

## Estructura y composición de los céspedes intermareales dominados por *Palisada perforata* y coralináceas geniculadas

CARLOS SANGIL<sup>1,2</sup>, JULIO AFONSO-CARRILLO<sup>2</sup> & MARTA SANSÓN<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Consortio Insular de la Reserva Mundial de La Biosfera La Palma, Avenida Marítima 3, Santa Cruz de La Palma 38700, La Palma, Islas Canarias, España. casangil@ull.es*

<sup>2</sup> *Departamento de Biología Vegetal (Botánica), Universidad de La Laguna, La Laguna 38071, Tenerife, Islas Canarias, España. jmafonso@ull.es, msanson@ull.es.*

SANGIL, C., J. AFONSO-CARRILLO & M. SANSÓN (2009). Structure and composition of intertidal turfs dominated by *Palisada perforata* and geniculate corallines. *VIERAEA* 37: 15-27.

**ABSTRACT:** A study of the caespitose communities in the lower intertidal at the semiexposed locality La Salemera (La Palma) is presented. Samples were carried out in a basaltic rocky platform of scarce slope, relatively flat and with few rocky pools. For analysis of the variation in composition and abundance of species, samples were sorted into five groups according to the distance of each sample to the low tide limit, resulting in five bands parallel to the coastline. In these turfs, the red alga *Palisada perforata* and several geniculate corallines were the dominant taxa. Results show differences between the successive bands studied, and it is possible to distinguish three turfs with different specific composition and abundance. These differences are mainly due to biomass of *Palisada perforata* and geniculate corallines, and to the abundance of other species commonly joined to one turf. The presence in these turfs of species that define the beginning of the sublittoral is due to the occurrence of microhabitats, crevices and rocky irregularities, where water is retained and allows the growth of species sensitive to desiccation, as *Cystoseira abies-marina*.

**Key words:** geniculate corallines, lower intertidal, Canary Islands, *Palisada perforata*, seaweed turfs.

**RESUMEN:** Se realiza un estudio de las comunidades cespitosas del intermareal inferior en La Salemera (La Palma), una localidad semiexpuesta al oleaje en las islas Canarias. Los muestreos se realizaron en una plataforma basáltica de escasa pendiente, relativamente llana y con pocos charcos. Para el análisis de la variación en la composición y abundancia de las especies, las muestras fueron separadas en cinco grupos

en función de la distancia de cada muestra al límite de bajamar, resultando cinco franjas paralelas a la costa. En estos céspedes, el alga roja *Palisada perforata* y varias coralináceas geniculadas fueron los taxones dominantes. Los resultados muestran diferencias entre las sucesivas franjas estudiadas, y es posible distinguir tres céspedes con composición y abundancias específicas diferentes. Estas diferencias se deben fundamentalmente a las biomásas de *Palisada perforata* y coralináceas geniculadas, y a la abundancia de otras especies ligadas generalmente a un solo césped. La presencia de especies que definen el comienzo del sublitoral en las comunidades cespitosas se debe a la existencia de microhábitas, grietas e irregularidades, donde se retiene agua que permite el crecimiento de especies sensibles a la desecación, como *Cystoseira abies-marina*. Palabras clave: céspedes de macroalgas, coralináceas geniculadas, intermareal inferior, islas Canarias, *Palisada perforata*.

## INTRODUCCIÓN

Los céspedes intermareales están constituidos por numerosas macroalgas de hábito cespitoso o rampante que crecen densamente agrupadas en extensas formaciones vegetales de pocos centímetros de altura (Hay, 1981; Lobban & Harrison, 1994). Se forman tanto en el intermareal como el sublitoral y están principalmente presentes en las regiones templadas y tropicales del mundo, donde recubren extensas áreas, tanto en ambientes no alterados (Odum & Odum, 1955; Neushul & Dahl, 1967; Grahame & Hanna, 1989; Stewart, 1989; Dye, 1993; Benedetti-Cecchi & Cinelli, 1994; Akioka *et al.*, 1999; Neto, 2000; Boaventura *et al.*, 2002; Kelaher *et al.*, 2003; Stuercke & McDermid, 2004), como en ambientes antropizados (Airolidi, 2003). En costas tropicales y subtropicales estas formaciones alcanzan su mayor desarrollo y son las responsables de la mayor diversidad y productividad bentónica (Airolidi, 1998). Coralináceas geniculadas de los géneros *Corallina* L. y *Jania* Lamouroux son las especies características en muchas de las comunidades cespitosas intermareales (Stewart, 1989; Dye, 1993; Aikioka *et al.*, 1999; Kelaher *et al.*, 2001, 2003). En las costas tropicales y templadas, junto a estas coralináceas geniculadas son comunes otras macroalgas, principalmente algas rojas de las familias ceramiáceas y rodomeleáceas. Por otra parte, una característica de las comunidades cespitosas es la notable variación espacial y temporal en la abundancia y composición de sus especies (Archambault & Bourget, 1996; Underwood & Chapman, 1998; Aikioka *et al.*, 1999; Menconi *et al.*, 1999; Rindi & Cinelli, 2000; Benedetti-Cecchi, 2001; Coleman, 2002; Benedetti-Cecchi *et al.*, 2003; Choi & Kim, 2004; Rindi & Battelli, 2005).

Las costas rocosas son ambientes heterogéneos donde la distribución de los organismos responde a numerosas variables (Lobban & Harrison, 1994). Fruto de la interacción de estas variables, las comunidades se organizan en diferentes bandas constituyendo la zonación del litoral (Stephenson & Stephenson, 1949; Southward, 1958; Lewis, 1964; Norton, 1985). Las causas de esta zonación han sido abordadas por distintos autores desde diferentes puntos de vista: gradiente de exposición al oleaje (Underwood, 1981; Menge *et al.*, 1993), establecimiento y reclutamiento (Connell, 1985; Kachler & Williams, 1997), competición (Schonbeck & Norton, 1980; Kastendick, 1982), herbivorismo y predación (Moreno &

Jaramillo, 1983; Underwood, 1998), y altura sobre el nivel de la marea (Schonbeck & Norton, 1978; Underwood, 1978; Bockelmann *et al.*, 2002).

