

EFFECTO DEL APACENTAMIENTO DE LOS ERIZOS  
*LYTECHINUS VARIEGATUS* Y *ECHINOMETRA LUCUNTER*  
SOBRE LAS COMUNIDADES MARINAS DE LA BAHIA DE  
MOCHIMA, VENEZUELA.

JORGE L. RODRÍGUEZ\*

Centro de Estudios Oceanológicos, Universidad Simón Bolívar, Quizandal, Estado  
Carabobo, Venezuela.

y

FREDDY LOSADA.

Departamento de Biología de Organismos e INTECMAR, Universidad Simón Bolívar,  
Apartado 80659, Sartenejas, Estado Miranda, Venezuela.

RESUMEN: Varias especies de equinoideos han sido señaladas como reguladoras importantes de la estructura de sus comunidades al modificar, con su actividad herbívora o depredadora, la abundancia y distribución de plantas e invertebrados bénticos. En el presente estudio, se efectuó la manipulación de densidades con los erizos *Lytechinus variegatus* y *Echinometra lucunter* en la Bahía de Mochima. La tasa de consumo promedio de *L. variegatus* sobre *Thalassia testudinum* resultó ser 1,82 g peso seco/ind/semana, lo cual corresponde a un 3% de la biomasa total de esta planta en la zona. La tasa de consumo promedio de *E. lucunter* sobre varias especies de algas resultó ser 1,27 g peso seco/ind/semana o un 5% de la biomasa total de algas. Esto significa que en el área estudiada, ambos equinoideos hacen uso de sus respectivos recursos tróficos en proporciones similares. Se observaron evidencias del uso de estrategias para evitar el exceso de apacentamiento en *L. variegatus*. Mientras el consumo total de los individuos en experimentación aumentaba logarítmicamente con el aumento de la densidad, el consumo individual disminuía progresivamente. Una disminución similar fue observada en el consumo individual de *L. variegatus* a medida que aumentaban los días de encierro en jaulas. También se observó una tendencia por parte de *L. variegatus* a emigrar fuera de las áreas denudadas, lo cual indicaba que la perturbación sobre las praderas de *Thalassia* no se mantiene por tiempos prolongados. Además, hay evidencia de que si la perturbación no afecta al rizoma de la planta, la resiliencia del sistema es alta. El erizo *E. lucunter* también mostró estrategias tendientes a evitar una situación de exceso de apacentamiento. Mientras que la densidad crítica para la zona de estudio se estimó en 4-5 ind/m<sup>2</sup>, en lugares cuyas densidades naturales eran de 6-7 ind/m<sup>2</sup>, no se observaron evidencias de exceso de apacentamiento. Los experimentos realizados con *E. lucunter* sugieren que a densidades de 8-11 ind/m<sup>2</sup>, estos erizos ocasionan una fuerte denudación en la cobertura de las algas, con la consecuente disminución en la diversidad y biomasa de la comunidad. Por otra parte, una reducción en la intensidad del apacentamiento (0-1 ind/m<sup>2</sup>) disminuye el número de especies de la comunidad e influye en los porcentajes de cobertura de las asociaciones de algas dominantes y de mayor capacidad competitiva.

ABSTRACT: Several echinoid species have been reported to regulate their community structure, by modifying, through their herbivorous or predatory activity, the abundance and distribution of marine plants and benthic invertebrates. In this study, density manipulations were done on the sea urchin species *Lytechinus variegatus* and *Echinometra lucunter* at Bahía de Mochima. The mean consumption rate for *L. variegatus* on *Thalassia testudinum* was estimated of 1.82 g dry weight/urchin/week, which corresponds to 3% of the total plant biomass for this area. The mean consumption rate for *E. lucunter* on several algal species was estimated on 1.27 g dry weight/urchin/week or a 5% of the total algal biomass. This

\* Dirección actual: P.O. BOX 5218, Biology Department, North Texas, State University, Denton, Texas 76203, U.S.A.

means that both of these echinoids are using similar proportions of their trophic resources at the study site.

Several strategies to avoid overgrazing were observed to be used by *L. variegatus*. While the total consumption on the individuals showed a logarithmic increase with a corresponding density increase, the individual consumption of the urchins decreased progressively. A similar decrease was observed in the individual consumption of *L. variegatus* with an increase of the time of caging. An emigrating tendency of *L. variegatus* was also observed towards regions outside of grazed areas, which indicates that the predation disturbance upon the *Thalassia* beds would not be maintained over a long time. Moreover, there are indications that if disturbance does not affect the rhizome of the plant, the resilience of the system remains high. The sea urchin *E. lucunter* also showed strategies to avoid overgrazing. While the critical density for the study site was estimated in 4-5 ind/m<sup>2</sup>, the places where the natural density were of 6-7 ind/m<sup>2</sup>, would not show any evidence of overgrazing. The results suggest that at densities of 8-11 ind/m<sup>2</sup>, *E. lucunter* strongly reduces the percentage of algal cover, increases the bare substrate, decreases species diversity and biomass of the community. On the other hand, a reduction on the grazing intensity (0-1 ind/m<sup>2</sup>) would decrease the number of species of the community and also would influence on the cover of the dominant algae associations which have a greater competitive ability.

## INTRODUCCION

Recientemente, numerosos trabajos han resalta-do el papel que juegan algunos equinoideos en la organización de varias comunidades marinas de aguas someras (PAINE y VADAS, 1969; OGDEN *et al.*, 1973; SAMMARCO *et al.*, 1974; BAK y VAN EYS, 1975; OGDEN, 1976; GLYNN *et al.*, 1978; SAMMARCO, 1980, 1982). Se ha señalado que el apacentamiento que ejercen los erizos sobre sus comunidades, contribuye en mayor o en menor grado a lo largo del tiempo, a controlar la estructura de la comunidad alterando la composición, distribución, abundancia y el número de especies que la integran.

La técnica de la manipulación experimental de las densidades poblacionales del herbívoro o depredador en su propio hábitat, ha sido muy utilizada con buenos resultados (para una visión de este tema, ver CONNELL, 1974 y PAINE, 1977). Esta técnica consiste, en la alteración de la densidad poblacional de una especie en estudio por la adición y/o eliminación de individuos en una localidad determinada y la observación o registro cuantitativo, de los cambios que se originan en la estructura de la comunidad a partir de esas manipulaciones.

