

Análisis espacial de las comunidades tropicales intermareales asociadas a los litorales rocosos de Venezuela

Spatial analysis of intertidal tropical assemblages associated with rocky shores in Venezuela

JJ Cruz-Motta

Departamento de Estudios Ambientales, Universidad Simón Bolívar, Apartado postal 89000, Sartenejas, Caracas 1080, Venezuela. E-mail: juancruz@usb.ve

Resumen

Se presenta una descripción cuantitativa de las comunidades intermareales asociadas a los litorales rocosos de Venezuela, la cual consideró las siguientes escalas espaciales jerárquicamente organizadas: regiones (separadas por cientos de kilómetros), localidades dentro de cada región (separadas por decenas de kilómetros), sitios dentro de las localidades (separadas por cientos de metros) y réplicas (separadas por metros). Se encontró que las comunidades de algas variaron significativamente a todas las escalas espaciales consideradas, mientras que los animales variaron significativamente sólo a las escalas espaciales de sitios y localidades pero no a la escala de regiones. Para las dos matrices de datos (algas y animales), los componentes de variación mayores estuvieron asociados a las escalas de localidades y réplicas, y los menores con la escala de regiones. Los resultados de este estudio tienen relevancia para el entendimiento de las comunidades asociadas a litorales rocosos tropicales ya que se mostró que, como ocurre en zonas templadas, la mayor fuente de variabilidad se encuentra a escalas espaciales pequeñas (metros y cientos de metros) y que las comparaciones a escalas espaciales más grandes pueden estar confundidas o solapadas por esta variabilidad. Asimismo, permiten la propuesta de modelos conceptuales sobre procesos ecológicos que pueden ser relevantes para estos sistemas.

Palabras clave: variabilidad espacial, diseños anidados, comunidades intermareales, plataformas rocosas.

Abstract

A quantitative description is made of the intertidal assemblages associated with rocky shores on the coast of Venezuela, considering different hierarchically-structured spatial scales: regions (separated by hundreds of kilometers), locations within regions (separated by tens of kilometers), sites within locations (separated by tens to hundreds of meters) and replicate quadrates (separated by meters). Assemblages of algae varied significantly at all the spatial scales, whereas assemblages of animals varied significantly only at the spatial scales of sites and locations but not at the scale of regions. For the two data matrices (algae and animals), the largest components of variation were found among locations and among replicates, and the smallest were associated with the spatial scale of regions. Findings in this study have relevance for an improved understanding of tropical rocky assemblages because it was shown that, as occurs in other temperate zones, variability at small spatial scales (meters and hundreds of meters) is very important and, consequently, comparisons among places located at larger distances might be confounded by this variability. Moreover, they allow the proposal of conceptual models about ecological processes that might be relevant for these systems.

Key words: spatial variability, nested designs, intertidal assemblages, rocky platforms.

Introducción

Las comunidades bénticas marinas asociadas a los litorales rocosos intermareales son muy importantes desde un punto de vista ecológico y científico. Desde la perspectiva ecológica se ha demostrado que a pesar de su representación relativamente pequeña (i.e., ocupan un área pequeña en comparación con otros ecosistemas costeros), son indispensables para el funcionamiento ecológico de las zonas costeras (Lubchenco *et al.* 1991). Científicamente, los investigadores que trabajan en este tipo de ecosistema han contribuido con un porcentaje elevado de avances conceptuales que han provocado una serie de cambios de paradigmas en el campo de la ecología marina y la ecología en general (Simberloff 1980, Menge y Branch 2001, Robles y Desharnais 2002).

Introduction

Marine benthic assemblages associated with intertidal rocky shores are very important from an ecological and a scientific point of view. From an ecological perspective, it has been shown that despite their small relative representation (i.e., they occupy a small area in relation to other coastal ecosystems), they are vital for the ecological functioning of coastal zones (Lubchenco *et al.* 1991). Scientifically, researchers working in this type of ecosystem have been responsible for an elevated percentage of conceptual advances that have triggered a series of changes of paradigms in the field of marine ecology and, more generally, in ecology (Simberloff 1980, Menge and Branch 2001, Robles and Desharnais 2002).

A partir de los experimentos pioneros de manipulación de Connell (1961) sobre competencia, la ecología marina ha mostrado un incremento significativo en la experimentación tanto manipulativa como intrusiva (Underwood 1996). La mayor parte de ella se realiza en comunidades asociadas a litorales rocosos (Underwood 2000), principalmente debido a que estos sistemas: (1) abarcan un gradiente marino-terrestre en distancias relativamente cortas; (2) contienen organismos muy diversos, abundantes, macroscópicos y sésiles o de movilización lenta que pertenecen a varios grupos funcionales (Menge y Branch 2001); y (3) son habitados por organismos que interactúan en escalas espaciales pequeñas (Underwood y Chapman 1996). Estos enfoques experimentales han incluido una serie de estudios sobre procesos ecológicos como la competencia (e.g., Underwood 1984, Menge y Sutherland 1987, Lubchenco *et al.* 1991, Drabsch *et al.* 2001, Sink *et al.* 2005), la depredación (e.g., Paine 1966, Menge y Sutherland 1987, Coleman *et al.* 2006), la perturbación y sucesión (e.g., Sousa 1979, 1984; Farrell 1991; Benedetti-Cecchi y Cinelli 1996; Thrush *et al.* 1997; Cervin *et al.* 2005), el reclutamiento larvario (e.g., Underwood y Denley 1984, Menge 1991, Underwood y Chapman 2006) y los efectos indirectos (e.g., Jenkinson 1972, Wootton 2002).

Los estudios descriptivos son precursores necesarios de los experimentos bien diseñados que pretenden probar hipótesis sobre los procesos que ocurren en comunidades naturales (Underwood *et al.* 2000), ya que describen el punto de partida para proponer nuevos modelos e hipótesis (Andrew y Mapstone 1987). Esto es particularmente cierto para lugares donde no se conocen bien las comunidades naturales, tales como las comunidades bénticas asociadas a litorales rocosos en el sur del Caribe. A pesar de su importancia, los ambientes rocosos intermareales en estas regiones del mundo no han sido muy estudiados. Por ejemplo, se desconocen los procesos que determinan y/o modifican la estructura y la composición de las comunidades asociadas a estos sistemas. De los pocos trabajos descriptivos que se han publicado (en revistas arbitradas disponibles) sobre la región (e.g., Núñez *et al.* 1999, Vera y Foldats 2002, Good 2004), ninguno ha considerado las diversas escalas espaciales y temporales a las cuales pueden variar estas comunidades.

La estructura y la composición de estas comunidades depende de una amplia serie de factores que operan a diversas escalas espaciales y temporales. En este sentido las corrientes oceanográficas (e.g., Blanchette *et al.* 2006, Nakaoka *et al.* 2006) y las variaciones climáticas globales (e.g., Boettger *et al.* 2002) influyen sobre las comunidades asociadas a los litorales rocosos intermareales a grandes escalas espaciales (cientos de kilómetros), mientras que las interacciones de especies como la depredación, la competencia y el mutualismo (e.g., Underwood y Versteegen 1988, Benedetti-Cecchi y Cinelli 1996, Kawai y Tokeshi 2006), y la microtopografía (e.g., Wahl 2001, Bates y Hicks 2005), operan a escalas espaciales de centímetros. Procesos tales como la disponibilidad larvaria operan a escalas

After the pioneering manipulative experiments of Connell (1961) on competition, marine ecology has witnessed an important increase in the amount of experimental work (either manipulative or intrusive) that is being done (Underwood 1996). Most of this work has been conducted on assemblages associated with intertidal rocky shores (Underwood 2000) mainly because these systems: (1) encompass a terrestrial-marine gradient over relatively small distances; (2) have very diverse, abundant, macroscopic and slow-moving or sessile organisms belonging to a number of functional groups (Menge and Branch 2001); and (3) are populated by organisms that interact at small spatial scales (Underwood and Chapman 1996). These experimental approaches have included a series of studies on ecological processes such as competition (e.g., Underwood 1984, Menge and Sutherland 1987, Lubchenco *et al.* 1991, Drabsch *et al.* 2001, Sink *et al.* 2005), predation (e.g., Paine 1966, Menge and Sutherland 1987, Coleman *et al.* 2006), disturbance and succession (e.g., Sousa 1979, 1984; Farrell 1991; Benedetti-Cecchi and Cinelli 1996; Thrush *et al.* 1997; Cervin *et al.* 2005), larval recruitment (e.g., Underwood and Denley 1984, Menge 1991, Underwood and Chapman 2006), and indirect effects (e.g., Jenkinson 1972, Wootton 2002).

Descriptive studies are necessary precursors to sensible and well-designed experiments aiming to test hypotheses about processes operating in natural communities (Underwood *et al.* 2000), because they provide the starting point from which new models and hypotheses can be proposed (Andrew and Mapstone 1987). This is especially true for places where natural assemblages are not very well known, such as the benthic assemblages associated with rocky shores in the southern Caribbean. Despite their importance, intertidal rocky shores in these regions of the world have not been extensively studied. For example, knowledge is lacking of the processes that determine and/or modify the structure and composition of assemblages associated with these systems. Of the few descriptive studies published (in accessible peer-reviewed journals) of the region (e.g., Núñez *et al.* 1999, Vera and Foldats 2002, Good 2004), none has considered the various spatial and temporal scales at which these assemblages might vary.

The structure and composition of these assemblages depends on a wide array of factors that operate at diverse spatial and temporal scales. In this sense, oceanographic currents (e.g., Blanchette *et al.* 2006, Nakaoka *et al.* 2006) and global climate variations (e.g., Boettger *et al.* 2002) affect assemblages associated with rocky intertidal shores at the largest spatial scales (hundreds of kilometers), whereas species interactions such as predation, competition and mutualism (e.g., Underwood and Versteegen 1988, Benedetti-Cecchi and Cinelli 1996, Kawai and Tokeshi 2006) and microtopography (e.g., Wahl 2001, Bates and Hicks 2005) operate at the scale of centimeters. Processes such as larval availability and recruitment operate at intermediate (hundreds of meters to tens of kilometers) spatial scales (Underwood and Denley 1984, Underwood 1989).

intermedias (cientos de metros a decenas de kilómetros; Underwood y Denley 1984, Underwood 1989).

El entendimiento de las escalas espaciales a las cuales varían las comunidades asociadas a los ambientes rocosos intermareales proporcionará la información indispensable para iniciar el estudio de la importancia relativa de los diferentes factores que pueden afectar estas comunidades y la forma en que interactúan (Underwood *et al.* 2000). La forma más económica de lograr esto es mediante diseños de muestreos jerárquicos en los cuales diferentes conjuntos de unidades de observación realizadas a una cierta escala espacial son anidados dentro de un nivel de observación superior que cubre una escala espacial más amplia (Morrisey *et al.* 1992; Underwood y Chapman 1996, 1998a, 1998b, 1998c; Nakaoka *et al.* 2006).