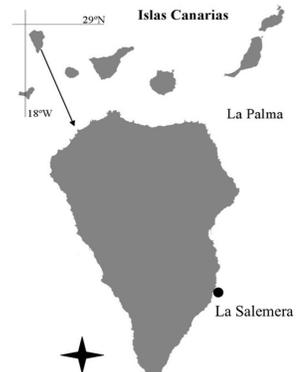
En las islas Canarias las comunidades cespitosas están ampliamente extendidas por las costas rocosas de todas las islas y son las formaciones vegetales que mayor contribuyen a la biodiversidad bentónica (Gil-Rodríguez *et al.*, 1992; Sansón *et al.*, 2001). Los céspedes están dominados por especies de coralináceas geniculadas, por *Palisada perforata* (Bory) Nam [previamente citada como *Laurencia perforata* (Bory) Montagne o *Chondrophyucus perforatus* (Bory) Nam] y especies afines de los géneros *Chondrophyucus* (Tokida et Saito) Garbary et Harper, *Laurencia* Lamouroux y *Osmundea* Stackhouse. La exposición al oleaje condiciona las diferencias en composición: en ambientes expuestos, predominan *Palisada* Nam y especies próximas, mientras que en aquellos menos expuestos son más abundantes las coralináceas geniculadas (Sangil, 2003).

El propósito de este estudio fue analizar la variación en la composición y abundancia de las especies de los céspedes del intermareal inferior en una localidad semiexpuesta al oleaje del archipiélago canario. Además, el análisis de los céspedes que ocupan la franja más próxima al límite de bajamar tiene interés porque permite establecer fronteras en el esquema de zonación litoral de Lewis (1964). En las costas rocosas con escasa pendiente esta frontera entre los hábitats siempre sumergidos (sublitoral) y los sometidos a la oscilación de las mareas (eulitoral) es con frecuencia difícil de establecer. El segundo objetivo de este trabajo fue la búsqueda de diferencias cualitativas y cuantitativas que ayudaran a definir esta frontera.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Zona de estudio

La zona estudiada está situada en La Salemera, localidad al Este de la isla de La Palma, islas Canarias (Fig.1). Esta localidad se caracteriza por presentar una línea de costa muy accidentada, con numerosas puntas y salientes rocosos. Los muestreos se realizaron en una plataforma basáltica de escasa pendiente, relativamente llana y con pocos charcos. El régimen de vientos alisios moderados del nordeste y la componente norte de las olas provocan que esta zona se encuentre semiexpuesta al oleaje. Las mareas son semidiurnas, con valores máximos de amplitud de aproximadamente 2,5 m y una amplitud media que oscila entre 1,2 y 1,3 m (Braun & Molina, 1988). La distribución vertical de los organismos en el eulitoral de la zona estudiada está separada en tres niveles: el superior dominado por el cirrípedo *Chthamalus stellatus* (Poli), *Gelidium pusillum* (Stackhouse) Le Jolis y diferentes cianofíceas; el medio ocupado por algas pardas costrosas como *Nemoderma tingitanum* Bornet y *Pseudolithoderma adriaticum* (Hauck) Verlaque; y, el inferior con comunidades cespitosas, en las que *Palisada perforata* y varias coralináceas geniculadas son los taxones más abundantes (Sangil *et al.*, 2004).



**Figura 1.** Situación de la zona de estudio.

## Muestreos

Los muestreos fueron realizados en mayo de 2004 en los céspedes del eulitoral inferior. Un total de 32 muestras fueron recolectadas al azar mediante el raspado de superficies de 400 cm<sup>2</sup>, a lo largo de la superficie comprendida entre el límite de bajamar y el nivel más alto ocupado por las poblaciones de *Palisada perforata* y coralináceas geniculadas. Todos los organismos de cada muestra fueron preservados en formalina al 4% en agua de mar para su posterior identificación y cuantificación. La cuantificación de las especies se obtuvo mediante el peso seco de cada una de las especies, tras el secado de las muestras a 100° C durante 24 h, su peso se expresó en gr m<sup>-2</sup>. Las especies fueron identificadas siguiendo a Afonso-Carrillo & Sansón (1999). Las autorías de los géneros y especies citados en el texto siguen a Guiry & Guiry (2009). Las coralináceas geniculadas [*Corallina elongata* Ellis et Solander, *Haliptilon virgatum* (Zanardini) Garbary et Johansen, *Jania adhaerens* Lamouroux y *Amphiroa* spp.] fueron cuantificadas conjuntamente. Su peso seco se obtuvo tras previa descalcificación en HCl al 20%. La fracción más pequeña de las muestras, las cianofíceas y pequeños epífitos, no fueron separados aunque su peso se incluyó en el peso total de cada una de las muestras.

## Análisis de datos

Para el análisis de la variación en la composición y abundancia de las especies, las muestras fueron separadas en 5 grupos en función de la distancia de cada muestra al límite de bajamar. En cada grupo se reunieron las muestras de una franja de 1,5 m de ancho, resultando 5 franjas paralelas a la costa, desde la más próxima (I) a la más alejada de la bajamar (V). Las diferencias entre las franjas fueron analizadas mediante pruebas estadísticas no paramétricas (Kruskal-Wallis). Las correlaciones de Spearman fueron utilizadas para testar la relación existente entre la biomasa de los taxones y la biomasa total con la distancia al nivel de bajamar.

La similaridad entre la composición y abundancia de las especies de cada una de las muestras fue analizada a partir de una matriz transformada ( $R^2$ ) muestra-especies, mediante el cálculo del coeficiente de similaridad de Bray-Curtis (Clarke & Green, 1988; Clarke, 1993). Para representar los datos se empleó el análisis de ordenación multidimensional no paramétrico (MDS). El análisis de una vía de similaridad (ANOSIM) fue utilizado para testar las diferencias entre las distintas muestras y las diferencias entre las distintas franjas (Clarke & Green, 1988). Los porcentajes de similaridad (SIMPER) fueron utilizados para explicar cómo contribuyen las diferentes especies a los patrones que muestra el MDS (Clarke, 1993).

Para cada una de las muestras se calculó la diversidad de Shannon-Weaver ( $H'$ ) y la equitabilidad de Pielou ( $J'$ ). Las diferencias en número de especies fueron analizadas mediante análisis de la varianza, mientras que diversidad y equitabilidad mediante pruebas estadísticas no paramétricas.

