

INTERACCIONES ALGA-CORAL EN ARRECIFES CORALINOS INVADIDOS POR *Kappaphycus alvarezii* (RHODOPHYTA) EN ISLA CUBAGUA, ESTADO NUEVA ESPARTA, VENEZUELA

JORGE E. BARRIOS-MONTILLA*¹, JUAN PEDRO RUIZ-ALLAIS² & MARIA ELENA AMARO¹

¹*Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, estado Sucre, Venezuela*

**Autor de correspondencia: jebarster@gmail.com*

²*Fundación La Tortuga, Puerto La Cruz, Venezuela*

¹*Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, estado Sucre, Venezuela*

meamaro_2000@yahoo.com

RESUMEN: El alga roja exótica *Kappaphycus alvarezii* introducida con fines comerciales se dispersó lejos de su área de cultivo, invadiendo arrecifes del hidrocoral *Millepora alcicornis* en isla Cubagua, Venezuela. Se comparó la biodiversidad y cobertura coralina en dos arrecifes (invadido y no invadido) usando índices ecológicos y pruebas estadísticas. Se obtuvieron fotocuadratas en 6 transectos para cada arrecife en marzo y abril de 2009, las fotografías permitieron estimar la cobertura de los organismos usando el programa Image-J. Se identificaron 25 animales bentónicos, 81 macroalgas y el pasto marino *Thalassia testudinum*. El alga *K. alvarezii* creció sobre *M. alcicornis* formando talos compactos adheridos al coral, dañándolo por recubrimiento y sombreado. Se observaron marcas de herbivoría en el alga invasora. Las pruebas estadísticas mostraron diferencias significativas entre los arrecifes estudiados. El alga nativa *Caulerpa chemnitzia*, presente en ambas estaciones, aumentó su cobertura en el arrecife afectado por el alga exótica, determinándose una relación inversa entre el recubrimiento de estas algas y la cobertura coralina. Se determinó una relación sinérgica entre ambas especies de macroalgas en detrimento del arrecife coralino. La invasión de los corales por *K. alvarezii* puede causar una fase de cambio que modifique la estructura del arrecife o provoque su desaparición.

Palabras claves: Inventario, cobertura coralina, *Millepora alcicornis*, alga invasora, sinergia.

ABSTRACT: The non-native red alga *Kappaphycus alvarezii* introduced for mariculture has spread and impacts the hydrocoral reef *Millepora alcicornis* in Cubagua island, Venezuela. Biodiversity and coral cover were compared in two reefs (invaded and clean) using statistical and ecological tests. Photoquadrats were obtained in 6 transects in each reef in march and april 2009 and estimated the biota cover using the Image-J program. Were identified 25 benthic animals, 81 macroalgae and the seagrass *Thalassia testudinum*. The alga *K. alvarezii* grew on *M. alcicornis* forming compact thalli attached to the coral, destroyed them by shadowing and smothering effects. Grazing by herbivores is evident in invasive algae. Statistical tests showed significant differences between the reefs studied. The native algae *Caulerpa chemnitzia*, present at both sites, increased its covering on the reef affected by the exotic algae, showing an inverse relationship between the cover of these algae and the coral cover. A synergistic relationship was determined between both species of macroalgae to the detriment of the coral reef. The invasion of corals by *K. alvarezii* can lead to a phase of change that modifies the structure of the reef or causes its disappearance.

Key words: Inventory, coral cover, *Millepora alcicornis*, invader seaweed, synergy.

INTRODUCCIÓN

La creciente demanda de los organismos marinos y la consecuente sobreexplotación de los recursos disponibles han propiciado el desarrollo de paquetes tecnológicos que favorecen el cultivo de unas pocas especies. En el caso de las algas marinas se destaca el éxito de *Kappaphycus alvarezii* (Gigartinales, Rhodophyta), especie productora de carragenina originaria de las Filipinas que por su fácil propagación, bajos costos de cultivo y un mercado relativamente seguro, ha sido introducida en muchas costas tropicales y subtropicales alrededor del mundo (ASK *et al.* 2003; PIRANI *et al.* 2008 EGGERTSEN & HALLING 2021).

En 1996 se inició en la península de Araya y la isla de Coche (Venezuela) el cultivo de *K. alvarezii* mediante el método de cuerdas suspendidas en aguas abiertas (RINCONES & RUBIO 1999), diseminándose desde las zonas iniciales de cultivo y distribuyéndose en una amplia zona de los estados Sucre y Nueva Esparta (BARRIOS 2005), formando frecuentes arribazones en algunas zonas de la isla de Margarita. Una de las principales causas de introducción de organismos en lugares alejados de sus áreas naturales de distribución son los cultivos de especies seleccionadas por sus cualidades comerciales, las cuales pueden pasar accidental o intencionalmente desde sus lugares de cultivo hacia el ambiente circundante (ALIDOOST-SALIMI *et al.* 2021).

En relación a las algas cultivadas existen numerosos ejemplos de especies introducidas invasoras, así tenemos la afectación de corales por las algas *K. alvarezii*, *K. striatum* y *Gracilaria salicornia* en la isla de O'ahu, Hawaii, USA (RODGERS & COX 1999; COKLIN & SMITH 2005). En Venezuela, BARRIOS *et al.* (2007) observaron el blanqueamiento de corales por el alga introducida *K. alvarezii* en isla Cubagua, CHANDRASEKARAN *et al.* (2008) informaron sobre la dispersión y establecimiento de *K. alvarezii* proveniente de cultivos sobre coral muerto y vivo en la isla de Kurusadai (India) y SELLERS *et al.* (2015) encontraron en el 2013 a esta rodofita en arrecifes coralinos, praderas de fanerógamas marinas y raíces de mangle cerca de cultivos abandonados en Bocas del Toro (Panamá).

Las comunidades coralinas están compuestas por una asociación de especies de diferentes grupos biológicos y se consideran como las más complejas y de mayor productividad del ambiente marino (SANT *et al.* 2002). En algunas áreas costeras del nor-orient de Venezuela es dominante en aguas someras el hidrocoral *Millepora alcicornis* (RAMÍREZ-VILLARROEL 2001); es una especie pionera de rápido crecimiento resistente al oleaje y la sedimentación (LEWIS 1996). Los mileporidos constituyen un hábitat importante para numerosas especies de invertebrados y peces (DE LA CRUZ-FRANCISCO *et al.* 2016).

La distribución y abundancia del bentos de un arrecife coralino se puede estudiar al comparar la cobertura de los diferentes organismos sésiles que lo integran (DÍAZ-PULIDO *et al.* 2004), resaltando por su importancia en los arrecifes caribeños las macroalgas (LITTLER & LITTLER 2000) y octocorales (BAYER 1961; SÁNCHEZ *et al.* 1997), entre otros.

El propósito del presente estudio fue determinar las especies del bentos en arrecifes de *M. alcicornis* afectados o no por el alga exótica *K. alvarezii* en la isla de Cubagua (Venezuela), mediante el reconocimiento de su biodiversidad, la estimación de algunos índices comunitarios y el empleo de métodos multivariados para conocer los efectos del alga en el coral e identificar variaciones recurrentes entre áreas del complejo arrecifal a escala local.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: La isla de Cubagua, con 23 km² (10°47'-10°51'N y 64°8'-64°14'O), tiene una longitud máxima de 7 km en el eje este-oeste y una anchura de

5 km; se encuentra a 8 km al sur de la isla de Margarita y 15 Km al oeste de isla de Coche, con las que integra el estado Nueva Esparta (CERVIGÓN 1997; RAMÍREZ-VILLARROEL 2008). Se establecieron dos estaciones a 800 metros de la costa en el extremo este de la isla que abarcaron un área de 252 m² de parche coralino cada una, la estación 1 (10°48'57"N; 64°08'08"O) estaba colonizada por *K. alvarezii*, mientras que la estación 2 (10°49'03"N; 64°08'08"O) cercana a la primera estación, no se encontraba invadida por *Kappaphycus* (Fig. 1).

La isla de Cubagua no presenta arrecifes estructurados, sólo existen parches coralinos con abundantes octocorales a poca profundidad. La mayor abundancia y diversidad de especies de la fauna coralina se encuentra hacia las costas norte y este, donde predominan fondos rocosos (RAMÍREZ-VILLARROEL 2001).

Metodología de campo: Para este trabajo se utilizó equipo autónomo SCUBA y buceo libre. Las zonas a ser estudiadas se visitaron en marzo y abril de 2009, en cada estación se colocaron en los parches coralinos 6 transectos de 21 m perpendiculares a la costa, separados uno de otro a intervalos de 2 m (Fig. 2).

Se tomaron fotografías con una cámara submarina digital Sea & Sea, DX 800, de 8.2 mega píxeles de resolución, según los procedimientos de COYER & WITMAN (1990), que incluyó el uso de un cuadrápodo adosado a una fotocudrata, correspondiendo cada imagen tomada a un área de 0,4 m² (Fig. 2).

