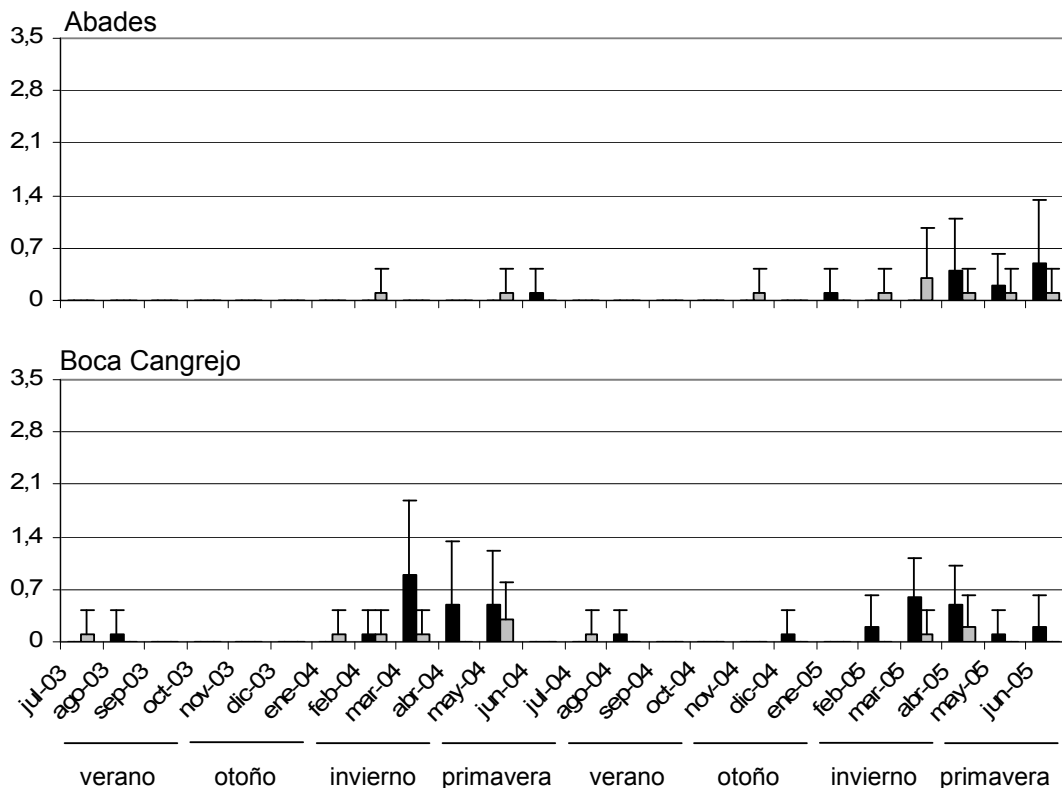
| Fuente de variación          | gl  | MC    | Pseudo-F | p(perm) |
|------------------------------|-----|-------|----------|---------|
| AÑO                          | 1   | 0,126 | 0,173    | 0,687   |
| LOC                          | 1   | 0,759 | 3,700    | 0,110   |
| PROF                         | 1   | 1,001 | 4,148    | 0,085   |
| EST (AÑO)                    | 6   | 0,727 | 2,997    | 0,038   |
| AÑO X LOC                    | 1   | 0,551 | 2,685    | 0,165   |
| AÑO X PROF                   | 1   | 0,002 | 0,107    | 0,762   |
| LOC X PROF                   | 1   | 0,651 | 3,354    | 0,115   |
| MES (EST (AÑO))              | 16  | 0,242 | 3,162    | < 0,001 |
| EST (AÑO) X LOC              | 6   | 0,205 | 1,064    | 0,422   |
| EST (AÑO) X PROF             | 6   | 0,241 | 1,883    | 0,142   |
| AÑO X LOC X PROF             | 1   | 0,026 | 0,134    | 0,722   |
| MES (EST (AÑO)) X LOC        | 16  | 0,192 | 2,511    | < 0,001 |
| MES (EST (AÑO)) X PROF       | 16  | 0,128 | 1,669    | 0,047   |
| EST (AÑO) X LOC X PROF       | 6   | 0,194 | 1,115    | 0,393   |
| MES (EST (AÑO)) X LOC X PROF | 16  | 0,173 | 2,267    | < 0,001 |
| Residual                     | 864 | 0,076 |          |         |
| Total                        | 959 |       |          |         |

**Tabla 5.7** Resultados de los ANOVAs de cinco vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos de cobertura media del grupo funcional macrófitos corticados, comparando dicha variable entre los años, estaciones y meses, así como localidades y profundidades muestreadas.

En Boca Cangrejo a 5 m, las mayores coberturas se alcanzaron en los inviernos y primaveras, con los máximos mensuales en marzo 2004 y 2005 ( $0,92 \pm 0,99\%$  y  $0,63 \pm 0,51\%$ ) (Fig. 5.12). En el primer año la cobertura fue de  $0,18 \pm 0,51\%$  y de  $0,15 \pm 0,35\%$  en el segundo. A 10 m de profundidad primavera e invierno 2004 fueron las de mayor cobertura, registrándose en mayo 2004 y abril 2005 los valores más altos ( $0,34 \pm 0,48\%$  y  $0,23 \pm 0,42\%$ ) (Fig. 5.12). En el primer año la cobertura fue de  $0,06 \pm 0,25\%$  y de  $0,03 \pm 0,18\%$  en el segundo.

Los valores medios de cobertura acumulados de los diferentes grupos funcionales estudiados conjuntamente para ambas localidades (Fig. 5.13.a), muestran la existencia de una variación temporal en la abundancia. En la gráfica se observan periodos con valores bajos de cobertura durante los veranos y el otoño del segundo año, con valores mínimos en los meses de septiembre y diciembre del segundo año.

Los periodos con valores más altos de cobertura se encuentran en los inviernos y primaveras, con picos en marzo y junio del primer año, y enero y mayo del segundo año. Aunque, en el primer año se registró también un marcado pico en el otoño con valores máximos en el mes de noviembre. En este gráfico (Fig. 5.13.a), también se puede observar cómo la variación en la cobertura total es debida fundamentalmente a la aportación del grupo funcional costrosas, resultando difícil de estimar la contribución del resto de grupos. Sin embargo, si analizamos la variación temporal excluyendo a las costrosas observamos dos marcados picos primaverales para el resto de grupos, con máximos en los meses de abril y periodos de bajas coberturas en los veranos y otoños (Fig. 5.13.b).



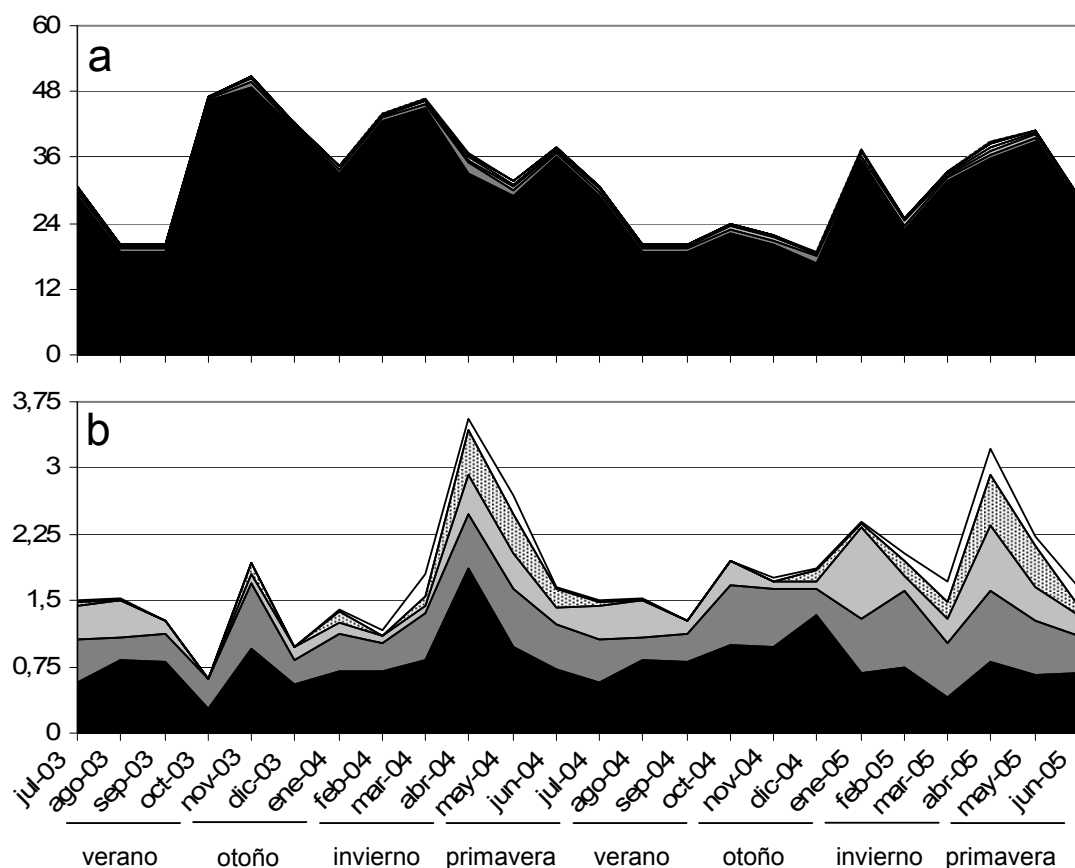
**Figura 5.12.** Variación mensual del porcentaje de cobertura total media ( $\pm$ SD) del grupo macrófitos corticados en los blanquiazales de Abades y Boca Cangrejo, durante dos ciclos anuales en dos niveles de profundidad (5 m en negro; 10 m en gris).

### Relación entre grupos funcionales y variables ambientales.

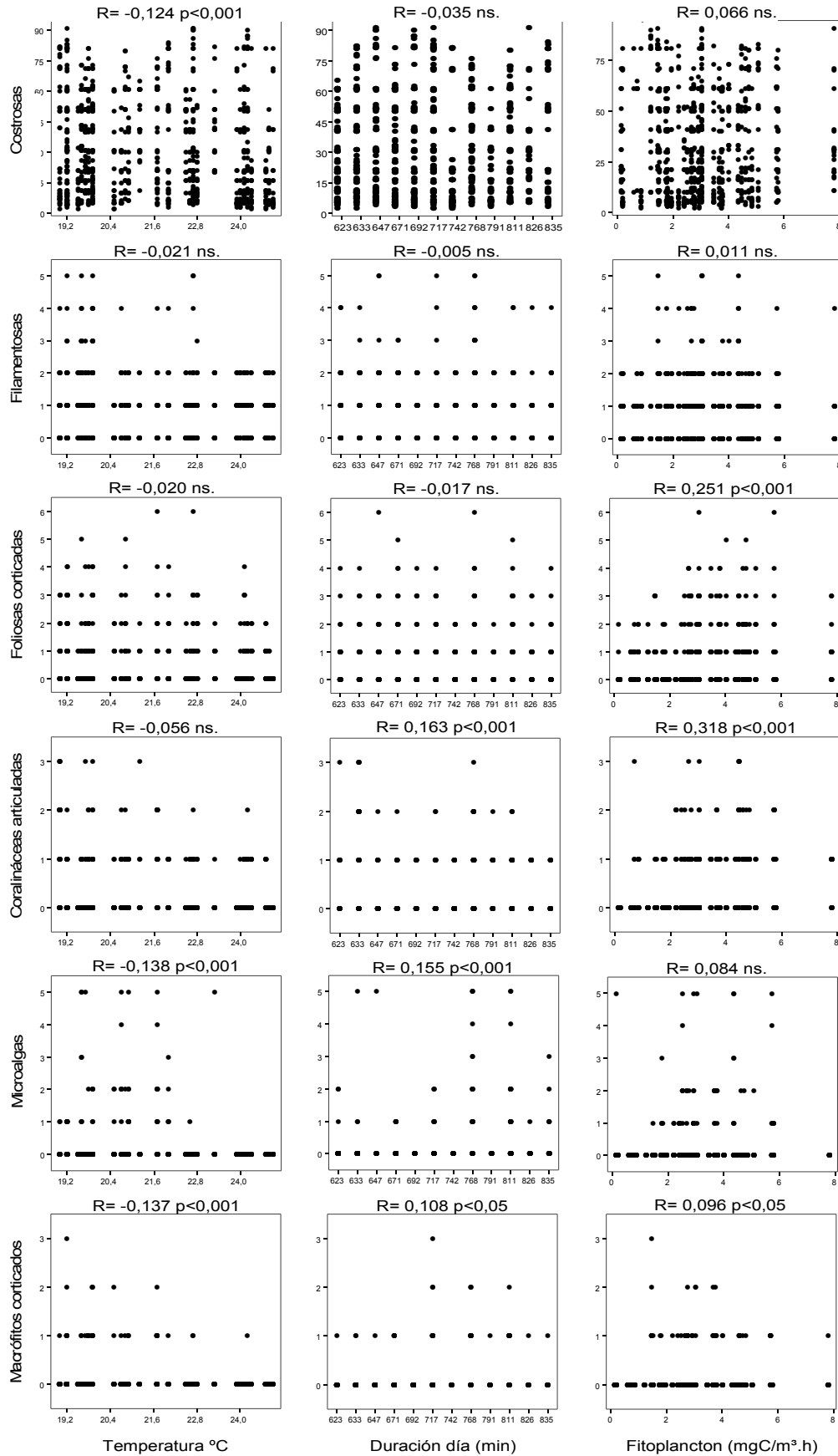
Las coberturas de grupos funcionales y las variables ambientales mostraron relación significativa para muchos de los grupos. Costrosas presentó una correlación negativa con la temperatura. Foliosas corticadas reflejó una relación positiva con la productividad. Coralináceas articuladas se correlacionó positivamente con la duración del día y la productividad. Microalgas tuvo relación negativa con la temperatura y positiva con la duración del día. Macrófitos corticados mostró correlación negativa con la temperatura y positiva con la duración del día y la productividad. Finalmente, para filamentosas, no se encontró relación significativa con ninguna de las variables ambientales (Fig. 5.14).

## DISCUSIÓN.

Como comprobamos en el Capítulo III, a gran escala, las comunidades de macroalgas en los blanquiales de Canarias presentan gran homogeneidad y escasa variabilidad entre islas; mientras que a una menor escala, escala insular o local, sí se advierten diferencias. Las diferencias a media escala, se producen entre blanquiales separados por decenas o pocos kilómetros de distancia (entre sectores dentro de la isla, y entre localidades dentro de un mismo sector); y a pequeña escala, distancias de decenas de metros (entre las estaciones de muestreo de una misma localidad) (ver Capítulo IV). En este capítulo demostramos que en estas comunidades de blanquiales también es posible detectar diferencias significativas en la cobertura de las macroalgas a lo largo del tiempo, pero estas diferencias son distintas en función de las localidades y la profundidad. Esto indica que la variación temporal de las comunidades de macroalgas en los blanquiales puede estar influida por factores locales, tal como sucede con la variación espacial a media y pequeña escala (ver Capítulo III).



**Figura 5.13.** Valores medios de cobertura acumulados de los distintos grupos funcionales. En **a**, (de abajo arriba): costrosas, filamentosas, foliosas corticadas, coralíneas articuladas, microalgas y macrófitos corticados. En **b** se ha excluido el grupo costrosas.



**Figura 5.14.** Correlación entre variables ambientales (temperatura, duración del día y productividad) y las coberturas de los grupos funcionales reconocidos en este estudio.



En Canarias, durante el periodo de invierno-primavera se produce un incremento en la irradiación lumínica y un aumento de la concentración de nutrientes en la columna de agua debido a la rotura de la termoclina estacional por el enfriamiento de las aguas (García-Braun & Molina, 1988). Bajo estas condiciones, las macroalgas responden acelerando su crecimiento. Durante los meses estivales, aún cuando existe un periodo de fuerte irradiación solar, el reestablecimiento de la termoclina provoca la estratificación de las aguas evitando el ascenso de aguas ricas en nutrientes. Los escasos nutrientes presentes en las capas superficiales se agotan rápidamente, y comienza una fase donde el desarrollo vegetal se aletarga. Estos ciclos estacionales han sido comprobados en diferentes estudios de comunidades bentónicas del hemisferio Norte (Airoidi et al., 1995; Piazzzi et al., 2004; Martí et al., 2005; Lauzon-Guay & Scheibling, 2007), y en estudios fenológicos de especies de algas pardas realizados en el Archipiélago Canario (Díaz-Villa et al., 2005; Montañés et al., 2006; Tronholm et al., 2008, 2010) y en diferentes comunidades de macroalgas sublitorales como veremos más adelante (ver Capítulo VII).

Este patrón podría ser por tanto el esperado en las comunidades de macroalgas de los blanquizales de las Islas Canarias. Sin embargo, los blanquizales constituyen un ecosistema donde el desarrollo de las macroalgas está fuertemente condicionado por la acción ramoneadora del herbívoro *Diadema* aff. *antillarum*. En especial los blanquizales aquí estudiados presentan, respecto a otros blanquizales de la isla o del resto del archipiélago, mayores signos del control ejercido por el herbívoro puesto que el estado de regresión de las comunidades es más significativo (ver Capítulos III y IV). La cobertura de macroalgas es escasa, muy inferior a la media de los blanquizales de Canarias (ver Capítulo III), existe un predominio de especies del grupo funcional costroso, entre ellas *Hydrolithon farinosum*, *Hydrolithon onkodes* y *Pseudolithoderma adriaticum*, taxones dominantes en los blanquizales más degradados (ver Capítulo III y IV); y ausencia o escasa cobertura de macroalgas erectas.

Bajo condiciones de elevado herbivorismo, los cambios en las comunidades relacionados con las condiciones ambientales pueden pasar inadvertidos y difícilmente detectables ya que el incremento de la biomasa generada durante los periodos favorables (concentración de nutrientes, luz solar, temperatura, etc.) es asumido rápidamente por los erizos. Esta circunstancia es la que se puede observar en los blanquizales estudiados, en los que aunque se detecta la variación temporal en la cobertura de las macroalgas ésta no presenta un patrón estacional de variación claro. No obstante, considerando por separado la cobertura de los diferentes grupos funcionales de macroalgas, se pueden advertir cambios estacionales. En este sentido, todos los grupos funcionales, excepto costrosas, tal como está representado en la Fig. 5.13b, responden a un comportamiento estacional, con picos de abundancia en primavera y de escasez en otoño. La cobertura de costrosas, grupo que más contribuye a la cobertura total de macroalgas (Fig. 5.13a), no parece exhibir esta estacionalidad, mostrando un patrón irregular a lo largo de los ciclos estudiados, aunque con un cierto periodo de regresión durante los meses de verano. Los análisis de regresión confirman esta hipótesis y, en general, la mejora en las condiciones ambientales (aumento de la duración del día, concentración de nutrientes) estimulan la

abundancia de muchos de los grupos funcionales, mientras que en el caso de costrosas sólo se advierte una relación negativa con el aumento de la temperatura.

La diferente respuesta observada en los distintos grupos funcionales deriva del propio ciclo de vida y morfotipo de las especies (Littler & Littler, 1984; Lobban & Harrison, 1994; Steneck & Dethier, 1994). Aquellos taxones efímeros que presentan un crecimiento acelerado debido a que tienen una estructura simple (microalgas, filamentosas, pequeños macrófitos, etc.) responden rápidamente al cambio en las condiciones ambientales, experimentando picos de abundancia evitando en cierta medida el efecto de la actividad del herbívoro. Por el contrario, las especies perennes y pseudoperennes con crecimiento lento, puesto que desarrollan estructuras más complejas (costrosas, macrofitos frondosos o foliosos), no presentan picos de abundancia tan marcados (ver Capítulo VII) y pueden quedar enmascarados por la acción de *Diadema* aff. *antillarum*.

La abundancia de las macroalgas en los blanquizales de Abades y Boca Cangrejo no varían exactamente igual en el tiempo, e incluso entre profundidades de una misma localidad se advierten diferencias significativas. Tales divergencias pueden ser debidas a las propias diferencias entre las comunidades de ambas localidades (ver Capítulo IV). En este sentido, la gran variabilidad espacial de las comunidades bentónicas de las islas puede determinar la existencia de distintos patrones de variación temporal. En las dos localidades estudiadas, las coberturas de los morfotipos de macroalgas considerados difieren, siendo en Boca Cangrejo sensiblemente superiores que en Abades. Estas diferencias residen en las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* que son mayores en Abades (ver Capítulo IV). Por otro lado, la complejidad topográfica (grietas e irregularidades de la roca) es superior en Boca Cangrejo, factor que limita la efectividad ramoneadora del erizo y crea microhábitats para el desarrollo de las algas. Las diferencias encontradas entre las dos profundidades estudiadas también pueden ser explicadas por las densidades del erizo, menores a 5 m de profundidad (Hernández, 2006; Hernández et al., 2008).

Los cambios temporales más acusados se observan en Boca Cangrejo. La menor densidad de erizos en esta localidad puede favorecer la aparición de cambios bruscos en las comunidades de macroalgas. En ambas localidades y para el conjunto de grupos funcionales es posible observar una cierta tendencia a la disminución de los valores de cobertura durante los meses estivales, que parecen coincidir en parte con los meses de mayor necesidad trófica del erizo (periodo de reproducción) (Hernández, 2006; Hernández et al., 2006b).

La expansión de las poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum* y la transformación de los fondos de macroalgas erectas hacia blanquizales a lo largo de las Islas Canarias es un fenómeno que ha podido ser observado desde hace varias décadas (Johnston, 1969; Brito et al., 1984; Aguilera-Klink et al., 1994), y cuya explosión demográfica seguramente coincidió cuando sus predadores fueron eliminados o reducidos debido a una explotación desmedida del litoral (Hernández et al., 2009). Las poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum*, aún cuando están bien extendidas y establecidas por todo el Archipiélago Canario, continúan incrementándose en los fondos rocosos (Clemente, 2008; Hernández et al., 2008). Únicamente en las áreas marinas protegidas, donde el esfuerzo pesquero es limitado han experimentado cierta regresión (Hernández et al., 2007; Sangil et al., 2010a). Una evidencia de este avance

pudo observarse en las mismas localidades de este estudio y coincidiendo a su vez en el tiempo (Hernández et al., 2008). El aumento de las poblaciones del erizo que detectaron estos autores puede verse plasmado en las comunidades de macroalgas, puesto que tal como muestra este trabajo han visto reducida su cobertura en el segundo año. Los blanquizales, aunque son ecosistemas degradados, son susceptibles de continuar en proceso de regresión de sus comunidades si las poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum* siguen incrementándose.

## BIBLIOGRAFÍA.

- Afonso-Carrillo, J. & B. Rojas-González. 2004. Observations on reproductive morphology and new records of Rhodomelaceae (Rhodophyta) from the Canary Islands, including *Veleroa complanata* sp. nov. *Phycologia*, 43: 79-90.
- Afonso-Carrillo, J. & M. Sansón. 2009. Aún lejos de un completo conocimiento de la biota canaria: el ejemplo de la flora de algas rojas gelatinosas efímeras del sublitoral. In: Beltrán Tejera, E., J. Afonso-Carrillo, A. García Gallo & O. Rodríguez Delgado (eds.). Homenaje al Profesor Dr. Wilfredo Wildpret de la Torre. Instituto de Estudios Canarios. Monografía LXXVIII (Tenerife, Islas Canarias). pp. 433-452.
- Afonso-Carrillo, J. & C. Sobrino. 2003. Vegetative and reproductive morphology of *Botryocladia botryoides*, *B. occidentalis* and *B. canariensis* sp. nov. (Rhodymeniaceae, Rhodophyta) from the Canary Islands. *Phycologia*, 42: 138-150.
- Aguilar-Ramírez, R.N., M. Casas-Váldez, S. Ortega-García, R.A. Núñez-López & M.B. Cruz-Ayala. 2003. Spatial and seasonal variation of macroalgal biomass in Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, Mexico. *Hydrobiologia*, 501: 207-214.
- Aguilera-Klink, F., A. Brito, C. Castilla Gutiérrez, A. Díaz Hernández, J.M. Fernández-Palacios, A. Rodríguez Rodríguez, F. Sabaté Bel & J. Sánchez García. 1994. Economía, ecología y medio ambiente. Francisco Lemus Editor. La Laguna. 361 pp.
- Airoldi, L., F. Rindi & F. Cinelli. 1995. Structure, seasonal dynamics and reproductive phenology of a filamentous turf assemblage on a sediment influenced, rocky subtidal shore. *Botanica Marina*, 38: 227-237.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral. Ecol.*, 26: 32-46.
- Anderson, M.J. 2004. PERMANOVA\_2 factor: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance (for any two-factor ANOVA design) using permutation test. Department of Statistics, University of Auckland. New Zealand. 35 pp.
- Anderson, M.J. & R.B. Millar. 2004. Spatial variation and effects of habitat on temperate reef assemblages in north eastern New Zealand. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 305: 191-221.
- Anderson, M.J. & C.J.F. ter Braak. 2003. Permutation test for multi-factorial analysis of variance. *J. Stat. Comput. Sim.*, 73: 85-113.
- Benedetti-Cecchi, L., E. Maggi, I. Bertocci, S. Vaselli, F. Micheli, G.C. Osio & F. Cinelli. 2003. Variation in rocky shore assemblages in the northwestern Mediterranean: contrast between islands and mainland. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 293: 193-215.
- Brito, A., T. Cruz, E. Moreno & J.M. Moreno. 1984. Fauna marina de las Islas Canarias. In: Bacallado Aránega, J.J. (ed.). Fauna marina y terrestre del Archipiélago Canario. Edirca. Las Palmas de Gran Canaria. 42-65 pp.
- Cheroske, A.C., S.L. Williams & R. Carpenter. 2000. Effects of physical and biological disturbances on algal turfs in Kaneohe Bay, Hawaii. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 248: 1-34.
- Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth. 190 pp.
- Clemente, S. 2008. Evolución de las poblaciones del erizo *Diadema* aff. *antillarum* en Canarias y valoración de la depredación como factor de control. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna. La Laguna. 420 pp.
- Clemente, S., J.C. Hernández, K. Toledo & A. Brito. 2007. Predation upon *Diadema* aff. *antillarum* at barrens grounds in the Canary Islands. *Scientia Marina*, 71: 745-754.
- Darias, J.M. & J. Afonso-Carrillo. 1987. Reproducción y fenología de *Gelidium versicolor* (S. Gmel.) Lamouroux var. *canariensis* Grunow (Rhodophyta) en Puerto de la Cruz

- (Tenerife). Libro de resúmenes V Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino. Tenerife. pp. 85.
- Dayton, P.K., M.J. Tegner, P.B. Edwards & K.L. Riser. 1999. Temporal and spatial scales of kelp demography: the role of oceanographic climate. *Ecological Monographs*, 69: 219-250.
- De Ruyter van Steveninck, E.D. & R.P. Bak. 1986. Changes in abundance of coral-reef bottom components related to mass mortality of the sea urchin *Diadema antillarum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34: 87-97.
- Díaz-Pulido, G. & J. Garzón-Ferreira. 2002. Seasonality in algal assemblages on upwelling-influenced coral reefs in the Colombian Caribbean. *Botanica Marina*, 45: 284-292.
- Díaz-Villa, T., M. Sansón & J. Afonso-Carrillo. 2005. Seasonal variations in growth and reproduction of *Sargassum orotavicum* (Fucales, Phaeophyceae) from Canary Islands. *Botanica Marina*, 48: 18-29.
- Erikson, B.K., G. Johanson & P. Soenijis. 2002. Long-term changes in the macroalgal vegetation of the inner Gullmar Fjord, Swedish Skagerrak Coast. *J. Phycol.*, 38: 284-296.
- García-Braun J. & R. Molina. 1988. El mar, el Atlántico en el área de Canarias. In: vv.aa. Geografía de Canarias (2ª Ed). Vol I. Ed. Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife. pp. 18-28.
- Goldberg, N.A. & G.A. Kendrick. 2004. Effects of island groups, depth and wave exposure to ocean waves on macroalgal assemblages in the Recherche Archipelago, Western Australia. *J. Phycol.*, 40: 631-641.
- Gorostiaga, J.M. & I. Díez. 1996. Changes in the sublittoral benthic marine macroalgae in the polluted area of Abra de Bilbao and proximal coast (Northern Spain). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 130: 157-167.
- Guidetti, P. 2006. Marine reserves reestablish lost predatory interactions and cause community changes in rocky reefs. *Ecological Applications*, 16: 963-976.
- Hernández, J.C. 2006. Estrategia reproductiva de la población canaria del erizo *Diadema aff. antillarum* Philippi, 1845: maduración gonadal, asentamiento larvario y reclutamiento. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna. La Laguna. 241 pp.
- Hernández, J.C., A. Brito, E. Cubero, N. García, D. Girard, G. González-Lorenzo & J.M. Falcón. 2006a. Temporal patterns of larval settlement of *Diadema antillarum* in the Canary Islands using an experimental larval collector. *Bull. Mar. Sci.*, 78: 271-279.
- Hernández, J.C., A. Brito, N. García, M.C. Gil-Rodríguez, G. Herrera, A. Cruz-Reyes & J.M. Falcón. 2006b. Spatial and seasonal variation of the gonadal index of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the Canary Islands. *Scientia Marina*, 70: 689-698.
- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2007. Actual status of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* populations and macroalgal cover in the Marine Protected Areas comparing to a Highly Fished Area (Canary Islands - Eastern Atlantic Ocean). *Aquat. Conser.: Mar. Freshw. Ecosyst.*, 18: 1091-1108. [DOI: 10.1002/aqc.903]
- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2008. The key role of sea urchin *Diadema aff. antillarum* in controlling macroalgae assemblages throughout the Canary Islands (eastern subtropical Atlantic): an spatio-temporal approach. *Mar. Environmental Res.*, 66: 259-270. [DOI:10.1016/j.marenvres.2008.03.002].
- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2009. La degradación de los fondos marinos de Canarias: crónica de una muerte anunciada. *El Indiferente*, 20: 62-71.
- Irving, A.D. & S.D. Connell. 2006. Physical disturbance by kelp abrasives erect algae from the understory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 324: 127-134.
- Johnston, C.S. 1969. Studies on the ecology and primary production of Canary Islands marine algae. Proc. VI International Seaweed Symposium. Santiago de Compostela 9-13 de septiembre.
- Lauzon-Guay, J.S. & R.E. Scheibling. 2007. Seasonal variation in movement aggregation and destructive grazing of the green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachinensis*) in relation to wave action and temperature. *Marine Biology*, 151: 2109-2118.
- Liddell, W. & S.L. Ohlorst. 1986. Changes in benthic community composition following the mass mortality of *Diadema* at Jamaica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 95: 271-278.
- Lirman, D. & P. Biber. 2000. Seasonal dynamics of macroalgal communities of Northern Florida Reef Tract. *Botanica Marina*, 43: 305-314.

- Littler, M.M. & D.S. Littler. 1984. Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 74: 13-34.
- Lobban, C.S. & P.J. Harrison. 1994. *Seaweeds ecology and physiology*. Cambridge University Press. Cambridge. 366 pp.
- Martí, R., M.J. Uriz, E. Ballesteros & X. Turón. 2005. Seasonal variation in the structure of three Mediterranean algal communities in various light conditions. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 64: 613-622.
- Medina, M. & R. Haroun. 1993. Preliminary study on the dynamics of *Cystoseira abies-marina* populations in Tenerife (Canary Islands). *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg*, 159: 109-112.
- Montañés, M.Á., M. Sansón & J. Reyes. 2006. Vegetative and reproductive phenology of *Zonaria tournefortii* (Dictyotales, Phaeophyceae) in subtropical populations off the Canary Islands. *Botanica Marina*, 49: 406-416.
- Pérez, O.M., T.C. Telfer & L.G. Ross. 2003. On the calculation of wave climate for offshore cage culture site selection: a case study in Tenerife (Canary Islands). *Aquacultural Engineering*, 29: 1-21.
- Piazzì, L., D. Balata, M. Pertusati & F. Cinelli. 2004. Spatial and temporal variability of Mediterranean macroalgal coralligenous assemblages in relation to habitat and substratum inclination. *Botanica Marina*, 47: 105-115.
- Piazzì, L., G. Pardi, D. Balata, E. Cecchi & F. Cinelli. 2002. Seasonal dynamics of a subtidal North-Western Mediterranean macroalgal community in relation to depth and substrate inclination. *Botanica Marina*, 45: 243-252.
- Pinnegar, J.K., N.V.C. Poulin, P. Francour, F. Baladamenti, R. Chamelo, M.L. Hammerlin-Vivien, B. Hereu, M. Milazzo, M. Zabala, G. D'Anna & C. Pipitone. 2000. Trophic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental Conservation*, 27: 179-200.
- Reyes, J., M. Sansón & J. Afonso-Carrillo. 1995. Distribution and reproductive phenology of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson in the Canary Islands. *Aquatic Botany*, 50: 171-180.
- Sala, E., C.F. Boudouresque & M. Hammerlin-Vivien. 1998. Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos*, 82: 425-439.
- Sammarco, P.W., J.S. Leviton & J.C. Ogden. 1974. Grazing and control of coral reef community structure by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea): a preliminary study. *J. Mar. Res.*, 32: 47-53.
- Sangil, C., S. Clemente, J.C. Hernández & L. Martín-García. 2010a. Rápido reestablecimiento de la vegetación sublitoral en la Reserva Marina de La Palma (La Palma, Islas Canarias) como consecuencia de la reducción de las poblaciones del erizo *Diadema* aff. *antillarum*. Proc. XVI Simposio Ibérico de Estudios en Biología Marina. Alicante 6-10 de septiembre.
- Sangil, C., M. Sansón, J. Afonso-Carrillo & L. Martín-García. 2010b. Extensive off-shore meadows of *Penicillus capitatus* (Udotaeae, Chlorophyta) in the Canary Islands (eastern Atlantic Ocean). *Botanica Marina*, 53: 183-187.
- Sansón, M. 1994. Notes on Ceramiaceae (Rhodophyta) from the Canary Islands: new records and observations on morphology and geographical distribution. *Botanica Marina*, 37: 347-356.
- Sansón, M. & J. Reyes. 1995. Morphological and geographical observations on four species of Ceramiaceae (Rhodophyta) new to the Canary Islands. *Botanica Marina*, 38: 89-95.
- Sansón, M., M.J. Martín & J. Reyes. 2006. Vegetative and reproductive morphology of *Cladosiphon contortus*, *C. occidentalis* and *C. cymodoceae* sp. nov. (Ectocarpales, Phaeophyceae) from the Canary Islands. *Phycologia*, 45: 529-545.
- Scheibling, R. 1986. Increase macroalgal abundance following mass mortalities of sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) along the Atlantic coast of Nova Scotia. *Oecologia*, 68: 186-198.
- Schils, T. & E. Coppejans. 2003. Spatial variation in subtidal plant communities around the Socorra Archipelago and their biogeographic affinities within the Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 252: 103-114.
- Shears, N.T. & R.C. Babcock. 2003. Continuing trophic cascade effects after of no-take marine reserve protection. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 246: 1-16.

- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 353-391.
- Steneck, R.L. & M.N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69: 476-498.
- Steeman-Nielsen, E. 1952. Use of radioactive carbon ( $^{14}\text{C}$ ) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 18: 117-140.
- Tribollet, A.D. & P.S. Vroom. 2007. Temporal and spatial comparison of the relative abundance of macroalgae across the Mariana Archipelago between 2003 and 2005. *Phycologia*, 46: 187-197.
- Tronholm, A., M. Sansón, J. Afonso-Carrillo & O. De Clerck. 2008. Distinctive morphological features, life cycle phases and seasonal variations in subtropical populations of *Dictyota dichotoma* (Dictyotales, Phaeophyceae). *Botanica Marina*, 51: 132-144.
- Tronholm, A., M. Sansón, J. Afonso-Carrillo, H. Verbruggen & O. De Clerck. 2010. Niche partitioning and coexistence of two cryptic *Dictyota* (Dictyotales, Phaeophyceae) species from the Canary Islands. *J. Phycol.*, 46: 1075-1087.
- UNESCO, 1994. Protocols for the join global ocean flux study (JGOFS) core measurement. Manual and guides. Intergovernmental Oceanographic Commission and Scientific Committee on Oceanic Research. Roma. 170 pp.
- Yanes, A., M.V. Marzol & C. Romero. 2006. Characterization of sea storms along the coast of Tenerife, the Canary Islands. *J. Coast. Res.*, 48: 124-128.
- Zemke-White, W.L. & K.D. Clements. 2004. Relationship between long-term changes in algal community structure and herbivore diet at Three Kings Islands, New Zealand. *New Zealand. J. Mar. Fresh. Res.*, 38: 837-844.

## CAPÍTULO VI

### VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE LOBOPHORA VARIEGATA: INFLUENCIA DE LAS DENSIDADES DE DIADEMA AFF. ANTILLARUM

#### INTRODUCCIÓN.

*Lobophora variegata* es una macroalga ampliamente extendida por aguas tropicales y subtropicales de todos los océanos (Guiry & Guiry, 2011). Su plasticidad le ha permitido establecerse en diferentes ambientes, caracterizando y dominando numerosas comunidades vegetales (Hoek et al., 1978; De Ruyter van Steveninck & Breeman, 1987a; Díaz-Pulido et al., 2004; Vroom & Page, 2006; Nugues & Bak, 2007). Posee un amplio rango de distribución batimétrica y coloniza los sustratos rocosos desde el intermareal al sublitoral profundo, llegando a crecer hasta cotas superiores a 100 m (De Ruyter van Steveninck & Breeman, 1987b; Littler & Littler, 2000).

Gran parte del éxito evolutivo de *Lobophora variegata* se debe a la producción de metabolitos secundarios polifenólicos, los fluorotaninos (Targett et al., 1992; Arnold et al., 1995; Targett & Arnold, 1998). Estos compuestos que se encuentran en altas concentraciones en esta especie tienen similares propiedades químicas a los taninos en las plantas vasculares (Arnold et al., 1995). Su actividad es variada, reducen su palatabilidad, afectan a los procesos digestivos de los herbívoros mediante inhibiciones enzimáticas e impiden el crecimiento de los epífitos (Arnold et al., 1995; Targett & Arnold, 1998).

Al margen de estos compuestos, *Lobophora variegata* cuenta con otros mecanismos para evitar a los herbívoros. En ambientes con alta presencia de herbívoros sobrevive ocupando las irregularidades y grietas del sustrato rocoso inaccesibles a los herbívoros (Lubchenco & Gaines, 1981; ver Capítulo IV). Las diferentes formas de crecimiento exhibidas por esta especie pueden también presentar diferente susceptibilidad a los herbívoros (Coen & Tanner, 1989; De Ruyter van Steveninck et al., 1988). Las formas erectas de *Lobophora variegata*, son predominantes en ambientes donde las poblaciones de herbívoros son reducidas. Mientras que las formas postradas, dominan fundamentalmente bajo condiciones de alta presión de herbívoros (Coen & Tanner, 1989; De Ruyter van Steveninck et al., 1988). Esta plasticidad morfológica permite una nueva estrategia competitiva a *Lobophora variegata*, de ahí que sea considerada una especie fuertemente adaptada a ecosistemas tropicales y subtropicales (Littler & Littler, 2000).

En el Archipiélago Canario, *Lobophora variegata* coloniza todo tipo de sustratos, incluso los sometidos a las condiciones ambientales más adversas (Sangil et al., 2006a,b; ver Capítulos II, III y VII). En algunos lugares puede llegar incluso a constituir comunidades prácticamente monoespecíficas (Sangil et al., 2006a,b; Hernández et al., 2007; Sangil et al., 2007; ver Capítulo III). Por lo tanto, es una de las especies dominantes en los fondos rocosos someros como elemento estructurante de las comunidades bentónicas. Tanto en los fondos de macroalgas erectas como en los blanquizales, *Lobophora variegata* presenta coberturas marcadamente diferentes, muy altas en los primeros y muy bajas en los segundos (ver Capítulo III). En los

blanquizales, *Lobophora variegata* está presente básicamente bajo su morfotipo postrado; mientras que en los fondos de macroalgas erectas, donde las poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum* son escasas, crece bajo su morfotipo erecto (ver Capítulos III y IV). El objetivo del presente capítulo es comprobar la distribución de los diferentes morfotipos de *Lobophora variegata* en función de las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* en los fondos rocosos de Canarias.

## **MATERIAL Y MÉTODOS.**

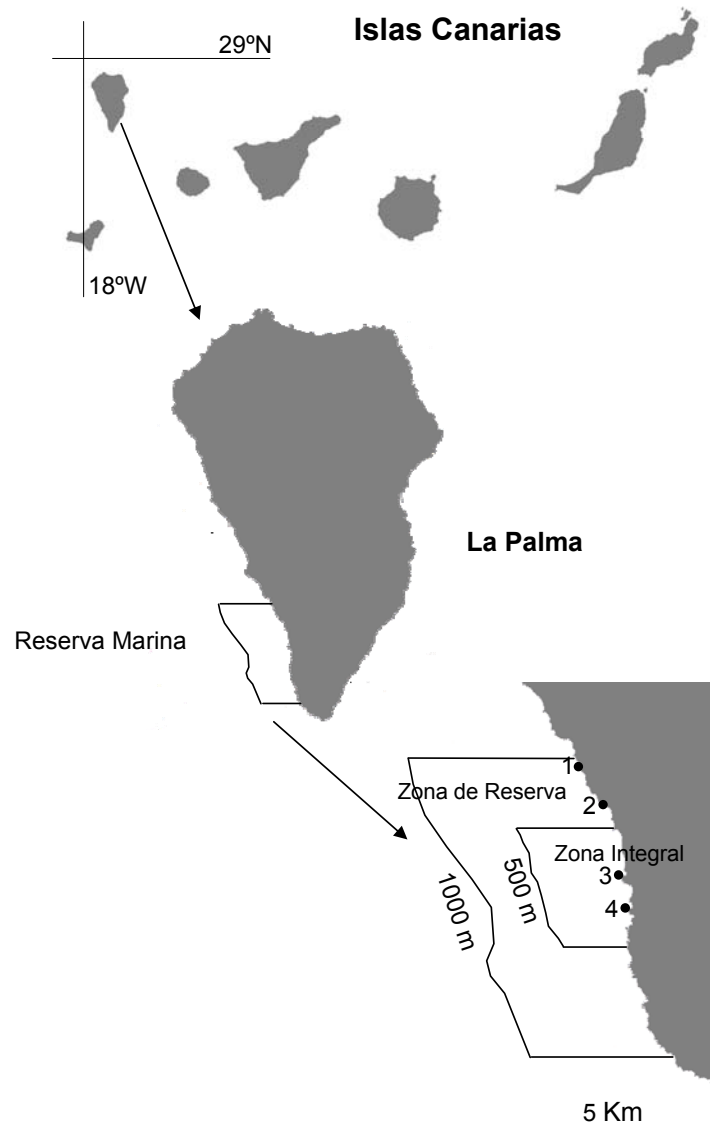
### **Área de estudio.**

Los muestreos fueron realizados en diciembre de 2004 en cuatro localidades en la Reserva Marina de La Palma, suroeste de la isla de La Palma (Islas Canarias) (Fig. 6.1). Los fondos de esta zona presentan una reducida plataforma submarina, elevada pendiente y gran complejidad ambiental (Sangil et al., 2003). Estos fondos se caracterizan por la presencia de comunidades de macroalgas erectas y blanquizales (Sangil et al., 2003; Hernández et al., 2007; Sangil et al., 2007; ver Capítulo III). De acuerdo con estos estudios previos, en los fondos de macroalgas erectas domina *Lobophora variegata*, con una cobertura de  $68,33 \pm 30,90\%$ , seguida de coralinales costrosas ( $6,85 \pm 13,50\%$ ) y otras especies como *Canistrocarpus cervicornis*, *Dictyota* spp., *Asparagopsis taxiformis*, *Lophocladia trichoclados* o *Cottoniella filamentosa*, que no llegan a superar coberturas del 1%. En los blanquizales, las coralinales costrosas son las más abundantes ( $26,94 \pm 16,84\%$ ), *Lobophora variegata* sólo alcanza el  $5,83 \pm 13,50\%$ , y pequeñas ceramiales (*Ceramium* spp., *Polysiphonia* spp.) y *Pseudochlorodesmis furcellata* tienen coberturas muy reducidas.

### **Muestreos.**

Las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* fueron estimadas mediante transectos lineales de 10x2 m paralelos a la costa (Brito et al., 2001; Hernández, 2006; Hernández et al., 2007). Se realizaron entre 3 y 6 transectos, tanto en fondos de macroalgas como en blanquizales. En cada uno de estos transectos se realizaron dos cuadrículas de 25x25 cm (subdivididas en subcuadrículas de 5x5 cm), resultando entre 6 y 12 muestras por cada tipo de fondo. El porcentaje de cobertura de *Lobophora variegata* se estimó a partir de una fotografía de cada cuadrícula (Littler & Littler, 1985; Murray, 2001; Balata et al., 2005; ver Capítulos II y III). Los morfotipos estimados para el estudio fueron el decumbente a erecto (que denominaremos a partir de ahora decumbente) y el costroso (De Ruyter van Steveninck et al., 1988; Morrison, 1988). Aunque en la bibliografía algunos autores a veces diferencian tres morfotipos: rugoso, decumbente y costroso (Coen, 1988; Coen & Tanner, 1989), la diferenciación entre formas rugosas y decumbentes es muy difícil, y aquí las hemos incluido como decumbentes. Aunque todas las formas costrosas examinadas en el laboratorio corresponden a *Lobophora variegata*, es posible que algunas especies morfológicamente similares del género *Cutleria*, sólo diferenciables a nivel anatómico, hayan sido incluidas dentro de este morfotipo al estimar la cobertura con el método fotográfico.





**Figura 6.1.** Área de estudio, mostrando las localidades donde fueron realizados los muestreos en la Reserva Marina de La Palma: 1. Punta Bogullos, 2. Punta de El Remo, 3. Punta del Banco, 4. Siete Islas.

El morfotipo decumbente está caracterizado por sus láminas flabeladas pardo oscuras dispuestas de erectas a paralelas al sustrato y únicamente fijas por un sistema rizoidal que se desarrolla en la base de las láminas (Foto 6.1). En ocasiones, algunos talos forman pequeños grupos de rizoides en la superficie ventral o en los márgenes de las láminas. Por el contrario, el morfotipo costroso se caracteriza por sus láminas semicirculares o irregulares, pardo amarillentas, adheridas al sustrato mediante un extenso sistema de rizoides originado por toda la superficie ventral (Foto 6.2).



Foto 6.1. Morfotipo decumbente de *Lobophora variegata*.

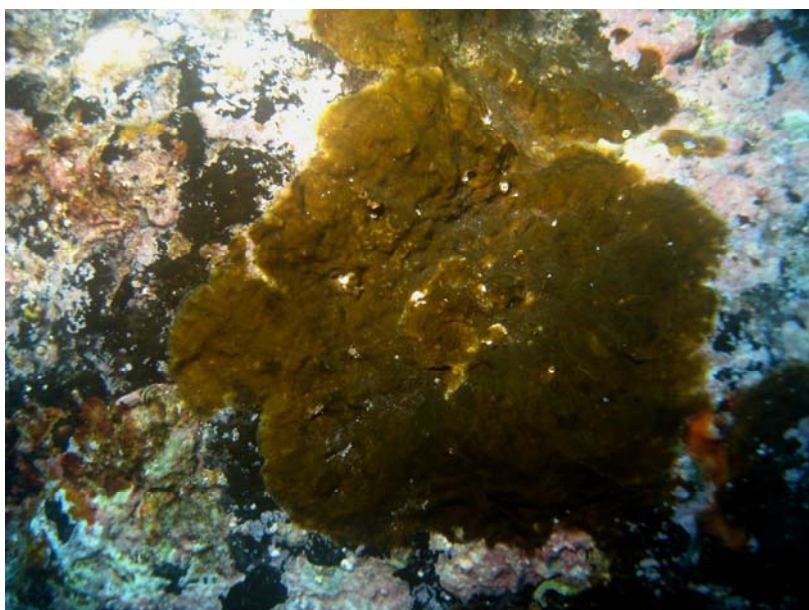


Foto 6.2. Morfotipo costroso de *Lobophora variegata*.

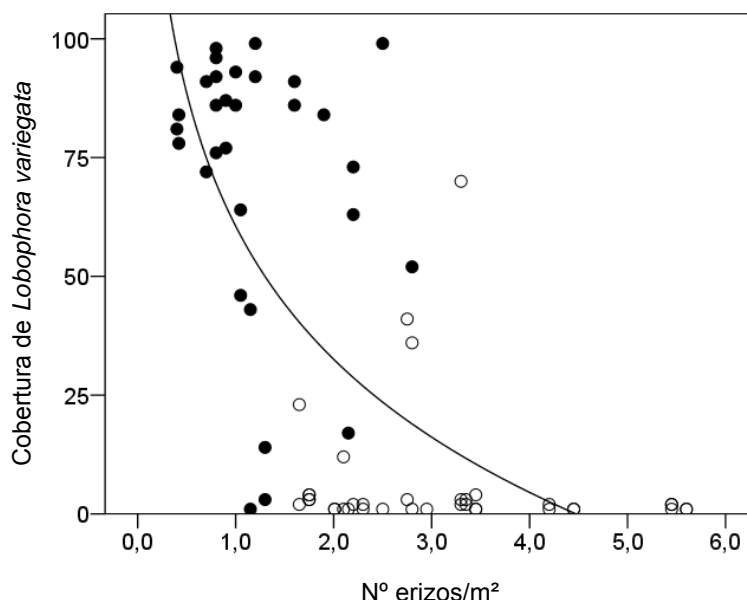
### **Análisis de datos.**

Previo a la realización de los análisis, para cada una de las muestras, se calculó un “índice de morfotipo” ( $I_{Lvc/Lvt}$ ), resultado de dividir la cobertura del morfotipo costroso (Lvc) por la cobertura total (Lvt) de *Lobophora variegata*. De esta manera, valores próximos a 1 indican la dominancia del morfotipo costroso frente al decumbente, mientras que con valores próximos a 0 el morfotipo más abundante es el decumbente.

Los datos fueron analizados mediante análisis de la regresión y ANOVAs por permutaciones (Anderson, 2001; Anderson & Millar, 2004). Los primeros fueron empleados para testar las relaciones entre la cobertura total de *Lobophora variegata* y las densidades de *Diadema* aff. *antillarum*, así como la relación entre el índice de morfotipo y las densidades del erizo. Mientras que los ANOVAs fueron utilizados para testar las diferencias en las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* y en el índice de morfotipo entre los dos tipos de fondos estudiados. Estos cálculos fueron realizados a partir de las distancias euclídeas de matrices de datos originales (Anderson, 2004; Anderson & Millar, 2004), empleando 4999 permutaciones (Anderson & ter Braak, 2003). El diseño del análisis fue el siguiente: FONDO como factor fijo (con dos niveles: fondo de macroalgas erectas y blanquizal), y LOCALIDAD como factor aleatorio (con cuatro niveles). Para el cálculo de las regresiones se empleó el programa SPSS 15.0, mientras que los ANOVAs se realizaron con PRIMER-E® v.6 + PERMANOVA+ (www.primer-e.com; Clarke & Gorley, 2006).

## RESULTADOS.

La cobertura de *Lobophora variegata* y las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* en el área estudiada muestran una relación logarítmica [Cobertura =  $60,57 - 40,43 \times \ln(\text{n}^\circ \text{ erizos/m}^2)$ ;  $R=0,496$ ;  $F=64,97$ ;  $p<0,001$ ] (Fig. 6.2). A densidades inferiores a 1,5-2,5 erizos/m<sup>2</sup>, el porcentaje de cobertura de *Lobophora variegata* supera habitualmente el 50%. Sin embargo, con densidades superiores se produce un claro descenso en la cobertura de *Lobophora variegata*, y a partir de 4-5 erizos/m<sup>2</sup> su presencia sobre la roca es muy reducida (2-3%).

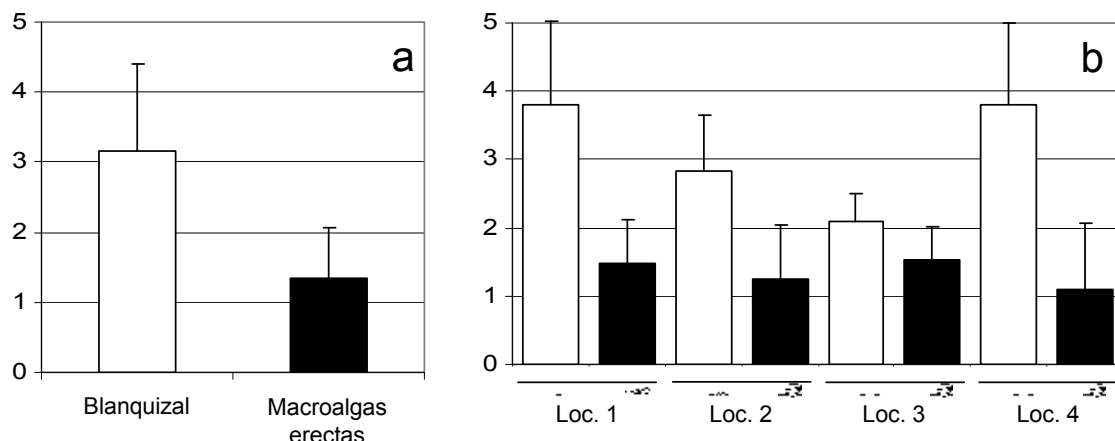


**Fig. 6.2.** Modelo de regresión entre la cobertura total de *Lobophora variegata* y las densidades de *Diadema* aff. *antillarum*. Muestras de fondos de macroalgas erectas (●); muestras de blanquizales (○).

Las densidades medias de *Diadema* aff. *antillarum* varían significativamente entre los dos tipos de fondos estudiados (Tabla 6.1; Fig. 6.3). En los fondos de macroalgas erectas las densidades son de  $1,34 \pm 0,72$  erizos/m<sup>2</sup>; mientras que en los blanquizales de  $3,17 \pm 1,23$  erizos/m<sup>2</sup>. Sin embargo, no se detectan diferencias significativas entre las localidades. La interacción tipo de FONDO X LOCALIDAD tampoco muestra diferencias (Tabla 6.1; Fig. 6.3).

| <b>Densidad del erizo</b> |    |        |          |         |
|---------------------------|----|--------|----------|---------|
| Fuente de variación       | gl | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| FONDO                     | 1  | 27,451 | 15,173   | 0,024   |
| LOC                       | 3  | 1,273  | 1,437    | 0,246   |
| FONDO x LOC               | 3  | 1,819  | 2,053    | 0,130   |
| Residual                  | 30 | 0,886  |          |         |
| Total                     | 37 |        |          |         |

**Tabla 6.1.** Resultados de los ANOVAs de dos vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de densidades de erizo, comparando dicha variable entre los dos tipos de fondo estudiados y las localidades muestreadas.

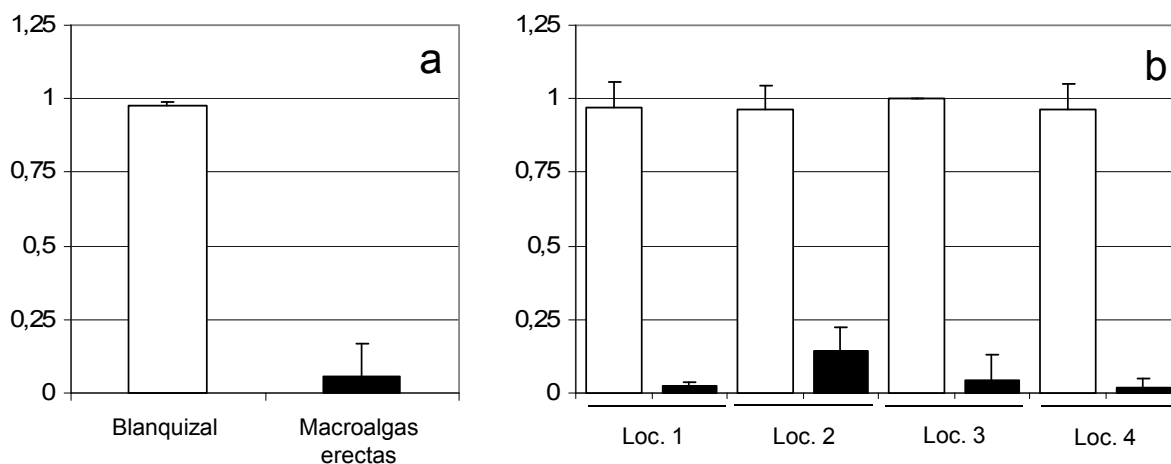


**Figura 6.3.** Densidad media (erizos/m<sup>2</sup>±SD) de *Diadema* aff. *antillarum*: **a**, por tipos de fondos; **b**, por tipos de fondo dentro de cada localidad.

El índice total de morfotipo ( $I_{Lvc/Lvt}$ ) muestra diferencias altamente significativas con respecto al tipo de fondo (Tabla 6.2; Fig. 6.4). En los fondos de macroalgas, el valor medio del índice es  $0,05 \pm 0,11$ ; mientras que en los blanquizales es de  $0,97 \pm 0,01$ , indicando el predominio del morfotipo decumbente en los fondos de macroalgas y del costroso en los blanquizales. El índice no presenta diferencias significativas entre las localidades, ni entre la interacción entre fondo y localidad.

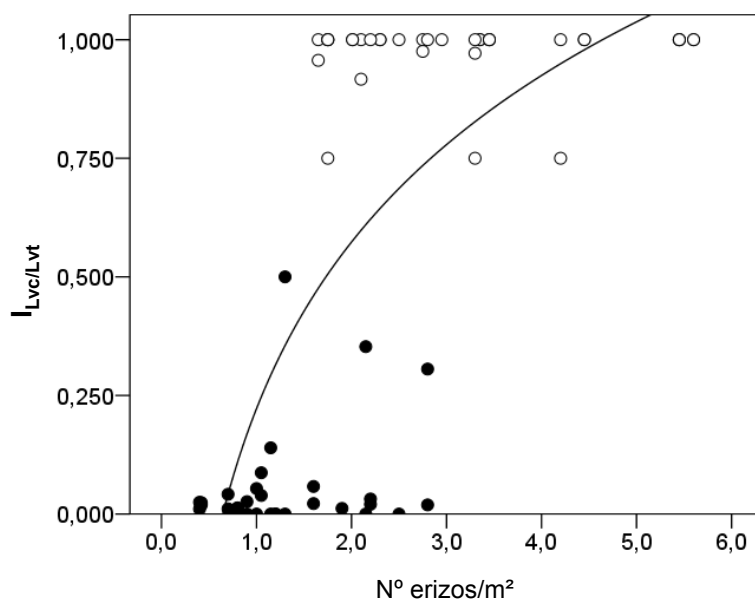
| <b>Índice de morfotipo</b> |    |        |          |         |
|----------------------------|----|--------|----------|---------|
| Fuente de variación        | gl | MC     | Pseudo-F | p(perm) |
| FONDO                      | 1  | 13,237 | 800,91   | < 0,001 |
| LOC                        | 3  | 0,017  | 1,772    | 0,169   |
| FONDO x LOC                | 3  | 0,021  | 2,231    | 0,083   |
| Residual                   | 60 | 0,008  |          |         |
| Total                      | 67 |        |          |         |

**Tabla 6.2.** Resultados de los ANOVAs de dos vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, del índice de morfotipo ( $I_{Lvc/Lvt}$ ), comparando dicha variable entre los dos tipos de fondo estudiados y las localidades muestreadas.



**Figura 6.4.** Índice de morfotipo ( $I_{Lvc/Lvt}$ ) medio ( $\pm$ SD): **a**, por tipo de fondo; **b**, por tipo de fondo dentro de cada localidad.

La relación entre el índice  $I_{Lvc/Lvt}$  y las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* se muestran en la Figura 6.5. El modelo sigue una ecuación logarítmica, donde  $I_{Lvc/Lvt} = 0,221 + 0,506 \times \ln(n^\circ \text{ erizos}/m^2)$  ( $R=0,537$ ;  $F=76,40$ ;  $p<0,001$ ). Por debajo de densidades de 1,5 erizos/ $m^2$  el morfotipo predominante es el decumbente; mientras que en densidades superiores a 2,5 erizos/ $m^2$  el morfotipo más abundante es el costroso. A densidades entre 1,5-2,5 erizos/ $m^2$  cualquiera de los morfotipos puede ser dominante.



**Fig. 6.5.** Modelo de regresión entre el índice de morfotipo ( $I_{Lvc/Lvt}$ ) y las densidades de *Diadema* aff. *antillarum*. Muestras de fondos de macroalgas erectas (●); muestras de blanquizales (○).

## DISCUSIÓN.

La plasticidad morfológica es un carácter extendido a numerosas especies de macroalgas. El desarrollo de formas alternativas de crecimiento es la respuesta a la exposición a un estrés ambiental (oleaje, luz, sedimentación, herbívoros, etc.) (Lewis et al., 1987; De Ruyter van Steveninck et al., 1988; Collado-Vides, 2002; Stewart & Carpenter, 2003; Díaz-Pulido et al., 2007). Las formas que pueden adoptar las especies pueden ser variadas, aunque por lo general frente a condiciones adversas la complejidad de los talos tiende a simplificarse, la ramificación puede reducirse y en algunos casos se adopta el desarrollo de talos postrados (Lewis et al., 1987; Lobban & Harrison, 1994). Estos cambios morfológicos tienen importantes implicaciones ecológicas, ya que las especies con elevada plasticidad pueden explotar y colonizar un mayor número de hábitats (Díaz-Pulido et al., 2007).

Las respuestas morfológicas frente a los herbívoros pueden ser variadas, aunque todas ellas suelen tener en común reducir la accesibilidad del herbívoro mediante la reducción del tamaño y la complejidad de los talos (Lewis et al., 1987; Coen & Tanner, 1989; Díaz-Pulido et al., 2007). Un ejemplo de adaptación a los herbívoros lo constituyen las especies del género *Padina*, que pueden presentar hábito erecto o cespitoso en función de la presión de éstos (Lewis et al., 1987; Díaz-Pulido et al., 2007). En estudios previos se ha mostrado que en *Lobophora variegata* el morfotipo costroso domina con elevadas densidades de herbívoros (peces, crustáceos), y estando muy adherido al sustrato, limita su eficiencia ramoneadora, ofreciendo ventajas competitivas frente a otras especies (Morrison, 1988; De Ruyter van Steveninck & Breeman 1987; De Ruyter van Steveninck et al., 1988; Coen & Tanner, 1989).

De Ruyter van Steveninck et al. (1988) y Coen & Tanner (1989) sugirieron que los distintos morfotipos de *Lobophora variegata* podían corresponder a poblaciones genéticamente diferentes, pero esta hipótesis no ha sido aún demostrada.

En las Islas Canarias el principal herbívoro en los ecosistemas rocosos someros es el erizo *Diadema* aff. *antillarum*, donde es considerado una especie clave en la organización de las comunidades (Tuya et al., 2004; Hernández et., 2007, 2008). Sus efectos sobre las comunidades son muy patentes, y bajo determinadas densidades poblacionales puede reducir y eliminar prácticamente la totalidad de la cobertura de macroalgas erectas (Tuya et al., 2004; Hernández et., 2007, 2008; ver Capítulos II y III). El control de las poblaciones de *Lobophora variegata* por *Diadema* aff. *antillarum* a lo largo de todo el Archipiélago Canario (ver Capítulo III) y concretamente en el área de estudio es muy evidente.

La adopción del morfotipo costroso de crecimiento permite la persistencia de *Lobophora variegata* en ambientes de elevadas poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum*. Entre los fondos de macroalgas erectas y los blanquiales, las diferencias en las coberturas de *Lobophora variegata* son muy claras (ver Capítulo III). Además, en los fondos de macroalgas erectas el morfotipo predominante es el decumbente, mientras que en los blanquiales las formas costrosas son las dominantes, de forma similar a lo encontrado en otras regiones por Morrison (1988) y De Ruyter van Steveninck et al. (1988).

La plasticidad que presenta *Lobophora variegata* en sus formas de crecimiento supone una gran ventaja competitiva frente a otras especies e ilustra el grado de adaptabilidad de esta especie a los variados ecosistemas bentónicos de Canarias. En los blanquiales, el morfotipo costroso de *Lobophora*, es la forma no calcificada más abundante, incluyendo las numerosas especies efímeras estacionales de rápido crecimiento que se desarrollan en este tipo de fondos (ver Capítulos III y IV).

Existen algunas variaciones en el patrón general de distribución de los distintos morfotipos en los dos tipos de fondos. Tanto en los blanquiales (ver Capítulos III y IV) como en ambientes de otras regiones con alta presión de herbívoros (De Ruyter van Steveninck et al., 1988; Coen & Tanner, 1989), es posible encontrar formas frondosas erectas ocupando grietas e irregularidades del sustrato rocoso. Estos ambientes funcionan a modo de microhábitats donde la actividad de los herbívoros está limitada o excluida (Lubchenco & Gaines, 1981). En fondos con escasas poblaciones de *Diadema aff. antillarum* es posible encontrar el morfotipo costroso de *Lobophora* con una distribución en mosaico. Estos talos ocupan por lo general los ambientes someros, en los que el oleaje parece limitar el crecimiento del morfotipo decumbente, que se desprende con facilidad. El morfotipo costroso, intensamente adherido al sustrato, presenta ventajas en estos ambientes. Además, como veremos en los capítulos VII y IX, en ambientes inestables o durante la colonización de nuevos sustratos *Lobophora variegata* parece adoptar también este morfotipo costroso. En este sentido, el morfotipo costroso puede ser interpretado como una estrategia en la ocupación de sustratos vacíos, de tal manera que las formas costrosas ocuparían inicialmente el sustrato excluyendo a otras especies, y posteriormente se desarrollarían las formas decumbentes.

## BIBLIOGRAFÍA.

- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral. Ecol.*, 26: 32-46.
- Anderson, M.J. 2004. PERMANOVA\_2 factor: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance (for any two-factor ANOVA design) using permutation test. Department of Statistics, University of Auckland. New Zealand. 35 pp.
- Anderson, M.J. & R.B. Millar. 2004. Spatial variation and effects of habitat on temperate reef assemblages in north eastern New Zealand. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 305: 191-221.
- Anderson, M.J. & C.J.F. ter Braak. 2003. Permutation test for multi-factorial analysis of variance. *J. Stat. Comput. Sim.*, 73: 85-113.
- Arnold, T.M., C.E. Tanner & W.I. Hatch. 1995. Phenotypic variation in polyphenolic content of tropical brown alga *Lobophora variegata* as a function of nitrogen availability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 123: 177-183.
- Balata, D., L. Piazzini, E. Cecchi & F. Cinelli. 2005. Variability of Mediterranean coralligenous assemblages subject to local variation in turbidity and sediment deposits. *Marine Environmental Research*, 60: 403-421.
- Brito, A., J.M. Falcón, G. González, A. Sancho, P. Pascual, N. García & J.C. Hernández. 2001. Estudio sobre la valoración del estado de las poblaciones de erizos y desarrollo del blanquial en la reserva marina de La Graciosa. Consejería de Agricultura, Pesca y Alimentación, Gobierno de Canarias. Universidad de La Laguna. 36 pp.
- Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth. 190 pp.
- Coen, L.D. 1988. Herbivory by Caribbean majid crabs: feeding ecology and plant susceptibility. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 122: 257-276.

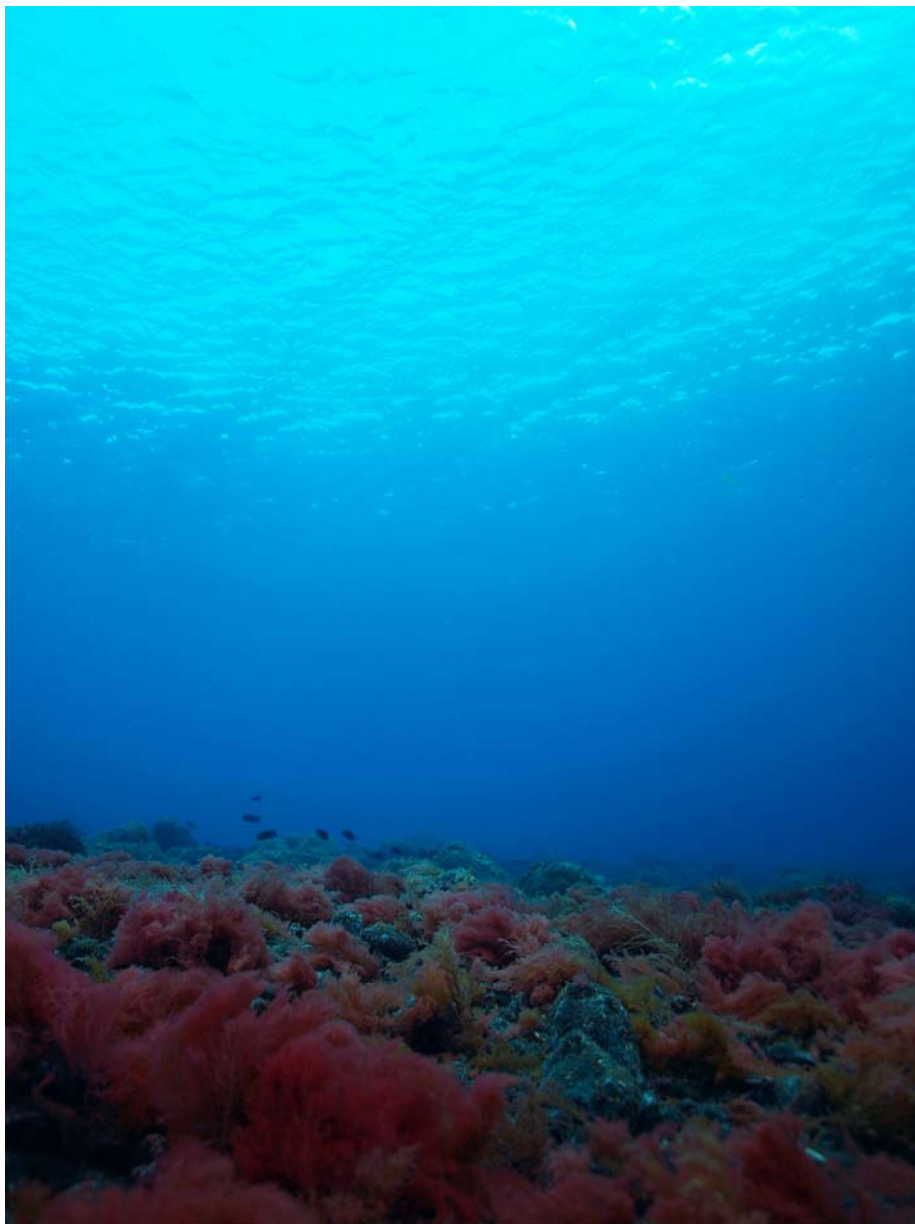
- Coen, L.D. & C.E. Tanner. 1989. Morphological variation and differential susceptibility to herbivory in tropical brown alga *Lobophora variegata*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 54: 287-298.
- Collado-Vides, L. 2002. Morphological plasticity of *Caulerpa prolifera* (Caulerpales, Chlorophyta) in relation to growth form in a coral reef lagoon. Botanica Marina, 45: 123-129.
- De Ruyter van Steveninck, E.D. & A.M. Breeman. 1987a. Deep water vegetations of *Lobophora variegata* (Phaeophyceae) in the coral reef of Curaçao: population dynamics in relation to mass mortality of the sea urchin *Diadema antillarum*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 36: 81-90.
- De Ruyter van Steveninck, E.D. & A.M. Breeman. 1987b. Deep water populations of *Lobophora variegata* (Phaeophyceae) on the coral reef of Curaçao: influence of grazing and dispersal on distribution patterns. Mar. Ecol. Prog. Ser., 38: 241-250.
- De Ruyter van Steveninck, E.D., P. Kamermans & A.M. Breeman. 1988. Transplants experiments with two morphological growth forms of *Lobophora variegata* (Phaeophyceae). Mar. Ecol. Prog. Ser., 49: 191-194.
- Díaz-Pulido, G., J. Sánchez, S. Zea, J. Díaz & J. Garzón-Ferreira. 2004. Esquemas de distribución espacial en la comunidad bentónica de arrecifes coralinos continentales y oceánicos del Caribe colombiano. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 108: 337-347.
- Díaz-Pulido, G., L. Villamil & V. Almanza. 2007. Herbivory effects on the morphology of the brown alga *Padina boergesenii* (Phaeophyta). Phycologia, 46: 131-136.
- Guiry M.D. & G.M. Guiry. 2011. Algaebase. Word-wide electronic publication, National University of Ireland. Galway. <http://www.algaebase.org>; consultada en abril de 2011.
- Hernández, J.C. 2006. Estrategia reproductiva de la población canaria del erizo *Diadema aff. antillarum* Philippi, 1845: maduración gonadal, asentamiento larvario y reclutamiento. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna. La Laguna. 241 pp.
- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2007. Actual status of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* populations and macroalgal cover in the Marine Protected Areas comparing to a Highly Fished Area (Canary Islands - Eastern Atlantic Ocean). Aquatic Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst. 18: 1091-1108. [DOI: 10.1002/aqc.903].
- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2008. The key role of sea urchin *Diadema aff. antillarum* in controlling macroalgae assemblages throughout the Canary Islands (eastern subtropical Atlantic): an spatio-temporal approach. Marine Environmental Research, 66: 259-270. [DOI:10.1016/j.marenvres.2008.03.002].
- Hoek, C. van den, A.M. Breeman, R.P.M. Bak & G. van Buurt. 1978. The distribution of algae, corals and gorgonians in relation to depth, light attenuation, water movement and grazing pressure in the fringing coral reef of Curaçao, Netherlands Antilles. Aquat. Bot., 3: 1-46.
- Lewis, S.M., J.N. Norris & R.B. Searles. 1987. The regulation of morphological plasticity in tropical reef algae by herbivory. Ecology, 68: 636-641.
- Littler M.M. & D.S. Littler. 1985. Nondestructive sampling. In: Littler, M.M. & D.S. Littler (eds.). Handbook of phycological methods. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 161-175.
- Littler, D.S. & Littler, M.M. 2000. Caribbean reef plants. An identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico. Offshore Graphics. Washington. 542 pp.
- Lobban, C.S. & P.J. Harrison. 1994. Seaweeds ecology and physiology. Cambridge University Press. Cambridge. 366 pp.
- Lubchenco, J. & S.D. Gaines. 1981. A unified approach to marine plant-herbivore interactions: I. Populations and communities. Ann. Rev. Ecol. Syst., 12: 405-437.
- Morrison, D.E. 1988. Comparing fish and urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. Ecology, 69: 1367-1382.
- Murray, S.N. 2001. Quantifying abundance: density and cover. In: Murray, N.S, R.F. Ambrose & M.N. Dethier (eds.). Methods for performing monitoring, impact, and ecological studies on rocky shores. Coastal Research Center, Marine Science Institute. University of California. Santa Barbara. California. pp. 123-154.
- Nugues, M.M. & R.P.M. Bak. 2007. Long-term dynamics of the brown macroalga *Lobophora variegata* on the reefs of Curaçao. Coral Reefs, 27: 389-393.
- Sangil, C., J. Afonso-Carrillo & M. Sansón. 2003. Algas bentónicas de la reserva marina de La Palma (Islas Canarias): zonación y catálogo florístico. Rev. Acad. Canar. Cienc., 14: 63-81.