## RESULTADOS

Setenta y tres taxones han sido reconocidos en este estudio (48 Rhodophyta, 13 Phaeophyceae y 12 Chlorophyta). Algunos taxones sólo fueron identificados a nivel de género, debido a que los especímenes estudiados no estaban lo suficientemente desarrollados para realizar una correcta identificación (Tabla 1). Treinta y tres taxones

presentaron biomásas medias superiores a 1 gr m<sup>-2</sup> en al menos una de las franjas, mientras que los 40 taxones restantes fueron poco abundantes presentando biomásas medias por franja inferiores a 1 gr m<sup>-2</sup> (Tabla 1). De los 33 taxones de mayores biomásas, *Palisada perforata* y coralináceas geniculadas fueron los dominantes, con biomásas medias por franja superiores a 14 gr m<sup>-2</sup>. Ambas mostraron diferencias significativas entre las distintas franjas, y sus biomásas se correlacionaron negativamente con la distancia al límite de bajar. *Ceramium ciliatum*, *Gelidium arbuscula*, *Chondracanthus acicularis*, *Hypnea spinella*, *Cystoseira compressa*, *Laurencia majuscula*, *Gastroclonium clavatum*, *Osmundea truncata* y *Ceramium echionotum*, también mostraron diferencias significativas entre las franjas y correlaciones negativas. Por otro lado, *Spyridia filamentosa*, *Padina pavonica*, *Neosiphonia sphaerocarpa*, *N. harveyi*, *Centroceras clavulatum* y *Sphacelaria cirrosa* presentaron diferencias entre franjas pero con correlaciones positivas. En *Laurencia microcladia*, no se encontraron diferencias significativas entre las franjas, pero sí una correlación negativa. Mientras que *Acetabularia parvula* mostró correlación positiva pero no diferencias entre franjas. *Grateloupia* sp., *Hydroclathrus clathratus* y *Sargassum* sp.1 presentaron diferencias entre las distintas franjas pero sus correlaciones no fueron significativas. En *Cystoseira abies-marina*, *Polysiphonia flocculosa*, *Valonia utricularis*, *Colpomenia sinuosa*, *Gelidiopsis intricata*, *Dictyota dichotoma*, *Sargassum* sp.2, *Laurencia* sp. y *Boergeseniella fruticulosa* no se encontraron diferencias ni correlaciones significativas (Tabla 1).

**Tabla 1.** Especies reconocidas, abundancia en gr m<sup>-2</sup> (media ± desviación estándar), en las cinco franjas paralelas a la costa, desde la más próxima (I) a la más alejada (V) de la bajamar. K-W = test Kruskal-Wallis; S = correlación Spearman; <sup>1</sup> p<0,05, <sup>2</sup> p<0,01, <sup>3</sup> p<0,001. Las autorías de las especies en Guiry & Guiry (2009).

	I	II	III	IV	V	K-W	S
<b>Especies</b>	M±SD	M±SD	M±SD	M±SD	M±SD	H	Rho
<b>Rhodophyta</b>							
<i>Aglaothamnion cordatum</i>	0.25±0.00	0.04±0.10	...	0.03±0.09	...	22.89 <sup>3</sup>	-0.66 <sup>3</sup>
<i>Antithamnionella boergeseni</i>	0.07±0.122	...	...	...	...	7.38	-0.35 <sup>1</sup>
Coralináceas geniculadas	109.39±38.81	27.62±15.94	67.05±26.75	67.67±36.04	14.57±7.67	21.28 <sup>3</sup>	-0.57 <sup>2</sup>
<i>Anotrichium tenue</i>	0.04±0.09	0.04±0.10	...	0.04±0.09	0.82±1.73	10.91 <sup>1</sup>	0.35 <sup>1</sup>
<i>Boergeseniella fruticulosa</i>	1.07±2.83	...	...	...	0.04±0.09	2.65	0.03
<i>Centroceras clavulatum</i>	0.07±0.12	4.17±9.84	0.10±0.13	4.82±8.60	0.25±0.00	10.38 <sup>1</sup>	0.43 <sup>1</sup>
<i>Ceramium ciliatum</i>	37.29±31.89	7.04±10.65	6.75±13.98	5.36±10.39	0.25±0.45	16.64 <sup>2</sup>	-0.67 <sup>2</sup>
<i>Ceramium diaphanum</i>	0.25±0.00	0.25±0.00	0.15±0.13	0.21±0.09	0.07±0.12	12.99 <sup>1</sup>	-0.56 <sup>2</sup>
<i>Ceramium echionotum</i>	1.11±2.49	...	...	0.04±0.09	0.04±0.09	10.91 <sup>1</sup>	-0.40 <sup>1</sup>
<i>Ceramium flaccidum</i>	0.21±0.09	0.20±0.10	0.10±0.13	0.21±0.09	0.03±0.09	11.96 <sup>1</sup>	-0.46 <sup>2</sup>
<i>Ceramium rubrum</i>	0.07±0.12	...	...	...	...	7.38	-0.35 <sup>1</sup>
<i>Champia parvula</i>	0.10±0.13	0.04±0.10	...	...	...	8.43	-0.45 <sup>2</sup>
<i>Chondracanthus acicularis</i>	40.10±29.63	1.41±2.18	14.15±29.42	8.07±11.16	0.35±0.09	20.20 <sup>3</sup>	-0.65 <sup>2</sup>
<i>Chondria dasyphylla</i>	...	0.13±0.30	0.90±1.02	0.89±1.26	0.93±2.01	11.97 <sup>1</sup>	0.50 <sup>2</sup>
<i>Crouania attenuata</i>	0.04±0.09	...	...	...	...	3.57	-0.28
<i>Dasya hutchinsiae</i>	1.32±1.29	...	...	0.07±0.12	0.03±0.09	22.57 <sup>3</sup>	-0.50 <sup>2</sup>
<i>Erythrocytis montagnei</i>	0.21±0.09	0.20±0.10	0.15±0.13	0.21±0.09	0.03±0.09	11.22 <sup>1</sup>	-0.46 <sup>2</sup>
<i>Gastroclonium clavatum</i>	6.68±9.08	1.58±2.93	0.20±0.44	1.36±2.85	...	11.22 <sup>1</sup>	-0.47 <sup>2</sup>
<i>Gastroclonium reflexum</i>	0.04±0.09	...	...	...	...	3.57	-0.28
<i>Gelidiopsis intricata</i>	1.43±2.44	3.54±4.13	0.15±0.22	1.57±2.60	0.18±0.18	6.86	-0.15
<i>Gelidium arbuscula</i>	61.61±146.57	0.04±0.12	...	...	0.04±0.09	14.71 <sup>2</sup>	-0.49 <sup>2</sup>
<i>Grateloupia</i> sp.	10.18±19.08	...	...	0.89±1.16	...	13.20 <sup>1</sup>	-0.24
<i>Griffithsia phyllamphora</i>	0.17±0.12	0.04±0.10	0.05±0.11	...	...	13.64 <sup>2</sup>	-0.58 <sup>2</sup>
<i>Herposiphonia secunda</i>	0.25±0.00	0.25±0.00	0.25±0.00	0.25±0.00	1.89±4.34	3.57	0.29
<i>Heterosiphonia crispella</i>	0.04±0.94	...	...	...	...	3.57	-0.28