Se realizó un muestreo sistemático lineal, ubicando las unidades muestrales una tras otra para la obtención del material fotográfico. Para medir el porcentaje de cobertura de los organismos se analizaron las fotos utilizando el software de procesamiento de imágenes Image-J (CONKLIN & SMITH 2005).

La identificación de los corales se hizo parcialmente *in situ* durante las inmersiones, considerando los atributos morfológicos que distinguen las especies, complementando el estudio con registros fotográficos y algunas muestras que fueron conservadas por refrigeración, utilizando como referencias los trabajos de BAYER (1961), GONZÁLEZ (1970), RAMÍREZ-VILLARROEL (2001) y HUMANN & DELOACH (2006). Los equinodermos se identificaron con ayuda de los trabajos de HENDLER *et al.* (1995) y GÓMEZ & HERNÁNDEZ-ÁVILA (2011).

Las macroalgas colectadas en la zona de estudio se preservaron en formalina al 4% en agua de mar y

se estudiaron tanto ejemplares completos como cortes anatómicos, los cuales se observaron con ayuda de equipo óptico. Para la identificación se utilizaron las claves de TAYLOR (1960), DAWES & MATHIESON (2008) y LITTLER & LITTLER (2000), y las bases de datos de GUIRY & GUIRY (2021) y WEB FICOFLORES VENEZUELA (2021).

Índices comunitarios: Una vez estimada la cobertura y el número de especies por muestra de los diferentes grupos taxonómicos se utilizó la información obtenida para la determinación de la riqueza específica según MARGALEF (1995), diversidad de SHANNON-WEAVER (1949) y equidad de LLOYD & GHELARDI (1964).

Análisis estadísticos: Debido a que los datos no cumplían con los supuestos de la ANOVA, se realizó la prueba de Kruskal-Wallis para determinar si habían diferencias significativas en la cobertura de las especies dominantes entre estaciones y transectos; se usó además la correlación de Pearson para comparar la abundancia de las algas dominantes y corales en ambas estaciones, utilizando el programa STATGRAPHIC plus versión 4.1.

Adicionalmente se aplicó un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) para visualizar las diferencias entre los diferentes grupos de organismos de acuerdo con la ubicación de las estaciones. Los datos de cobertura para los análisis fueron transformados

previamente a raíz cuarta para crear una matriz de disimilitud de Bray-Curtis, empleándose el programa Primer 6 & Permanova (CLARKE & GORLEY 2006).

RESULTADOS

En los dos arrecifes se encontraron abundantes colonias del octocoral *Plexaura flexuosa* y de los corales blandos *Zoanthus pulchellus*, *Palythoa grandis* y *P. caribaeorum*, además de los corales pétreos *Diploria strigosa*, *D. labyrinthiformis*, *Siderastrea siderea* y *Colpopyllia natans*, fue común la presencia de la anémona *Stichodactyla helianthus* formando agregaciones compactas de numerosos individuos sobre el coral y arena, se observaron también los erizos *Trineustes ventricosus* y *Diadema antillarum* (Fig. 3), además se observaron varias especies de esponjas, ascidias y moluscos (no identificados en este trabajo). El listado de invertebrados bentónicos registrados totalizó 25 especies: 3 corales blandos, 1 anémona, 8 corales escleractíneos, 7 corales octocorales, 1 coral milepírido y 5 equinodermos (Tabla 1).

Entre las colonias de *M. alcicornis* se observaron franjas con arena, cochas de moluscos y coral fragmentados, además de parches dispersos de *T. testudinum*. Se identificaron 81 macroalgas: 26 Chlorophyta, 12 Heterokontophyta y 43 Rhodophyta (Tabla 1).



Fig. 1. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo en isla Cubagua, estado Nueva Esparta, Venezuela.

Se observó solamente la variante verde de *K. alvarezii* adherida al substrato coralino, evidenciándose la muerte de las colonias de *M. alcornis* afectadas. El alga invasora mostró pérdida de porciones apicales y cicatrices causadas por el consumo de los herbívoros, la morfología típica arborescente del alga se mantuvo entre las ramificaciones menos expuestas de *Millepora*.

Los dos parches coralinos estudiados presentaron una estructura comunitaria similar en donde el hidrocoral *M. alcornis* fue la especie dominante. El resumen estadístico de los valores de cobertura de las diferentes especies por estación se presenta en la Tabla 2. La diferencia principal entre ambas estaciones estuvo determinada por la invasión de *K. alvarezii* y el sobre crecimiento de *Caulerpa chemnitzia* en la estación 1, en donde llegaron a ser más abundantes que

M. alcornis en algunas áreas. Por el contrario, en la estación 2, que estuvo libre de *K. alvarezii*, la cobertura de *C. chemnitzia* fue mucho menor. Es importante destacar que *C. chemnitzia* fue el alga más abundante en ambos arrecifes.

En cuanto a los valores de cobertura de *K. alvarezii* en la estación 1, esta presentó un valor promedio de 10,5 % con un rango entre 7,34 y 14,91 % (Fig. 4), sin diferencias significativas entre los transectos, lo que indica una distribución homogénea del alga en el arrecife invadido.

En la figura 5 se comparan los valores medios de cobertura de *M. alcornis*, *K. alvarezii* y *C. chemnitzia*, esta última presentó un mayor porcentaje de cobertura en la estación 1 con respecto a la estación 2, libre de *K. alvarezii*.

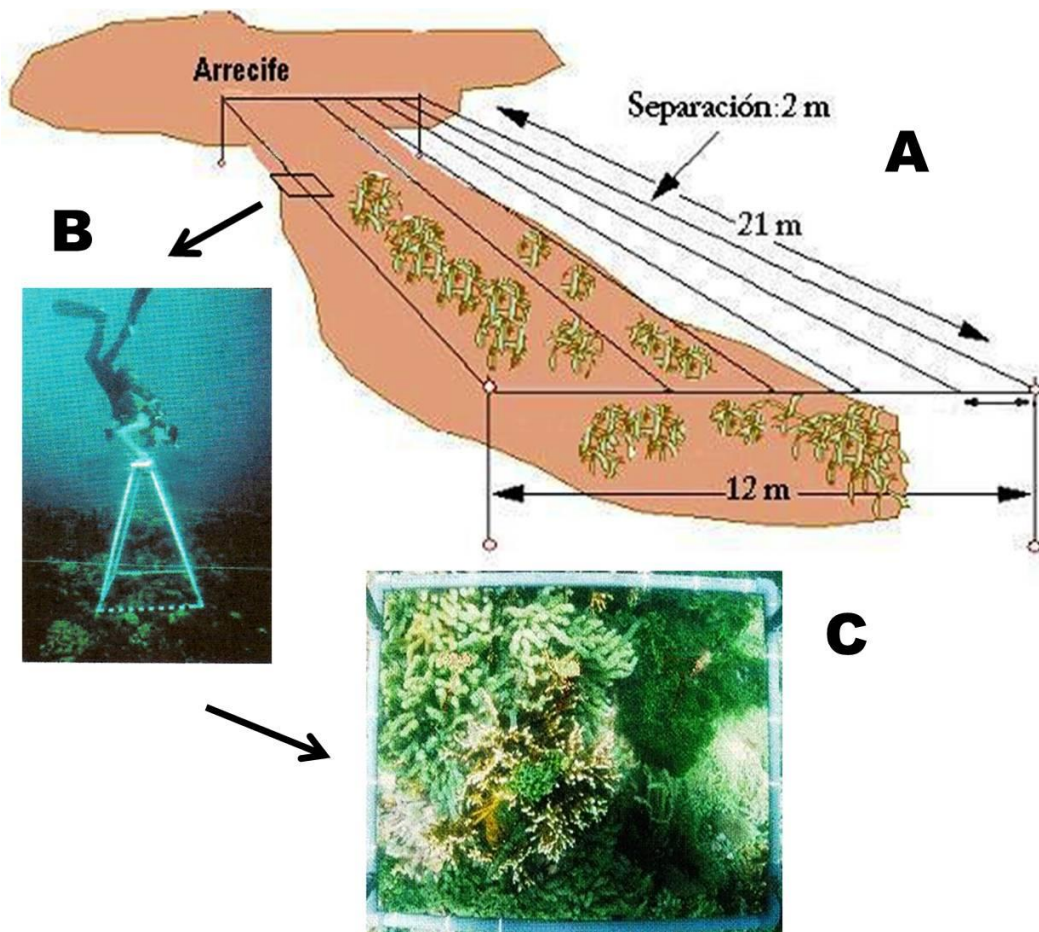


Fig. 2. Delimitación del área de muestreo y obtención de fotocuadratas. A: Disposición de transectos en el arrecife. B: Muestreo fotográfico con ayuda de un cuadrápodo. C: Fotocuadrata mostrando las macroalgas *K. alvarezii* y *C. chemnitzia* sobre *M. alcornis*.