- Sangil, C., J. Afonso-Carrillo & M. Sansón. 2006a. Estructura y composición de las comunidades algales sublitorales de los fondos rocosos de la isla de El Hierro (Islas Canarias). Proc. XIV Simposio Ibérico de Estudios en Biología Marina. Barcelona 12-15 septiembre.
- Sangil, C., S. Clemente, J.C. Hernández, L. Martín-García, A. Rodríguez, M. Sansón & J. Afonso-Carrillo. 2007. Structure and composition of subtidal seaweed assemblages in the Marine Reserves from the Canary Islands: spatial variation and environmental factors. Proc. III European Symposium of Marine Protected Areas as a tool for Fisheries Management and Ecosystem Conservation. Murcia 24-28 septiembre.
- Sangil, C., M. Sansón & J. Afonso-Carrillo. 2006b. Distribución de las comunidades algales de sustratos rocosos en la isla de La Palma (Islas Canarias). Proc. XIV Simposio Ibérico de Estudios en Biología Marina. Barcelona 12-15 septiembre.
- Stewart, H.L. & R.C. Carpenter. 2003. The effects of morphology and water flow on photosynthesis of marine macroalgae. *Ecology*, 84: 2999-3012.
- Targett, M.N. & T.M. Arnold. 1998. Predicting the effects of brown algal phlorotannins on marine herbivores in tropical and temperate oceans. *J. Phycol.*, 34: 195-205.
- Targett, M.N., L.C. Coen, A.A. Boettcher & C.E. Tanner. 1992. Biogeographic comparisons of marine algal polyphenolics: evidence against a latitudinal trend. *Oecologia*, 89: 464-470.
- Tuya, F., A. Boyra, P. Sánchez-Jerez, C. Cabrera & R. Haroun. 2004. Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 278: 157-169.
- Vroom, P.S. & K.N. Page. 2006. Relative abundance of macroalgae (RAM) on Northwestern Hawaiian Island reefs. *Atoll Research Bulletin*, 543: 533-548.

## SECCIÓN III

### ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LAS COMUNIDADES DE MACROALGAS DE SUSTRATOS ROCOSOS INESTABLES DEL SUBLITORAL SOMERO DE LAS ISLAS CANARIAS



## CAPÍTULO VII

### COMUNIDADES DE MACROALGAS DE PIEDRAS Y CASCAJOS EN FONDOS ARENOSOS: VARIACIONES ESPACIO-TEMPORALES.

#### INTRODUCCIÓN.

Las piedras y cascajos presentes en los fondos arenosos someros bajo la influencia de la dinámica marina constituyen, desde el punto de vista ambiental, sustratos intermedios entre los rocosos estables (plataformas rocosas, bloques y grandes piedras) y las arenas inestables. La inestabilidad ambiental a la que está sometido este tipo de fondo se debe conjuntamente a su propia movilidad y a los procesos de sedimentación. Las comunidades vegetales que se desarrollan sobre este sustrato resultan por tanto peculiares y difieren enormemente de las establecidas en los fondos rocosos estables (Sears & Wilce, 1975). Mientras que los sustratos rocosos estables tienden a estar dominados por muy pocas especies, los sustratos rocosos inestables presentan comunidades más heterogéneas (Dayton, 1971; Sears & Wilce, 1975; Lubchenco & Menge, 1978; Sebens, 1985; ver Capítulo II). Frente a las especies perennes que colonizan los sustratos estables, los sustratos inestables se encuentran dominados fundamentalmente por especies de vida más corta (Sears & Wilce, 1975; Murray & Littler, 1978; Lieberman et al., 1979, 1984; Sousa, 1979; Davis & Wilce, 1987a,b). La dinámica del sustrato y la sedimentación en estos ambientes evitan la monopolización del sustrato por una o pocas especies y proporcionan a su vez espacio para las especies oportunistas. En estos ambientes se crea un complejo mosaico de hábitats que favorece una elevada diversidad y complejidad de las comunidades y, a su vez, se generan hábitats que pueden ser ocupados por especies raras o ausentes en otros sustratos (Davis & Wilce, 1987a).

La sedimentación y movilidad del sustrato interactúan en las diversas fases del desarrollo de los macrófitos: reclutamiento, crecimiento o reproducción. Por lo general, las especies perennes ven restringida su distribución ante la presencia de arena (Littler et al., 1983; Rogers, 1990; Airoidi et al., 1995, 1996; Gorostiaga et al., 1998; Airoidi, 2003; Díez et al., 2003), y la diversidad aumenta al incrementarse la heterogeneidad de ambientes (Foster, 1975; Littler et al., 1983; Airoidi, 2003). Sin embargo, sus efectos como promotores de diversidad pueden ser negativos cuando los niveles de sedimentación o movilidad son muy elevados (Airoidi, 2003; ver Capítulo II).

Funcionalmente, la vegetación establecida en piedras y cascajos está dominada por formas cespitosas, que son hábitos típicos de algas adaptadas a un elevado estrés ambiental, tanto biótico como abiótico (Hay, 1981). Las especies cespitosas muestran, por lo general, un reducido tamaño, un rápido crecimiento, un ciclo de vida corto, talos con estructuras relativamente simples y un elevado número de diásporas. Mientras que las especies foliosas y frondosas (más grandes, con crecimiento lento, estructuras complejas y con diásporas poco numerosas) suelen ser menos abundantes o estar ausentes (Hay, 1981; Littler & Littler, 1984; Davis & Wilce,

1987b; Airoidi, 2000). Algunas formas erectas, como los gametófitos efímeros estacionales de algunos géneros de algas rojas y pardas, tienen hábitos gelatinosos adaptados a los ambientes con abrasión por arena, y pueden compartir estacionalmente estos hábitats con las especies cespitosas (Kain & Norton, 1990; Afonso-Carrillo et al., 2002, 2006; Sansón et al., 2006; Afonso-Carrillo & Sansón, 2009).

Los macroherbívoros (erizos) necesitan sustratos sólidos estables por lo que están ausentes en estos ambientes móviles e inestables (Davis & Wilce, 1987b; Cheroske et al., 2000; Airoidi, 2003). En ausencia de macroherbívoros que limiten las comunidades de macroalgas, la composición y estructura de las comunidades de piedras y cascajos estará condicionada únicamente por la variación en las condiciones ambientales del medio, es decir, por los denominados procesos de 'bottom-up', siendo poco relevantes los procesos de cascada trófica ('top-down') (Robles, 1982; Cheroske et al., 2000).

La estabilidad del sustrato, y por tanto los cambios en la estructura de las comunidades, deben estar relacionados con el propio tamaño de la piedra o cascajo. Las piedras de mayor tamaño y peso están menos expuestas a las perturbaciones ambientales originadas por el oleaje y la sedimentación, y presentarán una vegetación en la que es probable la participación de algunas especies perennes. Si son muy estables, cabe esperar que estas comunidades sean muy similares a las de los fondos rocosos. Las piedras de tamaño medio y pequeño, por el contrario, son ocasionalmente desplazadas y están más expuestas a abrasión por la arena, y deberán presentar una vegetación caracterizada por especies efímeras de rápido crecimiento. Especies con alternancia de generaciones heteromórficas, en las que las fases microscópicas resisten los periodos de inestabilidad ambiental, parecen ser las principales candidatas para ocupar estos ambientes (Riedl, 1964; Osman, 1977; Murray & Littler, 1978; Lieberman et al., 1979; Sousa, 1979; Davis & Wilce, 1987a; Santelices, 1990; Afonso-Carrillo & Sansón, 2009).

Los cambios temporales en abundancia, estructura y composición en las comunidades de macroalgas pueden ser muy acusados, con periodos favorables y desfavorables. La irradiación lumínica, la temperatura y la concentración de nutrientes han sido considerados como los principales factores ambientales que gobiernan los cambios en las comunidades de macroalgas (Chapman & Craigie, 1977; Kain, 1989; Lüning & Dieck, 1989; Lüning, 1993). Sin embargo, en los ambientes inestables, hay que añadir el papel decisivo que juegan las variaciones en la dinámica marina y la sedimentación (Dayton, 1971; Daly & Mathieson, 1977; Littler et al., 1983; Stewart, 1983; Davis & Wilce, 1987a). Por otra parte, en las regiones templadas, a las limitaciones ambientales de los periodos desfavorables (otoño e invierno) se une la mayor perturbación ambiental debido al oleaje y la sedimentación, mientras que las mejores condiciones de primavera y verano coinciden con los periodos de mayor estabilidad ambiental (Littler et al., 1983).

La respuesta o crecimiento de las macroalgas tras los periodos desfavorables suele ser extraordinariamente rápida, colonizándose el sustrato removido poco tiempo después del descenso en la intensidad del oleaje y sedimentación (Davis & Wilce, 1987a). Estos sustratos libres actúan como "ventanas" que favorecen el reclutamiento de especies oportunistas (Airoidi, 2000).

En las Islas Canarias los fondos de piedras y cascajos se localizan principalmente en desembocaduras de grandes barrancos y/o zonas de avenida. Pero también a pequeña escala, las zonas de transición entre plataformas rocosas y fondos arenosos son sustratos inestables que sufren abrasión por la arena en intervalos irregulares. Este conjunto de sustratos inestables, aunque ocupan una menor extensión que los fondos rocosos y los fondos de arenas, sustentan una singular flora estacional (Sansón, 2009), y en los últimos años se han descrito varias especies nuevas de macroalgas en estos hábitats (O'Dwyer & Afonso-Carrillo, 2001; Afonso-Carrillo et al., 2002; Afonso-Carrillo & Tabares, 2004; Afonso-Carrillo & Sansón, 2009).

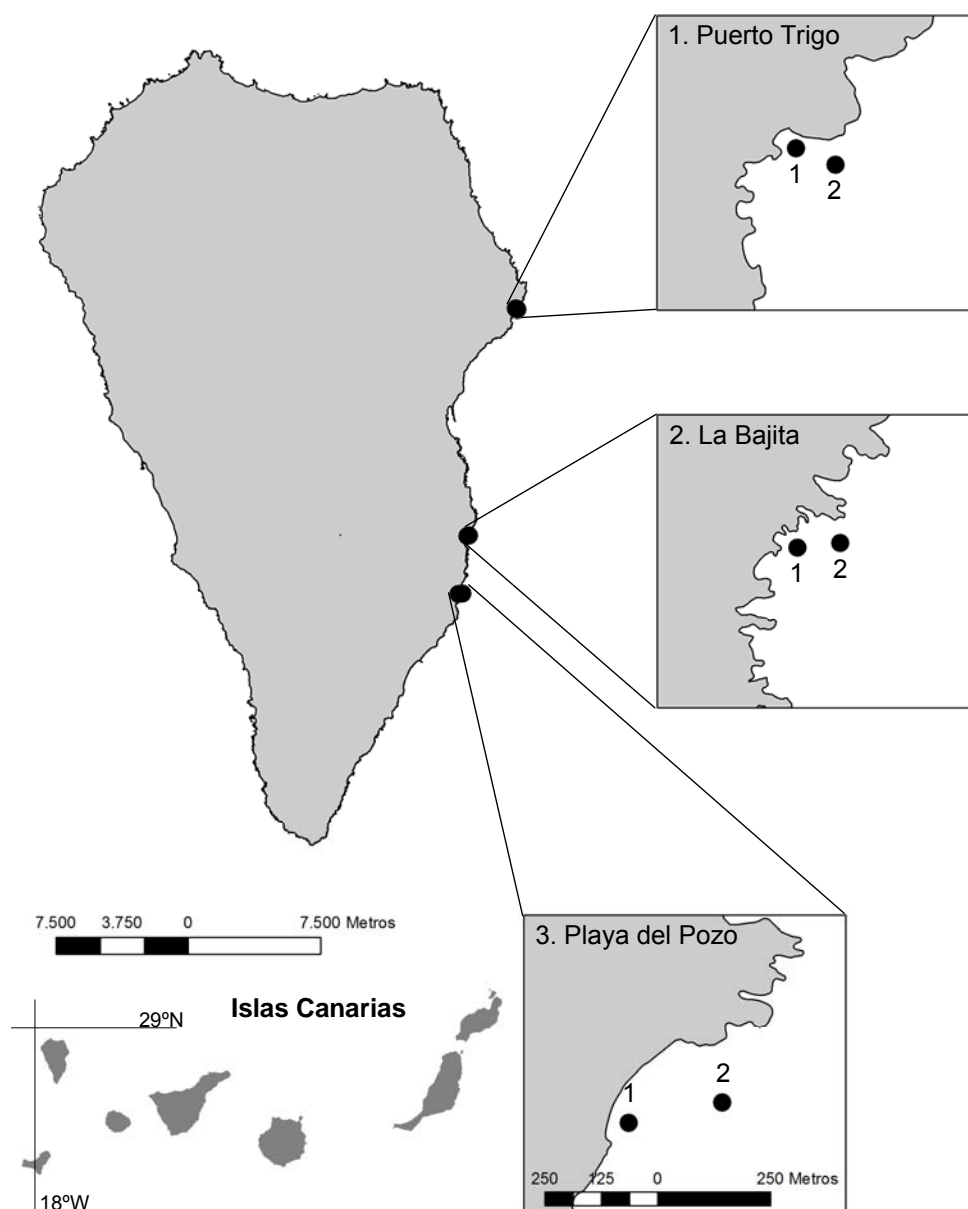
Aunque los fondos de piedras y cascajos se habían mostrado como heterogéneos y variables (Reyes et al., 2000, 2005; Sangil et al., 2003; Muñoz et al., 2007), hasta el momento no habían sido analizados desde una perspectiva ecológica. El estudio presentado en este capítulo fue diseñado con el propósito de evaluar la riqueza y diversidad de macroalgas en estos ambientes, analizar la variabilidad espacio-temporal y determinar la influencia del tamaño de las piedras en la composición y estructura de las comunidades.

## **MATERIAL Y MÉTODOS.**

### **Área de estudio.**

El estudio fue realizado en tres localidades (Puerto Trigo, La Bajita y Playa del Pozo) situadas en el Este de La Palma (Islas Canarias) (28°37' N, 17°51' O) (Fig. 7.1) y a dos profundidades diferentes: 7-8 m y 15-16 m. El sublitoral de estas localidades se caracteriza por presentar fondos de piedras y cascajos sobre lechos arenosos, constituyendo ambientes de transición roca – arena (Foto 7.1).

Las condiciones oceanográficas son muy similares en las tres localidades estudiadas, aunque variables en el tiempo (Sangil et al., 2009). La temperatura media anual es de 21-22°C, presentando importantes fluctuaciones a lo largo del año, con mínimos en marzo-abril (18-19°C) y máximos en septiembre-octubre (23-24°C) (Fig. 7.2). Los nutrientes, aunque escasos en las aguas de la isla debido a la posición alejada del afloramiento de aguas frías de la costa africana (García-Braun & Molina, 1988; Arístegui et al., 1997; Barton et al., 1998), registran cambios temporales y asociados con la variación en la temperatura del agua. Los valores mínimos de concentración de nutrientes coinciden con las temperaturas más elevadas y los máximos con las más bajas. Durante los meses cálidos, el establecimiento de la termoclina estacional provoca una estratificación de las aguas superficiales evitando el ascenso de nutrientes de las aguas frías profundas. En invierno, el descenso de las temperaturas rompe la débil termoclina y los nutrientes ascienden hacia la superficie. Durante estos meses la mezcla en la columna de agua se ve también favorecida por la acción del oleaje (García-Braun & Molina, 1988; Arístegui et al., 1997; Barton et al., 1998).

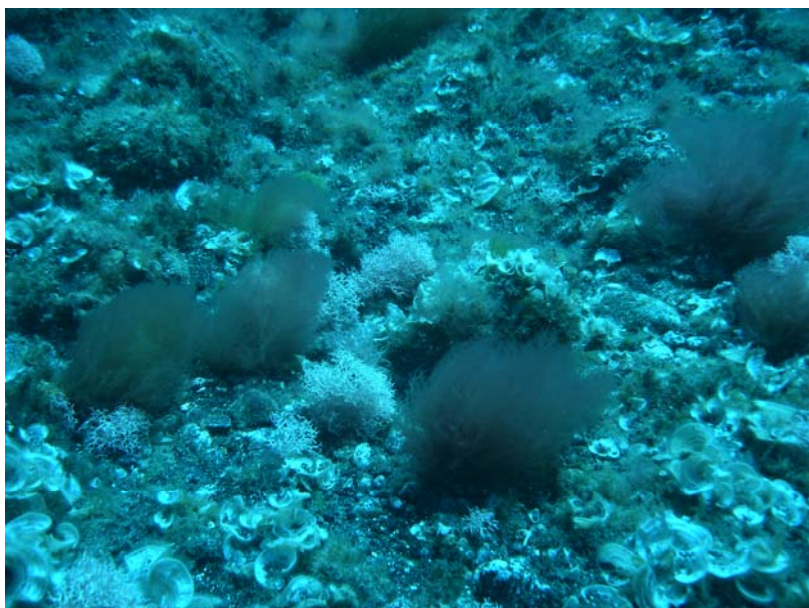


**Figura 7.1.** Localidades de estudio en la isla de La Palma (Puerto Trigo, La Bajita y Playa del Pozo). (●) Profundidad donde se realizaron los muestreos: 1 (7-8 m), 2 (15-16 m).

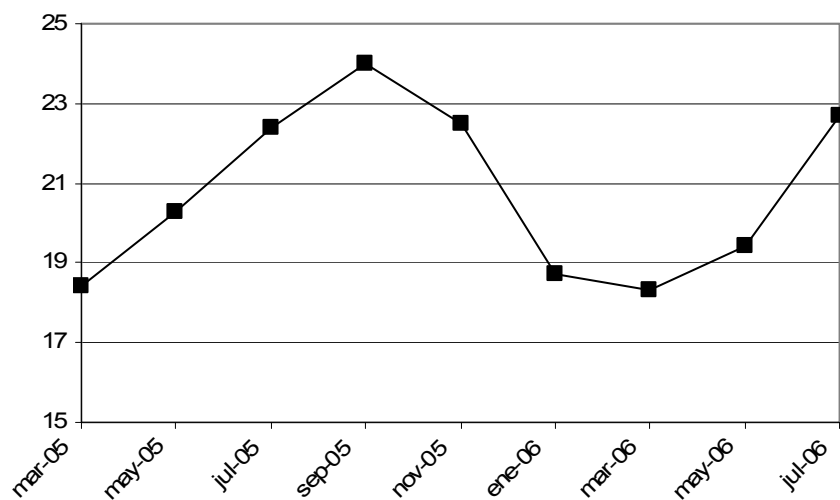
El oleaje en la zona presenta una altura media de ola que oscila entre 1,9 y 2,14 m (Sangil et al., 2009). Este oleaje está generado por la acción de los vientos alisios (mar de viento) y por la acción de las borrascas atlánticas (mar de fondo) y su dirección predominante es la de Noreste (García-Braun & Molina, 1988; Pérez et al., 2003; Yanes et al., 2006; Sangil et al., 2009; ver Capítulo II). Presenta un claro comportamiento estacional. El mar de viento es más frecuente e intenso durante primavera y verano, mientras que el mar de fondo en otoño e invierno (García-Braun & Molina, 1988; Pérez et al., 2003; Yanes et al., 2006). La variación temporal del oleaje en el área de estudio, extraída de la base de datos de boyas virtuales, puntos WANA más cercanos a las localidades estudiadas (Ministerio de Fomento, [www.puertos.es](http://www.puertos.es)), mostró claras diferencias a lo largo del estudio (Fig. 7.3). Los periodos de mayor

fuerza de oleaje (altura de las olas) se registraron entre noviembre y marzo, y los de menor fuerza entre mayo y septiembre (Fig. 7.3).

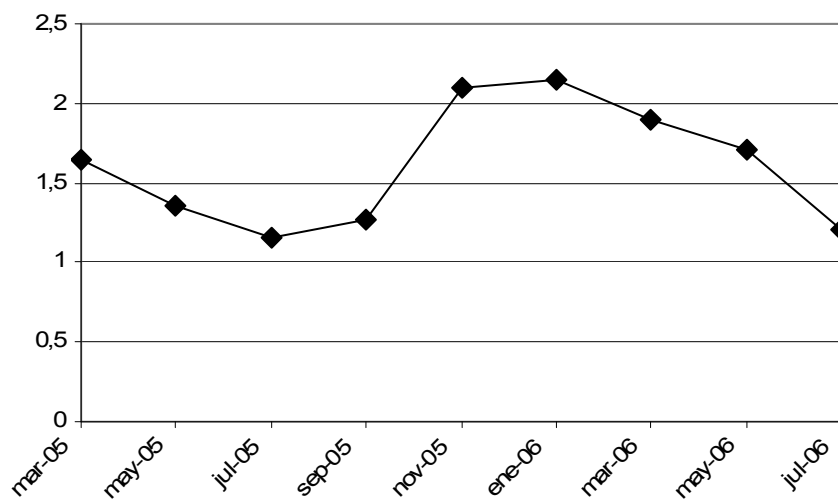
En cada una de las localidades, las estaciones de muestreo están sometidas a diferente dinámica de oleaje dependiendo de la profundidad, siendo más expuesta la situada a 7-8 m. Para testar estas diferencias entre estaciones de muestreo se empleó la técnica de disolución de bloques de yeso. Esta metodología se basa en que la disolución de los bloques de yeso es proporcional al movimiento del agua (Jokeil & Morrissey, 1993; Terrados & Duarte, 2000). Se prepararon bloques de yeso a partir de la mezcla de 550 g de sulfato cálcico semihidratado y 394 ml de agua. Los bloques fraguados se secaron durante 3 días a 90°C, y posteriormente fueron pesados (Terrados & Duarte, 2000). Simultáneamente en cada localidad se montó un módulo con tres de estos bloques (Foto 7.2). Transcurrida una semana, los módulos fueron retirados del agua y, tras 3 días de secado a 90°C, se pesaron de nuevo. Finalmente, se calculó el porcentaje medio de peso perdido por cada bloque. Todas las estaciones de muestreo situadas entre 7-8 m presentaron mayor desgaste de los bloques, por lo que se deduce que estuvieron sometidas a una mayor dinámica marina (Fig. 7.4).



**Foto 7.1.** Fondo de piedras y cascajos sobre lecho arenoso.

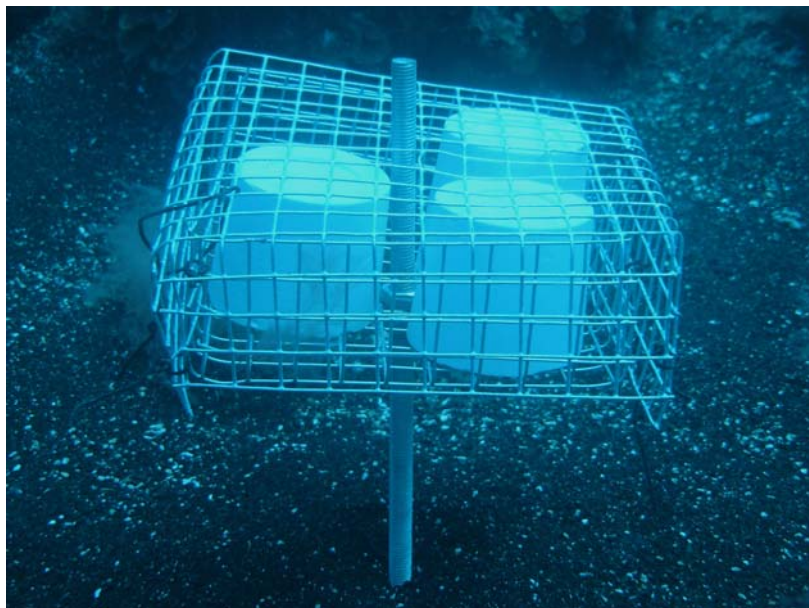


**Figura 7.2.** Variación de la temperatura media mensual en aguas superficiales de la zona de estudio. Fuente: Centro Oceanográfico de Canarias (IEO).

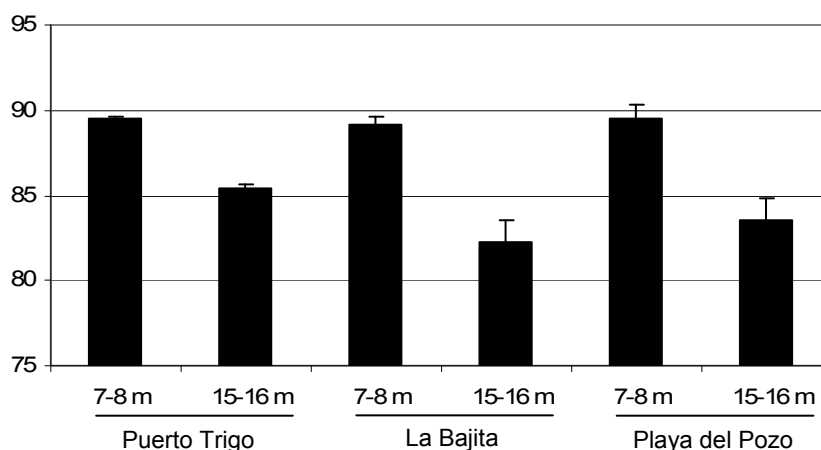


**Figura 7.3.** Variación temporal de la altura media de las olas en la zona de estudio. Fuente: datos de las boyas virtuales, puntos WANA (Ministerio de Fomento, [www.puertos.es](http://www.puertos.es)).





**Foto 7.2.** Módulo con tres bloques de yeso utilizados para testar diferencias de dinámica marina entre las localidades estudiadas.



**Figura 7.4.** Diferencia entre la dinámica de corrientes y oleajes en las estaciones estudiadas. Las barras representan el porcentaje medio de peso ( $\pm$ SD) que pierden los bloques de yeso tras una semana sumergidos bajo el agua a 7-8 y 15-16 m de profundidad.

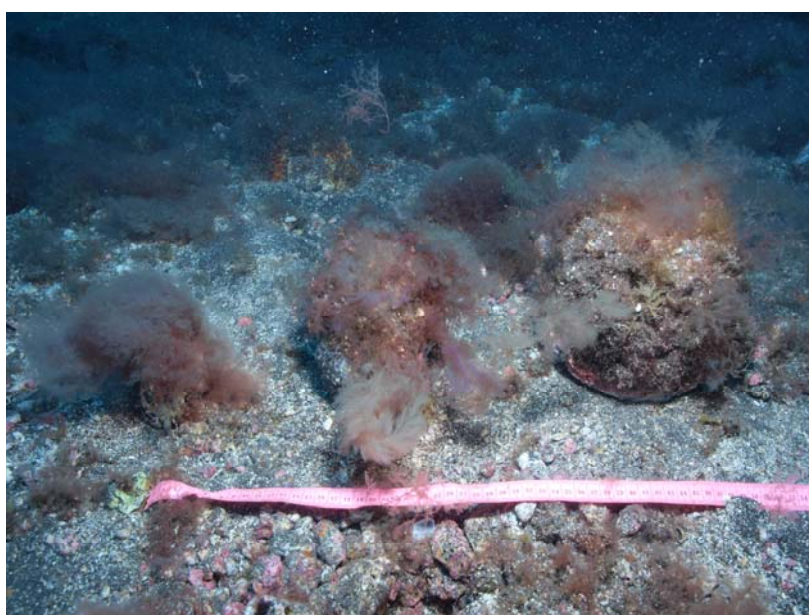
### Muestreos.

Los muestreos fueron realizados mediante buceo autónomo bimensualmente entre marzo de 2005 y julio de 2006. En las dos profundidades de cada localidad se recolectaron 6 piedras de tres tamaños diferentes (5, 12 y 21 cm de diámetro) (Fotos 7.3 y 7.4), sumando al final del estudio un total de 972 muestras. Se procuró que las piedras recolectadas fueran aproximadamente subsféricas y que sobresalieran de la arena más del 50% de su volumen. La cubierta vegetal de cada piedra fue separada por raspado y cada una de estas muestras fue debidamente etiquetada y preservada en formalina al 4% en agua de mar para su estudio en el laboratorio. La identificación de las especies se realizó siguiendo a Afonso-Carrillo & Sansón (1999). La cuantificación de la cobertura se obtuvo a partir de la proyección horizontal de cada una de las especies sobre una superficie de área conocida (Boudouresque, 1971). La

cobertura de cada especie se expresó como un porcentaje y se estimó teniendo en cuenta que la superficie expuesta al crecimiento de las macroalgas en los tres tamaños de piedra se aproximaba a una semiesfera. La cobertura total fue obtenida a partir de la suma de la cobertura de cada una de las especies de la muestra. Las macroalgas costrosas se fragmentaron irregularmente durante el proceso de raspado y no fueron incluidas en este estudio. No obstante, los muestreos cualitativos realizados reflejaron que *Hydrolithon samoëense* era la macroalga incrustante más común. Para cada una de las muestras se estimó: la riqueza por  $\text{cm}^2$  (número de especies /  $\text{cm}^2$  de la muestra); y la diversidad, obtenida a partir del índice de Shannon-Weaver ( $H'$ ),  $H' = - \sum (n_i / N) \log_2 (n_i / N)$ , donde  $N$  es la cobertura total de la muestra y  $n_i$  es la cobertura de cada una de las especies que componen la muestra (Shannon & Weaver, 1949).



**Foto 7.3.** Investigador tomando muestras del fondo.



**Foto 7.4.** Imagen de los tres tamaños de piedra estudiados.

## **Análisis de datos.**

La variación en la composición y estructura de las comunidades de macroalgas se testó mediante análisis multivariantes de la varianza por permutaciones (PERMANOVA), basados en el cálculo del índice de similitud de Bray-Curtis a partir de una matriz de datos originales TAXÓN-MUESTRA, y empleando 4999 permutaciones (Anderson, 2001). El diseño del análisis consistió en un modelo de cuatro vías donde los factores TAMAÑO de piedra (con tres niveles) y PROFUNDIDAD (con dos niveles) fueron tratados como factores fijos, mientras que MES (con nueve niveles) y LOCALIDAD (con tres niveles) fueron tratados como factores aleatorios. El análisis de coordenadas principales (PCO; Gower, 1966) fue empleado para estudiar la similitud entre las muestras. Los cálculos se realizaron a partir de las medias de cobertura para la combinación de cada TAMAÑO de piedra, PROFUNDIDAD, LOCALIDAD y MES; y utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis. Los datos no fueron transformados. En la representación gráfica de los resultados se incluyó la relación con las especies más abundantes.

Para la cobertura total, especies más abundantes (cobertura mayor del 1,5%), diversidad, riqueza y riqueza/superficie se realizaron ANOVAs de cuatro vías por permutaciones (Anderson, 2001; Anderson & Millar, 2004), basados en las distancias euclídeas de matrices de datos originales (Anderson, 2004; Anderson & Millar, 2004) y usando 4999 permutaciones (Anderson & ter Braak, 2003). El diseño del análisis coincidió con los análisis multivariantes: TAMAÑO de piedra y PROFUNDIDAD como factores fijos, y MES y LOCALIDAD como factores aleatorios (Anderson, 2004).

Finalmente, se testó la similitud entre la estructura y composición de las comunidades de macroalgas costrosas y macroalgas erectas (ver Capítulo III) con las de macroalgas de piedras y cascajos mediante técnicas multivariantes. Para ello se empleó el análisis de ordenación nMDS (non-metric Multi-Dimensional Scaling), basado en el empleo del índice de similitud de Bray-Curtis (Clarke & Gorley, 2006). Los análisis se realizaron a partir de dos matrices diferentes, la primera de ellas que incluyó a especies que presentaban coberturas superiores al 1% en al menos una de las comunidades, mientras que la segunda agrupó a estas especies en formas de vida (Feldmann, 1937; Garbary, 1976).

En el cálculo de los descriptivos de los diferentes análisis se empleó el programa SPSS 15.0, mientras que los análisis multivariantes y univariantes se realizaron con PRIMER-E® v.6 + PERMANOVA+ ([www.primers-e.com](http://www.primers-e.com); Clarke & Gorley, 2006).

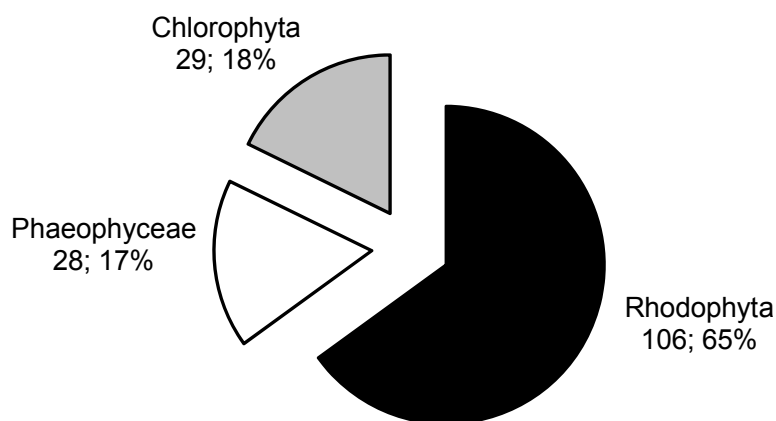
## **RESULTADOS.**

### **Composición, grupos funcionales y coberturas de las macroalgas.**

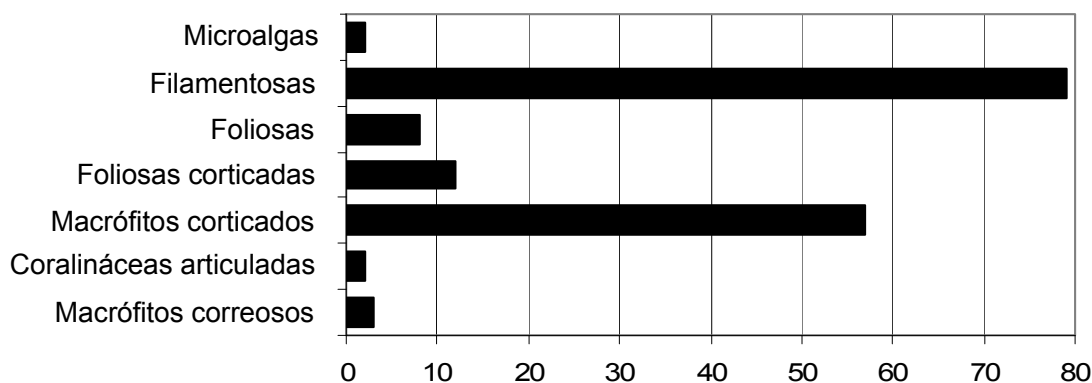
El número total de taxones registrado durante el periodo de estudio fue de 163, de los que 106 correspondieron a Rhodophyta, 28 a Phaeophyceae y 29 a Chlorophyta (Tabla 7.1; Fig. 7.5). En cuanto a los grupos funcionales encontrados, la mayor parte de las especies correspondieron a filamentosas (79 especies) y

macrófitos corticados (57 especies). Menos abundantes fueron los grupos foliosas corticadas (12 especies), foliosas (8 especies), macrófitos correosos (3 especies), coralináceas articuladas (2 especies) y microalgas (2 especies) (Fig. 7.6). La cobertura total media fue de  $27,72 \pm 53,56\%$ . Los 6 taxones más abundantes, que en conjunto contribuyeron en un 61% a la cobertura total, fueron: *Padina pavonica* ( $5,43 \pm 29,43\%$  de cobertura y 19,45% de la cobertura total), *Liagora ceranoides* ( $3,26 \pm 20,58\%$  y 11,67%), *Jania adhaerens* ( $2,91 \pm 4,31\%$  y 10,41%), *Lobophora variegata* ( $2,01 \pm 6,75\%$  y 7,20%), *Halopteris scoparia* ( $1,85 \pm 5,58\%$  y 6,61%) y *Sargassum* sp. ( $1,58 \pm 5,58\%$  y 5,66%). Las otras 155 especies identificadas representaron el 39% restante de la cobertura total (Tabla 7.1).

La composición y abundancia de las macroalgas fueron diferentes según el tamaño de las piedras (Tablas 7.1 y 7.2). En las piedras pequeñas, las especies que más contribuyeron a la cobertura total fueron *Padina pavonica*, *Liagora ceranoides*, *Halopteris scoparia*, *Jania adhaerens* y *Acrosymphyton purpuriferum*. En las piedras medianas fueron *Padina pavonica*, *Jania adhaerens*, *Halopteris scoparia*, *Lophocladia trichoclados* y *Sargassum* sp. Mientras que en las piedras grandes fueron *Lobophora variegata*, *Jania adhaerens*, *Sargassum* sp., *Padina pavonica* y *Laurencia* sp1.



**Figura 7.5.** Número y porcentaje de especies de los tres grandes grupos de macroalgas identificadas creciendo sobre las piedras.



**Figura 7.6.** Número de especies de macroalgas incluidos en cada uno de los grupos funcionales propuestos por Steneck & Dethier (1994).

| Especies                          | Total      | Contribución | Pequeñas           | Medianas (12 cm Ø) | Grandes             |
|-----------------------------------|------------|--------------|--------------------|--------------------|---------------------|
|                                   | (M±SD)     | %            | (5 cm Ø)<br>(M±SD) | (M±SD)             | (21 cm Ø)<br>(M±SD) |
| <i>Padina pavonica</i>            | 5,43±29,43 | 19,45        | 11,90±48,19        | 3,54±14,27         | 0,85±3,15           |
| <i>Liagora ceranoides</i>         | 3,26±20,58 | 11,67        | 9,26±34,74         | 0,51±3,49          | 0,01±0,27           |
| <i>Jania adhaerens</i>            | 2,91±4,31  | 10,41        | 2,95±5,41          | 3,29±4,16          | 2,48±3,00           |
| <i>Lobophora variegata</i>        | 2,01±6,75  | 7,20         | 0,54±2,82          | 1,57±5,61          | 3,93±9,56           |
| <i>Halopteris scoparia</i>        | 1,85±6,86  | 6,61         | 2,99±10,56         | 1,87±5,04          | 0,67±1,31           |
| <i>Sargassum</i> sp.              | 1,58±5,58  | 5,66         | 1,56±6,99          | 1,62±5,66          | 1,56±3,58           |
| <i>Lophocladia trichoclados</i>   | 1,17±4,35  | 4,18         | 1,04±3,95          | 1,70±5,87          | 0,76±2,52           |
| <i>Laurencia</i> sp1.             | 1,14±3,09  | 4,10         | 1,40±3,96          | 1,21±3,11          | 0,82±1,79           |
| <i>Acrosymphyton purpuriferum</i> | 1,11±18,97 | 3,98         | 2,92±32,42         | 0,41±5,08          | 0,0007±0,007        |
| <i>Cottoniella filamentosa</i>    | 0,88±3,95  | 3,14         | 1,81±6,35          | 0,60±2,20          | 0,21±0,66           |
| <i>Scinaia complanata</i>         | 0,73±11,49 | 2,64         | 2,16±19,83         | 0,05±0,80          | 0,002±0,04          |
| <i>Hypnea spinella</i>            | 0,68±3,26  | 2,44         | 1,14±5,39          | 0,64±1,50          | 0,25±0,54           |
| <i>Ganonema lubricum</i>          | 0,66±13,38 | 2,36         | 1,69±22,91         | 0,29±3,46          | ---                 |
| <i>Spyridia hypnoides</i>         | 0,58±2,55  | 2,10         | 1,02±3,78          | 0,56±2,13          | 0,17±0,62           |
| <i>Ganonema farinosum</i>         | 0,40±13,61 | 1,44         | 1,21±23,58         | ---                | ---                 |
| <i>Canistrocarpus cervicornis</i> | 0,35±0,91  | 1,28         | 0,42±1,22          | 0,35±0,81          | 0,29±0,60           |
| <i>Heterosiphonia crispella</i>   | 0,27±0,76  | 0,98         | 0,45±1,10          | 0,25±0,64          | 0,11±0,26           |
| <i>Microdictyon calodictyon</i>   | 0,24±1,49  | 0,89         | 0,39±2,42          | 0,21±0,81          | 0,13±0,40           |
| <i>Gelidiopsis intricata</i>      | 0,22±0,43  | 0,78         | 0,12±0,38          | 0,29±0,54          | 0,24±0,31           |
| <i>Helminthocladia reyesii</i>    | 0,19±3,46  | 0,70         | 0,58±5,99          | 0,006±0,06         | 0,002±0,03          |
| <i>Gracilaria verrucosa</i>       | 0,18±0,69  | 0,64         | 0,30±1,00          | 0,18±0,63          | 0,05±0,14           |
| <i>Dictyota pfaaffii</i>          | 0,14±0,52  | 0,50         | 0,16±0,73          | 0,12±0,34          | 0,13±0,41           |
| <i>Chondracanthus acicularis</i>  | 0,12±0,32  | 0,46         | 0,11±0,35          | 0,14±0,34          | 0,12±0,27           |
| <i>Corallina elongata</i>         | 0,12±0,52  | 0,45         | 0,01±0,10          | 0,12±0,52          | 0,23±0,72           |
| <i>Thuretella schousboei</i>      | 0,11±2,28  | 0,42         | 0,33±3,93          | 0,02±0,30          | ---                 |
| <i>Crouania attenuata</i>         | 0,11±0,32  | 0,40         | 0,15±0,41          | 0,06±0,20          | 0,001±0,003         |
| <i>Gastroclonium reflexum</i>     | 0,08±0,31  | 0,30         | 0,17±0,50          | 0,05±0,13          | 0,02±0,06           |
| <i>Chondria coerulescens</i>      | 0,07±0,62  | 0,27         | 0,20±1,07          | 0,020,09           | 0,01±0,06           |
| <i>Cladophora laetevirens</i>     | 0,06±0,40  | 0,23         | 0,18±0,69          | 0,012±0,04         | 0,002±0,01          |
| <i>Wurdemannia miniata</i>        | 0,06±0,34  | 0,22         | 0,02±0,27          | 0,04±0,21          | 0,11±0,48           |
| <i>Gelidium pusillum</i>          | 0,06±0,30  | 0,21         | 0,06±0,46          | 0,06±0,19          | 0,05±0,14           |
| <i>Wrangelia argus</i>            | 0,05±0,32  | 0,20         | 0,10±0,50          | 0,03±0,15          | 0,03±0,17           |
| <i>Ceramium echinotum</i>         | 0,05±0,34  | 0,18         | 0,09±0,47          | 0,04±0,36          | 0,007±0,04          |
| <i>Dipterosiphonia reversa</i>    | 0,04±0,19  | 0,16         | 0,09±0,32          | 0,02±0,07          | 0,02±0,08           |
| <i>Gymnogongrus griffithsiae</i>  | 0,04±0,16  | 0,16         | 0,06±0,25          | 0,03±0,10          | 0,02±0,06           |
| <i>Polysiphonia flexella</i>      | 0,04±0,46  | 0,16         | 0,10±0,78          | 0,01±0,09          | 0,01±0,10           |
| <i>Polysiphonia ferulacea</i>     | 0,04±0,21  | 0,15         | 0,01±0,04          | 0,03±0,14          | 0,08±0,32           |
| <i>Colpomenia sinuosa</i>         | 0,04±0,32  | 0,15         | 0,05±0,45          | 0,05±0,32          | 0,01±0,10           |
| <i>Osmundea truncata</i>          | 0,04±0,26  | 0,14         | 0,04±0,36          | 0,05±0,26          | 0,01±0,06           |
| <i>Parvocaulis parvulus</i>       | 0,03±0,14  | 0,13         | 0,07±0,22          | 0,03±0,09          | 0,01±0,03           |
| <i>Dasya hutchinsiae</i>          | 0,03±0,17  | 0,13         | 0,03±0,23          | 0,04±0,16          | 0,02±0,08           |
| <i>Dictyota dichotoma</i>         | 0,03±0,28  | 0,11         | 0,03±0,32          | 0,04±0,31          | 0,02±0,17           |
| <i>Asparagopsis taxiformis</i>    | 0,02±0,18  | 0,10         | 0,03±0,25          | 0,03±0,17          | 0,013±0,05          |
| <i>Botryocladia wynnei</i>        | 0,02±0,45  | 0,09         | 0,07±0,78          | 0,005±0,03         | 0,001±0,008         |
| <i>Laurencia</i> sp2.             | 0,02±0,18  | 0,09         | 0,04±0,29          | 0,02±0,10          | 0,01±0,06           |
| <i>Ceramium flaccidum</i>         | 0,02±0,34  | 0,09         | 0,06±0,59          | 0,008±0,03         | 0,003±0,008         |
| <i>Herposiphonia secunda</i>      | 0,02±0,10  | 0,08         | 0,04±0,14          | 0,02±0,10          | 0,007±0,02          |
| <i>Chaetomorpha aerea</i>         | 0,02±0,06  | 0,07         | 0,04±0,10          | 0,01±0,02          | 0,007±0,01          |
| <i>Cladophora vagabunda</i>       | 0,02±0,26  | 0,07         | 0,05±0,45          | 0,008±0,09         | 0,002±0,002         |
| <i>Caulerpa mexicana</i>          | 0,01±0,22  | 0,07         | 0,0009±0,01        | 0,02±0,22          | 0,03±0,32           |
| <i>Taonia atomaria</i>            | 0,01±0,17  | 0,07         | 0,02±0,20          | 0,02±0,20          | 0,01±0,10           |
| <i>Rosenvingea intricata</i>      | 0,01±0,38  | 0,07         | 0,05±0,66          | 0,003±0,01         | 0,004±0,03          |
| <i>Cladophora liebetruithii</i>   | 0,01±0,39  | 0,06         | 0,05±0,68          | 0,005±0,05         | 0,0004±0,003        |
| <i>Cladosiphon contortus</i>      | 0,01±0,19  | 0,06         | 0,04±0,33          | 0,006±0,04         | 0,002±0,02          |
| <i>Ceramium atrorubescens</i>     | 0,01±0,10  | 0,06         | 0,04±0,17          | 0,01±0,03          | 0,002±0,009         |
| <i>Neosiphonia sphaerocarpa</i>   | 0,01±0,15  | 0,06         | 0,03±0,26          | 0,008±0,04         | 0,003±0,01          |
| <i>Zonaria tournefortii</i>       | 0,01±0,51  | 0,05         | 0,002±0,03         | ---                | 0,04±0,89           |
| <i>Polysiphonia elongata</i>      | 0,01±0,11  | 0,05         | 0,03±0,19          | 0,006±0,03         | 0,001±0,01          |
| <i>Scinaia caribaea</i>           | 0,01±0,45  | 0,05         | 0,04±0,78          | 0,001±0,029        | ---                 |
| <i>Siphonocladus tropicus</i>     | 0,01±0,07  | 0,05         | 0,01±0,10          | 0,01±0,06          | 0,008±0,02          |
| <i>Dictyopteris plagiogramma</i>  | 0,01±0,43  | 0,05         | ---                | 0,0005±0,01        | 0,04±0,76           |
| <i>Pseudotetraspora marina</i>    | 0,01±0,17  | 0,05         | 0,03±0,30          | 0,004±0,02         | 0,001±0,01          |
| <i>Wrangelia penicillata</i>      | 0,01±0,08  | 0,04         | 0,01±0,13          | 0,009±0,05         | 0,009±0,04          |
| <i>Centroceras clavulatum</i>     | 0,01±0,08  | 0,04         | 0,02±0,13          | 0,005±0,03         | 0,001±0,006         |
| <i>Dictyota ciliolata</i>         | 0,01±0,20  | 0,04         | 0,02±0,31          | 0,01±0,18          | 0,0005±0,008        |
| <i>Gracilaria cervicornis</i>     | 0,01±0,10  | 0,03         | 0,006±0,10         | 0,01±0,12          | 0,01±0,10           |

**Tabla 7.1.** Cobertura media total y cobertura media por tamaño de piedra ( $\pm$ SD), y contribución a la cobertura total de las especies identificadas creciendo sobre los diferentes tamaños de piedras.

| Especies                            | Total        | Contribución | Pequeñas<br>(5 cm Ø) | Medianas<br>(12 cm Ø) | Grandes<br>(21 cm Ø) |
|-------------------------------------|--------------|--------------|----------------------|-----------------------|----------------------|
|                                     | (M±SD)       | %            | (M±SD)               | (M±SD)                | (M±SD)               |
| <i>Petrospongiium berkeleyi</i>     | 0,009±0,14   | 0,03         | 0,02±0,24            | 0,002±0,04            | ---                  |
| <i>Antithamnion decipiens</i>       | 0,009±0,05   | 0,03         | 0,01±0,09            | 0,004±0,01            | 0,004±0,02           |
| <i>Halydictyon mirabile</i>         | 0,008±0,09   | 0,03         | 0,006±0,07           | 0,01±0,14             | 0,004±0,03           |
| <i>Dictyota bartayresiana</i>       | 0,008±0,30   | 0,03         | 0,02±0,52            | ---                   | ---                  |
| <i>Botryocladia macaronesica</i>    | 0,008±0,11   | 0,02         | 0,01±0,19            | 0,002±0,03            | 0,006±0,04           |
| <i>Hydroclathrus clathratus</i>     | 0,007±0,19   | 0,02         | 0,02±0,33            | 0,002±0,03            | 0,001±0,01           |
| <i>Chaetomorpha pachynema</i>       | 0,007±0,02   | 0,02         | 0,007±0,04           | 0,008±0,02            | 0,005±0,16           |
| <i>Sphacelaria cirrosa</i>          | 0,007±0,05   | 0,02         | 0,006±0,04           | 0,008±0,05            | 0,006±0,06           |
| <i>Champia parvula</i>              | 0,006±0,13   | 0,02         | 0,01±0,22            | 0,003±0,02            | 0,002±0,01           |
| <i>Ceramium codii</i>               | 0,006±0,01   | 0,02         | 0,01±0,03            | 0,003±0,004           | 0,001±0,004          |
| <i>Ulva rigida</i>                  | 0,005±0,12   | 0,01         | 0,01±0,21            | 0,001±0,01            | 0,001±0,01           |
| <i>Cystoseira abies-marina</i>      | 0,004±0,10   | 0,01         | 0,005±0,09           | 0,001±0,02            | 0,007±0,14           |
| <i>Dasya baillouviana</i>           | 0,004±0,06   | 0,01         | 0,01±0,10            | 0,002±0,03            | 0,000002±0,00005     |
| <i>Ernodesmis verticillata</i>      | 0,003±0,03   | 0,01         | 0,007±0,06           | 0,002±0,02            | 0,001±0,005          |
| <i>Cystoseira compressa</i>         | 0,003±0,04   | 0,01         | 0,004±0,02           | 0,005±0,06            | 0,002±0,04           |
| <i>Cladophora albida</i>            | 0,003±0,04   | 0,01         | 0,007±0,07           | 0,002±0,01            | 0,0003±0,003         |
| <i>Sphacelaria rigidula</i>         | 0,003±0,02   | 0,01         | 0,006±0,03           | 0,001±0,01            | 0,001±0,01           |
| <i>Nemacystus flexuosus</i>         | 0,003±0,04   | 0,01         | 0,008±0,07           | 0,001±0,008           | 0,0003±0,002         |
| <i>Polysiphonia denudata</i>        | 0,003±0,04   | 0,01         | 0,004±0,06           | 0,001±0,01            | 0,001±0,01           |
| <i>Chondria dasyphylla</i>          | 0,002±0,07   | 0,009        | 0,006±0,12           | 0,0005±0,004          | 0,0004±0,002         |
| <i>Dictyota crenulata</i>           | 0,002±0,07   | 0,009        | ---                  | 0,006±0,13            | 0,0006±0,01          |
| <i>Laurencia intricata</i>          | 0,002±0,03   | 0,008        | 0,001±0,01           | 0,003±0,05            | 0,003±0,03           |
| <i>Aglaothamnion cordatum</i>       | 0,002±0,02   | 0,008        | 0,005±0,03           | 0,001±0,009           | 0,0005±0,004         |
| <i>Spongoconium caribaeum</i>       | 0,002±0,03   | 0,007        | 0,001±0,01           | 0,002±0,04            | 0,001±0,02           |
| <i>Chondria capillaris</i>          | 0,001±0,04   | 0,006        | 0,005±0,08           | 0,00005±0,001         | ---                  |
| <i>Dictyota fasciola</i>            | 0,001±0,05   | 0,006        | ---                  | ---                   | 0,005±0,09           |
| <i>Laurencia minuta</i>             | 0,001±0,02   | 0,006        | 0,002±0,02           | 0,001±0,007           | ---                  |
| <i>Callithamnion corymbosum</i>     | 0,001±0,01   | 0,006        | 0,003±0,01           | 0,001±0,006           | 0,0002±0,001         |
| <i>Stylonema alsidii</i>            | 0,001±0,04   | 0,006        | 0,005±0,07           | ---                   | ---                  |
| <i>Calosiphonia vermicularis</i>    | 0,001±0,05   | 0,006        | 0,005±0,09           | ---                   | ---                  |
| <i>Itonoa marginifera</i>           | 0,001±0,02   | 0,005        | ---                  | 0,002±0,02            | 0,002±0,02           |
| <i>Laurencia tenera</i>             | 0,001±0,02   | 0,005        | 0,001±0,02           | 0,001±0,01            | 0,001±0,02           |
| <i>Hypnea musciformis</i>           | 0,001±0,03   | 0,004        | ---                  | 0,004±0,06            | ---                  |
| <i>Ceramium diaphanum</i>           | 0,001±0,007  | 0,004        | 0,002±0,01           | 0,0005±0,002          | 0,0002±0,0009        |
| <i>Dasyopsis</i> sp.                | 0,001±0,01   | 0,004        | 0,001±0,02           | 0,001±0,01            | 0,0003±0,003         |
| <i>Cladophora prolifera</i>         | 0,001±0,01   | 0,004        | 0,0004±0,006         | 0,0009±0,01           | 0,002±0,02           |
| <i>Grallatoria reptans</i>          | 0,001±0,004  | 0,004        | 0,002±0,007          | 0,0009±0,002          | 0,0003±0,003         |
| <i>Gymnogongrus crenulatus</i>      | 0,001±0,01   | 0,004        | ---                  | 0,0009±0,009          | 0,002±0,03           |
| <i>Womersleyella setacea</i>        | 0,001±0,009  | 0,003        | 0,002±0,01           | 0,0005±0,003          | 0,0004±0,003         |
| <i>Anotrichium furcellatum</i>      | 0,001±0,007  | 0,003        | 0,001±0,01           | 0,0008±0,006          | 0,0003±0,001         |
| <i>Asparagopsis</i> (esporófito)    | 0,001±0,005  | 0,003        | 0,002±0,009          | 0,0003±0,001          | 0,0002±0,0005        |
| <i>Lomentaria chilocladia</i>       | 0,0009±0,009 | 0,003        | 0,001±0,01           | 0,0008±0,01           | 0,0003±0,005         |
| <i>Anotrichium tenue</i>            | 0,0009±0,007 | 0,003        | 0,002±0,01           | 0,0003±0,002          | 0,00008±0,0004       |
| <i>Polysiphonia furcellata</i>      | 0,0009±0,02  | 0,003        | 0,002±0,03           | 0,0004±0,005          | 0,00005±0,0004       |
| <i>Vickersia baccata</i>            | 0,0008±0,01  | 0,002        | 0,001±0,02           | 0,0005±0,004          | 0,0001±0,001         |
| <i>Feldmannia irregularis</i>       | 0,0007±0,01  | 0,002        | 0,002±0,02           | 0,00005±0,0003        | 0,00003±0,0002       |
| <i>Sphacelaria tribuloides</i>      | 0,0006±0,009 | 0,002        | 0,001±0,01           | 0,00007±0,0007        | 0,00008±0,0007       |
| <i>Caulerpa webbiana</i>            | 0,0006±0,01  | 0,002        | ---                  | 0,0008±0,017          | 0,0009±0,01          |
| <i>Ptilothamnion speluncarum</i>    | 0,0005±0,003 | 0,002        | 0,001±0,005          | 0,0005±0,01           | 0,0002±0,0009        |
| <i>Ulva prolifera</i>               | 0,0005±0,01  | 0,001        | 0,001±0,02           | ---                   | ---                  |
| <i>Meristotheca decumbens</i>       | 0,0004±0,01  | 0,001        | 0,001±0,02           | 0,0001±0,002          | ---                  |
| <i>Grateloupia</i> sp.              | 0,0004±0,007 | 0,001        | ---                  | 0,0009±0,01           | 0,0004±0,004         |
| <i>Myriotrichia clavaeformis</i>    | 0,0003±0,01  | 0,001        | 0,001±0,01           | 0,0001±0,03           | ---                  |
| <i>Valonia utricularis</i>          | 0,0003±0,009 | 0,001        | 0,0006±0,01          | 0,0004±0,009          | 0,00003±0,00007      |
| <i>Acrosorium ciliolatum</i>        | 0,0003±0,006 | 0,001        | 0,0003±0,006         | 0,0004±0,006          | 0,0004±0,005         |
| <i>Ceramium virgatum</i>            | 0,0003±0,004 | 0,001        | 0,0001±0,003         | 0,0005±0,006          | 0,0003±0,004         |
| <i>Bryopsis cupressina</i>          | 0,0003±0,004 | 0,001        | 0,0007±0,008         | 0,0002±0,02           | ---                  |
| <i>Laurencia microcladia</i>        | 0,0002±0,007 | 0,001        | 0,0006±0,01          | ---                   | 0,0001±0,003         |
| <i>Ulva clathrata</i>               | 0,0002±0,007 | 0,0008       | 0,0006±0,01          | 0,00005±0,001         | ---                  |
| <i>Griffithsia phyllamphora</i>     | 0,0002±0,002 | 0,0008       | 0,0002±0,003         | 0,0003±0,003          | 0,00006±0,0004       |
| <i>Bryopsis plumosa</i>             | 0,0002±0,007 | 0,0007       | 0,0006±0,01          | ---                   | ---                  |
| <i>Taenioma nanum</i>               | 0,0002±0,005 | 0,0007       | 0,0001±0,003         | 0,0004±0,009          | ---                  |
| <i>Meredithia microphylla</i>       | 0,0001±0,006 | 0,0006       | ---                  | 0,0005±0,01           | ---                  |
| <i>Hypoglossum hypoglossoides</i>   | 0,0001±0,003 | 0,0006       | 0,0003±0,006         | 0,00001±0,0002        | 0,0001±0,001         |
| <i>Polysiphonia breviarticulata</i> | 0,0001±0,005 | 0,0006       | 0,0005±0,009         | ---                   | ---                  |

Tabla 7.1. Continuación I.

| Especies                            | Total<br>(M±SD)    | Contr.<br>% | Pequeñas<br>(M±SD) | Medianas<br>(M±SD) | Grandes<br>(M±SD)  |
|-------------------------------------|--------------------|-------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| <i>Nemacystus hispanicus</i>        | 0,0001±0,002       | 0,0004      | ---                | 0,0002±0,004       | 0,0001±0,001       |
| <i>Derbesia tenuissima</i>          | 0,0001±0,003       | 0,0004      | 0,0003±0,006       | ---                | ---                |
| <i>Osmundea brongniartii</i>        | 0,00009±0,002      | 0,0004      | ---                | ---                | 0,0002±0,003       |
| <i>Rosenvingea antillarum</i>       | 0,00007±0,001      | 0,0003      | ---                | 0,0001±0,002       | 0,00009±0,001      |
| <i>Codium vermilara</i>             | 0,00005±0,001      | 0,0003      | ---                | 0,0001±0,003       | ---                |
| <i>Ceramium ciliatum</i>            | 0,00005±0,001      | 0,0002      | 0,0001±0,003       | 0,0000005±0,00001  | ---                |
| <i>Ophidocladus simpliciusculus</i> | 0,00004±0,001      | 0,0002      | ---                | 0,0001±0,002       | 0,00001±0,0003     |
| <i>Coelothrix irregularis</i>       | 0,00003±0,001      | 0,0001      | ---                | 0,0001±0,002       | ---                |
| <i>Dipterosiphonia dendritica</i>   | 0,00003±0,0007     | 0,0001      | 0,00006±0,001      | 0,00002±0,0003     | 0,00001±0,0001     |
| <i>Plocamium cartilagineum</i>      | 0,00003±0,001      | 0,0001      | ---                | ---                | 0,00009±0,001      |
| <i>Acetabularia calyculus</i>       | 0,00003±0,001      | 0,0001      | ---                | ---                | 0,0009±0,001       |
| <i>Anotrichium barbatum</i>         | 0,00002±0,0007     | 0,0001      | 0,00006±0,001      | ---                | 0,00001±0,0001     |
| <i>Polysiphonia funebris</i>        | 0,00002±0,0007     | 0,0001      | 0,00006±0,001      | ---                | 0,000009±0,0001    |
| <i>Callithamnion tetragonum</i>     | 0,00002±0,0007     | 0,00009     | 0,00006±0,001      | ---                | 0,000009±0,0001    |
| <i>Stichothamnion cymatophilum</i>  | 0,00002±0,0007     | 0,00009     | 0,00006±0,001      | ---                | ---                |
| <i>Callithamniella tingitana</i>    | 0,00002±0,0007     | 0,00009     | 0,00006±0,001      | ---                | ---                |
| <i>Apoglossum ruscifolium</i>       | 0,00001±0,0006     | 0,00008     | ---                | 0,00005±0,001      | ---                |
| <i>Anadyomene stellata</i>          | 0,00001±0,0006     | 0,00008     | ---                | 0,00005±0,001      | ---                |
| <i>Ctenosiphonia hypnoides</i>      | 0,00001±0,0006     | 0,00006     | ---                | 0,00005±0,001      | ---                |
| <i>Cladophoropsis membranacea</i>   | 0,00001±0,0004     | 0,00006     | ---                | ---                | 0,00005±0,0008     |
| <i>Bryopsis hypnoides</i>           | 0,00001±0,0004     | 0,00006     | ---                | ---                | 0,00003±0,0007     |
| <i>Chaetomorpha linum</i>           | 0,000009±0,0003    | 0,00006     | ---                | 0,00002±0,0005     | ---                |
| <i>Gymnothamnion elegans</i>        | 0,000009±0,0001    | 0,00004     | ---                | 0,00002±0,0003     | 0,000003±0,00007   |
| <i>Diplothamnion jolyi</i>          | 0,000008±0,0001    | 0,00003     | ---                | 0,00001±0,0002     | 0,00001±0,0001     |
| <i>Erythrocytis montagnei</i>       | 0,000007±0,0001    | 0,00003     | ---                | 0,00002±0,0003     | ---                |
| <i>Myriogramme minuta</i>           | 0,000007±0,0001    | 0,00002     | ---                | 0,00001±0,0002     | 0,000009±0,0001    |
| <i>Polysiphonia flocculosa</i>      | 0,000006±0,0001    | 0,00002     | ---                | ---                | 0,00001±0,0002     |
| <i>Aphanocladia stichidiosa</i>     | 0,000002±0,00005   | 0,00002     | ---                | ---                | 0,000007±0,0001    |
| <i>Cladophora dalmatica</i>         | 0,000001±0,00004   | 0,00002     | ---                | ---                | 0,0000003±0,00007  |
| <i>Ptilothamnion pluma</i>          | 0,000001±0,00005   | 0,000009    | ---                | ---                | 0,000003±0,00007   |
| <b>Total</b>                        | <b>27,96±52,64</b> |             | <b>49,25±83,48</b> | <b>20,74±21,99</b> | <b>13,90±12,83</b> |

Tabla 7.1. Continuación II.

| Pequeñas (5 cm Ø)                          | Medianas (12 cm Ø)                       | Grandes (21 cm Ø)                          |
|--|--|--|
| <i>Padina pavonica</i><br>24,17%           | <i>Padina pavonica</i><br>17,11%         | <i>Lobophora variegata</i><br>28,27%       |
| <i>Liagora ceranoides</i><br>18,80%        | <i>Jania adhaerens</i><br>15,88%         | <i>Jania adhaerens</i><br>17,84%           |
| <i>Halopteris scoparia</i><br>6,08%        | <i>Halopteris scoparia</i><br>9,05%      | <i>Sargassum</i> sp.<br>11,23%             |
| <i>Jania adhaerens</i><br>6,00%            | <i>Lophocladia trichoclados</i><br>8,23% | <i>Padina pavonica</i><br>6,17%            |
| <i>Acrosymphyton purpuriferum</i><br>5,93% | <i>Sargassum</i> sp.<br>7,81%            | <i>Laurencia</i> sp.1<br>5,94%             |
| <i>Scinaia complanata</i><br>4,39%         | <i>Lobophora variegata</i><br>7,58%      | <i>Lophocladia trichoclados</i><br>5,49%   |
| <i>Cottoniella filamentosa</i><br>3,68%    | <i>Laurencia</i> sp.1<br>5,86%           | <i>Halopteris scoparia</i><br>4,84%        |
| <i>Ganonema lubricum</i><br>3,43%          | <i>Hypnea spinella</i><br>3,09%          | <i>Canistrocarpus cervicornis</i><br>2,10% |

Tabla 7.2. Contribución de los principales taxones a la cobertura total en cada uno de los tamaños de piedra.

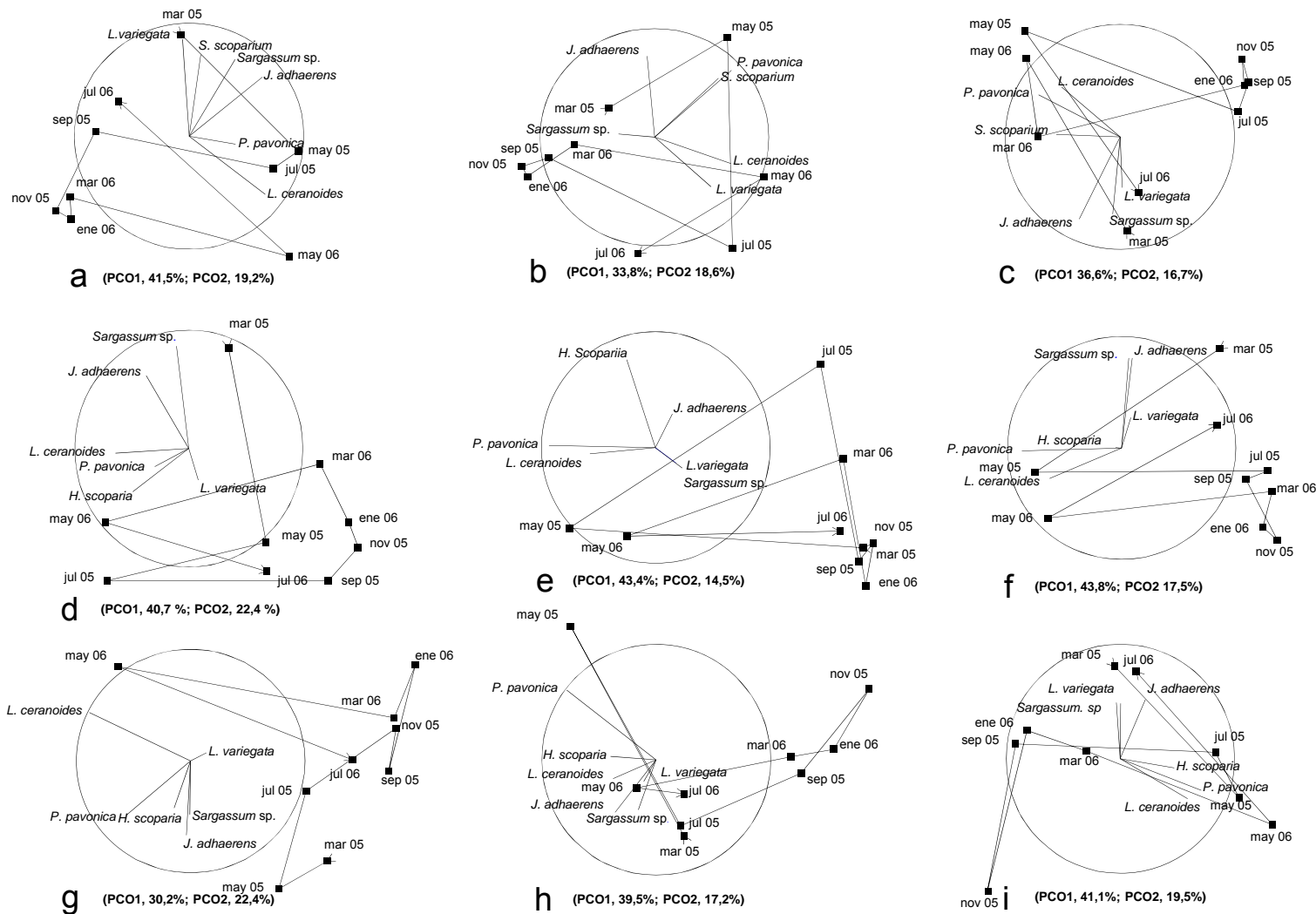
**Variación espacio-temporal en la estructura de las comunidades de macroalgas.**

Los análisis multivariantes para el conjunto de la comunidad reflejaron que existe interacción entre los cuatro factores de estudio (TAMAÑO piedras, PROFUNDIDAD, LOCALIDAD y MES) (Tabla 7.3). Estos factores influyen o modifican la composición y estructura de la comunidad, pero varían de diferente forma. Los análisis de ordenación (PCOs) para cada uno de los tamaños de piedra, profundidad y localidad estudiados reflejaron diferencias entre los meses (Fig. 7.7a,b). En muchos casos los meses resultan organizados formando un ciclo. Por lo general, la mayor similitud (menor distancia) entre meses fue observada entre septiembre, noviembre y enero. Los meses de marzo, mayo y julio presentaron mayores distancias, y por tanto, menor similitud. Se reconoció también cierta diferencia entre estos dos grupos de muestras. La mayor abundancia de las principales especies (dirección de los vectores) se encontró relacionada fundamentalmente con el periodo marzo-julio.