Algunos autores han llamado la atención sobre las limitaciones en la interpretación de los resultados de las manipulaciones experimentales de las comunidades marinas. ORIANS (1980) considera que esa interpretación puede ser problemática, ya que las especies han coevolucionado y la eliminación o adición de una o más de estas especies no sólo cambia la di-

versidad del sistema, sino también muchos de los parámetros interactivos. DAYTON y OLIVER (1980) discuten varias limitaciones metodológicas de algunas manipulaciones realizadas en comunidades. Sin embargo, las manipulaciones de densidades, constituyen la mejor aproximación para el estudio de las fluctuaciones en densidades de herbívoros o depredadores que naturalmente suelen ocurrir. Dichas fluctuaciones naturales están bien ejemplificadas en equinodermos. Un buen ejemplo, lo constituye la proliferación de la estrella de mar *Acanthaster planci* en las costas de Australia, a finales de la década de los 60 y su consecuente acción sobre las especies de coral de la Gran Barrera Australiana (CHESHER, 1969; PORTER, 1972). Otro ejemplo lo constituye el desproporcionado aumento en la densidad poblacional de *L. variegatus* reportado por CAMP *et al.* (1973) en Florida y las marcadas reducciones naturales en las densidades del erizo *Diadema antillarum* ocurridas recientemente en el Caribe, cuyos efectos sobre la estructura comunitaria arrecifal, están siendo notorios en las costas venezolanas (F. LOSADA, *observ. pers.*) y en otras áreas del Caribe (BAK *et al.*, 1984; LESSIOS *et al.*, 1984). Por este motivo, los autores del presente artículo consideran que es válida la técnica de manipulación de densidades poblacionales, particularmente en relación a los equinodermos.

En general, se ha observado que al reducir la presión depredadora en las comunidades marinas, si ésta no ha sido muy intensa, ocurre una notable disminución en la diversidad de especies así como modificaciones en la biomasa, dominancia y composición de especies en dichas comunidades (JONES, 1948;

SOUTHWARD, 1953, 1964; CASTENHOLZ, 1961; RANDALL, 1961; PAINE, 1966; HAVEN, 1973; KARLSON, 1978; SAMMARCO, 1980, 1982).

En el presente trabajo se realizaron experimentos con dos especies de equinoideos: *Lytechinus variegatus* y *Echinometra lucunter*. Ambas especies se encuentran con frecuencia en la misma zona de la Bahía de Mochima, haciendo uso de diferentes recursos alimenticios y habitáculos. El objetivo principal del trabajo era conocer los efectos del apacentamiento de estas especies sobre las comunidades marinas a las cuales pertenecen, haciendo uso de las técnicas de manipulación de sus densidades. Entre la información requerida, se deseaba conocer la densidad crítica de la población (densidad a partir de la cual el consumo del herbívoro iguala la producción local de la planta). También se deseaba observar los cambios en la biomasa del principal recurso alimenticio (*Thalassia testudinum* en el caso de *Lytechinus variegatus* y diversas algas, en el caso de *Echinometra lucunter*) al variar la densidad de erizos. Por último, era necesario determinar la respuesta de dichas comunidades ante la presión depredadora del erizo, es decir, los cambios estructurales que ocurren en la comunidad ante un exceso de apacentamiento, la recuperación de la biomasa, la incorporación de nuevas especies al sistema (si es el caso) y cambios en dominancia de especies dentro de la comunidad.

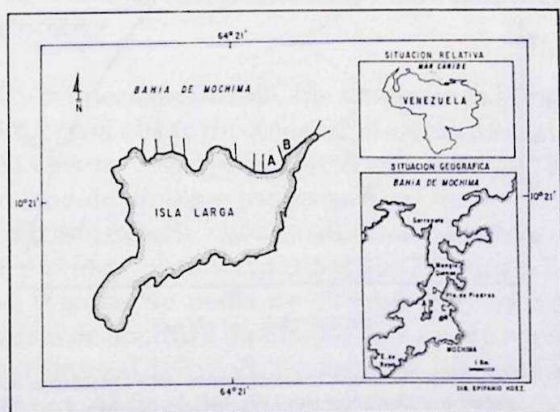


Fig. 1. Mapa de la Bahía de Mochima mostrando los sectores donde se realizaron los experimentos y la disposición de los muros en Isla Larga.

## AREA DE ESTUDIO

La Bahía de Mochima está situada a unos 30 Km de la ciudad de Cumaná, formando parte del Parque Nacional Mochima. La bahía tiene unos 7 Km de largo por 0,3 a 3,4 Km de ancho. Dentro de la bahía, a 1500 m del pueblo de Mochima, está ubicada Isla Larga (Fig. 1); esta isla de pequeñas dimensiones (500 m de largo por 200 m de ancho), constituye la principal área de estudio de este trabajo. Al norte de la isla se encuentran 10 muros, construidos aproximadamente en 1970, con el objetivo inicial de cultivar langostas. A excepción de ciertos sectores totalmente sumergidos a profundidades de hasta 3,5 m, los muros no llegan a estar a más de 2 m de profundidad; asociada a sus paredes, se encuentra toda una comunidad de animales y macroalgas epibentónicas así como también el erizo *Echinometra lucunter*, siendo éste el principal herbívoro del sistema. En el presente trabajo, se utilizaron ambas caras del quinto muro en dirección E-W, para el estudio de la relación *Echinometra* -algas.

En el espacio existente entre cada muro, se extienden praderas de la angiosperma marina *Thalassia testudinum*, las cuales se encuentran limitadas por el mangle rojo *Rhizophora mangle* hacia la playa y por montículos del falso coral *Millepora alcicornis*, en dirección hacia el mar. En este sector, se llevaron a cabo los experimentos para el estudio de la relación *Lytechinus*-*Thalassia*. (Fig. 1, A y B). Hacia el canal central de la Bahía se hallan las localidades de Ensenada de Váquira (Fig. 1, C) y Punta de Piedras (Fig. 1, D), en donde también existen praderas de *T. testudinum*, en las cuales se realizaron muestreos para estimar densidades de erizos y biomasa de la planta. En Punta de Piedras además, se llevó a cabo un experimento de eliminación de erizos.