<i>Hypnea musciformis</i>	0.14±0.13	...	...	...	...	15.81 <sup>2</sup>	-0.52 <sup>2</sup>
<i>Hypnea spinella</i>	16.50±14.28	4.70±4.58	3.70±2.49	20.67±30.93	1.75±2.79	11.23 <sup>1</sup>	-0.39 <sup>1</sup>
<i>Laurencia majuscula</i>	18.71±16.20	18.88±25.55	0.40±0.89	4.95±6.35	...	16.36 <sup>2</sup>	-0.53 <sup>2</sup>
<i>Laurencia microcladia</i>	0.14±0.19	1.29±1.52	1.95±2.52	0.17±0.31	...	9.02	-0.35 <sup>1</sup>
<i>Laurencia</i> sp.	1.29±3.40	...	...	...	...	3.57	-0.28
<i>Liagora canariensis</i>	0.07±0.18	0.13±0.30	0.15±0.33	0.07±0.12	...	1.96	-0.07
<i>Lophosiphonia cristata</i>	...	...	0.05±0.11	...	...	5.40	-0.01
<i>Lomentaria benahoarensis</i>	0.18±0.18	0.13±0.30	...	...	...	11.48 <sup>1</sup>	-0.49 <sup>2</sup>
<i>Neosiphonia harveyi</i>	...	0.17±0.40	0.65±1.45	0.04±0.09	1.54±3.51	13.33 <sup>1</sup>	0.51 <sup>2</sup>
<i>Neosiphonia sphaerocarpa</i>	0.04±0.09	...	0.05±0.11	0.07±0.12	43.14±21.35	11.58 <sup>1</sup>	0.48 <sup>2</sup>
<i>Ophidocladus simpliciusculus</i>	...	...	...	0.04±0.09	...	3.42	0.16
<i>Osmundea</i> sp.	0.07±0.18	0.13±0.30	...	...	...	3.07	-0.24
<i>Osmundea truncata</i>	7.10±6.50	0.75±1.48	0.75±1.40	0.17±0.37	...	18.16 <sup>2</sup>	-0.67 <sup>3</sup>
<i>Palisada perforata</i>	234.61±82.05	217.42±127.03	255.35±119.72	233.43±127.77	53.14±17.31	14.49 <sup>2</sup>	-0.49 <sup>2</sup>
<i>Polysiphonia elongata</i>	0.61±1.60	...	...	...	...	3.57	-0.21
<i>Polysiphonia ferulacea</i>	...	...	0.05±0.11	...	0.04±0.09	4.33	0.13
<i>Polysiphonia fibrillosa</i>	...	...	...	...	0.04±0.09	3.57	0.20
<i>Polysiphonia flocculosa</i>	0.14±0.19	7.58±16.99	1.35±2.74	0.64±0.96	10.39±17.65	3.01	0.11
<i>Polysiphonia furcellata</i>	...	0.08±0.20	...	...	...	4.33	-0.16
<i>Rhodymenia pseudopalmata</i>	0.04±0.09	...	...	...	...	3.57	-0.28
<i>Spyridia filamentosa</i>	3.25±5.40	5.91±4.46	13.65±17.39	38.07±30.85	36.57±49.64	10.65 <sup>1</sup>	0.53 <sup>2</sup>
<i>Wrangelia argus</i>	0.04±0.09	0.04±0.10	0.45±0.87	0.36±0.51	...	10.28 <sup>1</sup>	0.06
<i>Womersleyella setacea</i>	0.04±0.09	...	...	...	...	3.57	-0.28
<b>Phaeophyceae</b>							
<i>Cystoseira abies-marina</i>	2.86±3.87	2.21±5.40	...	15.32±40.53	...	5.26	-0.29
<i>Cystoseira compressa</i>	11.25±22.33	16.12±16.01	5.20±8.46	8.35±12.69	0.25±0.35	9.72 <sup>1</sup>	-0.35 <sup>1</sup>
<i>Cystoseira humilis</i>	...	...	...	...	0.21±0.46	7.37	-0.35 <sup>1</sup>
<i>Colpomenia sinuosa</i>	1.64±3.91	13.33±30.84	0.05±0.11	0.29±0.22	0.04±0.09	8.77	-0.13
<i>Dictyota dichotoma</i>	0.82±2.17	2.83±2.80	1.05±1.78	1.79±1.90	1.32±2.38	9.08	0.15
<i>Feldmannia irregularis</i>	...	...	0.05±0.11	...	...	5.40	-0.04
<i>Hydroclathrus clathratus</i>	...	1.25±2.82	8.50±16.51	0.11±0.28	...	15.27 <sup>2</sup>	-0.10
<i>Lobophora variegata</i>	0.04±0.09	0.04±0.10	...	0.04±0.09	0.07±0.12	1.78	0.14
<i>Padina pavonica</i>	0.04±0.09	18.75±26.99	15.30±14.09	15.32±19.22	15.36±15.76	13.12 <sup>1</sup>	0.42 <sup>1</sup>
<i>Sargassum</i> sp1.	0.07±0.18	0.17±0.40	...	6.57±12.46	...	10.45 <sup>1</sup>	0.07
<i>Sargassum</i> sp2.	0.36±0.94	1.29±3.16	...	0.07±0.18	...	1.99	-0.14
<i>Sphacelaria cirrosa</i>	...	0.58±0.12	3.10±3.59	0.86±1.42	0.25±0.00	13.91 <sup>2</sup>	0.43 <sup>1</sup>
<i>Stypocaulon scoparium</i>	0.21±0.33	0.04±0.94	...	0.04±0.09	0.29±0.50	3.78	-0.09
<b>Chlorophyta</b>							
<i>Acetabularia parvula</i>	0.04±0.09	...	0.10±0.13	0.07±0.12	1.57±2.444	7.31	0.38 <sup>1</sup>
<i>Chaetomorpha aerea</i>	0.35±0.62	0.04±0.10	...	0.03±0.09	0.53±0.783	8.41	0.04
<i>Chaetomorpha linum</i>	0.07±0.12	...	...	...	...	7.38	-0.40 <sup>1</sup>
<i>Cladophora albida</i>	0.04±0.09	...	...	...	...	3.57	-0.28
<i>Cladophora coelothrix</i>	0.04±0.09	0.33±0.81	...	0.04±0.09	...	1.99	-0.16
<i>Cladophora laetevirens</i>	0.75±0.82	0.92±1.75	0.35±0.22	0.29±0.33	2.18±3.83	2.88	-0.20
<i>Cladophora liebetruthii</i>	...	...	...	...	0.04±0.09	3.57	0.23
<i>Cladophoropsis membranacea</i>	...	...	...	...	0.11±0.13	11.45 <sup>1</sup>	0.40 <sup>1</sup>
<i>Derbesia</i> sp.	...	0.04±0.10	...	...	...	4.33	-0.16
<i>Derbesia tenuissima</i>	...	...	...	...	0.04±0.09	3.57	0.29
<i>Ulva clathrata</i>	...	...	...	...	0.04±0.09	3.57	0.20
<i>Valonia utricularis</i>	5.46±12.60	3.83±7.48	2.15±4.27	6.25±11.17	0.71±1.31	4.31	-0.24
<b>Total</b>	668.71±177.69	405.58±100.03	478.50±177.70	523.08±252.50	217.46±30.763	18.92 <sup>2</sup>	-0.62 <sup>3</sup>