En este trabajo se presenta una descripción de las comunidades asociadas a los litorales rocosos de la costa venezolana, la cual considera diferentes escalas espaciales jerárquicamente organizadas: regiones (separadas por cientos de kilómetros), localidades dentro de cada región (separadas por decenas de kilómetros), sitios dentro de las localidades (separados por decenas a cientos de metros) y réplicas de cuadrantes dentro de los sitios (separadas por metros). Este diseño de muestreo permitió probar hipótesis sobre los patrones espaciales de la abundancia de los organismos asociados a las costas rocosas, así como compilar nuevas observaciones que fueron la base para proponer modelos conceptuales de los procesos que pueden estar determinando y afectando las comunidades relacionadas con estos sistemas.

Material y métodos

Área de estudio

La costa continental de Venezuela se extiende por unos 3900 km y los ecosistemas marinos más conspicuos son las playas arenosas, los litorales rocosos, los mantos de pasto marino, los arrecifes coralinos, los manglares y las lagunas costeras. El conocimiento de estos sistemas a lo largo de la costa venezolana no es uniforme y la mayoría de los estudios sobre los sistemas marinos se han enfocado en el lado oriental de la costa (e.g., Farina *et al.* 2005, Marcano *et al.* 2005, Narciso *et al.* 2005, Arrieche y Prieto 2006, Méndez *et al.* 2006). Por esta razón, este estudio se realizó en el lado centro-occidental de la costa, para el cual se requiere mayor información. En este lado de la costa, la temperatura superficial del mar varía entre 20°C y 29°C a lo largo del año (Miloslavich *et al.* 2003). Los intervalos mareales son muy estrechos (30 cm máximo) y, por tanto, la zonificación característica de las comunidades del intermareal rocoso se presenta a lo largo de distancias horizontales muy cortas (de 2 a 6 m, según la pendiente). Se han descrito tres zonas verticales para los litorales rocosos de Venezuela (Miloslavich *et al.* 2003): (1) el supralitoral, siempre expuesto y bajo la influencia del rocío, que se caracteriza por la presencia de *Littorina* spp. y *Nerita* spp.; (2) el litoral medio, la zona de cambio mareal

Understanding the spatial scales at which assemblages associated with intertidal rocky shores vary will provide vital information to initiate the study of the relative importance of different factors that might affect these assemblages and the way they might interact (Underwood *et al.* 2000). The most cost-effective way of achieving this is through hierarchical sampling designs in which different sets of observation units made at a given spatial scale are nested within a higher level of observation covering a wider spatial scale (Morrisey *et al.* 1992; Underwood and Chapman 1996, 1998a, 1998b, 1998c; Nakaoka *et al.* 2006).

In this study, a description is made of the assemblages associated with rocky shores on the Venezuelan coast that considers different hierarchically-structured spatial scales: regions (separated by hundreds of kilometers), locations within regions (separated by tens of kilometers), sites within locations (separated by tens to hundreds of meters) and replicated quadrates within sites (separated by meters). This sampling design allowed testing hypotheses about spatial patterns of abundance of organisms associated with rocky shores and the compilation of new observations that were the basis for the proposal of conceptual models about processes that might be determining and influencing assemblages associated with these systems.

Material and methods

Study area

The continental coastline of Venezuela extends for about 3900 km and the most conspicuous marine ecosystems are sandy beaches, rocky shores, seagrass beds, coral reefs, mangroves and coastal lagoons. Knowledge of these systems along the Venezuelan coast is not uniform and most of the studies on marine systems have concentrated on the eastern side of the coast (e.g., Farina *et al.* 2005, Marcano *et al.* 2005, Narciso *et al.* 2005, Arrieche and Prieto 2006, Méndez *et al.* 2006). Thus, this survey focused on the central-western side of the coast, for which information is most needed. On this side of the coast, the sea surface temperature varies between 20°C and 29°C throughout the year (Miloslavich *et al.* 2003). Tidal ranges are very narrow (30 cm maximum) and, consequently, the characteristic zonation of rocky intertidal assemblages occurs over very short horizontal distances (2–6 m, depending on the slope). Three distinct vertical zones have been described for Venezuelan rocky shores (Miloslavich *et al.* 2003): (1) supralittoral, always exposed and under the influence of spray, characterized by the presence of *Littorina* spp. and *Nerita* spp.; (2) midlittoral, the zone of tidal change exposed and covered twice a day, characterized by the presence of a diverse assemblage of algae and associated fauna (e.g., *Siphonaria* spp. and *Fisurella* spp.); and (3) sublittoral, permanently under water, characterized by small aggregations of corals and milleporids. These zones are easily identifiable and can be conspicuous on flat to gently sloping platforms. Sampling locations in this

expuesta y cubierta dos veces al día, caracterizado por la presencia de diversas comunidades de algas y fauna asociada (e.g., *Siphonaria* spp. y *Fisurella* spp.); y (3) el sublitoral, permanentemente cubierto por agua, que se caracteriza por agregaciones pequeñas de corales y Milleporidae. Estas zonas son claramente identificables y pueden ser conspicuas en plataformas planas o con una pendiente suave. Las localidades de muestreo de este estudio fueron seleccionadas aleatoriamente de litorales rocosos sin pendiente apreciable.

Diseño de muestreo y recolección de datos

La costa venezolana ha sido dividida en 13 ecoregiones con base en las características ecológicas, y esta división es utilizada para propósitos de manejo (Miloslavich *et al.* 2003). Se seleccionaron tres localidades con litorales rocosos intermareales dentro de cada una de las tres ecoregiones seleccionadas al azar (fig. 1). La selección aleatoria de las localidades se realizó de entre varias localidades que comparten características similares en cuanto a: (1) exposición al oleaje (todas están expuestas), (2) tamaño (ancho y largo similar), (3) distancia de la influencia de ríos o arroyos (todas alejadas de ellos) y (4) orientación (todas paralelas a la costa). A pesar de estas consideraciones, algunas de las localidades seleccionadas presentaron características propias, como la composición de las rocas (tabla 1). Este aspecto es difícil de controlar ya que la composición de las rocas depende de las formaciones geológicas que se encuentran en cada una de las regiones consideradas en este estudio. En cada localidad se seleccionaron dos sitios al azar, separados de 50 a 100 m según la longitud del litoral. Cada sitio se muestreó mediante seis cuadrantes aleatorios (50 × 50 cm) entre abril y junio de 2006. Puesto que los litorales rocosos seleccionados no tenían pendiente, los cuadrantes fueron acomodados fácilmente dentro de la zona del litoral medio. El muestreo no fue destructivo y los datos se obtuvieron directamente en el campo. Se muestreó el porcentaje de cobertura de roca, animales coloniales y algas desde 100 puntos espaciados uniformemente en cada cuadrante. Además, se contaron todos los animales que pudieron ser individualmente identificados en cada cuadrante. Los animales y las algas fueron identificados a nivel de especie, excepto las plantas pertenecientes al género *Sargassum* que no pudieron ser separadas *in situ*.

Análisis de datos

Se obtuvieron dos matrices de datos: (1) el porcentaje de cobertura de algas y animales coloniales, de aquí en adelante llamada matriz de datos de algas; y (2) la densidad de animales no coloniales (ya sea sésiles o móviles), en lo sucesivo llamada matriz de datos de animales. Se construyeron matrices de disimilitud de Bray-Curtis a partir de las matrices originales de datos biológicos. En base a éstas, se realizaron ordenaciones multivariadas (nMDS) para ilustrar los patrones en la distribución espacial de las muestras en cuanto a la estructura

study were randomly selected from the rocky littoral that had no appreciable slope.

Sampling design and data collection

The Venezuelan coastline has been divided into 13 ecoregions based on its ecological characteristics and this division is being used for managerial purposes (Miloslavich *et al.* 2003). Three locations with rocky intertidal shores were selected within each one of three randomly-selected ecoregions (fig. 1). Random selection of locations was done from a pool of locations that shared similar characteristics in terms of: (1) wave exposure (all were exposed), (2) size (similar width and length), (3) distance from the influence of rivers or creeks (all were located away from them), and (4) orientation (all were located parallel to the coast). Despite these considerations, some of the selected locations had characteristics, such as rock composition, that were particular to them (table 1). This feature was difficult to control because rock composition depends on the geological formations found in each one of the regions considered in this study. Two sites were randomly selected in each location, separated by 50 to 100 m depending on the length of the shore. Each site was sampled using six random quadrates (50 × 50 cm) between April and June 2006. Given that the selected rocky shores had no slope, quadrates were easily accommodated within the midlittoral zone. Sampling was not destructive and data were directly obtained in the field. Percentage cover of bare rock, colonial

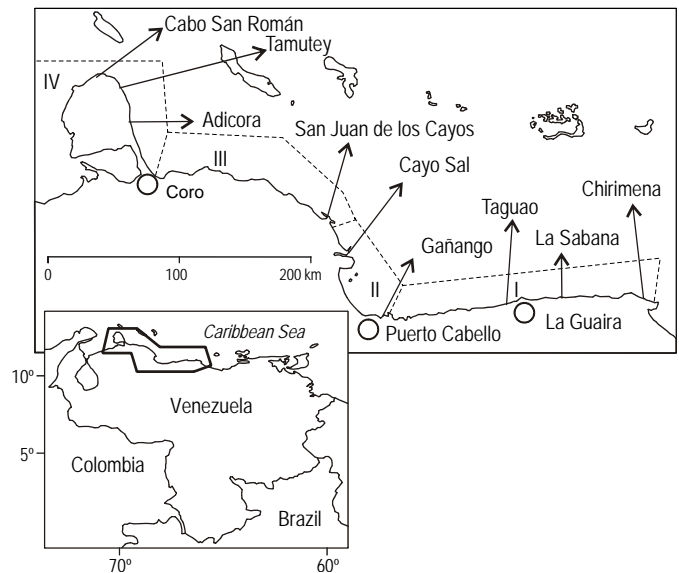


Figura 1. Mapa de las localidades de estudio en la costa centro-occidental de Venezuela. Se muestran las ciudades principales, así como cuatro de las trece ecoregiones definidas por Miloslavich *et al.* (2003): I = Costa Central, II = Golfo Triste, III = Tocuyo y IV = Paraguaná.
Figure 1. Map of study locations along the central-western coast of Venezuela. Four of the thirteen ecoregions (as defined by Miloslavich *et al.* 2003) are shown: I = Central Coast, II = Triste Gulf, III = Tocuyo and IV = Paraguaná. Main coastal cities are shown.