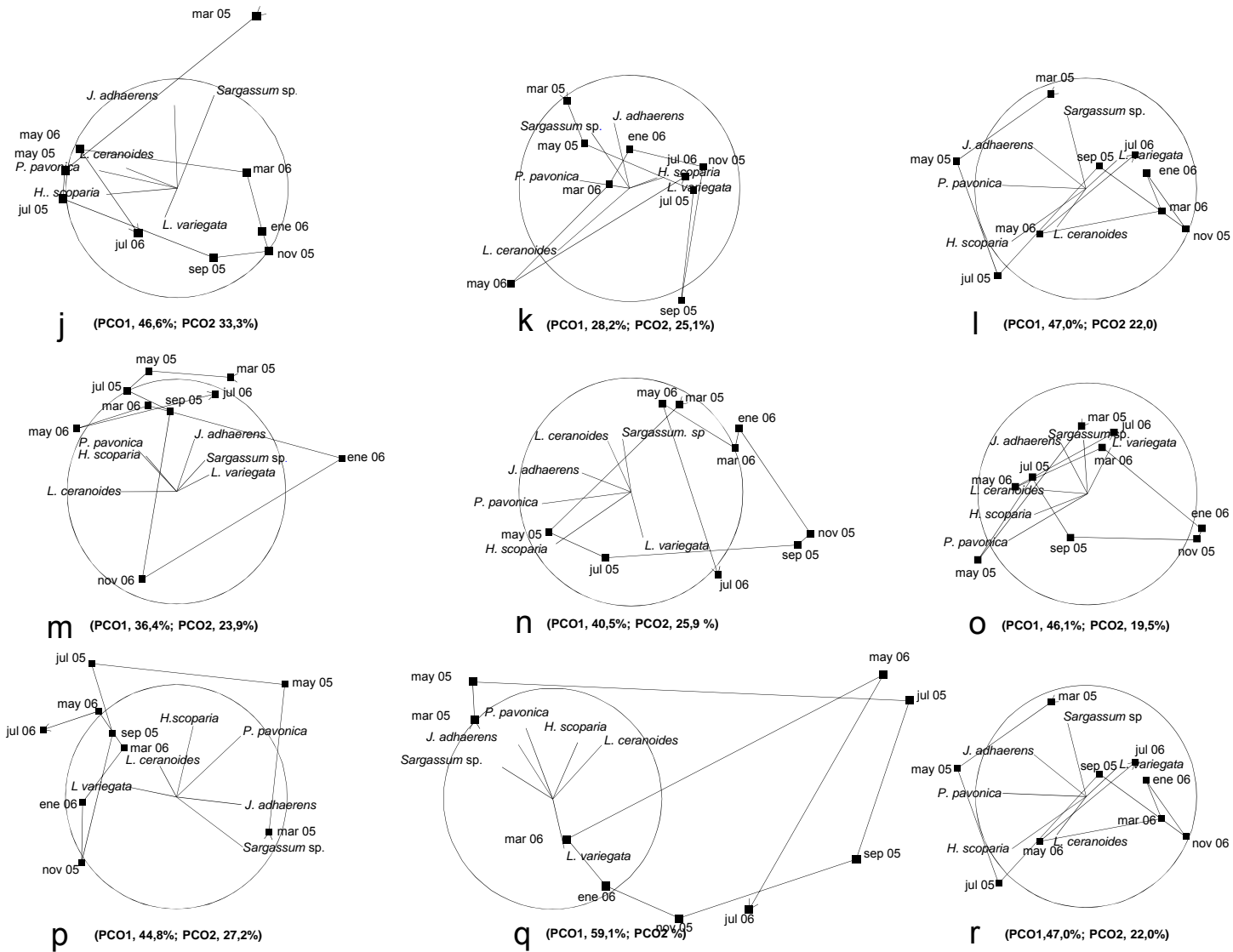
| Fuente de variación    | gl  | MC      | Pseudo-F | P(perm) |
|------------------------|-----|---------|----------|---------|
| TAM                    | 2   | 63489   | 3,7602   | 0,0002  |
| PROF                   | 1   | 0,00024 | 3,202    | 0,0252  |
| LOC                    | 2   | 85072   | 11,503   | 0,0002  |
| MES                    | 8   | 25704   | 3,4756   | 0,0002  |
| TAM X PROF             | 2   | 20081   | 1,6868   | 0,0052  |
| TAM X LOC              | 4   | 10776   | 3,5357   | 0,0002  |
| TAM X MES              | 16  | 6918,8  | 2,2701   | 0,0002  |
| PROF X LOC             | 2   | 71202   | 10,25    | 0,0002  |
| PROF X MES             | 8   | 14817   | 2,1331   | 0,0002  |
| LOC X MES              | 16  | 7395,6  | 3,3228   | 0,0002  |
| TAM X PROF X LOC       | 4   | 8823,5  | 2,7611   | 0,0002  |
| TAM X PROF X MES       | 16  | 4976,4  | 1,5572   | 0,0002  |
| TAM X LOC X MES        | 32  | 3047,8  | 1,3694   | 0,0002  |
| PROF X LOC X MES       | 16  | 6946,3  | 3,1209   | 0,0002  |
| TAM X PROF X LOC X MES | 32  | 3195,7  | 1,4358   | 0,0002  |
| Res                    | 810 | 2225,7  |          |         |
| Total                  | 971 |         |          |         |

**Tabla 9.3.** Resultados de los PERMANOVAs para analizar la variación espacio-temporal de la estructura de las comunidades de algas en los diferentes tamaños de piedra, profundidades, localidades y meses.





**Figura 7.7.a.** Resultados de los análisis de ordenación (PCO). **a.** piedras pequeñas, profundidad 7-8 m, Puerto Trigo. **b.** piedras pequeñas, profundidad 7-8 m, La Bajita. **c.** piedras pequeñas, profundidad 7-8 m, Playa del Pozo. **d.** piedras pequeñas, profundidad 15-16 m, Puerto Trigo. **e.** piedras pequeñas, profundidad 15-16 m, La Bajita. **f.** piedras pequeñas, profundidad 15-16 m, Playa del Pozo. **g.** piedras medianas, profundidad 7-8 m, Puerto Trigo. **h.** piedras medianas, profundidad 7-8 m, La Bajita. **i.** piedras medianas, profundidad 7-8 m, Playa del Pozo.



**Figura 7.7.b.** Resultados de los análisis de ordenación (PCO). **j.** piedras medianas, profundidad 15-16 m, Puerto Trigo. **k.** piedras medianas, profundidad 15-16 m, La Bajita. **l.** piedras medianas, profundidad 15-16 m, Playa del Pozo. **m.** piedras grandes, profundidad 7-8 m, Puerto Trigo. **n.** piedras grandes, profundidad 15-16 m, La Bajita. **o.** piedras grandes, profundidad 7-8 m, Playa del Pozo. **p.** piedras grandes, profundidad 15-16 m, Puerto Trigo. **q.** piedras grandes, profundidad 15-16 m, La Bajita. **r.** piedras grandes, profundidad 15-16 m, Playa del Pozo.

### **Variación espacio-temporal en la cobertura total, riqueza y diversidad.**

La variación en cobertura total evidenció diferencias significativas entre los factores TAMAÑO x LOCALIDAD x MES y PROFUNDIDAD x LOCALIDAD x MES (Tabla 7.4). La cobertura total sufrió variación significativa en el tiempo, pero siendo diferente con el tamaño de piedra y localidad, y en función de la profundidad y localidad estudiadas. Con respecto al tamaño de piedra, la cobertura varió entre 49,25±83,48% en piedras pequeñas, 20,47±21,99% en medianas y 13,90±12,83% en grandes. Por profundidades, osciló entre 17,97±6,45% en 7-8 m y 37,47±56,26% en 15-16 m. Y entre localidades, Puerto Trigo registró 23,82±38,98% de cobertura, La Bajita 29,15±48,95% y Playa del Pozo 30,17±68,44%. La variación temporal de la cobertura total registró los valores mayores entre marzo y julio, con picos de abundancia en mayo, y los valores menores entre septiembre y enero, con mínimos en noviembre. Estas diferencias a lo largo del año en cobertura son más evidentes en las piedras más pequeñas, y se observan también en las dos profundidades estudiadas. Las localidades presentan un patrón común, aunque con ligeras diferencias (Figs 7.8 y 7.9).

La riqueza (nº de especies/cm<sup>2</sup>) exhibió la interacción entre los factores estudiados (TAMAÑO x PROFUNDIDAD x LOCALIDAD x MES) (Tabla 7.4). Existió variación temporal en la riqueza siendo diferente según el tamaño de piedra, la profundidad y la localidad considerada. Las piedras pequeñas presentaron 0,35±0,11 especies/cm<sup>2</sup>, las medianas 0,08±0,02 especies/cm<sup>2</sup>, y las grandes 0,03±0,006 especies/cm<sup>2</sup>. La riqueza osciló entre 0,14±0,14 especies/cm<sup>2</sup> a 7-8 m de profundidad, y 0,16±0,16 especies/cm<sup>2</sup> a 15-16 m. En la localidad de Puerto Trigo se estimó 0,17±0,17 especies/cm<sup>2</sup>, en La Bajita 0,16±0,17 especies/cm<sup>2</sup>, y en Playa del Pozo 0,12±0,13 especies/cm<sup>2</sup>. La riqueza sólo mostró una cierta variación temporal en las piedras pequeñas, mientras que medianas y grandes presentaron valores similares a lo largo del estudio (Fig. 7.10).

La diversidad presentó interacción entre los factores TAMAÑO x PROFUNDIDAD x MES y entre PROFUNDIDAD x LOCALIDAD x MES (Tabla 7.4). La diversidad cambió en el tiempo pero de forma diferente según el tamaño de piedra y la profundidad, por un lado, y en función de la profundidad y la localidad, por otro. Los valores medios de diversidad fueron de 1,44±0,56 en las piedras pequeñas, 1,67±0,46 en las medianas y 1,67±0,45 en las grandes. Por profundidades, la diversidad fue 1,72±0,50 a 7-8 m y 1,67±0,45 a 15-16 m. Entre localidades, Puerto Trigo presentó 1,68±0,50, La Bajita 1,66±0,43 y Playa del Pozo 1,42±0,46. La diversidad no mostró un patrón de variación temporal (Figs 7.11 y 7.12). Aunque se reconocieron mínimos en los meses de mayo y julio, no coincidieron exactamente entre localidades, tamaños de piedra o profundidades.

| <b>Cobertura total</b>     |           |           |                 |                |
|----------------------------|-----------|-----------|-----------------|----------------|
| <b>Fuente de variación</b> | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| TAM                        | 2         | 0,0001    | 4,3469          | 0,008          |
| PROF                       | 1         | 92402     | 24              | 0,0006         |
| LOC                        | 2         | 3770,8    | 0,66187         | 0,5976         |
| MES                        | 8         | 54210     | 9,5151          | 0,0004         |
| TAM x PROF                 | 2         | 1156,1    | 1,8521          | 0,142          |
| TAM x LOC                  | 4         | 3592,4    | 0,93277         | 0,4746         |
| TAM x MES                  | 16        | 22643     | 5,8792          | 0,0002         |
| PROF x LOC                 | 2         | 2432,5    | 0,78791         | 0,4874         |
| PROF x MES                 | 8         | 1546,2    | 0,50084         | 0,8482         |
| LOC x MES                  | 16        | 5697,2    | 3,5495          | 0,0002         |
| TAM x PROF x LOC           | 4         | 919,11    | 0,51528         | 0,7304         |
| TAM x PROF x MES           | 16        | 668,14    | 0,37458         | 0,9808         |
| TAM x LOC x MES            | 32        | 3851,3    | 2,3994          | 0,0002         |
| PROF x LOC x MES           | 16        | 3087,2    | 1,9234          | 0,0148         |
| TAM x PROF x LOC x MES     | 32        | 1783,7    | 1,1113          | 0,306          |
| Res                        | 810       |           |                 |                |
| Total                      | 971       |           |                 |                |

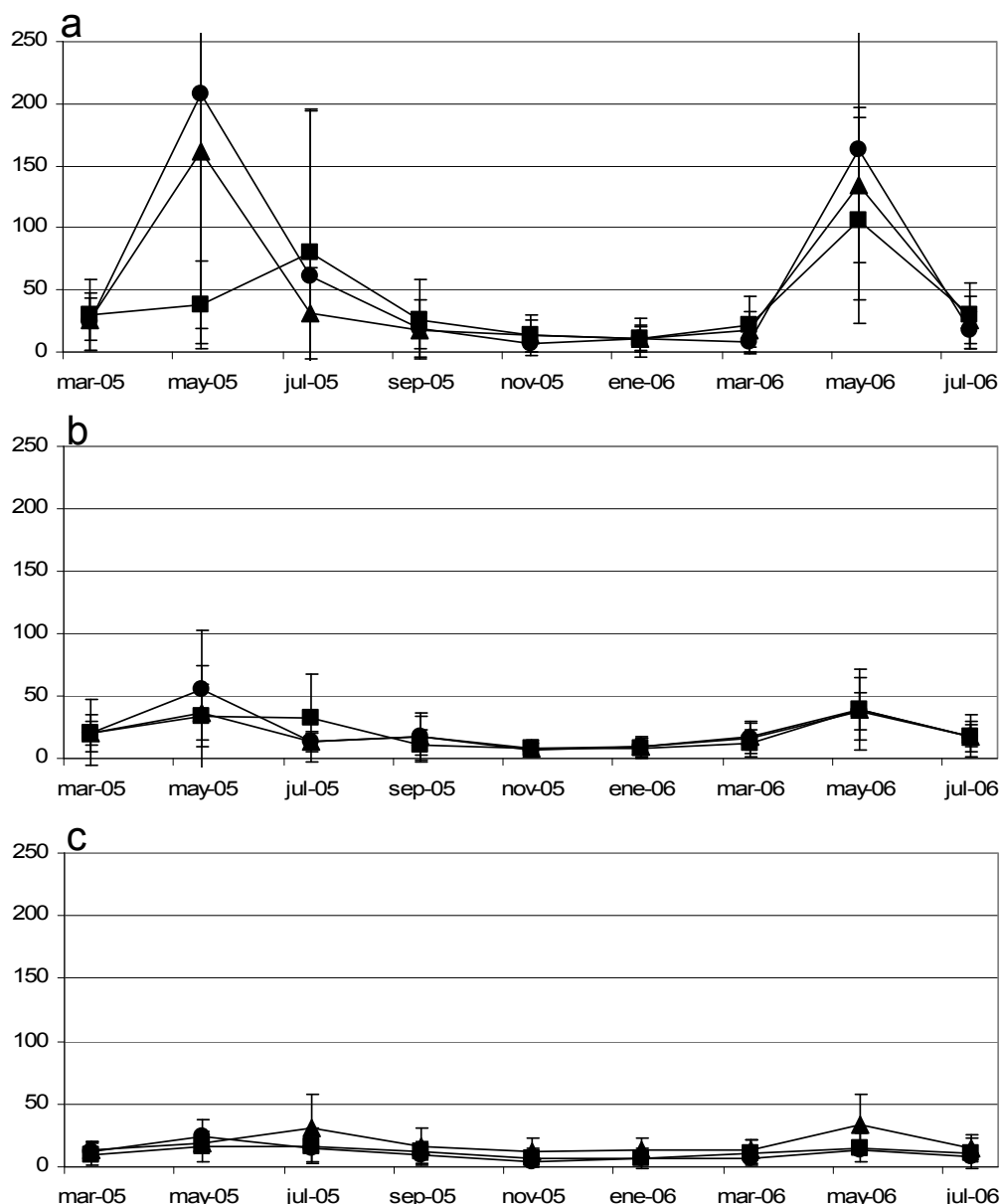
  

| <b>Riqueza/cm<sup>2</sup></b> |           |           |                 |                |
|-------------------------------|-----------|-----------|-----------------|----------------|
| <b>Fuente de variación</b>    | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| TAM                           | 2         | 9,6898    | 72,771          | 0,0002         |
| PROF                          | 1         | 0,06      | 1,1553          | 0,3982         |
| LOC                           | 2         | 0,23614   | 25,025          | 0,0002         |
| MES                           | 8         | 0,022     | 2,3548          | 0,0614         |
| TAM x PROF                    | 2         | 0,0521    | 1,299           | 0,3116         |
| TAM x LOC                     | 4         | 0,12098   | 17,188          | 0,0002         |
| TAM x MES                     | 16        | 0,012     | 1,7428          | 0,0878         |
| PROF x LOC                    | 2         | 0,047     | 8,6631          | 0,003          |
| PROF x MES                    | 8         | 0,010     | 2,0537          | 0,105          |
| LOC x MES                     | 16        | 0,009     | 3,9398          | 0,0002         |
| TAM x PROF x LOC              | 4         | 0,034     | 8,7271          | 0,0002         |
| TAM x PROF x MES              | 16        | 0,007     | 1,8139          | 0,075          |
| TAM x LOC x MES               | 32        | 0,007     | 2,939           | 0,0002         |
| PROF x LOC x MES              | 16        | 0,007     | 2,2007          | 0,0028         |
| TAM x PROF x LOC x MES        | 32        | 0,004     | 1,6976          | 0,008          |
| Res                           | 810       | 0,002     |                 |                |
| Total                         | 971       |           |                 |                |

| <b>Diversidad</b>          |           |           |                 |                |
|----------------------------|-----------|-----------|-----------------|----------------|
| <b>Fuente de variación</b> | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| TAM                        | 2         | 5,9569    | 4,4103          | 0,0082         |
| PROF                       | 1         | 15,28     | 17,622          | 0,0006         |
| LOC                        | 2         | 5,6941    | 10,62           | 0,0014         |
| MES                        | 8         | 2,5379    | 4,7333          | 0,0038         |
| TAM x PROF                 | 2         | 2,9262    | 3,9495          | 0,0136         |
| TAM x LOC                  | 4         | 0,60512   | 2,7184          | 0,0496         |
| TAM x MES                  | 16        | 0,79603   | 3,576           | 0,0014         |
| PROF x LOC                 | 2         | 0,33038   | 0,77333         | 0,4696         |
| PROF x MES                 | 8         | 0,56099   | 1,3131          | 0,2946         |
| LOC x MES                  | 16        | 0,53617   | 3,3455          | 0,0002         |
| TAM x PROF x LOC           | 4         | 0,36727   | 2,3038          | 0,0794         |
| TAM x PROF x MES           | 16        | 0,41401   | 2,597           | 0,0124         |
| TAM x LOC x MES            | 32        | 0,2226    | 1,3889          | 0,0728         |
| PROF x LOC x MES           | 16        | 0,42721   | 2,6656          | 0,001          |
| TAM x PROF x LOC x MES     | 32        | 0,15942   | 0,99468         | 0,4738         |
| Res                        | 810       | 0,16027   |                 |                |
| Total                      | 971       |           |                 |                |

**Tabla 7.4.** Resultados de los ANOVAs de cuatro vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de la cobertura total, riqueza/cm<sup>2</sup> y diversidad.

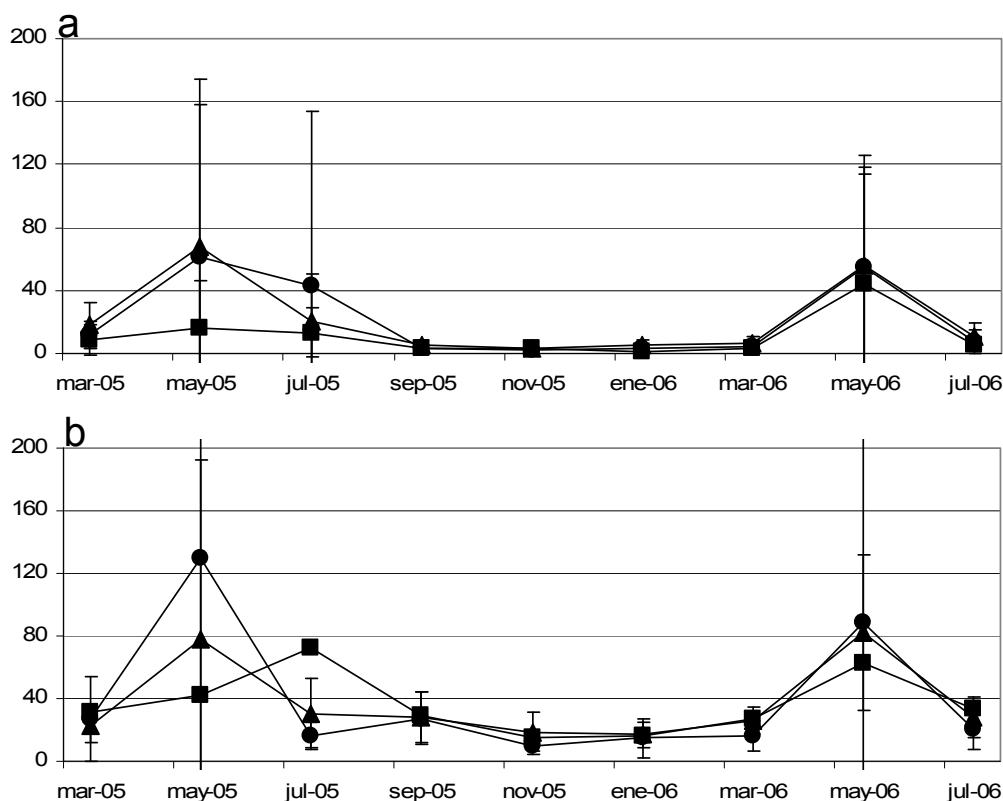


**Figura 7.8.** Variación de los valores medios de la cobertura total ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en piedras pequeñas (a), piedras medianas (b) y piedras grandes (c), en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●).

#### Variación espacio-temporal en la cobertura de los taxones más abundantes.

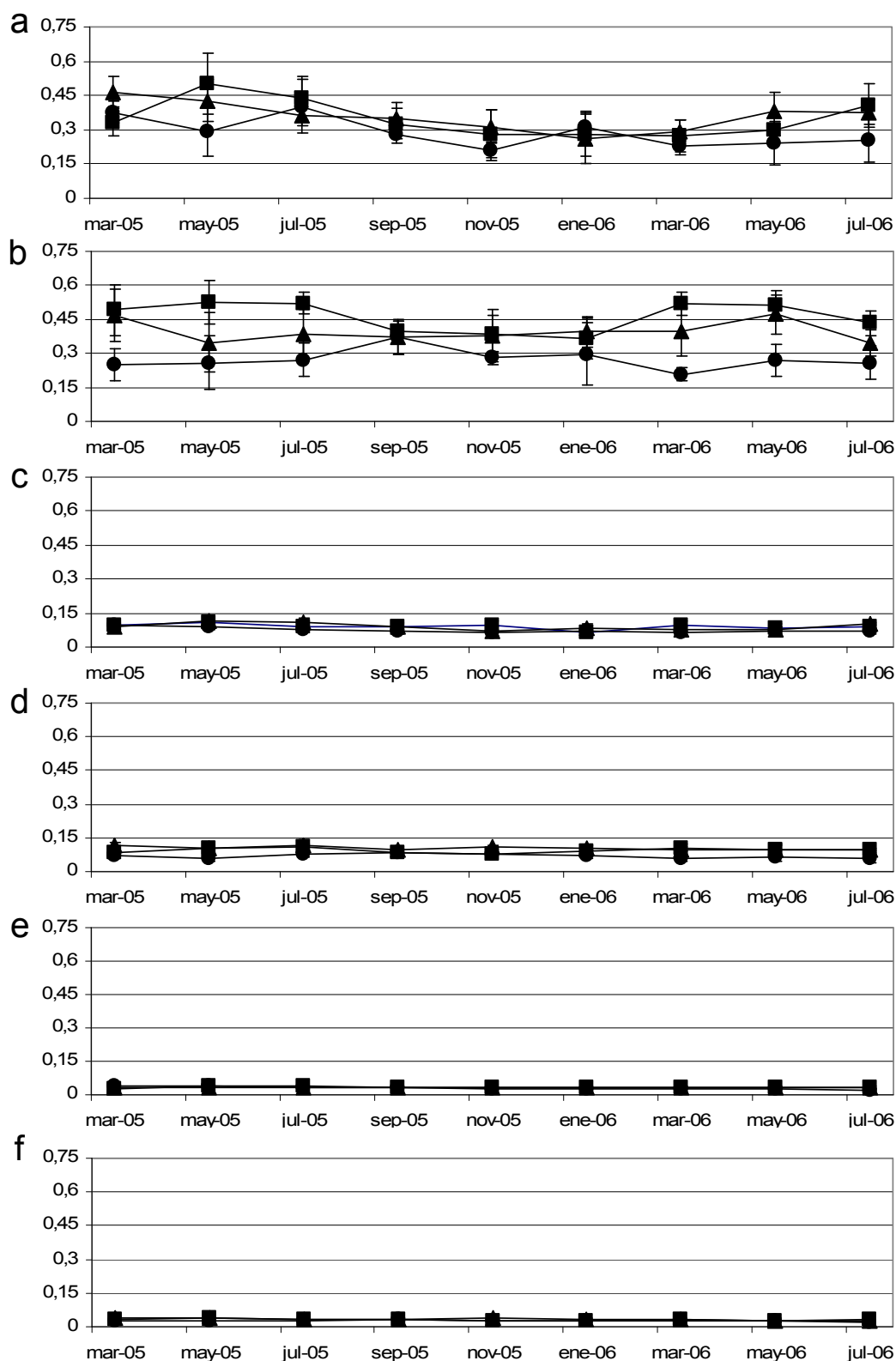
La cobertura de *Padina pavonica* mostró diferencias significativas para los cuatro factores estudiados (TAMAÑO x PROFUNDIDAD x LOCALIDAD x MES) (Tabla 7.5). Su cobertura varió en el tiempo y en relación con el tamaño de piedra, la profundidad y la localidad. Las mayores diferencias se observaron entre los tamaños de piedra: la cobertura media fue de  $10,96 \pm 46,42\%$  en piedras pequeñas,  $3,80 \pm 15,26\%$  en medianas y  $0,89 \pm 3,35\%$  en grandes. Entre profundidades, las diferencias no fueron tan marcadas con valores de  $3,34 \pm 15,60\%$  (7-8 m) y  $7,09 \pm 37,19\%$  (15-16 m); ni entre localidades,  $5,19 \pm 28,89\%$  (Puerto Trigo),  $2,61 \pm 9,98\%$  (La Bajita) y  $7,84 \pm 38,79\%$  (Playa del Pozo). A lo largo del año la cobertura de la especie presentó una gran

variabilidad, principalmente en las piedras pequeñas. Las mayores coberturas se registraron entre marzo y julio, con los picos de abundancia en mayo. El periodo de menor cobertura fue septiembre-enero, con mínimos en noviembre (Fig. 7.13).

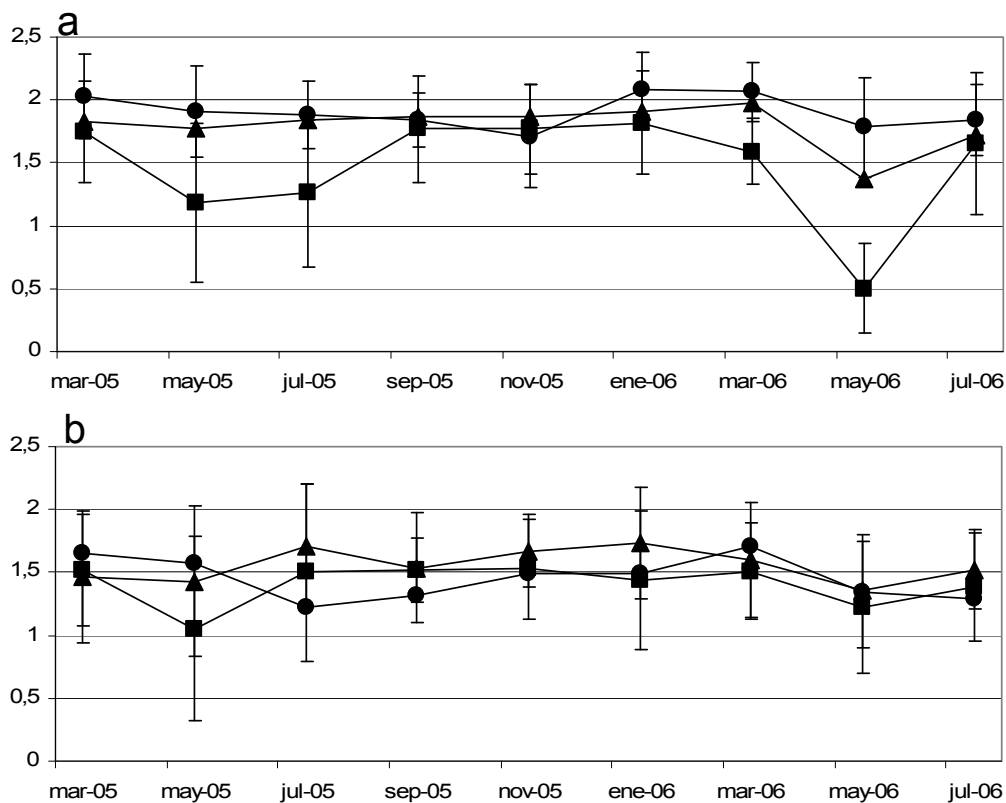


**Figura 7.9.** Variación de los valores medios de la cobertura total ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en las profundidades de 7-8 m (a) y 15-16 m (b), en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●).

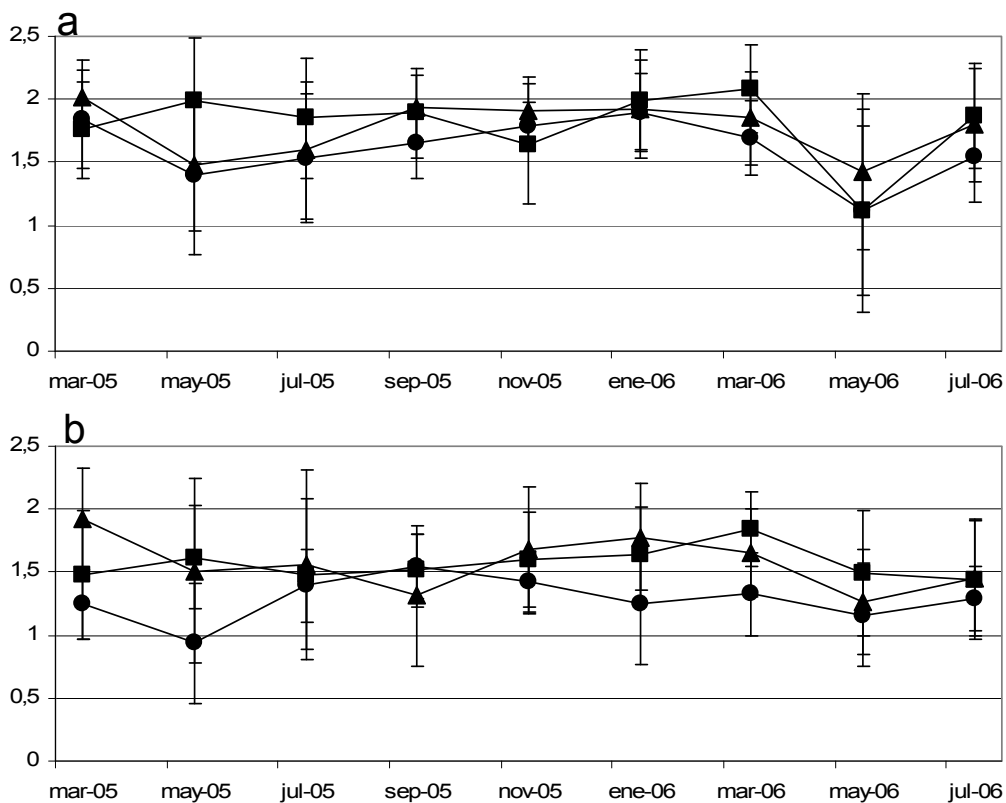
La abundancia de *Liagora ceranoides* reflejó diferencias significativas entre los factores TAMAÑO x PROFUNDIDAD x MES (Tabla 7.5). La cobertura de la especie cambió en el tiempo y en relación con el tamaño de piedra y profundidad. Las mayores coberturas se obtuvieron en las piedras pequeñas ( $9,87 \pm 36,74\%$ ), disminuyendo en medianas ( $0,57 \pm 3,75\%$ ) y grandes ( $0,02 \pm 0,29\%$ ). Entre profundidades, la cobertura fue  $5,11 \pm 24,46\%$  a 7-8 m y  $1,86 \pm 18,56\%$  a 15-16 m. La especie presentó un claro comportamiento estacional especialmente en las piedras pequeñas y a 7-8 m de profundidad, con la mayor abundancia principalmente en mayo, estando ausente en enero y marzo (Fig. 7.14).



**Figura 7.10.** Variación de los valores medios de riqueza (número de especies/cm<sup>2</sup>) ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en piedras pequeñas [7-8 m (a), 15-16 m (b)], en piedras medianas [7-8 m (c), 15-16 m (d)], y en piedras grandes [7-8 m (e), 15-16 m (f)], en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●).



**Figura 7.11.** Variación de los valores medios de diversidad ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio a 7-8 m (a) y 15-16 m (b) de profundidad, en piedras pequeñas (■), piedras medianas (▲) y piedras grandes (●).

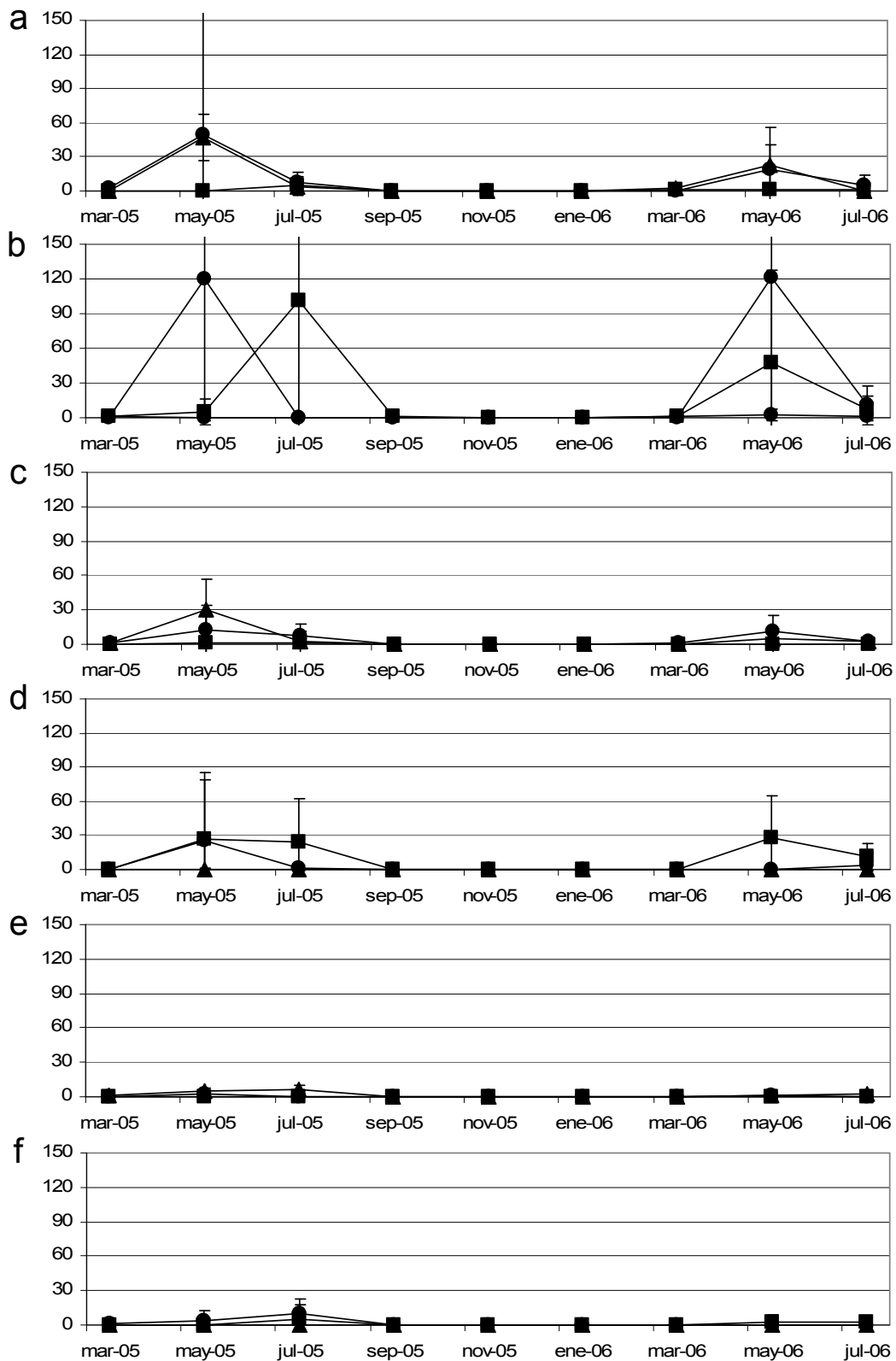


**Figura 7.12.** Variación de los valores medios de diversidad ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio a 7-8 m (a) y 15-16 m (b) de profundidad, en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●).

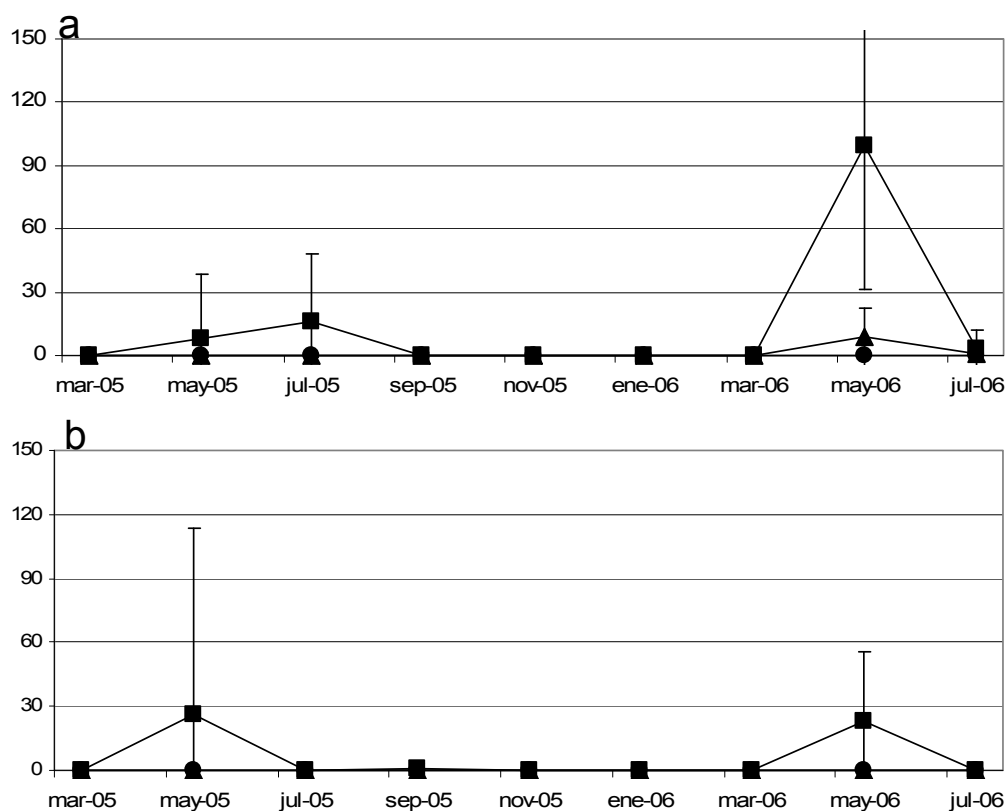


| <b><i>Padina pavonica</i></b>    |           |           |                 |                |
|----------------------------------|-----------|-----------|-----------------|----------------|
| <b>Fuente de variación</b>       | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| TAM                              | 2         | 8710      | 2,5916          | 0,055          |
| PROF                             | 1         | 3406      | 0,91805         | 0,505          |
| LOC                              | 2         | 2213,3    | 1,1931          | 0,3358         |
| MES                              | 8         | 5517,2    | 2,974           | 0,0324         |
| TAM x PROF                       | 2         | 2020,2    | 1,3959          | 0,27           |
| TAM x LOC                        | 4         | 1752,1    | 1,1997          | 0,3504         |
| TAM x MES                        | 16        | 2172,4    | 1,4875          | 0,1536         |
| PROF x LOC                       | 2         | 4510,2    | 2,8058          | 0,0922         |
| PROF x MES                       | 8         | 950,77    | 0,59147         | 0,7746         |
| LOC x MES                        | 16        | 1855,2    | 2,9535          | 0,0002         |
| TAM x PROF x LOC                 | 4         | 1568,8    | 1,5047          | 0,2208         |
| TAM x PROF x MES                 | 16        | 625,43    | 0,59988         | 0,8616         |
| TAM x LOC x MES                  | 32        | 1460,4    | 2,325           | 0,0002         |
| PROF x LOC x MES                 | 16        | 1607,5    | 2,5591          | 0,001          |
| TAM x PROF x LOC x MES           | 32        | 1042,6    | 1,6598          | 0,0084         |
| Res                              | 810       | 628,13    |                 |                |
| Total                            | 971       |           |                 |                |
| <b><i>Liagora ceranoides</i></b> |           |           |                 |                |
| <b>Fuente de variación</b>       | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| TAM                              | 2         | 9929,7    | 2,089           | 0,1018         |
| PROF                             | 1         | 2565,9    | 1,0133          | 0,4482         |
| LOC                              | 2         | 207,63    | 0,86784         | 0,476          |
| MES                              | 8         | 5622,7    | 23,501          | 0,0004         |
| TAM x PROF                       | 2         | 1763,8    | 0,98738         | 0,4788         |
| TAM x LOC                        | 4         | 257,82    | 1,2682          | 0,302          |
| TAM x MES                        | 16        | 4592,7    | 22,591          | 0,0002         |
| PROF x LOC                       | 2         | 232,46    | 0,69371         | 0,5296         |
| PROF x MES                       | 8         | 2630,5    | 7,85            | 0,0006         |
| LOC x MES                        | 16        | 239,25    | 0,82913         | 0,6764         |
| TAM x PROF x LOC                 | 4         | 191,63    | 0,52989         | 0,7262         |
| TAM x PROF x MES                 | 16        | 1961      | 5,4224          | 0,0002         |
| TAM x LOC x MES                  | 32        | 203,3     | 0,70452         | 0,9194         |
| PROF x LOC x MES                 | 16        | 335,1     | 1,1613          | 0,2726         |
| TAM x PROF x LOC x MES           | 32        | 361,64    | 1,2533          | 0,1238         |
| Res                              | 810       | 288,56    |                 |                |
| Total                            | 971       |           |                 |                |
| <b><i>Jania adhaerens</i></b>    |           |           |                 |                |
| <b>Fuente de variación</b>       | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| TAM                              | 2         | 46,949    | 0,58979         | 0,7998         |
| PROF                             | 1         | 2870,9    | 7,459           | 0,0088         |
| LOC                              | 2         | 273,35    | 8,2007          | 0,0048         |
| MES                              | 8         | 51,544    | 1,5464          | 0,225          |
| TAM x PROF                       | 2         | 37,262    | 0,57551         | 0,8026         |
| TAM x LOC                        | 4         | 74,783    | 5,1651          | 0,0028         |
| TAM x MES                        | 16        | 29,37     | 2,0286          | 0,0372         |
| PROF x LOC                       | 2         | 333,97    | 9,7857          | 0,0014         |
| PROF x MES                       | 8         | 55,499    | 1,6262          | 0,1898         |
| LOC x MES                        | 16        | 33,333    | 4,0442          | 0,0002         |
| TAM x PROF x LOC                 | 4         | 61,116    | 3,6282          | 0,013          |
| TAM x PROF x MES                 | 16        | 32,899    | 1,9531          | 0,0518         |
| TAM x LOC x MES                  | 32        | 14,478    | 1,7566          | 0,005          |
| PROF x LOC x MES                 | 16        | 34,129    | 4,1408          | 0,0002         |
| TAM x PROF x LOC x MES           | 32        | 16,845    | 2,0438          | 0,0002         |
| Res                              | 810       | 8,2421    |                 |                |
| Total                            | 971       |           |                 |                |

**Tabla 7.5.** Resultados de los ANOVAs de cuatro vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de la variación espacio-temporal de la cobertura de las especies.



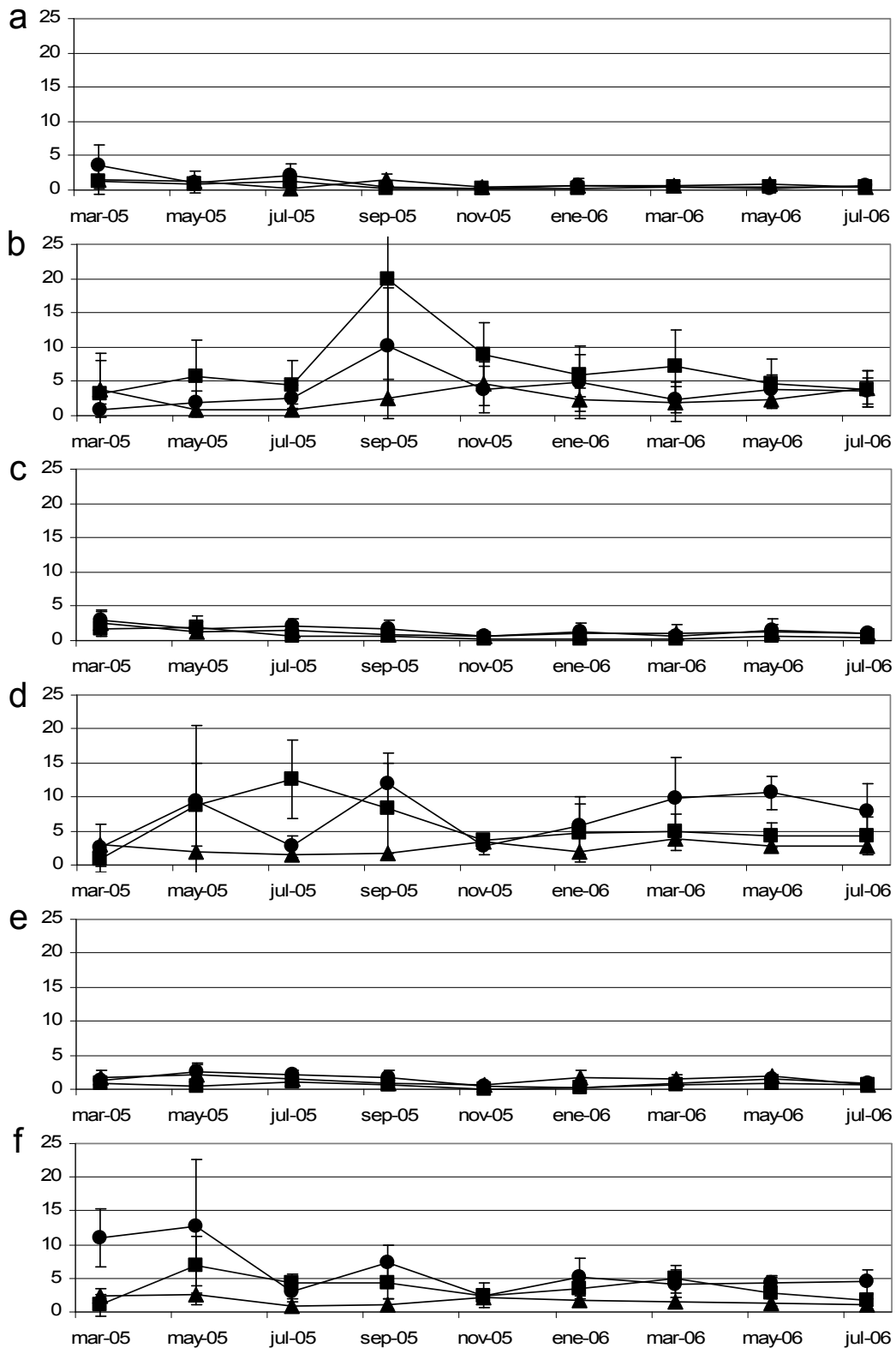
**Figura 7.13.** Variación de los valores medios de cobertura de *Padina pavonica* ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en piedras pequeñas [7-8 m (a), 15-16 m (b)], en piedras medianas [7-8 m (c), 15-16 m (d)], y en piedras grandes [7-8 m (e), 15-16 m (f)], en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●).



**Figura 7.14.** Variación de los valores medios de cobertura de *Liagora ceranoides* ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio a 7-8 m (a) y 15-16 m (b) de profundidad, en piedras pequeñas (■), piedras medianas (▲) y piedras grandes (●).

La cobertura de *Jania adhaerens* reflejó interacción entre los factores TAMAÑO x PROFUNDIDAD x LOCALIDAD x MES (Tabla 7.5). Su abundancia varió temporalmente y en función del tamaño de piedra, la profundidad y la localidad. Las piedras pequeñas mostraron una cobertura de  $2,64 \pm 4,69\%$ , las medianas  $3,16 \pm 4,12\%$ , y las grandes  $2,42 \pm 3,04\%$ . A 7-8 m de profundidad la cobertura fue de  $1,02 \pm 1,07\%$  y a 15-16 m de  $4,46 \pm 4,96\%$ . En Puerto Trigo presentó una cobertura de  $3,06 \pm 4,85\%$ , en La Bajita  $1,71 \pm 1,70\%$  y en Playa del Pozo  $3,46 \pm 4,41\%$ . Para esta especie se detectaron diferencias a lo largo del periodo de estudio, principalmente a 15-16 m de profundidad, pero sin un patrón regular según tamaño de piedra y localidad (Fig. 7.15).

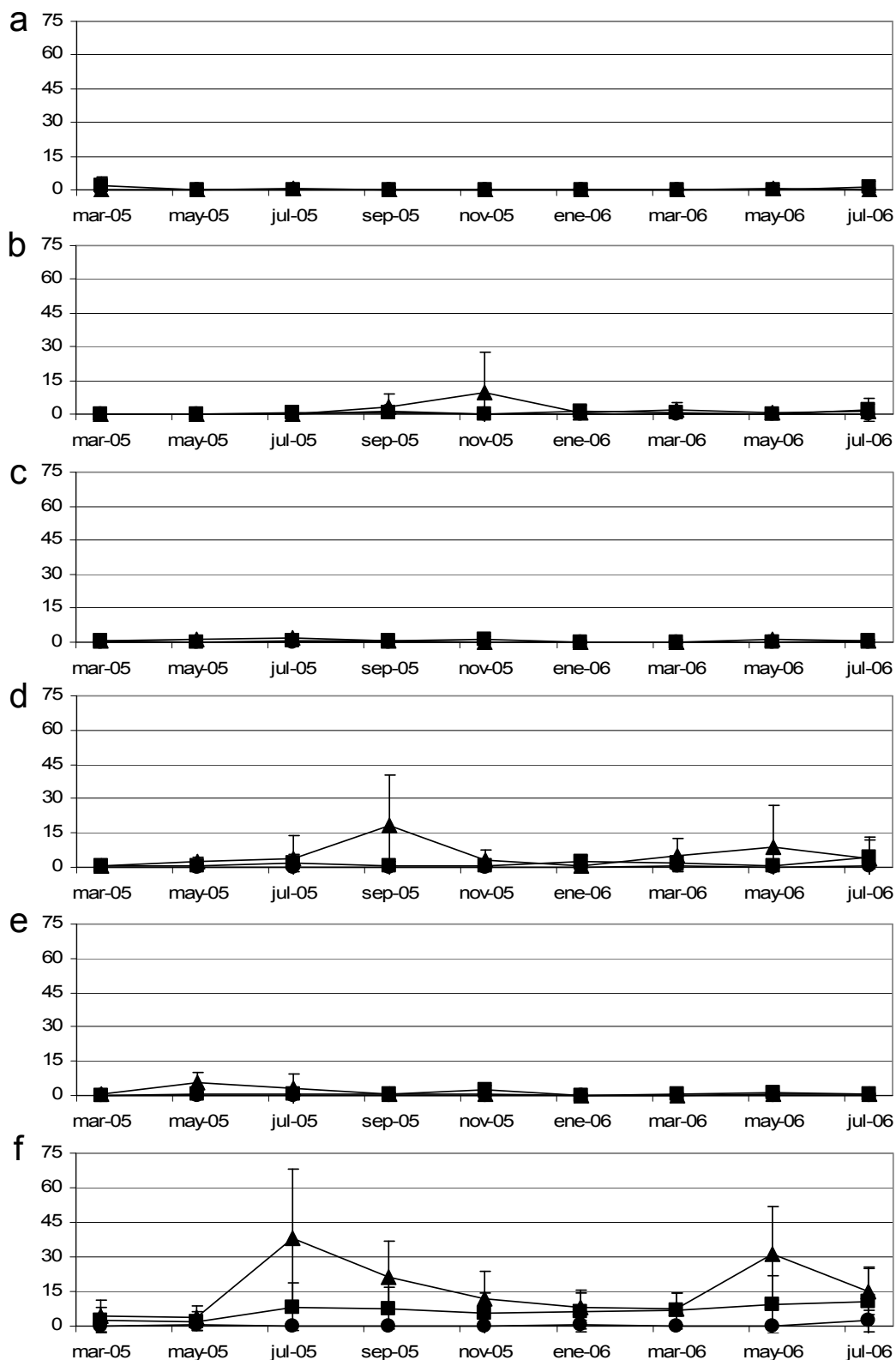
En *Lobophora variegata*, también se detectó interacción significativa entre los cuatro factores estudiados (TAMAÑO x PROFUNDIDAD x LOCALIDAD x MES) (Tabla 7.6). Su cobertura también varió temporalmente y en función del tamaño de piedra, la profundidad y la localidad. Las piedras pequeñas mostraron  $0,56 \pm 2,99\%$ , las medianas  $1,37 \pm 5,14\%$ , y las grandes  $4,14 \pm 10,05\%$ . A 7-8 m se registró  $0,43 \pm 1,34\%$ , y a 15-16 m  $3,61 \pm 9,42\%$ . Puerto Trigo presentó  $1,73 \pm 4,37\%$ , La Bajita  $4,17 \pm 10,60\%$  y Playa del Pozo  $0,15 \pm 0,80\%$ . La especie mostró variación estacional principalmente en piedras medianas y grandes, sobre todo a 15-16 m de profundidad, con los valores mayores de cobertura en mayo-septiembre y mínimos de noviembre-marzo (Fig. 7.16).



**Figura 7.15.** Variación de los valores medios de cobertura de *Jania adhaerens* ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en piedras pequeñas [7-8 m (a), 15-16 m (b)], en piedras medianas [7-8 m (c), 15-16 m (d)], y en piedras grandes [7-8 m (e), 15-16 m (f)], en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●).

| <b><i>Lobophora variegata</i></b> |           |           |                 |                |
|-----------------------------------|-----------|-----------|-----------------|----------------|
| <b>Fuente de variación</b>        | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| TAM                               | 2         | 1141,3    | 2,5999          | 0,0542         |
| PROF                              | 1         | 2455,6    | 2,3941          | 0,129          |
| LOC                               | 2         | 1330,5    | 15,718          | 0,0002         |
| MES                               | 8         | 110,73    | 1,3081          | 0,3034         |
| TAM x PROF                        | 2         | 868,63    | 2,5792          | 0,0574         |
| TAM x LOC                         | 4         | 390,51    | 7,6663          | 0,0004         |
| TAM x MES                         | 16        | 68,042    | 1,3357          | 0,2142         |
| PROF x LOC                        | 2         | 945,87    | 11,952          | 0,0008         |
| PROF x MES                        | 8         | 112,88    | 1,4263          | 0,263          |
| LOC x MES                         | 16        | 84,647    | 3,0152          | 0,0002         |
| TAM x PROF x LOC                  | 4         | 285,88    | 5,4443          | 0,0016         |
| TAM x PROF x MES                  | 16        | 71,263    | 1,3571          | 0,2118         |
| TAM x LOC x MES                   | 32        | 50,939    | 1,8145          | 0,0042         |
| PROF x LOC x MES                  | 16        | 79,14     | 2,819           | 0,0002         |
| TAM x PROF x LOC x MES            | 32        | 52,51     | 1,8704          | 0,0026         |
| Res                               | 810       | 28,074    |                 |                |
| Total                             | 971       |           |                 |                |
| <b><i>Halopteris scoparia</i></b> |           |           |                 |                |
| <b>Fuente de variación</b>        | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| TAM                               | 2         | 10,38     | 0,32384         | 0,9732         |
| PROF                              | 1         | 1708,6    | 5,3105          | 0,0258         |
| LOC                               | 2         | 215,66    | 5,8996          | 0,0054         |
| MES                               | 8         | 138,72    | 3,7948          | 0,013          |
| TAM x PROF                        | 2         | 13,794    | 0,38487         | 0,9422         |
| TAM x LOC                         | 4         | 63,896    | 3,483           | 0,015          |
| TAM x MES                         | 16        | 24,803    | 1,3521          | 0,2224         |
| PROF x LOC                        | 2         | 225,06    | 5,2085          | 0,0146         |
| PROF x MES                        | 8         | 104,82    | 2,4259          | 0,059          |
| LOC x MES                         | 16        | 36,555    | 1,4301          | 0,1082         |
| TAM x PROF x LOC                  | 4         | 52,238    | 3,3941          | 0,0198         |
| TAM x PROF x MES                  | 16        | 23,592    | 1,5328          | 0,1468         |
| TAM x LOC x MES                   | 32        | 18,345    | 0,71771         | 0,8854         |
| PROF x LOC x MES                  | 16        | 43,209    | 1,6905          | 0,0354         |
| TAM x PROF x LOC x MES            | 32        | 15,391    | 0,60214         | 0,9634         |
| Res                               | 810       | 25,56     |                 |                |
| Total                             | 971       |           |                 |                |
| <b><i>Sargassum sp.</i></b>       |           |           |                 |                |
| <b>Fuente de variación</b>        | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| TAM                               | 2         | 10,38     | 0,32384         | 0,9718         |
| PROF                              | 1         | 1708,6    | 5,3105          | 0,021          |
| LOC                               | 2         | 215,66    | 5,8996          | 0,0044         |
| MES                               | 8         | 138,72    | 3,7948          | 0,0122         |
| TAM x PROF                        | 2         | 13,794    | 0,38487         | 0,9458         |
| TAM x LOC                         | 4         | 63,896    | 3,483           | 0,0182         |
| TAM x MES                         | 16        | 24,803    | 1,3521          | 0,2258         |
| PROF x LOC                        | 2         | 225,06    | 5,2085          | 0,014          |
| PROF x MES                        | 8         | 104,82    | 2,4259          | 0,0558         |
| LOC x MES                         | 16        | 36,555    | 1,4301          | 0,1146         |
| TAM x PROF x LOC                  | 4         | 52,238    | 3,3941          | 0,0188         |
| TAM x PROF x MES                  | 16        | 23,592    | 1,5328          | 0,1556         |
| TAM x LOC x MES                   | 32        | 18,345    | 0,71771         | 0,8882         |
| PROF x LOC x MES                  | 16        | 43,209    | 1,6905          | 0,0334         |
| TAM x PROF x LOC x MES            | 32        | 15,391    | 0,60214         | 0,9648         |
| Res                               | 810       | 25,56     |                 |                |
| Total                             | 971       |           |                 |                |

**Tabla 7.6.** Resultados de los ANOVAs de cuatro vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos, de la variación espacio temporal de la cobertura de las especies.

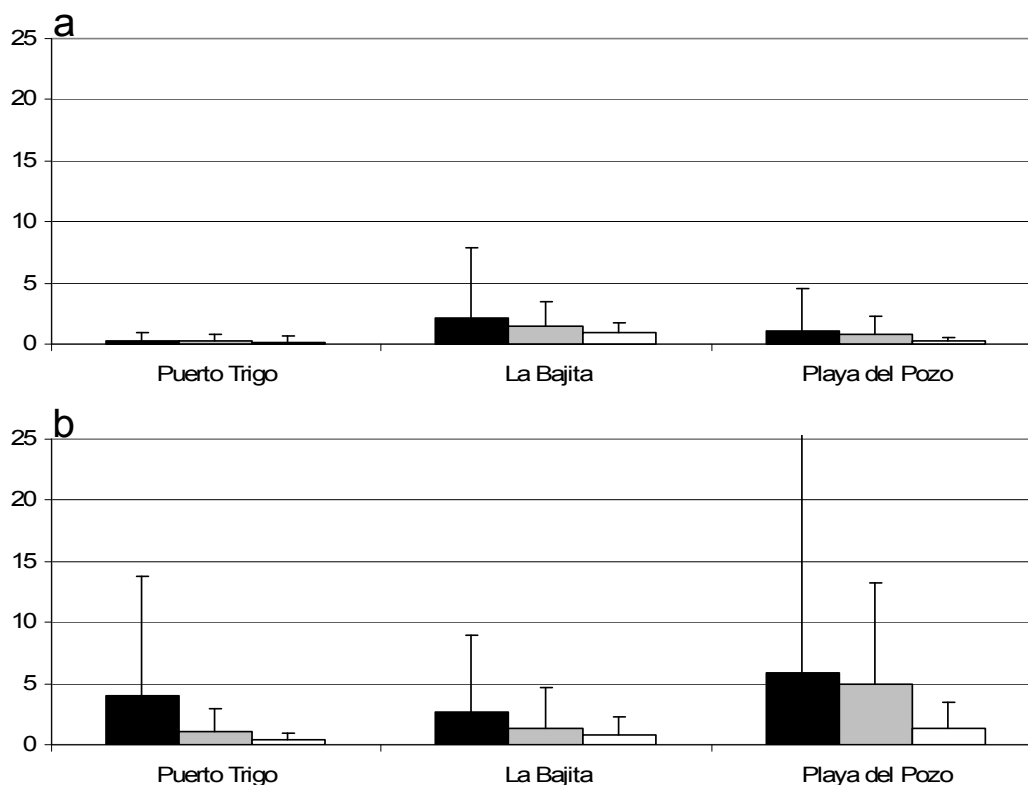


**Figura 7.16.** Variación de los valores medios de cobertura de *Lobophora variegata* ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en piedras pequeñas [7-8 m (a), 15-16 m (b)], en piedras medianas [7-8 m (c), 15-16 m (d)], y en piedras grandes [7-8 m (e), 15-16 m (f)], en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●).

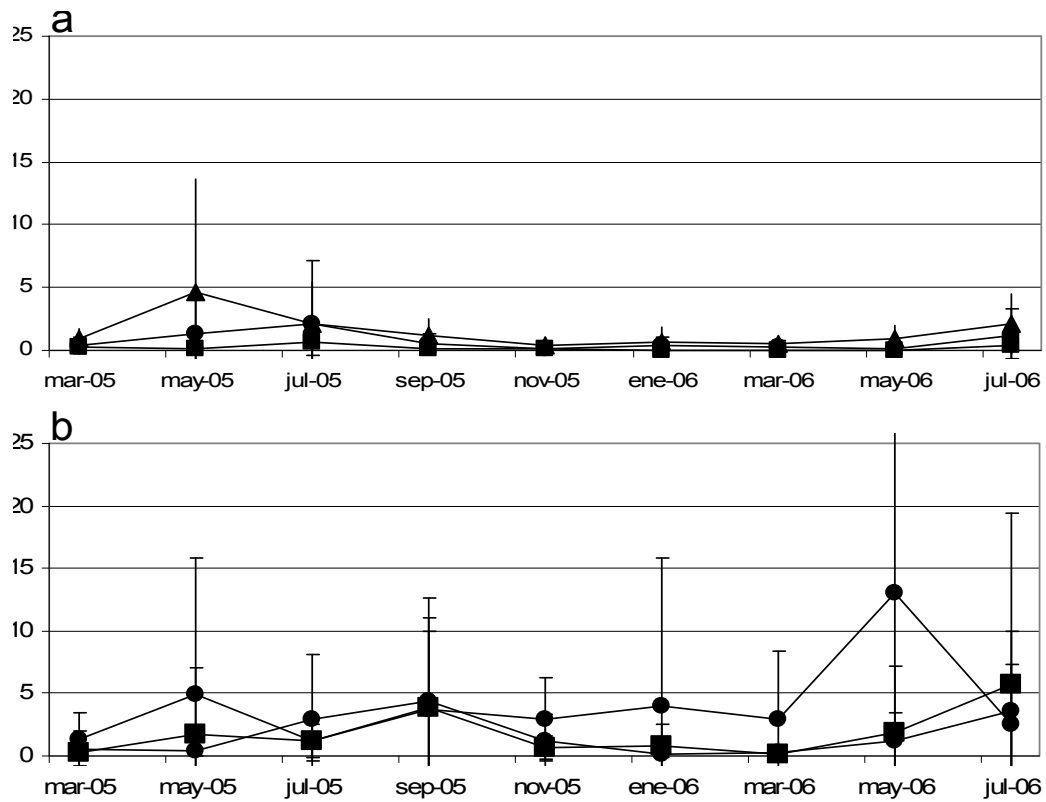
La cobertura de *Halopteris scoparia* mostró interacción entre los factores TAMAÑO x PROFUNDIDAD x LOCALIDAD y entre PROFUNDIDAD x LOCALIDAD x MES (Tabla 7.6). La cobertura varió en función del tamaño de piedra y a su vez en función de la

profundidad y localidad; la variación temporal dependió de la profundidad y localidad. La cobertura fue mayor en las piedras pequeñas ( $2,69 \pm 10,41\%$ ), las medianas presentaron  $1,65 \pm 4,14\%$ , y las grandes únicamente  $0,62 \pm 1,22\%$ . A 7-8 m de profundidad los valores fueron bajos ( $0,81 \pm 2,46\%$ ), y algo más altos a 15-16 m ( $2,49 \pm 8,66\%$ ). Puerto Trigo mostró  $1,01 \pm 4,27\%$ , La Bajita  $1,55 \pm 3,89\%$ , y Playa del Pozo  $2,39 \pm 9,73\%$ . La cobertura, por lo general, fue siempre superior en piedras pequeñas, sin embargo este patrón de variación no fue igual en las diferentes profundidades y localidades (Fig. 7.17). La especie presentó marcadas diferencias entre profundidades a lo largo del estudio. A 7-8 m se observaron periodos favorables entre mayo y julio, mientras que a 15-16 m la cobertura de la especie no presentó una estacionalidad clara (Fig. 7.18).

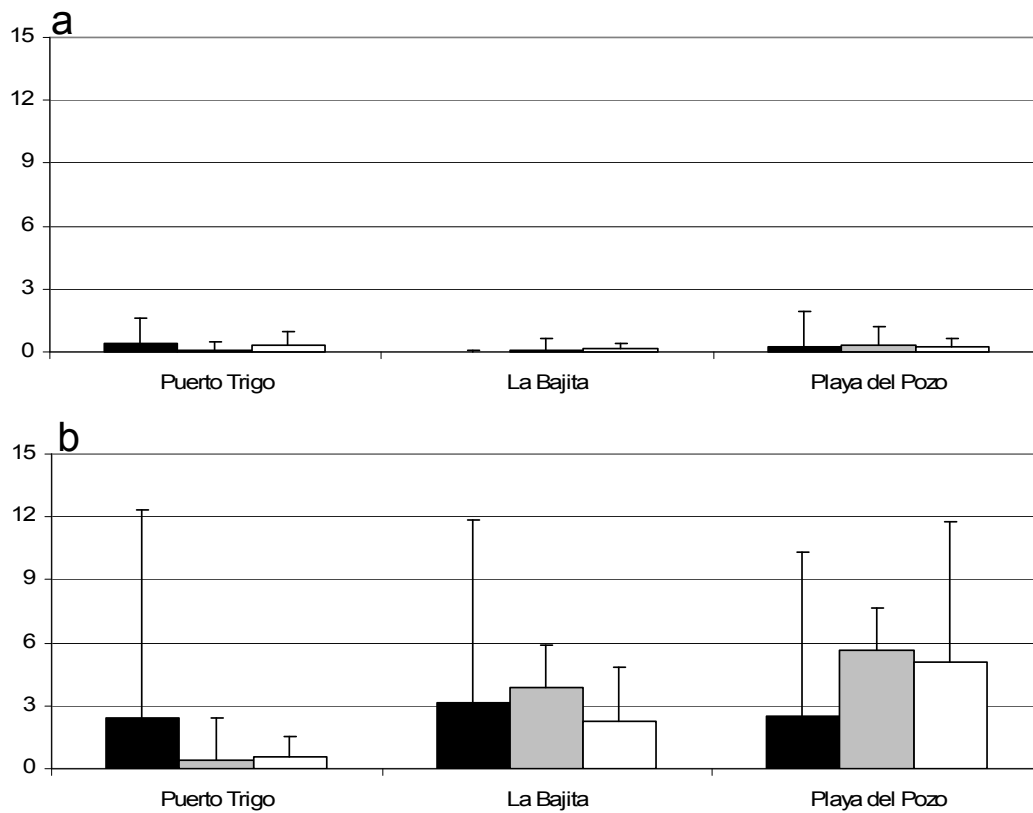
Finalmente, la cobertura de *Sargassum* sp. reflejó también interacción entre los factores TAMAÑO X PROFUNDIDAD X LOCALIDAD y entre PROFUNDIDAD X LOCALIDAD X MES (Tabla 7.6). La cobertura varió conjuntamente con el tamaño de piedra, la profundidad y la localidad, pero también con la profundidad, la localidad y el tiempo. La cobertura fue similar en todos los tamaños de piedra (pequeñas  $1,45 \pm 6,39\%$ ; medianas  $1,75 \pm 6,04\%$ ; grandes  $1,44 \pm 3,45\%$ ). Entre profundidades se registraron las mayores diferencias ( $0,22 \pm 0,84\%$  a 7-8 m;  $2,87 \pm 7,43\%$  a 15-16 m). Entre localidades, Puerto Trigo mostró una cobertura de  $0,71 \pm 4,16\%$ , La Bajita de  $1,58 \pm 4,71\%$  y Playa del Pozo de  $2,34 \pm 6,96\%$ . Entre tamaños de piedra existieron diferentes patrones de abundancia según las localidades (en Puerto Trigo la mayor cobertura se alcanzó en piedras pequeñas, mientras que en las otras dos localidades en piedras medianas) (Fig. 7.19). La variación temporal en la cobertura de *Sargassum* sp. presentó ligeros picos entre marzo y julio, principalmente a 15-16 m (Fig. 7.20).



**Figura 7.17.** Variación en los valores medios de cobertura de *Halopteris scoparia* ( $\pm$ SD) en las tres localidades estudiadas a 7-8 m (a) y 15-16 m (b) de profundidad, en piedras pequeñas (negro), medianas (gris) y grandes (blanco).

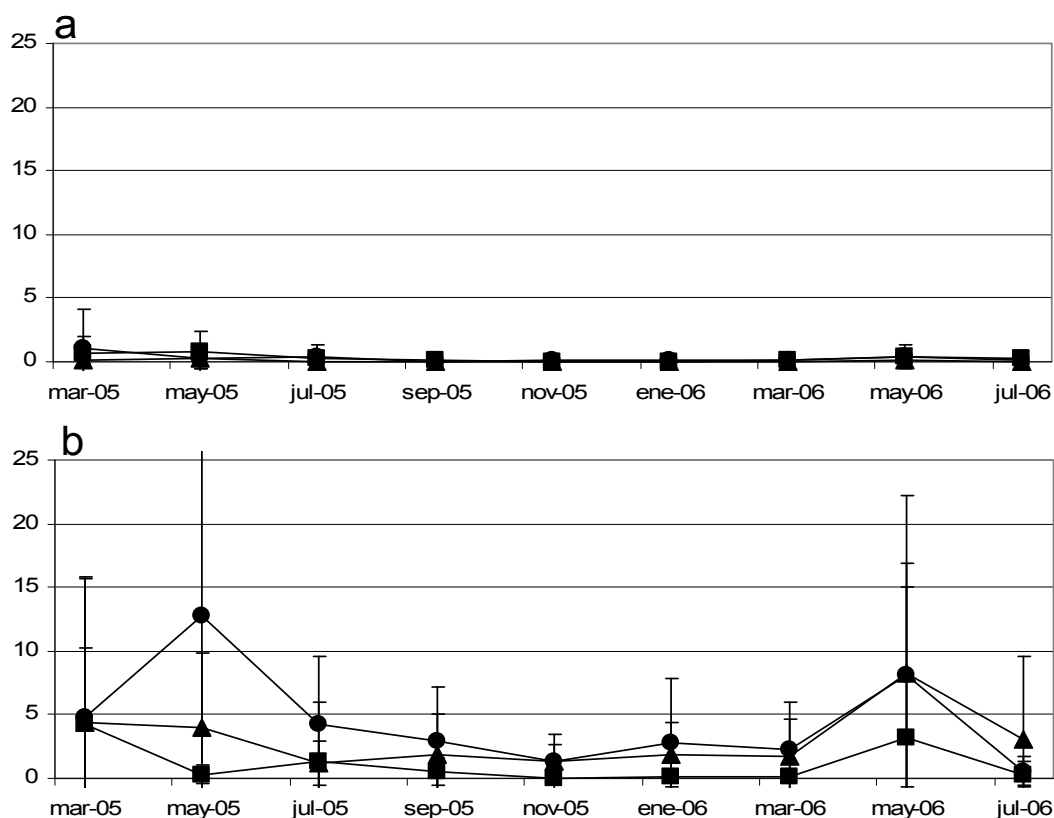


**Figura 7.18.** Variación de los valores medios de cobertura de *Halopteris scoparia* ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio a 7-8 m (a) y 15-16 m (b) de profundidad, en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●).