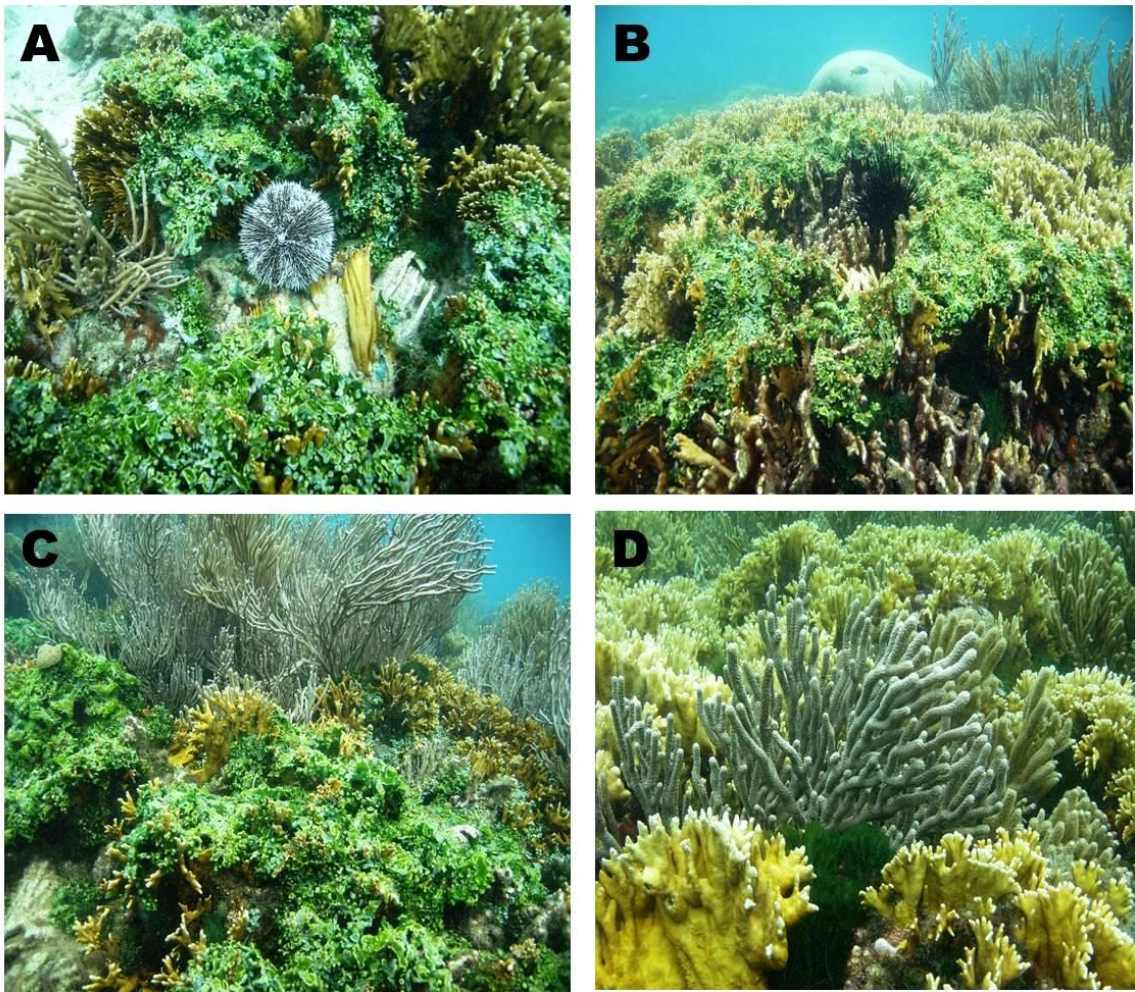


Fig. 3. Estación 1: A) El erizo *T. ventricosus* consumiendo al alga *K. alvarezii*. B) En el centro de la foto, único ejemplar de *D. antillarum* observado durante el estudio. C: Vista general del arrecife de *M. alcicornis* con una importante cobertura del alga invasora *K. alvarezii*. Estación 2: D) Arrecife de *M. alcicornis* libre del alga invasora y colonias del octocoral *P. flexuosa*, al centro el alga verde *B. pennata* var. *leprieurii*.

En la estación 1 se encontró una correlación negativa ($r = -0,70$) entre el porcentaje de cobertura de *K. alvarezii* y el porcentaje de cobertura de los corales (Fig. 6). También se obtuvo una relación inversa entre la abundancia de *C. chemnitzia* y el porcentaje de cobertura de los corales en el parche invadido y una correlación ligeramente positiva en la zona libre de *K. alvarezii* (Fig. 7).

La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas ($p = 0,01$) de los valores de cobertura coralina entre la estaciones 1 y 2, al igual que en el caso de *C. chemnitzia*, que mostró diferencias significativas entre ambas estaciones (Fig. 8).

El MDS evidenció diferencias significativas entre ambas estaciones, formándose dos grupos correspondientes a las estaciones 1 y 2 (Fig. 9).

Los índices de diversidad y equidad para los corales fueron muy bajos debido a la dominancia del *M. alcicornis* en ambas localidades, en la estación 1 la riqueza varió de 5 a 2 especies, con una diversidad máxima de 0,84 bits/ind; la mayor equidad fue de 0,52 (H' media: 0,47 bits/ind, J media: 0,31). En la estación 2 la mayoría de los transectos presentaron 4 especies de coral, una diversidad media de 0,2 bits/ind y una equidad media de 0,2; la máxima diversidad fue de 0,33 bits/ind (Fig. 10).

Al comparar los valores de diversidad coralina se determinó que no hubo diferencias significativas entre estaciones (KW = 0,78; $p > 0,05$), ni entre transectos (KW = 0,26; $p > 0,05$). Algo similar se determinó con los valores de equidad: estaciones (KW = 0,17; $p > 0,05$) y transectos (KW = 0,64; $p > 0,05$).

Cuando relacionamos la diversidad por transecto y los porcentajes de cobertura de *K. alvarezii* en la

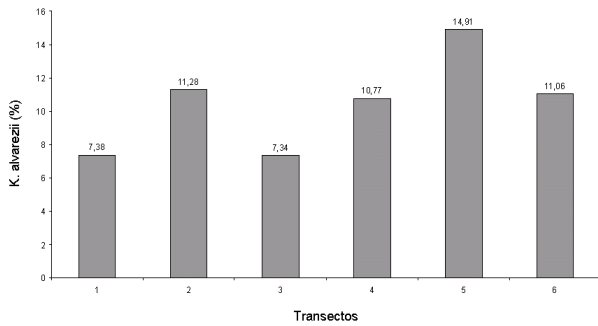


Fig. 4. Porcentaje de cobertura de *K. alvarezii* por transecto en la estación 1.

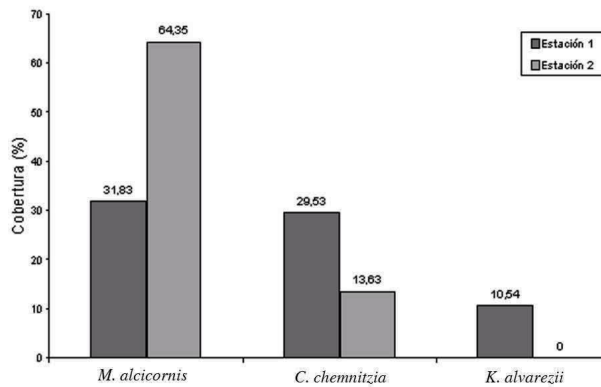


Fig. 5. Valores medios de porcentaje de cobertura de las especies más abundantes en las estaciones de muestreo.

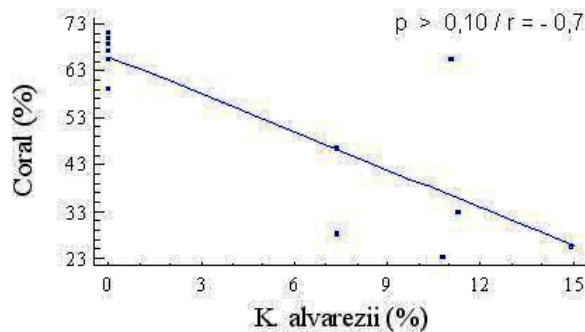


Fig. 6. Correlación entre los valores de cobertura de *K. alvarezii* y de los corales en la estación 1.