Tabla 1. Descripción de los nueve litorales intermareales muestreados en este estudio. Tipos: A = roca de playa reciente de color grisáceo con levantamiento tectónico continuo, B = roca de playa subcreciente de color amarillo pardusco en posición intermareal, y C = origen biogénico (coral). Tipos y composición según Reuber y Ellenberg (1979).

Table 1. Description of the nine intertidal shores sampled in this study. Types: A = recent beachrock of grayish color with continuous tectonic uplift, B = subcrescent beachrock of brownish yellow color in intertidal position, and C = biogenic origin (coral). Types and composition based on Reuber and Ellenberg (1979).

Region	Shore	Location	Type	Composition
Central Coast	Chirimena	10°36.472' N 66°09.726' W	A	Sand and gravel bearing biorudomicrite, Foraminifera
	La Sabana	10°37.444' N 66°23.790' W	A	Sand and gravel bearing biorudomicrite, Foraminifera
	Taguao	10°34.761' N 67°06.203' W	A	Sand and gravel bearing biorudomicrite, Foraminifera
Triste Gulf	Gañango	10°27.864' N 67°57.157' W	B	Biorudosparite, coralline algae
	Cayo Sal	10°58.234' N 68°22.147' W	C	Coral
	San Juan de los Cayos	11°11.341' N 68°24.539' W	B	Biorudomicrite, <i>Halimeda</i>
Paraguaná	Adícora	11°56.557' N 69°48.106' W	C	Coral
	Tamutey	12°10.966' N 69°55.910' W	B	Bioclast bearing conglomerate
	Cabo San Román	12°10.096' N 69°55.814' W	B	Bioclast bearing conglomerate

de las comunidades bénticas. Se utilizó un análisis de varianza multivariado, con base en permutaciones (PERMANOVA) de tres factores, para someter a prueba la hipótesis nula de que no existen diferencias en las comunidades entre los sitios, las localidades o las regiones (Anderson 2001, McArdle y Anderson 2001). Se construyeron las hipótesis nulas mediante la permutación de residuales bajo el modelo reducido (Anderson 2001). Al encontrar diferencias significativas se identificaron los taxa que más contribuyeron a estas diferencias mediante la técnica de análisis SIMPER (PRIMER; Clarke 1993, Clarke y Warwick 2001). Se aplicó un análisis de varianza anidado de tres factores para someter a prueba la hipótesis nula de que no existen diferencias entre sitios, localidades o regiones de los taxones individuales seleccionados con SIMPER. Las matrices de los datos de densidad y el porcentaje de cobertura siempre fueron analizados independientemente usando datos no transformados.

Resultados

Se encontraron 68 taxa en los 108 cuadrantes cuantificados en este estudio. Algunos de ellos (12) sólo se observaron una vez en una muestra y no fueron considerados para los análisis estadísticos, y sólo de 2 a 6 taxones comprendieron 80% del

animals and algae was sampled from 100 evenly spaced points in each quadrat. In addition, all animals that could be identified as individuals were counted in each quadrat. Animals and algae were identified to species, except those belonging to the genus *Sargassum* that could not be separated in the field.

Data analyses

Two biological data matrices were obtained: (1) percentage cover of algae and colonial animals, hereafter called the alga data matrix; and (2) density of noncolonial animals (either sessile or mobile), hereafter called the animal data matrix. Bray-Curtis dissimilarity matrices were constructed from the original biological data matrices. Nonmetric multidimensional scalings (nMDS) were done on the dissimilarity matrices to illustrate patterns in the spatial distribution of the samples in terms of the structure of the benthic assemblages. Three-factor permutational multivariate analyses of variance (PERMANOVA) tested the null hypotheses of no differences in assemblages among sites, locations or regions (Anderson 2001, McArdle and Anderson 2001). Null hypotheses were constructed using permutation of residuals under the reduced model (Anderson 2001). When significant differences were found, taxa making the greatest contribution to these

Tabla 2. Información de las comunidades en las nueve localidades estudiadas en tres regiones. E.R. = complejo de varias rodofitas calcáreas incrustantes.
Table 2. Summary information of the assemblages in the nine locations sampled in three regions. E.R. = complex of several calcareous encrusting Rhodophyta.
 L. obtusa = Laurencia obtusa (Lamouroux 1813), C. sinuosa = Colpomenia sinuosa (Derbes & Solier 1851), P. gymnospora = Padina gymnospora (Sonder 1871), C. racemosa = Caulerpa racemosa (Agardh 1873), E. lucunter = Echinometra lucunter (Linnaeus 1758), E. viridis = Echinometra viridis (Agassiz 1841), P. varians = Petaloconchus varians (d'Orbigny 1841), F. nimbose = Fissurella nimbose (Linné 1758), F. barbadensis = Fissurella barbadensis (Gmelin 1791), P. patula = Purpura patula (Linné 1758), A. granulata = Acanthopleura granulata (Gmelin 1791).

	Central Coast				Triste Gulf			Paraguaná		
	Chirimena	La Sabana	Taguao	Gañango	Cayo Sal	S. J. Cayos	Adicora	Tamutey	Cabo S. Román	
Total number of taxa per location	29	27	18	23	17	19	18	24	30	
Live percentage cover (%)	99	98	95	100	100	100	99	90	98	
Total number of individuals	256	55	19	162	43	47	98	40	65	
Most abundant taxa of algae (comprising 75% of total cover)	Sargassum spp. E.R. Dicyota sp. L. obtusa	Sargassum spp. L. obtusa Laurencia sp. Jania sp. C. sinuosa E.R.	Centroceras sp. L. obtusa P. gymnospora Laurencia sp.	Sargassum spp. L. obtusa E.R. C. racemosa	Sargassum spp. P. gymnospora	Sargassum spp. E.R. L. obtusa	L. obtusa Sargassum spp. E.R. Gelidella sp.	L. obtusa E.R. Gelidella sp.	L. obtusa Sargassum spp. E.R.	Gelidella sp. Sargassum sp.
Most abundant taxa of animals (comprising 75% of total abundance)	E. lucunter Mitrella sp. P. varians	E. lucunter Mitrella sp. F. nimbose	F. barbadensis F. nimbose	E. lucunter Mitrella sp.	E. viridis E. lucunter P. patula	A. granulata E. viridis	E. lucunter E. viridis	E. lucunter E. viridis	E. lucunter Mitrella sp.	

número total de animales no coloniales o el porcentaje de cobertura total (tabla 2). El sustrato disponible se encontró claramente dominado por algas foliosas (90–100% de cobertura) pertenecientes a las divisiones Phaeophyta (*Sargassum* spp. y *Padina gymnospora*) y Rhodophyta (*Laurencia obtusa* y *Laurencia* sp.) (tabla 2). La fauna se compuso principalmente de equinoideos herbívoros (*Echinometra lucunter* y *E. viridis*) y gasterópodos herbívoros (*Fissurella nimbosa*, *F. barbadensis* y *Mitrella* sp.), mientras que los moluscos carnívoros (*Purpura patula* y *Thais coronata*) fueron muy escasos (0–2 individuos por 5 m² según la localidad).

Las comunidades de algas variaron de forma significativa a todas las escalas espaciales consideradas en este estudio, mientras que las comunidades de animales variaron significativamente a las escalas espaciales de sitios y localidades pero no regiones (tabla 3). Los componentes de variación fueron mayores entre localidades y réplicas, y la menor variación se asoció con la escala espacial de regiones (tabla 3). Las muestras de cada región se separaron claramente en las ordenaciones multivariadas cuando se analizó la matriz de algas (fig. 2a), pero no se observaron patrones claros entre las regiones cuando se utilizó la matriz de datos de animales (fig. 2b). Esta falta de asociación entre las dos matrices de datos también fue corroborada por los análisis RELATE (Clarke y Warwick 2001), los cuales mostraron que no hubo una correlación significativa entre las dos matrices de datos ($\rho = 0.003$; $P = 0.31$).

Las diferencias entre las localidades dentro de cada una de las regiones fueron claras para las regiones de la Costa Central y el Golfo Triste, pero no para la región de Paraguaná (fig. 3). Se observó este patrón de distribución espacial para las dos matrices de datos (i.e., algas y animales). Puede observarse que en las regiones de la Costa Central y el Golfo Triste, las muestras de las localidades se distribuyen de forma gradual a lo largo de la costa. En este sentido, en ambas matrices de datos

differences were detected using SIMPER analyses (PRIMER; Clarke 1993, Clarke and Warwick 2001). Three-factor nested analyses of variance (ANOVA) tested the null hypotheses of no differences among sites, locations or regions on individual taxa selected with SIMPER. Percentage cover and density data matrices were always analyzed independently using nontransformed data.

Results

In the 108 quadrates quantified in this study, there were 68 taxa. Some of them (12) were singletons (i.e., found only once in one sample and were not considered for statistical analyses), and only 2–6 taxa comprised 80% of the total number of non-colonial animals or the total percent cover (table 2). The available substratum was conspicuously dominated by foliose algae (90–100% coverage) belonging to the Phaeophyta (*Sargassum* spp. and *Padina gymnospora*) and Rhodophyta (*Laurencia obtusa* and *Laurencia* sp.) divisions (table 2). The fauna was composed mainly of herbivorous echinoids (*Echinometra lucunter* and *E. viridis*) and herbivorous gastropods (*Fissurella nimbosa*, *F. barbadensis* and *Mitrella* sp.), while carnivorous mollusks (*Purpura patula* and *Thais coronata*) were very scarce (0–2 individuals per 5 m² depending on the location).

Assemblages of algae varied significantly at all the spatial scales considered in this study, whereas assemblages of animals varied significantly at the spatial scales of sites and locations but not regions (table 3). The largest components of variation were found among locations and among replicates and the smallest amount of variation was associated with the spatial scale of regions (table 3). The samples from each region were clearly separated by the nMDS when the alga data matrix was analyzed (fig. 2a), whereas no clear patterns among

Tabla 3. PERMANOVA en base a las disimilitudes de Bray-Curtis (sin transformación) de los datos multivariados, (a) algas (45 taxa) y (b) animales no coloniales (23 taxa), en dos sitios (aleatorio), dentro de cada una de tres localidades (aleatorio), dentro de cada una de tres regiones (aleatorio). Cada prueba se realizó con 4999 permutaciones. También se muestra el componente de variación (CV) atribuible a cada fuente.