**Figura 7.19.** Variación en los valores medios de cobertura de *Sargassum* sp. ( $\pm$ SD) en las tres localidades estudiadas a 7-8 m (a) y 15-16 m (b) de profundidad, en piedras pequeñas (negro), medianas (gris) y grandes (blanco).

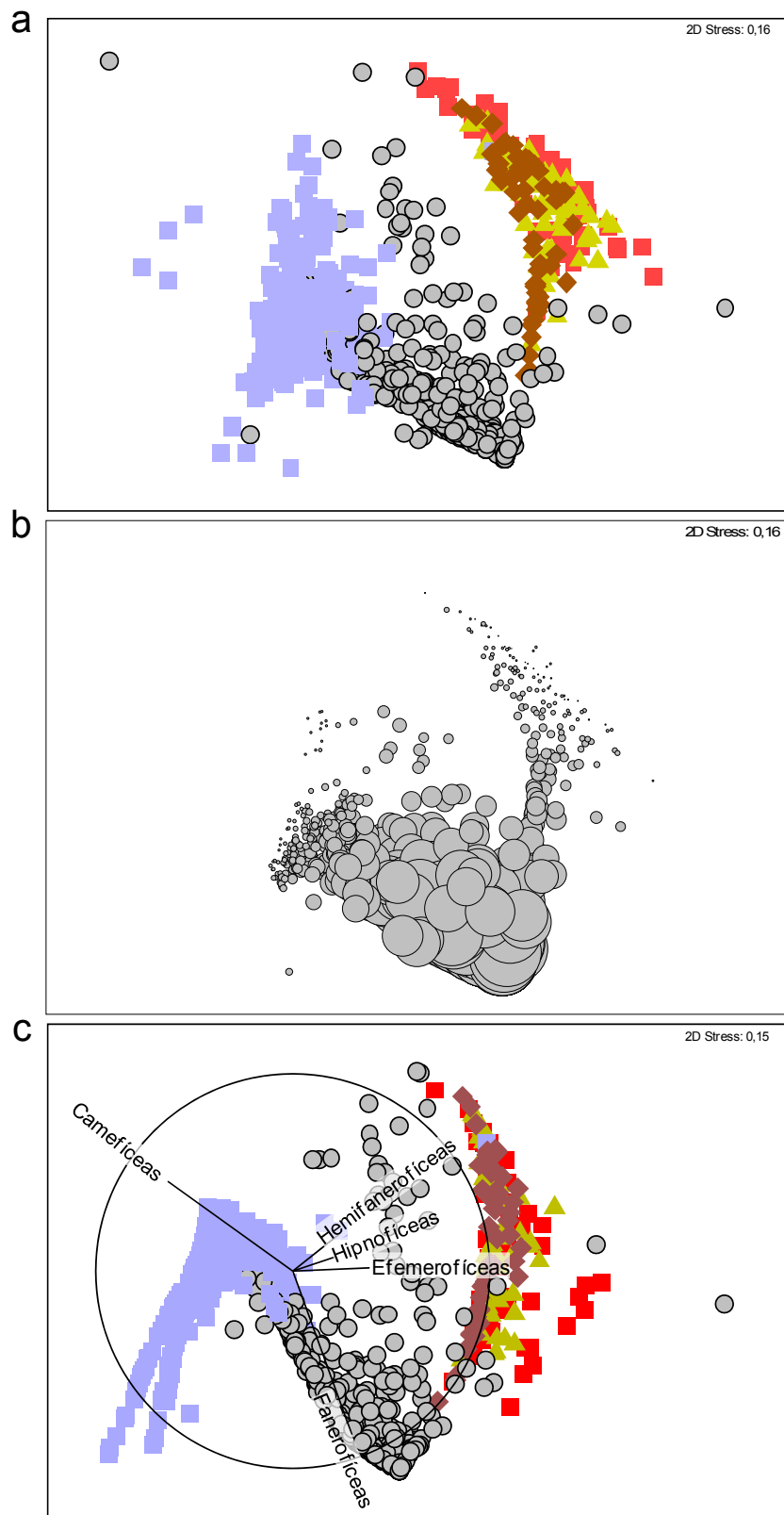




**Figura 7.20.** Variación de los valores medios de cobertura de *Sargassum* sp. ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio a 7-8 m (a) y 15-16 m (b) de profundidad, en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●).

### Comparación entre las comunidades de macroalgas de fondos estables y las comunidades de piedras y cascajos.

El análisis de ordenación de las muestras pertenecientes a las comunidades de macroalgas costrosas y macroalgas erectas de fondos estables junto con las muestras de los sustratos inestables (tres tamaños de piedras), y considerando la matriz de abundancia de las principales especies (cobertura >1%), evidenció un claro gradiente (Fig. 7.21a). En los extremos de este gradiente se situaron, por un lado, las muestras de comunidades de macroalgas costrosas y, por el otro, las muestras de las piedras, mientras que hacia el centro se situaron las muestras de macroalgas erectas de fondos estables. La cobertura de *Lobophora variegata*, especie dominante en los fondos rocosos de las islas, fue reducida hacia ambos extremos (Fig. 7.21.b). La agrupación de las especies por formas de vida (Fig. 7.21c) mostró relación entre la abundancia de hemifanerofíceas, hipnofíceas y efemerofíceas con las muestras de los sustratos inestables, la abundancia de las fanerofíceas con las muestras de fondos de macroalgas erectas, y la abundancia de camefíceas con las muestras de fondos de macroalgas costrosas. La Tabla 7.7 muestra los valores medios de cobertura de las especies y formas de vida consideradas en este análisis.



**Figura 7.21.** Resultados de los análisis de ordenación (nMDS). **a**, análisis con datos de las especies más abundantes (>1%). **b**, análisis mostrando la cobertura de *Lobophora variegata*. **c**, análisis con datos de cobertura de las diferentes formas de vida. Comunidades de macroalgas costrosas perennes y anuales (■), de macroalgas perennes erectas (●), y de macroalgas erectas en piedras grandes (◆), en piedras medianas (▲), y en piedras pequeñas (■).

|                                    | Fondos estables  |  | Fondos inestables   |                                   |                 |
|------------------------------------|--|--|---|-----------------------------------|-----------------|
|                                    | plataformas y rocas                                    |  | pedras grandes  | pedras medianas                   | pedras pequeñas |
|                                    | ↑herbívoros  | ↓herbívoros                                | ↓herbívoros   | ↓herbívoros                       | ↓herbívoros     |
| Riqueza total <sup>1</sup>         | 111  | no estimada                                | 133   | 138                               | 132             |
| Diversidad <sup>2</sup>            | 0,37±0,26  | 0,42±0,33                                  | 1,52±0,27   | 1,58±0,28                         | 1,45±0,39       |
| Camefíceas                         | 48,42±25,54  | 10,53±14,41                                | no estimada   | no estimada                       | no estimada     |
| Fanerofíceas                       | 1,56±4,07  | 65,73±33,52                                | 5,91±8,26   | 4,78±4,63                         | 5,51±6,72       |
| Hemifanerofíceas                   | 0,0005±0,01  | 5,99±16,92                                 | 1,45±2,82   | 1,73±3,34                         | 1,44±2,57       |
| Efemerofíceas                      | 0,67±2,42  | 2,52±6,31                                  | 4,85±4,11   | 10,27±11,04                       | 17,74±29,46     |
| Hipnofíceas                        | ...  | ...  | 0,02±0,12   | 1,39±4,79                         | 17,27±36,40     |
| <b>Especies</b>                    |  |  |   |                                   |                 |
| <i>Hydrolithon onkodes</i>         | 1,95±8,30  | < 0,1%                                     | ...   | ...                               | ...             |
| <i>Pseudolithoderma adriaticum</i> | 2,65±5,05  | < 1%                                       | ...   | ...                               | ...             |
| Coralinales costrosas              | 43,92±25,63  | 10,33±14,23                                | no estimada   | no estimada                       | no estimada     |
| <i>Lobophora variegata</i>         | 1,57±4,08  | 65,73±33,52                                | 3,93±9,36   | 1,57±5,61                         | < 1%            |
| <i>Cystoseira abies-marina</i>     | < 0,1%   | 3,44±14,22                                 | < 0,1%  | < 0,1%                            | < 0,1%          |
| <i>Cystoseira</i> sp.              | ...  | 1,53±7,68                                  | ...   | ...                               | ...             |
| <i>Sargassum</i> sp.               | < 0,1 %  | 2,54±10,04                                 | 1,56±3,58   | 1,62±5,66                         | 1,56±6,99       |
| <i>Canistrocarpus cervicornis</i>  | <1 %   | 1,08±2,96                                  | <1 %  | <1 %                              | <1 %            |
| <i>Jania adhaerens</i>             | < 1%   | < 1 %                                      | 2,48±3,00   | 3,29±4,16                         | 2,95±5,41       |
| <i>Padina pavonica</i>             | < 0,01%  | < 0,1%                                     | < 1%  | 3,54±14,27                        | 11,90±48,19     |
| <i>Halopteris scoparia</i>         | < 0,01 %   | < 1 %                                      | < 1%  | 1,87±5,04                         | 2,99±10,56      |
| <i>Lophocladia trichoclados</i>    | ...  | < 1 %                                      | < 1%  | 1,70±5,87                         | 1,04±3,95       |
| <i>Laurencia</i> sp.               | ...  | ...  | < 1%  | 1,21±3,11                         | 1,40±3,96       |
| <i>Liagora ceranoides</i>          | ...  | ...  | < 0,1%  | < 1%                              | 9,26±34,74      |
| <i>Acrosymphyton purpuriferum</i>  | ...  | ...  | < 0,001%  | < 0,1%                            | 2,92±32,92      |
| <i>Scinaia complanata</i>          | ...  | ...  | <0,01%  | < 0,1%                            | 2,16±19,83      |
| <i>Cottoniella filamentosa</i>     | < 0,001%   | < 1%                                       | < 1%  | < 1%                              | 1,81±6,36       |
| <i>Ganonema lubricum</i>           | ...  | ...  | ...   | < 1%                              | 1,69±22,91      |
| <i>Hypnea spinella</i>             | ...  | < 0,0001                                   | < 1%  | < 1%                              | 1,14±5,39       |
| <i>Ganonema farinosum</i>          | ...  | ...  | ...   | ...                               | 1,21±23,58      |
| <i>Spyridia hypnoides</i>          | ...  | ...  | < 1%  | < 1%                              | 1,02±3,78       |
| <b>Vegetación dominante</b>        | Comunidades de macroalgas costrosas perennes y anuales | Comunidades de macroalgas erectas perennes | Comunidades mixtas de macroalgas erectas perennes y anuales | Comunidades de macroalgas anuales |                 |

**Tabla 7.7.** Riqueza, diversidad media y cobertura media de las formas de vida y principales especies en los fondos rocosos estables (fondos de macroalgas costrosas y fondos de macroalgas erectas) e inestables (pedras grandes, medianas y pequeñas).

## DISCUSIÓN.

Los sustratos inestables sublitorales, pequeñas piedras y cascajos, constituyen ambientes de elevada biodiversidad. La diferente interacción entre la propia estabilidad del sustrato (movilidad), sedimentación y las condiciones ambientales crea una gran complejidad y heterogeneidad favoreciendo la aparición de un gran número de hábitats, que se traducen a su vez en una elevada riqueza (Dayton, 1971; Sears & Wilce, 1975; Lubchenco & Menge, 1978; Sebens, 1985; Davis & Wilce, 1987a; ver Capítulo II). Las 163 especies reconocidas en este estudio, excluidas las microalgas (cianófitas) y pequeños epífitos, ponen de manifiesto la elevada biodiversidad que alberga este tipo de fondos en Canarias, que tienen reducida extensión y generalmente están relegados a lugares de transición entre fondos rocosos estables y bancos de arenas. Sansón et al. (2001) reconocieron 311 especies distribuidas en los ambientes sublitorales de las islas Canarias, entre 10-30 m de profundidad. Nuestros resultados muestran que en sólo tres localidades y en un corto rango batimétrico fue posible reconocer el 52,42% de esta riqueza. En este sentido y considerando a su vez el estado de conservación de los fondos rocosos estables de Canarias (ver Capítulos II y III), se puede afirmar que los fondos de sustratos inestables de las islas constituyen puntos calientes de biodiversidad. Investigaciones recientes ya destacaban la riqueza de macroalgas en este tipo de sustratos. El estudio de las fases efímeras de rodófitos y feófitos con ciclos de vida heteromórficos en los que el gametófito gelatinoso es la fase evidente, ha permitido el descubrimiento de nuevas especies (O'Dwyer & Afonso-Carrillo, 2001; Afonso-Carrillo et al., 2002, 2006; Sansón et al., 2002, 2006; Afonso-Carrillo & Tabares, 2004; Sansón, 2009).

A diferencia de las comunidades vegetales de ambientes rocosos estables que suelen estar dominadas por pocas especies (De Ruyter van Steveninck & Breeman, 1987; Gorostiaga et al., 1998; Costa et al., 2002; ver Capítulos II y III), en los sustratos inestables un mayor número de especies participan en las comunidades (Dayton, 1971; Sears & Wilce, 1975; Lubchenco & Menge, 1978; Sebens, 1985; ver Capítulo II). Los resultados obtenidos en el presente Capítulo, así como en capítulos precedentes (ver Capítulo II), confirman este patrón general en los fondos someros de Canarias. Así, en el Capítulo II demostramos que las comunidades de fondos estables en las islas están dominadas por seis taxones cuya cobertura constituye el 87,63% de la cobertura total. Por el contrario, en fondos inestables, la contribución de las seis especies más abundantes sólo alcanza el 61,00%. Si tenemos en cuenta sólo la cobertura de los dos taxones más abundantes, las diferencias son aún más acusadas. En los sustratos estables, *Lobophora variegata* y coralinales costrosas representan el 78,58% de la cobertura total (ver Capítulo II), mientras que en los inestables *Padina pavonica* y *Liagora ceranoides* constituyen sólo el 31,12%.

Como en otros ambientes sometidos a un elevado estrés ambiental, la vegetación en sustratos inestables está dominada por especies con morfotipo cespitoso, aparentemente mejor adaptadas a crecer en sustratos inestables. Son especies por lo general de reducido tamaño y baja complejidad morfológica (Sammarco, 1982; Hay, 1981; Littler & Littler, 1984; Davis & Wilce, 1987b; Hackney et al., 1989; Airoldi, 2000; Cheroske et al., 2000; Díez et al., 2003). El 82,82% de las especies identificadas en este estudio (136 de 163), constituyen agrupamientos

cespitosos. Se trata de especies con hábito filamentosos (79 especies) y pequeños macrófitos corticados (57 especies). En comparación con los ambientes estables, los morfotipos frondoso o folioso están escasamente representados (ver Capítulo II).

En estos ambientes, el tamaño del sustrato parece determinar su vegetación. Piedras de gran tamaño son sustratos con mayor estabilidad ya que su peso evita que sean removidas o, por lo menos, con menor frecuencia que las piedras pequeñas. Del mismo modo, los procesos de sedimentación afectan en menor medida a los sustratos de mayor tamaño. Por ello, el tamaño afecta la supervivencia regulando la presencia de especies anuales y perennes (Riedl, 1964; Osman, 1977; Murray & Littler, 1978; Lieberman et al., 1979; Sousa, 1979; Davis & Wilce, 1987a). Nuestros resultados muestran que la mayor parte de las especies que crecen en estos sustratos inestables son especies anuales de rápido crecimiento. Algunas de ellas son de las que más contribuyen a la cobertura de las comunidades (*Padina pavonica* y *Liagora ceranoides*) a las que se añaden otras, como *Lophocladia trichoclados* y *Acrosymphyton purpuriferum* (Foto 7.5). La movilidad del sustrato y los procesos de sedimentación incrementan la mortalidad de los talos reduciendo las especies perennes, y originando sustrato libre que favorece los procesos de reclutamiento de nuevas especies manteniendo a las comunidades en las primeras etapas del proceso de sucesión (Dayton, 1971; Sears & Wilce, 1975; Lubchenco & Menge, 1978; Murray & Littler, 1978; Lieberman et al., 1979, 1984; Sousa, 1979; Sebens, 1985; Davis & Wilce, 1987a,b; ver Capítulo II). Las especies perennes colonizan estos sustratos pero con frecuencia crecen lentamente y no logran alcanzar la madurez reproductora en los cortos periodos de estabilidad, en desventaja con las especies anuales que crecen y se reproducen rápidamente (Littler & Littler, 1980).

Aún así varias especies perennes fueron reconocidas en este estudio, presentando valores de cobertura elevados. *Lobophora variegata* es una de estas especies, relativamente abundante en estos ambientes aunque con importantes variaciones según el tamaño de piedra, como veremos más adelante. *Halopteris scoparia* y *Sargassum* sp. fueron también especies perennes frecuentes, y más homogéneamente distribuidas por los fondos de piedras y cascajos.

En los fondos analizados, la vegetación cambia significativamente en función del tamaño de piedra. En las piedras de mayor tamaño son más abundantes las especies perennes (ej. *Lobophora variegata*, *Sargassum* sp., *Laurencia* sp.) y muchas de las especies anuales están escasamente representadas o ausentes. Sin embargo en las piedras pequeñas, las especies que caracterizan las comunidades son anuales (*Padina pavonica*, *Liagora ceranoides*, *Acrosymphyton purpuriferum*, *Scinaia complanata*, *Ganonema* spp.), mientras que *Lobophora variegata*, la especie dominante en las piedras de mayor tamaño, presenta una cobertura muy reducida. Las piedras medianas presentan una vegetación con características intermedias, evidenciando la existencia de un gradiente. Por ello, los fondos de piedras y cascajos constituyen complejos mosaicos de vegetación, con comunidades muy variables y heterogéneas.



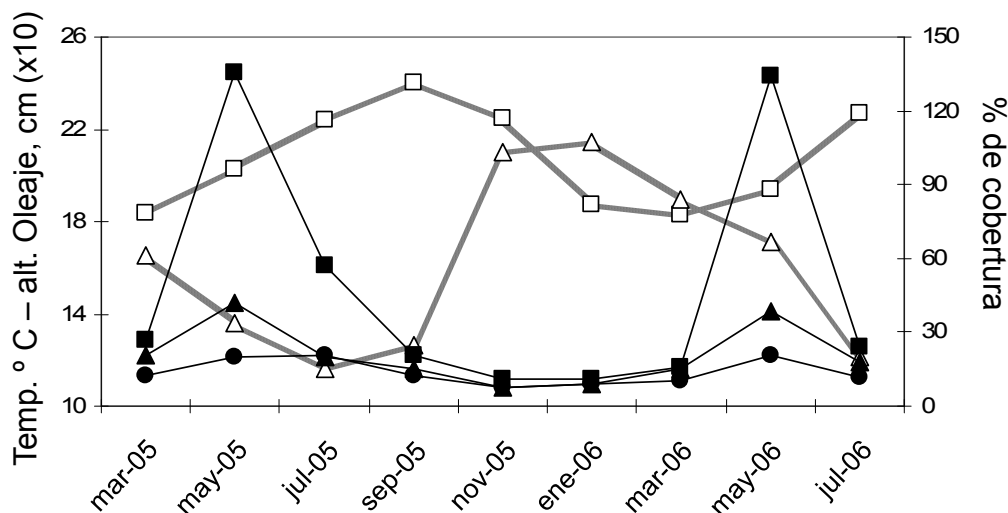
**Foto 7.5.** Diferentes aspectos de fondos de piedras y cascajos dominados por especies anuales: *Padina pavonica* (arriba), *Liagora ceranoides* y *Ganonema* spp. (centro) y *Acrosymphyton purpuriferum* (abajo).

La variación en la estructura y composición de las comunidades de sustratos inestables se extiende más allá del tamaño de las piedras y cascajos, ya que los otros factores estudiados (profundidad, localidad y mes) contribuyen también. Además los análisis multivariantes mostraron la existencia de interacción entre los mismos. El mosaico de comunidades varía, por tanto, con el tamaño de piedra, con las diferentes escalas espaciales, con el tiempo, y dentro de un mismo tamaño de piedra, profundidad, localidad o mes existen diferencias entre las comunidades. La elevada variabilidad espacio-temporal descrita para las comunidades de macroalgas sublitorales (ej. Costa et al., 2002; Díez et al., 2003; Goldberg & Kendrick, 2004; Eriksson & Bergström, 2005), quizás esté más acentuada en Canarias, debido a la gran variabilidad geomorfológica y oceanográfica que existen en su litoral (ver Capítulo II). Pese a esta complejidad, los análisis de ordenación (PCOs) muestran la existencia de un patrón temporal en la variación de las comunidades. Por un lado, la abundancia de las principales especies se relaciona con los meses de marzo, mayo y julio ("periodo favorable"), mientras que la menor cobertura corresponde con septiembre, noviembre y enero ("periodo desfavorable"). Dentro de estos periodos, las comunidades divergen más entre los meses favorables que entre los desfavorables; y se deduce la existencia de un ciclo temporal.

La variación de las comunidades en el tiempo es diferente y más acusada en unos tamaños de piedra que en otros. El porcentaje de cobertura total a lo largo del estudio en las piedras pequeñas duplica al de las piedras medianas y triplica al de las piedras grandes. Las diferencias están ligadas a las especies anuales que dominan en los sustratos más dinámicos. En los periodos desfavorables la cobertura es similar en los tres tamaños de piedra, pero en los periodos favorables, especialmente en mayo, el porcentaje de cobertura se eleva en las piedras pequeñas. Aunque se detecta interacción con el factor localidad, el patrón que muestra la cobertura total fue similar en las tres localidades de estudio. La profundidad y la localidad también interaccionan con la temporalidad, y se detecta mayor cobertura con la profundidad, pero escasa divergencia con las localidades. Los análisis multivariantes reflejan que las comunidades perennes establecidas en las piedras de mayor tamaño son más estables en el tiempo, con cambios estacionales menos marcados.

Los cambios temporales detectados en la abundancia de las macroalgas estudiadas pueden relacionarse con variaciones en las condiciones físico-químicas del agua y con la dinámica marina (Fig. 7.22). Los periodos de mayor abundancia coinciden con los periodos de temperatura más baja en los que se produce una rotura de la termoclina estacional y un ascenso de nutrientes hacia aguas someras (García-Braun & Molina, 1988; Aristegui et al., 1997; Barton et al., 1998). También coinciden con periodos (primavera y verano) en los que la intensidad del oleaje, que muestra un claro comportamiento estacional, es menor (García-Braun & Molina, 1988; Pérez et al., 2003; Yanes et al., 2006). El fuerte oleaje que bate las costas durante los meses de otoño e invierno, remueve piedras y sedimentos, limitando la supervivencia de las algas. De este modo, los cambios en la estructura y abundancia de las comunidades de macroalgas son el reflejo de variaciones en las condiciones del medio. Condiciones favorables de temperatura o concentración de nutrientes (Kain, 1989; Lüning & Dieck, 1989; Lüning, 1993), y descensos de la intensidad del oleaje y la sedimentación (Dayton, 1971; Daly & Mathieson, 1977; Littler et al., 1983; Steward, 1983; Davis &

Wilce, 1987a) son responsables de rápidos cambios en el crecimiento de las algas, resultando determinantes en la estructura y composición de las comunidades.



**Figura 7.22.** Variación de los valores medios del porcentaje de cobertura total en piedras pequeñas (■), piedras medianas (▲) y piedras grandes (●); así como de la temperatura (□) y altura del oleaje (Δ) a lo largo del periodo de estudio.

Este comportamiento estacional, con periodos de máximo crecimiento ligados a los meses de primavera o comienzos del verano es típico de las regiones templadas (ej. Airoldi et al., 1995; Lirman & Biber, 2000; Piazzini et al., 2004; Martí et al., 2005; Irving & Connell, 2006; Lauzon-Guay & Scheibling, 2007), y en Canarias se ha comprobado en la fenología de diferentes poblaciones de macrofitos (Díaz-Villa et al., 2005; Montañés et al., 2006; Tronholm et al., 2008; ver Capítulo V).

Diversidad y riqueza también reflejan la existencia de interacción entre factores espaciales y temporales. Sólo diversidad muestra patrones de variación temporal, especialmente para la profundidad más somera. En esa profundidad, los mínimos de diversidad se registran en mayo y julio, cuando la mayor aportación a la cobertura total es realizada por una o por un limitado grupo de macroalgas estacionales. La riqueza en las piedras pequeñas es notablemente superior a la de las piedras medianas y grandes. De manera que la mayor inestabilidad ambiental a la que está sometido el sustrato juega un importante papel incrementando la riqueza (Dayton, 1971; Sears & Wilce, 1975; Lubchenco & Menge, 1978; Sebens, 1985; ver Capítulo II).

Las especies más abundantes parecen presentar estrategias vitales diferentes. Entre las especies anuales, *Padina pavonica* y *Jania adhaerens*, son efemerófitas con alternancia isomórfica de generaciones, que desarrollan varias generaciones a lo largo del año, mientras que *Liagora ceranoides*, es una hipnofítica con alternancia heteromórfica de generaciones, cuyos gametófitos macroscópicos son estrictamente estacionales (Feldmann, 1937; Garbary, 1976). *Padina pavonica* muestra el mayor desarrollo de las poblaciones en los meses de mayo y julio, con especímenes de 10-20 cm de alto, mientras que en los periodos desfavorables los talos miden 2-3 cm. *Padina* es mucho más abundante en las piedras pequeñas y las diferencias que se detectan en los análisis para las profundidades no parecen concluyentes. *Jania adhaerens*, sin embargo, es más abundante en la mayor profundidad, pero no muestra diferencias entre los tamaños de piedra ni a nivel temporal. En *Liagora ceranoides*,



como en otras rodófitas gelatinosas estacionales (*Acrosymphyton purpuriferum*, *Ganonema farinosum*, *Ganonema lubricum*, *Scinaia complanata*) los gametófitos sólo están presentes durante primavera y verano, con picos de abundancia sobre el mes de mayo. El resto del año, la fase esporofítica (filamentosa y microscópica, no reconocida durante este estudio) probablemente sobrevive en las piedras bajo una forma mejor adaptada al mayor estrés ambiental de los periodos desfavorables, como ha sido comprobado en otras algas de este tipo (Lieberman et al., 1979; Davis & Wilce, 1987a; Santelices, 1990; Vadas et al., 1992). *Liagora ceranoides* es más abundante en la menor profundidad y sobre las piedras pequeñas, siendo rara en las medianas y ausente en las grandes.

Entre las formas perennes, *Lobophora variegata* y *Halopteris scoparia*, son perennes estrictas, mientras que *Sargassum* sp. es una pseudoperenne en la que solamente el disco de fijación, el estipe y pocas ramas basales perduran durante una parte del año (Feldmann, 1937; Garbary, 1976). *Lobophora variegata* es la especie dominante en los sustratos más estables, con mayor abundancia en las piedras medianas y grandes, y con la profundidad. Los cambios estacionales son poco marcados. *Halopteris scoparia* parece presentar una cierta tolerancia a la dinámica marina, y ocupa por igual los diferentes tamaños de piedra, aunque es más abundante a mayor profundidad. *Sargassum* sp. crece preferentemente en la profundidad mayor, y en aguas someras está reducida a pequeños talos. La marcada variación estacional observada en este género (Díaz-Villa et al., 2005) sólo es patente en la mayor profundidad durante mayo. Los incrementos en la cobertura se deben al tamaño de los talos y no al incremento del tamaño de las poblaciones.

La estructura y composición de las comunidades establecidas sobre sustratos inestables sublitorales parece depender, además de los factores ambientales aquí analizados, de la disponibilidad temporal de diásporas de algas (esporas, cigotos o propágulos) capaces de colonizar los sustratos desnudos que temporalmente están disponibles en las piedras como resultado de fenómenos de abrasión. Por ello, el estudio de sustratos totalmente desprovistos de vegetación resulta de interés para conocer el reclutamiento que tiene lugar a lo largo del año. Este aspecto puede ser abordado experimentalmente (Capítulo VIII) estudiando sustratos desnudos introducidos periódicamente en estos fondos inestables.

La vegetación del sublitoral rocoso somero de las Islas Canarias ocupa sustratos estables (plataformas y rocas) y sustratos inestables, móviles o influenciados por sedimentos (piedras, cascajos, transición roca-arena). En los sustratos estables, los macroherbívoros (*Diadema*) controlan la estructura de la vegetación, mientras que en los inestables son las variables ambientales (sedimentación, exposición al oleaje) las que determinan su estructura. Cuando las densidades de herbívoros son medias o altas dominan comunidades de macroalgas costrosas, principalmente coralinales, y aunque la riqueza es alta debido a muchas especies filamentosas o primeros estadios, la diversidad es baja puesto que la mayor parte de la cobertura se debe a pocas especies costrosas. La presión de los herbívoros crea un gradiente dentro de estas comunidades, desde comunidades con presión elevada dominadas por costrosas anuales (como *Hydrolithon samoëense* o *Hydrolithon farinosum*) hasta comunidades dominadas por costrosas perennes (*Hydrolithon onkodes* o *Neogoniolithon hirtum*) bajo moderada presión. Cuando las

densidades de herbívoros son bajas dominan comunidades de macroalgas erectas perennes, principalmente *Lobophora variegata*, y aunque la riqueza no está aún bien cuantificada, la diversidad es baja puesto que la mayor parte de la cobertura se debe a esta especie. El oleaje facilita la intervención de otras especies erectas perennes (*Cystoseira abies-marina*, *Cystoseira* sp., *Sargassum* spp.) incrementando la heterogeneidad de las comunidades. En los sustratos inestables dominan comunidades vegetales de elevada riqueza y diversidad, puesto que el estrés ambiental limita la presencia de especies perennes monopolizadoras favoreciendo el desarrollo de comunidades heterogéneas. Cuando las condiciones de estrés son moderadas dominan comunidades mixtas de macroalgas erectas perennes (*Lobophora variegata*, *Sargassum* spp., *Halopteris scoparia*) y anuales (*Canistrocarpus cervicornis*, *Jania adhaerens*, *Padina pavonica*, *Dictyota* spp., *Lophocladia trichoclados*). Cuando las condiciones de estrés son altas las comunidades son dominadas por especies anuales (*Padina pavonica*, *Liagora* spp., *Acrosymphyton purpuriferum*).

## BIBLIOGRAFÍA.

- Afonso-Carrillo, J. & M. Sansón. 1999. Algas, hongos y fanerógamas marinas de las Islas Canarias. Clave analítica. Materiales didácticos universitarios. Serie Biología 2. Secretariado de Publicaciones Universidad de La Laguna. La Laguna. 254 pp.
- Afonso-Carrillo, J., M. Sansón & J. Reyes. 2002. A new species of *Dudresnaya* (Dumontiaceae, Rhodophyta) from the Canary Islands. *Cryptogamie, Algol.*, 23: 25-37.
- Afonso-Carrillo, J., M. Sansón & C. Sangil. 2006. First report of *Reticulocaulis mucosissimus* (Naccariaceae, Rhodophyta) for the Atlantic Ocean. *Cryptogamie, Algol.*, 27: 255-264.
- Afonso-Carrillo, J. & M. Sansón. 2009. Aún lejos de un completo conocimiento de la biota canaria: el ejemplo de la flora de algas rojas gelatinosas efímeras del sublitoral. In: Beltrán Tejera, E., J. Afonso-Carrillo, A. García Gallo & O. Rodríguez Delgado (eds.). Homenaje al Profesor Dr. Wolfredo Wildpret de la Torre. Instituto de Estudios Canarios. La Laguna. Monografía LXXVIII. pp. 433-452.
- Afonso-Carrillo, J. & N. Tabares. 2004. *Dudresnaya abbottiae* sp. nov. (Dumontiaceae) a new gelatinous ephemeral spring-annual red alga from the Canary Islands. *Cryptogamie, Algol.*, 25: 275-290.
- Airoldi, L. 2000. Responses of algal with different life histories to temporal and spatial variability of disturbance in subtidal reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 195: 81-92.
- Airoldi, L. 2003. The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 41: 161-236.
- Airoldi, L., M. Fabiano & F. Cinelli. 1996. Sediment deposition and movement over a turf assemblage in shallow rocky coastal area of the Ligurian Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 133: 241-251.
- Airoldi, L., F. Rindi & F. Cinelli. 1995. Structure, seasonal dynamics and reproductive phenology of a filamentous turf assemblage on a sediment influenced, rocky subtidal shore. *Botanica Marina*, 38: 227-237.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral. Ecol.*, 26: 32-46.
- Anderson, M.J. 2004. PERMANOVA\_2 factor: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance (for any two-factor ANOVA design) using permutation test. Department of Statistics, University of Auckland. New Zealand. 35 pp.
- Anderson, M.J. & R.B. Millar. 2004. Spatial variation and effects of habitat on temperate reef assemblages in north eastern New Zealand. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 305: 191-221.
- Anderson, M.J. & C.J.F. ter Braak. 2003. Permutation test for multi-factorial analysis of variance. *J. Stat. Comput. Sim.*, 73: 85-113.
- Arístegui, J., P. Tett, A. Hernández-Guerra, G. Basterretxea, M.F. Montero, K. Wild, P. Sangra, S. Hernández-León, M. Canton, J.A. García Braun, M. Pacheco & E.D. Barton. 1997.

- The influence of island generated eddies on chlorophyll distribution: a study of mesoscale variation around Gran Canaria. *Deep-Sea Research I*, 44: 71–96.
- Barton, E.D., J. Arístegui, P. Tett, M. Canton, J. García-Braun, S. Hernández-León, L. Nykjaer, C. Almeida, J. Almunia, S. Ballesteros, G. Basterretxea, J. Escáñez, L. García-Weill, A. Hernández-Guerra, F. López-Laatzén, R. Molina, M.F. Montero, E. Navarro-Pérez, J.M. Rodríguez, K. van Lenning, H. Veleza & K. Wilda. 1998. The transition zone of the Canary Current upwelling region. *Prog. Ocenogr.*, 41: 455-504.
- Boudouresque, C.F. 1971. Méthodes d'étude qualitative et quantitative du benthos (en particulier du phytobenthos). *Tethys*, 3: 79-104.
- Chapman, A.R.O. & J.S. Craigie. 1977. Seasonal growth in *Laminaria longicuris*: relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. *Mar. Biol.*, 40: 107-205.
- Cheroske, A.C., S.L. Williams & R. Carpenter. 2000. Effects of physical and biological disturbances on algal turfs in Kaneohe Bay, Hawaii. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 248: 1-34.
- Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth. 190 pp.
- Costa, O.S., M.J. Attrill, A.G. Pedrini & J.C. De-Paula. 2002. Spatial and seasonal distribution of seaweeds on coral reefs from Southern Bahia, Brazil. *Botanica Marina*, 45: 346-355.
- Daly, M.A. & A.C. Mathieson. 1977. The effect of sand movement on intertidal seaweeds and selected invertebrates at Bound Rock, New Hampshire, USA. *Mar. Biol.*, 43: 45-55.
- Davis, A.N. & R.T. Wilce. 1987a. Algal diversity in relation to physical disturbance: a mosaic of successional stages in a subtidal cobble habitat (Plum Cove, Cap Ann, Massachusetts, USA). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 37: 229-237
- Davis, A.N. & R.T. Wilce. 1987b. Floristic, phenology and ecology of sublittoral marine algae in an unstable cobble habitat (Plum Cove, Cap Ann, Massachusetts, USA). *Phycologia*, 26: 23-34.
- Dayton, P.K. 1971. Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.*, 54: 351-389.
- De Ruyter van Steveninck, E.D. & A.M. Breeman. 1987. Deep water populations of *Lobophora variegata* (Phaeophyceae) on the coral reef of Curaçao: influence of grazing and dispersal on distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 38: 241-250.
- Díaz-Villa, T., M. Sansón & J. Afonso-Carrillo. 2005. Seasonal variations in growth and reproduction of *Sargassum orotavicum* (Fucales, Phaeophyceae) from the Canary Islands. *Botanica Marina*, 48: 18-29.
- Díez, I., A. Santolaria & J.M. Gorostiaga. 2003. The relationship of environmental factors to the structure and distribution of subtidal seaweed vegetation of the western Basque coast (N Spain). *Est. Coast. Shelf Sc.*, 56: 1041-1054.
- Eriksson, B.K. & L. Bergström. 2005. Local distribution patterns of macroalgae in relation to environmental variables in northern Baltic Proper. *Est. Coast. Shelf Sc.*, 62: 109-117.
- Feldmann, J. 1937. Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères. *Rev. Algol.*, 10: 1-339.
- Foster, M.S. 1975. Algal succession in a *Macrocystis pyrifera* forest. *Mar. Biol.*, 32: 313-329.
- Garbary, D. 1976. Life-forms of algae and their distribution. *Botanica Marina*, 19: 97-106.
- García-Braun, J. & R. Molina. 1988. El mar, el Atlántico en el área de Canarias. In: vv.aa., *Geografía de Canarias* (2ª Ed). Vol I. Ed. Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife. pp. 18-28.
- Goldberg, N.A. & G.A. Kendrick. 2004. Effects of island groups, depth and wave exposure to ocean waves on macroalgal assemblages in the Recherche Archipelago, Western Australia. *J. Phycol.*, 40: 631-641.
- Gorostiaga, J.M., A. Santolaria, A. Secilla & I. Díez. 1998. Sublittoral benthic vegetation of Eastern Basque Coast (N. Spain): structure and environmental factors. *Botanica Marina*, 41: 455-465.
- Gower, J.C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53: 325-38.
- Hackney, J.M., R.C. Carpenter & W.H. Adey. 1989. Characteristic adaptations to grazing among algal turfs on a Caribbean coral reef. *Phycologia*, 28: 109-119.
- Hay, M.E. 1981. The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology*, 62: 739-750.
- Irving, A.D. & S.D. Connell. 2006. Physical disturbance by kelp abrades erect algae from the understory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 324: 127-134.

- Jokeil, P.L. & J.I. Morrissey. 1993. Water motion on coral reefs: evaluation of the "clod card" technique. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 93: 175-181.
- Kain, J.M. 1989. The seasons in the subtidal. *Br. phycol. J.*, 24: 203-215.
- Kain, J.M. & T.A Norton. 1990. Marine ecology. In: Cole K.M. & R.G. Sheath, (eds). *Biology of the red algae*. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 377-422.
- Lauzon-Guay, J.S. & R.E. Scheibling. 2007. Seasonal variation in movement aggregation and destructive grazing of the green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachinensis*) in relation to wave action and temperature. *Mar. Biol.*, 151: 2109-2118.
- Lieberman, M., D.M. John & D. Lieberman. 1979. Ecology of subtidal algae on seasonality devastated cobble substrates off Ghana. *Ecology*, 60: 1151-1161.
- Lieberman, M., D.M. John & D. Lieberman. 1984. Factors influencing algal species assemblages on reef and cobble substrata off Ghana. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 75: 129-143.
- Lirman, D. & P. Biber. 2000. Seasonal dynamics of macroalgal communities of Northern Florida Reef Tract. *Botanica Marina*, 43: 305-314.
- Littler, M.M. & D.S. Littler. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *Am. Nat.*, 116: 25-44.
- Littler, M.M. & D.S. Littler. 1984. Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 74: 13-34.
- Littler, M.M., D.R. Martz & D.S. Littler. 1983. Effects of recurrent sand deposition on rocky intertidal organisms: importance of substrata heterogeneity in a fluctuating environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 129-139.
- Lubchenco, J. & B.A. Menge. 1978. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. *Ecol. Monogr.*, 59: 67-94.
- Lüning, K. 1993. Environmental and intertidal control of seasonal growth in seaweeds. *Hydrobiologia*, 260/261:1-14.
- Lüning, K & I.T. Dieck. 1989. Environment triggers in algal seasonality. *Botanica Marina*, 32: 389-397.
- Martí, R., M.J. Uriz, E. Ballesteros & X. Turón. 2005. Seasonal variation in the structure of three Mediterranean algal communities in various light conditions. *Est. Coast. Shelf Sc.*, 64: 613-622.
- Montañés, M.A., M. Sansón & J. Reyes. 2006. Vegetative and reproductive phenology of *Zonaria tournefortii* (Dictyotales, Phaeophyceae) in subtropical populations off the Canary Islands. *Botanica Marina*, 49: 406-416.
- Muñoz, E., J. Reyes & M. Sansón. 2007. Descripción y cartografía de las comunidades bentónicas de Playa de San Marcos (Tenerife, Islas Canarias). *Vieraea*, 35: 93-108.
- Murray S.N. & M.M. Littler. 1978. Patterns of algal succession in a perturbed marine intertidal community. *J. Phycol.*, 14: 506-512.
- O'Dwyer, J.A. & J. Afonso-Carrillo. 2001. Vegetative and reproductive morphology of *Helminthocladia calvadosii*, *H. agardhiana* and *H. reyesii* sp. nov. (Liagoraceae, Rhodophyta) from the eastern Atlantic. *Phycologia*, 40: 53-66.
- Osman, R.W. 1977. The establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecol. Monogr.*, 47: 37-63.
- Pérez, O.M., T.C. Telfer & L.G. Ross. 2003. On the calculation of wave climate for offshore cage culture site selection: a case study in Tenerife (Canary Islands). *Aquacultural Engineering*, 29: 1-21.
- Piazzzi, L., D. Balata, M. Pertusati & F. Cinelli. 2004. Spatial and temporal variability of Mediterranean macroalgal coralligenous assemblages in relation to habitat and substratum inclination. *Botanica Marina*, 47: 105-115.
- Reyes, J., O. Ocaña, M. Sansón & A. Brito. 2000. Descripción de comunidades bentónicas infralitorales en la Reserva Marina de la Graciosa e Islotes al Norte de Lanzarote (Islas Canarias). *Vieraea*, 28: 137-154.
- Reyes, J., M. Sansón & J. Afonso-Carrillo. 2005. Flora y vegetación marina. Algas y sebas. In: O. Rodríguez (coord.), *Patrimonio Natural de la Isla de Fuerteventura*. Centro de la Cultura Popular Canaria. Las Palmas de Gran Canaria. pp. 117-140.
- Riedl, R. 1964. Die Erscheinungen der Wasserbewegung und ihre Wirkung auf Sedentarien im Mediterranean Felslitoral. *Helgol. Meeresun.*, 10: 155-186.
- Robles, C. 1982. Disturbance and predation in an assemblage of herbivorous diptera and algae on rocky shores. *Oecologia*, 54: 23-31.

- Rogers, C.S. 1990. Responses of coral reef organisms to sedimentation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 62: 185-202.
- Sammarco, P.W. 1982. Effects of grazing by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea) on algal diversity and community structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 65: 83-105.
- Sangil, C., J. Afonso-Carrillo & M. Sansón. 2003. Zonación del fitobentos en el litoral sureste y adiciones a la flora marina de La Palma (Islas Canarias). *Rev. Canar. Cienc.*, 15: 301-319.
- Sangil, C., L. Concepción, L. Martín-García & R. Fernández de León. 2009. Memoria Ambiental. Marcopalma: Sistema de planificación y ordenación del medio litoral de la isla de La Palma, Reserva Mundial de la Biosfera. Consorcio Insular de la Reserva Mundial de la Biosfera La Palma. Santa Cruz de La Palma. 167 pp.
- Sansón, M. 2009. Flora marina canaria: evidencias de una elevada biodiversidad aún por descubrir. In: Sangil, C., L. Concepción, L. Martín-García & R. Fernández de León (eds.). I Workshop de Estrategias para la Planificación y Conservación de los Recursos Marinos de Canarias. Consorcio Insular de la Reserva Mundial de la Biosfera La Palma. Santa Cruz de La Palma. 91-93 pp.
- Sansón, M., M.J. Martín & J. Reyes. 2006. Vegetative and reproductive morphology of *Cladosiphon contortus*, *C. occidentalis* and *C. cymodoceae* sp. nov. (Ectocarpales, Phaeophyceae) from the Canary Islands. *Phycologia*, 45: 529-545.
- Sansón, M., J. Reyes & J. Afonso-Carrillo. 2001. Flora marina. In: Fernández-Palacios J.M. & J.L. Martín-Esquivel (eds.). Naturaleza de las Islas Canarias: ecología y conservación. Ed. Turquesa. Santa Cruz de Tenerife. pp. 193-198.
- Sansón, M., J. Reyes, J. Afonso-Carrillo & E. Muñoz. 2002. Sublittoral and deep-water red and brown algae new from the Canary Islands. *Botanica Marina*, 45: 35-49.
- Santelices, B. 1990. Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 28: 177-276.
- Sears, J.R. & R.T. Wilce. 1975. Sublittoral benthic marine algae of southern Cape Cod and adjacent islands: seasonal periodicity, associations, diversity and floristic composition. *Ecol. Monogr.*, 45: 337-365.
- Sebens, K.P. 1985. The ecology of the rocky subtidal zone. *Am. Sci.*, 73: 548-557.
- Shannon, C.E. & W. Weaver. 1949. *The Mathematical Theory of Communications*. University of Illinois Press. Illinois. 117 pp.
- Sousa, W.P. 1979. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the non-equilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*, 60: 1225-1239.
- Steneck, R.L. & M.N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69: 476-498.
- Steward, J.G. 1983. Fluctuations in the quantity of sediments trapped among algal thalli on intertidal rock platforms in southern California. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 73: 205-211.
- Terrados, J. & C.M. Duarte. 2000. Experimental evidence of reduced particle resuspension within a seagrass (*Posidonia oceanica* L.) meadow. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 243: 45-53.
- Tronholm, A., M. Sansón, J. Afonso-Carrillo & O. De Clerck. 2008. Distinctive morphological features, life cycle phases and seasonal variations in subtropical populations of *Dictyota dichotoma* (Dictyotales, Phaeophyceae). *Botanica Marina*, 51: 132-144.
- Vadas, R.L., S. Johnson & T.A. Norton. 1992. Recruitment and mortality of early post-settlement stages of benthic algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 27: 331-351.
- Yanes, A., M.V. Marzol & C. Romero. 2006. Characterization of sea storms along the coast of Tenerife, the Canary Islands. *J. Coast. Res.*, 48: 124-128.

## CAPÍTULO VIII

### COLONIZACIÓN DE SUSTRATOS EXPERIMENTALES POR MACROALGAS EN FONDOS ARENOSOS CON PIEDRAS Y CASCAJOS: VARIACIONES ESPACIO-TEMPORALES

#### INTRODUCCIÓN.

Una vez que las diásporas de las macroalgas (esporas, zigotos o propágulos) se han dispersado, generalmente de forma pasiva, uno de los procesos más importantes en el ciclo de vida de un alga bentónica es la colonización de un nuevo sustrato. La fijación y las primeras etapas postfijación (primeras divisiones celulares) constituyen periodos críticos en los que se registran unas elevadas tasas de mortalidad que limitan el reclutamiento (Vadas et al., 1992). La supervivencia en estas primeras etapas es fundamental para el establecimiento de las poblaciones bentónicas, y determina y regula la estructura (abundancia y composición) de las propias comunidades (Connell, 1985; Reed, 1990; Vadas et al., 1992; Viejo et al., 1999; Coleman, 2003; Fraschetti et al., 2003; Bellgrove et al., 2004).

Fijación y reclutamiento son procesos altamente variables tanto en el espacio como en el tiempo, y condicionan las posteriores diferencias de las comunidades maduras (Fletcher & Callow, 1992; Viejo et al., 1999; Coleman, 2003; Bellgrove et al., 2004; Rule & Smith, 2007). Esta variabilidad sucede a diferentes escalas, desde pocos centímetros a varios kilómetros, o desde días a estaciones e incluso años, provocando procesos que difícilmente se reproducen de igual forma en diferentes lugares en un mismo tiempo, o en diferentes tiempos en un mismo lugar (Reed et al., 1988; McGuinnes, 1989; Ang, 1991; Dayton et al., 1992; Camus, 1994; Blanchette, 1996; Aberg & Pavic, 1997; Graham et al., 1997; Viejo et al., 1999; Wrigth & Steinberg, 2001; Coleman, 2003). Varios factores, ambientales o intrínsecos de la propia especie, son responsables de esta variación (Vadas et al., 1990, 1992).

La hidrodinamia (oleaje y corriente) es uno de los principales factores que limitan la fijación y el reclutamiento, aunque puede tener efectos positivos favoreciendo la dispersión de las diásporas (McGuinnes, 1989; Vadas et al., 1990, 1992; Taylor & Schiel, 2003). La adhesión de las diásporas al sustrato con oleaje alto constituye un momento crítico en el que la capacidad de elaborar un efectivo sistema de fijación condiciona el éxito de unas especies frente a otras (Moorjan & Jones, 1972; Vadas et al., 1990). La distribución vertical de algunas macroalgas puede estar determinada por el efecto negativo del oleaje, mayor en aguas someras (Rule & Smith, 2007).

La sedimentación, por sí sola, o interactuando con el oleaje, afecta también los procesos de fijación y reclutamiento de forma negativa, cubriendo sustratos rocosos que resultan inaccesibles para las diásporas, enterrando fijaciones, causando abrasión y desprendimiento, y/o modificando otros factores ambientales como la luz (Vadas et al., 1992; Reed, 2000; Airoidi, 2003; Schiel, 2005). Algunas especies, como muchas

fucas, son extremadamente sensibles a la sedimentación estando ausentes o escasamente representadas en estos ambientes (Amsler et al., 1992; Aioldi, 2003).

El tipo de sustrato, su estabilidad, la inclinación y orientación, y los microhábitats que se generan debido a su textura, también condicionan las etapas de fijación y reclutamiento (Fletcher & Callow, 1992; Vadas et al., 1990, 1992; Frederiksen et al., 1995). Otros factores como la temperatura, la luz, los nutrientes y la presión de los herbívoros, así como características intrínsecas de cada especie (capacidad de secreción de mucílago y sustancias adhesivas por las diásporas, capacidad fotosintética, fenología y viabilidad genética) son también muy importantes en estas etapas iniciales (Deysher & Dean, 1986; Vadas et al., 1990, 1992).

Todos los factores anteriormente expuestos resultan críticos durante la fijación y el reclutamiento, pero éstos no tienen lugar sin la disponibilidad de diásporas (esporas, cigotos o propágulos) en el medio. La mayor parte de las diásporas se concentran en un radio de un centenar de metros alrededor de la fuente productora (Norton, 1992). A pesar de que las olas y las corrientes pueden ampliar las áreas de dispersión, el reclutamiento depende en gran medida de las poblaciones residentes en la zona (Kendrick & Walker, 1995; Fraschetti et al., 2003; Bobadilla & Santelices, 2005). La fenología reproductora de estas poblaciones residentes condiciona el reclutamiento que tiene lugar a lo largo del año (Hruby & Norton, 1979; Zechman & Mathieson, 1985; Hoffmann, 1987; Amsler & Neushl, 1989).

Las comunidades de macroalgas establecidas en sustratos inestables son comunidades peculiares con características diferentes de las establecidas en sustratos rocosos estables, siendo altamente variables espacial y temporalmente (ver Capítulo VII). El reclutamiento en las piedras y cascajos en fondos de arena está condicionado por la disponibilidad de sustrato libre, que ocurre irregularmente en el tiempo, ligada fundamentalmente a las condiciones hidrodinámicas. En este capítulo se estudia el reclutamiento potencial en estos ambientes a lo largo del año cuando la disponibilidad de sustrato no es limitante. Con tal fin se ha diseñado un trabajo experimental introduciendo regularmente sustrato artificial en las mismas localidades y profundidades en las que fueron estudiadas las poblaciones naturales, con el propósito de examinar con detalle las primeras etapas de colonización.

## **MATERIAL Y MÉTODOS.**

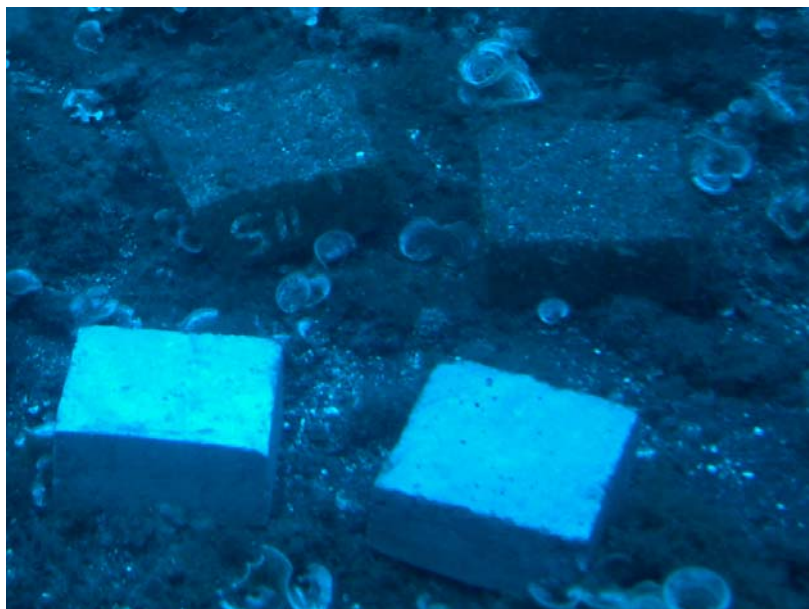
### **Área de estudio.**

El estudio fue realizado en tres localidades (Puerto Trigo, La Bajita y Playa del Pozo) situadas en el Este de La Palma (Islas Canarias) (28°37'N, 17°51'O), que coinciden con las localidades seleccionadas en el capítulo anterior (ver Fig. 7.1, Capítulo VII). El trabajo experimental se desarrolló en fondos de piedras y cascajos sobre lechos arenosos. Las comunidades de macroalgas que se establecen sobre este sustrato rocoso son complejas y se caracterizan por estar constituidas por numerosas especies, entre las que destacan *Padina pavonica*, *Liagora ceranoides*, *Jania adhaerens*, *Lobophora variegata*, *Halopteris scoparia* y *Sargassum* sp. Son comunidades con desarrollo estacional, con coberturas máximas a finales de primavera-principios de verano, y mínimas a finales de otoño-principios de invierno

(ver Capítulo VII). Los experimentos en cada una de estas localidades se realizaron a dos profundidades: 7-8 m y 15-16 m. Las condiciones ambientales (temperatura, productividad y oleaje) a lo largo del periodo de estudio presentaron una notable variación (ver Capítulo VII). La temperatura mostró valores mínimos en marzo y máximos en septiembre. La productividad exhibió un comportamiento inverso a la temperatura. Por último, el oleaje presentó mayor altura y potencia en otoño e invierno (máximos en enero) y menor en verano (mínimos en julio), y su efecto fue mayor en la menor profundidad.

### **Muestreos.**

Los muestreos se desarrollaron mediante buceo autónomo, entre marzo de 2005 y septiembre de 2006. Para el estudio de la fijación y el reclutamiento se introdujo sustrato artificial en los fondos. Este sustrato consistió en bloques cúbicos de hormigón de 15 x 15 cm y 7,5 cm de alto, y aproximadamente 5 kg de peso (Foto 8.1). Se colocaron cuatro bloques en cada profundidad de muestreo, siendo retirados a los dos meses, y sustituidos por cuatro nuevos bloques. En total se analizaron nueve periodos bimensuales de fijación y reclutamiento a lo largo de 18 meses. Las macroalgas de cada uno de los bloques fueron separadas mediante raspado, fijadas en formalina al 4% en agua de mar y almacenadas en bolsas plásticas para su posterior estudio. Se consideraron por separado la superficie horizontal y la vertical de cada bloque, aunque de esta última se rasparon únicamente dos caras con la finalidad de que la superficie muestreada fuera igual. De este modo se analizaron un total de 432 muestras (4 bloques x 2 profundidades x 2 superficies x 9 meses x 3 localidades).



**Foto 8.1.** Bloques de hormigón utilizados en el experimento.

La identificación en el laboratorio fue realizada siguiendo a Afonso-Carrillo & Sansón (1999), y la cuantificación de la cobertura se calculó a partir de la proyección horizontal de cada una de las especies (Boudouresque, 1971). La cobertura total fue la suma de la cobertura de cada una de las especies. Para algunos análisis, las especies



fueron reunidas en grupos funcionales siguiendo a Steneck & Dethier (1994). Las macroalgas costrosas (coralinales no geniculadas y feofíceas costrosas), son referidas como un sólo grupo y, aunque estuvieron presentes en todas las muestras, su cobertura no pudo ser estimada por el método de raspado.

Para cada muestra se calculó la riqueza (número de especies) y la diversidad, obtenida a partir del índice de Shannon-Weaver ( $H'$ ),  $H' = - \sum (n_i / N) \log_2 (n_i / N)$ , donde  $N$  es la cobertura total de la muestra y  $n_i$  es la cobertura de cada una de las especies que componen la muestra (Shannon & Weaver, 1949).

### **Análisis de datos.**

La variación en los patrones de fijación y reclutamiento de las macroalgas fue examinada conjuntamente mediante análisis univariantes y multivariantes. La composición y estructura de las comunidades se testó mediante análisis multivariante de la varianza por permutaciones (PERMANOVA), basados en el cálculo del índice de similaridad de Bray-Curtis a partir de una matriz de datos originales TAXÓN-MUESTRA, y empleando 4999 permutaciones (Anderson, 2001). El diseño del análisis consistió en un modelo de cuatro vías, donde los factores SUPERFICIE del bloque (con dos niveles, horizontal y vertical) y PROFUNDIDAD (con dos niveles, 7-8 m y 15-16 m) fueron tratados como factores fijos, mientras que MES de muestreo (con nueve niveles) y LOCALIDAD (con tres niveles) fueron tratados como factores aleatorios. El análisis de coordenadas principales (PCO; Gower, 1966) fue empleado para examinar la similaridad entre las muestras. Para ello se utilizó el índice de similaridad de Bray-Curtis a partir de una matriz de datos original TAXÓN-MUESTRA.

La variación en la cobertura total, riqueza, diversidad y especies más abundantes (cobertura >1%) fue analizada mediante ANOVAs de cuatro vías por permutaciones (Anderson, 2001; Anderson & Millar, 2004), basadas en las distancias euclídeas de matrices de datos originales (Anderson, 2004; Anderson & Millar, 2004) y usando 4999 permutaciones (Anderson & ter Braak, 2003). El diseño del análisis coincidió con el análisis multivariante, SUPERFICIE del bloque y PROFUNDIDAD como factores fijos, y MES y LOCALIDAD como factores aleatorios (Anderson, 2004).

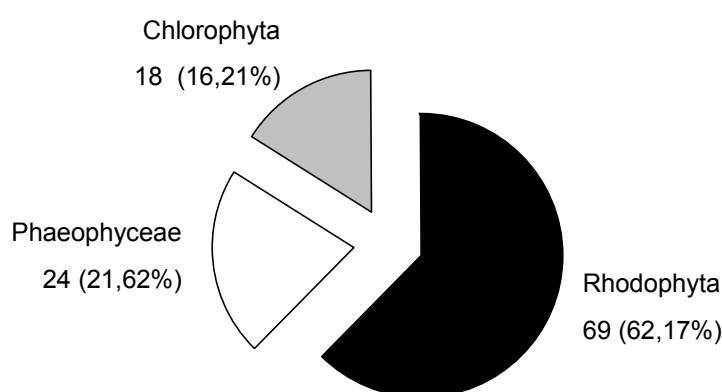
Para el cálculo de los descriptivos de los diferentes análisis se empleó el programa SPSS 15.0, mientras que los análisis multivariantes y univariantes se realizaron con el PRIMER-E® v.6 + PERMANOVA+ (www.primers-e.com; Clarke & Gorley, 2006).

## **RESULTADOS.**

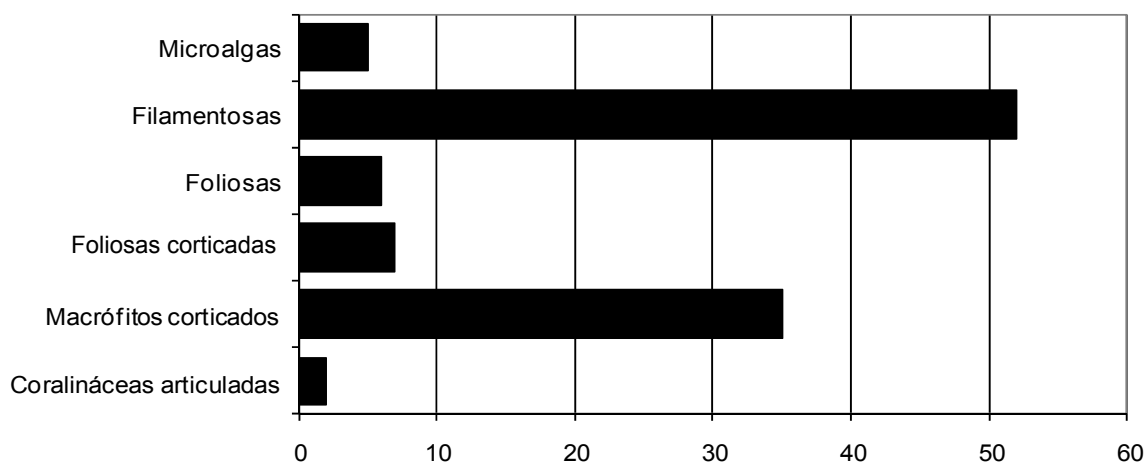
### **Composición, fenología, grupos funcionales y coberturas de las macroalgas.**

El número de especies que colonizaron los bloques experimentales, excluyendo a las macroalgas costrosas, fue de 111 (69 Rhodophyta, 24 Phaeophyceae y 18 Chlorophyta) (Fig. 8.1). En general, las especies identificadas presentaron un hábito poco desarrollado limitado a fases juveniles en estado vegetativo. De las 111 especies, 25 fueron identificadas prácticamente en todos los

meses y a las dos profundidades estudiadas, 21 fueron relativamente frecuentes faltando sólo en pocos meses, 38 especies fueron ocasionales mostrando cierta estacionalidad, y por último, unas 27 especies fueron exclusivas de una sola profundidad (Tablas 8.1 y 8.2). En la cota de 7-8 m de profundidad se reconocieron 101 especies, de las que 13 fueron exclusivas de la superficie vertical y 8 de la superficie horizontal. En la cota de 15-16 m de profundidad se identificaron 95 especies, 9 exclusivas de la superficie vertical y 6 de la superficie horizontal. Sin considerar las macrofitos costrosos, los grupos funcionales filamentosas (52 especies) y macrofitos corticados (35 especies) fueron los mejor representados, mientras que el resto de grupos, microalgas (5 especies), foliosas (6 especies), foliosas corticadas (7 especies) y coralináceas articuladas (3 especies), mostraron una presencia más limitada (Fig. 8.2).



**Figura 8.1.** Número y porcentaje de especies de macroalgas identificadas en las superficies de los bloques experimentales.



**Figura 8.2.** Número de especies de macroalgas identificadas en las superficies de los bloques experimentales, según los distintos grupos funcionales de Steneck & Dethier (1994). Las macroalgas costrosas, aunque siempre presentes, no fueron identificadas a nivel de especie.