## MATERIALES Y METODOS

### RELACION *Lytechinus variegatus* - *Thalassia testudinum*

Con el objeto de verificar si existía alguna relación entre la biomasa de *Thalassia testudinum* y la densidad natural de *Lytechinus variegatus*, se selec-

cionaron cuatro distintas localidades en la Bahía: dos con densidad de erizos cercana a cero (sectores A y C de la Fig. 1) y dos con una mayor densidad de erizos (sectores B y D de la Fig. 1). Para tal fin se realizó una inspección visual de toda la Bahía, en la cual se observó la presencia o ausencia de *Lytechinus variegatus* sobre praderas de fanerógama. Las comparaciones entre la biomasa de *T. testudinum* y la densidad natural del erizo, fueron realizadas sólo entre sectores cercanos que presentasen diferencias de densidad del erizo apreciables en la inspección previa, por lo tanto, se compararon los sectores A y B entre sí, separadamente de los sectores cercanos C y D. En cada sector se recolectaron al azar, siete muestras de la cobertura vegetal de *T. testudinum*, cortando manualmente las hojas a nivel del sustrato sin considerar trozos de rizoma, utilizando una unidad de muestreo de 0,25 m<sup>2</sup>. Posteriormente, se procedió al lavado de las muestras con agua y al secado en una estufa a 65-70 °C durante 48 horas. El peso seco se determinó usando una balanza con una precisión de 0,01 g.

Para determinar las densidades de erizos en cada sector, se seleccionaron al azar, 20 cuadratas de 1 m<sup>2</sup>. Cada cuadrata era colocada según un par de números aleatorios, siguiendo un patrón de coordenadas cartesianas que se hizo coincidir con la numeración (en cm) de una cinta métrica de 50 m. Una vez ubicada la cuadrata se procedió a contar el número de individuos de *L. variegatus* presentes. Los datos fueron analizados utilizando un test de Student, no pareado entre los sectores cercanos (SOKAL y ROHLF, 1969).

EXPERIMENTOS DE MANIPULACIÓN DE DENSIDADES DE ERIZOS

Se efectuaron dos experimentos de campo utilizando la técnica de manipulación de densidades. Por una parte, se efectuó un experimento de adición de erizos, para lo cual se seleccionó un área rectangular (8 m x 4,5 m) localizada entre los muros 4 y 5 (Fig. 2); dicha zona carecía por completo de ejemplares de *L. variegatus*. Esta área fue cercada en sus extremos utilizando tela metálica de 1,5 cm de diámetro de malla, con una altura de 0,5 m. Antes de realizar la adición de erizos, se extrajeron al azar 6 muestras de *T. testudinum* en la región inmediata al área de experimentación, utilizando una unidad de muestreo de 0,25 m<sup>2</sup>. Estas muestras se utilizaron para estimar la

biomasa inicial de *Thalassia* y el porcentaje de la superficie de la hoja colonizada por epibiontes. Este último estimado se realizó seleccionando al azar 100 hojas de *T. testudinum* y midiendo el área total de la hoja y el área de ésta colonizada por epibiotas utilizando una retícula milimetrada.

En la costa sur de Isla Larga se colectaron un total de 360 individuos (intervalo de talla: 6-8 cm de diámetro) y se añadieron al área experimental para lograr una densidad inicial de 10 ind/m<sup>2</sup>. Al introducir los animales en la zona de estudio, se tuvo cuidado de distribuirlos lo más homogéneamente posible. Algunos erizos, se salían fuera del área por lo que fue preciso reemplazarlos con regularidad (cada 3 a 8 días), reponiendo de este modo la densidad experimental la cual nunca fue menor de 7 ind/m<sup>2</sup>. Después de transcurridos 50 días, se dió por finalizado el experimento de adición y se colectaron un total de 10 muestras de *Thalassia* para efectuar las mismas medidas realizadas al inicio de la manipulación. Este muestreo se realizó aleatoriamente, lanzando un cuadrado metálico de 0,25 m<sup>2</sup> dentro del área de experimentación.

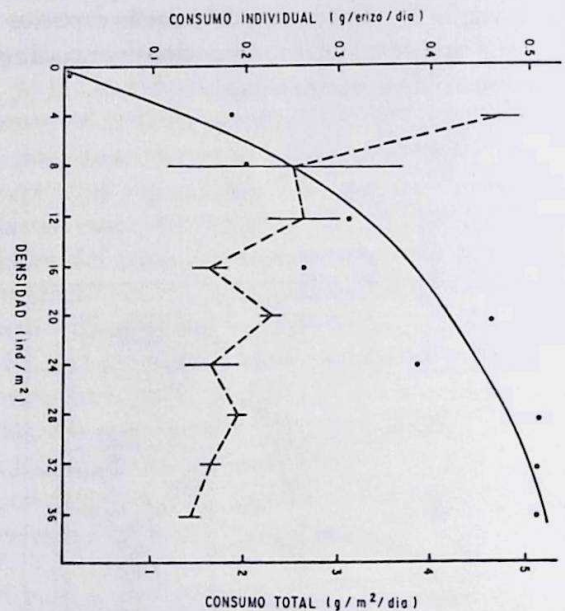


Fig. 2 Consumo de *Thalassia testudinum* por *Lytechinus variegatus* a diferentes densidades de equinoideo. Línea continua: consumo de la planta por la totalidad de los erizos. Línea interrumpida: consumo promedio de la planta por individuo de *L. variegatus*. Barras verticales: error típico de la media.

El experimento de eliminación fue efectuado en la zona de Punta de Piedra (Fig. 1D). Se cercó un área de 36 m<sup>2</sup> (6 m de cada lado), constituyendo el manglar uno de los lados de esta superficie. En un área adyacente al área de experimentación, se colectaron al azar 8 muestras iniciales de *Thalassia* para determinar la biomasa de la planta y el porcentaje del área de la hoja colonizada por epibiontes. Luego se procedió a contar y a eliminar de la zona a todos los ejemplares de *L. variegatus* presentes. Periódicamente, se hacía una revisión para extraer cualquier otro ejemplar que penetrara en la zona de estudio. Transcurridos 50 días, se tomaron 6 muestras de 0,25 m<sup>2</sup> de *Thalassia*, para la estimación de la biomasa final de la planta y el porcentaje de colonización de epibiontes. Estas muestras finales fueron colectadas al azar, lanzando la unidad muestral en la zona de experimentación. Los resultados obtenidos de estos experimentos, fueron sometidos a una comparación estadística con un test t de Student (SOKAL y ROHLF, 1969).