Table 3. PERMANOVA based on the Bray-Curtis dissimilarities (no transformation) of the multivariate data, (a) algae (45 taxa) and (b) noncolonial animals (23 taxa), at two sites (random), within each one of three locations (random), within each one of three regions (random). Each test was done using 4999 permutations. The component of variation (CV) attributable to each source of variation is also shown.

	Source of variation	df	MS	F	P	CV (%)
(a)	Region	2	23854.55	1.90	0.020	13,42
	Location (Re)	6	12535.22	6.37	<0.001	36,97
	Sites (Re × Lo)	9	1967.09	3.01	<0.001	14,62
	Residual	90	652.42			34,97
	Total	107				
(b)	Region	2	12893.15	0.72	0.741	14,61
	Location (Re)	6	17769.70	2.41	0.003	31,23
	Sites (Re × Lo)	9	7351.92	3.16	<0.001	21,02
	Residual	90	2325.27			33,14
	Total	107				

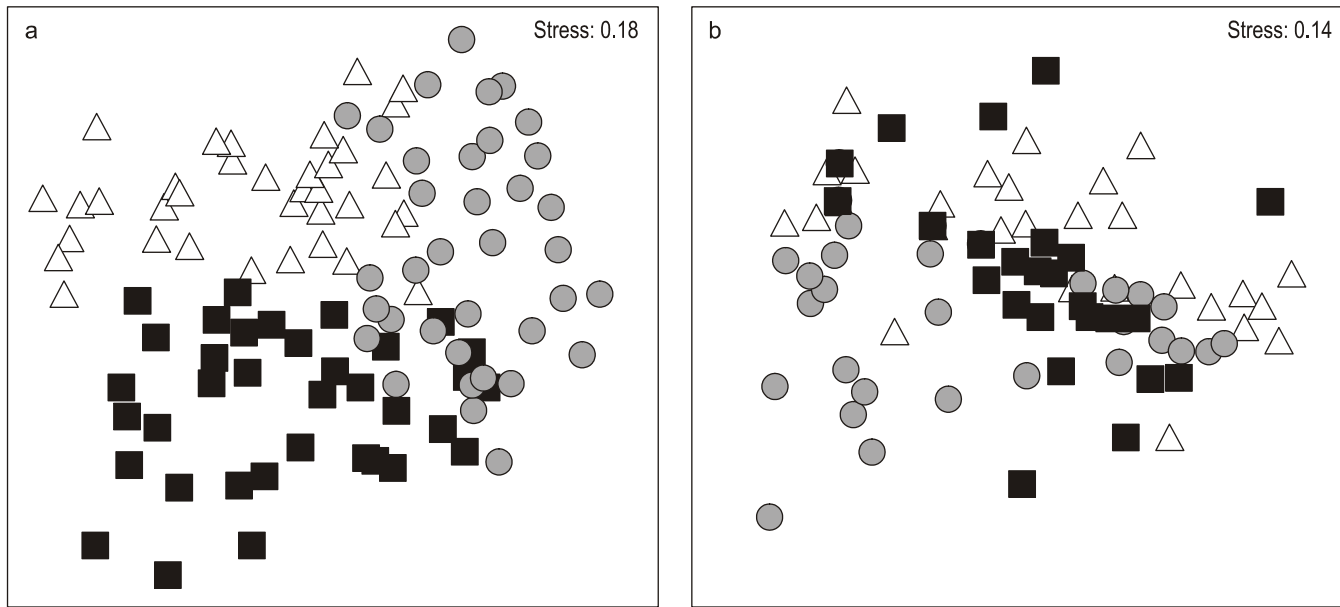


Figura 2. Ordenaciones multivariadas (nMDS) de las muestras de las regiones de la Costa Central (Δ), el Golfo Triste (\bullet) y Paraguaná (\blacksquare), usando la matriz de datos de algas (a) y la matriz de datos de animales no coloniales (b).

Figure 2. Nonmetric dimensional scaling (nMDS) ordinations of samples from the Central Coast (Δ), Triste Gulf (\bullet) and Paraguaná (\blacksquare) regions, using the alga data matrix (a) and the noncolonial animal data matrix (b).

las muestras de Taguao, la localidad más al oeste de la Costa Central (fig. 1), se encuentran del lado izquierdo del nMDS, mientras que las de Chirimena, la localidad más oriental de la Costa Central (fig. 1), se sitúan del lado derecho (fig. 3a). De forma similar, para ambas matrices de datos las muestras de Gañango, la localidad más oriental del Golfo Triste (fig. 1), se encuentran a la izquierda del nMDS, mientras que las de San Juan de los Cayos, la localidad más occidental del Golfo Triste (fig. 1), se observan a la derecha (fig. 3b). En la región de Paraguaná, los patrones no fueron tan claros como los descritos anteriormente. Se puede observar, sin embargo, que las muestras de Adícora, la localidad más al sur y cercana al centro urbano de la región (fig. 1), se separaron de las de las otras dos localidades, Tamutey y Cabo San Román, las cuales no fue posible separar entre sí (fig. 3c).

Los análisis SIMPER mostraron que 90% de las diferencias a todas las escalas espaciales se asociaron con variaciones de los taxa más abundantes (tabla 2). En general, los taxa de algas más conspicuos fueron *Sargassum* spp. y *Laurencia obtusa*, y las especies de animales más abundantes fueron los erizos de mar *Echinometra lucunter* y *E. viridis* y el gasterópodo *Mitrella* sp. (tabla 2). Todos estos taxa (algas y animales) fueron encontrados en las tres regiones pero con patrones de distribución espacial muy distintos entre las localidades dentro de cada una de las regiones y entre los sitios en cada localidad (tabla 4, fig. 4). Puede observarse que la mayoría de los taxa de algas mostraron una variación significativa a las escalas espaciales de localidades y sitios, mientras que los taxones de animales, al contrario que los resultados del PERMANOVA y la interpretación de las gráficas del nMDS (tabla 3, fig. 3), lo

regions were observed when the noncolonial animal data matrix was used (fig. 2b). This lack of association between the two data matrices was further corroborated by means of RELATE analyses (Clarke and Warwick 2001), which showed that there was no significant correlation between the two data matrices ($\rho = 0.003$; $P = 0.31$).

Differences among locations within each one of the regions were clear for the Central Coast and Triste Gulf regions, but not for the Paraguaná region (fig. 3). This pattern of spatial distribution was observed for the two data matrices (i.e., algae and animals). It can be noted that in the Central Coast and Triste Gulf regions, the samples from locations are distributed in a gradual manner along the coast. In this sense, in both data matrices, the samples from Taguao, westernmost location of the Central Coast (fig. 1), are located on the left of the nMDS, whereas those from Chirimena, easternmost location of the Central Coast (fig. 1), are located on the right (fig. 3a). Similarly, in both data matrices, the samples from Gañango, easternmost location of the Triste Gulf region (fig. 1), are located on the left of the nMDS, whereas those from San Juan de los Cayos, westernmost location of Triste Gulf (fig. 1), are located on the right (fig. 3b). In the Paraguaná region, the patterns were not as clear as the ones described above. It can be noted, however, that the samples from Adicora, southernmost location and closest to the urban center of the region (fig. 1), separated from those from the other two locations, Tamutey and Cabo San Román, which could not be separated from each other (fig. 3c).

The SIMPER analyses showed that 90% of the differences at all the spatial scales were associated with variations in the

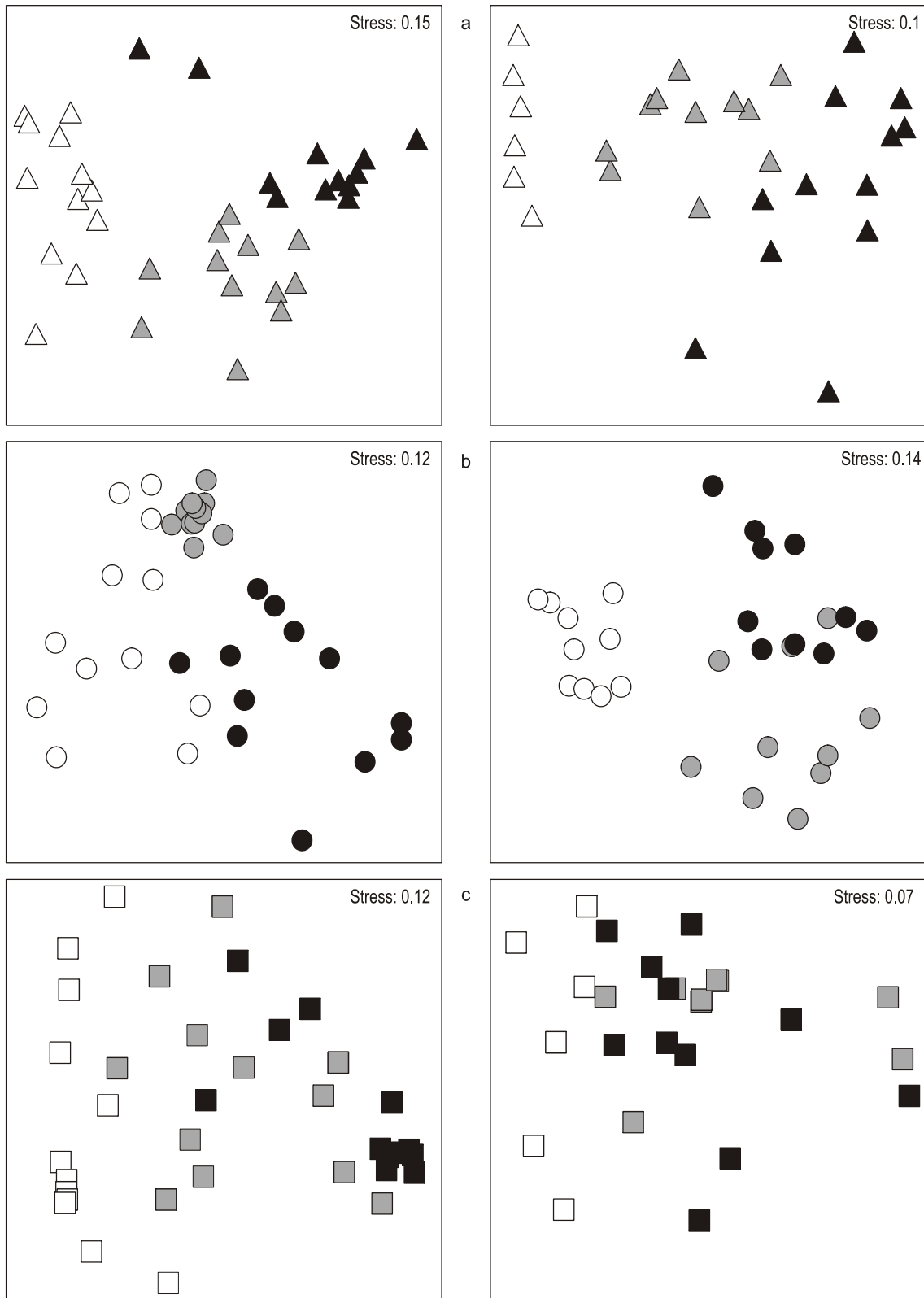


Figura 3. Ordenaciones multivariadas (nMDS) de las muestras de las regiones de la Costa Central (a), el Golfo Triste (b) y Paraguaná (c), usando la matriz de datos de algas y la matriz de datos de animales no coloniales. Los símbolos representan diferentes localidades: \triangle = Taguao, \blacktriangle = La Sabana, \blacktriangle = Chirimena, \circ = Gañango, \bullet = Cayo Sal, \bullet = San Juan de los Cayos, \square = Adícora, \blacksquare = Tamutey, y \blacksquare = Cabo San Román.