**Tabla 8.1.** Macroalgas identificadas en las superficies horizontal y vertical de los bloques experimentales a la profundidad de 7-8 m en cada uno de los meses del periodo de estudio, agrupadas en cuatro bloques sucesivos según su frecuencia: muy frecuentes, relativamente frecuentes, ocasionales y exclusivas de una sola profundidad. En gris, especies no identificadas a 15-16 m de profundidad; en verde, especies observadas sólo a 15-16 m.

|                                 | ESPECIES                            | Superficie horizontal |     |     |     |      |     |     |     |     | Superficie vertical |     |     |     |      |     |     |     |     |
|---------------------------------|-------------------------------------|-----------------------|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|-----|---------------------|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|-----|
|                                 |                                     | 2005                  |     |     |     | 2006 |     |     |     |     | 2005                |     |     |     | 2006 |     |     |     |     |
|                                 |                                     | may                   | jul | sep | nov | ene  | mar | may | jul | sep | may                 | jul | sep | nov | ene  | mar | may | jul | sep |
| Muy frecuentes                  | Macroalgas costrosas                | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Cladophora laetevirens</i>       | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Rosenvingeia intricata</i>       | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Hypnea spinella</i>              | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Jania adhaerens</i>              | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Colpomenia sinuosa</i>           | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Neosiphonia sphaerocarpa</i>     | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Canistrocarpus cervicornis</i>   | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Pseudotetraspora marina</i>      | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Crouania attenuata</i>           | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Gastroclonium reflexum</i>       | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Laurencia sp2.</i>               | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Ceramium echionotum</i>          | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Ceramium atrorubescens</i>       | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Centroceras clavulatum</i>       | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Ceramium flaccidum</i>           | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Nemacystus flexuosus</i>         | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Padina pavonica</i>              | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Cottoniella filamentosa</i>      | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Herposiphonia secunda</i>        | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Rosenvingeia antillarum</i>      | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Cladosiphon contortus</i>        | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
|                                 | <i>Liagora ceranoides</i>           | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   |
| <i>Lophocladia trichocladus</i> | •                                   | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
| <i>Sphacelaria rigidula</i>     | •                                   | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
| <i>Wrangelia argus</i>          | •                                   | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
| Relativamente frecuentes        | <i>Myriotrichia clavaeformis</i>    | •                     | •   | •   |     |      | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Osmundea truncata</i>            | •                     | •   | •   |     |      | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Sargassum sp.</i>                | •                     | •   | •   |     |      | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Spyridia hypnoides</i>           | •                     | •   | •   |     |      | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Cladophora vagabunda</i>         | •                     | •   | •   |     |      | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Ulva compressa</i>               | •                     | •   | •   |     |      | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Taonia atomaria</i>              | •                     | •   | •   |     |      | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Hydroclathrus clathratus</i>     | •                     | •   | •   |     |      | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Champia parvula</i>              | •                     | •   | •   |     |      | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Ulva prolifera</i>               | •                     | •   | •   |     |      | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Feldmannia irregularis</i>       | •                     | •   | •   |     |      | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Laurencia minuta</i>             | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Laurencia tenera</i>             | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Ceramium diaphanum</i>           | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Halopteris scoparia</i>          | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Lobophora variegata</i>          | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Wrangelia penicillata</i>        | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Heterosiphonia crispella</i>     | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Polysiphonia ferulacea</i>       | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
|                                 | <i>Grallatoria reptans</i>          | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   |     |
| <i>Ceramium codii</i>           | •                                   | •                     | •   | •   | •   | •    | •   | •   | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •    | •   | •   |     |     |
| Ocasionales                     | <i>Aglaothamnion cordatum</i>       | •                     |     |     |     | •    | •   |     |     |     |                     |     |     | •   | •    |     |     |     |     |
|                                 | <i>Stichothamnion cymatophyllum</i> | •                     |     |     |     | •    | •   |     |     |     |                     |     |     | •   | •    |     |     |     |     |
|                                 | <i>Bryopsis cupressina</i>          | •                     |     |     |     | •    | •   |     |     |     |                     |     |     | •   | •    |     |     |     |     |
|                                 | <i>Chaetomorpha aerea</i>           | •                     |     |     |     | •    | •   |     |     |     |                     |     |     | •   | •    |     |     |     |     |
|                                 | <i>Dipterosiphonia reversa</i>      | •                     | •   |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     | •   | •    |     |     |     |     |
|                                 | <i>Microdictyon calodictyon</i>     | •                     |     | •   | •   |      |     |     |     |     |                     |     |     | •   | •    |     |     |     |     |
|                                 | <i>Gelidium pusillum</i>            | •                     |     | •   | •   |      |     |     |     |     |                     |     |     | •   | •    |     |     |     |     |
|                                 | <i>Stylonema alsidii</i>            | •                     |     | •   |     | •    |     |     |     |     |                     |     |     | •   | •    |     |     |     |     |
|                                 | <i>Laurencia microcladia</i>        | •                     |     |     | •   |      |     |     |     |     |                     |     |     | •   | •    |     |     |     |     |
|                                 | <i>Sphacelaria tribuloides</i>      | •                     |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     | •   | •    |     |     |     |     |
|                                 | <i>Cystoseira compressa</i>         | •                     |     |     |     |      | •   |     |     |     |                     |     |     | •   | •    |     |     |     |     |

Tabla 8.1. (Continuación).

| ESPECIES                          | Superficie horizontal                 |     |     |     |      |     |     |     |     | Superficie vertical |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|-----------------------------------|---------------------------------------|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|-----|---------------------|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|-----|--|
|                                   | 2005                                  |     |     |     | 2006 |     |     |     |     | 2005                |     |     |     | 2006 |     |     |     |     |  |
|                                   | may                                   | jul | sep | nov | ene  | mar | may | jul | sep | may                 | jul | sep | nov | ene  | mar | may | jul | sep |  |
| Ocasionales                       | <i>Lomentaria chiloclaadiella</i>     |     |     | •   |      |     |     |     | •   |                     |     |     |     |      |     |     |     | •   |  |
|                                   | <i>Chondracanthus acicularis</i>      |     |     |     | •    |     |     |     |     |                     |     |     |     |      | •   |     |     |     |  |
|                                   | <i>Anotrichium furcellatum</i>        |     |     |     |      |     |     |     | •   |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Ulva clathrata</i>                 |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      | •   |     |     |     |  |
|                                   | <i>Diplothamnion jolyii</i>           |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Dasya hutchinsiae</i>              |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      | •   |     |     |     |  |
|                                   | <i>Laurencia</i> sp1.                 |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Halydictyon mirabile</i>           |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Bryopsis plumosa</i>               |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Anotrichium barbatum</i>           |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Ceramium virgatum</i>              |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Ulva rigida</i>                    |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Spongoconium caribaeum</i>         |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Gelidiopsis intricata</i>          |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Antithamnion decipiens</i>         |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Corallina elongata</i>             |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Wudermannia miniata</i>            |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Siphonocladus tropicus</i>         |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Anotrichium tenue</i>              |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Dictyota implexa</i>               |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Polysiphonia elongata</i>          |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Asparagopsis taxiformis</i>        |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Dictyota pfaffii</i>               |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Gymnogongrus griffithsiae</i>      |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Vickersia baccata</i>              |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Erythrocytis montagnei</i>         |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Polysiphonia denudata</i>          |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Callithamnion corymbosum</i>       |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
| <i>Womersleyella setacea</i>      |                                       |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
| <i>Giraudia sphaelarioides</i>    |                                       |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
| <i>Acrosymphyton purpuriferum</i> |                                       |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
| Exclusivas                        | <i>Aphanocladia stichidiosa</i>       |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Asparagopsis taxiformis</i> (esp.) |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Ulvella setchelli</i>              |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Hecatonema terminale</i>           |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Cladophora liebetruthii</i>        |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Dasya baillouviana</i>             |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Dictyota ciliolata</i>             |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Cystoseira abies-marina</i>        |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Chondria coerulescens</i>          |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Parvocaulis parvulus</i>           |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Cladophora coelothrix</i>          |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Cladophora albida</i>              |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Chondria dasyphylla</i>            |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Griffithsia phyllamphora</i>       |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Ptilothamnion speluncarum</i>      |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Dasyopsis</i> sp.                  |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Polysiphonia flexella</i>          |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Taenioma nanum</i>                 |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Chondria capillaris</i>            |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Hypoglossum hypoglossoides</i>     |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Thuretella schousboei</i>          |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Pseudochlorodesmis furcellata</i>  |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
| <i>Petrospongium berkeleyi</i>    |                                       |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |
| <i>Gracilaria verrucosa</i>       |                                       |     |     |     |      |     |     |     |     |                     |     |     |     |      |     |     |     |     |  |

La cobertura total media a lo largo de todo el periodo de estudio fue de 5,27±5,16%. Las especies más abundantes y frecuentes fueron *Colpomenia sinuosa* (1,24±2,57% de cobertura, 91,43% de frecuencia), *Pseudotetraspora marina* (0,81±2,26% de cobertura, 66,66% de frecuencia), *Cladosiphon contortus* (0,78±2,12% de cobertura, 43,28% de frecuencia), *Rosenvingea intricata* (0,65±1,96% de cobertura, 63,65% de frecuencia) y *Nemacystus flexuosus* (0,21±0,47% de cobertura, 55,78% de

**Tabla 8.2.** Macroalgas identificadas en las superficies horizontal y vertical de los bloques experimentales a la profundidad de 15-16 m en cada uno de los meses del periodo de estudio, agrupadas en cuatro bloques sucesivos según su frecuencia: muy frecuentes, relativamente frecuentes, ocasionales y exclusivas de una sola profundidad. En gris, especies observadas sólo a 7-8 m de profundidad; en verde, especies no identificadas en la profundidad de 7-8 m.

|                                 | ESPECIES                            | Superficie horizontal |     |     |      |     |     |      |     |     | Superficie vertical |     |     |     |     |     |     |     |     |   |
|---------------------------------|-------------------------------------|-----------------------|-----|-----|------|-----|-----|------|-----|-----|---------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|---|
|                                 |                                     | 2005                  |     |     | 2006 |     |     | 2005 |     |     | 2006                |     |     |     |     |     |     |     |     |   |
|                                 |                                     | may                   | jul | sep | nov  | ene | mar | may  | jul | sep | may                 | jul | sep | nov | ene | mar | may | jul | sep |   |
| Muy frecuentes                  | Macroalgas costrosas                | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Cladophora laetevirens</i>       | •                     | •   |     | •    | •   | •   | •    |     |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Rosenvingea intricata</i>        | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Hypnea spinella</i>              | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Jania adhaerens</i>              | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Colpomenia sinuosa</i>           | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Neosiphonia sphaerocarpa</i>     | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Canistrocarpus cervicornis</i>   | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Pseudotetraspora marina</i>      | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Crouania attenuata</i>           | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Gastroclonium reflexum</i>       | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Laurencia sp2.</i>               | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Ceramium echionotum</i>          | •                     | •   |     | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   |     | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Ceramium atrorubescens</i>       | •                     | •   | •   |      | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   |     | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Centroceras clavulatum</i>       | •                     |     | •   | •    |     | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   |     | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Ceramium flaccidum</i>           | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Nemacystus flexuosus</i>         | •                     | •   | •   |      | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Padina pavonica</i>              | •                     | •   | •   |      | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   |     | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Cottoniella filamentosa</i>      | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   |     | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Herposiphonia secunda</i>        | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Rosenvingea antillarum</i>       | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Cladosiphon contortus</i>        | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
|                                 | <i>Liagora ceranoides</i>           | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | • |
| <i>Lophocladia trichocladus</i> | •                                   | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    |     | •   | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   |   |
| <i>Sphacelaria rigidula</i>     | •                                   | •                     | •   |     | •    | •   | •   | •    |     | •   | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   |   |
| <i>Wrangelia argus</i>          | •                                   | •                     | •   | •   | •    | •   |     |      |     | •   | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   |   |
| Relativamente frecuentes        | <i>Myriotrichia clavaeformis</i>    | •                     | •   |     |      |     | •   | •    | •   | •   | •                   | •   | •   |     | •   | •   | •   | •   | •   |   |
|                                 | <i>Osmundea truncata</i>            | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   | •   | •                   | •   | •   |     | •   | •   | •   | •   | •   |   |
|                                 | <i>Sargassum sp.</i>                | •                     | •   | •   |      |     |     | •    | •   | •   | •                   |     |     | •   |     | •   | •   | •   | •   |   |
|                                 | <i>Spyridia hypnoides</i>           | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   |   |
|                                 | <i>Cladophora vagabunda</i>         | •                     | •   | •   |      |     | •   | •    | •   | •   | •                   | •   |     |     |     | •   | •   | •   | •   |   |
|                                 | <i>Ulva compressa</i>               | •                     | •   |     |      |     |     |      |     | •   | •                   |     |     |     |     |     |     |     | •   |   |
|                                 | <i>Taonia atomaria</i>              | •                     |     |     |      |     | •   | •    |     | •   |                     |     |     |     | •   | •   |     |     |     |   |
|                                 | <i>Hydroclathrus clathratus</i>     | •                     | •   | •   | •    |     | •   | •    | •   |     | •                   |     | •   |     | •   | •   | •   | •   | •   |   |
|                                 | <i>Champia parvula</i>              | •                     | •   |     |      | •   | •   | •    | •   |     |                     | •   |     |     | •   | •   | •   | •   | •   |   |
|                                 | <i>Ulva prolifera</i>               |                       |     | •   |      | •   | •   | •    | •   |     |                     | •   |     |     | •   | •   | •   | •   | •   |   |
|                                 | <i>Feldmannia irregularis</i>       | •                     | •   |     | •    | •   | •   | •    | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   |   |
|                                 | <i>Laurencia minuta</i>             |                       | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     |                     | •   |     |     | •   |     |     | •   | •   |   |
|                                 | <i>Laurencia tenera</i>             |                       | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     |                     | •   | •   |     | •   |     |     | •   | •   |   |
|                                 | <i>Ceramium diaphanum</i>           | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   |   |
|                                 | <i>Halopteris scoparia</i>          | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   | •   | •                   | •   | •   |     | •   | •   | •   | •   | •   |   |
|                                 | <i>Lobophora variegata</i>          |                       |     | •   | •    | •   | •   | •    | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   |   |
|                                 | <i>Wrangelia penicillata</i>        | •                     |     | •   | •    | •   | •   | •    | •   | •   |                     | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   |   |
|                                 | <i>Heterosiphonia crispella</i>     | •                     | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   |   |
|                                 | <i>Polysiphonia ferulacea</i>       | •                     |     | •   | •    | •   | •   | •    | •   | •   | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   |   |
|                                 | <i>Grallatoria reptans</i>          |                       |     | •   | •    | •   | •   | •    | •   | •   |                     | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   |   |
| <i>Ceramium codii</i>           |                                     |                       | •   | •   | •    | •   | •   | •    | •   |     | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   |     |   |
| Ocasionales                     | <i>Aglaothamnion cordatum</i>       |                       |     |     |      | •   | •   | •    | •   |     | •                   |     | •   | •   | •   | •   | •   | •   |     |   |
|                                 | <i>Stichothamnion cymatophyllum</i> | •                     |     |     |      |     | •   | •    | •   |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |   |
|                                 | <i>Bryopsis cupressina</i>          |                       |     |     |      |     |     | •    |     |     |                     |     |     | •   |     |     |     |     |     |   |
|                                 | <i>Chaetomorpha aerea</i>           |                       |     |     |      | •   | •   |      |     |     |                     |     |     | •   | •   |     |     |     |     |   |
|                                 | <i>Dipterosiphonia reversa</i>      | •                     | •   | •   | •    |     |     | •    |     | •   | •                   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   | •   |   |
|                                 | <i>Microdictyon calodictyon</i>     | •                     |     |     |      |     |     |      |     |     |                     | •   |     |     |     |     |     |     |     |   |
|                                 | <i>Gelidium pusillum</i>            |                       |     |     | •    | •   |     |      |     |     |                     |     |     | •   |     |     |     |     | •   |   |
|                                 | <i>Stylonema alsidii</i>            | •                     | •   |     |      |     |     |      |     | •   |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |   |
|                                 | <i>Laurencia microcladia</i>        |                       |     | •   |      |     |     |      |     |     |                     | •   |     |     |     |     |     | •   | •   |   |
|                                 | <i>Sphacelaria tribuloides</i>      |                       |     |     | •    |     |     |      |     |     |                     |     | •   |     |     |     |     |     |     |   |
|                                 | <i>Cystoseira compressa</i>         |                       |     |     |      | •   |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |   |

Tabla 8.2. (Continuación).

|                                   | ESPECIES                              | Superficie horizontal |     |     |      |     |     |      |     |     | Superficie vertical |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|-----------------------------------|---------------------------------------|-----------------------|-----|-----|------|-----|-----|------|-----|-----|---------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|--|
|                                   |                                       | 2005                  |     |     | 2006 |     |     | 2005 |     |     | 2006                |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   |                                       | may                   | jul | sep | nov  | ene | mar | may  | jul | sep | may                 | jul | sep | nov | ene | mar | may | jul | sep |  |
| Ocasionales                       | <i>Lomentaria chilocladiella</i>      |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Chondracanthus acicularis</i>      |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Anotrichium furcellatum</i>        |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Ulva clathrata</i>                 |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Diplothamnion jolyii</i>           |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Dasya hutchinsiae</i>              |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Laurencia</i> sp1.                 |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Halydictyon mirabile</i>           |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Bryopsis plumosa</i>               |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Anotrichium barbatum</i>           |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Ceramium virgatum</i>              |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Ulva rigida</i>                    |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Spongoclonium caribaeum</i>        |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Gelidiopsis intricata</i>          |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Antithamion decipiens</i>          |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Corallina elongata</i>             |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Wudermannia miniata</i>            |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Siphonocladus tropicus</i>         |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Anotrichium tenue</i>              |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Dictyota implexa</i>               |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Polysiphonia elongata</i>          |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Asparagopsis taxiformis</i>        |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Dictyota pfaaffii</i>              |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Gymnogongrus griffithsiae</i>      |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Vickersia baccata</i>              |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Erythrocytis montagnei</i>         |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Polysiphonia denudata</i>          |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Callithamnion corymbosum</i>       |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Womersleyella setacea</i>          |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Giraudia sphacelarioides</i>       |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
| <i>Acrosymphyton purpuriferum</i> |                                       |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
| Exclusivas                        | <i>Aphanocladia stichiodiosa</i>      |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Asparagopsis taxiformis</i> (esp.) |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Ulvela setchellii</i>              |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Hecatonema terminale</i>           |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Cladophora liebetruthii</i>        |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Dasya baillouviana</i>             |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Dictyota ciliolata</i>             |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Cystoseira abies-marina</i>        |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Chondria coerulescens</i>          |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Parvocaulis parvulus</i>           |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Cladophora coelothrix</i>          |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Cladophora albida</i>              |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Chondria dasyphylla</i>            |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Griffithsia phyllamphora</i>       |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Ptilothamnion speluncarum</i>      |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Dasyopsis</i> sp.                  |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Polysiphonia flexella</i>          |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Taenioma nanum</i>                 |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Chondria capillaris</i>            |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Hypoglossum hypoglossoides</i>     |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Thuretella schousboei</i>          |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Pseudochlorodesmis furcellata</i>  |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Petrospongium berkeleyi</i>        |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |
|                                   | <i>Gracilaria verrucosa</i>           |                       |     |     |      |     |     |      |     |     |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |  |

frecuencia), estas especies contribuyeron en conjunto al 70,45% de la cobertura. Las demás 106 especies representaron únicamente el 29,55% de la cobertura, muchas de estas especies fueron relativamente frecuentes en las muestras pero su pequeño tamaño provocó su escasa contribución a la cobertura total (Tabla 8.3).

| Especies                          | Cobertura (M±SD) | Frecuencia | Contribución |
|-----------------------------------|------------------|------------|--------------|
| <i>Colpomenia sinuosa</i>         | 1,243±2,576      | 91,43      | 23,555       |
| <i>Pseudotetraspora marina</i>    | 0,816±2,260      | 66,66      | 15,463       |
| <i>Cladosiphon contortus</i>      | 0,786±2,120      | 43,28      | 14,894       |
| <i>Rosenvingeia intricata</i>     | 0,658±1,969      | 63,65      | 12,469       |
| <i>Nemacystus flexuosus</i>       | 0,215±0,470      | 55,78      | 4,074        |
| <i>Jania adhaerens</i>            | 0,168±0,406      | 86,11      | 3,183        |
| <i>Canistrocarpus cervicornis</i> | 0,141±0,453      | 44,95      | 2,671        |
| <i>Lophocladia trichoclados</i>   | 0,134±0,644      | 28,70      | 2,539        |
| <i>Padina pavonica</i>            | 0,122±0,522      | 28,24      | 2,311        |
| <i>Wrangelia argus</i>            | 0,100±0,721      | 17,59      | 1,895        |
| <i>Hypnea spinella</i>            | 0,085±0,277      | 38,65      | 1,610        |
| <i>Hydroclathrus clathratus</i>   | 0,071±0,366      | 11,80      | 1,345        |
| <i>Rosenvingeia antillarum</i>    | 0,062±0,154      | 37,26      | 1,174        |
| <i>Cottoniella filamentosa</i>    | 0,037±0,177      | 37,73      | 0,701        |
| <i>Osmundea truncata</i>          | 0,036±0,0155     | 20,83      | 0,682        |
| <i>Taonia atomaria</i>            | 0,033±0,200      | 8,33       | 0,625        |
| <i>Laurencia sp2.</i>             | 0,032±0,064      | 39,35      | 0,606        |
| <i>Neosiphonia sphaerocarpa</i>   | 0,032±0,064      | 63,65      | 0,606        |
| <i>Myriotrichia clavaeformis</i>  | 0,032±0,090      | 25,91      | 0,606        |
| <i>Ulva prolifera</i>             | 0,028±0,248      | 15,04      | 0,530        |
| <i>Feldmannia irregularis</i>     | 0,030±0,185      | 24,53      | 0,568        |
| <i>Heterosiphonia crispella</i>   | 0,028±0,096      | 24,53      | 0,530        |
| <i>Gastroclonium reflexum</i>     | 0,027±0,060      | 37,73      | 0,511        |
| <i>Crouania attenuata</i>         | 0,025±0,114      | 50,00      | 0,473        |
| <i>Ceramium atrorubescens</i>     | 0,024±0,065      | 35,41      | 0,454        |
| <i>Liagora ceranoides</i>         | 0,024±0,091      | 18,28      | 0,454        |
| <i>Dictyota pfaffii</i>           | 0,023±0,197      | 5,09       | 0,451        |
| <i>Polysiphonia flexella</i>      | 0,020±0,092      | 6,01       | 0,379        |
| <i>Cladophora laetevirens</i>     | 0,018±0,053      | 40,04      | 0,341        |
| <i>Halopteris scoparia</i>        | 0,018±0,008      | 26,62      | 0,341        |
| <i>Ulva compressa</i>             | 0,017±0,086      | 10,87      | 0,322        |
| <i>Laurencia tenera</i>           | 0,017±0,068      | 21,75      | 0,322        |
| <i>Laurencia sp1.</i>             | 0,016±0,105      | 6,94       | 0,303        |
| <i>Acrosymphyton purpuriferum</i> | 0,014±0,204      | 1,85       | 0,265        |
| <i>Dictyota implexa</i>           | 0,014±0,164      | 0,92       | 0,265        |
| <i>Champia parvula</i>            | 0,013±0,056      | 10,64      | 0,246        |
| <i>Lobophora variegata</i>        | 0,012±0,056      | 23,84      | 0,227        |
| <i>Spyridia hypnoides</i>         | 0,01±0,048       | 17,36      | 0,189        |
| <i>Sargassum sp.</i>              | 0,009±0,046      | 9,02       | 0,170        |
| <i>Wrangelia penicillata</i>      | 0,007±0,071      | 6,71       | 0,132        |
| <i>Polysiphonia denudata</i>      | 0,004±0,027      | 5,32       | 0,075        |
| <i>Laurencia minuta</i>           | 0,004±0,015      | 14,81      | 0,075        |
| <i>Ceramium flaccidum</i>         | 0,003±0,005      | 41,43      | 0,056        |
| <i>Sphacelaria rigidula</i>       | 0,003±0,013      | 21,99      | 0,056        |
| <i>Ceramium echionotum</i>        | 0,003±0,014      | 19,9       | 0,056        |
| <i>Herposiphonia secunda</i>      | 0,003±0,015      | 24,07      | 0,056        |
| <i>Microdictyon calodictyon</i>   | 0,003±0,035      | 2,77       | 0,056        |
| <i>Dasya hutchinsiae</i>          | 0,002±0,14       | 5,09       | 0,037        |
| <i>Halydictyon mirabile</i>       | 0,002±0,021      | 3,24       | 0,037        |
| <i>Cladophora vagabunda</i>       | 0,001±0,007      | 10,77      | 0,018        |
| <i>Aglaothamnion cordatum</i>     | 0,001±0,007      | 8,33       | 0,018        |
| <i>Chondria coerulescens</i>      | 0,001±0,009      | 4,62       | 0,018        |
| <i>Polysiphonia ferulacea</i>     | 0,001±0,01       | 12,96      | 0,018        |
| <i>Gelidiopsis intricata</i>      | 0,001±0,006      | 5,09       | 0,018        |
| <i>Grallatoria reptans</i>        | 0,001±0,004      | 14,35      | 0,018        |
| <i>Ulva clathrata</i>             | 0,001±0,021      | 1,38       | 0,018        |
| <i>Polysiphonia elongata</i>      | 0,001±0,011      | 4,39       | 0,018        |
| <i>Laurencia microcladia</i>      | 0,001±0,010      | 2,54       | 0,018        |
| <i>Centroceras clavulatum</i>     | 0,001±0,003      | 13,42      | 0,018        |
| <i>Asparagopsis taxiformis</i>    | 0,001±0,011      | 1,85       | 0,018        |
| <i>Cystoseira compressa</i>       | 0,001±0,008      | 1,85       | 0,018        |
| <i>Ulva rigida</i>                | 0,001±0,014      | 1,15       | 0,018        |
| <i>Giraudia sphacelarioides</i>   | 0,0009±0,003     | 11,34      | 0,017        |
| <i>Callithamnion corymbosum</i>   | 0,0009±0,007     | 5,55       | 0,017        |
| <i>Dasya baillouviana</i>         | 0,0009±0,006     | 2,31       | 0,017        |
| <i>Ceramium diaphanum</i>         | 0,0006±0,003     | 6,48       | 0,011        |
| <i>Anotrichium barbatum</i>       | 0,0006±0,007     | 1,15       | 0,011        |
| <i>Thuretella schousboei</i>      | 0,0006±0,012     | 0,23       | 0,011        |

**Tabla 8.3.** Cobertura media (±SD), frecuencia y porcentaje de contribución a la cobertura total de las macroalgas identificadas en las superficies de los bloques experimentales.

| Especies                                    | Cobertura (M±SD)   | Frecuencia | Contribución |
|---|--------------------|------------|--------------|
| <i>Hecatonema terminale</i>                 | 0,0005±0,010       | 0,23       | 0,009        |
| <i>Petrospongium berkeleyi</i>              | 0,0005±0,010       | 0,23       | 0,009        |
| <i>Dipterosiphonia reversa</i>              | 0,0004±0,002       | 6,01       | 0,007        |
| <i>Stylonema alsidii</i>                    | 0,0004±0,005       | 1,38       | 0,007        |
| <i>Antithamnion decipiens</i>               | 0,0004±0,004       | 5,09       | 0,007        |
| <i>Bryopsis cupressina</i>                  | 0,0004±0,002       | 2,54       | 0,007        |
| <i>Ceramium codii</i>                       | 0,0003±0,001       | 18,51      | 0,005        |
| <i>Chondria dasyphylla</i>                  | 0,0003±0,0004      | 0,69       | 0,005        |
| <i>Wudermannia miniata</i>                  | 0,0003±0,004       | 1,38       | 0,005        |
| <i>Anotrichium tenue</i>                    | 0,0003±0,002       | 3,47       | 0,005        |
| <i>Sphacelaria trilbuloides</i>             | 0,0003±0,002       | 4,86       | 0,005        |
| <i>Chondracanthus acicularis</i>            | 0,0003±0,003       | 1,38       | 0,005        |
| <i>Chaetomorpha aerea</i>                   | 0,0002±0,001       | 3,24       | 0,003        |
| <i>Gelidium pusillum</i>                    | 0,0002±0,001       | 2,54       | 0,003        |
| <i>Parvocaulis parvulus</i>                 | 0,0002±0,005       | 0,46       | 0,003        |
| <i>Bryopsis plumosa</i>                     | 0,0002±0,002       | 19,04      | 0,003        |
| <i>Stichothamnion cymatophilum</i>          | 0,0001±0,001       | 3,24       | 0,001        |
| <i>Womersleyella setacea</i>                | 0,0001±0,001       | 2,54       | 0,001        |
| <i>Asparagopsis taxiformis</i> (esporófito) | 0,0001±0,001       | 2,77       | 0,001        |
| <i>Lomentaria chilocladiella</i>            | 0,0001±0,002       | 1,62       | 0,001        |
| <i>Dasyopsis</i> sp.                        | 0,0001±0,001       | 0,92       | 0,001        |
| <i>Corallina elongata</i>                   | 0,0001±0,001       | 0,46       | 0,001        |
| <i>Cladophora liebetruthii</i>              | 0,00009±0,001      | 0,92       | 0,001        |
| <i>Cystoseira abies-marina</i>              | 0,00007±0,001      | 0,23       | 0,001        |
| <i>Chondria capillaris</i>                  | 0,00007±0,0001     | 0,23       | 0,001        |
| <i>Ceramium virgatum</i>                    | 0,00007±0,0008     | 0,92       | 0,001        |
| <i>Cladophora coelothrix</i>                | 0,00005±0,001      | 0,23       | 0,0009       |
| <i>Erythrocytis montagnei</i>               | 0,00005±0,001      | 0,23       | 0,0009       |
| <i>Hypoglossum hypoglossoides</i>           | 0,00005±0,001      | 0,23       | 0,0009       |
| <i>Ulvella setchelli</i>                    | 0,00005±0,001      | 0,23       | 0,0009       |
| <i>Anotrichium furcellatum</i>              | 0,00004±0,0006     | 0,69       | 0,0007       |
| <i>Taenioma nanum</i>                       | 0,00002±0,0003     | 0,46       | 0,0003       |
| <i>Vickersia baccata</i>                    | 0,00002±0,0005     | 0,23       | 0,0003       |
| <i>Gymnogongrus griffithsiae</i>            | 0,00002±0,0005     | 0,23       | 0,0003       |
| <i>Dictyota ciliolata</i>                   | 0,00002±0,0005     | 0,23       | 0,0003       |
| <i>Siphonocladus tropicus</i>               | 0,00002±0,0005     | 0,23       | 0,0003       |
| <i>Griffithsia phyllamphora</i>             | 0,00002±0,0005     | 0,23       | 0,0003       |
| <i>Pseudochlorodesmis furcellata</i>        | 0,00002±0,0001     | 0,23       | 0,0003       |
| <i>Cladophora albida</i>                    | 0,00001±0,0002     | 0,23       | 0,0001       |
| <i>Spongoclonium caribaeum</i>              | 0,00001±0,0002     | 0,23       | 0,0001       |
| <i>Aphanocladia stichidiosa</i>             | 0,00001±0,0002     | 0,23       | 0,0001       |
| <i>Diplothamnion jolyi</i>                  | 0,00001±0,0002     | 0,23       | 0,0001       |
| <b>Total</b>                                | <b>5,277±5,169</b> |            |              |

Tabla 8.3. Continuación.



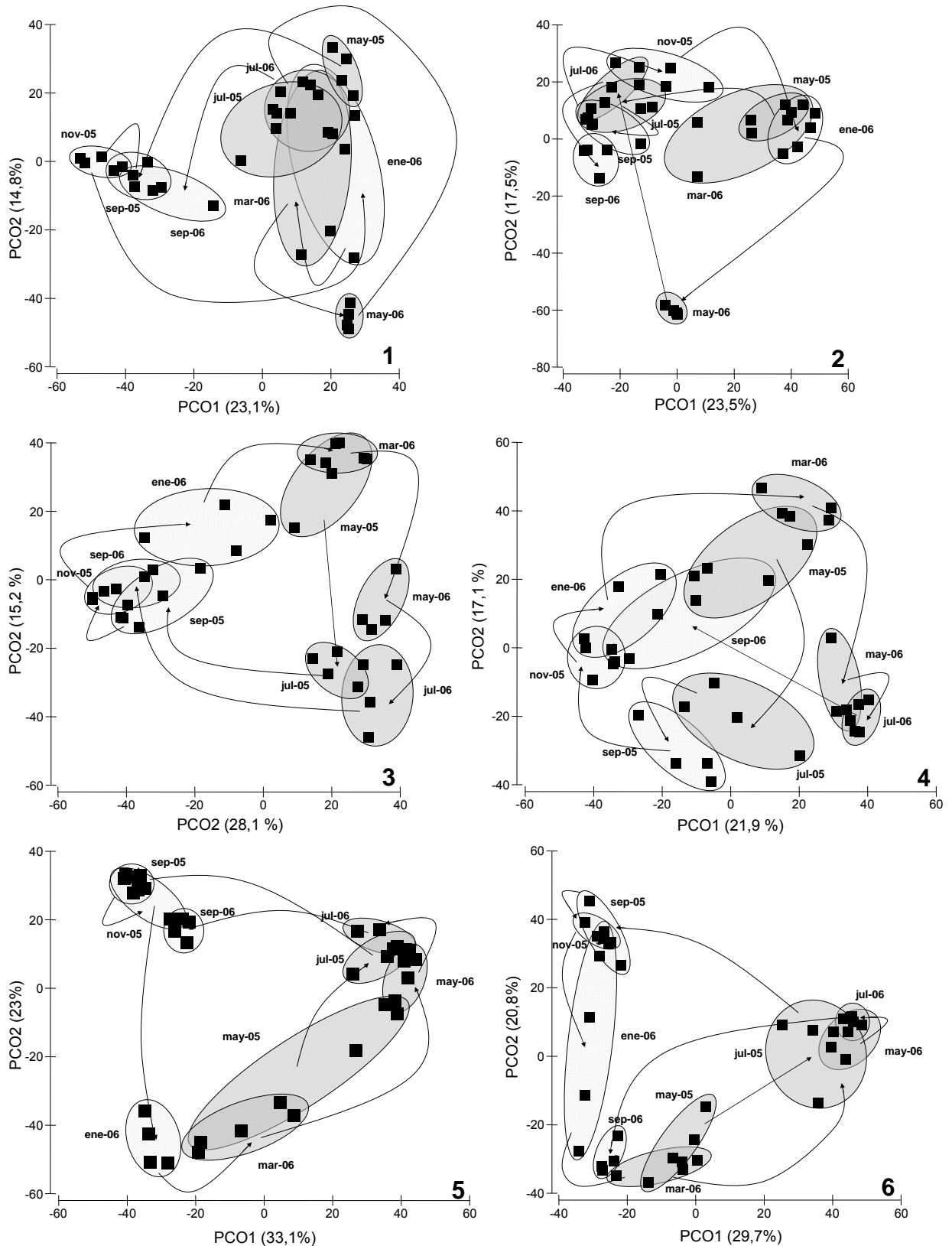
**Variación espacio-temporal en la estructura de las comunidades de macroalgas.**

El análisis de la estructura de la comunidad de macroalgas realizado con técnicas multivariantes mostró la interacción de todos los factores estudiados (Tabla 8.4). Existe variación significativa en las coberturas en las diferentes profundidades, pero ésta varía a su vez en las dos superficies de los bloques (horizontal y vertical), en los meses y en las localidades muestreadas (Tabla 8.4).

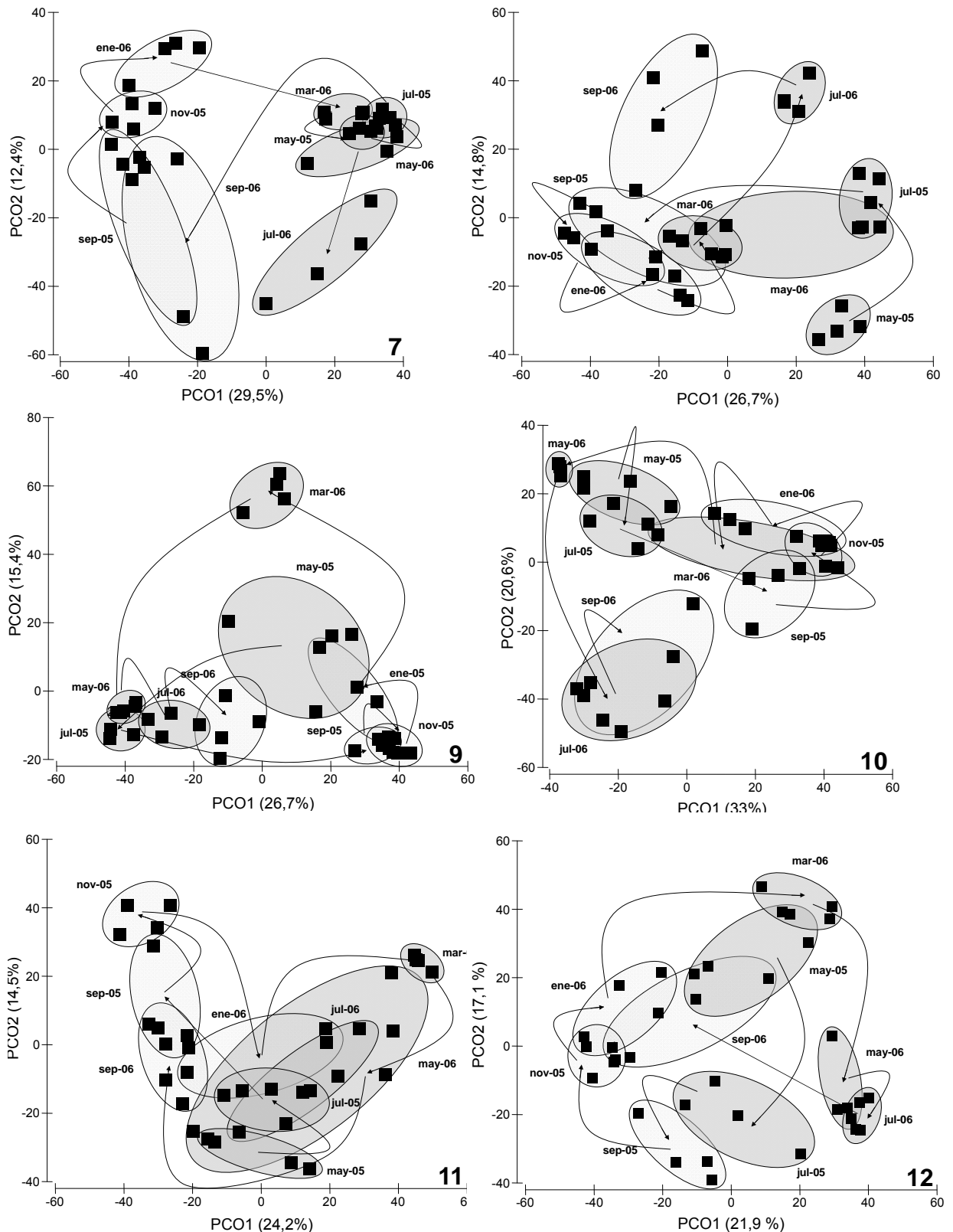
Los análisis de ordenación (PCO) por separado para cada una de las profundidades, superficies, meses y localidades (Fig. 8.3a,b), refleja la existencia de un patrón común en la distribución de las muestras. Las muestras de meses contiguos tienen por lo general menor diferencia y se disponen próximas entre sí constituyendo un ciclo. Algo similar sucede con las muestras de los meses replicados (mayo y julio), que no sólo están muy próximas sino que pueden llegar a solaparse. Las muestras de final de invierno, primavera y comienzo de verano difieren a su vez de las de final de verano, otoño y comienzo de invierno (Fig. 8.3a,b).

| <b>Fuente de variación</b> | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
|----------------------------|-----------|-----------|-----------------|----------------|
| PROF                       | 1         | 23563     | 1,1982          | 0,3638         |
| SUP                        | 1         | 30498     | 2,1826          | 0,1572         |
| MES                        | 8         | 40674     | 3,0554          | 0,0004         |
| LOC                        | 2         | 55473     | 4,167           | 0,0138         |
| PROF x SUP                 | 1         | 8279,6    | 1,3308          | 0,3262         |
| PROF x MES                 | 8         | 8575,6    | 1,1879          | 0,2388         |
| PROF x LOC                 | 2         | 17115     | 2,3708          | 0,0834         |
| SUP x MES                  | 8         | 6524,5    | 2,01            | 0,01           |
| SUP x LOC                  | 2         | 8936,2    | 2,753           | 0,0462         |
| MES x LOC                  | 16        | 13312     | 9,4677          | 0,0002         |
| PROF x SUP x MES           | 8         | 3009,4    | 1,0232          | 0,453          |
| PROF x SUP x LOC           | 2         | 5422,2    | 1,8435          | 0,147          |
| PROF x MES x LOC           | 16        | 7218,9    | 5,1341          | 0,0002         |
| SUP x MES x LOC            | 16        | 3246      | 2,3085          | 0,0002         |
| PROF x SUP x MES x LOC     | 16        | 2941,3    | 2,0918          | 0,0002         |
| Residual                   | 324       | 1406,1    |                 |                |
| Total                      | 431       |           |                 |                |

**Tabla 8.4.** Resultados de los PERMANOVAs para analizar la variación espacio-temporal de la estructura de las comunidades de algas en los bloques experimentales, según la profundidad, superficie, mes y localidad.



**Figura 8.3.a.** Resultados de los análisis de ordenación (PCO). 1. Puerto Trigo, 7-8 m, superficie horizontal; 2. Puerto Trigo, 7-8 m, superficie vertical; 3. Puerto Trigo, 15-16 m, superficie horizontal; 4. Puerto Trigo, 15-16 m, superficie vertical; 5. La Bajita, 7-8 m, superficie horizontal; 6. La Bajita, 7-8 m, superficie vertical.



**Figura 8.3.b.** Resultados de los análisis de ordenación (PCO). 7. La Bajita, 15-16 m, superficie horizontal; 8. La Bajita, 15-16 m, superficie vertical; 9. Playa del Pozo, 7-8 m, superficie horizontal; 10. Playa del Pozo, 7-8 m, superficie vertical; 11. Playa del Pozo, 15-16 m, superficie horizontal; 12. Playa del Pozo, 15-16 m, superficie vertical.

### **Variación espacio-temporal en la cobertura total, riqueza y diversidad.**

La variación en el porcentaje de la cobertura total reflejó interacción significativa entre todos los factores estudiados (PROFUNDIDAD x SUPERFICIE x MES x LOCALIDAD) (Tabla 8.5). Existió variación temporal en la cobertura total, pero ésta a su vez varió de diferente manera entre las profundidades, superficies y localidades estudiadas. En general, el porcentaje de cobertura por profundidades fue de  $5,28 \pm 5,2\%$  a 7-8 m y de  $5,26 \pm 5,10\%$  a 15-16 m. La cobertura en las superficies horizontales de los bloques fue de  $4,95 \pm 5,42\%$ , y  $5,60 \pm 4,88\%$  en las superficies verticales.

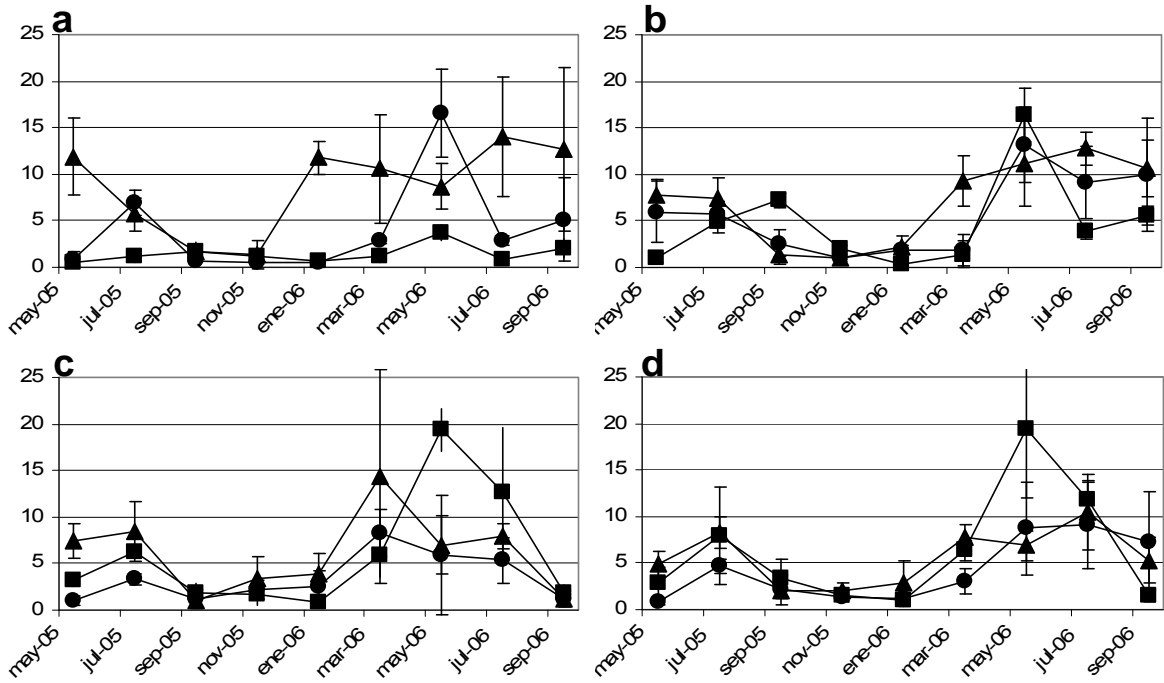
Por localidades, la cobertura fue de  $4,58 \pm 5,49\%$  en Puerto Trigo,  $6,86 \pm 5,11\%$  en La Bajita y  $4,37 \pm 4,51\%$  en la Playa del Pozo. Sin embargo, pese a la interacción entre los factores existe una clara variación temporal en la cobertura total (Fig. 8.4). Se observa un periodo de máxima cobertura entre los meses de marzo y julio, con picos en mayo, de hasta  $19,40 \pm 7,33\%$ ; y un periodo de baja cobertura entre septiembre y enero, con mínimos en noviembre y enero de hasta  $0,53 \pm 0,14\%$ . En los meses de la segunda primavera del experimento los valores de cobertura fueron superiores a los de la primera (Fig. 8.4).

La riqueza (número de especies/muestra) mostró interacción significativa entre los factores PROFUNDIDAD x MES x LOCALIDAD, por tanto el número de especies varió con la profundidad pero según los meses y localidades. Para el factor SUPERFICIE también se encontraron diferencias significativas (Tabla 8.5). Por profundidades, la riqueza fue de  $14,57 \pm 4,69$  especies a 7-8 m y de  $15,98 \pm 4,44$  especies a 15-16 m. Por localidades, Puerto Trigo registró  $15,06 \pm 5,16$  especies, La Bajita  $17,19 \pm 3,77$  especies, y Playa del Pozo  $13,57 \pm 4,04$  especies. Aunque los valores máximos de riqueza se registraron en algunos casos en mayo ( $22,75 \pm 5,12$  especies) y los mínimos en septiembre ( $7,5 \pm 1,73$  especies), no se observó un patrón de variación temporal claro (Fig. 8.5). Entre las superficies de los bloques experimentales, la riqueza fue ligeramente superior en las superficies verticales, con  $16,23 \pm 4,72$  especies, frente a  $14,31 \pm 4,31$  especies en las superficies horizontales (Fig. 8.6).

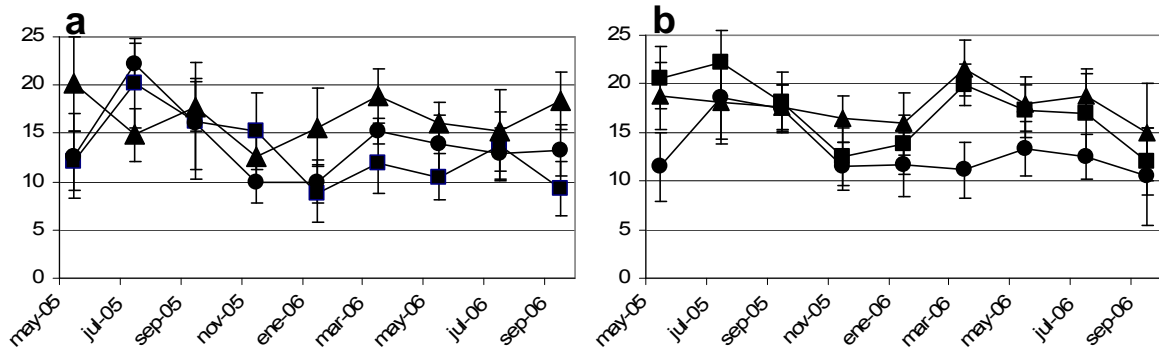
La diversidad reflejó interacción entre los factores PROFUNDIDAD x SUPERFICIE x MES x LOCALIDAD (Tabla 8.3). Existió por tanto variación temporal, pero diferente en función de la profundidad, superficie del bloque y localidad estudiada. Por profundidades, la diversidad a 7-8 m fue  $1,44 \pm 0,47$  y  $1,59 \pm 0,45$  a 15-16 m. Por superficies, en la horizontal fue  $1,49 \pm 0,47$  y en la vertical  $1,55 \pm 0,45$ . Por localidades, los valores fueron en Puerto Trigo  $1,59 \pm 0,45$ , en La Bajita  $1,48 \pm 0,50$  y en Playa del Pozo  $1,48 \pm 0,42$ . La variación temporal no mostró regularidad y valores máximos y mínimos alternaron en función de las profundidades, superficies y localidades (Fig. 8.7).

| <b>Cobertura total</b>     |           |           |                 |                |
|----------------------------|-----------|-----------|-----------------|----------------|
| <b>Fuente de variación</b> | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| PROF                       | 1         | 0,064     | 0,16478         | 0,9918         |
| SUP                        | 1         | 45,624    | 0,50929         | 0,7738         |
| MES                        | 8         | 484,59    | 6,0199          | 0,002          |
| LOC                        | 2         | 274,87    | 3,4146          | 0,0608         |
| PROF x SUP                 | 1         | 21,7      | 0,82716         | 0,5648         |
| PROF x MES                 | 8         | 62,151    | 1,1834          | 0,3668         |
| PROF x LOC                 | 2         | 256,94    | 4,8926          | 0,022          |
| SUP x MES                  | 8         | 41,536    | 2,6169          | 0,0548         |
| SUP x LOC                  | 2         | 79,214    | 4,9907          | 0,0178         |
| MES x LOC                  | 16        | 80,498    | 9,7717          | 0,0002         |
| PROF x SUP x MES           | 8         | 9,0017    | 0,45563         | 0,8712         |
| PROF x SUP x LOC           | 2         | 41,117    | 2,0812          | 0,1648         |
| PROF x MES x LOC           | 16        | 52,517    | 6,3751          | 0,0002         |
| SUP x MES x LOC            | 16        | 15,872    | 1,9267          | 0,0152         |
| PROF x SUP x MES x LOC     | 16        | 19,756    | 2,3983          | 0,0014         |
| Residual                   | 324       | 8,2378    |                 |                |
| Total                      | 431       |           |                 |                |
| <b>Riqueza</b>             |           |           |                 |                |
| <b>Fuente de variación</b> | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| PROF                       | 1         | 212,52    | 1,1277          | 0,4112         |
| SUP                        | 1         | 394,84    | 4,7214          | 0,032          |
| MES                        | 8         | 477,96    | 7,2421          | 0,0062         |
| LOC                        | 2         | 237,86    | 3,6041          | 0,0188         |
| PROF x SUP                 | 1         | 9,1875    | 0,70983         | 0,633          |
| PROF x MES                 | 8         | 205,76    | 5,3025          | 0,0166         |
| PROF x LOC                 | 2         | 17,115    | 0,44105         | 0,876          |
| SUP x MES                  | 8         | 41,127    | 3,2383          | 0,0604         |
| SUP x LOC                  | 2         | 45,19     | 3,5582          | 0,0164         |
| MES x LOC                  | 16        | 65,997    | 8,5166          | 0,0002         |
| PROF x SUP x MES           | 8         | 7,0069    | 0,72278         | 0,5022         |
| PROF x SUP x LOC           | 2         | 19,594    | 2,0211          | 0,111          |
| PROF x MES x LOC           | 16        | 38,804    | 5,0074          | 0,0002         |
| SUP x MES x LOC            | 16        | 12,7      | 1,6389          | 0,063          |
| PROF x SUP x MES x LOC     | 16        | 9,6944    | 1,251           | 0,229          |
| Residual                   | 324       | 7,7492    |                 |                |
| Total                      | 431       |           |                 |                |
| <b>Diversidad</b>          |           |           |                 |                |
| <b>Fuente de variación</b> | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| PROF                       | 1         | 2,2567    | 23,954          | 0,0002         |
| SUP                        | 1         | 0,37221   | 3,9509          | 0,0478         |
| MES                        | 8         | 0,56371   | 5,9835          | 0,0034         |
| LOC                        | 2         | 2,3909    | 25,378          | 0,0002         |
| PROF x SUP                 | 1         | 0,0118    | 0,12487         | 0,7188         |
| PROF x MES                 | 8         | 0,62114   | 6,5931          | 0,0016         |
| PROF x LOC                 | 2         | 0,41226   | 4,3759          | 0,0002         |
| SUP x MES                  | 8         | 1,6333    | 17,337          | 0,0002         |
| SUP x LOC                  | 2         | 0,25571   | 2,7143          | 0,0052         |
| MES x LOC                  | 16        | 0,86385   | 9,1694          | 0,0002         |
| PROF x SUP x MES           | 8         | 0,14432   | 1,5319          | 0,2294         |
| PROF x SUP x LOC           | 2         | 0,14483   | 1,5374          | 0,1452         |
| PROF x MES x LOC           | 16        | 0,49979   | 5,305           | 0,0002         |
| SUP x MES x LOC            | 16        | 0,21469   | 2,2789          | 0,0024         |
| PROF x SUP x MES x LOC     | 16        | 0,23675   | 2,513           | 0,001          |
| Residual                   | 324       | 0,094     |                 |                |
| Total                      | 431       |           |                 |                |

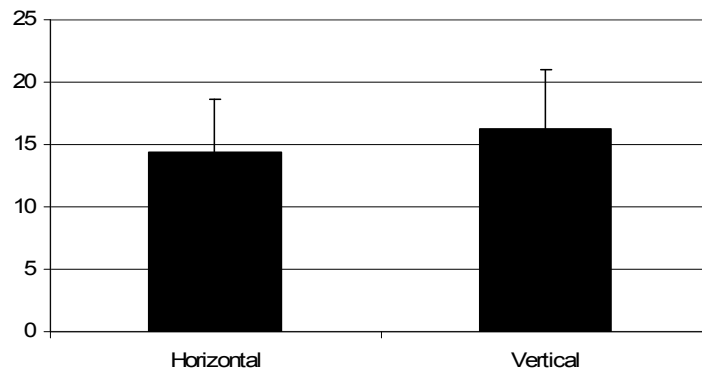
**Tabla 8.5.** Resultados de los ANOVAs de cuatro vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos para analizar la variación espacio-temporal de la cobertura total, riqueza y diversidad de las comunidades de algas en los bloques experimentales, según la profundidad, superficie, mes y localidad.



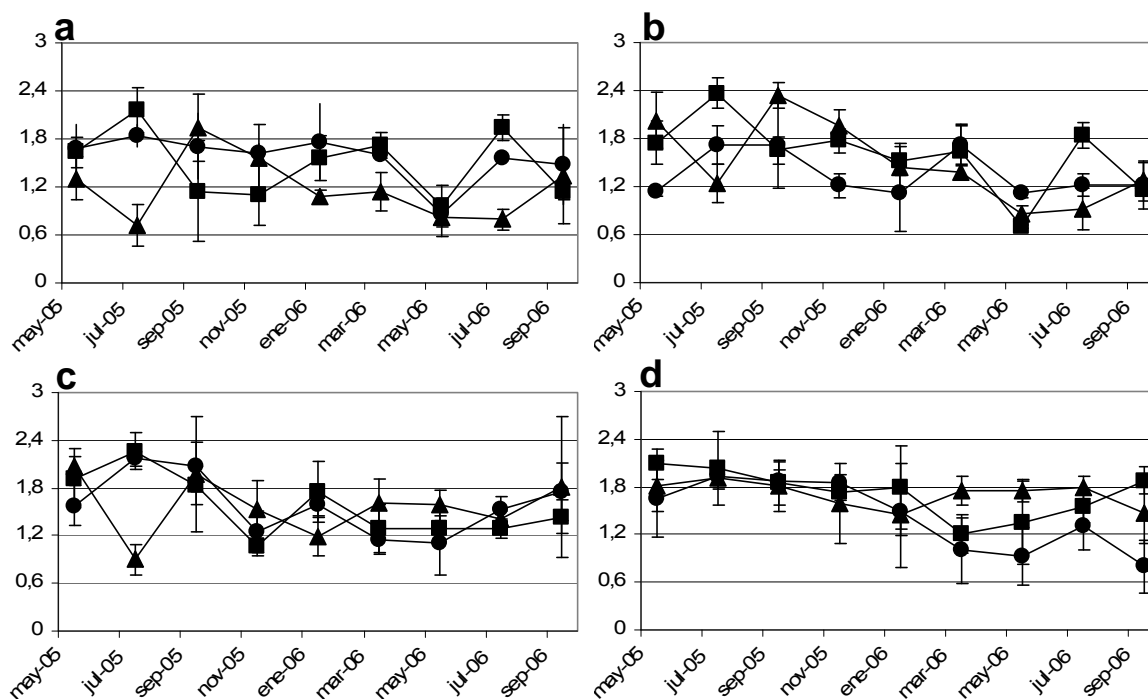
**Figura 8.4.** Variación de los valores medios de la cobertura total ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●). **a.** profundidad 7-8 m, superficie horizontal; **b.** profundidad 7-8 m, superficie vertical; **c.** profundidad 15-16 m, superficie horizontal; **d.** profundidad 15-16 m, superficie vertical.



**Figura 8.5.** Variación de los valores medios de riqueza ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales a 7-8 m de profundidad (**a**) y a 15-16 m de profundidad (**b**), en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●).



**Figura 8.6.** Variación de los valores medios de riqueza ( $\pm$ SD) en los dos tipos de superficie de los bloques experimentales.



**Figura 8.7.** Variación de los valores medios de diversidad ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●). **a.** profundidad 7-8 m, superficie horizontal; **b.** profundidad 7-8 m, superficie vertical; **c.** profundidad 15-16 m, superficie horizontal; **d.** profundidad 15-16 m, superficie vertical.

### Variación espacio-temporal en la cobertura de los taxones más abundantes.

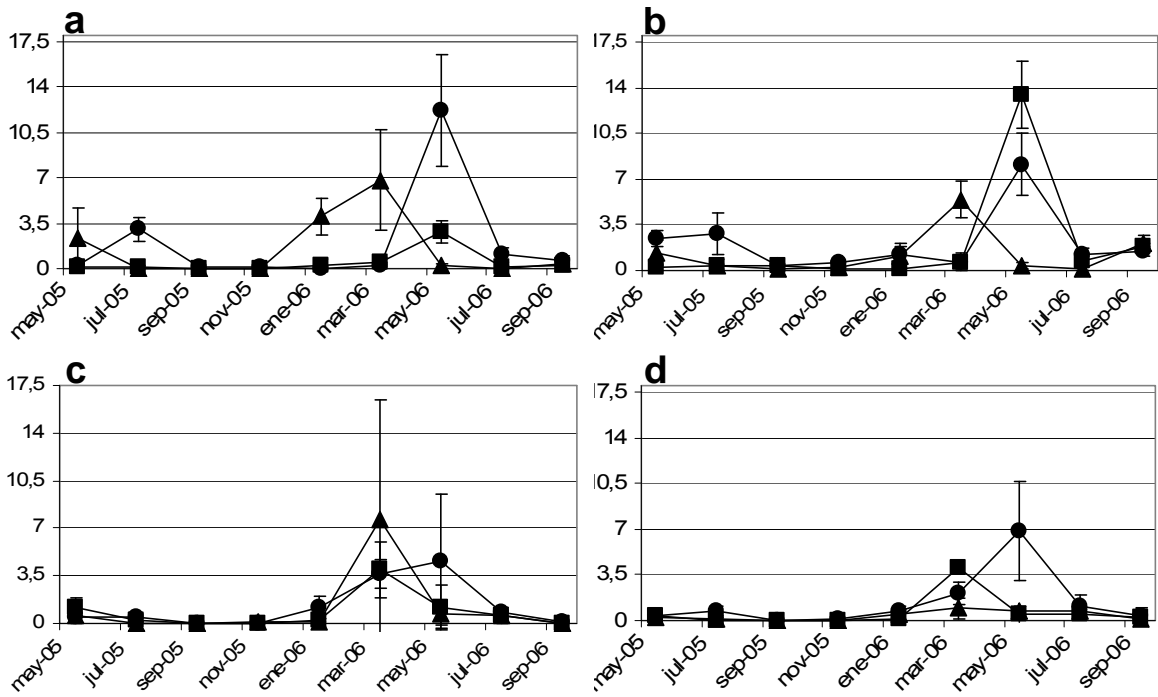
La cobertura de *Colpomenia sinuosa* mostró interacción significativa para los cuatro factores estudiados (PROFUNDIDAD x SUPERFICIE x MES x LOCALIDAD) (Tabla 8.6). Existió una clara variación temporal en su cobertura, sin embargo ésta fue diferente entre las profundidades, superficies y localidades (Fig. 8.8). Por profundidades, la cobertura a 7-8 m fue  $1,55 \pm 2,94\%$  y a 15-16 m de  $0,93 \pm 2,11\%$ . Por superficies, en la horizontal fue  $1,19 \pm 2,70\%$  y en la vertical  $1,29 \pm 2,45\%$ . Por localidades, los valores fueron en Puerto Trigo  $0,98 \pm 2,40\%$ , en La Bajita  $1,07 \pm 2,40\%$  y en Playa del Pozo  $1,67 \pm 2,85\%$ . Temporalmente, se observó una variación regular en la cobertura de la especie, con mínimos en septiembre y noviembre y máximos en mayo. (Fig. 8.8).

*Pseudotetraspora marina* reveló interacción entre los factores PROFUNDIDAD x MES x LOCALIDAD y SUPERFICIE x MES x LOCALIDAD (Tabla 8.6). Su cobertura varió por tanto significativamente con el tiempo, pero a su vez con profundidades y localidades, y superficies y localidades (Figs. 8.9, 8.10). La cobertura a 7-8 m fue de  $0,73 \pm 2,41\%$ , y a 15-16 m de  $0,90 \pm 2,10\%$ . Por superficies, en la horizontal fue  $0,62 \pm 2,22\%$  y en la vertical  $1,01 \pm 2,28\%$ . Por localidades, los valores fueron en Puerto Trigo  $0,66 \pm 1,81\%$ , en La Bajita  $0,90 \pm 2,55\%$  y en Playa del Pozo  $0,90 \pm 2,35\%$ . En general, las menores coberturas se observaron en noviembre-marzo, mientras que las mayores entre mayo-septiembre, con picos de abundancia en julio y septiembre. El periodo de mayo-septiembre del segundo año presentó una cobertura muy superior al primero (Figs. 8.9, 8.10).

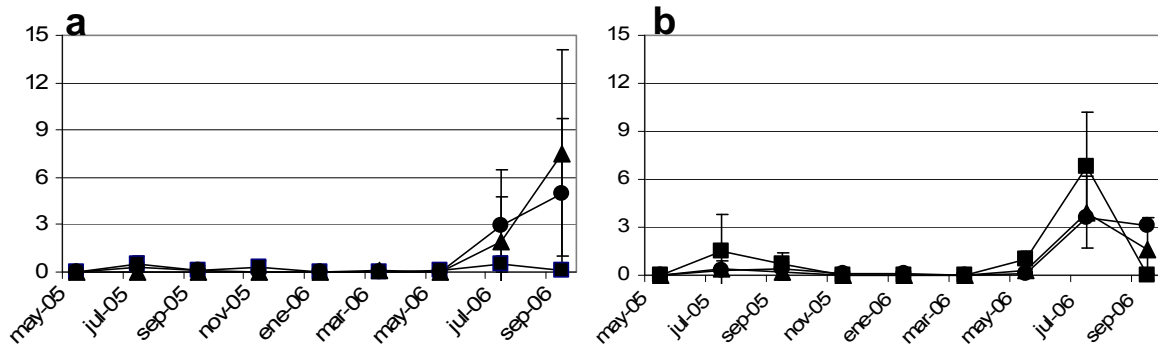
| <b><i>Colpomenia sinuosa</i></b>      |     |         |          |         |
|---------------------------------------|-----|---------|----------|---------|
| Fuente de variación                   | gl  | MC      | Pseudo-F | P(perm) |
| PROF                                  | 1   | 41,977  | 2,4271   | 0,1306  |
| SUP                                   | 1   | 1,0796  | 0,38481  | 0,879   |
| MES                                   | 8   | 99,997  | 2,833    | 0,0406  |
| LOC                                   | 2   | 19,969  | 0,56575  | 0,5152  |
| PROF x SUP                            | 1   | 13,291  | 2,5215   | 0,1212  |
| PROF x MES                            | 8   | 22,538  | 1,6191   | 0,1946  |
| PROF x LOC                            | 2   | 0,49218 | 3,54E-02 | 0,9634  |
| SUP x MES                             | 8   | 7,3877  | 1,1079   | 0,4134  |
| SUP x LOC                             | 2   | 12,747  | 1,9115   | 0,1824  |
| MES x LOC                             | 16  | 35,297  | 19,405   | 0,0002  |
| PROF x SUP x MES                      | 8   | 2,6067  | 0,231    | 0,976   |
| PROF x SUP x LOC                      | 2   | 7,1396  | 0,63269  | 0,5398  |
| PROF x MES x LOC                      | 16  | 13,92   | 7,6527   | 0,0002  |
| SUP x MES x LOC                       | 16  | 6,6683  | 3,6661   | 0,0002  |
| PROF x SUP x MES x LOC                | 16  | 11,285  | 6,204    | 0,0002  |
| Residual                              | 324 | 1,8189  |          |         |
| Total                                 | 431 |         |          |         |
| <b><i>Pseudotetraspora marina</i></b> |     |         |          |         |
| Fuente de variación                   | gl  | MC      | Pseudo-F | P(perm) |
| PROF                                  | 1   | 3,3145  | 0,2577   | 0,9612  |
| SUP                                   | 1   | 16,128  | 1,308    | 0,3304  |
| MES                                   | 8   | 81,723  | 6,5583   | 0,0034  |
| LOC                                   | 2   | 2,8009  | 0,22478  | 0,8764  |
| PROF x SUP                            | 1   | 1,596   | 0,77449  | 0,5876  |
| PROF x MES                            | 8   | 23,752  | 3,3479   | 0,0156  |
| PROF x LOC                            | 2   | 16,639  | 2,3454   | 0,1246  |
| SUP x MES                             | 8   | 3,7159  | 0,58254  | 0,777   |
| SUP x LOC                             | 2   | 13,492  | 2,1151   | 0,1516  |
| MES x LOC                             | 16  | 12,461  | 5,1749   | 0,0002  |
| PROF x SUP x MES                      | 8   | 1,9379  | 1,0339   | 0,452   |
| PROF x SUP x LOC                      | 2   | 2,5429  | 1,3567   | 0,2852  |
| PROF x MES x LOC                      | 16  | 7,0946  | 2,9463   | 0,0008  |
| SUP x MES x LOC                       | 16  | 6,3788  | 2,6491   | 0,001   |
| PROF x SUP x MES x LOC                | 16  | 1,8743  | 0,7784   | 0,7298  |
| Residual                              | 324 | 2,4079  |          |         |
| Total                                 | 431 |         |          |         |
| <b><i>Cladosiphon contortus</i></b>   |     |         |          |         |
| Fuente de variación                   | gl  | MC      | Pseudo-F | P(perm) |
| PROF                                  | 1   | 41,452  | 1,1609   | 0,3998  |
| SUP                                   | 1   | 7,2064  | 0,72258  | 0,6286  |
| MES                                   | 8   | 34,114  | 1,1032   | 0,3974  |
| LOC                                   | 2   | 216,71  | 7,0079   | 0,0082  |
| PROF x SUP                            | 1   | 4,0738  | 1,8416   | 0,212   |
| PROF x MES                            | 8   | 10,042  | 0,92601  | 0,5174  |
| PROF x LOC                            | 2   | 35,005  | 3,228    | 0,069   |
| SUP x MES                             | 8   | 2,5435  | 1,2794   | 0,3228  |
| SUP x LOC                             | 2   | 10,181  | 5,1211   | 0,0218  |
| MES x LOC                             | 16  | 30,923  | 40,994   | 0,0002  |
| PROF x SUP x MES                      | 8   | 1,8815  | 1,1453   | 0,3794  |
| PROF x SUP x LOC                      | 2   | 1,2227  | 0,74428  | 0,4878  |
| PROF x MES x LOC                      | 16  | 10,844  | 14,376   | 0,0002  |
| SUP x MES x LOC                       | 16  | 1,988   | 2,6355   | 0,0004  |
| PROF x SUP x MES x LOC                | 16  | 1,6428  | 2,1779   | 0,004   |
| Residual                              | 324 | 0,75434 |          |         |
| Total                                 | 431 |         |          |         |

**Tabla 8.6.** Resultados de los ANOVAs de cuatro vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos para analizar la variación espacio-temporal de la cobertura de estas especies en los bloques experimentales, según la profundidad, superficie, mes y localidad.

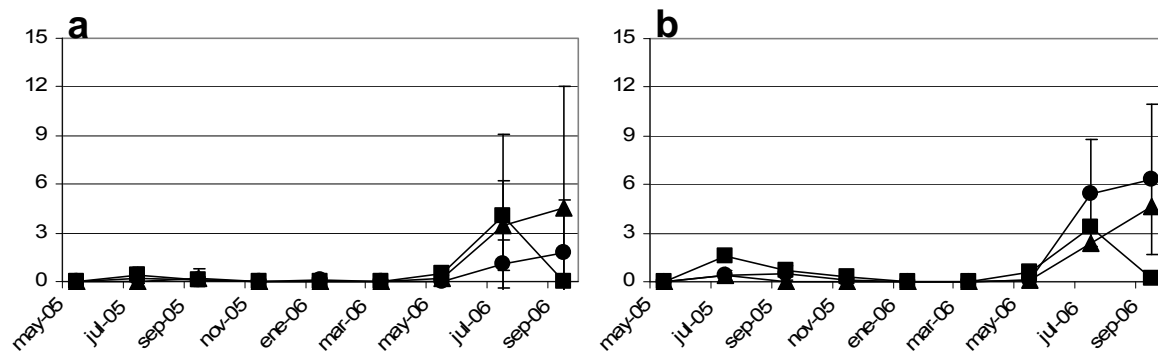




**Figura 8.8.** Variación de los valores medios de la cobertura de *Colpomenia sinuosa* ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●). **a.** profundidad 7-8 m, superficie horizontal; **b.** profundidad 7-8 m, superficie vertical; **c.** profundidad 15-16 m, superficie horizontal; **d.** profundidad 15-16 m, superficie vertical.

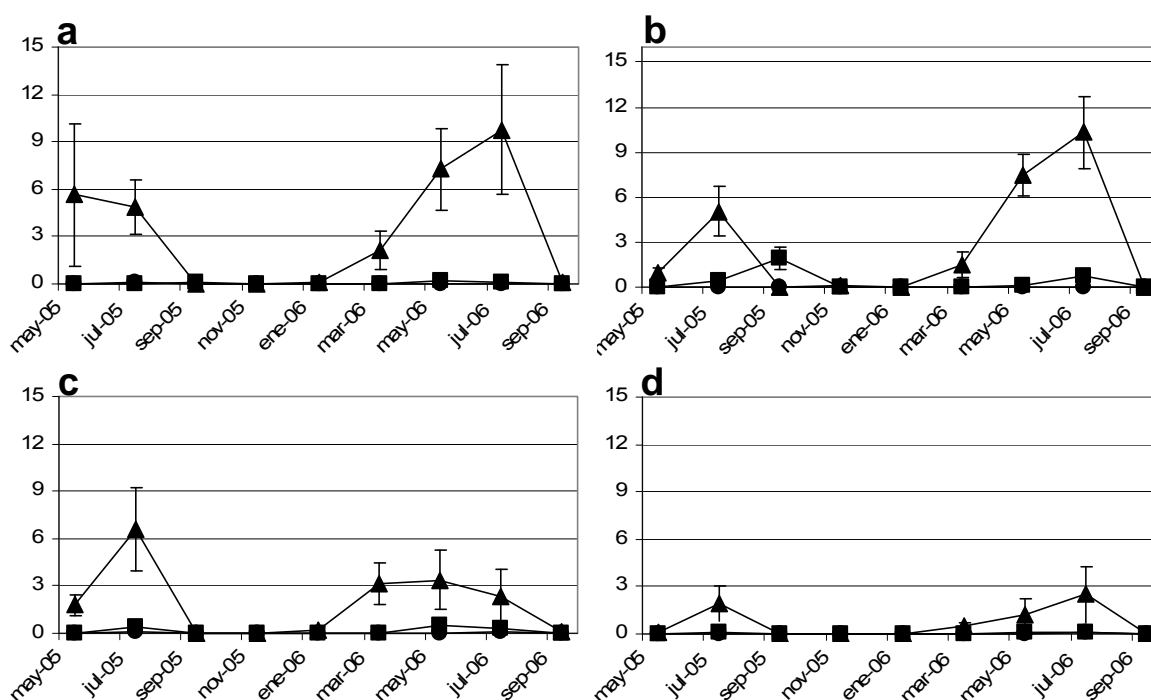


**Figura 8.9.** Variación de los valores medios de cobertura de *Pseudotetraspora marina* ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales a 7-8 m de profundidad (**a**) y a 15-16 m de profundidad (**b**), en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●).



**Figura 8.10.** Variación de los valores medios de cobertura de *Pseudotetraspora marina* ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales en las superficies horizontales (**a**) y en las superficies verticales (**b**), en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●).

La cobertura de *Cladosiphon contortus* reflejó también la interacción entre los factores PROFUNDIDAD x SUPERFICIE x MES x LOCALIDAD (Tabla 8.6). Nuevamente se reconoció variación temporal en la cobertura pero ésta a su vez varió de diferente manera según las profundidades, superficies y localidades (Fig. 8.11). A 7-8 m de profundidad la cobertura fue de  $1,10 \pm 2,67\%$  mientras que a 15-16 m fue de  $0,48 \pm 1,29\%$ . Por superficies, en la horizontal fue  $0,92 \pm 2,30\%$  y en la vertical  $0,66 \pm 1,91\%$ . Por localidades, las diferencias fueron marcadas, con valores máximos en La Bajita ( $2,20 \pm 3,22\%$ ) y mínimos en Playa del Pozo ( $0,01 \pm 0,04\%$ ). Puerto Trigo presentó unas coberturas intermedias ( $0,14 \pm 0,37\%$ ). La especie mostró una clara variación estacional. Los valores más elevados correspondieron al periodo marzo-julio, con picos de cobertura en julio, mientras que los más bajos se encontraron en septiembre-enero (Fig. 8.11).



**Figura 8.11.** Variación de los valores medios de cobertura de *Cladosiphon contortus* ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales en las tres localidades: Puerto Trigo ( $\blacksquare$ ), La Bajita ( $\blacktriangle$ ) y Playa del Pozo ( $\bullet$ ). **a.** profundidad 7-8 m, superficie horizontal; **b.** profundidad 7-8 m, superficie vertical; **c.** profundidad 15-16 m, superficie horizontal; **d.** profundidad 15-16 m, superficie vertical.

Para *Rosenvingea intricata* se encontró interacción significativa entre los factores PROFUNDIDAD x MES x LOCALIDAD y diferencias para el factor SUPERFICIE (Tabla 8.7). La cobertura osciló en el tiempo, pero también conjuntamente entre profundidades y localidades. Por otro lado, se reconocieron diferencias entre las dos superficies de los bloques (Figs. 8.12, 8.13). Por profundidades, a 7-8 m la cobertura fue  $0,46 \pm 0,93\%$  y a 15-16 m de  $0,85 \pm 2,61\%$ . Por localidades, Puerto Trigo registró  $1,01 \pm 3,15\%$ , La Bajita  $0,35 \pm 0,68\%$  y Playa del Pozo  $0,60 \pm 1,12\%$ . Temporalmente, los valores más altos correspondieron con los meses de mayo y julio, mientras que los más bajos con noviembre y enero. La cobertura en la segunda primavera en Puerto Trigo fue muy superior a la de la primera. Por superficies, presentó mayor cobertura en las verticales ( $0,80 \pm 2,12\%$ ) que en las horizontales ( $0,51 \pm 1,79\%$ ) (Figs. 8.12, 8.13).