#### EXPERIMENTOS CON JAULAS

Los experimentos de encierro en jaulas se realizaron con el objeto de completar la información generada por los experimentos de adición y eliminación de *L. variegatus* descritos anteriormente. El uso de jaulas proporciona un mayor control del apacentamiento, ya que evita la dispersión de los erizos, la acción de otros posibles herbívoros y acentúa los efectos sobre una zona localizada y pequeña, por lo cual los cambios en la estructura son fácilmente cuantificables.

Un primer experimento fue realizado en la localidad B, con el objeto de observar el efecto de varias densidades de *L. variegatus* sobre la biomasa de *Thalassia* durante un lapso prolongado de tiempo (105 días). En este experimento, se utilizaron densidades de 2-6 y 12 ind/m<sup>2</sup> (intervalo de talla: 7-8 cm de diámetro) y jaulas de malla de alambre galvanizado (diámetro de abertura de 4,0 cm) de 1 m<sup>2</sup> de superficie con un total de 3 réplicas para cada densidad seleccionada. Al final del experimento, se obtuvo de cada jaula una submuestra de 0,25 m<sup>2</sup> de *Thalassia* para determinar la biomasa final de *T. testudinum* y proceder a la comparación de las medias de las réplicas,

utilizando un test t de Student (SOKAL y ROHLF, 1969).

Un segundo experimento realizado en la localidad A, consistió en evaluar la densidad a la cual se obtenía denudación total de la cobertura vegetal a corto plazo (15 días). Para ello se instalaron, en la misma localidad y al mismo tiempo, diez jaulas de 1 m<sup>2</sup> que contenían 0, 4, 8, 12, 16, 20, 24, 28, 32 y 36 erizos con una talla promedio de 7,7 cm de diámetro. Este experimento se repitió en el mismo lugar, con distintos erizos de aproximadamente la misma talla, quince días después del inicio del primero, sobre áreas de *Thalassia* no manipuladas.

En el tercer experimento, se utilizó una densidad alta de *Lytechinus variegatus* (20 ind/m<sup>2</sup>), con el objeto de determinar los efectos del apacentamiento del erizo a lo largo del tiempo (15 días). En este experimento se instalaron en la zona A, 10 jaulas con 20 ejemplares en cada una (intervalo de talla: 6-8 cm de diámetro). Previamente, se extrajeron 2 muestras iniciales de *Thalassia* y luego, cada tres días se desmontaban dos jaulas, tomándose de cada una, 0,25 m<sup>2</sup> de *T. testudinum* para determinar su biomasa final. Estos resultados fueron utilizados para la elaboración de la curva de biomasa de la planta vs. tiempo de apacentamiento y la de consumo individual del erizo vs. tiempo de apacentamiento.

#### DENSIDAD CRÍTICA DE *L. variegatus* Y PRODUCCIÓN DE *T. testudinum*

Con el objeto de estimar la densidad crítica de la población del erizo, es decir, aquella densidad a partir de la cual el consumo de la población del erizo iguala la capacidad de producción local de *Thalassia*, se requería información sobre la tasa de producción de tejido de hoja de *Thalassia*. Esta información unida al estimado de consumo individual de *L. variegatus* generado por el resultado de los experimentos anteriores, permitiría el cálculo de la densidad crítica. El estimado de producción se hizo en la zona A de Isla Larga, utilizando una jaula de 1 m<sup>2</sup> para aislar 15 hojas jóvenes marcadas con un alambre fino y etiqueta, a las cuales se les siguió el crecimiento desde la marca a la base durante 3 semanas.

RELACIÓN *Echinometra lucunter* -ALGAS

Este experimento consistió en determinar, mediante la técnica de manipulación de densidades de *Echinometra lucunter*, los efectos del apacentamiento sobre la comunidad de algas presentes en ambas caras del quinto muro de Isla Larga. Previamente a la manipulación de densidades, se delimitaron con clavos y etiquetas algunas áreas de la pared del muro para su correcta identificación en los sucesivos muestreos. Seguidamente se procedió a eliminar todos los erizos de la cara externa del muro y añadir a la cara interna hasta lograr en esta última una densidad inicial de 15 ind/m<sup>2</sup>; se midió la cobertura de algas y composición de especies a los 0-30 y 60 días de iniciada la manipulación de densidades. El segundo experimento consistió en invertir la situación anterior, es decir, eliminar erizos de la cara interna del muro y añadirlos a la cara externa, procediendo de la misma forma que en el primer experimento, sólo que las evaluaciones de cobertura y composición de especies se efectuaron semanalmente durante un mes. En ambos experimentos, la cuantificación de cobertura de algas y otros organismos se realizó calcando directamente con un lápiz de cera las áreas en observación sobre una superficie plástica transparente. Posteriormente, se obtuvo un estimado del área de los dibujos utilizando un planímetro digital.

El consumo individual en *Echinometra lucunter* fue estimado considerando el cambio en biomasa de las algas presentes durante los 14 días del segundo experimento de adición. El estimado de biomasa de algas fue obtenido, raspando la cobertura de algas en rocas de superficie conocida y obteniendo su peso seco. La diferencia entre biomasa inicial y final fue dividida entre los 14 días de experimentación y entre el número promedio de erizos observados, proporcionando así un estimado del consumo del erizo en g de peso seco/m<sup>2</sup>/día.

La densidad crítica fue estimada considerando la producción como la diferencia en biomasa de algas del segundo experimento de eliminación y dividiendo este resultado entre el consumo individual del animal.

## RESULTADOS Y DISCUSION

*Patrones generales en la Bahía:*

Las poblaciones de *Lytechinus variegatus* en la Bahía de Mochima suelen estar asociadas a las praderas submarinas de *Thalassia testudinum*. Sin embargo, en las distintas localidades de la Bahía, hay cambios tanto en la abundancia o cobertura de la planta como en la densidad y estructura de tallas de la población del equinoideo. Así, en la realización de este estudio encontramos una población de erizos de tallas pequeñas (1,5-2,5 cm de diámetro) en la Ensenada ubicada al suroeste del Morro Garrapata, la cual tiene un fondo de conchas y arena gruesa y escasa cobertura de *T.testudinum*, y constatamos que algunas localidades, se caracterizaban por una alta cobertura de la planta y una ausencia o muy baja densidad del erizo. Por otra parte, Pauls (1982) reporta que la cobertura de *T.testudinum* aumenta gradualmente desde Mangle Quemao hacia la parte interna de la Bahía de Mochima, hasta alcanzar un máximo en la Ensenada de Reyes al suroeste.