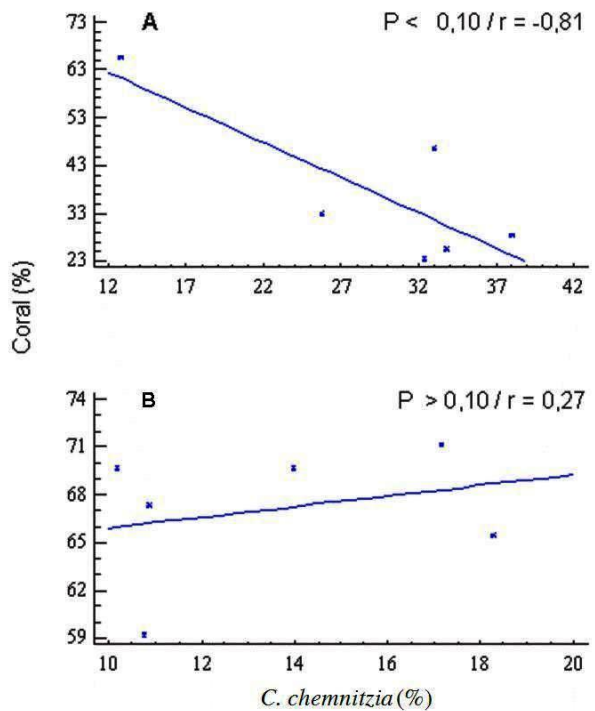


Fig. 7. Correlación entre los valores de cobertura de *C. chemnitzia* y de los corales en las estaciones 1 (A) y 2 (B).

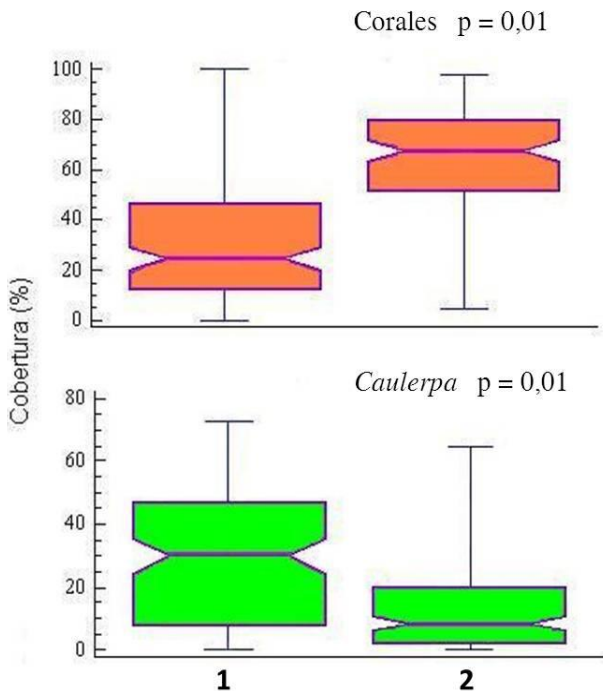


Fig. 8. Diagrama de caja de comparación entre las coberturas de los corales y *C. chemnitzia* de las estaciones 1 y 2 (prueba Kruskal-Wallis, P: valores).

estación 1, observamos una correlación negativa fuerte ($r = -0,70$) entre ambas variables (Fig. 11).

DISCUSIÓN

El arrecife coralino evaluado en isla Cubagua presentó una composición biológica típica para las costas poco profundas del nororiente de Venezuela, las especies de coral identificadas son comunes en la isla (RAMÍREZ-VILLARROEL 2001). Por su parte, VELÁZQUEZ-BOADAS & RODRÍGUEZ (2012) inventariaron la mayoría

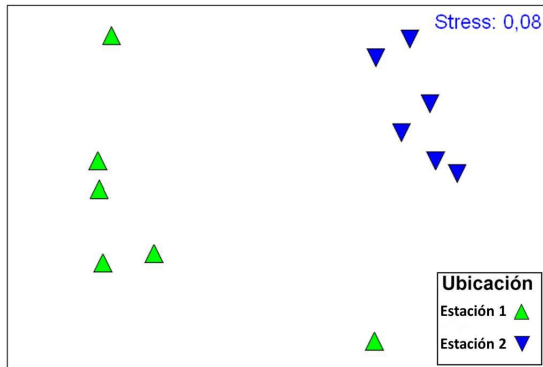


Fig. 9. Ordenación MDS de la comunidad arrecifal entre las estaciones 1 (invadida) y 2 (no invadida).

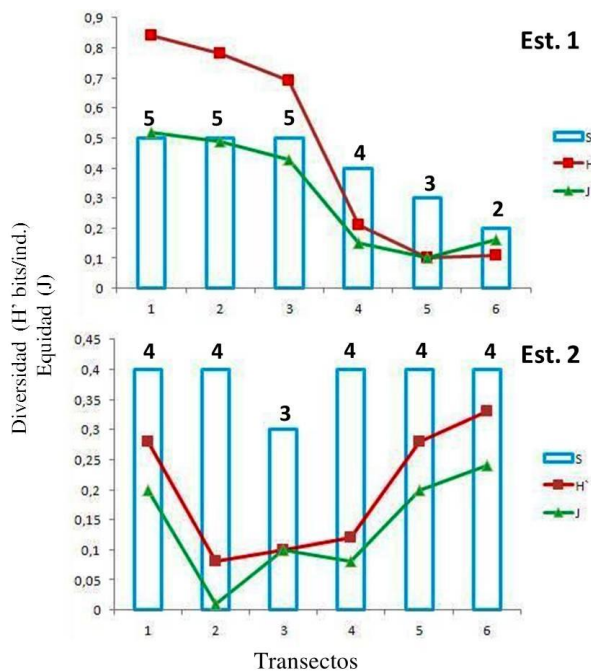


Fig. 10. Índices ecológicos: riqueza específica (S, valores resaltados sobre cada barra), equidad (J) y diversidad (H' : bits/ind), de los corales para cada transecto de las estaciones 1 y 2 en la costa este de isla Cubagua.

de las macroalgas identificadas en el presente trabajo, excepto *C. membranacea*, *B. hypnoides*, *H. opuntia*, *E. rallsiae*, *P. boergesenii*, *J. capillacea*, *P. subtilissima* y *C. variabile*, que son nuevos registros para Cubagua.

Los arrecifes coralinos dominados por hidrocorales hermatípicos son frecuentes en zonas con fuertes estresores ambientales, de estos el género *Millepora* es el más importante en el mar Caribe (CALDER & CAIRNS 2009), destacándose *M. alcornis* por formar complejas estructuras en las crestas arrecifales que soportan el impacto del oleaje (LEWIS 2006). Esta especie se encuentra muy bien distribuida en las islas y litorales costeros de Venezuela (RAMÍREZ-VILLARROEL 2001), es dominante en el Parque Nacional Mochima y golfo de Cariaco (SANT *et al.* 2002), configurando extensas formaciones en la punta sureste de isla Cubagua (CERVIGÓN 1989).

El arrecife estudiado se puede asignar como perteneciente al tipo *Millepora-Palythoa*-algas coralinaáceas costosas, típico de zonas continentales (DÍAZ-PULIDO *et al.* 2004), ocupando una zona transicional ya que las colonias de *Millepora* están entremezcladas con porciones arenosas y parches de *Thalassia*.

La diversidad de los corales en Cubagua es baja motivado a la influencia de la surgencia costera que mantiene baja la temperatura del agua durante gran parte del año (CERVIGÓN 1997), a lo cual podemos agregar factores antropogénicos como la pesca excesiva y el incremento de actividades recreacionales que ejercen una fuerte presión sobre estos arrecifes (RAMÍREZ-VILLARROEL 2001; RANGEL & TAGLIAFICO 2016).

Las mayores desviaciones estándar de los valores de cobertura de los diferentes organismos en la estación 1

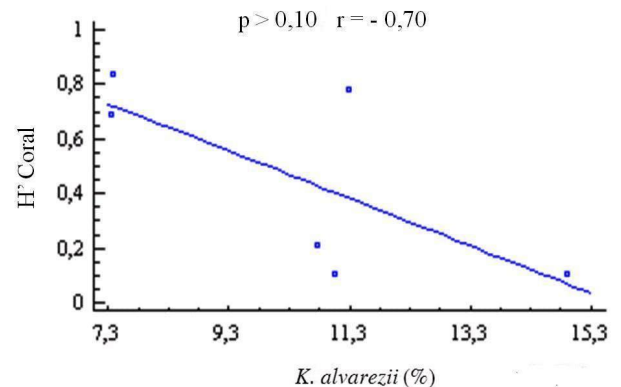


Fig. 11. Correlación entre los valores de diversidad (H') de los corales y el porcentaje de cobertura de *K. alvarezii* en la estación 1.

reflejan una mayor heterogeneidad en el sustrato por la presencia de zonas recubiertas por algas, áreas muertas y la presencia de especies oportunistas como *Z. pulchellus*, además la correlación negativa entre la cobertura de *K. alvarezii* y los corales es un indicador del efecto negativo que tiene la invasión del alga sobre el arrecife, por el contrario, en la estación 2 predomina la cobertura de colonias vivas de *M. albicornis*. SMITH (2003) encontró correlaciones negativas entre el recubrimiento de macroalgas y la abundancia de corales.