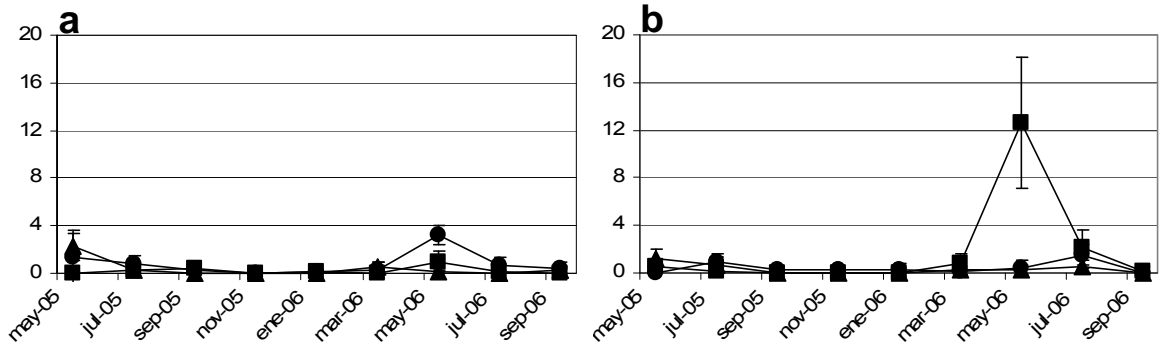
Finalmente la cobertura de *Nemacystus flexuosus* también reflejó la interacción entre todos los factores (PROFUNDIDAD x SUPERFICIE x MES x LOCALIDAD) (Tabla 8.5; Fig. 8.14). La variación temporal en la cobertura ocurrió de diferente manera según la profundidad, superficie y localidad. A 7-8 m de profundidad la cobertura fue  $0,13\pm 0,23\%$ , y a 15-16 m de  $0,30\pm 0,60\%$ . Por superficies, en las horizontales fue  $0,17\pm 0,37\%$  y en las verticales  $0,26\pm 0,54\%$ . Por localidades, Puerto Trigo registró  $0,09\pm 0,20\%$ , La Bajita  $0,40\pm 0,70\%$  y Playa del Pozo  $0,16\pm 0,27\%$ . El mes con mayor cobertura fue mayo, y los valores mínimos se dieron en noviembre y enero.

| <b><i>Rosenvingeia intricata</i></b> |     |         |          |         |
|--------------------------------------|-----|---------|----------|---------|
| Fuente de variación                  | gl  | MC      | Pseudo-F | P(perm) |
| PROF                                 | 1   | 16,152  | 0,74793  | 0,6066  |
| SUP                                  | 1   | 8,8154  | 5,0292   | 0,0264  |
| MES                                  | 8   | 39,292  | 1,6582   | 0,1778  |
| LOC                                  | 2   | 15,853  | 0,66904  | 0,5296  |
| PROF x SUP                           | 1   | 0,23148 | 0,70389  | 0,6284  |
| PROF x MES                           | 8   | 13,948  | 0,55509  | 0,8102  |
| PROF x LOC                           | 2   | 41,245  | 1,6414   | 0,2206  |
| SUP x MES                            | 8   | 0,63315 | 1,3534   | 0,2894  |
| SUP x LOC                            | 2   | 1,2127  | 2,5922   | 0,1046  |
| MES x LOC                            | 16  | 23,696  | 26,125   | 0,0002  |
| PROF x SUP x MES                     | 8   | 0,77543 | 1,3452   | 0,293   |
| PROF x SUP x LOC                     | 2   | 0,37236 | 0,64597  | 0,5204  |
| PROF x MES x LOC                     | 16  | 25,128  | 27,704   | 0,0002  |
| SUP x MES x LOC                      | 16  | 0,46784 | 0,5158   | 0,9576  |
| PROF x SUP x MES x LOC               | 16  | 0,57643 | 0,63553  | 0,8804  |
| Residual                             | 324 | 0,90702 |          |         |
| Total                                | 431 |         |          |         |

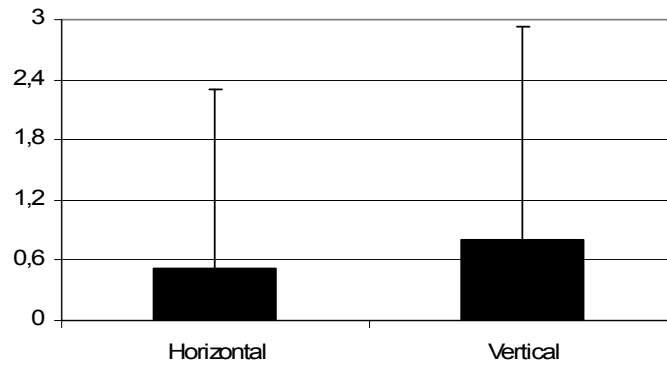
  

| <b><i>Nemacystus flexuosus</i></b> |     |         |          |         |
|------------------------------------|-----|---------|----------|---------|
| Fuente de variación                | gl  | MC      | Pseudo-F | P(perm) |
| PROF                               | 1   | 3,3653  | 1,4341   | 0,2972  |
| SUP                                | 1   | 0,97428 | 2,3973   | 0,139   |
| MES                                | 8   | 3,1653  | 4,9402   | 0,0048  |
| LOC                                | 2   | 3,642   | 5,6841   | 0,0142  |
| PROF x SUP                         | 1   | 0,00036 | 0,38915  | 0,8724  |
| PROF x MES                         | 8   | 0,8333  | 1,5699   | 0,205   |
| PROF x LOC                         | 2   | 1,8834  | 3,5483   | 0,0572  |
| SUP x MES                          | 8   | 0,41706 | 2,8678   | 0,0342  |
| SUP x LOC                          | 2   | 0,050   | 0,34385  | 0,7072  |
| MES x LOC                          | 16  | 0,64073 | 12,721   | 0,0002  |
| PROF x SUP x MES                   | 8   | 0,23218 | 0,8752   | 0,568   |
| PROF x SUP x LOC                   | 2   | 0,45047 | 1,698    | 0,2118  |
| PROF x MES x LOC                   | 16  | 0,53078 | 10,539   | 0,0002  |
| SUP x MES x LOC                    | 16  | 0,14543 | 2,8875   | 0,0002  |
| PROF x SUP x MES x LOC             | 16  | 0,26528 | 5,2671   | 0,0002  |
| Residual                           | 324 | 0,050   |          |         |
| Total                              | 431 |         |          |         |

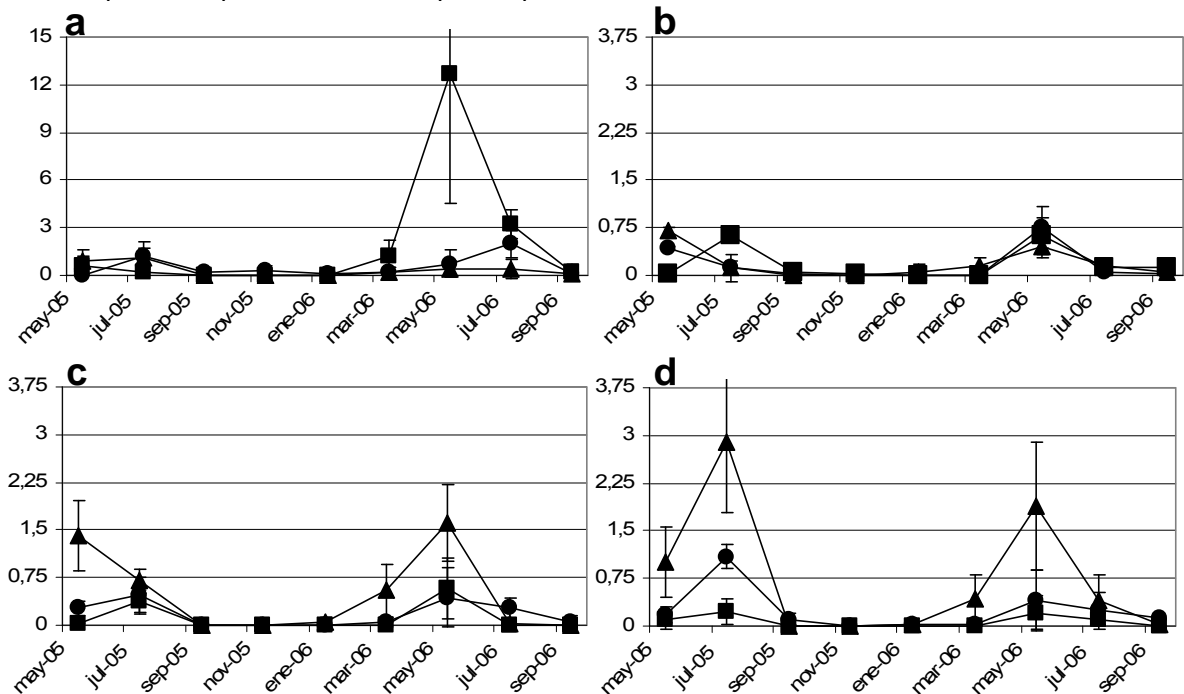
**Tabla 8.7.** Resultados de los ANOVAs de cuatro vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos para analizar la variación espacio-temporal de la cobertura de estas especies en los bloques experimentales, según la profundidad, superficie, mes y localidad.



**Figura 8.12.** Variación de los valores medios de cobertura de *Rosenvingea intricata* ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales en la profundidad 7-8 m (a) y en la profundidad 15-16 m (b), en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●).



**Figura 8.13.** Variación de los valores medios de cobertura de *Rosenvingea intricata* ( $\pm$ SD) en los dos tipos de superficie de los bloques experimentales



**Figura 8.14.** Variación de los valores medios de la cobertura de *Nemacystus flexuosus* ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●). a. profundidad 7-8 m, superficie horizontal; b. profundidad 7-8 m, superficie vertical; c. profundidad 15-16 m, superficie horizontal; d. profundidad 15-16 m, superficie vertical.

## DISCUSIÓN.

Los resultados de este trabajo evidencian que en los procesos de fijación y reclutamiento en comunidades establecidas en sustratos inestables experimentales intervienen un elevado número de especies. La riqueza observada en los nuevos sustratos reemplazados cada dos meses fue, sin considerar macrófitos costrosos, de 111 especies, que aunque es inferior a la riqueza registrada en las comunidades naturales (163 especies), refuerza la evidencia de la elevada diversidad que atesora este tipo de comunidades (ver Capítulo VII). La mayor parte de las especies identificadas corresponden con estadios tempranos de desarrollo de los diferentes hábitos (Foto 8.2), y los grupos funcionales dominantes son las especies filamentosas y pequeños macrófitos corticados. En número de especies, como en todas las comunidades de macroalgas sublitorales de las islas, dominan las rodófitas frente a las feofíceas y clorófitas (ver Capítulos II, IV, VII). Aunque no fue cuantificado, en la colonización del nuevo sustrato intervienen principalmente esporas o zigotos, pero en algunas especies son fragmentos vegetativos, como los propágulos especializados de *Sphacelaria* o simples fragmentos del talo, como en *Hypnea spinella* o *Gelidiopsis intricata*.

La frecuencia en que fueron observadas las especies en las dos profundidades y en las dos superficies de los bloques experimentales a lo largo del periodo de estudio permite reconocer una progresiva variación desde especies ocasionales, exclusivas de una profundidad, o de una sola de las superficies de los bloques, hasta especies con presencia constante a lo largo del año. Casi la mitad de las especies identificadas aparecen de forma constante o muy frecuente, lo que es indicativo de que durante todo el año en ambas cotas de profundidad existe un elevado número de diásporas disponibles para la colonización del sustrato. Además, se detecta un grupo de especies con un comportamiento claramente estacional (p.ej. *Heterosiphonia crispella* está presente durante otoño-invierno; *Spyridia hypnoides* durante primavera-verano) (ver Tablas 8.1 y 8.2). La fijación y el reclutamiento está en gran medida sujeto a la disponibilidad de diásporas en el lugar donde sucede el evento, dado que la mayor parte de ellas proviene de las comunidades situadas en el entorno (Kendrick & Walker, 1995; Norton, 1992; Frascchetti et al., 2003; Bobadilla & Santelices, 2005).

Entre las especies identificadas en los bloques experimentales, sólo seis (*Cladophora coelothrix*, *Dictyota implexa*, *Giraudia sphacelarioides*, *Hecatonema terminale*, *Ulva compressa* y *Ulvella setchelli*) no fueron reconocidas en las piedras y cascajos naturales, previamente analizados en el Capítulo VII. Por el contrario, entre las especies identificadas en los sustratos naturales, 56 no se reconocieron en los bloques experimentales (Tabla 8.8).

Las diferencias evidentes entre las poblaciones recién establecidas en los sustratos artificiales y las aparentemente maduras de las piedras naturales, pueden ser debidas, tanto a la propia naturaleza del sustrato artificial, como al proceso de sucesión. El sustrato artificial puede reproducir mal la complejidad del sustrato natural y tener características físico-químicas que favorecen el desarrollo de poblaciones diferentes a las de los sustratos naturales (Smith & Rule, 2002). No obstante, los sustratos artificiales constituyen una herramienta ampliamente utilizada en la evaluación de los procesos de fijación y reclutamiento (Benedetti-Cecchi et al., 2001; Bellgrove et al., 2004; Bulleri, 2005).



**Foto 8.2.** Diferentes aspectos in situ de los bloques experimentales. Arriba, detalle de un bloque donde se observa principalmente el reclutamiento en la superficie horizontal. Centro, detalle de un bloque, mostrando las diferencias en reclutamiento entre las superficies horizontal y vertical. Abajo, bloques experimentales recién introducidos (izquierda) y después de dos meses de experimentación (derecha).

Por otra parte, los datos obtenidos de los dos primeros meses de exposición de los bloques experimentales dan información sobre las macroalgas que se fijan en sustratos nuevos a lo largo del año y sobre el reclutamiento inmediatamente posterior, así como sobre las diferencias con las poblaciones de las piedras, que pueden ser también resultado de comparar etapas diferentes del proceso de sucesión.

|                                   |                                     |
|-----------------------------------|-------------------------------------|
| <i>Acetabularia calyculus</i>     | <i>Myriogramme minuta</i>           |
| <i>Acrosorium ciliolatum</i>      | <i>Ernodesmis verticillata</i>      |
| <i>Anadyomene stellata</i>        | <i>Ganonema farinosum</i>           |
| <i>Apoglossum ruscifolium</i>     | <i>Ganonema lubricum</i>            |
| <i>Botryocladia macaronesica</i>  | <i>Gracilaria cervicornis</i>       |
| <i>Botryocladia wynnei</i>        | <i>Grateloupia</i> sp.              |
| <i>Bryopsis hypnoides</i>         | <i>Gymnogongrus crenulatus</i>      |
| <i>Callithamniella tingitana</i>  | <i>Gymnothamnion elegans</i>        |
| <i>Callithamnion tetragonum</i>   | <i>Helminthocladia reyesii</i>      |
| <i>Calosiphonia vermicularis</i>  | <i>Hypnea musciformis</i>           |
| <i>Caulerpa mexicana</i>          | <i>Itonoa marginifera</i>           |
| <i>Caulerpa webbiana</i>          | <i>Laurencia intricata</i>          |
| <i>Ceramium ciliatum</i>          | <i>Meredithia microphylla</i>       |
| <i>Chaetomorpha linum</i>         | <i>Meristotheca decumbens</i>       |
| <i>Chaetomorpha pachynema</i>     | <i>Nemacystus hispanicus</i>        |
| <i>Cladophora dalmatica</i>       | <i>Ophidocladus simpliciusculus</i> |
| <i>Cladophora prolifera</i>       | <i>Osmundea brongniartii</i>        |
| <i>Cladophoropsis membranacea</i> | <i>Plocamium cartilagineum</i>      |
| <i>Codium vermilara</i>           | <i>Polysiphonia breviarticulata</i> |
| <i>Coelothrix irregularis</i>     | <i>Polysiphonia flocculosa</i>      |
| <i>Ctenosiphonia hypnoides</i>    | <i>Polysiphonia funebris</i>        |
| <i>Derbesia tenuissima</i>        | <i>Polysiphonia furcellata</i>      |
| <i>Dictyopteris plagiogramma</i>  | <i>Ptilothamnion pluma</i>          |
| <i>Dictyota bartayresiana</i>     | <i>Scinaia caribaea</i>             |
| <i>Dictyota crenulata</i>         | <i>Scinaia complanata</i>           |
| <i>Dictyota dichotoma</i>         | <i>Sphacelaria cirrosa</i>          |
| <i>Dictyota fasciola</i>          | <i>Valonia utricularis</i>          |
| <i>Dipterosiphonia dendritica</i> | <i>Zonaria tournefortii</i>         |

**Tabla 8.8.** Relación de las especies identificadas en los sustratos naturales (piedras analizadas en Capítulo VII) y no observadas en los bloques experimentales.

Sólo seis especies de las identificadas en los bloques no se detectaron en las piedras naturales. Este escaso número no resulta sorprendente puesto que en las piedras las condiciones inestables de estos fondos permiten generar constantemente sustrato libre de vegetación, con lo que los procesos de fijación y reclutamiento están ocurriendo durante todo el año. Las especies primocolonizadoras, con rápido crecimiento, baja biomasa y gran esfuerzo reproductor (Littler & Littler, 1980; Sousa, 1984; Santelices, 1990; Benedetti-Cecchi et al., 2001), están en estos ambientes siempre presentes y, como la procedencia de las diásporas son las poblaciones residentes, la probabilidad de que estas especies tengan una escasa presencia en las piedras y hayan pasado desapercibidas no debe ser descartada.

Las especies dominantes en cobertura en las comunidades establecidas en los bloques experimentales son distintas a las dominantes en los sustratos naturales (ver Capítulo VII). El grupo de especies de los bloques experimentales son especies anuales, tanto efímeras estacionales (*Cladosiphon contortus*, *Rosenvingea intricata* y *Nemacystus flexuosus*) como anuales con varias generaciones (*Colpomenia sinuosa* y

*Pseudotetraspora marina*), mientras que el grupo de especies de los sustratos naturales lo componen perennes (*Jania adhaerens*, *Lobophora variegata*, *Halopteris scoparia* y *Sargassum* sp.), efímeras estacionales (*Liagora ceranoides*) y anuales con varias generaciones (*Padina pavonica*).

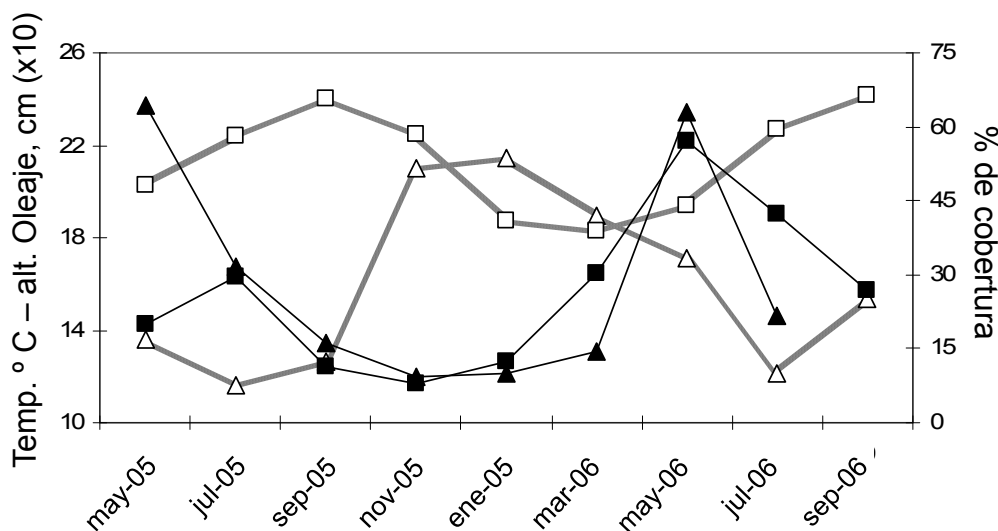
Las especies de mayor abundancia en los bloques experimentales están presentes durante todo el año y dominan todos los periodos estudiados. Desde el punto de vista temporal, presentan todas ellas una variación muy similar con mayores coberturas situadas fundamentalmente en primavera-verano y mínimas en otoño-invierno. *Colpomenia sinuosa* muestra valores interanuales diferentes y es más abundante en aguas someras. En *Pseudotetraspora marina*, que ocupa preferentemente superficies verticales, las diferencias interanuales son aún más importantes. Esta especie es un termófilo recientemente citado para Canarias (Afonso-Carrillo et al., 2007) que en los últimos años ha experimentado un espectacular aumento y expansión de sus poblaciones. *Cladosiphon contortus* es abundante en una de las localidades, sobre todo en las profundidades someras y en las superficies horizontales, revelando una mayor tolerancia a la sedimentación. Por el contrario, *Rosenvingea intricata* y *Nemastus flexuosus* son más abundantes en profundidad y en superficies verticales.

El análisis de la estructura y composición de las comunidades (análisis multivariantes, PCO) refleja grandes diferencias entre las escalas espaciales y temporales consideradas; y evidencia en cierto sentido otra de las características de la fijación y reclutamiento en las comunidades bentónicas, su elevada variabilidad y complejidad, previamente demostrada en numerosos estudios (p.ej., Reed et al., 1988; McGuinness, 1989; Ang, 1991; Vadas et al., 1990, 1992; Dayton et al., 1992; Camus, 1994; Blanchette, 1996; Aberg & Pavic, 1997; Graham et al., 1997; Viejo et al., 1999; Wright & Steinberg, 2001; Coleman, 2003; Bellgrove et al., 2004; Rule & Smith, 2007). Una de las peculiaridades que define a las comunidades naturales establecidas en los sustratos inestables es su elevada variabilidad (ver Capítulo VII), y de acuerdo con Benedetti-Cecchi et al. (2001), las grandes diferencias entre las comunidades recién asentadas pueden ser una consecuencia de la variabilidad exhibida por las comunidades maduras. La interacción encontrada entre las superficies de los bloques, profundidades, localidades y meses refleja que, aunque la fijación y el reclutamiento parecen constituir eventos difícilmente predecibles y repetibles, se pueden reconocer algunos patrones.

Las comunidades iniciales de un mismo mes (en una localidad, profundidad y superficie), son similares entre sí, lo que es reflejo de que la fijación y reclutamiento están íntimamente relacionados con las diásporas disponibles en ese mes. En general, hay coincidencia en los meses muestreados en años sucesivos. Las diferencias entre superficies en una misma localidad y profundidad pueden ser justificadas por el efecto de algunos factores ambientales después de la fijación (ver más abajo). Las comunidades iniciales de los distintos meses (en una localidad, profundidad y superficie) son diferentes, pero las diferencias son más pequeñas entre los meses sucesivos, mostrando una tendencia a formar ciclo, reflejando la variabilidad temporal de la disponibilidad de diásporas. Por último, el conjunto de las comunidades iniciales de primavera-verano muestra notables diferencias con las de otoño-invierno.



La mayor cobertura total en estas comunidades de bloques ocurre en los meses de primavera y verano, mientras que la menor en otoño e invierno. Estas marcadas diferencias estacionales están relacionadas con la variación en las condiciones oceanográficas de las regiones templadas (Hoffmann, 1987; Coma et al., 2000). La variación temporal es consecuencia de diversos factores, tanto bióticos como abióticos, que interactúan entre ellos (Vadas et al., 1990, 1992). En los fondos donde se realizaron los experimentos la presión de herbívoros es muy baja, y por tanto los factores más importantes son el oleaje (relacionado a su vez con la sedimentación y los procesos de abrasión de la arena) y la temperatura (relacionada con la concentración de nutrientes). La mayor cobertura se registra cuando la fuerza del oleaje está decreciendo (después de los máximos invernales) y la movilización de sedimentos es menos intensa, coincidiendo con el inicio del incremento de la temperatura después de los mínimos de finales de invierno que favorecieron la rotura de las termoclinas y el ascenso de nutrientes de aguas profundas. Este patrón es común a las comunidades de piedras naturales y a las de bloques experimentales (Fig. 8.15), poniendo de manifiesto que, en estos ambientes, especialmente el oleaje en combinación con la sedimentación regula la fijación y el reclutamiento, tal como ha sido mostrado en otros estudios en diferentes regiones (Moorjan & Jones, 1972; Vadas et al., 1990, 1992; McGuinness, 1989; Reed, 2000; Airoldi, 2003; Taylor & Schiel, 2003; Schiel et al., 2005).



**Figura 8.15.** Variación de los valores medios del porcentaje de cobertura total en bloques experimentales (■, valores multiplicados x5) y en las piedras examinadas en el Capítulo VII (▲); así como de la temperatura (□) y altura del oleaje (Δ) a lo largo del periodo de estudio.

Para las dos cotas examinadas, la profundidad no afecta en gran medida a la cobertura total, al contrario de lo que sucede con la inclinación del sustrato. Los resultados muestran una mayor cobertura en las superficies verticales, en aparente contradicción con previos estudios que demuestran que las superficies horizontales son más fáciles de colonizar por las diásporas de las macroalgas (Frederiksen et al., 1995). Por ello, la mayor cobertura encontrada en las superficies laterales de los bloques puede ser consecuencia de fenómenos postfijación, y pueden estar relacionados con ventajas de supervivencia en estas superficies frente a las

horizontales, más susceptibles de ser afectadas por la abrasión del sedimento (Amsler et al., 1992; Vadas et al., 1992; Reed, 2000; Airoidi, 2003; Schiel et al., 2005). Asimismo, la diferencia de riqueza entre los dos tipos de superficie, puede estar relacionada también con la luz, que permite la creación de microhábitats en las superficies verticales que son ocupados por especies esciáfilas.

Los resultados de este capítulo muestran que las comunidades iniciales establecidas en los bloques experimentales son reflejo en cada mes de la disponibilidad de diásporas, son por tanto distintas en los diferentes meses, y además difieren marcadamente de las comunidades maduras observadas en las piedras. La manera en la que estas comunidades iniciales evolucionan y si convergen hacia comunidades similares a las asentadas en las piedras, requiere el diseño de un trabajo experimental que analice el proceso de sucesión en estas superficies y los factores ambientales que lo afectan. Todos estos aspectos serán abordados en el Capítulo IX.

## BIBLIOGRAFÍA.

- Afonso-Carrillo, J. & M. Sansón. 1999. Algas, hongos y fanerógamas marinas de las Islas Canarias. Clave analítica. Materiales didácticos universitarios. Serie Biología 2. Secretariado de Publicaciones Universidad de La Laguna. La Laguna. 254 pp.
- Afonso-Carrillo, J., M. Sansón, C. Sangil & T. Díaz-Villa. 2007. New benthic marine algae from the Canary Islands (eastern Atlantic): morphology, taxonomy and distribution. *Botanica Marina*, 50: 119-127.
- Airoidi, L. 2003. The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. *Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 41: 161-236.
- Aberg, P. & H. Pavic. 1997. Temporal and multiple scale spatial variation in juvenile and adult abundance of the brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 158: 111-119.
- Amsler, C.D. & M. Neushul. 1989. Diary periodicity of spore release from the kelp *Nereocystis luetkeana* (Mertens) Postels et Ruprecht. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 134: 117-127.
- Amsler, C.D., D.C. Reed & M. Neushul. 1992. The microclimate inhabited by macroalgal propagules. *Br. phycol. J.*, 27: 253-270.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral. Ecol.*, 26: 32-46.
- Anderson, M.J. 2004. PERMANOVA\_2 factor: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance (for any two-factor ANOVA design) using permutation test. Department of Statistics, University of Auckland. New Zealand. 35 pp.
- Anderson, M.J. & R.B. Millar. 2004. Spatial variation and effects of habitat on temperate reef assemblages in north eastern New Zealand. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 305: 191-221.
- Anderson, M.J. & C.J.F. ter Braak. 2003. Permutation test for multi-factorial analysis of variance. *J. Stat. Comput. Sim.*, 73: 85-113.
- Ang, P.O. 1991. Natural dynamics of a *Fucus disticus* (Phaeophyceae: Fucales) population: reproduction and recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 78: 71-85.
- Bellgrove, A., M.N. Clayton & G.P. Quinn. 2004. An integrated study of the temporal and spatial variation in the supply of propagules, recruitment and assemblages of intertidal macroalgae on wave-exposed rocky coast, Victoria, Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 310: 207-225.
- Benedetti-Cecchi, L. F. Rindi, I. Bertocci, F. Bulleri & F. Cinelli. 2001. Spatial variation in development of epibenthic assemblages in a Coastal Lagoon. *Est. Coast. Shelf Sc.*, 52: 659-668.
- Blanchette, C.A. 1996. Seasonal patterns of disturbance influence recruitment of the sea palm *Postelsia palmaeformis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 197: 1-14.
- Bobadilla, M. & B. Santelices. 2005. Variations in the dispersal curves of macroalgal propagules from a source. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 327: 47-57.
- Boudouresque, C.F. 1971. Méthodes d'étude qualitative et quantitative du benthos (en particulier du phytobenthos). *Tethys*, 3: 79-104.

- Bulleri, F. 2005. Experimental evaluation of early patterns of colonization of space on rocky shores and seawalls. *Mar. Env. Res.*, 60: 355-374.
- Camus, P.A. 1994. Recruitment of the intertidal kelp *Lessonia nigrescens* Bory in the northern Chile: sucesional constrains and opportunities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 184: 171-181.
- Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth. 190 pp.
- Coleman, M.A. 2003. The role of recruitment in structuring patterns of small-scale spatial variability in intertidal and subtidal algal turfs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 291: 131-145.
- Coma, R., M. Ribes, J.M. Gili & M. Zabala. 2000. Seasonality in coastal benthic ecosystems. *Tree*, 15: 448-453.
- Connell, J.H. 1985. The consequences of variation initial settlements vs. post-settlements mortality in rocky intertidal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 93: 11-45.
- Dayton, P.K., M.J. Tegner, P.E. Parnell & P.B. Edwards. 1992. Temporal and spatial patterns of disturbance and recovery in a kelp forest community. *Ecol. Monogr.*, 62: 421-445.
- Deysher, L.E. & T.A. Dean. 1986. In situ recruitment of sporophytes of the grant kelp *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Agardh: effects of physical factors. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 103: 41-63.
- Fletcher, R.L. & M.E. Callow. 1992. The settlement, attachment and establishment of marine alga spores. *Br. phycol. J.*, 27: 303-329.
- Fraschetti, S., A. Giangrande, A. Terlizzi & F. Boero. 2003. Pre- and post-events in benthic community dynamics. *Oecologia Acta*, 25: 285-295.
- Frederiksen, S., K. Sjøtun, T.E. Lein & R. Rueness. 1995. Spore dispersal in *Laminaria hyperborea* (Laminariales, Phaeophyta). *Sarcia*, 80: 47-54.
- Gower, J.C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53: 325-38.
- Graham, M.H., C. Harrold, S. Lisin, K. Light, J.M. Watanabe & M.S. Foster. 1997. Population dynamics of the grant kelp *Macrocystis pyrifera* along a wave exposure gradient. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 148: 269-279.
- Hoffmann, A.J. 1987. The arrival of seaweed propagules at the shore: a review. *Botanica Marina*, 30: 151-165.
- Hruby, T. & T.A. Norton. 1979. Algal colonization on rocky shores in the firth cycle. *J. Ecol.*, 67: 65-77.
- Kendrick, G.A. & D.I. Walker. 1995. Dispersal of propagules of *Sargassum* spp. (Sargassaceae: Phaeophyta). Observations of local patterns of dispersal and consequences for recruitment and population structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 192: 273-288.
- Littler, M.M. & D.S. Littler. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgal field and laboratory test of functional form model. *Am. Nat.*, 116: 25-44.
- McGuinness, K.A. 1989. Effects of some natural and artificial substrata on sessile marine organisms at Galeta Reef, Panama. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 52: 201-208.
- Moorjan, S. & W.F. Jones. 1972. Spore attachment and development in some coralline alga. *Br. phycol. J.*, 7: 282-295.
- Norton, T.A. 1992. Dispersal by macroalgae. *Br. phycol. J.*, 27: 83-95.
- Reed, D.C. 1990. The effects of variable settlement and early competition on patterns of kelp recruitment. *Ecology*, 71: 776-787.
- Reed, D.C. 2000. Microecology of macroalgal blooms. *J. Phycol.*, 36: 1-2.
- Reed, D.C., D.R. Laur & A.W. Ebeling. 1988. Variation in algal dispersal and recruitment: the importance of episodic events. *Ecol. Monogr.*, 58: 321-335.
- Rule, M.J. & S.D.A. Smith. 2007. Depth-associated patterns in the development of benthic assemblages on artificial substrata deployed on shallow subtropical reefs. *J. Ecol. Mar. Biol. Ecol.*, 345: 38-51.
- Santelices, B. 1990. Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 28: 177-276.
- Schiel, D.R., S.A. Wood, R.A. Dunmore & D. Taylor. 2005. Sediment on rocky intertidal reefs: effects on early post-settlement stages of habitat-forming seaweeds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 331: 158-172.
- Shannon, C.E. & W. Weaver. 1949. *The Mathematical Theory of Communications*. University of Illinois Press. Illinois. 117 pp.
- Smith, S.D.A. & M. Rule. 2002. Artificial substrata in a shallow sublittoral habitat: do they adequately represent natural habitats or the local species pool? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 277: 25-41.

- Sousa, W.P. 1984. Intertidal mosaics: patch size, propagule availability and spatially variable patterns of succession. *Ecology*, 65: 1918-1935.
- Steneck, R.L. & M.N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69: 476-498.
- Taylor, D.I. & D.R. Schiel. 2003. Wave related mortality in zygotes of habitat-forming algae from different exposures in southern New Zealand: the importance of "sticktability". *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 290: 229-245.
- Vadas, R.L., S. Johnson & T.A. Norton. 1992. Recruitment and mortality of early post-settlement stages of benthic algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 27: 331-351.
- Vadas, R.L., W.A. Wright & S.L. Miller. 1990. Recruitment of *Ascophyllum nodosum*: wave action as a source of mortality. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 61: 263-272.
- Viejo, R.M., P. Aberg, G. Cervin & M. Lindergarth. 1999. The interactive effects of adult canopy, germling density and grazing on germling survival of the rocked *Ascophyllum nodosum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 187: 113-120.
- Wright, J.T. & P. Steinberg. 2001. Effect of variable recruitment and post-recruitment herbivory on local abundance of marine alga. *Ecology*, 82: 2200-2215.
- Zechman, F.W. & A.C. Mathieson. 1985. The distribution of seaweed propagules in the estuarine, coastal and offshore waters of New Hampshire, USA. *Botanica Marina*, 28: 283-294.

## CAPÍTULO IX

### PROCESOS DE SUCESIÓN DE COMUNIDADES DE MACROALGAS EN SISTRATOS EXPERIMENTALES EN FONDOS ARENOSOS CON PIEDRAS Y CASCAJOS

#### INTRODUCCIÓN.

La sucesión ecológica es un proceso que se desencadena cuando un sustrato es colonizado por primera vez, o cuando una perturbación ambiental provoca una fuerte modificación en la biota potencial. Implica una serie de progresivos y profundos cambios en la composición, estructura y complejidad de las comunidades, desde los simples estadios iniciales hasta las etapas finales de clímax o de “equilibrio”. En las comunidades de sucesión de macroalgas marinas el reemplazamiento de especies es rápido y continuo, y la composición de las comunidades finales dista mucho de la de las primeras etapas. La sucesión en el bentos puede ser un proceso tan rápido que en menos de dos años puede alcanzar las fases finales de madurez (Murray & Littler, 1978; Hirata, 1986; Serisawa et al., 1998; Qvarfort, 2006).

En la sucesión, las especies dominantes varían a lo largo de las diferentes etapas y con ellas las diferentes estrategias de vida. En las primeras etapas predominan las especies efímeras (estrategas de la “r”), con un rápido crecimiento y alto potencial reproductor. Por el contrario, en las etapas finales las especies dominantes son las perennes (estrategas de la “K”), de lento crecimiento y baja tasa de reproducción (Murray & Littler, 1978; Littler & Littler, 1984; Hirata, 1986; McClanahan, 1997; Serisawa et al., 1998; Qvarfort, 2006).

Los cambios en la fisonomía de las comunidades también son importantes. En las etapas iniciales predominan las microalgas y pequeñas especies filamentosas, como diatomeas, cianófitas, ectocarpales y algas verdes filamentosas. En fases intermedias son frecuentes las especies de hábito cespitoso, como algas rojas filamentosas, pequeños macrófitos corticados y coralináceas articuladas. Mientras que en las etapas finales se desarrollan fundamentalmente macroalgas con morfotipos foliosos y frondosos (Foster, 1975; McClanahan, 1997). La estructura de las comunidades varía también a lo largo de la sucesión, ya que a medida que las especies perennes van monopolizando las comunidades, la cobertura total aumenta, mientras que riqueza y diversidad disminuyen (Foster, 1975; Lapoigne et al., 1981).

El predominio de las especies efímeras en las primeras etapas de la sucesión se debe en muchos casos a sus propias características ecológicas, fácil adaptación y plasticidad (Littler & Littler, 1980; Sousa, 1984; Santelices, 1990; Benedetti-Cecchi et al., 2001; Fricke et al., 2008; ver Capítulo VIII). El reclutamiento temprano de estas especies, tal como sugieren diferentes autores, puede resultar trascendente para la posterior evolución de las comunidades, ya que estas especies “facilitan” la fijación de otras especies, modificando las condiciones (abióticas y bióticas) del medio. En algunos casos, el reclutamiento de determinadas especies sólo es posible si con

anterioridad se han establecido especies tempranas (Menge, 1976; Dean & Hard, 1980; Harms & Anger, 1983; Lubchenco, 1983; Turner, 1983; Lam et al., 2005). La facilitación no es el único proceso que actúa en la sucesión, sino que coexiste con otros, como la inhibición o tolerancia. Igual que hay especies que favorecen la presencia de otras, existen algunas que inhiben el crecimiento de competidores (Dayton, 1971; Menge, 1976; Connell & Slater, 1977; Osman, 1977; Deysner & Norton, 1982; Ang, 1985; Farrell, 1991; Sousa, 2001; Viejo et al., 2007). Estos dos mecanismos actúan en las diferentes secuencias de la sucesión, predominando la facilitación en los estadios tempranos, y la inhibición básicamente en los finales. La inhibición se logra principalmente por la monopolización del sustrato por consumo, anticipación, superposición y alelopatías (Olson & Lubchenco, 1990). Un tercer proceso se identifica en la sucesión, la tolerancia, que se produce cuando las especies no interactúan o compiten entre sí por el sustrato (Connell & Slater, 1977).

Sobre la sucesión pueden intervenir multitud de factores abióticos y bióticos, como perturbaciones ambientales, oleaje, nutrientes, sedimentación, ciclos y fenología de las especies, herbívoros, etc. (Sousa, 1984; Hirata, 1986; Benedetti-Cecchi & Cinelli, 1993; McClanahan, 1997; Turner et al., 1998; Williams et al., 2000). Muchos de estos factores presentan variaciones temporales, y por tanto los cambios estacionales pueden tener un efecto directo sobre el desarrollo de las comunidades de sucesión (Niell, 1979; Lapointe et al., 1981; Serisawa et al., 1998).

En el presente trabajo se examinan las comunidades de sucesión que se desarrollan en ambientes rocosos inestables sublitorales establecidos en ambientes arenosos. Las comunidades de estos hábitats constituyen un complejo mosaico que se caracteriza por su importante variación espacio-temporal interviniendo, de manera decisiva en su dinámica y estructura, algunos factores ambientales como el oleaje y la sedimentación, tal como se mostró en el Capítulo VII. Por otra parte, los resultados obtenidos en el Capítulo VIII indican que las comunidades iniciales establecidas en los bloques experimentales reflejan la disponibilidad de diásporas en cada mes, siendo marcadamente diferentes de las comunidades asentadas en las piedras. El objetivo de este capítulo es examinar la variación temporal de la estructura y composición de estas comunidades iniciales, comprobar si convergen hacia comunidades similares a las asentadas en las piedras y, en tal caso, establecer el tiempo que dura este proceso, como un modo de estimación del estadio de sucesión de las comunidades asentadas en piedras y cascajos. Para ello se ha diseñado un trabajo experimental para analizar el proceso de sucesión en sustratos artificiales y evaluar también cómo algunos factores ambientales afectan a este proceso.

## **MATERIAL Y MÉTODOS.**

### **Área de estudio.**

El estudio fue realizado en tres localidades (Puerto Trigo, La Bajita y Playa del Pozo) situadas en la vertiente Este de la isla de La Palma (Islas Canarias) (28°37'N, 17°51'O), que coinciden con las localidades seleccionadas en los capítulos precedentes (Fig. 7.1; ver Capítulos VII y VIII). Igualmente en cada una de las

localidades se establecieron dos estaciones situadas a diferente profundidad, a 7-8 m la estación somera, y a 15-16 m la más profunda. Las condiciones ambientales a las que están sujetas las diferentes localidades y estaciones fueron también indicadas en los capítulos anteriores (ver Capítulo VII y VIII).

### **Muestreos.**

La colocación y el seguimiento de los sustratos experimentales se desarrollaron mediante buceo autónomo, entre marzo de 2005 y septiembre de 2006. La sucesión en las comunidades de macroalgas fue examinada en sustrato artificial, en bloques cúbicos de hormigón de 15 x 15 cm y 7,5 cm de alto, y aproximadamente 5 kg de peso (Foto 8.1; Capítulo VIII). A comienzo del estudio en cada una de las estaciones se colocaron 36 bloques, 216 bloques en total. Cada dos meses, de cada estación fueron extraídos cuatro bloques, hasta completar un periodo de 18 meses. Las macroalgas de cada uno de los bloques fueron separadas mediante raspado, fijadas en formalina al 4% en agua de mar y almacenadas en bolsas plásticas para su posterior estudio. Se consideraron por separado la superficie horizontal y la vertical de cada bloque, aunque de esta última se rasparon únicamente dos caras con la finalidad de que la superficie muestreada fuera igual. La identificación en el laboratorio fue realizada siguiendo a Afonso-Carrillo & Sansón (1999), y la cuantificación de la cobertura se calculó a partir de la proyección horizontal de cada una de las especies (Boudouresque, 1971). La cobertura total fue la suma de la cobertura de cada una de las especies. Para algunos análisis, las especies fueron reunidas en grupos funcionales siguiendo a Steneck & Dethier (1994). Las macroalgas costrosas (coralinales no geniculadas y feofíceas costrosas) son referidas como un solo grupo, y aunque estuvieron presentes en todas las muestras, su cobertura no pudo ser estimada por el método de raspado.

Para cada muestra se calculó la riqueza (número de especies) y la diversidad, obtenida a partir del índice de Shannon-Weaver ( $H'$ ),  $H' = - \sum (n_i / N) \log_2 (n_i / N)$ , donde  $N$  es la cobertura total de la muestra y  $n_i$  es la cobertura de cada una de las especies que componen la muestra (Shannon & Weaver, 1949).

### **Análisis de datos.**

La variación en el tiempo de las comunidades de macroalgas en los bloques experimentales se estudió conjuntamente con análisis univariantes y multivariantes. La composición y estructura del conjunto de las comunidades se examinó a través de análisis multivariante de la varianza por permutaciones (PERMANOVA), a partir del cálculo del índice de similaridad de Bray-Curtis de una matriz de datos originales TAXÓN-MUESTRA, empleando 4999 permutaciones (Anderson, 2001). El diseño del análisis consistió en un modelo de cuatro vías, donde los factores SUPERFICIE del bloque (con dos niveles, horizontal y vertical), PROFUNDIDAD (con dos niveles, 7-8 m y 15-16 m) y MES de muestreo (con nueve niveles) fueron tratados como factores fijos, mientras que LOCALIDAD (con tres niveles) fue tratado como factor aleatorio. Para examinar la similaridad de las muestras se realizaron análisis de coordenadas

principales (PCO; Gower, 1966). Se utilizó el índice de similaridad de Bray-Curtis a partir de una matriz de datos original TAXÓN-MUESTRA.

La cobertura total, especies más abundantes (cobertura > 1%), diversidad y riqueza fueron estudiadas mediante ANOVAs de cuatro vías por permutaciones (Anderson, 2001; Anderson & Millar, 2004), basadas en las distancias euclídeas de matrices de datos originales (Anderson, 2004; Anderson & Millar, 2004) y usando 4999 permutaciones (Anderson & ter Braak, 2003). El diseño del análisis fue el mismo que para el análisis multivariante: SUPERFICIE del bloque, PROFUNDIDAD y MES como factores fijos, y LOCALIDAD como factor aleatorio (Anderson, 2004).

Para evaluar la similaridad de las comunidades de sucesión con las comunidades naturales se realizó un análisis de coordenadas principales, entre la vegetación establecida en los bloques y la vegetación de las piedras de mayor tamaño (21 cm de diámetro) estudiadas en el Capítulo VII, empleando el índice de similaridad de Bray-Curtis y basado en una matriz de coberturas medias mensuales de las distintas especies.

Para el cálculo de los descriptivos de los diferentes análisis se empleó el programa SPSS 15.0, mientras que los análisis multivariantes y univariantes se realizaron con el PRIMER-E® v.6 + PERMANOVA+ (www.primers-e.com; Clarke & Gorley, 2006).

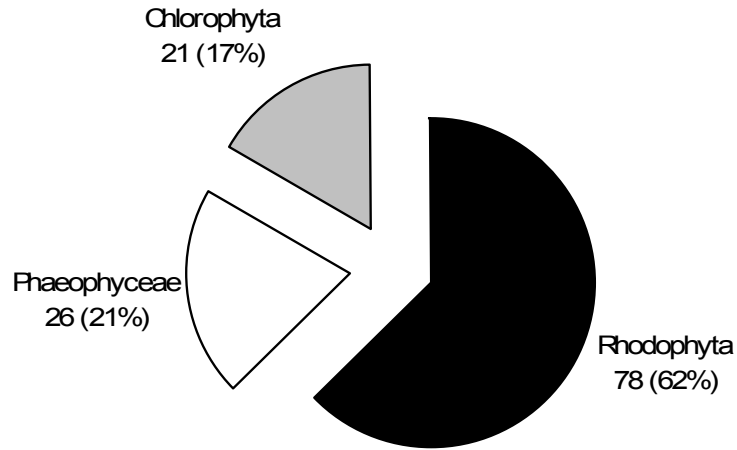
## RESULTADOS.

### Composición, grupos funcionales y coberturas de las macroalgas.

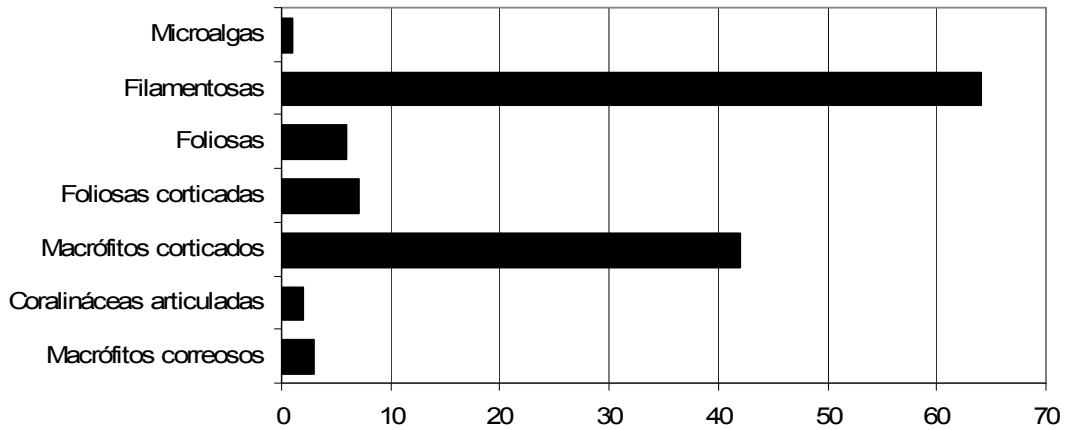
El número de especies identificadas en los bloques experimentales a lo largo del estudio, excluyendo a las macroalgas costrosas, fue de 125 (78 Rhodophyta, 26 Phaeophyceae y 21 Chlorophyta) (Tabla 9.1; Fig. 9.1). Sin considerar los macrófitos costrosos, los grupos funcionales filamentosas (64 especies) y macrófitos corticados (42 especies) fueron los mejor representados. Tuvieron una escasa presencia foliosas corticadas (7 especies), foliosas (6 especies), macrófitos corticados (3 especies), coralináceas articuladas (2 especies) y microalgas (1 especie) (Fig. 9.2).

La cobertura total media a lo largo del estudio fue de  $13,24 \pm 12,46\%$ . Las especies más abundantes y frecuentes fueron *Jania adhaerens* ( $2,35 \pm 2,32\%$  de cobertura; 95,60% de frecuencia), *Lophocladia trichoclados* ( $2,33 \pm 7,09\%$  de cobertura; 46,06% de frecuencia), *Padina pavonica* ( $1,45 \pm 5,73\%$  de cobertura; 47,91% de frecuencia), *Lobophora variegata* ( $1,32 \pm 3,10\%$  de cobertura; 58,56% de frecuencia) y *Halopteris scoparia* ( $0,89 \pm 3,92\%$  de cobertura; 65,27% de frecuencia). Estas cinco especies representaron en conjunto el 63,61% del total de la cobertura, mientras que las 120 especies restantes constituyeron el 36,39%.





**Figura 9.1.** Número y porcentaje de especies de macroalgas identificados en las superficies de los bloques experimentales.



**Figura 9.2.** Número de especies de macroalgas identificadas en las superficies de los bloques experimentales, según los distintos grupos funcionales de Steneck & Dethier (1994). Las macroalgas costrosas, aunque siempre presentes, no fueron identificadas a nivel de especie.

| Especies                          | Cobertura (M±SD) | Frec. | Contr. | Cobertura media |          |         |         |          |          |          |          |          |  |
|-----------------------------------|------------------|-------|--------|-----------------|----------|---------|---------|----------|----------|----------|----------|----------|--|
|                                   |                  |       |        | 2 meses         | 4 meses  | 6 meses | 8 meses | 10 meses | 12 meses | 14 meses | 16 meses | 18 meses |  |
|                                   |                  |       |        | Mayo 05         | Julio 05 | Sept 05 | Nov 05  | Enero 06 | Marzo 06 | Mayo 06  | Julio 06 | Sept 06  |  |
| <i>Jania adhaerens</i>            | 2,359±2,324      | 95,6  | 17,82  | 0,02            | 0,29     | 1,95    | 2,25    | 2,25     | 3,04     | 4,15     | 3,64     | 3,62     |  |
| <i>Lophocladia trichocladus</i>   | 2,335±7,094      | 46,06 | 17,63  | 0,01            | 0,08     | 0,25    | 0,63    | 2,88     | 6,07     | 7,82     | 2,12     | 1,12     |  |
| <i>Padina pavonica</i>            | 1,452±5,739      | 47,91 | 10,97  | 0,05            | 3,1      | 0,37    | 0,017   | 0,24     | 1,51     | 2,49     | 5,22     | 0,03     |  |
| <i>Lobophora variegata</i>        | 1,302±3,106      | 58,56 | 9,83   | 0,001           | 0,1      | 0,32    | 1,1     | 1,31     | 1,55     | 2,14     | 2,63     | 2,53     |  |
| <i>Halopteris scoparia</i>        | 0,895±3,922      | 65,27 | 6,76   | 0,01            | 0,07     | 0,13    | 0,13    | 0,15     | 1,04     | 1,29     | 1,69     | 3,49     |  |
| <i>Canistrocarpus cervicornis</i> | 0,734±1,765      | 63,42 | 5,54   | 0,01            | 0,07     | 0,24    | 0,28    | 0,14     | 0,94     | 1,29     | 1,55     | 2,04     |  |
| <i>Sargassum</i> sp.              | 0,669±1,856      | 38,88 | 5,05   | 0,0006          | 0,09     | 0,31    | 0,57    | 1,07     | 1,62     | 1,91     | 0,41     | 0,01     |  |
| <i>Hypnea spinella</i>            | 0,388±0,743      | 65,74 | 2,93   | 0,06            | 0,24     | 0,53    | 0,29    | 0,18     | 0,43     | 0,58     | 0,58     | 0,576    |  |
| <i>Osmundea truncata</i>          | 0,331±0,859      | 37,96 | 2,5    | 0,007           | 0,31     | 0,3     | 0,33    | 0,45     | 0,51     | 0,44     | 0,36     | 0,23     |  |
| <i>Microdictyon calodictyon</i>   | 0,317±1,093      | 33,33 | 2,39   | 0,02            | 0,001    | 0,03    | 0,13    | 0,3      | 1,24     | 0,8      | 0,13     | 0,15     |  |
| <i>Dictyota pfaffii</i>           | 0,269±0,772      | 25,69 | 2,03   | ---             | 0,11     | 0,49    | 0,24    | 0,27     | 0,44     | 0,31     | 0,19     | 0,34     |  |
| <i>Heterosiphonia crispella</i>   | 0,227±0,507      | 57,63 | 1,71   | 0,006           | 0,25     | 0,09    | 0,12    | 0,24     | 0,27     | 0,16     | 0,5      | 0,37     |  |
| <i>Cladosiphon contortus</i>      | 0,226±0,951      | 16,89 | 1,711  | 0,7             | 1,22     | 0,09    | ---     | ---      | 0,001    | 0,001    | 0,009    | ---      |  |
| <i>Colpomenia sinuosa</i>         | 0,207±0,690      | 34,95 | 1,56   | 0,84            | 0,87     | 0,01    | 0,001   | 0,0004   | 0,003    | 0,07     | 0,02     | 0,02     |  |
| <i>Rosenvingea intricata</i>      | 0,131±0,548      | 17,12 | 0,99   | 0,92            | 0,23     | 0,0002  | ---     | ---      | 0,006    | 0,001    | 0,005    | 0,002    |  |
| <i>Lomentaria chilocladiella</i>  | 0,122±0,197      | 12,73 | 0,92   | 0,006           | 0,54     | 0,04    | 0,003   | 0,0006   | 0,001    | 0,46     | 0,03     | 0,002    |  |
| <i>Cottoniella filamentosa</i>    | 0,113±0,394      | 62,03 | 0,85   | 0,01            | 0,21     | 0,2     | 0,01    | 0,03     | 0,33     | 0,11     | 0,08     | 0,01     |  |
| <i>Laurencia</i> sp1.             | 0,089±0,226      | 31,25 | 0,67   | 0,001           | 0,04     | 0,14    | 0,09    | 0,09     | 0,09     | 0,06     | 0,09     | 0,15     |  |
| <i>Spyridia hypnoides</i>         | 0,089±0,227      | 44,9  | 0,67   | 0,003           | 0,1      | 0,12    | 0,03    | 0,03     | 0,01     | 0,11     | 0,12     | 0,24     |  |
| <i>Gastroclonium reflexum</i>     | 0,086±0,150      | 60,64 | 0,65   | 0,06            | 0,16     | 0,03    | 0,05    | 0,08     | 0,16     | 0,14     | 0,03     | 0,04     |  |
| <i>Wrangelia argus</i>            | 0,081±0,365      | 15,27 | 0,61   | 0,0005          | 0,001    | 0,008   | 0,09    | 0,57     | 0,03     | 0,002    | 0,001    | 0,01     |  |
| <i>Laurencia</i> sp2.             | 0,073±0,163      | 41,66 | 0,55   | 0,02            | 0,15     | 0,16    | 0,05    | 0,02     | 0,02     | 0,06     | 0,08     | 0,05     |  |
| <i>Crouania attenuata</i>         | 0,071±0,153      | 69,21 | 0,54   | 0,008           | 0,04     | 0,09    | 0,04    | 0,05     | 0,06     | 0,12     | 0,12     | 0,09     |  |
| <i>Pseudotetraspora marina</i>    | 0,068±0,244      | 23,14 | 0,51   | 0,01            | 0,28     | 0,11    | ---     | 0,002    | ---      | 0,009    | 0,09     | 0,09     |  |
| <i>Nemacystus flexuosus</i>       | 0,050±0,215      | 15,74 | 0,37   | 0,42            | 0,01     | ---     | ---     | ---      | 0,001    | 0,002    | 0,003    | 0,0006   |  |
| <i>Taonia atomaria</i>            | 0,049±0,367      | 11,8  | 0,37   | 0,03            | 0,06     | 0,008   | 0,002   | 0,03     | 0,09     | 0,2      | 0        | 0,0009   |  |
| <i>Cystoseira compressa</i>       | 0,043±0,163      | 13,19 | 0,32   | ---             | 0,05     | 0,11    | 0,11    | 0,02     | 0,03     | 0,03     | 0,007    | 0,001    |  |
| <i>Dasya hutchinsiae</i>          | 0,035±0,130      | 19,44 | 0,27   | 0,001           | 0,02     | 0,07    | 0,01    | 0,06     | 0,05     | 0,007    | 0,06     | 0,008    |  |
| <i>Polysiphonia flexella</i>      | 0,033±0,154      | 10,41 | 0,24   | 0,006           | 0,03     | 0,07    | 0,03    | 0,01     | 0,01     | 0,02     | 0,04     | 0,04     |  |
| <i>Feldmannia irregularis</i>     | 0,024±0,179      | 9,02  | 0,18   | 0,21            | 0,0004   | 0,001   | 0,0006  | 0,001    | ---      | 0,00009  | 0,0002   | 0,00009  |  |
| <i>Neosiphonia sphaerocarpa</i>   | 0,022±0,089      | 2,314 | 0,17   | 0,11            | 0,01     | 0,002   | 0,0006  | 0,0001   | 0,04     | 0,01     | 0,01     | 0,0005   |  |
| <i>Hydroclathrus clathratus</i>   | 0,020±0,189      | 4,16  | 0,15   | 0,008           | 0,16     | 0,01    | ---     | ---      | ---      | ---      | 0        | ---      |  |
| <i>Parvocaulis parvulus</i>       | 0,018±0,117      | 7,17  | 0,14   | 0,002           | ---      | ---     | ---     | 0,0004   | 0,0002   | 0,01     | 0,1      | 0,05     |  |
| <i>Cladophora laetevirens</i>     | 0,017±0,068      | 37,73 | 0,13   | 0,004           | 0,05     | 0,002   | 0,002   | 0,009    | 0,05     | 0,01     | 0,005    | 0,004    |  |
| <i>Halydictyon mirabile</i>       | 0,016±0,120      | 9,95  | 0,12   | 0,01            | 0,03     | 0,01    | 0,01    | 0,07     | ---      | 0,005    | 0        | 0,001    |  |
| <i>Asparagopsis taxiformis</i>    | 0,015±0,18       | 6,01  | 0,11   | ---             | 0,002    | 0,005   | 0,1     | 0,02     | 0,002    | 0,004    | 0,004    | ---      |  |
| <i>Polysiphonia ferulacea</i>     | 0,015±0,080      | 34,95 | 0,11   | 0,0002          | 0,001    | 0,005   | 0,009   | 0,02     | 0,03     | 0,01     | 0,02     | 0,01     |  |
| <i>Sphacelaria rigidula</i>       | 0,014±0,071      | 17,82 | 0,11   | 0,0018          | 0,02     | 0,01    | 0,008   | 0,0009   | 0,01     | 0,01     | 0,04     | 0,01     |  |
| <i>Champia parvula</i>            | 0,014711934      | 14,12 | 0,11   | 0,01            | 0,03     | 0,02    | 0,01    | 0,01     | 0,008    | 0,01     | 0,01     | 0,003    |  |
| <i>Gelidiopsis intricata</i>      | 0,014±0,042      | 27,54 | 0,1    | 0,001           | 0,004    | 0,002   | 0,009   | 0,01     | 0,01     | 0,02     | 0,02     | 0,04     |  |
| <i>Ceramium atrorubescens</i>     | 0,012±0,052      | 18,28 | 0,09   | 0,04            | 0,04     | 0,01    | 0,0005  | 0,0009   | ---      | 0,003    | 0,009    | 0,001    |  |
| <i>Ulva compressa</i>             | 0,012±0,079      | 7,17  | 0,09   | 0,1             | 0,003    | 0,0002  | ---     | ---      | ---      | ---      | 0        | ---      |  |
| <i>Ceramium echionotum</i>        | 0,011±0,033      | 37,03 | 0,08   | 0,01            | 0,008    | 0,008   | 0,005   | 0,007    | 0,009    | 0,02     | 0,01     | 0,01     |  |
| <i>Myriotrichia claviformis</i>   | 0,011±0,059      | 9,02  | 0,08   | 0,07            | 0,01     | 0,004   | 0,001   | ---      | ---      | 0,001    | 0,004    | 0,0009   |  |

**Tabla 9.1.** Cobertura media (±SD), frecuencia, porcentaje de contribución a la cobertura total y cobertura media en cada periodo de muestreo de las macroalgas identificadas en las superficies de los bloques experimentales.

| Especies                              | Cobertura (M±SD) | Frec. | Contr. | Cobertura media |          |         |         |          |          |          |          |          |
|---------------------------------------|------------------|-------|--------|-----------------|----------|---------|---------|----------|----------|----------|----------|----------|
|                                       |                  |       |        | 2 meses         | 4 meses  | 6 meses | 8 meses | 10 meses | 12 meses | 14 meses | 16 meses | 18 meses |
|                                       |                  |       |        | Mayo 05         | Julio 05 | Sept 05 | Nov 05  | Enero 06 | Marzo 06 | Mayo 06  | Julio 06 | Sept 06  |
| <i>Polysiphonia denudata</i>          | 0,009±0,048      | 8,79  | 0,07   | 0,02            | 0,009    | ---     | 0,002   | ---      | ---      | 0,0009   | 0,03     | 0,01     |
| <i>Centroceras clavulatum</i>         | 0,009±0,026      | 41,43 | 0,07   | 0,002           | 0,005    | 0,003   | 0,02    | 0,009    | 0,009    | 0,01     | 0,008    | 0,005    |
| <i>Herposiphonia secunda</i>          | 0,009±0,027      | 46,52 | 0,07   | 0,001           | 0,01     | 0,008   | 0,01    | 0,004    | 0,01     | 0,006    | 0,01     | 0,01     |
| <i>Laurencia tenera</i>               | 0,008±0,034      | 13,42 | 0,06   | ---             | 0,009    | 0,01    | 0,02    | 0,005    | 0,001    | ---      | 0,0005   | 0,01     |
| <i>Siphonocladus tropicus</i>         | 0,007330247      | 3,47  | 0,05   | ---             | ---      | ---     | 0,0002  | 0,002    | 0,002    | 0,05     | 0,006    | 0,001    |
| <i>Botryocladia macaronesica</i>      | 0,007±0,043      | 5,32  | 0,05   | ---             | 0,005    | ---     | 0,001   | ---      | 0,01     | 0,01     | 0,02     | 0,006    |
| <i>Solieria filiformis</i>            | 0,007±0,149      | 0,23  | 0,05   | ---             | ---      | ---     | ---     | ---      | ---      | 0,06     | ---      | ---      |
| <i>Chondracanthus acicularis</i>      | 0,006±0,024      | 10,18 | 0,04   | ---             | ---      | 0,004   | 0,002   | 0,008    | 0,01     | 0,01     | 0,007    | 0,006    |
| <i>Dasya baillouviana</i>             | 0,005±0,032      | 5,55  | 0,04   | 0,002           | ---      | 0,006   | 0,005   | 0,003    | 0,02     | 0,006    | 0,001    | 0,0009   |
| <i>Gracilaria verrucosa</i>           | 0,005±0,033      | 5,32  | 0,04   | ---             | ---      | ---     | 0,0004  | ---      | 0,0002   | 0,001    | 0,03     | 0,01     |
| <i>Dipterosiphonia reversa</i>        | 0,005±0,033      | 20,13 | 0,04   | 0,0005          | 0,0006   | 0,001   | 0,002   | 0,001    | 0,01     | 0,003    | 0,01     | 0,008    |
| <i>Rosenvingea antillarum</i>         | 0,004±0,029      | 2,77  | 0,03   | 0,01            | 0,02     | ---     | 0,0002  | ---      | ---      | 0,002    | ---      | ---      |
| <i>Dictyota dichotoma</i>             | 0,004±0,071      | 0,46  | 0,03   | ---             | ---      | ---     | 0,04    | ---      | ---      | ---      | ---      | ---      |
| <i>Wurdemannia miniata</i>            | 0,004±0,0406     | 4,16  | 0,03   | ---             | 0,02     | 0,002   | 0,0009  | 0,001    | 0,001    | 0,002    | 0,0004   | 0,007    |
| <i>Botryocladia wynnei</i>            | 0,004±0,036      | 3,47  | 0,03   | ---             | 0,002    | 0,0002  | 0,0009  | 0,0004   | 0,004    | 0,02     | 0,007    | 0,001    |
| <i>Wrangelia penicillata</i>          | 0,003±0,019      | 7,4   | 0,02   | 0,002           | 0,01     | 0,004   | 0,004   | 0,005    | 0,0004   | ---      | 0,0004   | 0,002    |
| <i>Polysiphonia elongata</i>          | 0,003±0,0157     | 6,01  | 0,02   | 0,0004          | 0,004    | 0,005   | 0,009   | 0,004    | ---      | 0,001    | 0,002    | ---      |
| <i>Cladophora liebetruthii</i>        | 0,003±0,021      | 9,95  | 0,02   | ---             | 0,0008   | 0,001   | 0,001   | 0,0003   | 0,005    | 0,01     | 0,001    | 0,005    |
| <i>Ceramium flaccidum</i>             | 0,002±0,006      | 33,79 | 0,02   | 0,003           | 0,005    | 0,002   | 0,002   | 0,002    | 0,003    | 0,002    | 0,0006   | 0,002    |
| <i>Ceramium codii</i>                 | 0,002±0,009      | 38,65 | 0,01   | 0,0005          | 0,001    | 0,001   | 0,002   | 0,007    | 0,001    | 0,001    | 0,002    | 0,002    |
| <i>Laurencia minuta</i>               | 0,002±0,011      | 52,31 | 0,01   | ---             | 0,003    | 0,006   | 0,003   | 0,003    | 0,001    | ---      | ---      | 0,0004   |
| <i>Antithamnion decipiens</i>         | 0,002±0,009      | 16,89 | 0,01   | 0,0001          | 0,0001   | 0,001   | 0,002   | 0,006    | 0,003    | 0,002    | 0,001    | 0,002    |
| <i>Dictyota fasciola</i>              | 0,002±0,033      | 0,46  | 0,01   | ---             | 0,01     | ---     | ---     | ---      | ---      | ---      | 0        | ---      |
| <i>Dasyopsis sp.</i>                  | 0,001±0,018      | 2,54  | 0,01   | ---             | ---      | 0,0002  | ---     | ---      | 0,004    | 0,004    | 0,001    | 0,006    |
| <i>Chaetomorpha aerea</i>             | 0,001±0,005      | 25,46 | 0,01   | 0,0002          | 0,00008  | 0,0001  | 0,001   | 0,005    | 0,004    | 0,0008   | 0,001    | 0,002    |
| <i>Sphacelaria tribuloides</i>        | 0,001±0,013      | 7,4   | 0,01   | ---             | ---      | 0,004   | 0,001   | 0        | ---      | ---      | 0,008    | 0,001    |
| <i>Valonia utricularis</i>            | 0,001±0,0188     | 0,92  | 0,01   | ---             | ---      | ---     | ---     | 0,002    | 0,002    | 0,006    | 0,002    | ---      |
| <i>Aglaothamnion cordatum</i>         | 0,001±0,012      | 5,55  | 0,01   | 0,003           | ---      | ---     | ---     | 0,005    | 0,003    | 0,0005   | 0,0009   | ---      |
| <i>Corallina elongata</i>             | 0,001±0,008      | 3,47  | 0,009  | ---             | ---      | ---     | 0,005   | 0,002    | 0,002    | ---      | ---      | 0,001    |
| <i>Gelidium pusillum</i>              | 0,001±0,006      | 7,4   | 0,009  | 0,0002          | 0,0002   | 0,0004  | 0,002   | 0,001    | 0,002    | 0,0004   | 0,00009  | 0,003    |
| <i>Grallatoria reptans</i>            | 0,001±0,003      | 15,04 | 0,007  | 0,0002          | 0,0002   | 0,001   | 0,001   | 0,003    | 0,001    | 0,0002   | 0,0006   | 0,0005   |
| <i>Cladophora prolifera</i>           | 0,001±0,021      | 0,23  | 0,007  | ---             | ---      | ---     | ---     | ---      | 0,009    | ---      | ---      | ---      |
| <i>Ulva clathrata</i>                 | 0,001±0,021      | 0,23  | 0,007  | 0,009           | ---      | ---     | ---     | ---      | ---      | ---      | ---      | ---      |
| <i>Anotrichium tenue</i>              | 0,001±0,006      | 9,25  | 0,007  | ---             | 0,0002   | 0,001   | 0,001   | 0,00009  | ---      | 0,0001   | 0,003    | 0,002    |
| <i>Chondria dasyphylla</i>            | 0,0009±0,016     | 1,62  | 0,007  | 0,0004          | ---      | ---     | 0,006   | 0,0009   | 0,00009  | ---      | ---      | 0,0004   |
| <i>Womersleyella setacea</i>          | 0,0008±0,004     | 7,63  | 0,006  | ---             | 0,0002   | 0,001   | 0,0004  | 0,00009  | 0,0002   | 0,0005   | 0,001    | 0,003    |
| <i>Chondria capillaris</i>            | 0,0007±0,016     | 0,23  | 0,005  | ---             | 0,006    | 0       | ---     | ---      | ---      | ---      | ---      | ---      |
| <i>Dictyota ciliolata</i>             | 0,0007±0,016     | 0,23  | 0,005  | ---             | ---      | 0,006   | ---     | ---      | ---      | ---      | ---      | ---      |
| <i>Scinaia complanata</i>             | 0,0007±0,010     | 0,46  | 0,005  | ---             | ---      | ---     | ---     | ---      | ---      | ---      | 0,006    | ---      |
| <i>Ceramium diaphanum</i>             | 0,0006±0,002     | 7,4   | 0,005  | 0,0003          | ---      | ---     | 0,0007  | 0,001    | 0,001    | ---      | ---      | 0,001    |
| <i>Acrosorium ciliolatum</i>          | 0,0005±0,007     | 0,92  | 0,004  | ---             | ---      | ---     | ---     | 0,003    | ---      | 0,001    | ---      | ---      |
| <i>Callithamnion corymbosum</i>       | 0,0005±0,003     | 5,78  | 0,004  | 0,0008          | 0,002    | 0,001   | 0,0005  | ---      | ---      | ---      | ---      | ---      |
| <i>Champia viellardi</i>              | 0,0005±0,008     | 0,69  | 0,004  | ---             | ---      | ---     | ---     | ---      | 0,001    | ---      | ---      | 0,003    |
| <i>Asparagopsis taxiformis (esp.)</i> | 0,0005±0,003     | 7,17  | 0,004  | ---             | ---      | 0,0002  | 0,0006  | 0,0007   | 0,0005   | 0,00009  | 0,001    | 0,0007   |

Tabla 9.1. Continuación (I).

| Especies                          | Cobertura (M±SD)     | Frec. | Contr.  | Cobertura media    |                     |                    |                   |                      |                |               |                      |                     |
|-----------------------------------|----------------------|-------|---------|--------------------|---------------------|--------------------|-------------------|----------------------|----------------|---------------|----------------------|---------------------|
|                                   |                      |       |         | 2 meses<br>Mayo 05 | 4 meses<br>Julio 05 | 6 meses<br>Sept 05 | 8 meses<br>Nov 05 | 10 meses<br>Enero 06 | 12<br>Marzo 06 | 14<br>Mayo 06 | 16 meses<br>Julio 06 | 18 meses<br>Sept 06 |
| <i>Petrospongium berkeleyi</i>    | 0,0005±0,007         | 0,46  | 0,003   | ---                | ---                 | ---                | ---               | ---                  | 0,002          | 0,002         | ---                  | ---                 |
| <i>Ganonema lubricum</i>          | 0,0005±0,010         | 0,23  | 0,003   | ---                | 0,004               | ---                | ---               | ---                  | ---            | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Cladophora vagabunda</i>       | 0,0005±0,001         | 11,57 | 0,003   | 0,0006             | 0,001               | 0,002              | 0,00008           | ---                  | ---            | ---           | 0,00004              | ---                 |
| <i>Spongoclonium caribaeum</i>    | 0,0004±0,005         | 2,08  | 0,003   | 0,0002             | ---                 | ---                | 0,0003            | 0,001                | 0,002          | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Stylonema alsidii</i>          | 0,0003±0,004         | 0,69  | 0,002   | ---                | 0,003               | ---                | ---               | ---                  | ---            | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Bryopsis cupressina</i>        | 0,0003±0,003         | 1,38  | 0,002   | 0,0004             | ---                 | ---                | 0,0006            | 0,00009              | ---            | ---           | 0,0004               | 0,001               |
| <i>Nemacystus hispanicus</i>      | 0,0003±0,004         | 0,69  | 0,002   | ---                | 0,002               | 0,0006             | ---               | ---                  | ---            | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Ulva prolifera</i>             | 0,0003±0,006         | 0,46  | 0,002   | ---                | ---                 | ---                | ---               | ---                  | 0,002          | 0,0002        | ---                  | ---                 |
| <i>Rhodymenia pseudopalmata</i>   | 0,0003±0,005         | 0,46  | 0,002   | ---                | ---                 | ---                | ---               | ---                  | ---            | 0,002         | ---                  | 0,0004              |
| <i>Acrosymphyton purpuriferum</i> | 0,0002±0,003         | 0,46  | 0,001   | 0,002              | ---                 | ---                | ---               | ---                  | ---            | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Gymnogongrus griffithsiae</i>  | 0,0002±0,002         | 0,92  | 0,001   | ---                | 0,001               | ---                | ---               | ---                  | 0,0004         | ---           | 0,0004               | ---                 |
| <i>Hypoglossum hypoglossoides</i> | 0,0002±0,004         | 0,46  | 0,001   | ---                | ---                 | ---                | ---               | 0,00009              | 0,001          | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Scinia caribaea</i>            | 0,0002±0,004         | 0,23  | 0,001   | ---                | ---                 | ---                | ---               | ---                  | ---            | 0,001         | ---                  | ---                 |
| <i>Ernodesmis verticillata</i>    | 0,0001±0,002         | 0,69  | 0,001   | ---                | ---                 | ---                | ---               | 0,0001               | 0,0003         | ---           | 0,001                | ---                 |
| <i>Giraudia sphacelarioides</i>   | 0,0001±0,0009        | 3,24  | 0,001   | 0,001              | 0,0003              | ---                | ---               | ---                  | ---            | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Cladophora albidia</i>         | 0,0001±0,001         | 1,62  | 0,001   | 0,00004            | ---                 | ---                | ---               | ---                  | 0,0007         | 0,0005        | ---                  | 0,0001              |
| <i>Calosiphonia vermicularis</i>  | 0,0001±0,003         | 0,23  | 0,001   | ---                | ---                 | 0,001              | ---               | ---                  | ---            | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Laurencia microcladia</i>      | 0,0001±0,001         | 0,69  | 0,001   | ---                | 0,001               | ---                | ---               | ---                  | ---            | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Polysiphonia furcellata</i>    | 0,0001±0,001         | 35,64 | 0,001   | ---                | ---                 | ---                | 0,00009           | 0,0002               | 0,0002         | ---           | 0,0002               | 0,0004              |
| <i>Cystoseira abies-marina</i>    | 0,0001±0,021         | 0,23  | 0,0007  | ---                | ---                 | ---                | ---               | ---                  | ---            | ---           | ---                  | 0,0009              |
| <i>Griffithsia phyllamphora</i>   | 0,00009±0,0007       | 1,85  | 0,0007  | ---                | ---                 | 0,00009            | 0,00009           | 0,0001               | 0,0001         | 0,0002        | ---                  | 0,00009             |
| <i>Ceramium virgatum</i>          | 0,00007±0,001        | 0,23  | 0,0005  | ---                | ---                 | ---                | 0,0006            | ---                  | ---            | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Vickersia baccata</i>          | 0,00007±0,0008       | 0,92  | 0,0005  | ---                | ---                 | 0,00009            | ---               | ---                  | 0,0003         | 0,0002        | ---                  | ---                 |
| <i>Diploclamnion jolyi</i>        | 0,00007±0,0008       | 0,92  | 0,0005  | ---                | ---                 | ---                | 0,00009           | ---                  | 0,00009        | ---           | 0,0002               | 0,0002              |
| <i>Caulerpa mexicana</i>          | 0,00006±0,001        | 0,23  | 0,0005  | ---                | ---                 | ---                | ---               | ---                  | ---            | ---           | ---                  | 0,0006              |
| <i>Bryopsis plumosa</i>           | 0,00005±0,001        | 0,23  | 0,0003  | ---                | 0,0004              | ---                | ---               | ---                  | ---            | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Ptilothamnion speluncarum</i>  | 0,00005±0,0004       | 1,15  | 0,0003  | ---                | ---                 | ---                | 0,0001            | ---                  | 0,00009        | 0,00009       | 0,00009              | ---                 |
| <i>Derbesia tenuissima</i>        | 0,00004±0,0009       | 0,23  | 0,0003  | ---                | ---                 | ---                | ---               | ---                  | ---            | 0,0004        | ---                  | ---                 |
| <i>Anotrichium barbatum</i>       | 0,00003±0,0005       | 0,46  | 0,00027 | ---                | ---                 | 0,00009            | 0,0002            | ---                  | ---            | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Chaetomorpha pachynema</i>     | 0,00003±0,0005       | 0,46  | 0,0002  | ---                | ---                 | 0,0003             | ---               | ---                  | ---            | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Cladophora coelothrix</i>      | 0,00002±0,0004       | 0,46  | 0,0002  | 0,0002             | 0,00004             | ---                | ---               | ---                  | ---            | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Aphanocladia stichidiosa</i>   | 0,00002±0,0003       | 0,46  | 0,0001  | ---                | ---                 | ---                | ---               | ---                  | 0,00009        | 0,00009       | ---                  | ---                 |
| <i>Gymnothamnion elegans</i>      | 0,00002±0,0003       | 0,46  | 0,0001  | ---                | ---                 | 0,00009            | ---               | 0,00009              | ---            | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Anotrichium furcellatum</i>    | 0,00002±0,0003       | 0,46  | 0,0001  | ---                | 0,00009             | ---                | ---               | ---                  | 0,00009        | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Cladophoropsis membranacea</i> | 0,00001±0,0002       | 0,23  | 0,00008 | ---                | ---                 | ---                | 0,0001            | ---                  | ---            | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Dipterosiphonia dendritica</i> | 0,00001±0,0002       | 0,23  | 0,00007 | ---                | ---                 | ---                | 0,00009           | ---                  | ---            | ---           | ---                  | ---                 |
| <i>Erythrocytis montagnei</i>     | 0,00001±0,0002       | 0,23  | 0,00007 | ---                | ---                 | ---                | ---               | ---                  | 0,00009        | ---           | ---                  | ---                 |
| <b>TOTAL</b>                      | <b>13,249±12,462</b> |       |         | <b>4,01</b>        | <b>9,42</b>         | <b>6,58</b>        | <b>7,04</b>       | <b>10,84</b>         | <b>20,01</b>   | <b>25,28</b>  | <b>20,37</b>         | <b>15,66</b>        |

Tabla 9.1. Continuación (II).