*Biomasa de la planta vs densidad del herbívoro:*

Por la variabilidad encontrada en los parámetros antes mencionados, se realizaron comparaciones entre la densidad de *Lytechinus variegatus* y la biomasa de *Thalassia testudinum* en dos grupos de localidades relativamente cercanas entre sí (A y B; C y D; Fig. 1).

En ambos grupos comparados, el sector de mayor biomasa de la planta coincidió con una densidad muy baja, cercana a cero, de *L. variegatus* (Tabla 1). Esas diferencias entre biomasa de *T. testudinum* y densidad del erizo, fueron estadísticamente significativas para cada par de sectores comparados. El sector A, presentó mayor biomasa de *T. testudinum* que el B ( $t= 3.95$ ; 8 grados de libertad;  $p \leq 0.05$ ) y menor densidad de *L. variegatus* ( $t= 5.74$ ; 38 grados de libertad;  $p \leq 0.01$ ). De igual manera, el sector C presentó mayor biomasa de la planta que el D ( $t= 9.21$ ; 10 grados de libertad;  $p \leq 0,01$ ) y menor densidad del erizo ( $t= 3.23$ ; 38 grados de libertad;  $p \leq 0,05$ ).

Estos resultados evidencian una alta variabili-

dad en la biomasa de *Thalassia* a lo largo de la Bahía y un probable efecto del apacentamiento de *L. variegatus* sobre dicha biomasa. En localidades cercanas entre sí, a las cuales no puede atribuírsele importantes diferencias ambientales, una mayor densidad del erizo resulta en una menor biomasa de la planta. Se observó además, que el sector C, uno de los sectores de mayor biomasa de *T. testudinum* en la Bahía, estaba caracterizado por plantas con hojas muy largas, completas (muy poco rotas o mordidas) y cubiertas en casi toda su extensión por una abundante epibiotas.

Es notoria la escasez o ausencia del erizo en praderas como la que caracteriza al sector C. También es evidente en ellas, una muy baja intensidad de apacentamiento por otros herbívoros. La explicación que nos pareció más aceptable de este fenómeno, es la presencia de algún compuesto químico en la planta o en su epibiotas, que hacen a ésta tóxica o de poca palatabilidad. Se sabe que muchas plantas marinas, poseen defensas químicas que impiden o disminuyen su consumo por herbívoros (LAWRENCE, 1975; OGDEN, 1976), pero no conocemos de ningún reporte de sustancias químicas tóxicas a equinoideos en *T. testudinum*, mientras que la diversidad de taxa que caracteriza a la epibiotas de esta planta (algas incrustantes, protozoarios, cnidarios, briozoarios, anéli-

dos, etc.), hace más probable la existencia (o presencia) de toxinas en uno o más de ellos. Esta es una línea de investigación futura, que podría combinar los análisis químicos de la planta y su epibiotas con experimentos de preferencia alimentaria en *L. variegatus*, tanto en el campo como en el laboratorio.

DART (1972), hace mención de una considerable reducción de la cobertura de algas correlacionada con la presencia del erizo *Heterocentrotus mammillatus* en ciertas zonas del Mar Rojo. En Nueva Escocia, se observó la reducción de hasta un 10% de la producción de algas en la Bahía de St. Margaret, como consecuencia de una mayor incidencia del erizo *Strongylocentrotus droebachiensis* (MILLER y MANN, 1973; MANN, 1973). CAMP *et al.* (1973), describen el exceso de apacentamiento ocurrido en un campo de *Thalassia* en las costas de Florida a causa de la alta densidad de una población del erizo *L. variegatus*. En dicha zona, estos equinoideos alcanzaron una densidad promedio de 636 ind/m<sup>2</sup> en algunos de sus agregados, dañando cerca del 20% de las praderas de *Thalassia* que tenían un área de unos 192 Km<sup>2</sup>.

Aunque en nuestro estudio las manipulaciones experimentales de adición de erizos sobre el campo de *Thalassia* provocaron una disminución en la biomasa de esta fanerógama y, en algunos casos, la

TABLA 1. COMPARACION ENTRE LOS SECTORES A, B, C Y D DE LA BAHIA DE MOCHIMA EN RELACION A LA BIOMASA DE *THALASSIA* Y LA DENSIDAD DEL ERIZO *LYTECHINUS VARIEGATUS*.

SECTOR (g/m <sup>2</sup> )	BIOMASA	n	s <sup>2</sup> (ind/m <sup>2</sup> )	DENSIDAD	n	s <sup>2</sup>
A	74,05	5	14,52	0	2	0,05
B	58,39	5	64,04	2	20	2,43
C	169,67	5	276,49	0	20	0,09
D	80,12	7	274,78	2	20	7,58

s<sup>2</sup>= varianza

n= n° de muestras

denudación total de la cobertura de hojas, no hubo evidencias en el tiempo de estudio de otros cambios importantes. No se observó, por ejemplo, la colonización de nuevas especies de macroalgas, ni de invertebrados sésiles. Por el contrario, al eliminar los erizos de una zona previamente manipulada por adición, la cual había sido altamente denudada, la cobertura de *Thalassia* mostró en un lapso de ocho semanas, una recuperación a valores de biomasa similares a la condición original antes de la manipulación.

#### *Resiliencia de la pradera de T. testudinum:*

En el presente estudio se observó una tendencia de *Lytechinus variegatus* a dispersarse y emigrar fuera de las áreas manipuladas o en proceso de denudación, por lo cual fue necesario en diversas ocasiones reponer la densidad inicial de erizos en los experimentos de adición. Esta tendencia también reportada en condiciones sin manipulación por CAMP *et al.* (1973), es una indicación de que la perturbación sobre el sistema no se mantiene por tiempos prolongados, por lo cual, una vez que ésta cesa, la respuesta del sistema hacia su recuperación debería ser similar a la observada en nuestro estudio. Esto significa que si la perturbación no afecta al rizoma de las plantas, la resiliencia del sistema debe ser alta.