En muchas áreas costeras del Caribe se ha observado una disminución en la cobertura de coral vivo, lo cual se ha relacionado con procesos de sedimentación (CORTÉS & LEÓN 2002). En nuestro trabajo se descarta este proceso como causa de la disminución de cobertura coralina ya que la isla es sumamente árida y no existen cursos de agua. Las condiciones fisicoquímicas y profundidad son idénticas para ambas estaciones, por lo que es improbable que las diferencias encontradas se deban a estos factores.

La presencia masiva de *K. alvarezii* incide en la pérdida de cobertura de *M. albicornis* al provocar su muerte y acelerar la disgregación del arrecife al fragmentarse las estructuras coralinas dañadas. CHANDRASEKARAN *et al.* (2008) señalaron la pérdida de la integridad y posterior debilitamiento del esqueleto de *Acropora* spp. recubierto por *K. alvarezii* en la India. Las pocas especies de corales escleractineos encontrados en este estudio resultaron menos afectadas por *Kappaphycus*, como el caso de *D. strigosa*, que sólo presentó daños en las bases de las colonias, dificultando la forma redondeada de estos corales la adherencia del alga. LIRMAN (2001) señala que las formas masivas de coral mantienen la cobertura de tejido vivo sobre toda la superficie de la colonia y la competencia con las algas se concentra al perímetro de esta, donde existen áreas muertas disponibles para la colonización. En el caso de las gorgonias como *P. flexosa*, su morfología limita el contacto con el alga al pie de la colonia, en el área próxima al sustrato; la formas ramificadas y erguidas de los gorgonáceos favorecen su presencia en lugares donde las especies de corales pétreos están más restringidas (ALCOLADO 1990).

Nuestros resultados coinciden con los obtenidos por algunos investigadores en estudios realizados en Hawái con *K. alvarezii*, Woo *et al.* (1999) demostraron mediante series fotográficas de tiempo, que el alga crecía

y formaba densos mantos sobre el coral vivo, reportando porcentajes de cobertura media del 40%, por su parte SMITH *et al.* (2002) encontraron coberturas de un 80% de *Kappaphycus* sobre arrecifes coralinos. En la India se registró la invasión y desarrollo exitoso de *K. alvarezii* sobre colonias vivas del coral *Acropora* spp. matándolas por asfixia y sombreado (CHANDRASEKARAN *et al.* 2008).

El recubrimiento de *M. albicornis* por *K. alvarezii* en Cubagua propició el crecimiento masivo de *C. chemnitzia* en el área invadida, aumentando el área de blanqueamiento coralino. En la estación 1 el porcentaje de cobertura promedio de *C. chemnitzia* fue mayor que en el parche coralino libre de *K. alvarezii*, la suma de la cobertura de ambas especies en la estación 1 mostró que el 40% del coral se hallaba cubierto por las dos macroalgas. En la estación 2 el alga *C. chemnitzia* se observó principalmente hacia las porciones basales de *Millepora*. En el mar Adriático ha sido reportado el crecimiento de *C. racemosa* sobre bancos de coral madreporario *Cladocora caespitosa*, causando la retracción de pólipos y blanqueamiento de las colonias (ZULJEVIC & NIKOLIC 2008).

El género *Caulerpa* está caracterizado por tener estolones con variados tipos de frondas flexibles y un profuso conjunto de rizoides en diferentes partes del talo reptante que la fijan fuertemente sobre el sustrato (CARNEIRO *et al.* 2019), por lo que puede desarrollarse en lugares con fuertes corrientes y oleaje; además su estructura la protege contra la irradiación excesiva (GACIA *et al.* 1996), lo cual resulta ventajoso cuando crece en arrecifes tropicales poco profundos (COLLADO-VIDES & ROBLEDO 1999).

La destrucción de tejidos del coral libera sustancias orgánicas, favoreciendo a los organismos capaces de absorberlas, por lo que el coral afectado por *Kappaphycus* o *Caulerpa* puede aportar sustancias asimilables al medio circundante. HAYASHI *et al.* (2008) demostraron que *K. alvarezii* tiene una alta capacidad para remover nutrientes del ambiente y competir exitosamente con otros organismos autótrofos, presentando una elevada tasa de absorción de nitrógeno de las aguas circundantes (DY & YAP 2001). Un estudio del efecto de *K. alvarezii* cultivado en la bahía de Palk (Tamil Nadu, India) demostró que la declinación de los nutrientes en la columna de agua por el crecimiento del alga afectaba negativamente a las comunidades planctónicas y al meiobentos del área de cultivo (RAJARAM *et al.* 2021).

Tabla 1. Lista de especies de la flora y fauna identificadas en los arrecifes estudiados en la costa este de Isla Cubagua, estado Nueva Esparta, Venezuela.

PHYLUM ORDEN FAMILIA ESPECIE	PHYLUM ORDEN FAMILIA ESPECIE
CHLOROPHYTA	SPHACELARIALES
ULVALES	SPHACELARIACEAE
ULVACEAE	<i>Sphacelaria novae-hollandiae</i> Sonder
<i>Ulva clathrata</i> (Roth) C. Agardh	<i>S. rigidula</i> Kützinger
<i>U. flexuosa</i> Wulfen	DICTYOTALES
<i>U. lactuca</i> Linnaeus	DICTYOTACEAE
<i>U. reticulata</i> Forsskål	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> (Kütz.) D'Paula & D'Clerck
CLADOPHORALES	<i>Dictyopteris delicatula</i> Lamouroux
CLADOPHORACEAE	<i>Dictyota bartayresiana</i> Lamouroux
<i>Chaetomorpha antennina</i> (Bory) Kützinger	<i>D. menstrualis</i> (Hoyt) Schn., Hörning & Weber-Peu
<i>C. gracilis</i> Kützinger	<i>D. mertensii</i> (Martius) Kützinger
<i>C. linum</i> (Müller) Kützinger	<i>Padina antillarum</i> (Kützinger) Piccone
<i>Cladophora montagneana</i> Kützinger	<i>P. boergesenii</i> Allender & Kraft
<i>C. prolifera</i> (Roth) Kützinger	FUCALES
<i>C. vagabunda</i> (Linnaeus) Hoek	SARGASSACEAE
SIPHONOCLADALES	<i>Sargassum polyceratum</i> Montagne
BOODLEACEAE	
<i>Boodlea composita</i> (Harvey) Brand	RHODOPHYTA
<i>Cladophoropsis membranacea</i> (C. Agardh) Børgesen	ERYTHROPELTIDALES
<i>Phyllocladon anastomosans</i> (Harvey) Kraft & Wynne	ERYTHROTRICHIACEAE
VALONIAACEAE	<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh
<i>Valonia macrophysa</i> Kützinger	<i>Sahlingia subintegra</i> (Rosenvinge) Kornmann
BRYOPSIDALES	BONNEMAISONIALES
BRYOPSIDACEAE	BONNEMAISONIACEAE
<i>Bryopsis hypnoides</i> Lamouroux	<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan
<i>B. pennata</i> var. <i>leprieurii</i> (Kützinger) Collins & Hervey	CORALLINALES
CAULERPACEAE	HAPALIDIACEAE
<i>Caulerpa chemnitzia</i> (Esper) Lamouroux	<i>Lithothamnion</i> sp.
<i>C. cupressoides</i> (West) C. Agardh	CORALLINACEAE
<i>C. macrophysa</i> Sonder & Kützinger	<i>Hydrolithon farinosum</i> (Lamou.) Penrose & Chamb.
<i>C. mexicana</i> Sonder & Kützinger	<i>Neogoniolithon</i> sp.
<i>C. racemosa</i> (Forsskål) J. Agardh	<i>Amphiroa fragilissima</i> (Linnaeus) Lamouroux
<i>C. sertularioides</i> (Gmelin) Howe	<i>Jania capillacea</i> Harvey
<i>C. sertularioides</i> f. <i>brevipes</i> (J. Agardh) Svedelius	<i>J. pedunculata</i> var. <i>adhaerens</i> (Lamouroux) Harvey,
CODIACEAE	Woelkerling & Revers
<i>Codium repens</i> P. Crouan & H. Crouan	NEMANIALES
<i>C. taylorii</i> Silva	GALAXAURACEAE
HALIMEDACEAE	<i>Galaxaura rugosa</i> (Ellis & Solander) Lamouroux
<i>Halimeda opuntia</i> Lamouroux	LIAGORACEAE
	<i>Liagora ceranoides</i> Lamouroux
HETEROKONTOPHYTA	CERAMIALES
ECTOCARPALES	CALLITHAMNIACEAE
ACINETOSPORACEAE	<i>Crouania attenuata</i> (C. Agardh) J. Agardh
<i>Hinckia mitchelliae</i> (Harvey) Silva	CERAMIACEAE
ECTOCARPACEAE	<i>Centroceras clavulatum</i> (C. Agardh) Montagne
<i>Ectocarpus rallsiae</i> Vickers	<i>C. gasparinii</i> (Meneghini) Kützinger