### Variación espacio-temporal en la estructura de las comunidades de macroalgas.

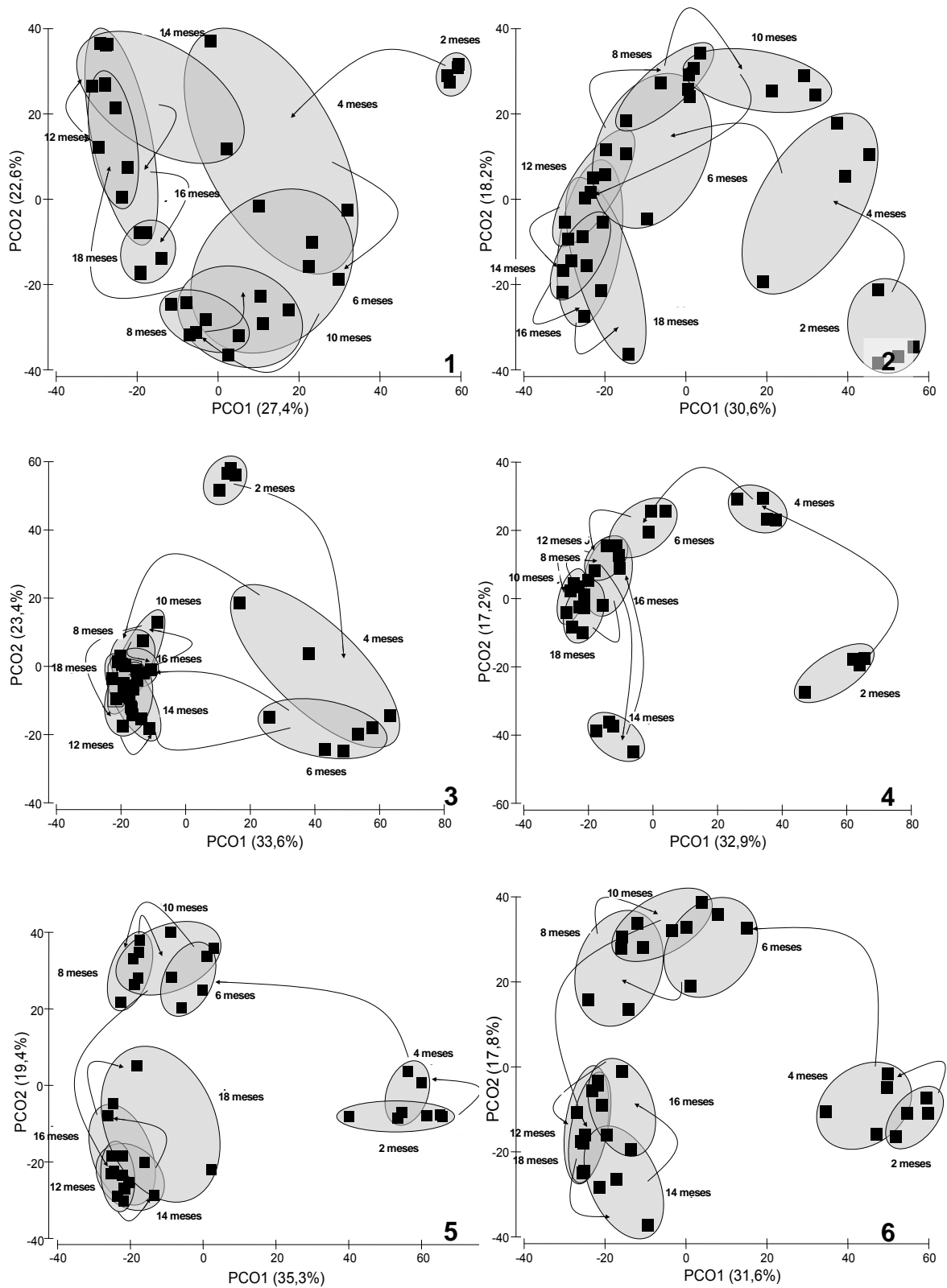
El análisis de la estructura de la comunidad de macroalgas realizado con técnicas multivariantes mostró la interacción de todos los factores estudiados (PROFUNDIDAD x SUPERFICIE x MES x LOCALIDAD) (Tabla 9.2). Se reconoció por tanto variación en las comunidades de macroalgas, pero varió a su vez de diferente forma según las profundidades, superficies, localidades y meses.

Los análisis de ordenación (PCO) por separado para cada una de las profundidades, superficies y localidades (Fig. 9.3a,b), reflejó la existencia de un patrón común en la distribución de las muestras. En general, se observó una evolución temporal en la disposición de las muestras, con tendencia a disponerse próximas las muestras de meses contiguos. Las muestras examinadas a los 2 y 4 meses presentaron grandes diferencias respecto al resto que fueron, en general, bastante similares entre sí.

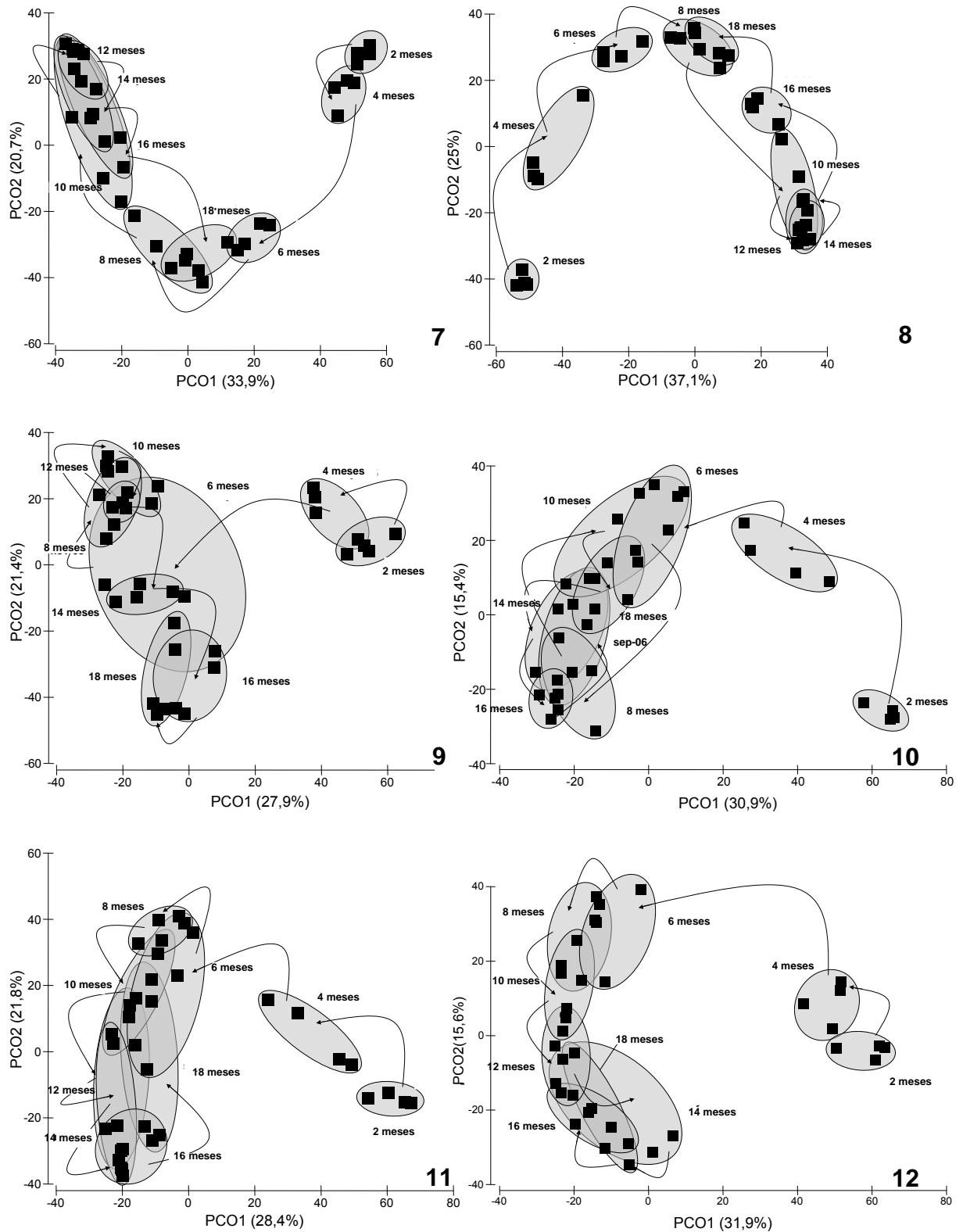
La Tabla 9.3 recoge la contribución a la cobertura total de las cinco especies más abundantes en cada uno de los meses de muestreo. Las especies más abundantes a los 2 y 4 meses (*Rosenvingea intricata*, *Colpomenia sinuosa*, *Cladosiphon contortus*, *Nemacystus flexuosus* y *Lomentaria chilocladia*) fueron diferentes a las del resto de meses, en los que presentaron una cobertura muy baja e incluso llegaron a desaparecer (Tabla 9.1). Sin embargo, a partir del mes 8, especies como *Jania adhaerens*, *Lobophora variegata* y *Lophocladia trichocladus* estuvieron siempre entre las cinco especies con mayor contribución a la cobertura total (Tabla 9.3).

| Fuente de variación    | gl  | MC     | Pseudo-F | P(perm) |
|------------------------|-----|--------|----------|---------|
| PROF                   | 1   | 50723  | 1,4119   | 0,097   |
| SUP                    | 1   | 65740  | 13,066   | 0,1002  |
| MES                    | 8   | 41897  | 4,6681   | 0,0006  |
| LOC                    | 2   | 47542  | 43,843   | 0,0002  |
| PROF x SUP             | 1   | 6318,3 | 1,0775   | 0,359   |
| PROF x MES             | 8   | 6963,5 | 1,1917   | 0,2754  |
| PROF x LOC             | 2   | 35926  | 33,131   | 0,0002  |
| SUP x MES              | 8   | 5814,6 | 2,3528   | 0,0026  |
| SUP x LOC              | 2   | 5031,3 | 4,6398   | 0,0002  |
| MES x LOC              | 16  | 8975,1 | 8,2768   | 0,0002  |
| PROF x SUP x MES       | 8   | 2864,4 | 1,2119   | 0,2212  |
| PROF x SUP x LOC       | 2   | 5863,6 | 5,4074   | 0,0002  |
| PROF x MES x LOC       | 16  | 5843,1 | 5,3885   | 0,0002  |
| SUP x MES x LOC        | 16  | 2471,3 | 2,279    | 0,0002  |
| PROF x SUP x MES x LOC | 16  | 2363,5 | 2,1796   | 0,0002  |
| Residual               | 324 | 1084,4 |          |         |
| Total                  | 431 |        |          |         |

**Tabla 9.2.** Resultados de los PERMANOVAs para analizar la variación espacio-temporal de la estructura de las comunidades de algas en los bloques experimentales, según la profundidad, superficie, mes y localidad.



**Figura 9.3.a.** Resultados de los análisis de ordenación (PCO). 1. Puerto Trigo, 7-8 m, superficie horizontal; 2. Puerto Trigo, 7-8 m, superficie vertical; 3. Puerto Trigo, 15-16 m, superficie horizontal; 4. Puerto Trigo, 15-16 m, superficie vertical; 5. La Bajita, 7-8 m, superficie horizontal; 6. La Bajita, 7-8 m, superficie vertical.



**Figura 9.3.b.** Resultados de los análisis de ordenación (PCO). 7. La Bajita, 15-16 m, superficie horizontal; 8. La Bajita, 15-16 m, superficie vertical; 9. Playa del Pozo, 7-8 m, superficie horizontal; 10. Playa del Pozo, 7-8 m, superficie vertical; 11. Playa del Pozo, 15-16 m, superficie horizontal; 12. Playa del Pozo, 15-16 m, superficie vertical.

| <b>2 meses</b>                            | <b>4 meses</b>                            | <b>6 meses</b>                              |
|---|---|---|
| <i>Rosenvingea intricata</i><br>22,94%    | <i>Padina pavonica</i><br>32,90%          | <i>Jania adhaerens</i><br>29,63%            |
| <i>Colpomenia sinuosa</i><br>20,94%       | <i>Cladosiphon contortus</i><br>12,95%    | <i>Hypnea spinella</i><br>8,05%             |
| <i>Cladosiphon contortus</i><br>17,45%    | <i>Colpomenia sinuosa</i><br>9,23%        | <i>Dictyota paffii</i><br>7,44%             |
| <i>Nemacystus flexuosus</i><br>10,47%     | <i>Lomentaria chilocladia</i><br>5,73%    | <i>Padina pavonica</i><br>5,62%             |
| <i>Feldmannia irregularis</i><br>5,23%    | <i>Osmundea truncata</i><br>3,29%         | <i>Lobophora variegata</i><br>4,86%         |
| <b>8 meses</b>                            | <b>10 meses</b>                           | <b>12 meses</b>                             |
| <i>Jania adhaerens</i><br>31,96%          | <i>Lophocladia trichoclados</i><br>26,56% | <i>Lophocladia trichoclados</i><br>30,33%   |
| <i>Lobophora variegata</i><br>15,62%      | <i>Jania adhaerens</i><br>20,75%          | <i>Jania adhaerens</i><br>15,19%            |
| <i>Lophocladia trichoclados</i><br>8,94%  | <i>Lobophora variegata</i><br>12,08%      | <i>Sargassum</i> sp.<br>8,09%               |
| <i>Sargassum</i> sp.<br>8,09%             | <i>Sargassum</i> sp.<br>9,87%             | <i>Lobophora variegata</i><br>4,86%         |
| <i>Osmundea truncata</i><br>4,68%         | <i>Wrangelia argus</i><br>5,25%           | <i>Padina pavonica</i><br>7,54%             |
| <b>14 meses</b>                           | <b>16 meses</b>                           | <b>18 meses</b>                             |
| <i>Lophocladia trichoclados</i><br>30,93% | <i>Padina pavonica</i><br>25,62%          | <i>Jania adhaerens</i><br>23,11%            |
| <i>Jania adhaerens</i><br>16,41%          | <i>Jania adhaerens</i><br>17,86%          | <i>Halopteris scoparia</i><br>22,28%        |
| <i>Padina pavonica</i><br>9,84%           | <i>Lobophora variegata</i><br>12,91%      | <i>Lobophora variegata</i><br>16,15%        |
| <i>Lobophora variegata</i><br>8,46%       | <i>Lophocladia trichoclados</i><br>10,40% | <i>Canistrocarpus cervicornis</i><br>13,03% |
| <i>Sargassum</i> sp.<br>7,55%             | <i>Halopteris scoparia</i><br>8,29%       | <i>Lophocladia trichoclados</i><br>7,15%    |

**Tabla 9.3.** Contribución a la cobertura total de las cinco especies más abundantes en cada uno de los meses de muestreo.

### Variación espacio-temporal en la cobertura total, riqueza y diversidad.

El estudio de la cobertura total mostró interacción significativa entre los factores estudiados (PROFUNDIDAD x SUPERFICIE x MES x LOCALIDAD) (Tabla 9.4). Se evidenció, por tanto, la variación temporal en la cobertura, pero ésta varió a su vez con las profundidades, superficies y localidades estudiadas. En general, la cobertura a 7-8 m de profundidad fue del  $9,35 \pm 7,75\%$ , mientras que a 15-16 m fue del  $17,14 \pm 14,85\%$ . La cobertura en las superficies horizontales de los bloques fue de  $11,35 \pm 11,75\%$  y en las verticales de  $15,14 \pm 12,88\%$ . Por localidades, la cobertura en Puerto Trigo fue de  $12,49 \pm 12,91\%$ , en La Bajita de  $15,13 \pm 12,25\%$  y en Playa del Pozo de  $12,11 \pm 12,07\%$ . El estudio temporal de la cobertura registró valores bajos bastante similares en los primeros meses (2-8 meses), y más altos y dispares entre las profundidades en los meses finales (10-18 meses). El valor mínimo de cobertura total media se obtuvo a los 2 meses ( $0,43 \pm 0,18\%$ ), y el máximo a los 16 meses ( $44,54 \pm 31,24\%$ ), observándose cierta pérdida de cobertura en los meses 16 y 18 (Fig. 9.4).



| <b>Cobertura total</b>     |           |           |                 |                |
|----------------------------|-----------|-----------|-----------------|----------------|
| <b>Fuente de variación</b> | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| PROF                       | 1         | 6564,6    | 10,644          | 0,0984         |
| SUP                        | 1         | 1549      | 3,6555          | 0,2414         |
| MES                        | 8         | 2615      | 16,036          | 0,0002         |
| LOC                        | 2         | 389,65    | 7,26            | 0,0008         |
| PROF x SUP                 | 1         | 40,786    | 0,14762         | 0,7373         |
| PROF x MES                 | 8         | 479,99    | 2,3564          | 0,0658         |
| PROF x LOC                 | 2         | 616,74    | 11,491          | 0,0002         |
| SUP x MES                  | 8         | 264,15    | 1,6999          | 0,169          |
| SUP x LOC                  | 2         | 423,74    | 7,8952          | 0,0006         |
| MES x LOC                  | 16        | 163,07    | 3,0384          | 0,0004         |
| PROF x SUP x MES           | 8         | 124,94    | 1,1368          | 0,3958         |
| PROF x SUP x LOC           | 2         | 276,28    | 5,1478          | 0,0058         |
| PROF x MES x LOC           | 16        | 203,7     | 3,7954          | 0,0002         |
| SUP x MES x LOC            | 16        | 155,39    | 2,8954          | 0,0004         |
| PROF x SUP x MES x LOC     | 16        | 109,9     | 2,0477          | 0,01           |
| Residual                   | 324       | 17389     |                 |                |
| Total                      | 431       |           |                 |                |

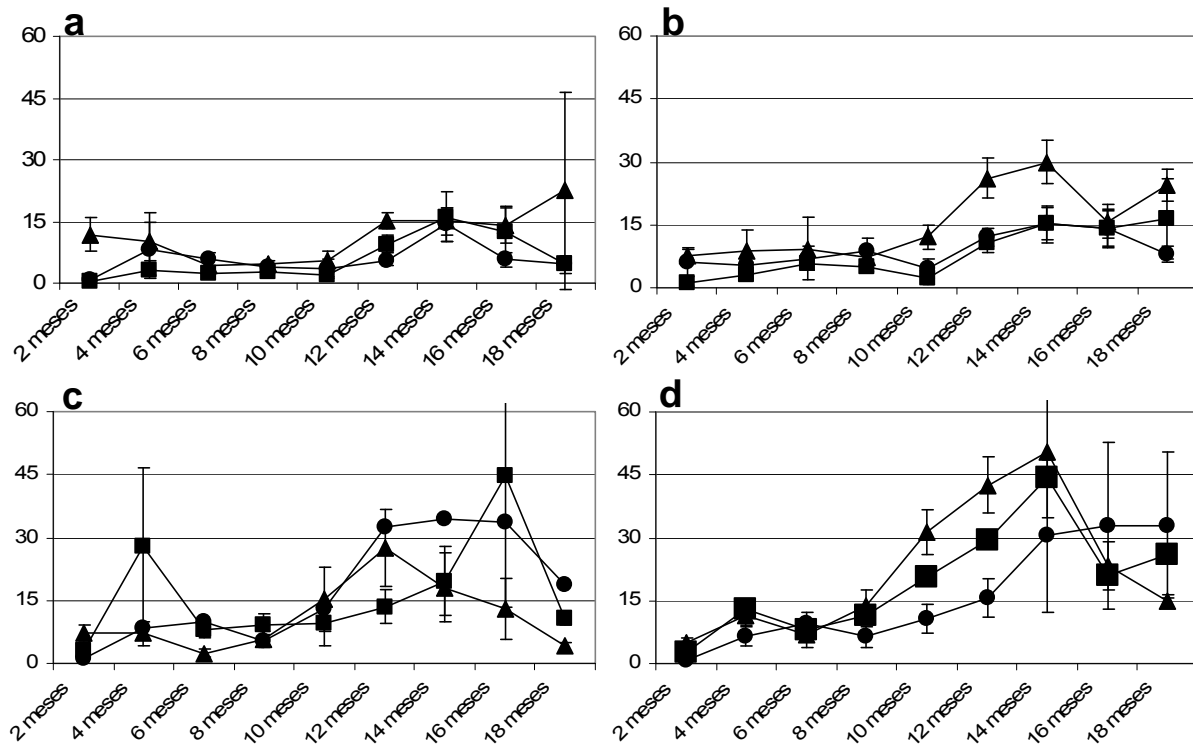
  

| <b>Riqueza</b>             |           |           |                 |                |
|----------------------------|-----------|-----------|-----------------|----------------|
| <b>Fuente de variación</b> | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| PROF                       | 1         | 96,333    | 0,37877         | 0,694          |
| SUP                        | 1         | 456,33    | 21,531          | 0,1014         |
| MES                        | 8         | 125,03    | 2,7913          | 0,039          |
| LOC                        | 2         | 704,84    | 83,013          | 0,0002         |
| PROF x SUP                 | 1         | 59,259    | 1,7311          | 0,3459         |
| PROF x MES                 | 8         | 44,557    | 2,9731          | 0,0312         |
| PROF x LOC                 | 2         | 254,33    | 29,954          | 0,0002         |
| SUP x MES                  | 8         | 8,349     | 0,2209          | 0,9814         |
| SUP x LOC                  | 2         | 21,194    | 2,4962          | 0,0888         |
| MES x LOC                  | 16        | 44,793    | 5,2755          | 0,0002         |
| PROF x SUP x MES           | 8         | 8,2124    | 0,72166         | 0,6756         |
| PROF x SUP x LOC           | 2         | 34,231    | 4,0316          | 0,0198         |
| PROF x MES x LOC           | 16        | 14,987    | 1,7651          | 0,0324         |
| SUP x MES x LOC            | 16        | 37,796    | 4,4514          | 0,0002         |
| PROF x SUP x MES x LOC     | 16        | 11,38     | 1,3403          | 0,1622         |
| Residual                   | 324       | 8,4907    |                 |                |
| Total                      | 431       |           |                 |                |

| <b>Diversidad</b>          |           |           |                 |                |
|----------------------------|-----------|-----------|-----------------|----------------|
| <b>Fuente de variación</b> | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| PROF                       | 1         | 96,333    | 0,37877         | 0,7038         |
| SUP                        | 1         | 456,33    | 21,531          | 0,094          |
| MES                        | 8         | 125,03    | 2,7913          | 0,0294         |
| LOC                        | 2         | 704,84    | 83,013          | 0,0002         |
| PROF x SUP                 | 1         | 59,259    | 1,7311          | 0,3463         |
| PROF x MES                 | 8         | 44,557    | 2,9731          | 0,0276         |
| PROF x LOC                 | 2         | 254,33    | 29,954          | 0,0002         |
| SUP x MES                  | 8         | 8,349     | 0,2209          | 0,9834         |
| SUP x LOC                  | 2         | 21,194    | 2,4962          | 0,0776         |
| MES x LOC                  | 16        | 44,793    | 5,2755          | 0,0002         |
| PROF x SUP x MES           | 8         | 8,2124    | 0,72166         | 0,6764         |
| PROF x SUP x LOC           | 2         | 34,231    | 4,0316          | 0,0196         |
| PROF x MES x LOC           | 16        | 14,987    | 1,7651          | 0,0324         |
| SUP x MES x LOC            | 16        | 37,796    | 4,4514          | 0,0002         |
| PROF x SUP x MES x LOC     | 16        | 11,38     | 1,3403          | 0,1678         |
| Residual                   | 324       | 8,4907    |                 |                |
| Total                      | 431       |           |                 |                |

**Tabla 9.4.** Resultados de los ANOVAs de cuatro vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos para analizar la variación espacio-temporal de la cobertura total, riqueza y diversidad de las comunidades de algas en los bloques experimentales, según la profundidad, superficie, mes y localidad.

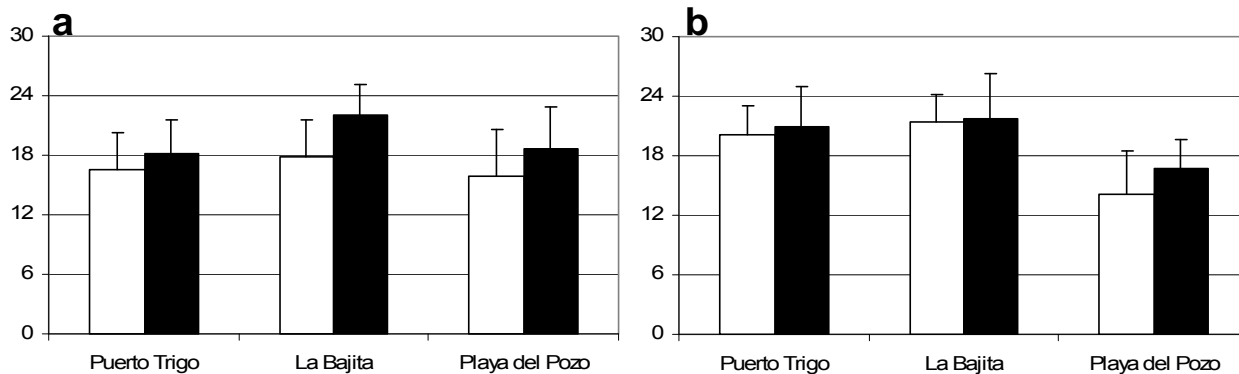


**Figura 9.4.** Variación de los valores medios de la cobertura total ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●). **a.** profundidad 7-8 m, superficie horizontal; **b.** profundidad 7-8 m, superficie vertical; **c.** profundidad 15-16 m, superficie horizontal; **d.** profundidad 15-16 m, superficie vertical.

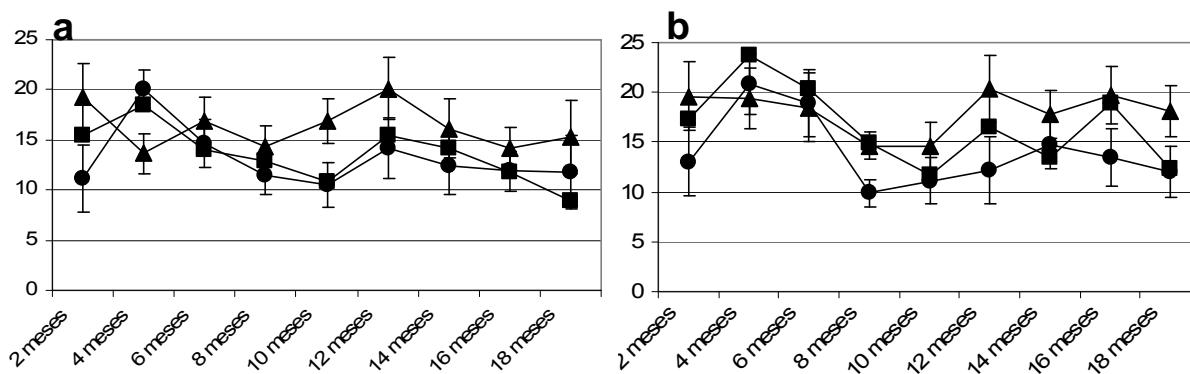
La riqueza (número de especies/muestra) reflejó interacciones entre los factores PROFUNDIDAD x SUPERFICIE x LOCALIDAD, PROFUNDIDAD x MES x LOCALIDAD, y SUPERFICIE x MES x LOCALIDAD (Tabla 9.4). Por lo tanto, la riqueza varió de diferente manera según las profundidades, superficies y localidades tratadas; y temporalmente, en función de la profundidad y localidad, y de la superficie y localidad. La riqueza osciló entre  $18,20 \pm 4,27$  especies en las superficies horizontales de los bloques y  $19,15 \pm 4,62$  especies en las verticales. Por localidades, en Puerto Trigo se registró una media de  $18,93 \pm 3,92$  especies, en La Bajita  $20,75 \pm 3,97$  especies, y en Playa del Pozo  $16,35 \pm 4,40$  especies. Entre profundidades, el número de especies a 7-8 m fue de  $17,65 \pm 4,48$ , y a 15-16 m de  $19,70 \pm 4,22$ . En todas las localidades y profundidades, la cobertura fue mayor en la superficie vertical (Fig. 9.5). Existe también variación temporal en los valores medios de riqueza, con un máximo ( $23,75 \pm 3,02$ ) a los 4 meses y un mínimo ( $8,87 \pm 2,35$ ) a los 18 meses (Fig. 9.6).

La diversidad también exhibió interacción entre los factores PROFUNDIDAD x SUPERFICIE x LOCALIDAD, PROFUNDIDAD x MES x LOCALIDAD, y SUPERFICIE x MES x LOCALIDAD (Tabla 9.4), demostrando variación entre profundidad, superficie y localidad; y temporalmente en función de la profundidad y localidad, y de la superficie y localidad. A 7-8 m de profundidad, la diversidad fue de  $1,64 \pm 0,37$ , y a 15-16 m de  $1,69 \pm 0,44$ . Entre localidades, Puerto Trigo mostró valores medios de  $1,75 \pm 0,37$ , La Bajita de  $1,65 \pm 0,47$  y Playa del Pozo de  $1,53 \pm 0,34$ . Por profundidades, la diversidad varió entre  $1,58 \pm 0,40$  a 7-8 m y  $1,72 \pm 0,40$  a 15-16 m. Para la interacción PROFUNDIDAD x SUPERFICIE x LOCALIDAD (Fig. 9.7), los valores medios de diversidad entre las

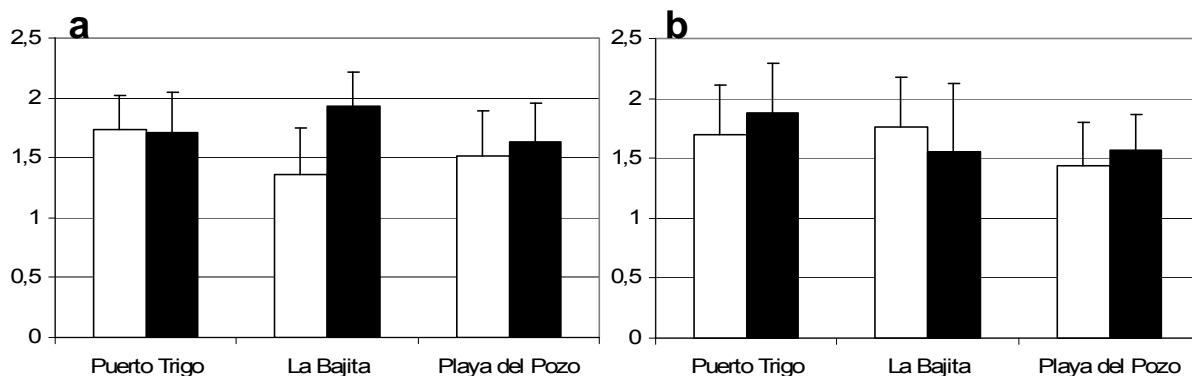
localidades fueron generalmente mayores en las superficies verticales de los bloques. La variación temporal en la diversidad presentó diferencias significativas entre los meses (Fig. 9.8).



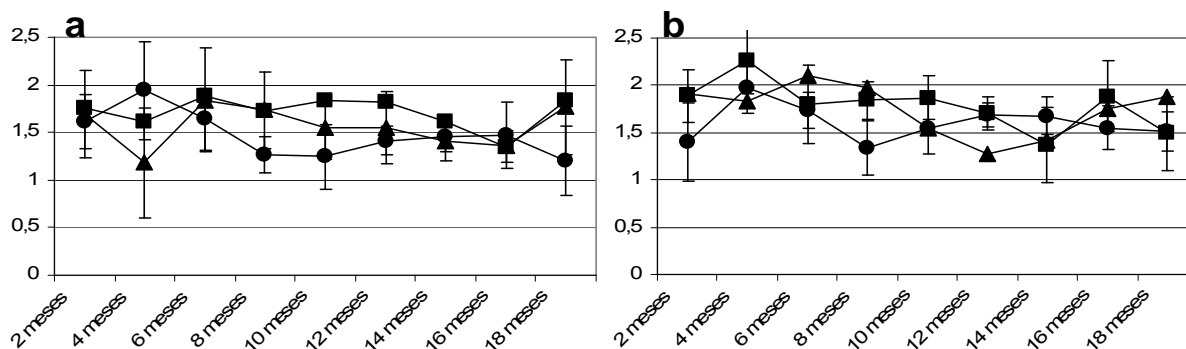
**Figura 9.5.** Variación de los valores medios de riqueza ( $\pm$ SD) en las dos superficies de los bloques experimentales a 7-8 m de profundidad (a) y a 15-16 m de profundidad (b), en las tres localidades. En blanco superficie horizontal y en negro vertical.



**Figura 9.6.** Variación de los valores medios de riqueza ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales a 7-8 m de profundidad (a) y a 15-16 m de profundidad (b), en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●).



**Figura 9.7.** Variación de los valores medios de diversidad ( $\pm$ SD) en las dos superficies de los bloques experimentales a 7-8 m de profundidad (a) y a 15-16 m de profundidad (b), en las tres localidades. En blanco superficie horizontal y en negro vertical.



**Figura 9.8.** Variación de los valores medios de diversidad ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales a 7-8 m de profundidad (a) y a 15-16 m de profundidad (b), en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●).

### Variación espacio-temporal en la cobertura de los macrófitos más abundantes.

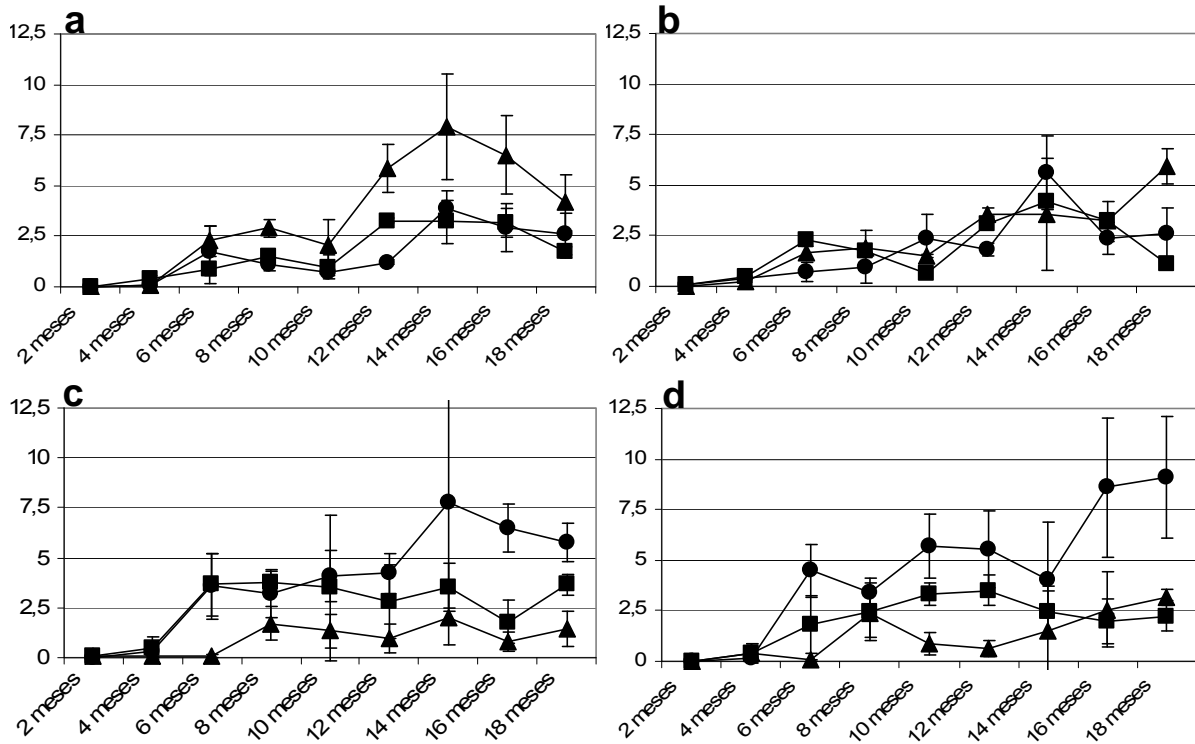
La cobertura de *Jania adhaerens* mostró interacción significativa para los cuatro factores estudiados (PROFUNDIDAD x SUPERFICIE x MES x LOCALIDAD) (Tabla 9.5). La variación temporal en la cobertura de la especie dependió a su vez de la profundidad, superficie y localidad. Por profundidades, su cobertura varió entre  $2,16 \pm 2,00\%$  a 7-8 m y  $2,55 \pm 2,59\%$  a 15-16 m. Por superficies, la superficie horizontal registró  $2,38 \pm 2,33\%$  de cobertura, mientras que la vertical  $2,33 \pm 2,31$ . Por localidades, varió entre los mínimos de Puerto Trigo y La Bajita ( $2,04 \pm 1,59\%$  y  $2,04 \pm 2,20\%$  respectivamente) y el máximo ( $2,99 \pm 2,87\%$ ) de Playa del Pozo. En cuanto a la variación temporal, osciló entre la ausencia registrada en los dos primeros meses y el  $9,11 \pm 2,98\%$  observado a los 18 meses. A partir de los 6 meses se incrementó progresivamente y en algunos casos la cobertura decayó a los 16 y 18 meses (Fig. 9.9).

*Lophocladia trichoclados* mostró interacción entre los cuatro factores estudiados (PROFUNDIDAD x SUPERFICIE x MES x LOCALIDAD) (Tabla 9.5). La cobertura varió significativamente en el tiempo, pero conjuntamente con las diferentes profundidades, superficies y localidades. Por profundidades, su cobertura fue claramente diferente ( $0,30 \pm 0,95\%$  a 7-8 m y  $4,37 \pm 9,57\%$  a 15-16 m). Por superficies, la superficie horizontal registró  $1,10 \pm 3,51\%$  y la vertical  $3,57 \pm 9,24\%$ . Por localidades, la especie fue relativamente abundante en Puerto Trigo y La Bajita ( $2,06 \pm 6,41\%$  y  $4,94 \pm 9,91\%$ , respectivamente), mientras que en Playa del Pozo fue muy escasa ( $0,005 \pm 0,02\%$ ). Temporalmente, las coberturas fueron muy reducidas a los 2-8 meses, produciéndose a 15-16 m a partir de este periodo un incremento notable hasta los 14 meses y un posterior descenso a los 16-18 meses (Fig. 9.10).

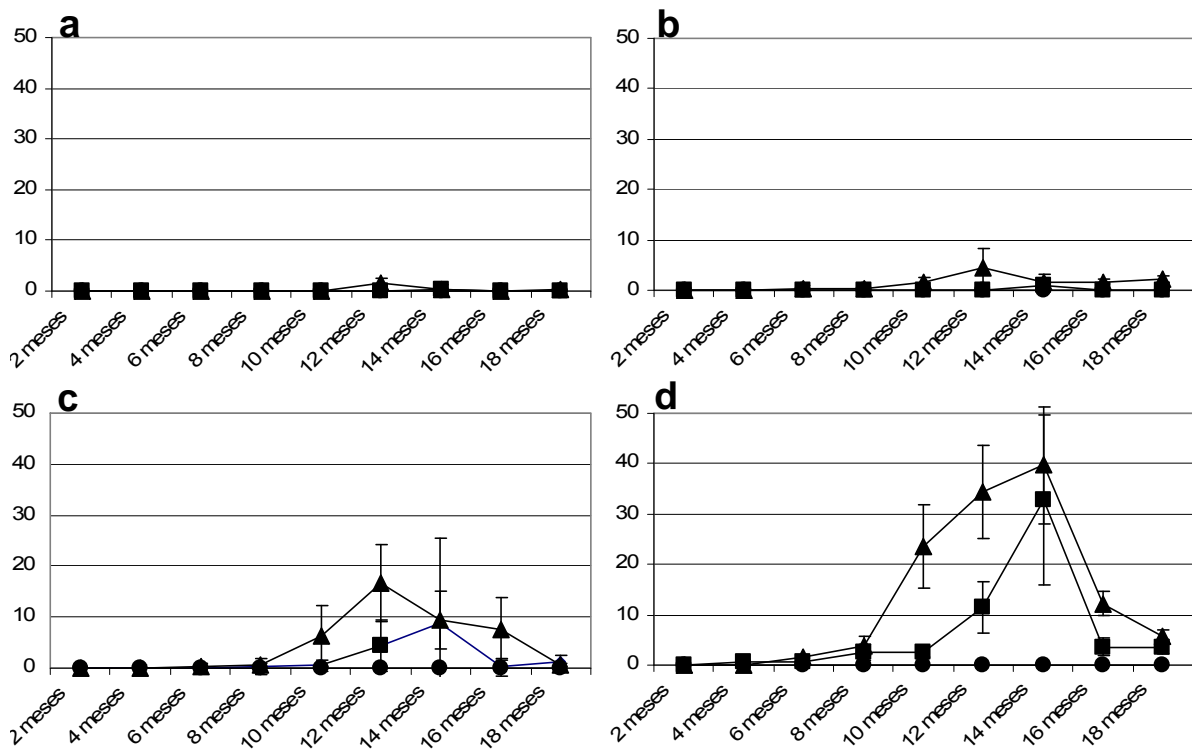
En *Padina pavonica* también se reconoció la interacción significativa entre los cuatro factores (PROFUNDIDAD x SUPERFICIE x MES x LOCALIDAD) (Tabla 9.5). Así, los cambios temporales en la cobertura dependieron de la profundidad, superficie y localidad. Entre profundidades, su cobertura osciló entre  $0,72 \pm 1,66\%$  a 7-8 m y  $2,19 \pm 7,88\%$  a 15-16 m. Por superficies, la especie fue más abundante en la superficie horizontal ( $2,20 \pm 7,62\%$ ) que en la vertical ( $0,71 \pm 2,60\%$ ). En Puerto Trigo su cobertura fue  $2,20 \pm 8,63\%$ , en La Bajita  $0,45 \pm 1,38\%$  y en Playa del Pozo  $1,71 \pm 4,59\%$ . Temporalmente, la especie presentó dos picos de abundancia, el primero a los 4 meses y el segundo entre los meses 12-16 (Fig. 9.11).

| <b><i>Jania adhaerens</i></b>          |           |           |                 |                |
|--|-----------|-----------|-----------------|----------------|
| <b>Fuente de variación</b>             | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| PROF                                   | 1         | 17,086    | 9,95E-02        | 0,731          |
| SUP                                    | 1         | 0,19206   | 2,71E-02        | 1              |
| MES                                    | 8         | 100,92    | 13,658          | 0,0002         |
| LOC                                    | 2         | 44,029    | 28,454          | 0,0002         |
| PROF x SUP                             | 1         | 3,2691    | 0,28744         | 0,6563         |
| PROF x MES                             | 8         | 9,4443    | 0,88247         | 0,5502         |
| PROF x LOC                             | 2         | 171,78    | 111,02          | 0,0002         |
| SUP x MES                              | 8         | 3,2435    | 1,1592          | 0,3742         |
| SUP x LOC                              | 2         | 7,0908    | 4,5825          | 0,0114         |
| MES x LOC                              | 16        | 7,3893    | 4,7754          | 0,0002         |
| PROF x SUP x MES                       | 8         | 3,546     | 0,86076         | 0,573          |
| PROF x SUP x LOC                       | 2         | 11,373    | 7,35            | 0,0006         |
| PROF x MES x LOC                       | 16        | 10,702    | 6,9163          | 0,0002         |
| SUP x MES x LOC                        | 16        | 2,7981    | 1,8083          | 0,0264         |
| PROF x SUP x MES x LOC                 | 16        | 4,1196    | 2,6624          | 0,0012         |
| Residual                               | 324       | 1,5474    |                 |                |
| Total                                  | 431       |           |                 |                |
| <b><i>Lophocladia trichoclados</i></b> |           |           |                 |                |
| <b>Fuente de variación</b>             | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| PROF                                   | 1         | 1790,3    | 2,9464          | 0,2738         |
| SUP                                    | 1         | 659,16    | 2,8919          | 0,2982         |
| MES                                    | 8         | 381,62    | 2,5536          | 0,0512         |
| LOC                                    | 2         | 885,58    | 110,81          | 0,0002         |
| PROF x SUP                             | 1         | 455,47    | 3,3266          | 0,2244         |
| PROF x MES                             | 8         | 315,16    | 2,7844          | 0,0354         |
| PROF x LOC                             | 2         | 607,64    | 76,034          | 0,0002         |
| SUP x MES                              | 8         | 110,43    | 2,9822          | 0,0282         |
| SUP x LOC                              | 2         | 227,93    | 28,521          | 0,0002         |
| MES x LOC                              | 16        | 149,45    | 18,7            | 0,0002         |
| PROF x SUP x MES                       | 8         | 94,188    | 3,1692          | 0,0198         |
| PROF x SUP x LOC                       | 2         | 37,03     | 4,6336          | 0,0002         |
| PROF x MES x LOC                       | 16        | 113,19    | 14,163          | 0,0002         |
| SUP x MES x LOC                        | 16        | 136,92    | 17,132          | 0,0002         |
| PROF x SUP x MES x LOC                 | 16        | 29,72     | 3,7188          | 0,0002         |
| Residual                               | 324       | 7,9917    |                 |                |
| Total                                  | 431       |           |                 |                |
| <b><i>Padina pavonica</i></b>          |           |           |                 |                |
| <b>Fuente de variación</b>             | <b>gl</b> | <b>MC</b> | <b>Pseudo-F</b> | <b>P(perm)</b> |
| PROF                                   | 1         | 233,62    | 1,7049          | 0,3556         |
| SUP                                    | 1         | 238,81    | 2,127           | 0,3062         |
| MES                                    | 8         | 160,44    | 2,1281          | 0,0804         |
| LOC                                    | 2         | 118,25    | 6,7484          | 0,0008         |
| PROF x SUP                             | 1         | 148,69    | 3,4542          | 0,2066         |
| PROF x MES                             | 8         | 85,505    | 1,1116          | 0,4024         |
| PROF x LOC                             | 2         | 137,02    | 7,8198          | 0,0002         |
| SUP x MES                              | 8         | 75,206    | 1,4335          | 0,2316         |
| SUP x LOC                              | 2         | 112,28    | 6,4075          | 0,0004         |
| MES x LOC                              | 16        | 75,391    | 4,3025          | 0,0002         |
| PROF x SUP x MES                       | 8         | 68,296    | 1,5949          | 0,1936         |
| PROF x SUP x LOC                       | 2         | 43,045    | 2,4566          | 0,0848         |
| PROF x MES x LOC                       | 16        | 76,922    | 4,3899          | 0,0002         |
| SUP x MES x LOC                        | 16        | 52,465    | 2,9941          | 0,0002         |
| PROF x SUP x MES x LOC                 | 16        | 42,821    | 2,4437          | 0,0014         |
| Residual                               | 324       | 17,523    |                 |                |
| Total                                  | 431       |           |                 |                |

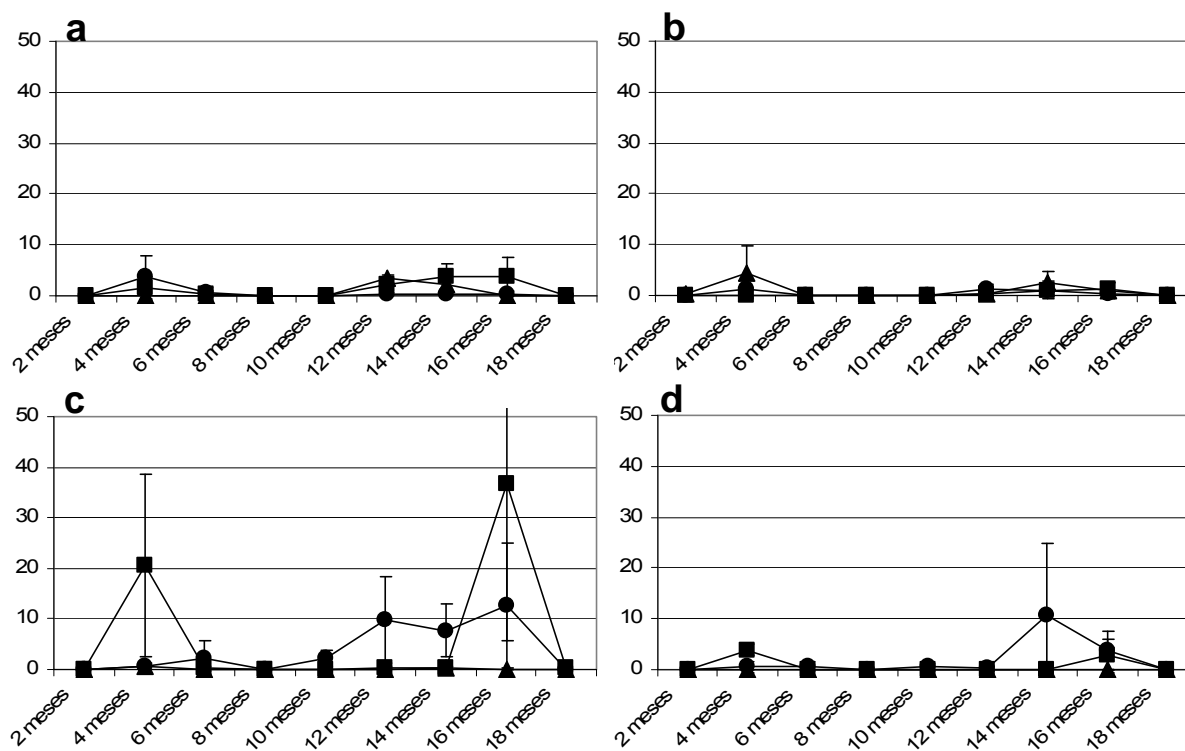
**Tabla 9.5.** Resultados de los ANOVAs de cuatro vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos para analizar la variación espacio-temporal de la cobertura de estas especies en los bloques experimentales, según la profundidad, superficie, mes y localidad.



**Figura 9.9.** Variación de los valores medios de la cobertura de *Jania adhaerens* (±SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●). a. profundidad 7-8 m, superficie horizontal; b. profundidad 7-8 m, superficie vertical; c. profundidad 15-16 m, superficie horizontal; d. profundidad 15-16 m, superficie vertical.



**Figura 9.10.** Variación de los valores medios de la cobertura de *Lophocladia trichocladus* (±SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●). a. profundidad 7-8 m, superficie horizontal; b. profundidad 7-8 m, superficie vertical; c. profundidad 15-16 m, superficie horizontal; d. profundidad 15-16 m, superficie vertical.



**Figura 9.11.** Variación de los valores medios de la cobertura de *Padina pavonica* ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●). **a.** profundidad 7-8 m, superficie horizontal; **b.** profundidad 7-8 m, superficie vertical; **c.** profundidad 15-16 m, superficie horizontal; **d.** profundidad 15-16 m, superficie vertical.

*Lobophora variegata*, por el contrario, reflejó sólo interacción entre los factores PROFUNDIDAD x SUPERFICIE y entre SUPERFICIE x MES x LOCALIDAD (Tabla 9.6). La cobertura varió por tanto a dos niveles, según la profundidad y superficie, y temporalmente según la localidad y superficie. Entre profundidades, su cobertura fue claramente superior a 15-16 m (dato?); y entre superficies las diferencias sólo fueron evidentes en esta profundidad, siendo superior en la superficie vertical (dato?) (Fig. 9.11). La evolución temporal de la cobertura de la especie presentó un continuo incremento en ambas profundidades, aunque más acusado a 15-16 m. En La Bajita y Playa del Pozo se observó una caída de la cobertura en los meses 16 y 18 a 15-16 m (Fig. 9.12).

*Halopteris scoparia* presentó interacción entre los factores PROFUNDIDAD x SUPERFICIE x LOCALIDAD, PROFUNDIDAD x MES x LOCALIDAD y entre SUPERFICIE x MES x LOCALIDAD (Tabla 9.6). Su cobertura varió según las profundidades pero conjuntamente entre las superficies y localidades; temporalmente cambió con la profundidad y localidad, y con la superficie y localidad. A la profundidad de 7-8 m la cobertura de la especie fue de  $0,63 \pm 3,52\%$ , mientras que a 15-16 m fue de  $1,17 \pm 4,27\%$ . Por superficies osciló entre  $1,25 \pm 4,69\%$  en la horizontal y  $0,54 \pm 2,92\%$  en la vertical. Por localidades, registró  $0,18 \pm 0,52\%$  en Puerto Trigo,  $0,86 \pm 4,27\%$  en La Bajita y  $1,65 \pm 5,17\%$  en Playa del Pozo. En la interacción PROFUNDIDAD x SUPERFICIE x LOCALIDAD (Fig. 9.14), los valores de cobertura siempre fueron superiores en las superficies horizontales de las diferentes profundidades y localidades. Temporalmente, aunque la especie apareció desde los 2 meses, su cobertura fue insignificante hasta los 12 meses (Fig. 9.15).

***Lobophora variegata***

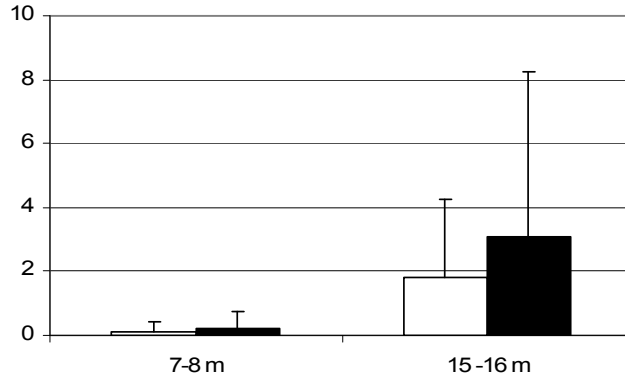
| Fuente de variación    | gl  | MC      | Pseudo-F | P(perm) |
|------------------------|-----|---------|----------|---------|
| PROF                   | 1   | 51,465  | 43,724   | 0,1004  |
| SUP                    | 1   | 552,71  | 33,549   | 0,0964  |
| MES                    | 8   | 49,264  | 4,1063   | 0,0082  |
| LOC                    | 2   | 23,981  | 3,7652   | 0,0172  |
| PROF x SUP             | 1   | 34,218  | 66,432   | 0,0036  |
| PROF x MES             | 8   | 7,0948  | 0,85566  | 0,568   |
| PROF x LOC             | 2   | 1,177   | 0,18481  | 0,8574  |
| SUP x MES              | 8   | 37,432  | 3,5872   | 0,0126  |
| SUP x LOC              | 2   | 16,475  | 2,5867   | 0,068   |
| MES x LOC              | 16  | 11,997  | 1,8837   | 0,0124  |
| PROF x SUP x MES       | 8   | 5,7131  | 1,0595   | 0,4348  |
| PROF x SUP x LOC       | 2   | 0,51509 | 0,0809   | 0,9304  |
| PROF x MES x LOC       | 16  | 8,2916  | 1,3019   | 0,1832  |
| SUP x MES x LOC        | 16  | 10,435  | 1,6384   | 0,0452  |
| PROF x SUP x MES x LOC | 16  | 5,3923  | 0,84665  | 0,6566  |
| Residual               | 324 | 6,369   |          |         |
| Total                  | 431 |         |          |         |

***Halopteris scoparia***

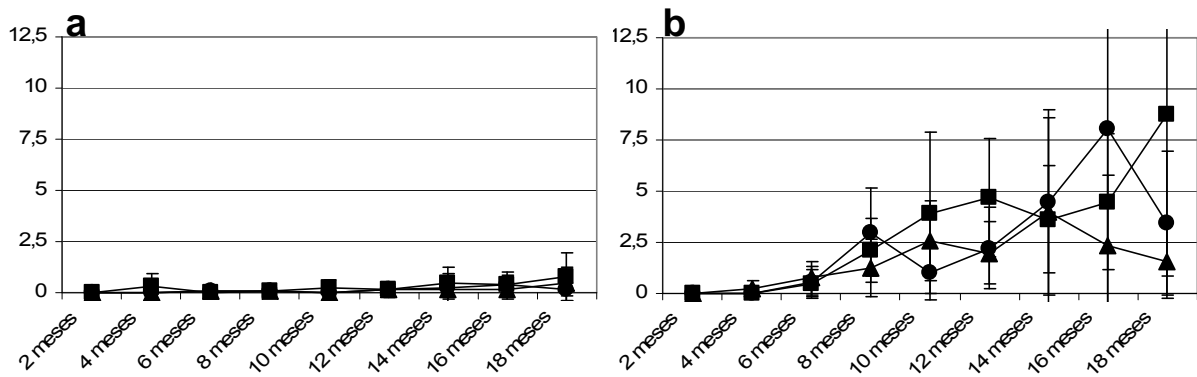
| Fuente de variación    | gl  | MC     | Pseudo-F | P(perm) |
|------------------------|-----|--------|----------|---------|
| PROF                   | 1   | 96,333 | 0,37877  | 0,7038  |
| SUP                    | 1   | 456,33 | 21,531   | 0,094   |
| MES                    | 8   | 125,03 | 2,7913   | 0,0294  |
| LOC                    | 2   | 704,84 | 83,013   | 0,0002  |
| PROF x SUP             | 1   | 59,259 | 1,7311   | 0,3463  |
| PROF x MES             | 8   | 44,557 | 2,9731   | 0,0276  |
| PROF x LOC             | 2   | 254,33 | 29,954   | 0,0002  |
| SUP x MES              | 8   | 8,349  | 0,2209   | 0,9834  |
| SUP x LOC              | 2   | 21,194 | 2,4962   | 0,0776  |
| MES x LOC              | 16  | 44,793 | 5,2755   | 0,0002  |
| PROF x SUP x MES       | 8   | 8,2124 | 0,72166  | 0,6764  |
| PROF x SUP x LOC       | 2   | 34,231 | 4,0316   | 0,0196  |
| PROF x MES x LOC       | 16  | 14,987 | 1,7651   | 0,0324  |
| SUP x MES x LOC        | 16  | 37,796 | 4,4514   | 0,0002  |
| PROF x SUP x MES x LOC | 16  | 11,38  | 1,3403   | 0,1678  |
| Residual               | 324 | 8,4907 |          |         |
| Total                  | 431 |        |          |         |

**Tabla 9.6.** Resultados de los ANOVAs de cuatro vías, ejecutados por permutaciones y basados en las distancias euclídeas de los datos para analizar la variación espacio-temporal de la cobertura de estas especies en los bloques experimentales, según la profundidad, superficie, mes y localidad.

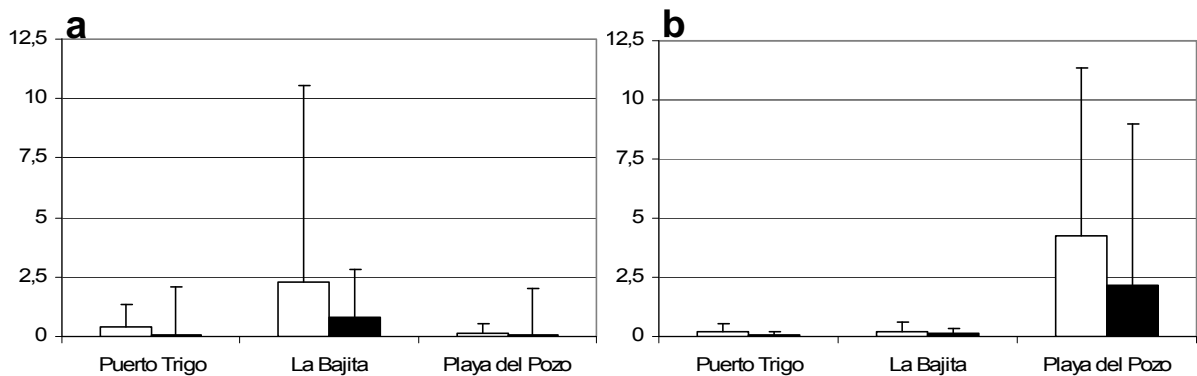




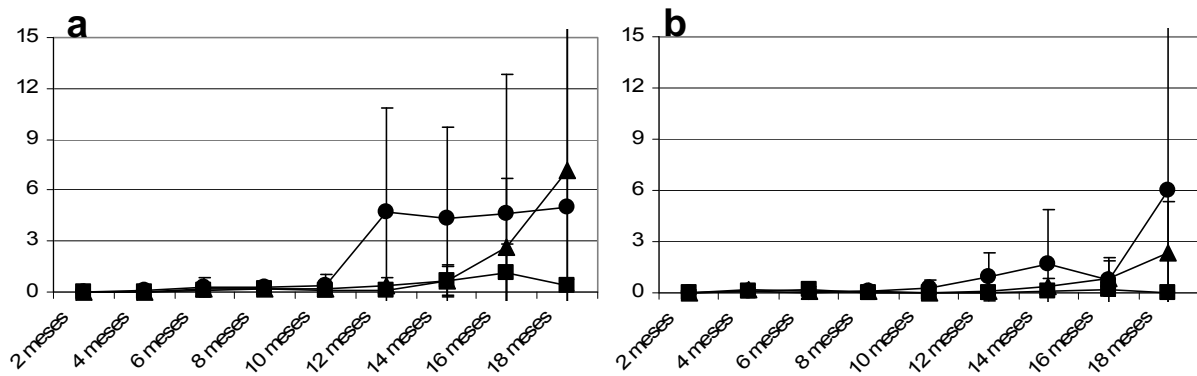
**Figura 9.12.** Variación de los valores medios de cobertura de *Lobophora variegata* ( $\pm$ SD) en los dos tipos de superficie de los bloques experimentales a las dos profundidades estudiadas. En blanco superficie horizontal y en negro vertical.



**Figura 9.13.** Variación de los valores medios de la cobertura de *Lobophora variegata* ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●). **a.** profundidad 7-8 m; **b.** profundidad 15-16 m.



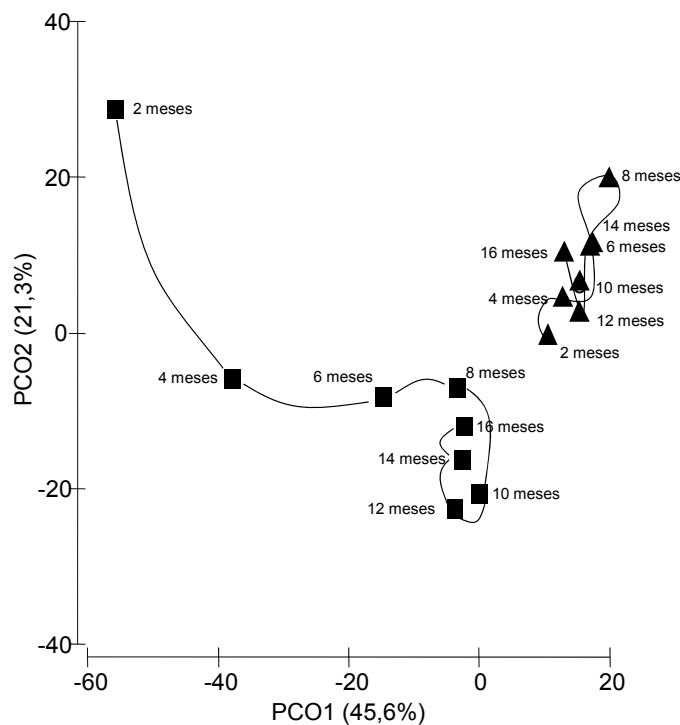
**Figura 9.14.** Variación de los valores medios de cobertura de *Halopteris scoparia* ( $\pm$ SD) en las dos superficies de los bloques experimentales a 7-8 m de profundidad (**a**) y a 15-16 m de profundidad (**b**), en las tres localidades. En blanco superficie horizontal y en negro vertical.



**Figura 9.15.** Variación de los valores medios de la cobertura de *Halopterus scoparia* ( $\pm$ SD) a lo largo del periodo de estudio en los bloques experimentales en las tres localidades: Puerto Trigo (■), La Bajita (▲) y Playa del Pozo (●). **a.** profundidad 7-8 m; **b.** profundidad 15-16 m.

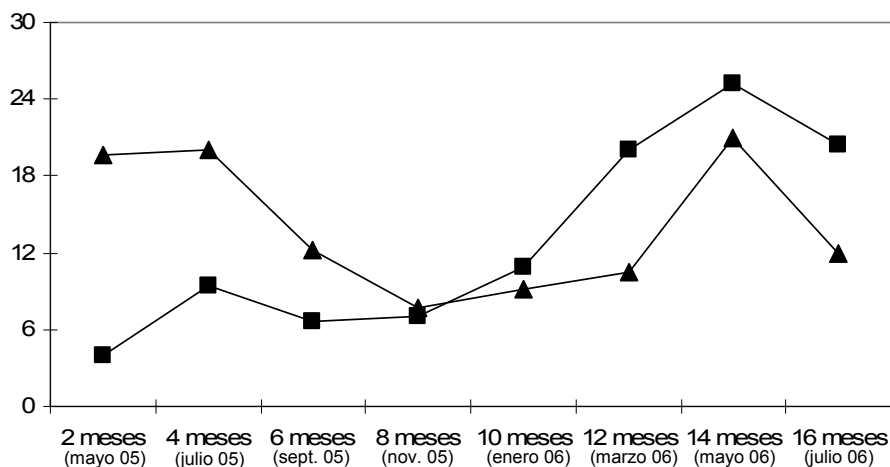
**Comparación entre las comunidades de sucesión de los bloques experimentales y las comunidades establecidas en las piedras y cascajos.**

El análisis de similitud entre las comunidades de sucesión de los bloques experimentales y las comunidades establecidas en las piedras y cascajos (PCO, Fig. 9.16) evidenció diferencias en la estructura y composición de las comunidades. Mientras que las comunidades establecidas en piedras y cascajos mostraron una elevada similitud a lo largo del tiempo, las comunidades de los bloques experimentales exhibieron diferencias importantes, principalmente en las comunidades de los 6 primeros meses. A partir del mes 8, ambos tipos de comunidades fueron muy similares.



**Figura 9.16.** Resultados de los análisis de ordenación (PCO) entre las comunidades de sucesión de los bloques experimentales (■) y las comunidades establecidas en las piedras y cascajos (▲).

La comparación entre las curvas del porcentaje de cobertura total de las comunidades de bloques experimentales y las comunidades de piedras y cascajos se muestra en la Figura. 9.17. A los 8 meses de experimentación la cobertura de las comunidades de bloques se igualó con la de las comunidades de piedras y cascajos, y a partir de este mes ambas coberturas mostraron un patrón similar, con valores ligeramente superiores en las superficies experimentales.



**Figura. 9.17.** Variación del porcentaje de cobertura total en las comunidades de sucesión de los bloques experimentales (■) y en las comunidades establecidas en las piedras y cascajos (▲).

La comparación entre las especies más abundantes de las comunidades de los bloques experimentales y las de las piedras y cascajos se presenta en la Tabla 9.8. Las mayores diferencias se encontraron nuevamente en los primeros meses. A los 2 meses, ninguna de las cinco especies dominantes en las comunidades coincide. A los 4 meses, una única especie, *Padina pavonica*, está presente en ambas comunidades. A partir de este mes, el número de especies comunes se incrementa progresivamente. A los 6 meses son dos las especies compartidas (*Lobophora variegata* y *Jania adhaerens*), a los 8 meses son tres (se incorpora *Sargassum* sp.), y a los 10 y 12 meses son cuatro (se suma *Lophocladia trichoclados*). A los 14 meses las cinco especies dominantes coinciden (se añade *Padina pavonica*), y a los 16 meses, son sólo cuatro las especies comunes (se incorpora *Halopteris scoparia*, y *Sargassum* sp. deja de estar entre las más abundantes).