Es interesante señalar, que cuando el rizoma es afectado, la recuperación de la cobertura vegetal es muy lenta o no se alcanza como sucede por ejemplo, en el Parque Nacional de Morrocoy, en manchones rectangulares de arena sobre campos de *Thalassia* que fueron afectados por la sombra que proyectaban los palafitos construidos en la época anterior al decreto del Parque. La ausencia de cobertura vegetal y de los rizomas estabilizadores del sustrato, debió haber producido cambios en la granulometría de los sedimentos tan drásticos, que hoy en día después de más de 10 años del desmantelamiento de las construcciones, no ha habido recolonización de *Thalassia* ni de otras plantas en muchas de las áreas denudadas (F. LOSADA, *obs. pers.*).

#### *Manipulación de las densidades de L. variegatus:*

Al aumentar la densidad de *L. variegatus* en un sector de Isla Larga desde un valor cercano a cero hasta un intervalo de 7 a 10 ind/m<sup>2</sup> durante 50 días, se produjeron cambios significativos en la biomasa de *T. testudinum*, en la longitud promedio de sus hojas y la cobertura de epibiota (Tabla 2). La biomasa de la planta en el área de experimentación se redujo a un tercio de la biomasa inicial, la longitud promedio de las hojas a la mitad y el porcentaje de la cobertura de epibiontes disminuyó a un valor cercano a cero desde un valor inicial de más del 20% del área de la hoja. Durante el período de adición de erizos no se generaron sectores denudados de área apreciable, ni se observó colonización de otras especies dentro del área experimental.

El experimento de eliminación de erizos en el sector D (Tabla 3), no condujo a cambios estadísticamente importantes en la biomasa de *Thalassia* ni a cambios en la composición y abundancia de las especies asociadas (t-test; alfa= 0,05).

#### *Producción de hoja de T. testudinum y densidad crítica L. variegatus:*

En la Tabla 4 se resumen los resultados de los parámetros que permiten calcular la producción de hoja de *Thalassia testudinum* en el sector A de Isla Larga y la densidad crítica del equinoideo. En promedio, se calculó unas 1307 hojas/m<sup>2</sup>, cada una de las cuales crecía a una tasa promedio de 1,9 cm<sup>2</sup>/semana, por lo cual puede estimarse una producción de hoja de 10,44 g peso seco/m<sup>2</sup>/sem. sabiendo que 1 cm<sup>2</sup> de la hoja pesa 0,0042 g en promedio.

El valor de producción estimado es bastante bajo comparado con la producción encontrada en Jamaica de 42,0 g peso seco/m<sup>2</sup>/semana (GREENWAY, 1976). Aparte de reconocer que esta producción está influenciada por variaciones en algunos parámetros ambientales (ZIEMAN, 1975 a, b), también debió influir el que la densidad de hojas de *Thalassia* en el área de estudio fuese bastante reducida, pues en promedio resultó en 1307 láminas/m<sup>2</sup> que es considerablemente inferior al estimado de Zieman (1972) de 2500- 5000 láminas/m<sup>2</sup>. Hay que añadir, que el estimado de producción de hoja en el presente estudio, no es una media anual como lo hiciera

Efecto del apacentamiento de los erizos

TABLA 2. ADICION DE ERIZOS EN UN SECTOR DE LOS MUROS DE ISLA LARGA. CONDICIONES INICIALES Y FINALES DE BIOMASA DE LA PLANTA, LONGITUD PROMEDIO DE SUS HOJAS Y PORCENTAJE DE AREA COLONIZADA POR EPIBIONTES EN RELACION AL AREA TOTAL DE LA HOJA. DENSIDAD INICIAL DEL ERIZO APROXIMADA A 0 ind/m<sup>2</sup>.

Densidad durante el experimento: 7-10 ind/m<sup>2</sup>

CONDICION	MEDIDAS	ESTADISTICOS		
		x ± s.e	s	n
INICIAL	BIOMASA (g/m <sup>2</sup> )	87,17 ± 8,00	19,59	6
	LONG. TOTAL (cm)	5,64 ± 0,61	6,07	100
	% EPIBIONTES	22,26 ± 2,80	27,70	100
FINAL	BIOMASA (g/m <sup>2</sup> )	26,84 ± 3,96	12,51	10
	LONG.HOJA (cm)	8,38 ± 0,50	4,96	100
	% EPIBIONTES	0,18 ± 0,20	1,79	100

Duración: 50 días.  
s. e.: error estándar de la media.

TABLA 3. ELIMINACION DE ERIZOS EN UN SECTOR DE PUNTA DE PIEDRAS. CONDICIONES INICIALES Y FINALES DE BIOMASA DE LA PLANTA. LONGITUD PROMEDIO DE HOJA Y PORCENTAJE DE EPIBIONTES. DENSIDAD INICIAL DEL ERIZO: 2 ind/m<sup>2</sup>. DENSIDAD DURANTE EL EXPERIMENTO: APROX. 0 ind/m<sup>2</sup>. DURACION: 30 DIAS. SIMBOLOS: VER TABLA 2.

CONDICION	MEDIDAS	ESTADISTICOS		
		x ± s.e	s	n
INICIAL	BIOMASA (g/m <sup>2</sup> )	80,12 ± 6,27	16,58	7
	LONG. TOTAL (cm)	11,01 ± 0,42	4,20	100
	% EPIBIONTES	27,78 ± 2,78	24,68	100
FINAL	BIOMASA (g/m <sup>2</sup> )	82,56 ± 8,04	19,70	<6
	LONG. HOJA (cm)	13,57 ± 0,58	5,85	100
	% EPIBIONTES	35,07 ± 2,44	24,37	100

GREENWAY (1976) sino un resultado que corresponde a un período de 3 semanas en octubre de 1981.