Ceramium diaphanum (Lightfoot) Roth
C. nitens (C. Agardh) J. Agardh
 DASYACEAE
Dasya baillouviana (Gmelin) Montagne
D. corymbifera J. Agardh
 RHODOMELACEAE
Acanthophora muscoides (Linnaeus) Bory
A. spicifera (Vahl) Børgesen
Bryocladia thrysiger (J. Agardh) Schmitz
Chondria dasyphylla (Woodward) C. Agardh
C. sedifolia Harvey
Herposiphonia secunda (C. Agardh) Ambrogn
Laurencia dendroidea (J. Agardh)
L. microcladia Kützing
L. obtusa (Hudson) Lamouroux
Palisada perforata (Bory) Nam
Polysiphonia subtilissima Montagne
Yuzurua poiteaui (Lamouroux) Martin-Lescanne
 SPYRIDACEAE
Spyridia clavata Kützing
 GELIDIALES
 GELIDIACEAE
Gelidium pusillum (Stackhouse) Le Jolis
 PTEROCLADIACEAE
Pterocladia bartlettii (Taylor) Santelices
 GIGARTINALES
 CYSTOCLONACEAE
Hypnea cornuta (Kützing) J. Agardh
H. musciformis (Wulfen) Lamouroux
H. spinella (C. Agardh) Kützing
Kappaphycus alvarezzi (Doty ex Silva)
 PHYLLOPHORACEAE
Gymnogongrus tenuis J. Agardh
 GRACILARIALES
 GRACILARIACEAE
Gracilaria cervicornis (Turner) J. Agardh
G. mammillaris (Montagne) Howe
 HALYMENIALES
 HALYMENIACEAE
Grateloupia filicina (Lamouroux) C. Agardh
 RHODYMENIALES
 CHAMPIACEAE
Champia parvula (C. Agardh) Harvey
 LOMENTARIACEAE
Ceratodictyon variable (Grev. & J. Agardh) Norris
 MAGNOLIOPHYTA
 HYDROCHARITALES
 HYDROCHARITACEAE
Thalassia testudinum Banks ex König
 CNIDARIA
 MILLEPORINA

MILLEPORIDAE
Millepora alcicornis (Linnaeus, 1758)
 ZOANTHARIA
 SPHENOPIDAE
Palythoa caribaeorum (Duchassaing & Mich., 1860)
Palythoa grandis (Verrill, 1900)
 ZOANTHIDAE
Zoanthus pulchellus (Duchassaing & Mich., 1864)
 ACTINARIA
 STICHODACTYLIDAE
Stichodactyla helianthus (Ellis, 1768)
 ALCYONACEA
 ANTHOTHELIDAE
Erithropodium caribaerum (Ducha. & Miche. 1860)
 PLEXAURIDAE
Plexaura flexuosa (Lamouroux, 1821)
Eunicea tourneforti (Milne Edwards & Haime, 1848)
Plexaurella dichotoma (Esper, 1791)
Muricea atlantica (Kükenthal, 1919)
M. muricata (Pallas, 1766)
 GORGONIIDAE
Pseudoterogorgonia acerosa (Pallas, 1766)
 SCLERACTINIA
 FAVIINAE
Favia fragum (Esper, 1788) M. Edw. & Haime, 1848
Diploria labyrinthiformis (L., 1758) Vaughan, 1901
D. strigosa (Dana, 1846) Vaughan & Wells, 1943
Colpopyllia natans (Houttuyn, 1772) Matthai, 1928
 DENDROGYRIIDAE
Dichocoenia stockesii (M. Edw. & Haime, 1848)
 AGARICIIDAE
Agaricia agaricites (Linnaeus, 1758) Dana, 1846
 SIDERASTRAEIDAE
Siderastrea siderea (Ellis & Solander, 1786) Milne
 Edwards & Haime, 1849
 PORITIIDAE
Porites astreoides (Lamarck, 1816)
 ECHINODERMATA
 CIDAROIDA
 CIDARIDAE
Eucidaris tribuloides (Lamarck, 1816)
 DIADEMATOIDA
 DIADEMATIDAE
Diadema antillarum (Philippi, 1845)
 TEMNOPLEUROIDA
 TOXOPNEUSTIDAE
Agaricia agaricites (Linnaeus, 1758) Dana, 1846
Lytechinus variegatus (Lamarck, 1816)
Tripneustes ventricosus (Lamarck, 1816)
 ECHINOIDA
 ECHINOMETRIDAE
Echinometra lucunter (Linnaeus, 1758)

Muchas macroalgas producen sustancias químicas que les permiten competir por el sustrato con otros organismos, o impiden su consumo por los herbívoros. Uno de los mecanismos que hace a *Caulerpa* una invasora exitosa es la producción de sustancias alelopáticas como caulerpina, caulerpinina, caulerpicina, terpenos y alcaloides, que reducen el crecimiento de macrofitas competidoras y resultan tóxicos para muchos herbívoros (BOX *et al.* 2010; MAO *et al.* 2011). Por otra parte, *K. alvarezii* también metaboliza varios compuestos bioactivos (PRABHA *et al.* 2013). En un estudio sobre los compuestos presentes en *K. alvarezii* colectada en isla Cubagua, D'ARMAS *et al.* (2020) encontraron distintos metabolitos secundarios con elevada bioactividad, observando efectos deletéreos de extractos del alga en larvas del crustáceo *Artemia salina* (CL50 < 300 µg.ml⁻¹). En el presente trabajo *K. alvarezii* mostró marcas de herbivoría, por el contrario no fue evidente el pastoreo sobre *C. chemnitzia*. Se ha demostrado que algunos compuestos químicos de las macroalgas son más efectivos en algunos tipos de herbívoros que en otros, por lo que muchos invertebrados pueden establecerse e incluso consumir algas defendidas químicamente (DUFFY & HAY 1994).

Los erizos y peces herbívoros se alimentan de *K. alvarezii*, observándose los peces loros (*Halichoeres bivittatus* y *Sparisoma* sp.) y cirujanos (*Acanthurus* sp.) en el arrecife estudiado. Las algas exóticas no escapan al pastoreo ya que los herbívoros generalistas reemplazan funcionalmente a los consumidores de estas especies en sus áreas geográficas de distribución natural (VERMEIJ *et al.* 2009). En la India, GANESAN *et al.* (2006) reportaron pérdidas superiores al 10% de la biomasa de *Kappaphycus* en granjas de cultivo, señalando a los peces loro *Cetoscaru* sp. y cirujano *Acanthurus* sp. como los principales comensales.

Cubagua ha sido durante muchos años sometida a una explotación pesquera excesiva, lo que ha disminuido las poblaciones de herbívoros marinos (PARRA & RUIZ 2003; TAGLIAFICO *et al.* 2011). En este trabajo, además del erizo *T. ventricosus*, se observó un ejemplar de *D. antillarum*, principal invertebrado herbívoro del Caribe que controla las algas en los ecosistemas arrecifales, lo que muestra la reducida población de este erizo en la zona estudiada, considerándose que 2 ind.m⁻² es la mínima densidad efectiva para la remoción de algas (STEINER & WILLIAMS 2006). La mortandad del 95% de

Tabla 2. Resumen estadístico por especies y tipo de sustrato de los porcentajes de cobertura en las estaciones 1 y 2 de la costa este de isla Cubagua, Venezuela.

Phylum o Clase	Especie	Media		D. Standard		Min - Max	
		E-1	E-2	E-1	E-2	E-1	E-2
Rhodophyta	<i>K. alvarezii</i>	10,53	0,0	11,84	0,0	0 - 56	0
	<i>L. microcladia</i>	0,08	0,20	0,1	0,6	0 - 2	0 - 5
Chlorophyta	<i>C. chemnitzia</i>	29,37	13,69	21,91	14,52	0 - 73	0 - 65
	<i>B. pennata</i>	0,39	0,71	1,07	1,22	0 - 7	0 - 5
Hydrozoa	<i>M. alcicornis</i>	31,65	64,37	25,25	21,07	0 - 100	4 - 98
Anthozoa	<i>S. helianthus</i>	0,34	0,51	0,74	1,08	0 - 6	0 - 7
	<i>Z. pulchelus</i>	1,50	0,57	4,10	3,36	0 - 31	0 - 13
	<i>P. grandis</i>	0,20	0,0	0,5	0,0	0 - 4	0
	<i>P. flexuosa</i>	4,52	1,86	15,42	8,52	0 - 86	0 - 68
	<i>D. strigosa</i>	0,075	0,0	0,002	0,0	0	0,4
Liliopsida	<i>T. testudinum</i>	0,51	2,69	1,26	5,75	0 - 8	0 - 27
Otros		0,965	1,99	0,64	1,08	0 - 4	0 - 7
Sustrato muerto		19,87	13,41	20,58	14,98	0 - 88	0 - 86

D. antillarum ocurrida durante el periodo 1983-1984 y sus lentas tasas de recuperación, inciden en el aumento de las poblaciones de algas en los arrecifes caribeños (LESSIOS *et al.* 1984; WILLIAN & POLUNIN 2001). A pesar de los pocos invertebrados herbívoros observados, el evidente pastoreo sobre *K. alvarezii* es un indicio de que los erizos pueden constituir un factor de control de esta alga invasora.