Para los 40 taxones restantes, 8 presentaron diferencias entre franjas y correlaciones negativas, 3 diferencias y correlación positiva, 1 diferencias pero no correlación significativa, 5 no mostraron diferencias pero si correlaciones negativas, y finalmente, las biomásas de los 25 taxones restantes no mostraron diferencias ni se correlacionaron significativamente con la distancia (Tabla 1).

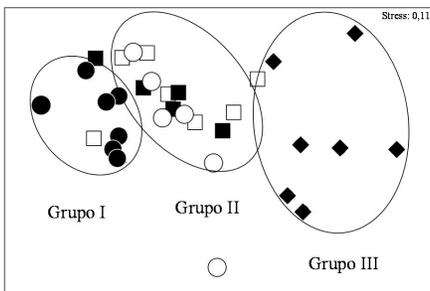
La biomasa total presentó los valores medios máximos en la franja I, seguida por las franjas intermedias (II-IV), para descender notablemente en la última (V). Se encontraron diferencias significativas entre las distintas franjas y la biomasa se correlacionó negativa y significativamente con la distancia al límite de bajar (Tabla 1).

El MDS (Fig. 2) refleja la existencia de un gradiente desde las muestras correspondientes a la franja V hasta las de la franja I. En esta representación se observa a su vez, la existencia de tres grupos: el grupo I reúne las muestras de la franja I, el grupo III incluye a las muestras de la franja V, y entre ambos grupos se sitúa el grupo II que incluye las muestras de las franjas II, III y IV.

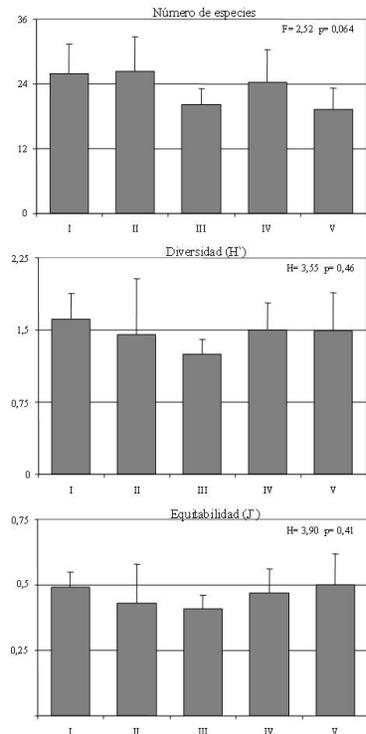
El test ANOSIM encontró diferencias significativas entre el conjunto de franjas (R Global = 0,337, Sig. = 0,1%). El estudio del ANOSIM por pares de franjas, mostró la existencia de diferencias significativas entre las franjas I y V, y entre éstas y el resto de franjas. Mientras que entre las franjas II, III y IV no se detectaron diferencias (Tabla 2).

El método de porcentaje de similitud (SIMPER) reflejó que las diferencias entre las distintas franjas se explican principalmente por las diferencias entre las biomazas de *Palisada perforata* y coralináceas geniculadas (Tabla 3). Las diferencias entre la franja I y el resto son también explicadas, aunque en menor medida, por las biomazas de *Gelidium arbuscula*, *Chondracanthus acicularis*, *Ceramium ciliatum*, *Laurencia majuscula*, *Hypnea spinella* y *Neosiphonia sphaerocarpa*. Mientras que entre la franja V y las franjas II, III y IV, las diferencias se explican en parte por las diferencias en las biomazas de *Neosiphonia sphaerocarpa*, *Spyridia filamentosa*, *Padina pavonica* y *Cystoseira compressa* (Tabla 3).

Finalmente, el análisis del número medio de especies, diversidad y equitabilidad no mostró diferencias significativas, registrándose valores similares en todas las franjas estudiadas (Fig. 3).



**Figura 2.** Análisis de ordenación multidimensional no paramétrico (MDS) de las muestras correspondientes a las diferentes franjas [(●) franja I, (○) franja II, (■) franja III, (□) franja IV, (◆) franja V], que se reúnen en tres grupos [Grupo I, Grupo II y Grupo III].



**Figura 3.** Número de especies, diversidad y equitabilidad para las diferentes franjas, desde la más próxima (I) a la más alejada (V) de la bajamar (M media  $\pm$  SD desviación estándar).