## DISCUSIÓN.

Generalmente, la sucesión en las comunidades bentónicas marinas comienza con la adhesión de pequeñas partículas a las nuevas superficies, seguida por la agregación de bacterias y microalgas y la formación de una biopelícula (O'Toole et al., 2000; Stoodley et al., 2002; Zardus et al., 2008; Fricke et al., 2011). Estas biopelículas formadas en pocas horas proporcionan la base para el asentamiento de cianobacterias y algas filamentosas (Cuba & Blake, 1983), previamente a la fijación y reclutamiento de las primeras macroalgas. Nuestras primeras observaciones fueron realizadas

pasados dos meses, con lo que estas etapas preliminares en el proceso de sucesión no fueron analizadas.

| Comunidades<br>piedras y cascajos   | Comunidades bloques<br>experimentales      | Comunidades<br>piedras y cascajos        | Comunidades bloques<br>experimentales    |
|-------------------------------------|--|--|--|
| <b>2 meses (mayo-2005)</b>          |  | <b>10 meses (enero-2006)</b>             |  |
| <i>Jania adhaerens</i><br>4,55%     | <i>Rosenvingeia intricata</i><br>0,92%     | <i>Lobophora variegata</i><br>2,28%      | <i>Lophocladia trichoclados</i><br>2,88% |
| <i>Sargassum</i> sp.<br>4,22%       | <i>Colpomenia sinuosa</i><br>0,84%         | <i>Jania adhaerens</i><br>2,26%          | <i>Jania adhaerens</i><br>2,25%          |
| <i>Lobophora variegata</i><br>2,01% | <i>Cladosiphon contortus</i><br>(0,70)     | <i>Lophocladia trichoclados</i><br>0,83% | <i>Lobophora variegata</i><br>1,31%      |
| <i>Padina pavonica</i><br>1,83%     | <i>Nemacystus flexuosus</i><br>0,42%       | <i>Sargassum</i> sp.<br>0,60%            | <i>Sargassum</i> sp.<br>1,07%            |
| <i>Laurencia</i> sp1.<br>1,53%      | <i>Feldmannia irregularis</i><br>0,21%     | <i>Laurencia</i> sp1.<br>0,51%           | <i>Wrangelia argus</i><br>0,57%          |
| <b>4 meses (julio-2005)</b>         |  | <b>12 meses (marzo-2006)</b>             |  |
| <i>Lobophora variegata</i><br>7,37% | <i>Padina pavonica</i><br>3,10%            | <i>Lobophora variegata</i><br>2,72%      | <i>Lophocladia trichoclados</i><br>6,07% |
| <i>Padina pavonica</i><br>3,31%     | <i>Cladosiphon contortus</i><br>1,22%      | <i>Jania adhaerens</i><br>2,22%          | <i>Jania adhaerens</i><br>3,04%          |
| <i>Jania adhaerens</i><br>2,19%     | <i>Colpomenia sinuosa</i><br>0,87%         | <i>Sargassum</i> sp.<br>0,94%            | <i>Sargassum</i> sp.<br>1,62%            |
| <i>Sargassum</i> sp.<br>2,14%       | <i>Lomentaria chilocladiaella</i><br>0,54% | <i>Laurencia</i> sp1.<br>0,77%           | <i>Lobophora variegata</i><br>1,55%      |
| <i>Halopteris scoparia</i><br>1,18% | <i>Osmundea truncata</i><br>0,31%          | <i>Lophocladia trichoclados</i><br>0,74% | <i>Padina pavonica</i><br>1,51%          |
| <b>6 meses (septiembre-2005)</b>    |  | <b>14 meses (mayo-2006)</b>              |  |
| <i>Lobophora variegata</i><br>4,62% | <i>Jania adhaerens</i><br>1,95%            | <i>Lobophora variegata</i><br>6,81%      | <i>Lophocladia trichoclados</i><br>7,82% |
| <i>Jania adhaerens</i><br>2,81%     | <i>Hypnea spinella</i><br>0,53%            | <i>Lophocladia trichoclados</i><br>2,58% | <i>Jania adhaerens</i><br>4,15%          |
| <i>Sargassum</i> sp.<br>1,10%       | <i>Dictyota pfaffii</i><br>0,49%           | <i>Sargassum</i> sp.<br>2,57%            | <i>Padina pavonica</i><br>2,49%          |
| <i>Halopteris scoparia</i><br>0,90% | <i>Padina pavonica</i><br>0,37%            | <i>Jania adhaerens</i><br>2,15%          | <i>Lobophora variegata</i><br>2,14%      |
| <i>Laurencia</i> sp1.<br>0,66%      | <i>Lobophora variegata</i><br>0,32%        | <i>Padina pavonica</i><br>0,89%          | <i>Sargassum</i> sp.<br>1,91%            |
| <b>8 meses (noviembre-2005)</b>     |  | <b>16 meses (julio-2006)</b>             |  |
| <i>Lobophora variegata</i><br>3,16% | <i>Jania adhaerens</i><br>2,25%            | <i>Lobophora variegata</i><br>5,04%      | <i>Padina pavonica</i><br>5,22%          |
| <i>Jania adhaerens</i><br>1,45%     | <i>Lobophora variegata</i><br>1,10%        | <i>Jania adhaerens</i><br>1,68%          | <i>Jania adhaerens</i><br>3,64%          |
| <i>Sargassum</i> sp.<br>0,50%       | <i>Lophocladia trichoclados</i><br>0,63%   | <i>Padina pavonica</i><br>1,01%          | <i>Lobophora variegata</i><br>2,63%      |
| <i>Laurencia</i> sp1.<br>0,49%      | <i>Sargassum</i> sp.<br>0,57%              | <i>Halopteris scoparia</i><br>0,97%      | <i>Lophocladia trichoclados</i><br>2,12% |
| <i>Halopteris scoparia</i><br>0,46% | <i>Osmundea truncata</i><br>0,33%          | <i>Laurencia</i> sp1.<br>0,62%           | <i>Halopteris scoparia</i><br>1,69%      |

**Tabla. 9.8.** Porcentaje de cobertura media de las cinco especies más abundantes en cada uno de los meses en los dos tipos de comunidades estudiadas.

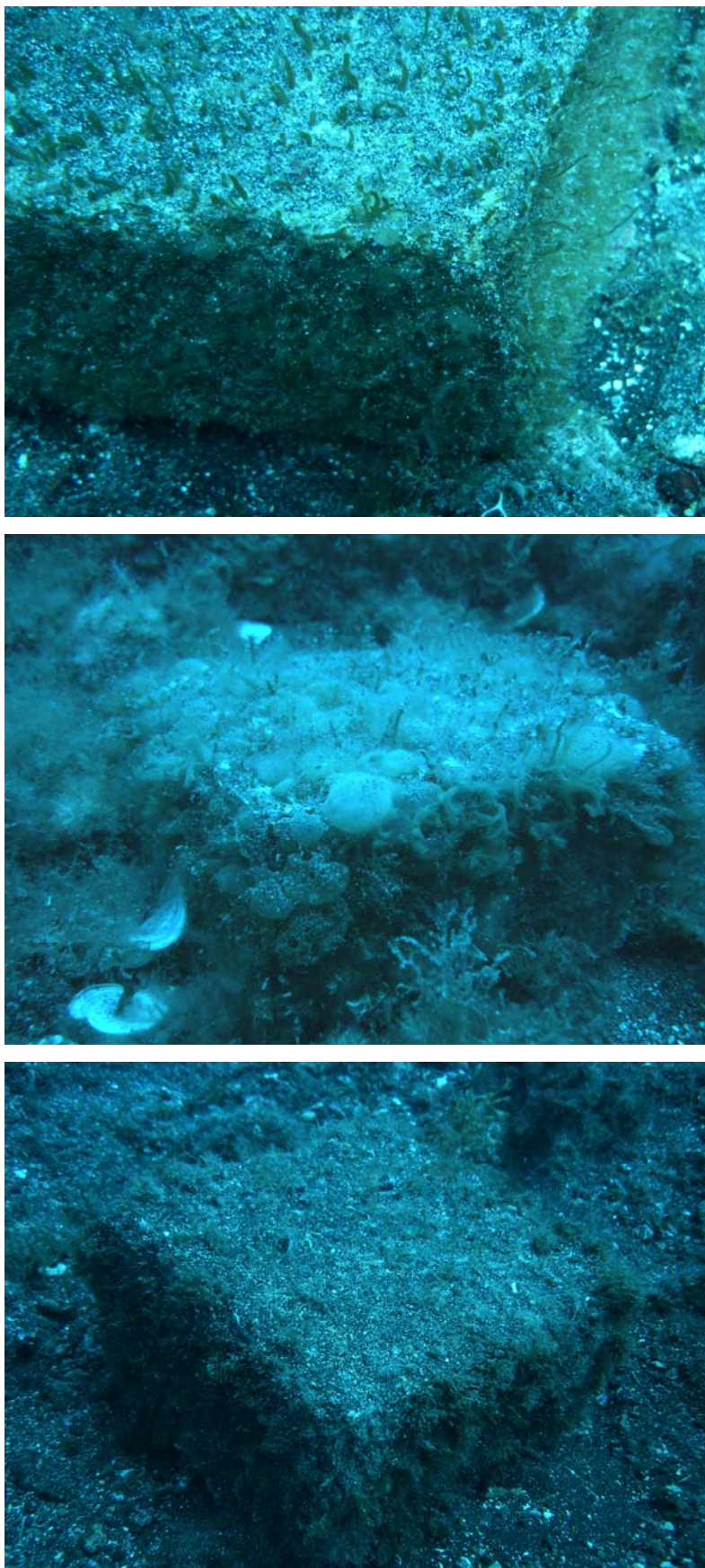
Los resultados obtenidos en este capítulo muestran una evidente variación temporal en la estructura y composición de las comunidades que se establecen en los bloques experimentales (Foto 9.1). Las muestras examinadas a los 2 y 4 meses de exposición de los bloques presentan grandes diferencias respecto al resto, que fueron, en general, bastante similares entre sí. Las cinco especies más abundantes en estos meses iniciales (*Rosenvingeia intricata*, *Colpomenia sinuosa*, *Cladosiphon contortus*, *Nemacystus flexuosus* y *Lomentaria chilocladiaella*) presentan después una cobertura muy baja o incluso llegan a desaparecer. Estas especies coinciden en gran medida con las especies observadas como dominantes en las etapas iniciales de reclutamiento estudiadas en el Capítulo VIII. Son especies anuales, efímeras estacionales o anuales con varias generaciones, con hábitos y estructuras simples,

rápido crecimiento e importante esfuerzo reproductor, características que exhiben las especies primocolonizadoras (Connell & Slater, 1977; Littler & Littler, 1980; Sousa, 1984; Santelices, 1990; Farrell, 1991; Hirata, 1986; Serisawa et al., 1998; Benedetti-Cecchi et al., 2001; Qvartford, 2006; Fricke et al., 2008). Sin embargo, a partir del mes 8 y hasta final del experimento, otras especies (*Jania adhaerens*, *Lophocladia trichoclados*, *Padina pavonica*, *Lobophora variegata* y *Halopteris scoparia*) son las más abundantes. Así, las especies primocolonizadoras anuales son sustituidas por especies perennes (al menos en sus porciones postradas) con hábitos y estructuras más complejos, crecimiento más lento, y menor esfuerzo reproductor, atributos de especies más tardías del proceso de sucesión (Littler & Littler, 1984; Hirata, 1986; Qvartford, 2006).

Las diferentes condiciones ambientales que se dan a lo largo del año (estaciones) condicionan la propia evolución del proceso de sucesión (Niell, 1979; Lapoigne et al., 1981; McClanahan, 1997). Los cambios en el oleaje, la disponibilidad de nutrientes, las variaciones en la movilización de los sedimentos, o la abundancia de herbívoros, afectan directamente al crecimiento y fenología de las macroalgas implicadas en este proceso (Sousa, 1984; Turner et al. 1998; Benedetti-Cecchi & Cinelli, 1993). El periodo del año en el que aparecen nuevos sustratos libres de vegetación donde se inicia la sucesión también puede ser importante, debido a la concentración y composición de diásporas disponibles en ese momento (Hirata, 1986). En nuestro estudio, aunque las diásporas de las especies implicadas en la sucesión estuvieron disponibles durante todo el año (ver Capítulo VIII), su mayor concentración coincidió con el periodo de inicio del experimento (marzo de 2005), lo que pudo contribuir a acelerar las primeras etapas en la sucesión. Las cinco especies más abundantes en los primeros meses reclutan durante todo el año, salvo *Lomentaria chilocladia* (ver Capítulo VIII), y tienen picos de abundancia en los meses en los que se inició el experimento, lo que justifica sus elevadas coberturas en el inicio de la sucesión. *Cladosiphon contortus* muestra sus mayores coberturas en marzo-julio, *Colpomenia sinuosa* en marzo-mayo, *Lomentaria chilocladia* en mayo-julio, mientras que *Rosenvingea intricata* y *Nemacystus flexuosus* en mayo.

Los análisis multivariantes reflejan que, además de la variación temporal, la sucesión es un proceso muy variable en el espacio, y que la propia superficie del bloque (horizontal o vertical), la profundidad (7-8 ó 15-16 m) y las localidades de muestreo interaccionan. En este sentido, aunque el proceso de sucesión es similar pueden existir diferencias a escala espacial (Bulleri, 2005). Estas diferencias guardan relación en última instancia con la diferente respuesta que presenta cada una de las especies, tal como veremos más adelante.

Además del reemplazamiento de las especies, en la sucesión se han descrito otras características como el incremento en cobertura total, y el descenso en riqueza y diversidad (Foster, 1975; Lapoigne et al., 1981). En las comunidades estudiadas la cobertura total se incrementó con el tiempo, aunque existió interacción entre los factores analizados. La cobertura total fue baja en los primeros meses (2-8 meses), y más alta y más dispar entre las profundidades en los meses finales (10-18 meses), con el máximo a los 14 meses observándose cierta pérdida de cobertura en los meses 16 y 18, que puede ser relacionada con el descenso en cobertura de *Lophocladia trichoclados*.



**Foto 9.1.** Diferentes periodos en la sucesión de las comunidades. De arriba abajo, 2 meses, 4 meses y 14 meses.

La cobertura alcanzó valores más altos en la mayor profundidad, donde las condiciones ambientales son más estables (menor oleaje y sedimentación), de forma similar a lo observado en piedras y cascajos (ver Capítulo VII). Por el contrario, las comunidades que se desarrollan a una menor profundidad están sometidas a un mayor estrés y los periodos de inestabilidad son más frecuentes. Entre las dos superficies de los bloques, y en especial a menor profundidad, se observó una mayor cobertura en las superficies verticales, como también se observó en las comunidades primocolonizadoras estudiadas en el Capítulo VIII, aparentemente más protegidas frente a la sedimentación que las superficies horizontales. En cuanto a riqueza y diversidad, sólo se observó un ligero descenso, lo que sugiere que el proceso de sucesión no llegó a completarse en el tiempo del experimento, sin que llegara a producirse el predominio de especies perennes.

Los especies dominantes en el conjunto del experimento (*Jania adhaerens*, *Lophocladia trichoclados*, *Padina pavonica*, *Lobophora variegata* y *Halopteris scoparia*) presentaron diferentes patrones de abundancia a lo largo de la sucesión ligados a los factores espaciales (superficie del bloque, profundidad y localidad). Con respecto a las superficies de los bloques, sólo *Jania adhaerens* muestra indiferencia, con abundancias similares en ambas superficies. Sin embargo, *Lophocladia trichoclados* y *Lobophora variegata* son más abundantes en las superficies verticales de los bloques; mientras que *Padina pavonica* y *Halopteris scoparia* lo son en las superficies horizontales. En relación a las profundidades *Jania adhaerens* también se muestra indiferente; *Halopteris scoparia* es más abundante en la más somera; mientras que *Padina pavonica*, *Lophocladia trichoclados* y *Lobophora variegata* son más abundantes en la cota más profunda. En cuanto a las localidades, sólo *Jania adhaerens* muestra una abundancia similar en las tres localidades estudiadas, mientras que para el resto de las especies hay claras variaciones, siendo raras en alguna de las localidades. Este diferente patrón de distribución puede estar relacionado con la diferente capacidad de las especies para soportar cierto grado de sedimentación, exposición al oleaje, o con las propias poblaciones naturales circundantes. Así, las diferencias entre localidades están relacionadas principalmente con las abundancias en las poblaciones naturales.

La cobertura de *Jania adhaerens* muestra una importante variación a lo largo de la experimentación. Se establece tempranamente desde el comienzo del experimento, pero su cobertura no es significativa hasta el sexto mes. Se trata de una especie calcificada, con una porción postrada perenne, que crece epífita sobre muchas algas, muy común en los fondos con sedimentos de Canarias, lo que explica su indiferencia frente al tipo de superficie y a la profundidad, y el incremento en abundancia con el paso del tiempo. *Halopteris scoparia* presenta la capacidad de retener sedimentos entre sus ramas así como de regenerar nuevas ramas a partir de porciones basales perennes, lo que justifica su mayor abundancia en las superficies horizontales y cotas someras. Como la especie anterior también es muy común en los fondos con sedimentos de las islas. Por el contrario, *Padina pavonica* es una especie efímera que muestra un fuerte comportamiento estacional, con picos de abundancia en mayo y julio, coincidiendo con picos en las poblaciones de piedras y cascajos. Sus coberturas mayores en las cotas más profundas pueden relacionarse con su mayor sensibilidad al oleaje. *Lophocladia trichoclados*, a pesar de tener un hábito muy

delicado, se caracteriza por presentar ejes postrados perennes capaces de soportar el efecto atenuado de la sedimentación presente en las superficies verticales y en cotas profundas. Por último, *Lobophora variegata*, también con talos perennes, muestra un comportamiento similar al de esta última especie. Sus talos flabelados se disponen característicamente en las superficies inclinadas o verticales de los sustratos rocosos con lo que las láminas quedan más expuestas a la luz (ver Capítulo VI). Un comportamiento similar de todas estas especies fue observado por Reyes et al. (2000) en sus estudios de los fondos de la reserva marina de La Graciosa.

Las comunidades de macroalgas implicadas en el proceso de sucesión iniciado en el mes de marzo alcanzaron características similares a las de las piedras y cascajos en el mes de noviembre, octavo mes del experimento. El otoño constituye el periodo en el que las comunidades naturales se encuentran en estado senescente (bajos valores de cobertura) coincidiendo con las condiciones ambientales más adversas, de mayor sedimentación y oleaje y menor concentración de nutrientes (ver Capítulo VII). Los incrementos de cobertura que se producen en los meses posteriores coinciden con incrementos que se producen también en las comunidades de piedras, relacionadas con la mejora de las condiciones ambientales. La regresión final que se observa en el experimento, con descenso en la cobertura total, muy significativa para algunas especies (ej. *Lophocladia trichoclados*), coincide también con descensos en cobertura de las comunidades de sustratos naturales (ver Capítulo VII).

La rápida convergencia de la estructura y composición de las comunidades de macroalgas asentadas en los bloques experimentales hacia las establecidas en las piedras y cascajos permite realizar un análisis sobre cuál es la etapa en la sucesión que representa la vegetación asentada en las piedras y cascajos de fondos arenosos. Algunos trabajos (Foster, 1975; McClanahan, 1997), distinguen la existencia de varias etapas en la sucesión, en las que las comunidades presentan fisonomías y aspectos claramente diferenciados, con primeras etapas caracterizadas por el predominio de especies efímeras, filamentosas y microalgas; etapas intermedias donde coexisten especies efímeras con pequeños macrófitos corticados y coralináceas articuladas, dando a las comunidades un aspecto cespitoso; y etapas finales con especies de mayor porte, foliosas y frondosas.

En capítulos previos se confirmó que en Canarias las comunidades vegetales de ambientes rocosos estables están dominadas por pocas especies, tal como ha sido mostrado en numerosos trabajos (De Ruyter van Steveninck & Breeman, 1987; Gorostiaga et al., 1998; Costa et al., 2002; ver también Capítulos II y III), mientras que en sustratos inestables (piedras y cascajos) intervienen un mayor número de especies, de acuerdo con otros estudios previos (Dayton, 1971; Sears & Wilce, 1975; Lubchenco & Menge, 1978; Sebens, 1985; ver Capítulo VII). Este patrón ocurre en los fondos someros de Canarias. Las comunidades de fondos estables en las islas están dominadas por seis taxones cuya cobertura alcanza el 87,63% de la cobertura total; mientras que en fondos de piedras y cascajos, la contribución de las seis especies más abundantes sólo llega al 61,00%. En el Capítulo VII comprobamos que, de igual manera que en otros ambientes sometidos a un elevado estrés ambiental, la vegetación de piedras y cascajos está dominada por especies con morfotipo cespitoso, aparentemente mejor adaptadas a crecer en estos sustratos inestables. El 82,82% de las especies identificadas en el estudio constituyen agrupamientos cespitosos,



predominando las especies con hábito filamentosos (79 especies) y pequeños macrófitos corticados (57 especies).

En apenas ocho meses las comunidades de los bloques experimentales convergen en estructura y composición con las establecidas en las piedras y cascajos, y las escasas diferencias observadas a partir del octavo mes pueden ser atribuidas a la propia naturaleza de los sustratos artificiales, que no reproduce con exactitud al sustrato natural, en especial sus microhábitats (Bulleri, 2005; Tyrell & Byers, 2007; ver Capítulo VII). Estos datos indican que las piedras y cascajos de fondos arenosos del sublitoral somero de las Islas Canarias sustentan comunidades cespitosas estructuradas desde el octavo mes de sucesión. La sucesión no continúa hacia una comunidad clímax dominada por macrófitos perennes foliosos o frondosos, ya que la inestabilidad ambiental provoca periódicamente destrucción parcial de las comunidades y disponibilidad de sustratos libres en los que se reinicia la sucesión. Por lo tanto, estas comunidades cespitosas constituyen etapas intermedias del proceso de sucesión que perdurarán en estos ambientes inestables que impiden la dominancia de comunidades de macrófitos perennes erectos.

## BIBLIOGRAFÍA.

- Afonso-Carrillo, J. & M. Sansón. 1999. Algas, hongos y fanerógamas marinas de las Islas Canarias. Clave analítica. Materiales didácticos universitarios. Serie Biología 2. Secretariado de Publicaciones Universidad de La Laguna. La Laguna. 254 pp.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral. Ecol.*, 26: 32-46.
- Anderson, M.J. 2004. PERMANOVA\_2 factor: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance (for any two-factor ANOVA design) using permutation test. Department of Statistics, University of Auckland. New Zealand. 35 pp.
- Anderson, M.J. & R.B. Millar. 2004. Spatial variation and effects of habitat on temperate reef assemblages in north eastern New Zealand. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 305: 191-221.
- Anderson, M.J. & C.J.F. ter Braak. 2003. Permutation test for multi-factorial analysis of variance. *J. Stat. Comput. Sim.*, 73: 85-113.
- Ang, P.J. 1985. Studies on the recruitment of *Sargassum* spp. (Fucales: Phaeophyta) in Balibago, Catatagan, Phillippines. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 91: 293-301.
- Benedetti-Cecchi, L. & F. Cinelli. 1993. Early patterns of algal succession in a midlittoral community of the Mediterranean Sea: a multifactorial experiment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 169: 15-31.
- Benedetti-Cecchi, L., F. Rindi, I. Bertocci, F. Bulleri & F. Cinelli. 2001. Spatial variation in development of epibenthic assemblages in a Coastal Lagoon. *Est. Coast. Shelf Sc.*, 52: 659-668.
- Boudouresque, C.F. 1971. Méthodes d'étude qualitative et quantitative du benthos (en particulier du phytobenthos). *Tethys*, 3: 79-104.
- Bulleri, F. 2005. Experimental evaluation of early patterns of colonization of space on rocky shores and seawalls. *Mar. Env. Res.*, 60: 355-374.
- Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth. 190 pp.
- Connell, J.H. & R.O. Slater. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, 111: 1119-1144.
- Costa, O.S., M.J. Attrill, A.G. Pedrini & J.C. De-Paula. 2002. Spatial and seasonal distribution of seaweeds on coral reefs from Southern Bahia, Brazil. *Botanica Marina*, 45: 346-355.
- Cuba, T.R. & N.J. Blake. 1983. The initial development of a marine fouling assemblage on a natural substrate in a subtropical estuary. *Botanica Marina*, 26: 259-264.

- Dayton, P.K. 1971. Competition, disturbance and community organization: the prevision and subsequence utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.*, 41: 351-389.
- Dean, T.A. & L.E. Hard. 1980. Development in an estuarine fouling community: the influence of early colonist on later arrivals. *Oecologia*, 46: 295-301.
- De Ruyter van Steveninck, E.D. & A.M. Breeman. 1987. Deep water populations of *Lobophora variegata* (Phaeophyceae) on the coral reef of Curaçao: influence of grazing and dispersal on distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 38: 241-250.
- Deysher, L. & T.A. Norton. 1982. Dispersal and colonization in *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 56: 179-195.
- Farrell, T.M. 1991. Models and mechanisms of succession: an example from a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.*, 61: 95-113.
- Fricke, A., M. Molis, C. Wiencke, N. Valdivia & A.S. Chapman. 2008. Natural succession of macroalgal-dominated epibenthic assemblages at different water depths and after transplantation from depth to shallow water on Spitbergen. *Polar Biology*, 31: 1191-1203.
- Fricke, A., M. Teichberg, S. Beilfuss & K. Bischof. 2011. Succession patterns in algal turf vegetation on a Caribbean coral reef. *Botanica Marina*, 54: 111-126.
- Foster, M.S. 1975. Algal succession in a *Macrocystis pyrifera* forest. *Mar. Biol.*, 32: 313-329.
- Gorostiaga, J.M., A. Santolaria, A. Secilla & I. Díez. 1998. Sublittoral benthic vegetation of Eastern Basque Coast (N. Spain): structure and environmental factors. *Botanica Marina*, 41: 455-465.
- Gower, J.C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53: 325-38.
- Harms, J. & K. Anger. 1983. Seasonal, annual and spatial variation in the development of hard bottom communities. *Helgol. Meeresunt.*, 36: 137-150.
- Hirata, T. 1986. Succession of sessile organisms on an experimental plates immersed in Nabeta Bay, Izu Peninsula, Japan. I. Algal succession. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34: 51-61.
- Lam, C., T. Harder & P.Y. Qian. 2005. Grow conditions of benthic diatoms affect quality and quantity of extracellular polymeric larval settlement eves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 294: 109-116.
- Lapointe, B.E., F.X. Niell & J.M. Fuentes. 1981. Community structure, succession and reproduction of seaweeds associated with mussel-rafts in the Ría de Arousa, N.W. Spain. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 5: 243-253.
- Littler, M.M. & D.S. Littler. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgal field and laboratory test of functional form model. *Am. Nat.*, 116: 25-44.
- Littler, M.M. & D.S. Littler. 1984. Relations between macroalgal functional groups and substrata stability in a rocky intertidal system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 74: 13-34.
- Lubchenco, J. 1983. *Littorina* and *Fucus*: effects of herbivores, substratum heterogeneity, and plants escapes during succession. *Ecology*, 64: 1116-1123.
- Lubchenco, J. & B.A. Menge. 1978. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. *Ecol. Monogr.*, 59: 67-94.
- McClanahan, T.R. 1997. Primary succession of coral-reef algae: differing patterns on fished versus unfished reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 218: 77-102.
- Menge, B.A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community role of predation, competition and environmental heterogeneity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 46: 355-393.
- Murray, M.M. & S.N. Littler. 1978. Patterns of algal succession in a perturbed marine intertidal community. *J. Phycol.*, 14: 506-512.
- Niell, F.X. 1979. Structure and succession in rocky algal communities in a temperate intertidal system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 36: 185-200.
- Olson, A. M. & J. Lubchenco. 1990. Competition in seaweeds: linking plant traits to competitive outcomes. *J. Phycol.*, 26: 1-6.
- Osman, R.W. 1977. The establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecol. Monogr.*, 47: 37-63.
- O'Toole, G., H.B. Kaplan & R. Kolter. 2000. Biofilm formation as microbial development. *Ann. Rev. Microbiol.*, 54: 49-79.
- Qvarfort, S. 2006. Phytobenthic communities in the Baltic Sea. Seasonal patterns in settlement and succession. Stockholm University. Stockholm. 47 pp.

- Reyes, J., O. Ocaña, M. Sansón & A. Brito. 2000. Descripción de comunidades bentónicas infralitorales en la Reserva Marina de La Graciosa e islotes del Norte de Lanzarote (islas Canarias). *Vieraea*, 28: 137-154.
- Santelices, B. 1990. Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 28: 177-276.
- Sears, J.R. & R.T. Wilce. 1975. Sublittoral benthic marine algae of southern Cape Cod and adjacent islands: seasonal periodicity, associations, diversity and floristic composition. *Ecol. Monogr.*, 45: 337-365.
- Sebens, K.P. 1985. The ecology of the rocky subtidal zone. *Am. Sci.*, 73: 548-557.
- Serisawa, Y., S. Taino, M. Ohmo & Aruga. 1998. Succession of seaweeds on experimental plates immersion during different seasons in Tosa Bay, Japan. *Botanica Marina*, 41: 321-328.
- Shannon, C.E. & W. Weaver. 1949. *The Mathematical Theory of Communications*. University of Illinois Press. Illinois. 117 pp.
- Sousa, W.P. 1984. Intertidal mosaics: path size; propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology*, 65: 1918-1935.
- Sousa, W.P. 2001. Natural disturbance and dynamics of marine benthic communities. In: Bertness, M.D. et al. (eds.). *Marine community ecology*. Sinauer. pp. 85-130.
- Steneck, R.L. & M.N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69: 476-498.
- Stoodley, P., K. Sauer, D.G. Davies & J.W. Costerton. 2002. Biofilms as complex differentiated communities. *Ann. Rev. Microbiol.*, 56: 187-209.
- Turner, T. 1983. Facilitation as a successional mechanism in a rocky intertidal community. *Am. Nat.*, 121: 729-738.
- Turner, M.G., W.L. Baker, C.J. Paterson & R.K. Peet. 1998. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems*, 1: 511-523.
- Tyrell, M.C & J.E. Byers. 2007. Do artificial substrata favour nonindigenous fouling species over native species? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 342: 54-60.
- Viejo, R.M., F. Arenas, C. Fernández & M. Gómez. 2007. Mechanisms of succession along the emersion gradient in intertidal rocky shore assemblages. *Oikos*, 117: 376-389.
- Williams, G.A., M.S. Davies & S. Nagarkar. 2000. Primary succession on a seasonal tropical rocky shore: the relative roles of spatial heterogeneity and herbivory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 203: 81-94.
- Zardus, J.D., B.T. Nedved, Y. Huang, C. Tran & M.G. Hadfield. 2008. Microbial biofilms facilitate adhesion in biofouling invertebrates. *Biol. Bull.*, 214: 91-98.

## CONCLUSIONES



## CONCLUSIONES

- I. En los poblamientos macroscópicos de los fondos rocosos someros de las islas Canarias fueron identificados 83 taxones, considerando a la mayoría de coralinales costrosas como una sola entidad. De ellos, la contribución de sólo seis (*Lobophora variegata*, coralinales costrosas, *Canistrocarpus cervicornis*, *Jania adhaerens*, *Cystoseira abies-marina* y *Pseudolithoderma adriaticum*) representó cerca del 90% de la cobertura vegetal. *Lobophora variegata* con 28,56% y coralinales costrosas con 25,05% son los elementos más abundantes, presentes en la mayor parte de las comunidades. *Lobophora variegata*, *Jania adhaerens* y *Canistrocarpus cervicornis* son especies con distribución tropical a subtropical; *Cystoseira abies-marina* y *Pseudolithoderma adriaticum* son endémicas de la región templado cálida del Atlántico Nororiental y tienen en Canarias su límite sur de distribución; y por último, 'coralinales costrosas' incluye especies con áreas de distribución diversas. Las distribuciones de estos taxones dominantes remarcan la posición subtropical de las Islas Canarias, como frontera entre la región tropical y la templado-cálida.
  
- II. La estructura y composición de las comunidades de macroalgas de los fondos rocosos someros de Canarias muestran diferencias entre islas (gran escala), entre costas con diferente exposición al oleaje (media escala), y entre fondos con distinto grado de sedimentación, tipo de sustrato y profundidad (pequeña escala). A gran escala, las especies con afinidades tropicales dominan en las islas con aguas más cálidas (las occidentales), mientras que las especies con afinidades templadas dominan en las islas con aguas más frías (las orientales). La cobertura total muestra un gradiente de oeste a este, con el valor máximo en El Hierro y mínimo en Lanzarote. Los valores máximos de cobertura de *Lobophora variegata* están en las islas más occidentales y los de coralinales costrosas en las centrales y orientales. La ausencia de elementos erectos en las comunidades dominadas por estas últimas sugiere que el herbívoro *Diadema* aff. *antillarum* altera el patrón de distribución esperado a lo largo del gradiente térmico longitudinal. A media escala, la riqueza y la diversidad muestran valores máximos hacia las costas norte más expuestas al oleaje. De los taxones más abundantes sólo coralinales costrosas y *Cystoseira abies-marina* incrementan sus coberturas con la exposición, pero es difícil reconocer un patrón común en la distribución de las especies para todas las islas porque la exposición al oleaje también condiciona la distribución del erizo. Con densas poblaciones de erizos las macroalgas erectas dominan únicamente en zonas de máxima exposición, mientras que las costrosas se extienden por zonas menos expuestas. A pequeña escala, se observan, en general, diferencias significativas en las comunidades cuando la sedimentación es elevada (>30%) o cuando aparecen sustratos inestables. La sedimentación o la inestabilidad del sustrato limitan las

poblaciones de algas erectas perennes (*Lobophora variegata*, *Cystoseira abies-marina*) o la distribución del erizo, promoviendo la evolución de la vegetación hacia comunidades mixtas en las que participan numerosos taxones perennes y anuales. Las cotas de profundidad examinadas (5-20 m) no resultan determinantes en la distribución de las macroalgas, excepto para *Cystoseira abies-marina* cuya cobertura disminuye con la profundidad.

- III. La estructura y la composición de las comunidades de macroalgas se simplifican, y la riqueza y diversidad disminuyen progresivamente a medida que aumentan las densidades del erizo. La cobertura de las macroalgas erectas (55 especies macroscópicas) alcanza valores próximos al 100% en ausencia de herbívoros, y se reduce drásticamente por debajo del 20-30% (35 especies macroscópicas) a partir de densidades de 2,5 erizos/m<sup>2</sup>, pasando a dominar las macroalgas costrosas con coberturas medias próximas al 60%. A partir de 7,5 erizos/m<sup>2</sup> la cobertura de costrosas disminuye progresivamente, y por encima de 10 erizos/m<sup>2</sup> domina la roca desnuda. Entre las macroalgas erectas, muchas especies (*Cystoseira*, *Sargassum*, *Asparagopsis*), son muy sensibles a la presencia del herbívoro desapareciendo con densidades del orden de 1 erizo/m<sup>2</sup>; mientras que otras, principalmente dictiotales (*Canistrocarpus*, *Dictyota*, *Lobophora*), coralinales articuladas (*Amphiroa*, *Corallina*, *Jania*) y ceramiales (*Cottoniella*, *Dasya*, *Wrangelia*) persisten hasta densidades de unos 2,5 erizos/m<sup>2</sup>. Las macroalgas costrosas mantienen valores altos de cobertura entre densidades de 2,5-7,5 erizos/m<sup>2</sup>, pero progresivamente las coralinales son sustituidas por feofíceas como *Pseudolithoderma adriaticum*. La proporción entre las coberturas de macroalgas erectas (20-30%) y costrosas (60%) se puede utilizar para establecer la frontera entre los dos tipos de vegetación presentes en los fondos rocosos estables de Canarias: los fondos de macroalgas erectas y los fondos de macroalgas costrosas (frecuentemente denominados blanquizales). La estructura y composición de las comunidades de macroalgas erectas y de macroalgas costrosas presentan diferencias significativas a lo largo del archipiélago, siendo la variabilidad de las comunidades de macroalgas erectas muy superior. Para las macroalgas erectas se reconocen diferencias entre la mayor parte de las islas debido a la contribución de tres especies, *Lobophora variegata*, *Cystoseira abies-marina* y *Cystoseira* sp., cuyas distribuciones están relacionadas con el gradiente térmico del archipiélago. Para las macroalgas costrosas existe una gran uniformidad entre las islas.
- IV. La riqueza florística de los fondos de macroalgas costrosas es notable, 111 especies, lo que representa un 16% del total de la flora de algas marinas y un 28% de las aproximadamente 400 especies saxícolas que han sido citadas para el sublitoral somero de Canarias. Las formas filamentosas (principalmente ceramiales) son las más numerosas junto con microalgas (cianófitas) y germinaciones de macrófitos, que configuran un fino y disperso césped difícil de cuantificar. La cobertura está ampliamente dominada por las macroalgas costrosas, principalmente coralinales, como *Hydrolithon onkodes*, *Neogoniolithon*

*hirtum*, *Neogoniolithon orotavicum*, *Hydrolithon samöense*, *Hydrolithon farinosum* y *Lithophyllum vickersiae*, y la feofíceea *Pseudolithoderma adriaticum* y en menor medida el morfotipo costroso de *Lobophora variegata*. A escala insular (media escala) y local (pequeña escala) hay diferencias en la composición y estructura de los fondos de macroalgas costrosas. A nivel insular, las diferencias están basadas en la abundancia de formas gruesas y perennes (*Hydrolithon onkodes*, *Neogoniolithon hirtum*, *Neogoniolithon orotavicum*, *Lithophyllum vickersiae*) predominantes en las costas orientadas al Norte, frente a las formas delgadas y anuales (*Hydrolithon samöense*, *Hydrolithon farinosum*, *Pseudolithoderma adriaticum*) de las costas orientadas al Sur. Estas diferencias están relacionadas con la actividad ramoneadora del erizo. A nivel local, la complejidad de la superficie del sustrato configura microhábitats que favorecen la supervivencia de formas filamentosas y algunos macrófitos como *Lobophora variegata* o *Dictyota* spp. En estos fondos de macroalgas costrosas hay diferencias significativas en cobertura a nivel temporal, distintas en función de las localidades y la profundidad. Las formas costrosas muestran un patrón irregular, mientras que las formas no costrosas presentan un comportamiento estacional con picos de abundancia en primavera ligados a las variables ambientales.

- V. Las comunidades de sustratos inestables sublitorales, pequeñas piedras y cascajos, son las que presentan mayor riqueza y diversidad en los fondos someros de Canarias. Se reconocieron 163 especies de macroalgas, excluidas las cianófitas y pequeños epifitos. Casi el 83% de las especies identificadas son filamentosas o pequeños macrófitos corticados que constituyen agrupamientos cespitosos. Mientras que en los fondos estables los seis taxones más abundantes representan casi un 88% de la cobertura total (principalmente aportada por *Lobophora variegata* y coralinales costrosas), en los fondos inestables, la contribución de las seis especies más abundantes sólo alcanza el 61% (con *Padina pavonica* y *Liagora ceranoides* aportando un 31%). Los fondos de piedras y cascajos constituyen complejos mosaicos de vegetación, con comunidades muy heterogéneas. La vegetación cambia en función del tamaño de piedra y la profundidad añade estabilidad. En piedras grandes abundan especies perennes (*Lobophora variegata*, *Sargassum* sp., *Laurencia* sp.) y las especies anuales están poco representadas o ausentes. En piedras pequeñas dominan las especies anuales (*Padina pavonica*, *Liagora ceranoides*, *Acrosymphytum purpuriferum*, *Scinaia complanata*, *Ganonema* spp.). Las piedras medianas presentan una vegetación con características intermedias, evidenciando la existencia de un gradiente. Existe un patrón temporal en la variación de las comunidades, con un periodo de alta cobertura en primavera y otro de baja cobertura en otoño. La variación de cobertura difiere según el tamaño de piedra. Durante el otoño la cobertura es similar en los tres tamaños de piedra, pero en primavera, se eleva significativamente en las piedras pequeñas. Las comunidades dominadas por especies perennes (piedras grandes) son más estables en el tiempo con cambios estacionales menos

marcados que las comunidades dominadas por especies anuales (piedras pequeñas).

- VI.** En los sustratos inestables experimentales se produce la fijación y reclutamiento de un elevado número de especies de algas (111), la mayor parte de ellas identificadas como estadios tempranos de especies filamentosas y pequeños macrófitos corticados. Estos procesos de fijación y reclutamiento parecen estar en gran medida sujetos a la disponibilidad de diásporas en el lugar, puesto que la mayoría de las especies reconocidas está presente en las comunidades del entorno. Casi la mitad de las especies identificadas ocurren de forma constante o muy frecuente, lo que es indicativo de que durante todo el año existe un elevado número de diásporas disponibles para la colonización del sustrato. Además, también hay un grupo de especies que exhibe un comportamiento claramente estacional. La mayor cobertura se registra en primavera, relacionada con los cambios en las condiciones naturales y el incremento en la disponibilidad de diásporas. Las especies de mayor abundancia en los bloques experimentales están presentes durante todo el año, con mayores coberturas en primavera-verano y mínimas en otoño-invierno. Las diferencias entre las superficies horizontales y verticales de los bloques en una misma localidad y profundidad parecen estar relacionadas con los efectos de algunos factores ambientales (sedimentación y oleaje). Las especies dominantes en cobertura en los sustratos experimentales son distintas a las que dominan en los sustratos naturales. Son especies anuales, tanto efímeras estacionales (*Cladosiphon contortus*, *Rosenvingea intricata* y *Nemacystus flexuosus*) como anuales con varias generaciones (*Colpomenia sinuosa* y *Pseudotetraspora marina*). Mientras que en los sustratos naturales dominan perennes (*Jania adhaerens*, *Lobophora variegata*, *Halopteris scoparia* y *Sargassum* sp.), efímeras estacionales (*Liagora ceranoides*) y anuales con varias generaciones (*Padina pavonica*). Las comunidades de reclutas de un mismo mes son similares entre sí, lo que indica una clara relación con las diásporas disponibles en ese momento. Las comunidades de reclutas de los distintos meses son diferentes, pero las diferencias son más pequeñas entre meses sucesivos, mostrando una tendencia a formar ciclo y reflejando la variabilidad temporal de la disponibilidad de diásporas.
- VII.** La sucesión en los bloques experimentales permite distinguir un periodo inicial de 2-4 meses donde las especies más abundantes son *Rosenvingea intricata*, *Colpomenia sinuosa*, *Cladosiphon contortus*, *Nemacystus flexuosus* y *Lomentaria chilocladiella*, especies anuales que presentan posteriormente una muy baja cobertura o incluso desaparecen. A partir del mes 8 y hasta final del experimento, otras especies (*Jania adhaerens*, *Lophocladia trichocladus*, *Padina pavonica*, *Lobophora variegata* y *Halopteris scoparia*) son las más abundantes. Así, las especies primocolonizadoras anuales son sustituidas por especies perennes (al menos en sus porciones postradas). El proceso de sucesión también es muy variable en el espacio, existiendo interacción entre la superficie



del bloque (horizontal o vertical), la profundidad (7-8 ó 15-16 m) y las localidades. La cobertura total se incrementa con el tiempo y alcanza valores más altos en la mayor profundidad, donde las condiciones ambientales son más estables. Entre las dos superficies de los bloques, se observa una mayor cobertura en las superficies verticales. Riqueza y diversidad, descendieron ligeramente con el tiempo, lo que sugiere que el proceso de sucesión no llega a completarse durante el experimento, sin alcanzar el predominio de especies perennes. Las especies dominantes en el experimento (*Jania adhaerens*, *Lophocladia trichoclados*, *Padina pavonica*, *Lobophora variegata* y *Halopteris scoparia*) presentan diferentes patrones de abundancia ligados a factores espaciales (superficie del bloque, profundidad y localidad). Las comunidades de macroalgas implicadas en el proceso de sucesión convergen en estructura y composición con las establecidas en las piedras y cascajos en el octavo mes, y las escasas diferencias observadas pueden ser atribuidas a la propia naturaleza de los sustratos artificiales, que no reproduce con exactitud al sustrato natural, en especial sus microhábitats. Estos datos indican que las piedras y cascajos de fondos arenosos del sublitoral somero de las Islas Canarias sustentan comunidades cespitosas estructuradas desde el octavo mes de sucesión. Por lo tanto, estas comunidades cespitosas pueden ser consideradas como etapas intermedias del proceso de sucesión que perduran en estos ambientes porque la inestabilidad impide la dominancia de comunidades de macrófitos perennes erectos.

- VIII.** La vegetación del sublitoral rocoso somero de las islas Canarias ocupa sustratos estables (plataformas y rocas) y sustratos inestables (móviles o influenciados por sedimentos: piedras, cascajos, transición roca-arena). En los sustratos estables, la estructura de la vegetación parece estar principalmente controlada por los macroherbívoros (*Diadema*), mientras que en los sustratos inestables son variables ambientales como la sedimentación y la exposición al oleaje. Cuando las densidades de herbívoros son medias o altas dominan comunidades de macroalgas costrosas, principalmente coralinales, y aunque la riqueza es alta debido a muchas especies filamentosas o primeros estadios, la diversidad es baja puesto que la mayor parte de la cobertura se debe a pocas especies costrosas. La presión de los herbívoros crea un gradiente dentro de estas comunidades, desde comunidades con presión elevada dominadas por costrosas anuales (como *Hydrolithon samoëense* o *Hydrolithon farinosum*) hasta comunidades dominadas por costrosas perennes (*Hydrolithon onkodes* o *Neogoniolithon hirtum*) bajo presión moderada. Cuando las densidades de herbívoros son bajas dominan comunidades de macroalgas erectas perennes, principalmente *Lobophora variegata*, y aunque la riqueza no está aún bien cuantificada, la diversidad es baja puesto que la mayor parte de la cobertura se debe a esta especie. El oleaje facilita la intervención de otras especies erectas perennes (*Cystoseira abies-marina*, *Cystoseira* sp., *Sargassum* spp.) incrementando la heterogeneidad de las comunidades. En los sustratos inestables dominan comunidades vegetales de elevada riqueza y diversidad,

puesto que el estrés ambiental limita la presencia de especies perennes monopolizadoras favoreciendo el desarrollo de comunidades heterogéneas. Cuando las condiciones de estrés son moderadas, dominan comunidades mixtas de macroalgas erectas perennes (*Lobophora variegata*, *Sargassum* spp. o *Halopteris scoparia*) y anuales (*Canistrocarpus cervicornis*, *Jania adhaerens*, *Padina pavonica*, *Dictyota* spp., *Lophocladia trichoclados*). Cuando las condiciones de estrés son altas las comunidades son dominadas por especies anuales (*Padina pavonica*, *Liagora* spp., *Acrosymphyton purpuriferum*).

# ANEXO

## CATÁLOGO DE ESPECIES

| ESPECIES   | Capítulos   |
|--|-------------|
| CYANOPHYTA (algas verde-azules)                                    |             |
| <b>Chroococcales</b>   |             |
| Chroococcaceae   |             |
| <i>Anacystis dimidiata</i> (Kützing) Drouet et Daily               | IV          |
| Chamaesiphonaceae  |             |
| <i>Entophysalis deusta</i> (Meneghini) Drouet et Daily             | IV          |
| <b>Hormogonales</b>  |             |
| Nostocaceae  |             |
| <i>Calothrix crustacea</i> Thuret ex Bornet et Flahault            | IV          |
| Oscillatoriaceae   |             |
| <i>Microcoleus lyngbyaceus</i> (Kützing) P. et H. Crouan ex Gomont | IV          |
| <i>Oscillatoria lutea</i> C. Agardh ex Gomont                      | IV          |
| <i>Oscillatoria princeps</i> Vaucher ex Gomont                     | IV          |
| <i>Oscillatoria submembranacea</i> Ardissonne et Straff ex Gomont  | IV          |
| <i>Schizothrix arenaria</i> (Berkeley) Gomont                      | IV          |
| <i>Schizothrix calcicola</i> (C. Agardh) Gomont ex Gomont          | IV          |
| <i>Schizothrix mexicana</i> Gomont                                 | IV          |
| <i>Spirulina subsalsa</i> Oersted ex Gomont                        | IV          |
| Cianofitas no identificadas  | II,III,IV,V |
| <b>RHODOPHYTA (algas rojas)</b>                                    |             |
| <b>RHODELLOPHYTINA</b>   |             |
| <b>Rhodellophyceae</b>   |             |
| <b>Stylonematales</b>  |             |
| Stylonemataceae  |             |
| <i>Stylonema alsidii</i> (Zanardini) Drew                          | VII,VIII,IX |
| <b>METARHODOPHYTINA</b>  |             |
| <b>Compsopogonophyceae</b>   |             |
| <b>Erythropeltidales</b>   |             |
| Erythrotrichiaceae   |             |
| <i>Erythrocladia irregularis</i> Rosenvinge                        | IV          |
| <b>EURHODOPHYTINA</b>  |             |
| <b>Nemaliophycidae</b>   |             |
| <b>Acrochaetiales</b>  |             |
| Acrochaetiaceae  |             |

|  |                            |
|--|----------------------------|
| <i>Acrochaetium daviesii</i> (Dillwyn) Nägeli                              | IV                         |
| <i>Acrochaetium gracile</i> Børgesen                                       | IV                         |
| <b>Corallinales</b>  |                            |
| Hapalidiaceae  |                            |
| <i>Lithothamnion corallioides</i> P. et H. Crouan                          | II,III                     |
| <i>Mesophyllum lichenooides</i> (Ellis) Lemoine                            | IV                         |
| <i>Mesophyllum canariense</i> (Foslie) Lemoine                             | II,III                     |
| <i>Phymatolithon lenormandii</i> (Areschoug) Adey                          | IV                         |
| <i>Pneophyllum fragile</i> Kützinger                                       | IV                         |
| Corallinaceae  |                            |
| <i>Amphiroa fragilissima</i>   | IV                         |
| <i>Amphiroa</i> spp.   | II,III,V                   |
| <i>Corallina elongata</i> Ellis et Solander                                | II,III,V,VII,VIII,IX       |
| <i>Haliptilon virgatum</i> (Zanardini) Garbary et Johansen                 | II,III,IV                  |
| <i>Hydrolithon farinosum</i> (Lamouroux) Penrose et Chamberlain            | IV,V                       |
| <i>Hydrolithon onkodes</i> (Heydrich) Penrose et Woelkerling               | II,III,IV                  |
| <i>Hydrolithon samoëense</i> (Foslie) Keats et Chamberlain                 | IV,V                       |
| <i>Jania adhaerens</i> Lamouroux   | II,III,IV,V,VII,VIII,IX    |
| <i>Jania pumila</i> Lamouroux  | II,III                     |
| <i>Lithophyllum vickersiae</i> Lemoine                                     | IV                         |
| <i>Neogoniolithon hirtum</i> (Lemoine) Afonso-Carrillo                     | IV                         |
| <i>Neogoniolithon orotavicum</i> (Foslie) Lemoine                          | IV,V                       |
| <i>Titanoderma polycephalum</i> (Foslie) Woelkerling, Chamberlain et Silva | II,IV                      |
| <i>Titanoderma pustulatum</i> (Lamouroux) Nägeli                           | II                         |
| Corallinales costrosas no identificadas                                    | II,III,IV,V,VI,VII,VIII,IX |
| <b>Nemaliales</b>  |                            |
| Liagoraceae  |                            |
| <i>Ganonema farinosum</i> (Lamouroux) Fan et Wang                          | II,VII                     |
| <i>Ganonema lubricum</i> Afonso-Carrillo, Sansón et Reyes                  | II,VII,IX                  |
| <i>Helminthocladia reyesii</i> O'Dwyer et Afonso-Carrillo                  | VII                        |
| <i>Liagora canariensis</i> Børgesen  | II                         |
| <i>Liagora ceranoides</i> Lamouroux  | II,VII,VIII                |
| <i>Liagora distenta</i> (Mertens) Lamouroux                                | II                         |
| <i>Liagora tetrasporifera</i> Børgesen                                     | II,III, IV                 |
| Galaxauraceae  |                            |
| <i>Galaxaura rugosa</i> (Ellis et Solander) Lamouroux                      | II                         |
| <i>Tricleocarpa cylindrica</i> (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka   | II                         |
| Scinaiaceae  |                            |
| <i>Scinaia caribaea</i> (W.R. Taylor) Huisman                              | VII,IX                     |
| <i>Scinaia complanata</i> (Collins) Cotton                                 | VII,IX                     |
| <b>Rhodymeniophycidae</b>  |                            |
| <b>Bonnemaisoniales</b>  |                            |
| Bonnemaisoniaceae  |                            |
| <i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan                           | II,III,IV,VI,VII,VIII,IX   |
| <b>Ceramiales</b>  |                            |
| Callithamniaceae   |                            |
| <i>Aglaothamnion cordatum</i> (Børgesen) Feldmann-Mazoyer                  | VII,VIII,IX                |
| <i>Anotrichium barbatum</i> (C. Agardh) Nägeli                             | VII,VIII,IX                |

|  |                                |
|--|--------------------------------|
| <i>Anotrichium furcellatum</i> (J. Agardh) Baldock                       | IV, VII, VIII, IX              |
| <i>Anotrichium tenue</i> (C. Agardh) Nägeli                              | IV, VII, VIII, IX              |
| <i>Antithamnion decipiens</i> (J. Agardh) Athanasiadis                   | VII, VIII, IX                  |
| <i>Antithamnionella boergesenii</i> (Cormaci et Furnari) Athanasiadis    | IV                             |
| <i>Callithamniella tingitana</i> (Schousboe ex Bornet) Feldmann-Mazoyer  | IV, VII                        |
| <i>Callithamnion corymbosum</i> (Smith) Lyngbye                          | VII, VIII, IX                  |
| <i>Callithamnion tetragonum</i> (Withering) Gray                         | IV, VII                        |
| <i>Crouania attenuata</i> (C. Agardh) J. Agardh                          | IV, VII, VIII, IX              |
| Ceramiales   |                                |
| <i>Centroceras clavulatum</i> (C. Agardh) Montagne                       | IV, VII, VIII, IX              |
| <i>Ceramium atrorubescens</i> Kylin                                      | VII, VIII, IX                  |
| <i>Ceramium ciliatum</i> (Ellis) Ducluzeau                               | VII                            |
| <i>Ceramium codii</i> (Richards) Mazoyer                                 | IV, VII, VIII, IX              |
| <i>Ceramium diaphanum</i> (Lightfoot) Roth                               | IV, VII, VIII, IX              |
| <i>Ceramium echionotum</i> J. Agardh                                     | II, VII, VIII, IX              |
| <i>Ceramium flaccidum</i> (Kützing) Ardissonne                           | II, IV, VII, VIII, IX          |
| <i>Ceramium tenerimum</i> (Martens) Okamura                              | IV                             |
| <i>Ceramium</i> spp.   | VI                             |
| <i>Ceramium virgatum</i> Roth  | VII, VIII, IX                  |
| <i>Gymnothamnion elegans</i> (Schousboe ex C. Agardh) J. Agardh          | VII, IX                        |
| Spiridiales  |                                |
| <i>Spyridia hypnoides</i> (Bory) Papenfuss                               | II, VII, VIII, IX              |
| Wrangeliales   |                                |
| <i>Diplothamnion jolyi</i> Hoek  | IV, VII, VIII, IX              |
| <i>Grallatoria reptans</i> Howe  | IV, VII, VIII, IX              |
| <i>Griffithsia phyllamphora</i> J. Agardh                                | IV, VII, VIII, IX              |
| <i>Ptilothamnion pluma</i> (Dillwyn) Thuret                              | VII                            |
| <i>Ptilothamnion speluncarum</i> (Collins et Hervey) Ballantine et Wynne | IV, VII, IX                    |
| <i>Spermothamnion flabellatum</i> Bornet                                 | IV                             |
| <i>Spongoclonium caribaeum</i> (Børgesen) Wynne                          | IV, VII, VIII, IX              |
| <i>Vickersia baccata</i> (J. Agardh) Karsakoff emend Børgesen            | IV, VII, VIII, IX              |
| <i>Wrangelia argus</i> (Montagne) Montagne                               | II, III, IV, VII, VIII, IX     |
| <i>Wrangelia penicillata</i> (C. Agardh) C. Agardh                       | II, III, VII, VIII, IX         |
| Delesseriales  |                                |
| <i>Acrosorium ciliolatum</i> (Harvey) Kylin                              | II, IV, VII, IX                |
| <i>Apoglossum ruscolium</i> (Turner) J. Agardh                           | IV, VII                        |
| <i>Myriogramme minuta</i> Kylin  | VII                            |
| <i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (Stackhouse) Collins et Hervey         | IV, VII, VIII, IX              |
| <i>Nitophyllum punctatum</i> (Stackhouse) Greville                       | IV                             |
| <i>Taenioma nanum</i> (Kützing) Papenfuss                                | IV, VII, VIII                  |
| Sarcomeniaceae   |                                |
| <i>Cottoniella filamentosa</i> (Howe) Børgesen                           | II, III, IV, VI, VII, VIII, IX |
| <i>Platysiphonia caribaea</i> Ballantine et Wynne                        | IV                             |
| Dasyaceae  |                                |
| <i>Dasya baillouviana</i> (Gmelin) Montagne                              | II, III, VII, VIII, IX         |
| <i>Dasya crouaniana</i> J. Agardh  | IV                             |
| <i>Dasya hutchinsiae</i> Harvey  | IV, VII, VIII, IX              |
| <i>Dasyopsis</i> sp.   | VII, VIII, IX                  |
| <i>Halydictyon mirabile</i> Zanardini                                    | VII, VIII, IX                  |
| <i>Heterosiphonia crispella</i> (C. Agardh) Wynne                        | II, IV, VII, VIII, IX          |
| Rhodomelaceae  |                                |
| <i>Aphanocladia stichidiosa</i> (Funk) Ardré                             | IV, VII, VIII, IX              |
| <i>Chondria capillaris</i> (Hudson) Wynne                                | VII, VIII, IX                  |
| <i>Chondria coerulescens</i> (J. Agardh) Falkenberg                      | VII, VIII                      |

|  |                            |
|--|----------------------------|
| <i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh                  | VII, VIII, IX              |
| <i>Ctenosiphonia hypnoides</i> (J. Agardh) Falkenberg            | VII                        |
| <i>Dipterosiphonia dendritica</i> (C. Agardh) Schmitz            | VII, IX                    |
| <i>Dipterosiphonia reversa</i> Schneider                         | VII, VIII, IX              |
| <i>Erythrocytis montagnei</i> (Derbès et Solier) Silva           | VII, VIII, IX              |
| <i>Herposiphonia secunda</i> (C. Agardh) Ambronn                 | II, IV, VII, VIII, IX      |
| <i>Laurencia intricata</i> J. Agardh                             | VII                        |
| <i>Laurencia majuscula</i> (Harvey) Lucas                        | II, III                    |
| <i>Laurencia microcladia</i> Kützing                             | VII, VIII, IX              |
| <i>Laurencia minuta</i> Vandermeulen, Garbary et Guiry           | VIII, IX                   |
| <i>Laurencia</i> spp.  | IV, VII, VIII, IX          |
| <i>Laurencia tenera</i> Tseng                                    | VII, VIII, IX              |
| <i>Lophocladia trichocladus</i> (C. Agardh) Schmitz              | II, III, VI, VII, VIII, IX |
| <i>Neosiphonia sphaerocarpa</i> (Børgesen) Kim et Lee            | IV, VII, VIII, IX          |
| <i>Ophidocladus simpliciusculus</i> (P. et H. Crouan) Falkenberg | VII                        |
| <i>Osmundea brongniartii</i> J. Agardh                           | VII                        |
| <i>Osmundea truncata</i> (Kützing) Nam et Maggs                  | VII, VIII, IX              |
| <i>Polysiphonia breviarticulata</i> (C. Agardh) Zanardini        | VII                        |
| <i>Polysiphonia denudata</i> (Dillwyn) Greville ex Harvey        | VII, VIII                  |
| <i>Polysiphonia elongata</i> (Hudson) Sprengel                   | VII, VIII, IX              |
| <i>Polysiphonia ferulacea</i> Suhr ex J. Agardh                  | IV, VII, VIII, IX          |
| <i>Polysiphonia flexella</i> J. Agardh                           | VII, VIII, IX              |
| <i>Polysiphonia flocculosa</i> (C. Agardh) Kützing               | IV, VII                    |
| <i>Polysiphonia funebris</i> De Notaris                          | IV, VII                    |
| <i>Polysiphonia furcellata</i> (C. Agardh) Harvey                | VII, IX                    |
| <i>Polysiphonia scopulorum</i> Harvey                            | IV                         |
| <i>Polysiphonia</i> spp.   | IV, VI                     |
| <i>Pterosiphonia pennata</i> (C. Agardh) Falkenberg              | II                         |
| <i>Stichothamnion cymatophilum</i> Børgesen                      | VII, VIII                  |
| <i>Womersleyella setacea</i> (Hollenberg) Norris                 | IV, VII, VIII, IX          |
| <b>Gelidiales</b>  |                            |
| Gelidiaceae  |                            |
| <i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis                   | II, III, IV, VII, VIII, IX |
| <b>Acrosymphytales</b>   |                            |
| Acrosymphytaceae   |                            |
| <i>Acrosymphyton purpuriferum</i> (J. Agardh) Sjöstedt           | II, VII, VIII, IX          |
| <b>Gigartinales</b>  |                            |
| Calosiphoniaceae   |                            |
| <i>Calosiphonia vermicularis</i> (J. Agardh) Schmitz             | VII, IX                    |
| Cystocloniaceae  |                            |
| <i>Hypnea musciformis</i> (Wulfen in Jacquin) Lamouroux          | VII                        |
| <i>Hypnea spinella</i> (C. Agardh) Kützing                       | II, III, VII, VIII, IX     |
| Gigartinaceae  |                            |
| <i>Chondracanthus acicularis</i> (Roth) Fredericq                | VII, VIII, IX              |
| Gloiosiphoniaceae  |                            |
| <i>Thuretella schousboei</i> (Thuret) Schmitz                    | II, VII, VIII              |
| Kallymeniaceae   |                            |
| <i>Meredithia microphylla</i> (J. Agardh) J. Agardh              | VII                        |
| Peyssonneliaceae   |                            |
| <i>Peyssonnelia dubyi</i> P. et H. Crouan                        | IV                         |
| <i>Peyssonnelia rubra</i> (Greville) J. Agardh                   | IV                         |

|  |                         |
|--|-------------------------|
| <i>Peyssonnelia</i> spp.   | II,III                  |
| Phylloporaceae   |                         |
| <i>Gymnogongrus crenulatus</i> (Turner) J. Agardh                          | VII                     |
| <i>Gymnogongrus griffithsiae</i> (Turner) Martius                          | VII,VIII                |
| Solieriaceae   |                         |
| <i>Meristotheca decumbens</i> Grunow in Piccone                            | VII                     |
| <i>Solieria filiformis</i> (Kützing) Gabrielson                            | IX                      |
| <i>Wurdemannia miniata</i> (Sprengel) Feldmann et Hamel                    | VII,VIII,IX             |
| <b>Gracilariales</b>   |                         |
| Gracilariaceae   |                         |
| <i>Gracilaria cervicornis</i> (Turner) J. Agardh                           | VII                     |
| <i>Gracilaria verrucosa</i> (Hudson) Papenfuss                             | VII,IX                  |
| <b>Halymeniales</b>  |                         |
| Halymeniaceae  |                         |
| <i>Grateloupia</i> sp.   | VII                     |
| <b>Nemastomatales</b>  |                         |
| Nemastomataceae  |                         |
| <i>Itonoa marginifera</i> (J. Agardh) Masuda et Guiry                      | VII                     |
| <b>Plocamiales</b>   |                         |
| Plocamiaceae   |                         |
| <i>Plocamium cartilagineum</i> (Linnaeus) Dixon                            | II,III,VII              |
| <b>Rhodymeniales</b>   |                         |
| Rhodymeniaceae   |                         |
| <i>Botryocladia boergesenii</i> Feldmann                                   | IV                      |
| <i>Botryocladia macaronesica</i> Afonso-Carrillo, Sobrino, Tittley et Neto | VII,IX                  |
| <i>Botryocladia wynnei</i> Ballantine                                      | VII,IX                  |
| <i>Coelothrix irregularis</i> (Harvey) Børgesen                            | VII                     |
| <i>Rhodymenia pseudopalmata</i> (Lamouroux) Silva                          | IX                      |
| Champiaceae  |                         |
| <i>Champia parvula</i> (C. Agardh) Harvey                                  | IV,VII,VIII,IX          |
| <i>Champia vieillardii</i> Kützing   | IX                      |
| <i>Gastroclonium reflexum</i> (Chauvin) Kützing                            | VII,VIII,IX             |
| Lomentariaceae   |                         |
| <i>Gelidiopsis intricata</i> (C. Agardh) Vickers                           | II,III,IV,V,VII,VIII,IX |
| <i>Lomentaria chilocladella</i> Funk                                       | VII,VIII,IX             |
| <b>OCHROPHYTA</b>  |                         |
| <b>Phaeophyceae</b> (algas pardas)   |                         |
| <b>Ectocarpales</b>  |                         |
| Acinetosporaceae   |                         |
| <i>Feldmannia globifera</i> (Kützing) Hamel                                | IV                      |
| <i>Feldmannia irregularis</i> (Kützing) Hamel                              | IV,VII,VIII,IX          |
| <i>Hincksia mitchelliae</i> (Harvey) Silva                                 | IV                      |
| Chordariaceae  |                         |
| <i>Cladosiphon contortus</i> (Thuret) Kylin                                | VII,VIII,IX             |
| <i>Giraudia sphacelarioides</i> Derbès et Solier                           | VIII,IX                 |
| <i>Hecatonema terminale</i> (Kützing) Sauvageau                            | VIII                    |

|   |                                   |
|---|-----------------------------------|
| <i>Myrionema</i> sp.  | IV                                |
| <i>Myriotrichia clavaeformis</i> Harvey                     | VII, VIII, IX                     |
| <i>Nemacystus flexuosus</i> (C. Agardh) Kylin               | IV, VII, VIII, IX                 |
| <i>Nemacystus hispanicus</i> (Sauvageau) Kylin              | II, III, VII, IX                  |
| <i>Petrospongium berkeleyi</i> (Greville) Nägeli in Kützing | VII, VIII, IX                     |
| <b>Ralfsiales</b>   |                                   |
| Ralfsiaceae   |                                   |
| <i>Pseudolithoderma adriaticum</i> (Hauck) Verlaque         | II, III, IV, V                    |
| <b>Sphacelariales</b>                                       |                                   |
| Sphacelariaceae   |                                   |
| <i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh                 | II, III, IV, VII                  |
| <i>Sphacelaria plumula</i> Zanardini                        | IV                                |
| <i>Sphacelaria</i> sp.                                      | IV                                |
| <i>Sphacelaria rigidula</i> Kützing                         | IV, VII, VIII, IX                 |
| <i>Sphacelaria tribuloides</i> Meneghini                    | VII, VIII, IX                     |
| Stypocaulaceae  |                                   |
| <i>Halopteris scoparia</i> (Linnaeus) Sauvageau             | II, III, IV, VII, VIII, IX        |
| <b>Dictyotales</b>  |                                   |
| Dictyotaceae  |                                   |
| <i>Canistrocarpus cervicornis</i> (Kützing) De Clerck       | II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX |
| <i>Dictyopteris plagiogramma</i> (Montagne) Vickers         | VII                               |
| <i>Dictyopteris polypodioides</i> (De Candolle) Lamouroux   | II, III                           |
| <i>Dictyota bartayresiana</i> Lamouroux                     | VII                               |
| <i>Dictyota ciliolata</i> Kützing                           | II, III, VII, VIII, IX            |
| <i>Dictyota crenulata</i> J. Agardh                         | II, III, VII                      |
| <i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) Lamouroux                | II, III, VII, IX                  |
| <i>Dictyota fasciola</i> (Roth) Lamouroux                   | II, III, IV, VII, IX              |
| <i>Dictyota implexa</i> (Desfontaines) Lamouroux            | II, III, VII                      |
| <i>Dictyota linearis</i> (C. Agardh) Greville               | II, III                           |
| <i>Dictyota pfaffii</i> Schnetter                           | II, III, IV, VII, VIII, IX        |
| <i>Dictyota</i> sp.   | II, III, IV, V, VI                |
| <i>Lobophora variegata</i> (Lamouroux) Oliveira             | II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX |
| <i>Padina pavonica</i> (Linnaeus) Thivy in Taylor           | II, III, IV, V, VII, VIII, IX     |
| <i>Stypopodium zonale</i> (Lamouroux) Papenfuss             | II, III, IV                       |
| <i>Taonia atomaria</i> (Woodward) J. Agardh                 | II, III, VII, VIII, IX            |
| <i>Zonaria tournefortii</i> (Lamouroux) Montagne            | II, VII                           |
| <b>Scytosiphonales</b>                                      |                                   |
| Scytosiphonaceae  |                                   |
| <i>Colpomenia sinuosa</i> (Roth) Derbès et Solier           | II, III, IV, VII, VIII            |
| <i>Hydroclathrus clathratus</i> (C. Agardh) Howe            | II, III, VII, VIII, IX            |
| <i>Rosenvingea antillarum</i> (P. et H. Crouan) Wynne       | VII, VIII, IX                     |
| <i>Rosenvingea intricata</i> (J. Agardh) Børgesen           | II, VII, VIII, IX                 |
| <b>Fucales</b>  |                                   |
| Sargassaceae  |                                   |
| <i>Cystoseira abies-marina</i> (Gmelin) C. Agardh           | II, III, IV, V, VII, VIII, IX     |
| <i>Cystoseira compressa</i> (Esper) Gerloff et Nizamuddin   | II, III, IV, VII, VIII, IX        |
| <i>Cystoseira foeniculacea</i> (Linnaeus) Greville          | II                                |
| <i>Cystoseira</i> sp.                                       | II, III                           |
| <i>Sargassum desfontainesii</i> (Turner) C. Agardh          | II, III                           |



*Sargassum* spp. II,III,IV,VII,VIII,IX

## CHLOROPHYTA (algas verdes)

### Chlorophyceae

#### Tetrasporales

Palmellopsidaceae

*Pseudotetraspora marina* Wille II,III,IV,VII,VIII,IX

#### Ulvales

Ulvaceae

*Ulva clathrata* (Roth) C. Agardh VII,VIII,IX

*Ulva compressa* Linnaeus VIII,IX

*Ulva prolifera* Müller VII,VIII,IX

*Ulva rigida* C. Agardh VII,VIII

*Ulva* sp. IV

Ulvellaceae

*Acrochaete geniculata* (Gardner) O'Kelly IV

*Ochlochaete hystrix* Thwaites ex Harvey IV

*Ulvella setchellii* Dangeard IV,VIII

Phaeophilaceae

*Phaeophila dendroides* (P. et H. Crouan) Batters IV

#### Cladophorales

Anadyomenaceae

*Anadyomene saldanhae* Joly et Oliveira IV

*Anadyomene stellata* (Wulfen) C. Agardh VII

*Microdictyon calodictyon* (Montagne) Kützing II,III,VII,VIII,IX

Cladophoraceae

*Chaetomorpha aerea* (Dillwyn) Kützing IV,VII,VIII,IX

*Chaetomorpha linum* (Müller) Kützing VII

*Chaetomorpha pachynema* (Montagne) Montagne VII,IX

*Chaetomorpha* sp. II,III

*Cladophora albida* (Nees von Esenbeck) Kützing VII,VIII,IX

*Cladophora coelothrix* Kützing VIII,IX

*Cladophora dalmatica* Kützing VII

*Cladophora laetevirens* (Dillwyn) Kützing IV,VII,VIII,IX

*Cladophora liebetruthii* Grunow II,III,VII,VIII,IX

*Cladophora prolifera* (Roth) Kützing VII,IX

*Cladophora vagabunda* (Linnaeus) Hoek VII,VIII,IX

#### Dasycladales

Dasycladaceae

*Dasycladus vermicularis* (Scopoli) Krasser II

Polyphysaceae

*Acetabularia calyculus* Quoy et Gaimard VII

*Parvocaulis parvulus* (Solms-Laubach) Berger et al. II,IV,VII,VIII,IX

*Parvocaulis polyphysoides* (P. et H. Crouan) Berger et al. IV

#### Siphonocladales

Boodleaceae

*Cladophoropsis membranacea* (C. Agardh) Børgesen VII,IX

Siphonocladaceae

---

|  |                            |
|--|----------------------------|
| <i>Siphonocladus tropicus</i> (P. et H. Crouan) J. Agardh        | VII, VIII, IX              |
| Valoniaceae  |                            |
| <i>Ernodesmis verticillata</i> (Kützinger) Børgesen              | II, III, IV, VII, IX       |
| <i>Valonia utricularis</i> (Roth) C. Agardh                      | VII, IX                    |
| <b>Bryopsidales</b>  |                            |
| Bryopsidaceae  |                            |
| <i>Blastophysa rhizopus</i> Reinke                               | IV                         |
| <i>Bryopsis cupressina</i> Lamouroux                             | VII, VIII, IX              |
| <i>Bryopsis hypnoides</i> Lamouroux                              | VII                        |
| <i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C. Agardh                       | IV, VII, VIII, IX          |
| Derbesiaceae   |                            |
| <i>Derbesia tenuissima</i> (Moris et De Notaris) P. et H. Crouan | IV, VII, IX                |
| Codiaceae  |                            |
| <i>Codium vermilara</i> (Olivi) Delle Chiaje                     | VII                        |
| Caulerpaceae   |                            |
| <i>Caulerpa mexicana</i> Sonders ex Kützinger                    | VII, IX                    |
| <i>Caulerpa racemosa</i> (Forsskål) J. Agardh                    | II, III                    |
| <i>Caulerpa webbiana</i> Montagne                                | II, III, VII               |
| Udoteaceae   |                            |
| <i>Pseudochlorodesmis furcellata</i> (Zanardini) Børgesen        | II, III, IV, VI, VII, VIII |