Figure 3. Nonmetric dimensional scaling (nMDS) ordinations of samples from the Central Coast (a), Triste Gulf (b) and Paraguaná (c) regions, using the alga data matrix and the noncolonial animal data matrix. Symbols represent different locations: \triangle = Taguao, \blacktriangle = La Sabana, \blacktriangle = Chirimena, \circ = Gañango, \bullet = Cayo Sal, \bullet = San Juan de los Cayos, \square = Adícora, \blacksquare = Tamutey, and \blacksquare = Cabo San Román.

hicieron sólo a la escala de sitios (tabla 4). Sólo tres taxones de algas mostraron diferencias significativas a la escala de regiones (tabla 4) y fueron responsables de la mayor parte de las disimilitudes (SIMPER, 92%) encontradas entre las comunidades a esta escala espacial. *Centroceras* sp. (Rhodophyta) se encontró casi exclusivamente en la región de la Costa Central, mientras que *Laurencia* sp. (Rhodophyta) se encontró casi exclusivamente en la región del Golfo Triste y *Gelidella* sp. (Rhodophyta) se observó sólo en la región de Paraguaná.

Cambios graduales en la composición de las comunidades en las distintas localidades de cada región (fig. 3a, b) también se evidenciaron en el porcentaje de cobertura de algunos taxa de algas en la Costa Central (fig. 4a). En esta región se presentó una disminución gradual en el porcentaje relativo de cobertura de *Sargassum* spp. desde Chirimena (localidad más oriental y distante de La Guaira, principal centro de población de la región) hasta Taguao (localidad más occidental y cercana a La Guaira; fig. 1). Esta reducción de *Sargassum* spp. fue compensada por un incremento en el porcentaje relativo de cobertura de las algas *Laurencia obtusa* y *Centroceras* sp. a lo largo del mismo gradiente, y por la presencia de las algas *Colpomenia sinuosa* y *Jania* sp. sólo en la parte media del gradiente (localidad La Sabana). En el Golfo Triste y Paraguaná, sin embargo, este cambio gradual no es tan evidente al descrito arriba y los cambios en la estructura de las comunidades en las distintas localidades de estas dos regiones fueron más discretos. A causa de la gran variabilidad registrada en las escalas espaciales de sitios y réplicas, no se observaron patrones claros en las escalas espaciales de localidades y regiones para los animales.

Discusión

En las plataformas rocosas a lo largo de la costa centro-occidental de Venezuela predominan las algas foliosas, a diferencia de lo mencionado en otros estudios que encontraron litorales rocosos tropicales dominados por formas de algas resistentes a herbívoros como algas formadoras de tapetes (e.g., Wallenstein y Neto 2006) e incrustantes (Menge *et al.* 1985, 1986; Lubchenco *et al.* 1991; Kaehler y Williams 1996, 1998). Se ha postulado que este patrón muestra que las comunidades asociadas a litorales rocosos tropicales están impulsadas principalmente por la herbivoría (Brosnan 1992) y/o el estrés físico (Kaehler y Williams 1998), pero no por la competencia como normalmente sucede en litorales rocosos templados.

No obstante, existen excepciones a este patrón, como los litorales rocosos de Brasil donde predominan las algas foliosas (al igual que en este estudio) y los celenterados sésiles coloniales (e.g., *Zoanthus* sp.). En este caso, la competencia preferencial entre organismos sésiles se considera un factor importante en la estructuración de estas comunidades (Moreira *et al.* 1993). Es posible que la costa centro-occidental de Venezuela esté dominada por algas foliosas debido a un efecto insignificante de los herbívoros sobre estas comunidades; sin

most abundant taxa (table 2). In general, the most conspicuous taxa of algae were *Sargassum* spp. and *Laurencia obtusa*, and the most abundant species of animals were the sea urchins *Echinometra lucunter* and *E. viridis* and the gastropod *Mitrella* sp. (table 2). All these taxa (algae and animals) were found in all three regions but with very distinct patterns of spatial distribution among locations within each one of the regions and between sites in each location (table 4, fig. 4). It can be noted that most of the taxa of algae showed significant variation at the spatial scales of locations and sites, whereas the animal taxa, contrary to the PERMANOVA results and nMDS plot interpretation (table 3, fig. 3), did so only at the scale of sites (table 4). Only three taxa of algae showed significant differences at the scale of regions (table 4) and were responsible for most of the dissimilarities (SIMPER, 92%) found among assemblages at this spatial scale. The filamentous Rhodophyta *Centroceras* sp. was found almost exclusively in the Central Coast region, whereas the bushy Rhodophyta *Laurencia* sp. was found almost exclusively in the Triste Gulf region, and the tough and wiry Rhodophyta *Gelidella* sp. was found only in the Paraguaná region.

Gradual changes in assemblage composition in the different locations of each one of the regions (fig. 3a, b) were also evident in the percentage cover of some taxa of algae along the Central Coast (fig. 4a). In this region, there was a gradual decrease in the relative percentage cover of *Sargassum* spp. from Chirimena (easternmost location and farthest away from La Guaira, the largest population center of the region) to Taguao (westernmost location and closest to La Guaira; fig. 1). This reduction of *Sargassum* spp. was compensated by an increase in the relative percentage cover of the algae *Laurencia obtusa* and *Centroceras* sp. along the same gradient, and the presence of the algae *Colpomenia sinuosa* and *Jania* sp. only in the middle of the gradient (La Sabana location). In Triste Gulf and Paraguaná, however, this gradual change is not as evident as the one described above and changes in the structure of the assemblages in the different locations of these two regions appeared to be more discrete. Owing to the high variability observed at the spatial scales of sites and replicates, no clear patterns at the spatial scales of locations or regions were observed for the animals.

Discussion

Rocky platforms along the central-western coast of Venezuela are dominated by foliose algae. This contrasts with several studies that have shown that tropical rocky shores are dominated by herbivore-resistant algal forms such as turf-forming algae (e.g., Wallenstein and Neto 2006) and encrusting algae (Menge *et al.* 1985, 1986; Lubchenco *et al.* 1991; Kaehler and Williams 1996, 1998). It has been postulated that this pattern shows that assemblages associated with rocky shores in the tropics are driven mainly by herbivory (Brosnan 1992) and/or physical stress (Kaehler and Williams 1998), but

Tabla 4. Diferencias significativas de los taxa más abundantes a diferentes escalas espaciales: regiones, localidades y sitios (del análisis de varianza); $n =$ seis por sitio, NS = $P > 0.05$, * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$. E.R. = complejo de varias Rhodophyta calcáreas incrustantes.

Table 4. Significant differences of the most abundant taxa at different spatial scales: regions, locations and sites (from analysis of variance); $n =$ six per site, NS = $P > 0.05$, * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$. E.R. = complex of several encrusting calcareous Rhodophyta.

Taxa	Region	Location	Site
(a) Algae			
<i>Caulerpa racemosa</i>	NS	*	NS
<i>Centroceras</i> sp.	*	**	NS
<i>Colpomenia sinuosa</i>	NS	**	*
<i>Dictyota</i> sp.	NS	NS	NS
<i>Gelidella</i> sp.	*	**	*
E.R.	NS	*	NS
<i>Jania</i> sp.	NS	**	NS
<i>Laurencia obtusa</i>	NS	NS	**
<i>Laurencia</i> sp.	*	NS	**
<i>Padina gymnospora</i>	NS	**	NS
<i>Sargassum</i> spp.	NS	*	**
(b) Noncolonial animals			
<i>Acanthopleura granulata</i>	NS	NS	**
<i>Echinometra lucunter</i>	NS	NS	**
<i>Echinometra viridis</i>	NS	NS	**
<i>Fisurella barbadensis</i>	NS	NS	NS
<i>Fissurella nimbose</i>	NS	NS	NS
<i>Mitrella</i> sp.	NS	NS	**
<i>Petalocochus varians</i>	NS	*	**
<i>Purpura patula</i>	NS	NS	**

embargo, esta sugerencia constituye una hipótesis que tendrá que ser comprobada en el futuro. Los herbívoros más abundantes cuantificados en este estudio fueron los equinoideos *Litechinus variegatus* y *L. viridis* y, consecuentemente, cualquier estudio que investigue los efectos potenciales de la herbivoría en este tipo de comunidades tendrá que incluir manipulaciones experimentales de estas dos especies.

Por otro lado, en algunos litorales tropicales (e.g., Pacífico mexicano y Hong Kong), las fluctuaciones climáticas y el estrés ambiental, como por ejemplo El Niño (e.g., Carballo *et al.* 2002) y los monzones (e.g., Kaehler y Williams 1998), han sido señalados como factores importantes que regulan y estructuran las comunidades asociadas a las plataformas rocosas intermareales. En particular, se ha mostrado que las algas incrustantes se ven favorecidas por condiciones de estrés, mientras que las formas foliosas erectas resultan desplazadas (Kaehler y Williams 1998). Es posible que la dominancia de algas foliosas a lo largo de la costa centro-occidental de Venezuela se deba a la ausencia de fuertes fluctuaciones climáticas.