## DISCUSIÓN

La variabilidad a pequeña escala en la composición y abundancia observada en los céspedes próximos al nivel de bajamar de la costa de La Salemera (La Palma, islas Canarias), es un rasgo característico de las comunidades sometidas a la oscilación de las mareas y ha sido reconocido por diferentes autores en otras regiones (Menge *et al.*, 1993; Rindi & Cinelli, 2000; Benedetti-Cecchi, 2001; Coleman, 2002; Choi & Kim, 2004). En ocasiones, esta variabilidad ha resultado mayor que la detectada entre localidades alejadas entre sí (Archambault & Bourget, 1996; Coleman, 2002). Los procesos que regulan esta variabilidad han sido objeto de estudios por Benedetti-Cecchi (2001), quien otorgó un valor más determinante a la heterogeneidad del sustrato que a la altura en el intermareal. Por otro lado, Meconi *et al.* (1999) y Coleman (2002) sugirieron que otros factores como las diferencias en los procesos de prerreclutamiento (viabilidad y dispersión de propágulos), reclutamiento, herbivorismo, competición y perturbaciones ambientales pueden condicionar esta variabilidad.

**Tabla 2.** Valores de R Global del test ANOSIM de una vía, para examinar diferencias entre pares de franjas (I hasta V). Entre paréntesis, los valores de significancia (en %); en negrita, los valores significantes.

	II	III	IV	V
I	<b>0,369</b> (0,2)	<b>0,261</b> (3,2)	<b>0,219</b> (2,0)	<b>0,958</b> (0,4)
II		-0,088 (82,9)	0,003 (40,9)	<b>0,566</b> (0,1)
III			-0,167 (95,6)	<b>0,602</b> (0,1)
IV				<b>0,596</b> (0,1)

Dada la homogeneidad del sustrato (superficies relativamente llanas y de escasa pendiente) en el que se asientan los céspedes estudiados, la variabilidad que hemos encontrado parece estar más ligada al gradiente ambiental producido por la desecación de las diferentes especies. Choi & Kim (2004) encontraron que especies con escasa tolerancia a la desecación tienden a disponerse hacia los niveles más bajos, mientras que especies con mayor tolerancia ocupan preferentemente los niveles más altos. Por otro lado, las diferencias encontradas entre las muestras de cada franja pueden atribuirse a diferencias en el sustrato. La rugosidad de la roca puede favorecer la retención del agua y contribuir a la creación de estas diferencias (Benedetti-Cecchi, 2001).

Los valores medios del número de especies, similares en cada una de las franjas, reflejan que las especies se van sustituyendo unas a otras a lo largo del gradiente de desecación. La alta diversidad y equitabilidad encontradas, indican una elevada competición entre especies, así como la participación de un elevado número de ellas y la heterogeneidad en la composición de los céspedes.

*Palisada perforata* es un elemento dominante en los céspedes de los niveles más bajos que quedan en emersión en muchas localidades de las islas Canarias (Sangil *et al.*, 2004). Su talo perenne e intrincado, de unos 1,5-3 cm de alto y fuertemente adherido al sustrato, está especialmente adaptado a las condiciones ambientales de estos niveles, observándose una ligera reducción en el tamaño y grosor de los talos en los especímenes que crecían más alejados del nivel de bajamar.

**Tabla 3.** Resultados del test SIMPER, con el 70 % de porcentaje de contribución de las especies a las diferencias entre franjas (I hasta V).

	II	III	IV	V
I	<i>P. perforata</i> 23,61 <i>C. geniculadas</i> 17,32 <i>G. arbuscula</i> 9,87 <i>C. acicularis</i> 7,79 <i>C. ciliatum</i> 7,49 <i>L. majuscula</i> 4,64	<i>P. perforata</i> 24,41 <i>C. geniculadas</i> 12,76 <i>G. arbuscula</i> 11,47 <i>C. acicularis</i> 9,02 <i>C. ciliatum</i> 8,94 <i>L. majuscula</i> 4,28	<i>P. perforata</i> 24,20 <i>C. geniculadas</i> 12,39 <i>G. arbuscula</i> 10,20 <i>C. ciliatum</i> 7,91 <i>S. filamentosa</i> 7,63 <i>C. acicularis</i> 7,32 <i>H. spinella</i> 4,53	<i>P. perforata</i> 29,31 <i>C. geniculadas</i> 15,85 <i>G. arbuscula</i> 7,52 <i>N. sphaerocarpa</i> 7,12 <i>C. ciliatum</i> 6,60 <i>C. acicularis</i> 6,43
II		<i>P. perforata</i> 39,66 <i>C. geniculadas</i> 12,84 <i>P. pavonica</i> 6,84 <i>C. compressa</i> 4,92 <i>C. sinuosa</i> 4,37 <i>S. filamentosa</i> 4,23	<i>P. perforata</i> 35,61 <i>C. geniculadas</i> 10,82 <i>S. filamentosa</i> 9,58 <i>P. pavonica</i> 5,86 <i>H. spinella</i> 4,45 <i>C. compressa</i> 4,42	<i>P. perforata</i> 42,57 <i>N. sphaerocarpa</i> 11,49 <i>S. filamentosa</i> 8,67 <i>P. pavonica</i> 5,64 <i>C. compressa</i> 4,26
III			<i>P. perforata</i> 39,65 <i>C. geniculadas</i> 11,02 <i>S. filamentosa</i> 10,22 <i>P. pavonica</i> 5,59 <i>H. spinella</i> 5,05	<i>P. perforata</i> 46,81 <i>C. geniculadas</i> 12,44 <i>N. sphaerocarpa</i> 11,08
IV				<i>P. perforata</i> 36,99 <i>C. geniculadas</i> 11,57 <i>S. filamentosa</i> 11,31 <i>N. sphaerocarpa</i> 11,19

Entre las coralináceas geniculadas, *Corallina elongata* fue la especie más abundante en las franjas cercanas al límite de bajamar, mientras que *Jania adhaerens* y *Amphiroa* spp. lo fueron hacia las franjas superiores. Kelaher *et al.* (2001) demostró que diferencias en la composición y abundancia de especies de coralináceas geniculadas pueden ser atribuidas a su relativa tolerancia a la desecación. Tal como observaron Johansen & Colthart (1975) y Akioka *et al.* (1999), *Corallina elongata* mostró una variación morfológica en su hábito, con talos más pequeños y menos ramificados hacia las franjas superiores. Como en otras especies de *Corallina* (Stewart, 1989), la capacidad competitiva de *Corallina elongata* está relacionada con su longevidad y la rápida regeneración de las partes erectas perdidas tras los periodos adversos a partir de sus discos basales. Además, la disposición de sus ramas favorece la retención de agua y con ello el retraso de la desecación.