Algunos investigadores señalan que las interacciones positivas entre diferentes algas facilitan el establecimiento de las especies invasoras, provocando efectos adversos sobre los organismos autóctonos (INDERJIT *et al.* 2006). En este estudio se observó una relación sinérgica entre *K. alvarezii* y *C. chemnitzia*: el tipo de crecimiento y compuestos químicos producidos por *K. alvarezii* le permiten establecerse exitosamente sobre *Millepora*, siendo compensado el pastoreo de *Kappaphycus* por su elevada regeneración celular y rápido crecimiento, la muerte del coral aumenta el sustrato disponible que es colonizado por *C. chemnitzia*, que presenta un crecimiento estolonífero y es resistente al pastoreo de los herbívoros presentes en la zona, por lo que *C. chemnitzia* pasa a ser una especie oportunista que se expande a expensas del alga exótica.

Una comunidad coralina está experimentando una fase de cambio cuando la presión ejercida por un constante disturbio conlleva a la disminución prolongada de la cobertura de los corales, acompañado del incremento de la cobertura de algún tipo de organismo béntico, por lo general macroalgas, propiciando que haya un cambio de dominancia del sustrato de corales a algas, haciendo que la composición de especies de coral varíe o desaparezca, pasando de especies de lento crecimiento a especies de rápido crecimiento (INCODER-UJTL 2014). En isla Cubagua se ha detectado graves daños en las formaciones coralinas de Punta Charagato y Playa Conejo, con áreas coralinas muertas recubiertas del alga *U. lactuca* (RAMÍREZ-VILLARROEL 2001), por lo que la invasión de los corales por el alga exótica *K. alvarezii* en isla Cubagua y su efecto sobre la comunidad coralina puede sumarse a una serie de factores que atentan contra la integridad de los arrecifes de la isla y por extensión, de la región nororiental de Venezuela.

REFERENCIAS

ALCOLADO, P. 1990. *Generalidades sobre las comunidades de esponjas de la macrolaguna del Golfo de Batabano*. En: *El bentos de la macrolaguna*

del Golfo de Batabano. Instituto de Oceanología. Editorial Academia, Cuba. 18-24.

ALIDOOST-SALIMI, P., J. CREED, M. ESCH, D. FENNER, Z. JAAFAR, J. LEVESQUE, A. MONTGOMERY, M. ALIDOOST-SALIMI, J. PATTERSON-EDWARD, K. DIRAVIYA-RAJ & M. SWEET. 2021. A review of the diversity and impact of invasive non-native species in tropical marine ecosystems. *Mar. Biodiv. Rec.* 14(11): 1-19.

ASK E., A. BATIBASAGA, J. ZERTUCHE-GONZÁLEZ & M. DE SAN. 2003. *Three decades of Kappaphycus alvarezii (Rhodophyta) introduction to non-endemic locations*. En: *Proceedings of the 17th International Seaweed Symposium*. Chapman ARO, Anderson RJ, Vreeland V.J. & Davison I.R. (Eds.). Cape Town, South Africa, 28 January- 2 February 2001. Pp. 49-57.

BARRIOS, J. 2005. Dispersión del alga *Kappaphycus alvarezii* (Gigartinales, Rhodophyta) en la región nororiental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanog. Venezuela*, 44: 29-34.

BARRIOS, J., J. BOLAÑOS & R. LÓPEZ. 2007. Blanqueamiento de arrecifes coralinos por la invasión de *Kappaphycus alvarezii* (Rhodophyta) en isla Cubagua, estado Nueva Esparta, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanog. Venezuela* 46 (2): 147-152.

BAYER, F.M. 1961. *The Octocorallia of west Indian region. A manual for marine biologists*. The Hauge, Martinus Nijhoff, Netherlands. 373 pp.

BOX, A., A. SUREDA, P. TAULER, J. TERRADOS, N. MARBÀ, A. PONS & S. DEUDERO. 2010. Seasonality of caulerpenyna content in native *Caulerpa prolifera* and invasive *C. taxifolia* and *C. racemosa* var. *cylindracea* in the western Mediterranean Sea. *Bot. Mar.* 53: 367-375.

CALDER, D. & D. CAIRNS. 2009. *Hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) of the Gulf of Mexico*. En: *Gulf of Mexico-origins, and biota, biodiversity*. Felder, D. L. & D. K. Camp (Eds.). Texas A. & M. University Press, College Station, Texas. United States of America. 381-394.

CARNEIRO, V., M. OLIVEIRA-CARVALHO, J. BRITO, F. LIMA & E. GUEDES. 2019. Ocorrência e distribuição do gênero *Caulerpa* J.V. Lamour. (Bryopsidales - Chlorophyta) no estado de Alagoas, Nordeste Brasileiro. *Hoehnea* 46(4): 1-18.

CERVIGÓN, F. 1989. Isla de Cubagua. En: *Islas de Venezuela*. Editorial Arte, Caracas. Venezuela. 26-29.

- CERVIGÓN, F. 1997. *500 años de Cubagua. Atlas de la Isla de Cubagua*. Fundación Museo del Mar, Porlamar, Venezuela. 153 pp.
- CHANDRASEKARAN, S., N. NAGENDRAN, D. PANDIARAJA, N. KRISHNANKUTTY & B. KAMALAKANNAN. 2008. Bioinvasion of *Kappaphycus alvarezii* on corals in the Gulf of Mannar, India. *Curr. Sci.*, 94: 1167-1172.
- CLARKE, K. & R. GORLEY. 2006. *PRIMER v5 (and v6): User manual/tutorial, Primer-E*. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK.
- COLLADO-VIDES, L. & D. ROBLEDÓ. 1999. Morphology and photosynthesis of *Caulerpa* (Chlorophyta) in relation to growth form. *J. Phycol.* 35: 325-330.
- CONKLIN, E. & J. SMITH. 2005. Abundance and spread of the invasive red algae, *Kappaphycus* spp., in Kāneʻohe Bay, Hawaiʻi and an experimental assessment of management options. *Biol. Invasions* 7(6): 1029-1039.
- CORTÉS, J. & A. LEÓN. 2002. *Arrecifes coralinos del Caribe de Costa Rica*. INBio, Heredia. 140 pp.
- D'ARMAS, H., M. NEYRA, M. SEGNINI, L. BRITO & J. BARRIOS. 2020. Composición química y biotoxicidad del alga roja *Kappaphycus alvarezii* Doty (Solieriaceae). *Aquatechnica* 2(1): 31-40.
- DAWES, C. & A. MATHIESON. 2008. *The seaweeds of Florida*. Universidad de Florida. Florida, Estados Unidos. 591 pp.
- DE LA CRUZ-FRANCISCO, V., M. GONZÁLEZ-GONZÁLEZ & L. FLORES-GALICIA. 2016. Distribución de los hábitats bentónicos de la laguna del arrecife Enmedio, sistema arrecifal Lobos-Tuxpan, México. *Rev. Inv. Mar.* 36 (1): 63-78.
- DÍAZ-PULIDO, G., J. SÁNCHEZ, S. ZEA, J. DÍAZ & J. GARZÓN. 2004. Esquemas de distribución espacial en la comunidad bentónica de arrecifes coralinos continentales y oceánicos del Caribe Colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 28(108): 337-347.
- DUFFY, J. & M. HAY. 1994. Herbivore resistance to seaweed chemical defense: the roles of mobility and predation risk. *Ecology* 75: 1304-1319.
- DY, D. & H. YAP. 2001. Surge ammonium uptake of the cultured seaweed, *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty (Rhodophyta: Gigartinales). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 265: 89-100.
- EGGERTSEN, M. & C. HALLING. 2021. Knowledge gaps and management recommendations for future paths of sustainable seaweed farming in the Western Indian Ocean. *Ambio* 50: 60-73.
- GACIA, E., M. LITTLER & D. LITTLER. 1996. The relationships between morphology and photosynthetic parameters within the polymorphic genus *Caulerpa*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 204: 209-224.
- GANESAN, M., S. THRUPPATHI, N. SAHU & N. RENGARAJAN. 2006. *In situ* observation on preferential grazing of seaweed by some herbivores. *Curr. Sci.* 91(9): 1256-1260.
- GÓMEZ, M. & I. HERNÁNDEZ-ÁVILA. 2011. Equinodermos de la bahía de Tunant, estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 50(2): 209-231.
- GONZÁLEZ, P. 1970. Algunos octocorales de la isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* 9(1-2): 79-92.
- GUIRY, M. & G. GUIRY. 2021. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Disponible en: <http://www.algaebase.org>.
- HAYASHI, L., N. YOKOYA, S. OSTINI, R. PEREIRA & E. BRAGA. 2008. Nutrients removed by *Kappaphycus alvarezii* (Rhodophyta, Solieriaceae) in integrated cultivation with fishes in recirculating water. *Aquaculture* 277: 185-191.
- HENDLER, G., J. MILLER., D. PAWSON & P. KIER. 1995. *Sea stars, sea urchins, and allies Echinoderms of Florida and the Caribbean*. Smithsonian Institution Press, Washington and London. 390 pp.
- HUMANN, P. & N. DELOACH. 2006. *Reef coral identification*. Second edition, third printing. New world publication. Florida, USA. 278 pp.
- INCODER-UJTL. 2014. *Visión integral de los Archipiélagos de Nuestra Señora del Rosario y de San Bernardo. Parte I*. En: *Ambiente y Desarrollo en el Caribe colombiano*, 3(1). Instituto Colombiano de Desarrollo Rural; Universidad Jorge Tadeo Lozano, Seccional Caribe. 112 pp.
- INDERJIT, D., M. RAELETTI & S. KAUSKIK. 2006. Invasive marine algae: An ecological perspective. *Botanic. Rev.* 72 (2):153-178.