La comparación de las diferentes comunidades rocosas intermareales en la costa centro-occidental venezolana mostró que las comunidades asociadas a estos sistemas variaron

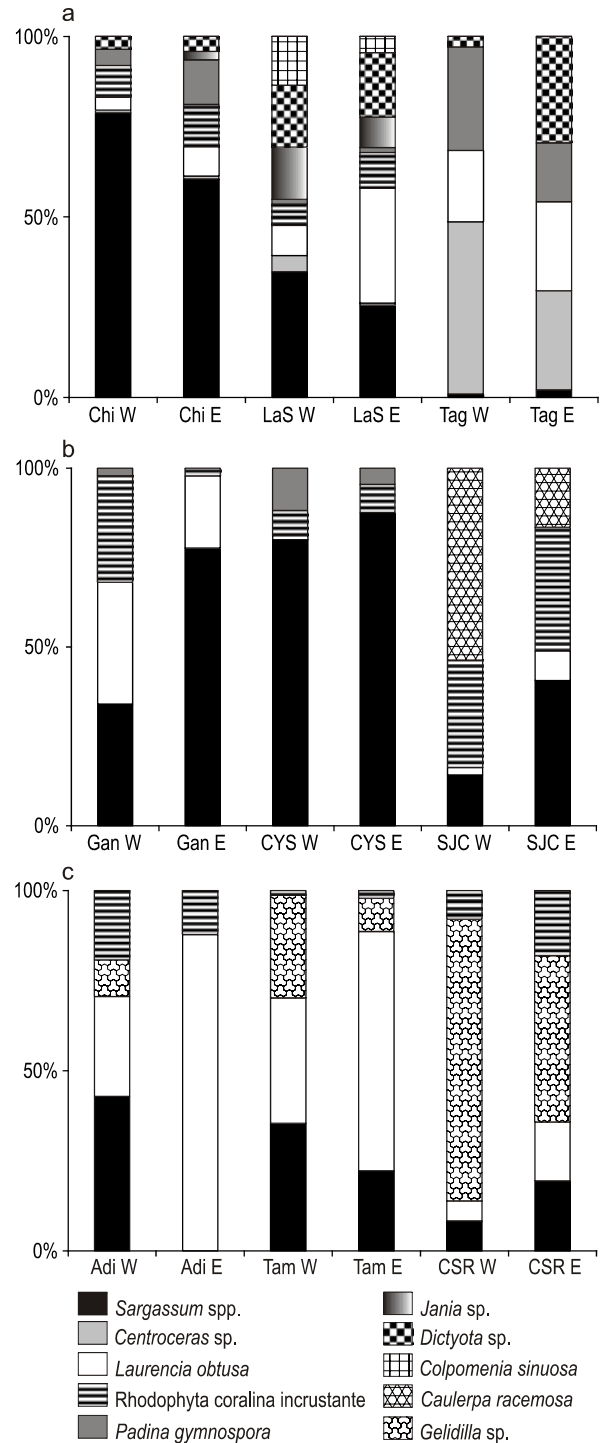


Figura 4. Porcentaje relativo de cobertura de los taxa más abundantes de algas en las regiones de la Costa Central (a), el Golfo Triste (b) y Paraguaná (c), en diferentes sitios (oeste = W, este = E) dentro de diferentes localidades: Chirimena (Chi), La Sabana (LaS), Taguao (Tag), Gañango (Gan), Cayo Sal (CYS), San Juan de los Cayos (SJC), Adicora (Adi), Tamutey (Tam), y Cabo San Román (CSR).

Figure 4. Relative percentage cover of the most abundant taxa of algae found in the Central Coast (a), Triste Gulf (b) and Paraguaná (c) regions, at different sites (west = W, east = E) within different locations: Chirimena (Chi), La Sabana (LaS), Taguao (Tag), Gañango (Gan), Cayo Sal (CYS), San Juan de los Cayos (SJC), Adicora (Adi), Tamutey (Tam), and Cabo San Román (CSR).

significativamente a todas las escalas espaciales consideradas en este trabajo, aunque la mayor parte del porcentaje de variación (60–70%) se presentó a la escala de localidades (decenas de kilómetros) y réplicas (metros). Se han realizado unos cuantos estudios descriptivos basados en diseños jerárquicos para caracterizar las comunidades asociadas a litorales rocosos intermareales (e.g., Archambault y Bourget 1996; Underwood y Chapman 1996, 1998b; Boaventura *et al.* 2002; Nakaoka *et al.* 2006), pero ésta es la primera descripción cuantitativa de este tipo para Venezuela y la región del Caribe.

Estudios previos en la región han presentado un informe taxonómico de las especies encontradas una vez en algunas zonas, o varias veces en una zona (e.g., Almeida 1974, Carmona 1989, Núñez *et al.* 1999, Vera y Foldats 2002, Good 2004). Estos trabajos han contribuido de forma significativa al desarrollo de las listas de especies, punto inicial para el estudio de la biodiversidad local y regional (Gray 2000). No obstante, para entender los procesos ecológicos que determinan y/o afectan la biodiversidad es necesario documentar las diferencias naturales entre las comunidades a escalas espaciales y temporales relevantes (Underwood *et al.* 2000). En este sentido, los resultados de este estudio tienen relevancia para un mejor entendimiento de las comunidades asociadas a litorales rocosos tropicales ya que se mostró que la variabilidad a escalas espaciales pequeñas (metros y decenas de metros) es muy importante y que las comparaciones de lugares localizados a mayores distancias pueden confundirse por esta variabilidad. Además, permiten la propuesta de modelos conceptuales sobre procesos ecológicos que pueden ser relevantes para estos sistemas.

Se ha mostrado repetidamente que la mayor variación en estos tipos de sistemas ocurre a escalas espaciales pequeñas. En un estudio de las comunidades intermareales de algas en la costa oriental templada de Australia considerando tres escalas espaciales (litorales, separados por cientos de kilómetros; sitios, separados por decenas a cientos de metros; y cuadrantes replicados, separados por metros), Underwood y Chapman (1998c) encontraron que la mayor parte de la variabilidad estaba asociada a sitios y cuadrantes. Asimismo, en estudios de los litorales de la costa este de Canadá (Archambault y Bourget 1996) y la costa de California (Foster 1990), la mayoría de la variabilidad estaba asociada a lugares separados por cientos de metros.

Por otro lado, en un estudio realizado por Nakaoka *et al.* (2006) sobre comunidades rocosas intermareales considerando tres escalas espaciales (regiones, varios cientos de kilómetros; litorales, decenas de kilómetros; y estaciones, decenas de metros), se encontró que la mayoría de la variabilidad ocurrió a escala regional. Estos autores argumentan que este resultado singular puede deberse a las condiciones oceanográficas muy particulares que no se presentaron en los otros trabajos mencionados. Otro estudio realizado en la costa de Portugal también encontró diferencias regionales (Boaventura *et al.* 2002), pero éstas fueron significativas a pesar de una importante variabilidad a escalas espaciales pequeñas (decenas de metros).

not by competition as usually occurs along temperate rocky shores.

Nevertheless, there have been exceptions to this general pattern, such as rocky shores in Brazil, where foliose algae (as in the present study) and colonial sessile coelenterates (e.g., *Zoanthus* sp.) are dominant. In this case, preemptive competition among sessile organisms is proposed to be an important factor in structuring these assemblages (Moreira *et al.* 1993). It could be possible that rocky shores along the central-western coast of Venezuela are dominated by foliose algae due to a negligible effect of herbivores on these assemblages. This suggestion, however, constitutes a hypothesis that will have to be tested in the future. The most abundant herbivores quantified in this study were the echinoids *Litechinus variegatus* and *L. viridis* and, consequently, any studies involving the potential effects of herbivory on these types of assemblages will have to include experimental manipulations of these two species.

Alternatively, along some tropical shores (e.g., Mexican Pacific and Hong Kong), climatic fluctuations and environmental stress, like for example El Niño (e.g., Carballo *et al.* 2002) and monsoons (e.g., Kaehler and Williams 1998), have been reported as important factors regulating and structuring assemblages associated with intertidal rocky platforms. In particular, it has been shown that encrusting algae are favored by stressful conditions, whereas foliose erect forms are displaced (Kaehler and Williams 1998). It is possible that the lack of strong climatic fluctuations, like those mentioned above, along the central-western coast of Venezuela might be responsible for the dominance of foliose algae.

The comparison of different rocky intertidal assemblages along the central-western coast of Venezuela revealed that assemblages associated with these systems varied significantly at all the spatial scales considered in this study. Most of the percentage of variation (60–70%), however, occurred at the scales of locations (tens of kilometers) and replicates (meters). A few other descriptive studies based on hierarchical designs have been conducted to characterize assemblages associated with intertidal rocky shores (e.g., Archambault and Bourget 1996; Underwood and Chapman 1996, 1998b; Boaventura *et al.* 2002; Nakaoka *et al.* 2006), but this is the first quantitative description of this kind done in Venezuela and the Caribbean region.

Previous studies in the region have presented a taxonomic account of species found once in some areas, or several times in one area (e.g., Almeida 1974, Carmona 1989, Núñez *et al.* 1999, Vera and Foldats 2002, Good 2004). These studies have contributed importantly to the development of species lists, the starting point to study local and regional biodiversity (Gray 2000). Nevertheless, to understand the ecological processes that determine and/or affect that biodiversity, it is necessary to document natural differences among assemblages at relevant spatial and temporal scales (Underwood *et al.* 2000). In this sense, findings in this study have relevance for an improved

En el presente trabajo todos los taxones de animales y la mayoría de las algas (todas menos tres especies) mostraron una variación significativa sólo a la escala de sitios. Asimismo, considerando toda la comunidad, los mayores componentes de variación estuvieron asociados a las réplicas (separadas por metros) y las localidades (separadas por decenas de kilómetros). Las bioregiones marinas de Venezuela fueron propuestas, para propósitos administrativos, con base en la presencia de los ecosistemas marinos conspicuos, la topografía de la costa y el clima. Estas bioregiones están influenciadas por distintos procesos oceanográficos tales como las surgencias. En particular, las regiones de la Costa Central (cerca de Chirimena) y Paraguaná (cerca de Cabo San Román) están bajo la influencia de zonas de surgencia, mientras que la región del Golfo Triste no lo está (Miloslavich *et al.* 2003). No obstante, los resultados de este estudio sugieren que estas diversas condiciones oceanográficas no tienen un efecto importante en la variabilidad encontrada a escalas mayores en las comunidades asociadas a los litorales rocosos intermareales de Venezuela. Esta situación es muy evidente en el caso de las comunidades de animales. Por tanto, en caso de requerirse decisiones de manejo en cuanto a las plataformas rocosas intermareales, la existencia de estas bioregiones no sería de mucha utilidad ya que la mayor parte de la variabilidad ocurre a otras escalas espaciales que no son las regiones.

Entre las localidades dentro de cada una de las regiones (especialmente en la Costa Central y el Golfo Triste), se observó un claro gradiente de distribución de las comunidades (animales y algas) a lo largo de la costa. Un posible modelo conceptual que explicaría esto es que existe una relación entre la distribución de las comunidades intermareales asociadas a las plataformas rocosas y su distancia a los asentamientos urbanos. Se ha mostrado que una mayor concentración de las actividades antrópicas cerca de los desarrollos humanos causa una mayor perturbación de los hábitats intermareales y, consecuentemente, de la flora y fauna asociada (e.g., Addessi 1994, Boettger *et al.* 2002). Es bien conocido que los asentamientos humanos pueden provocar cambios en estas comunidades debido a sus efectos sobre la sedimentación (e.g., Balata *et al.* 2005), aporte de nutrientes (e.g., Russell *et al.* 2005) y captura de invertebrados (e.g., Keough *et al.* 1993, Rius *et al.* 2006).