Las algas dominantes en estos céspedes son especies estructurantes que crean microambientes y sustratos para el establecimiento de un elevado número de epifitos. Los resultados obtenidos muestran la existencia de diferencias entre las sucesivas franjas estudiadas. Aunque *Palisada perforata* y coralináceas geniculadas son dominantes en todas las franjas, los análisis permiten distinguir tres céspedes con composición y abundancias específicas diferentes. Las diferencias entre estos céspedes se deben fundamentalmente a las diferencias en las biomásas de *Palisada perforata* y coralináceas geniculadas, y a la presencia de otras especies con altas biomásas que aparecen ligadas generalmente a un solo césped.

El césped que ocupa la franja más próxima al límite de bajamar (franja I) presentó la mayor biomasa total. Aquí, las coralináceas geniculadas presentaron la mayor biomasa y crecían especies como *Gelidium arbuscula*, *Ceramium ciliatum*,

*Chondracanthus acicularis*, *Laurencia majuscula*, *Osmundea truncata* y *Gastroclonium clavatum* que estaban ausentes o escasamente representadas en el resto de las franjas.

El césped que ocupa la situación intermedia (franjas II, III, IV) presentó una biomasa total inferior a la de la franja anterior, y destacaron las biomásas de *Centroceras clavulatum*, *Padina pavonica*, *Colpomenia sinuosa* y *Spyridia filamentosa*.

El césped que ocupa la franja más alejada del límite de bajamar (franja V) se caracterizó por poseer la menor biomasa total. *Palisada perforata* y coralináceas geniculadas tuvieron en esta franja sus biomásas más bajas. *Spyridia filamentosa* y *Padina pavonica* fueron elementos comunes con las franjas intermedias. En este césped las especies dominantes fueron *Neosiphonia sphaerocarpa*, *Polysiphonia flocculosa*, *Neosiphonia harveyei* y *Acetabularia parvula*.

De acuerdo con Lewis (1964), el inicio del sublitoral puede ser establecido por la presencia del alga dominante en las aguas someras (*Cystoseira abies-marina* en las islas Canarias). La presencia de *Cystoseira abies-marina* en algunas de las franjas estudiadas (franjas I, II y IV) abre una discusión sobre la situación de estos céspedes en el litoral, reflejando las dificultades que existen para establecer fronteras en la naturaleza. En el césped que ocupa la franja más próxima al límite de bajamar (franja I), crece *Cystoseira abies-marina*, y de acuerdo con los resultados de los análisis podría ser considerado como un césped estrictamente sublitoral. La presencia de esta especie es debida fundamentalmente a la textura de la plataforma estudiada, ya que la existencia de pequeñas grietas e irregularidades en la roca favorece la retención de agua generando pequeños microambientes que permiten el desarrollo de especies de muy baja tolerancia a la desecación, como es el caso de *Cystoseira abies-marina* (Schonbeck & Norton, 1978; Benedetti-Cechi, 2001).

## AGRADECIMIENTOS

Este manuscrito se ha enriquecido con los comentarios y la asistencia de Tania Díaz-Villa y de José Carlos Hernández. A M. Candelaria Gil Rodríguez por la revisión crítica del manuscrito.

## BIBLIOGRAFÍA

- AFONSO-CARRILLO, J. & M. SANSÓN (1999). *Algas, hongos y fanerógamas marinas de las Islas Canarias. Clave analítica*.- Materiales didácticos universitarios, Serie Biológica 2, Secretariado de publicaciones de la Universidad de La Laguna. La Laguna, 254 pp.
- AIROLDI, L. (1998). Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf.- *Ecology* 79: 2759-2770.
- AIROLDI, L. (2003). The effects of sedimentation on rocky coast assemblages.- *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 41: 161-236.
- AKIOKA, H., M. BABA, T. MASAKI & H.W. JOHANSEN (1999). Rocky shore turfs dominated by *Corallina* (Corallinales, Rhodophyta) in northern Japan.- *Phycological Research* 47: 199-206.

- ARCHAMBAULT, P. & E. BOURGET (1996). Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance.- *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 138: 1233-1239.
- BENEDETTI-CECCHI, L. (2001). Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores.- *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 215: 79-92.
- BENEDETTI-CECCHI, L. & F. CINELLI (1994). Recovery of patches in an assemblage of geniculate coralline algae: variability at different successional stages.- *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 110: 9-18.
- BENEDETTI-CECCHI, L., E. MAGGI, I. BERTOCCI, S. VASELLI, F. MICHELI, G.C. OSIO & F. CINELLI (2003). Variation in rocky assemblages in the northwestern Mediterranean: contrasts between islands and the mainland.- *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 293: 193-215.
- BOAVENTURA, D., M. ALEXANDER, P.D. SANTINA, N.D. SMITH, P. RE, L.C. DA FONSECA & S.J. HAWKINS (2002). Effects of grazing on the distribution and composition of low-shore algal communities on the central coast of Portugal and the southern coast Britain.- *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 267: 185-206.
- BOCKELMANN, A., J.P. BAKKER, R. NEUHAUS & J. LAGE (2002). The relation between vegetation zonation, elevation and inundation frequency in a Wadden Sea salt marsh.- *Aquatic Botany* 73: 211-221.
- BRAUN, J. & R. MOLINA (1988). El mar, el Atlántico en el área de Canarias. In: vv.aa. *Geografía de Canarias (2ª Ed). Vol I.*- Santa Cruz de Tenerife, Ed. Interinsular Canaria, pp. 18-28.
- CHOI, T.S. & K.Y. KIM (2004). Spatial pattern of intertidal macroalgal assemblages associated with tidal levels.- *Hydrobiologia* 512: 49-56.
- CLARKE, K.R. (1993). Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure.- *Aust. J. Ecol.* 18: 117-143.
- CLARKE, K.R. & R.H. GREEN (1988). Statistical design and analysis for a “biological effects” study.- *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 46: 213-226.
- COLEMAN, M.N. (2002). Small-scale spatial variability in intertidal and subtidal turfing algal assemblages and the temporal generality of these patterns.- *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 267: 53-74.
- CONNELL, J.H. (1985). The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities.- *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 93: 11-45.
- DYE, A.H. (1993). Recolonization of intertidal macroalgae in relation to gap size and molluscan herbivory on a rocky shore on the east coast of southern Africa.- *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 95: 263-271.
- GIL-RODRÍGUEZ, M.C., J. AFONSO-CARRILLO & R. HAROUN (1992). Flora ficológica de las Islas Canarias. In: Kunkel G. (ed.). *Flora y Vegetación del Archipiélago Canario. Tratado Florístico de Canarias. I Parte.*- Las Palmas de Gran Canaria Edirca, pp. 95-121.
- GRAHAME, J. & F.S. HANNA (1989). Factors affecting the distribution of epiphytic fauna of *Corallina officinalis* L. on an exposed rocky shore.- *Ophelia* 30: 113-129.