El estimado del promedio de la tasa de consumo de *Thalassia* por *L. variegatus* (Fig. 2) en el área de estudio y a una densidad de 12 erizos/m<sup>2</sup> (1,82 g peso seco/erizo/semana) es bastante elevado comparado con el valor de GREENWAY (1976) de 1,01 g peso seco/erizo/semana. Esto explica el hecho de haber logrado denudación total de varias de las parcelas experimentales para medir los efectos del apacentamiento en el tiempo; a esto hay que añadir la baja biomasa de *Thalassia* en el sector de estudio (aproximadamente 80 g peso seco/m<sup>2</sup>). También

TABLA 4. NUMERO PROMEDIO DE HOJAS DE *THALASSIA TESTUDINUM*, CRECIMIENTO PROMEDIO SEMANAL Y PESO SECO PROMEDIO DE HOJA POR cm<sup>2</sup>. ESTOS VALORES SE UTILIZARON PARA CALCULAR LA PRODUCCION DE HOJA DE LA PLANTA POR SEMANA, LA CUAL SE SUBRAYA.

Nº promedio de hojas/m <sup>2</sup>	s	n
1307	269,4	6
CreCIMIENTO promedio	s	n
1,9	0,9	20
Peso seco de hoja/área (g/cm <sup>2</sup> )	s	n
0,0042	0,007	15

PRODUCCION DE HOJA:

$$1307 \text{ hojas/m}^2 \times 1,9 \text{ cm}^2/\text{sem.} = 2485,5 \text{ cm}^2/\text{m}^2/\text{sem.}$$

$$2485,5 \text{ cm}^2/\text{m}^2/\text{sem.} \times 0,0042 \text{ g/cm}^2 = 10,44 \text{ g/m}^2/\text{sem.}$$

hay que considerar que GREENWAY (1976) utilizó un promedio de tallas mucho más pequeñas (48 mm de diámetro promedio) que las empleadas en el presente estudio (intervalo de 60-80 mm de diámetro).

Con una tasa de producción de tejido de hoja tan baja y con una tasa de consumo por el erizo tan alta, el exceso de apacentamiento en la zona de estudio debe comenzar a producirse a una densidad de 5 a 7 ind/m<sup>2</sup>. Esto sin considerar las posibles estrategias tendientes a evitar dicha situación. Considerando estas estrategias, la densidad crítica debe ser mayor. Incluso, hay que mencionar que en Mochima se observaron sectores en donde ciertos agregados naturales mostraban densidades de hasta 7 ind/m<sup>2</sup>, sin que existiesen evidencias de exceso de apacentamiento.

Mecanismos para evitar el exceso de apacentamiento:

La disminución de la cobertura vegetal de *Thalassia*, reduce considerablemente las funciones de la fanerógama dentro de su comunidad, particularmente en lo relativo a la retención de detritus, a la generación de una mayor heterogeneidad espacial, etc. y a otros atributos que favorecen a las otras especies asociadas, pertenecientes a una gran variedad de taxa (KIKUCHI y PERES, 1977). Puede entenderse entonces que en el curso de la evolución de estas comunidades se estableciesen mecanismos para evitar la denudación de la cobertura vegetal. Estos mecanismos pueden operar a nivel poblacional (fluctuaciones en la densidad del herbívoro) y a nivel individual o fisiológico (fluctuaciones en el consumo).

La tendencia ya mencionada de emigración o dispersión de *L. variegatus* fuera de las áreas denudadas, es una primera evidencia de que las poblaciones de este equinoideo poseen mecanismos para evitar el exceso de apacentamiento sobre *T. testudinum*. Una segunda evidencia sobre este aspecto que aporta nuestro trabajo, es la tendencia de *L. variegatus* a disminuir su consumo individual de *T. testudinum*. En el primer experimento con jaulas cuya duración fue de 105 días (Tabla 5) no se obtuvo denudación de la cobertura de *Thalassia* en ninguna de las 9 jaulas utilizadas. Sin embargo, como se puede calcular de la Fig. 2, los erizos en jaulas de 12

### Efecto del apacentamiento de los erizos

ind/m<sup>2</sup> se alimentaban a una tasa promedio de 0,26 g peso seco/erizo/día y, considerando que la producción y biomasa de *Thalassia* para la zona eran respectivamente de 10,44 g peso seco/m<sup>2</sup>/semana y 80 g peso seco/m<sup>2</sup> el contenido de *Thalassia* en las jaulas debió denudarse a los 50 días, lo cual no ocurrió.

Por otra parte, los resultados del segundo experimento con jaulas (Fig. 2), sugieren que si bien el consumo total de *Thalassia* por el erizo aumenta al incrementar la densidad del animal, la tasa de consumo individual disminuye, tendencia ésta también señalada por GREENWAY (1976) en experimentos con jaulas realizados en un campo de *Thalassia* en Jamaica. Además, los resultados de la Fig. 3, indican que el tiempo de encierro también influye para que se produzca una reducción en la tasa de consumo individual de *L. variegatus*. Todas estas evidencias nos llevan a concluir que posiblemente estén operando mecanismos por medio de los cuales el erizo *L. variegatus*, esté haciendo uso de estrategias conducentes a evitar una situación de exceso de apacentamiento.

LAWRENCE (1975) menciona que ante una situación de escasez de alimento, los erizos pueden llegar a reabsorber materia orgánica proveniente del tracto digestivo o de las gónadas, como también puede producirse la absorción de aminoácidos del medio

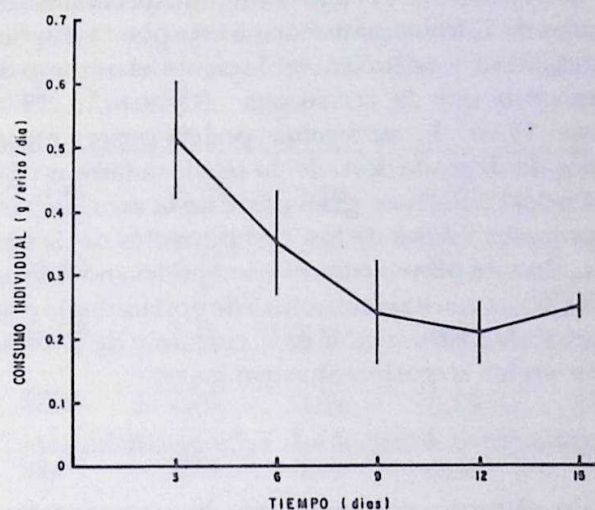


Fig. 3 Relación entre el consumo de *T. testudinum* por individuo de *L. variegatus* y el tiempo de encierro en las jaulas experimentales. Densidad del erizo: 20 ind/m<sup>2</sup>. Barras verticales: error típico de la media.