Los efectos de los factores descritos anteriormente, o cualquier interacción entre ellos, pueden resultar en los patrones específicos de las comunidades de algas observadas en este estudio. Por ejemplo, se ha sugerido que las especies de la familia Fucacea (e.g., *Sargassum* spp.) tienden a disminuir en relación con los gradientes de contaminación, mientras que las algas de tapete incrementan (e.g., Keough *et al.* 1993, Chapman *et al.* 1995, Thibaut *et al.* 2005). El alga parda *Colpomenia sinuosa* típicamente se encuentra en aguas contaminadas (e.g., Terlizzi *et al.* 2005), y en este estudio se observó claramente en San Juan de los Cayos, una localidad muy influenciada por el Río Tocuyo que se encuentra altamente contaminado. Se pueden proponer otros modelos para explicar

understanding of tropical rocky assemblages because they show that variability at small spatial scales (meters and hundreds of meters) is very important and comparisons among places located at larger distances might be confounded by this variability. Moreover, they allow the proposal of conceptual models about ecological processes that could be relevant for these systems.

It has been repeatedly shown that the largest amount of variation in these types of systems occurs at small spatial scales. In a study of intertidal algal assemblages of the temperate east coast of Australia considering three spatial scales (shores, separated by hundreds of kilometers; sites, separated by tens to hundreds of meters; and replicate quadrates, separated by meters), Underwood and Chapman (1998c) found that most of the variability was associated with sites and quadrates. Similarly, in studies on the shores of the east coast of Canada (Archambault and Bourget 1996) and the coast of California (Foster 1990), most of the variability was associated with places separated by hundreds of meters.

An exception to these findings is that reported by Nakaoka *et al.* (2006), who in a study on intertidal rocky assemblages considering three spatial scales (regions, several hundreds of kilometers; shores, tens of kilometers; and stations, tens of meters) concluded that most of the variability occurred at the regional scale. The authors argued that this unique result might have been the result of the very particular oceanographic conditions that were not present in any of the other studies mentioned. Similarly, a study conducted along the coast of Portugal found regional differences (Boaventura *et al.* 2002), but these differences were significant despite an important variability at small spatial scales (tens of meters).

In the present study, all taxa of animals and most algae (all but three species) varied significantly only at the scale of sites. Furthermore, considering the entire assemblage, the largest components of variation were associated with the replicates (separated by meters) and locations (separated by tens of kilometers). Marine bioregions of Venezuela were proposed, for managerial purposes, based on the presence of conspicuous marine ecosystems, topography of the coast and climate. These bioregions are affected by distinct oceanographic processes such as upwelling zones. More specifically, the Central Coast (near Chirimena) and Paraguaná (near Cabo San Román) regions are under the influence upwelling zones, while the Triste Gulf region is not (Miloslavich *et al.* 2003). The results of this study would suggest, however, that these very distinct oceanographic conditions do not have an important effect on the variability found at larger scales in assemblages associated with intertidal rocky shores in Venezuela. This situation is clearly evident for the animal assemblages. Consequently, if managerial decisions were necessary regarding intertidal rocky platforms in Venezuela, the existence of these bioregions would not be of much use because most of the variability occurs at other spatial scales other than regions.

Among locations within each one of the regions (particularly in the Central Coast and Triste Gulf regions), there was a

los patrones observados entre las localidades dentro de cada región, incluyendo la composición (McGuinness 1990) o heterogeneidad del sustrato (Archambault y Bourget 1996, 1999). Estas explicaciones pueden servir para la región del Golfo Triste, donde todas las localidades tienen una composición particular del sustrato, pero son improbables para la Costa Central, donde todas las plataformas rocosas tienen la misma composición de sustrato.

Los modelos propuestos en este estudio necesitan ser evaluados y la mejor forma de hacerlo es mediante experimentos bien diseñados y fundamentados (Underwood 2000), los cuales necesariamente tendrán que incluir los efectos potenciales de las actividades humanas (Serra *et al.* 2001). Puesto que se ha demostrado que las comunidades estudiadas aquí no pueden ser descritas en base al muestreo de una sola localidad por región o un solo sitio por localidad, los experimentos tienen que ser replicados en una jerarquía de escalas espacialmente solapadas y muy probablemente también temporalmente solapadas, aunque esto último no ha sido mostrado aquí.

Agradecimientos

Este trabajo fue apoyado por el Decanato de Investigaciones de la Universidad Simón Bolívar. Se agradece a C Herrera, A Kazandjian, S Rodríguez, D Debrot, F Pizzani, R Ramos, A Rincón, J Herrera, Y Díaz y N Noriega su ayuda en el campo y con los análisis de datos. De manera especial se agradecen a C Bastidas y R Cipriani sus sugerencias a versiones preliminares del manuscrito, así como a M Foster y un revisor anónimo sus comentarios para mejor sustancialmente la versión final.

Traducido al español por Christine Harris.

Referencias

- Addressi L. 1994. Human disturbance and long-term changes on a rocky intertidal community. *Ecol. Appl.* 4: 786–797.
- Almeida P. 1974. Distribución de los moluscos en la costa centro-occidental (Patanemo-Punta Tucacas) de Venezuela. Comparación de los hábitats litorales. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle* 34: 23–51.
- Anderson MJ. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26: 32–46.
- Andrew NC, Mapstone D. 1987. Sampling and the description of spatial pattern in marine ecology. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 25: 39–90.
- Archambault P, Bourget E. 1996. Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 136: 111–121.
- Archambault P, Bourget E. 1999. Influence of shoreline configuration on spatial variation of meroplanktonic larvae, recruitment and diversity of benthic subtidal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 238: 161–184.
- Arrieché D, Prieto A. 2006. Population parameters of the trigonal tivelid *Tivela mactroides* (Bivalvia: Veneridae) from Caicara Beach, Anzoátegui, Venezuela. *Cienc. Mar.* 32: 285–296.
- Balata D, Piazzini L, Cecchi E, Cinelli F. 2005. Variability of Mediterranean coralligenous assemblages subject to local variation in sediment deposition. *Mar. Environ. Res.* 60: 403–421.

clear gradient of distribution of the assemblages (animals and algae) along the coast. A possible conceptual model that would explain this is that there is a relationship between the distribution of the intertidal assemblages associated with rocky platforms and their distance from urban settlements. It has been shown that a greater concentration of human activities near human developments results in more disturbance to the intertidal habitat and consequently to the associated fauna and flora (e.g., Addressi 1994, Boettger *et al.* 2002). It is very well known that human settlements can produce changes in these assemblages due to their effects on sedimentation (e.g., Balata *et al.* 2005), nutrient input (e.g., Russell *et al.* 2005) and harvesting of invertebrates (e.g., Keough *et al.* 1993, Rius *et al.* 2006).

The effects of the factors described above, or any interaction among them, could result in the specific patterns of algal assemblages observed in this study. For example, it has been suggested that fucaleans (e.g., *Sargassum* spp.) tend to decrease in relation to pollution gradients, while turf increases (e.g., Keough *et al.* 1993, Chapman *et al.* 1995, Thibaut *et al.* 2005). Or, for example, the brown alga *Colpomenia sinuosa* has been reported to be typically found in polluted waters (e.g., Terlizzi *et al.* 2005), and it was conspicuously found in this study in San Juan de los Cayos, a location under the strong influence of the highly polluted Tocuyo River. Other models can be proposed to explain the observed patterns among locations within each region, including substratum composition (McGuinness 1990) or heterogeneity (Archambault and Bourget 1996, 1999). These explanations might be possible for the Triste Gulf region where all the locations have distinct substratum composition, but they are unlikely for the Central Coast where all the rocky platforms had the same substratum composition.

Nevertheless, the models proposed in this study need to be tested and the best way to do that is through properly designed and logically sound experiments (Underwood 2000), which would necessarily have to include the potential effects of human activities (Serra *et al.* 2001). Since it has been shown that the assemblages studied here cannot be described by just sampling one location per region or one site per location, experiments must be replicated at a hierarchy of overlapping spatial and (very likely but not demonstrated here) temporal scales.

Acknowledgements

This study was funded by “Decanato de Investigaciones” of Simón Bolívar University. Special thanks to C Herrera, A Kazandjian, S Rodríguez, D Debrot, F Pizzani, R Ramos, A Rincón, J Herrera, Y Díaz and N Noriega for their help in the field and with data analyses. The comments on early drafts by C Bastidas and R Cipriani, and the comments by M Foster and an anonymous reviewer, which helped to substantially improve this final version, are greatly appreciated.