- LESSIOS, H., D. ROBERTSON & J. CUBIT. 1984. Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science* 226: 335-337.
- LEWIS, J. B. 1996. Spatial distribution of the calcareous hydrozoans *Millepora complanata* and *Millepora squarrosa* on coral reefs. *Bull. Mar. Sci.* 59(1): 188-195.
- LEWIS, J.B. 2006. The biology and ecology of the hydrocoral *Millepora* on coral reefs. *Adv. Mar. Biol.* 50: 1-55.
- LITTLER, D. & M. LITTLER. 2000. *Caribbean Reef Plant*. Editorial Offshore Graphics Inc. Washington, D. C. 542 pp.
- LIRMAN, D. 2001. Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reef* 19: 392-399.
- LOYD, M. & R. GHELARDI. 1964. A table for calculating the «equitability» component of species diversity. *J. Anim. Ecol.* 33: 217-225.
- MAO, S., D. LIU, X. YU & X. LAI. 2011. A new polyacetylenic fatty acid and other secondary metabolites from the Chinese green alga *Caulerpa racemosa* (Caulerpaceae) and their chemotaxonomic significance. *Biochem. Syst. Ecol.* 39: 253-257.
- MARGALEF, R. 1995. *Ecología*. Editorial Omega, Barcelona, España. 951 pp.
- PARRA, B. & L. RUIZ. 2003. Estructura de la comunidad de peces en la costa oriental de la isla de Cubagua, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 51(4): 197-203.
- PIRANI, N., L. HAYASHI, F. BERCHEZ, N. SUMIE & E. CABRAL. 2008. An alternative environmental monitoring approach to nonindigenous species introduced for maricultural purposes: the case of *Kappaphycus alvarezii* (Rhodophyta, Solieriaceae) cultivation in Brazil. *Oecol. Bras.* 12(2): 270-274.
- PRABHA, V., D. PRAKASH & P. SUDHA. 2013. Analysis of bioactive compounds and antimicrobial activity of marine algae *Kappaphycus alvarezii* using three solvent extracts. *Int. J. Pharm. Sci. Res.* 4 (1): 306-310.
- SÁNCHEZ, J., S. ZEA & J. DÍAZ. 1997. Gorgonian communities of two contrasting environments from oceanic Caribbean atolls. *Bull. Mar. Sci.* 61 (2): 61-72.
- SANT, S., A. PRIETO & E. DE ELGUEZABAL. 2002. Composición y estructura de la comunidad de corales en dos localidades del Golfo de Cariaco, Estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanog. Venezuela*, 41(1-2): 39-44.
- SELLERS, A., K. SALTONSTALL & T. DAVIDSON. 2015. The introduced alga *Kappaphycus alvarezii* (Doty ex P.C. Silva, 1996) in abandoned cultivation sites in Bocas del Toro, Panamá. *BioInvasions Records* 4(1): 1-7.
- SMITH, J., C. HUNTER & C. SMITH. 2002. Distribution and reproductive characteristics of nonindigenous and invasive marine algae in the Hawaiian island. University of Hawai Press. *Pacif. Sci.* 56(3): 299-315.
- SMITH, J. 2003. Invasive macroalgae on Hawaii's coral reefs: Impacts, interactions, mechanisms and management. *J. Phycol.* 39(1): 1-53.
- STEINER, S. & S. WILLIAMS. 2006. The density and size distribution of *Diadema antillarum* in Dominica (Lesser Antilles): 2001-2004. *Mar. Biol.* 149: 1071-1078.
- RAJARAM, R., S. RAMESHUMAR, B. PARAY & M. ALBESHR. 2021. Impacts of cultivation of red algae *Kappaphycus alvarezii* on planktonic and benthic faunal density in relation to environmental and hydrobiological parameters in tropical coastal ecosystem. *Acta Ecol. Sinica* 41: 39-49.
- RAMÍREZ-VILLARROEL, P. 2001. *Corales de Venezuela*. Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente; Fundaconferriy. Porlamar, Venezuela. 219 pp.
- RAMÍREZ-VILLARROEL, P. 2008. *Diccionario de islas de Venezuela*. Fondo editorial de la Universidad de Oriente; Instituto de prevención social del personal docente y de investigación de la Universidad de Oriente. Porlamar, Venezuela. 144 pp.
- RANGEL, M. & A. TAGLIAFICO. 2016. Estructura poblacional de *Atrina seminuda* y *Pinna carnea* (Bivalvia: Pinnidae) en la Isla de Cubagua, Venezuela. *Bol. Cent. Inv. Biol.* 50 (2): 164-180.
- RINCONES, R. & J. RUBIO. 1999. Introduction and commercial cultivation of the red alga *Eucheuma* in Venezuela for the production of phycocolloids. *World Aquac.* 30(2): 57-61.
- RODGERS, S. & E. COX E. 1999. Rate of spread of introduced rhodophytes *Kappaphycus alvarezii*, *Kappaphycus striatum* and *Gracilaria salicornia*,

- and their current distribution in Kāneʻohe Bay, Oʻahu Hawaiʻi. *Pac Sci.* 53(3): 232-241.
- SHANNON, C. & W. WEAVER. 1949. *The mathematical theory of communication*. Urbana Univ. Illinois Press. 117 pp.
- TAGLIAFICO, A., M. RANGEL & N. RAGO. 2011. Distribución y densidad de dos especies de holoturoideos en la isla de Cubagua, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 59: 843-852.
- TAYLOR, W. R. 1960. *Marine algae of the eastern tropical and subtropical coast of the America*. Lord Baltimore Press, Michigan University. 870 pp.
- VELÁZQUEZ-BOADAS, A. & J. RODRÍGUEZ. 2012. Catálogo: macroalgas y macrófitas acuáticas del estado Nueva Esparta, Venezuela. En homenaje a Mirella A. Aponte Díaz. Edición especial. *EcoCria* 12 y 13. 145 pp.
- VERMEIJ M., J. SMITH, C. SMITH, R. VEGA-THURBER & S. SANDIN. 2009. Survival and settlement success of coral planulae: independent and synergistic effects of macroalgae and microbes. *Oecologia* 159: 325–336.
- WEB FICOFLORA VENEZUELA. 2021. Catálogo de la Ficoflora de Venezuela. Gómez, S., Y. Carballo-Barrera, M. García & N. Gil (Eds.). Universidad Central de Venezuela, Caracas. Disponible en <http://www.ciens.ucv.ve/ficofloravenezuela>
- WILLIAN, I. & D. POLUNIN. 2001. Large-scale association between macroalgal cover and grazer biomass on mid-depth reefs in the Caribbean. *Coral Reefs* 19: 358-366.
- WOO, M., C SMITH & W. SMITH. 1999. *Ecological interaccion and impacts of invasive Kappaphycus striatum in Kane`Ohe bay, a tropical reef*. En: *Proce. First Nat. Conf. Mar. Bioinvaders*. Pederson, J. (Ed.) MIT Sea Grant Program, Cambridge, Massachusetts, USA. 186-191.
- ZULJEVIC, A. & V. NIKOLIC. 2008. The highly invasive alga *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* poses a new threat to the banks of the coral *Cladocora caespitosa* in the Adriatic Sea. *Coral Reef* 27: 441-452.

RECIBIDO: MAYO2021

ACEPTADO: JULIO 2021