- GUIRY, M.D. & G.M. GUIRY (2009). *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; 11 Mayo 2009.
- HAY, M.E. (1981). The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats.- *Ecology* 62: 739-750.
- JOHANSEN, H.W. & B.J. COLTHART (1975). Variability in articulated coralline algae (Rhodophyta). *Nova Hedwigia* 26: 135-149.
- KACHLER, S. & G.A. WILLIAMS (1997). Do factors influencing recruitment ultimately determine the distribution and abundance of encrusting algae on seasonal tropical shores?- *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 156: 87-96.
- KASTENDICK, J. (1982). Competitor-mediated coexistence: interactions among three species of benthic macroalgae.- *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 62: 201-210.
- KELAHER, B.P., G. CHAPMAN & A.J. UNDERWOOD (2001). Spatial patterns of diverse macrofaunal assemblages in coralline turf and their associations with environmental variables.- *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 81: 1-14.
- KELAHER, B.P., A.J. UNDERWOOD & M.G. CHAPMAN (2003). Experimental transplantations of coralline algal turf to demonstrate causes of differences in macrofaunal at different tidal heights.- *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 282: 23-41.
- LEWIS, J.R. (1964). *The ecology of Rocky Shores*.- London: Cambridge University Press, 323 pp.
- LOBBAN, C.S. & P.J. HARRISON (1994). *Seaweeds ecology and physiology*.- Cambridge: Cambridge University Press, 366 pp.
- MENCONI, M., L. BENEDETTI-CECCHI & F. CINELLI (1999). Spatial and temporal variability in the distribution of algae and invertebrates on rocky shores in the northwest Mediterranean.- *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 233: 1-23.
- MENGE, B.A., T.M. FARREL, A.N. OLSON, P. VAN TAMELEN & T. TURNER (1993). Algal recruitment and the maintenance of a plant mosaic in the low intertidal region of the Oregon coast.- *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 170: 91-116.
- MORENO, C.A. & E. JARAMILLO (1983). The role of grazers in the zonation of intertidal macroalgae of the Chilean coast.- *Oikos* 41: 73-76.
- NETO, A.I. (2000). Ecology and dynamics of two intertidal algal communities on littoral of the island of São Miguel (Azores).- *Hydrobiologia.* 432: 135-147.
- NEUSHUL, M. & A.L. DAHL (1967). Composition and growth of subtidal parvosilvosa from California kelps forest.- *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 15: 480-488.
- NORTON, T.A. (1985). The zonation of seaweeds on rocky shores. In: Moore, P.G. & R. Seed (eds.). *The ecology of rocky coast*.- New York: Columbia University Press, 7-21 pp.
- ODUM, H.T. & E.P. ODUM (1955). Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll.- *Ecological Monographs* 25: 291-320.
- RINDI, F. & C. BATTELLI (2005). Spatio-temporal variability of intertidal algal assemblages of the Slovenian coast (Gulf of Trieste, northern Adriatic Sea).- *Botanica Marina* 48: 96-105.

- RINDI, F. & F. CINELLI (2000). Phenology and small-scale distribution of some rhodomelacean red algae on a western Mediterranean rocky shore.- *Eur. J. Phycol.* 35: 115-125.
- SANGIL, C. (2003). Algas marinas de La Palma: biodiversidad y distribución vertical.- Tesis de Licenciatura, Universidad de La Laguna, 223 pp.
- SANGIL, C., M. SANSÓN & J. AFONSO-CARRILLO (2004). Zonación del fitobentos en el litoral nordeste y este de La Palma (Islas Canarias).- *Rev. Acad. Canar. Cienc.* 15: 279-300.
- 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*. Santa Cruz de Tenerife: Ed. Turquesa. 193-198 pp.
- SCHONBECK, M.W. & T.A. NORTON (1978). Factors controlling the upper limits of fucoid algae on the shore.- *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 31: 301-313.
- SCHONBECK, M.W. & T.A. NORTON (1980). Factors controlling the lower limits of fucoid algae on the shore.- *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 43: 131-150.
- SOUTHWARD, A.J. (1958). The zonation of plants and animals on rocky sea shore.- *Biol. Rev.* 33: 137-177.
- STEPHENSON, T.A. & A. STEPHENSON (1949). The universal feature of zonation between tide-marks on rocky coast.- *J. Ecol.* 37: 289-305.
- STEWART, J.G. (1989). Establishment, persistence and dominance of *Corallina* (Rhodophyta) in algal turf.- *J. Phycol.* 25: 436-446.
- STUERCKE, B. & K.J. McDERMID (2004). Variation in algal turf species composition and abundance on two Hawaiian shallow subtidal reefs.- *Cryptogamie, Algol.* 25: 353-365.
- UNDERWOOD, A.J. (1978). A refutation of critical tidal levels as determinants of the structure of intertidal communities on British shore.- *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 33: 261-276.
- UNDERWOOD, A.J. (1981). Structure of a rocky intertidal community in New South Wales: patterns of vertical distribution and seasonal changes.- *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 51: 57-85.
- UNDERWOOD, A.J. (1998). Grazing and disturbance: an experimental analysis of patchiness in recovery from a severe storm by intertidal alga *Hormosira banksii* on rocky shores in New South Wales.- *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 231: 291-306.
- UNDERWOOD, A.J. & M.G. CHAPMAN (1998). Variation in algal assemblages on wave-exposed rocky shores in New South Wales.- *Mar. Freshwater Res.* 49: 241-254.