- Bates TW, Hicks DW. 2005. Locomotory behavior and habitat selection in littoral gastropods on Caribbean limestone shores. *J. Shellfish Res.* 24: 75–84.
- Benedetti-Cecchi L, Cinelli F. 1996. Patterns of disturbance and recovery in littoral rock pools: Nonhierarchical competition and spatial variability in secondary succession. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 135: 145–161.
- Blanchette CA, Broitman BR, Gaines SD. 2006. Intertidal community structure and oceanographic patterns around Santa Cruz Island, CA, USA. *Mar. Biol.* 149: 689–701.
- Boaventura D, Ré P, da Fonseca LC, Hawkins SJ. 2002. Intertidal rocky shore communities of the continental Portuguese coast: Analysis of distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 23: 69–90.
- Boettger SA, Thompson LE, Watts SA, McClintock JB, Lawrence JM. 2002. Episodic rainfall influences the distribution and abundance of the regular sea urchin *Lytechinus variegatus* in Saint Andrew Bay, northern Gulf of Mexico. *Gulf Mex. Sci.* 20: 67–74.
- Brosnan D. 1992. Ecology of tropical rocky shores: Plant-animal interactions in tropical and temperate latitudes. In: John DM, Hawkins SJ, Price JH (eds.), *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. Clarendon Press, Oxford, pp. 101–131.
- Carballo JL, Olabarria C, Osuna TG. 2002. Analysis of four macroalgal assemblages along the Pacific Mexican coast during and after the 1997–98 El Niño. *Ecosystems* 5: 749–760.
- Carmona C. 1989. Caracterización de las costas del estado Falcón. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* 28: 127–134.
- Cervin G, Aberg P, Jenkins SR. 2005. Small-scale disturbance in a stable canopy dominated community: Implications for macroalgal recruitment and growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 305: 31–40.
- Chapman MG, Underwood AJ, Skilleter GA. 1995. Variability at different spatial scales between a subtidal assemblage. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 189: 103–122.
- Clarke KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18: 117–143.
- Clarke K, Warwick R. 2001. Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER-E Ltd., Plymouth, 82 pp.
- Coleman RA, Underwood AJ, Benedetti-Cecchi L, Aberg P, Arenas F, Arrontes J, Castro J, Hartnoll RG, Jenkins SR, Paula J, Della Santina P, Hawkins SJ. 2006. A continental scale evaluation of the role of limpet grazing on rocky shores. *Oecologia* 147: 556–564.
- Connell JH. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42: 710–723.
- Drabsch SL, Tanner JE, Connell SD. 2001. Limited infaunal response to experimental trawling in previously untrawled areas. *ICES J. Mar. Sci.* 58: 1261–1271.
- Farina A, Bellorin A, Sant S, Méndez E. 2005. Structure of the fish community at a reef in Los Monjes Archipelago, Venezuela. *Cienc. Mar.* 31: 585–591.
- Farrell TM. 1991. Models and mechanisms of succession: An example from a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 61: 95–113.
- Foster MS. 1990. Organization of macroalgal assemblages in the Northeast Pacific: The assumption of homogeneity and the illusion of generality. *Hydrobiologia* 192: 21–33.
- Good TP. 2004. Distribution and abundance patterns in Caribbean rocky intertidal zones. *Bull. Mar. Sci.* 74: 459–468.
- Gray JS. 2000. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250: 23–49.
- Jenkinson I. 1972. Sludge dumping and benthic communities. *Mar. Pollut. Bull.* 3: 102–105.
- Kaehler S, Williams GA. 1996. Distribution of algae on tropical rocky shores: Spatial and temporal patterns of non-coraline encrusting algae in Hong Kong. *Mar. Biol.* 125: 177–187.
- Kaehler S, Williams GA. 1998. Early development of algal assemblages under different regimes of physical and biotic factors on a seasonal tropical rocky shore. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 172: 61–71.
- Kawai T, Tokeshi M. 2006. Asymmetric coexistence: Bidirectional abiotic and biotic effects between goose barnacles and mussels. *J. Anim. Ecol.* 75: 928–941.
- Keough MJ, Quinn GP, King A. 1993. Correlations between human collecting and intertidal mollusk populations on rocky shores. *Conserv. Biol.* 7: 378–390.
- Lubchenco J, Olson A, Brubaker L, Carpenter SR, Holland MM. 1991. The sustainable biosphere initiative: An ecological research agenda. *Ecology* 72: 371–412.
- Marcano JS, Priet A, Larez A, Alio JJ, Sanabria H. 2005. Growth and mortality of *Pinctada imbricata* (Mollusca: Pteridae) in Guamachito, Araya Peninsula, Sucre State, Venezuela. *Cienc. Mar.* 31: 387–397.
- McArdle B, Anderson M. 2001. Fitting multivariate models to semi-metric distances: A comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82: 290–297.
- McGuinness KA. 1990. Physical variability, diversity gradients and the ecology of temperate and tropical reefs. *Aust. J. Ecol.* 15: 465–476.
- Méndez E, Ruiz LJ, Prieto A, Torres A, Farina A, Sant S, Barrio J, Marín B. 2006. Fish community of a fringing reef at Mochima National Park, Venezuela. *Cienc. Mar.* 32: 683–693.
- Menge BA. 1991. Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 146: 69–100.
- Menge BA, Sutherland JP. 1987. Community regulation: Variation in disturbance, competition and predation in relation to environmental stress and recruitment. *Am. Nat.* 130: 730–757.
- Menge BA, Branch GM. 2001. Rocky intertidal communities. In: Bertness MD, Gaines SD, Hay ME (eds.), *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, pp. 211–254.
- Menge BA, Lubchenco J, Ashkenas LR. 1985. Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical rocky intertidal community. *Oecologia* 65: 394–405.
- Menge BA, Lubchenco J, Gaines SD, Ashkenas LR. 1986. A test of the Menge-Sutherland Model of Community Organization in a tropical rocky intertidal food web. *Oecologia* 71: 75–89.
- Miloslavich P, Klein E, Yerena E, Martin A. 2003. Marine biodiversity in Venezuela: Status and perspectives. *Gayana* 67: 275–301.
- Moreira MH, Queiroga H, Machado MM, Cunha MR. 1993. Environmental gradients in a southern Europe estuarine system: Ria de Aveiro, Portugal. *Neth. J. Aquat. Ecol.* 27: 465–482.
- Morrisey DJ, Howitt L, Underwood AJ, Stark JS. 1992. Spatial variation in soft-sediment benthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 81: 197–204.
- Nakaoka M, Ito N, Yamamoto T, Okuda T, Noda T. 2006. Similarity of rocky intertidal assemblages along the Pacific coast of Japan: Effects of spatial scales and geographic distance. *Ecol. Res.* 21: 425–435.
- Narciso S, Prieto-Arcas A, Acosta-Balbas V. 2005. Microgastropods associated with the natural bank of *Arca zebra* (Swainson 1833; Mollusca: Bivalvia) located in Chacopata, Sucre State, Venezuela. *Cienc. Mar.* 31: 119–124.
- Núñez SG, López NH, García CB, Navas GR. 1999. Bimonthly characterization and behavior of the sessile community associated with the rocky littoral of Bocachica, Tierra Bomba Island, Colombian Caribbean. *Cienc. Mar.* 25: 629–646.

- Paine RT. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100: 65–76.
- Reuber I, Ellenberg L. 1979. Beachrock in Venezuela. *Acta Cient. Venez.* 30: 462–477.
- Rius M, Kaehler S, McQuaid CD. 2006. The relationship between human exploitation pressure and condition of mussel populations along the south coast of South Africa. *S. Afr. J. Sci.* 102: 130–136.
- Robles C, Desharnais R. 2002. History and current development of a paradigm of predation in rocky intertidal communities. *Ecology* 83: 1521–1536.
- Russell BD, Elsdon TS, Gillanders BM, Connell SD. 2005. Nutrients increase epiphyte loads: Broad-scale observations and an experimental assessment. *Mar. Biol.* 147: 551–558.
- Serra G, Chelazzi G, Castilla JC. 2001. Temporal and spatial activity of the key-hole limpet *Fissurella crassa* (Mollusca: Gastropoda) in the eastern Pacific. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 81: 485–490.
- Simberloff D. 1980. Succession of paradigms in ecology: Essentialism to materialism and probabilism. *Synthese* 43: 3–39.
- Sink KJ, Branch GM, Harris JM. 2005. Biogeographic patterns in rocky intertidal communities in KwaZulu-Natal, South Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 27: 81–96.
- Sousa WP. 1979. Disturbance in marine intertidal boulder fields: The non-equilibrium maintenance of species diversity. *Ecology* 60: 1225–1239.
- Sousa WP. 1984. Intertidal mosaics: Patch size, propagule availability, and spatially-variable patterns of succession. *Ecology* 65: 1918–1935.
- Terlizzi A, Benedetti-Cecchi L, Bevilacqua S, Fraschetti S, Guidetti P, Anderson MJ. 2005. Multivariate and univariate asymmetrical analyses in environmental impact assessment: A case study of Mediterranean subtidal sessile assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 289: 27–42.
- Thibaut T, Pinedo S, Torras X, Ballesteros E. 2005. Long-term decline of the populations of Fucales (*Cystoseira* spp. and *Sargassum* spp.) in the Alberes coast (France, northwestern Mediterranean). *Mar. Pollut. Bull.* 50: 1472–1489.
- Thrush SF, Cummings VJ, Dayton PK, Ford R, Grant J, Hewitt JE, Hines AH, Lawrie SM, Pridmore RD, Legendre P, McArdle BH, Schneider DC, Turner SJ, Whitlatch RB, Wilkinson MR. 1997. Matching the outcome of small-scale density manipulation experiments with larger scale patterns: An example of bivalve adult/juvenile interactions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 216: 153–169.
- Underwood AJ. 1984. Vertical and seasonal patterns in competition for microalgae between intertidal gastropods. *Oecologia* 64: 211–222.
- Underwood AJ. 1989. The analysis of stress in natural populations. *Biol. J. Linnean Soc.* 37: 51–78.
- Underwood AJ. 1996. Detection, interpretation, prediction and management of environmental disturbances: Some roles for experimental marine ecology. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 200: 1–27.
- Underwood AJ. 2000. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: What are we learning? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250: 51–76.
- Underwood AJ, Chapman MG. 1996. Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. *Oecologia* 107: 212–224.
- Underwood AJ, Chapman MG. 1998a. A method for analysing spatial scales of variation in composition of assemblages. *Oecologia* 117: 570–578.
- Underwood AJ, Chapman MG. 1998b. Spatial analyses of intertidal assemblages on sheltered rocky shores. *Aust. J. Ecol.* 23: 138–157.
- Underwood AJ, Chapman MG. 1998c. Variation in algal assemblages on wave-exposed rocky shores in New South Wales. *Mar. Freshwat. Res.* 49: 241–254.
- Underwood AJ, Chapman MG. 2006. Early development of subtidal macrofaunal assemblages: Relationships to period and timing of colonization. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 330: 221–233.
- Underwood AJ, Denley EJ. 1984. Paradigms, explanations and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores. In: Strong DR, Simberloff D, Abele LG, Thistle A (eds.), *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton Univ. Press, Princeton, pp. 151–180.
- Underwood AJ, Versteegen PH. 1988. Experiments on the association between the intertidal amphipod *Hyale media* Dana and the limpet *Cellana tranmoserica* (Sowerby). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 119: 83–98.
- Underwood AJ, Chapman MG, Connell SD. 2000. Observations in ecology: You can't make progress on processes without understanding the patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250: 97–115.
- Vera B, Foldats E. 2002. Nuevos registros ficológicos para la bahía de Turiamo, Parque Nacional Henri Pittier, Estado Aragua, Venezuela. *Acta Cient. Venez.* 53: 165–170.
- Wahl M. 2001. Small-scale variability of benthic assemblages: Biogenic neighborhood effects. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 258: 101–114.
- Wallenstein F, Neto AI. 2006. Intertidal rocky shore biotopes of the Azores: A quantitative approach. *Helgoland Mar. Res.* 60: 196–206.
- Wootton JT. 2002. Indirect effects in complex ecosystems: Recent progress and future challenges. *J. Sea Res. (Spec. Issue)* 48: 157–172.

Recibido en septiembre de 2006;
aceptado en marzo de 2007