TABLA 5. BIOMASA FINAL PROMEDIO DE *THALASSIA TESTUDINUM* DESPUES DE 105 DIAS DE APACENTAMIENTO DE *LYTECHINUS VARIEGATUS* EN JAULAS CON 3 DENSIDADES DIFERENTES. ISLA LARGA.

BIOMASA INICIAL DE LA PLANTA: 80 g/m <sup>2</sup>				
DENSIDAD DEL ERIZO (ind/m <sup>2</sup> )	BIOMASA DE LA PLANTA (g/m <sup>2</sup> )	s	n	
2	56,21	11,36	3	
6	58,13	16,91	3	
12	53,24	21,56	3	

ambiente. PEARSE *et al.* (1970) opinan que otra posible estrategia utilizada por algunos equinoideos, es la de reducir el uso de nutrientes destinados al crecimiento y la reproducción. Además, es frecuente la utilización como fuente alimenticia de los detritus constantemente depositados por las corrientes. La utilización de todas estas estrategias por *L. variegatus*, discutidas previamente, harían menos probable la denudación total de la cobertura vegetal de *T. testudinum* en condiciones normales.

Es evidente que el alto contenido de celulosa en las hojas de *T. testudinum* hace a esta planta de poca palatabilidad y reduce notablemente el número de organismos que la consumen (GREENWAY, 1976; OGDEN, 1976). *L. variegatus* podría poseer mecanismos de degradación de la celulosa (aún no demostrados) o derivar gran parte de la energía para sus procesos vitales de los componentes de la epibiotas. En este último caso el erizo podría no consumir las hojas con baja cobertura de epibiontes lo cual explicaría la disminución en el consumo de *T. testudinum* en los experimentos con jaulas.

#### Manipulación de densidades de *Echinometra lucunter*:

En el muro utilizado para los experimentos de adición y eliminación del erizo *Echinometra lucunter*, lograron identificarse tres diferentes asociaciones de algas conformadas por los siguientes géneros: asociación Tipo 1: domina una sola especie del género *Lyngbya* sp. Tipo 2 asociación formada por los géneros *Lyngbya* sp., *Anacystis* sp., *Oscillatoria* sp. y *Enteromorpha* sp., Tipo 3: asociación formada mayormente por *Giffordia* sp., en menor cantidad por *Sphacelaria* sp. y algunas algas cianofíceas. Estas tres asociaciones eran encontradas sólo en la cara interna del muro, previamente a la manipulación aditiva de erizos (densidad inicial de *E. lucunter*, 0 ind/m<sup>2</sup>), mientras que la cara externa del muro estaba únicamente colonizada por la asociación de algas Tipo 3, antes de efectuar la eliminación de erizos.

Al inicio del experimento de adición la densidad de *E. lucunter* fue de 15-17 ind/m<sup>2</sup> de erizos, posteriormente ésta se mantuvo en 8-10 ind/m<sup>2</sup> durante el resto del experimento. A los 31 días de la adición, la asociación de algas Tipo 1 desapareció

por completo por efecto del apacentamiento, mientras que las asociaciones de los tipos 2 y 3, todavía lograban mantenerse (Tabla 6); además, el porcentaje de sustrato denudado incrementó (obsérvese que las algas tipo 2 y 3, poseían mayor cobertura inicial, ambas constituían el 81 % del total). Al final de la adición ocurre una denudación total de dichas algas y sólo se mantuvieron inalterables la esponja *Chondrilla nucula*, el alga calcárea *Lithothamnion* sp. y el gasterópodo *Acmea* sp. Al eliminar los erizos de la cara interna, ocurrió un predominio de la asociación de algas Tipo 3 y con menos cobertura, el alga Tipo 1. Las algas de la asociación Tipo 2 no lograron recolonizar el espacio y se mantuvieron ausentes durante esta eliminación de erizos (Tabla 6).

La cara externa del muro de experimentación, mantenía una densidad de 4-5 ind/m<sup>2</sup> previo al experimento de eliminación. Al eliminar erizos, ocurrió un aumento en la cobertura de algas tipo 3, que llegó a cubrir hasta un 92 % del área total. Debe señalarse que mientras duró este experimento ninguna otra asociación logró colonizar el espacio libre.

Al concluir el experimento de eliminación de erizos en la cara externa, se llevó a cabo una adición de erizos en dicha zona. Al inicio de ésta, se añadieron erizos hasta una densidad de 14-16 ind/m<sup>2</sup> y se logró mantener una densidad de 9-11 ind/m<sup>2</sup>. A lo largo de esta experiencia, la asociación Tipo 3 disminuyó considerablemente en cobertura y ningún otro tipo de algas logró colonizar el espacio que estaba siendo denudado. El alga calcárea *Lithothamnion* sp., prácticamente no sufrió variaciones en cobertura durante estas manipulaciones, sin embargo, la esponja *Chondrilla nucula* sí percibió un ligero aumento, quizás por crecimiento (Tabla 6).

La biomasa de algas presentes en los muros fue de 25,60 g peso seco/m<sup>2</sup> (s<sup>2</sup>= 262,28). Si consideramos que la densidad promedio de erizos en la cara externa del muro de experimentación era de 10 ind/m<sup>2</sup>, se calcula que el promedio del consumo individual fue de 1,27 g peso seco/ind/semana.

En el caso de *Echinometra lucunter*, puede decirse que también existen evidencias que indican el uso de estrategias como las mencionadas para *Lytechinus variegatus*. Debe observarse que la densidad crítica

Efecto del apacentamiento de los erizos

TABLA 6. PROMEDIO DE LOS PORCENTAJES DE COBERTURA DE LAS ASOCIACIONES DE ALGAS, ESPACIO DENUDADO Y FAUNA PRESENTE EN LAS CARAS EXTERNAS E INTERNA DEL MURO UTILIZADO EN LAS EXPERIENCIAS DE ADICION Y ELIMINACION DEL ERIZO *ECHINOMETRA LUCUNTER*. SIMBOLOGIA: TIPO 1: *LYNGBYA SP.* (UNA SOLA ESPECIE); TIPO 2: *LYNGBYA SP.*, *ANACYSTIS SP.*, *OSCILLATORIA SP.* Y *ENTEROMORPHA SP.*; TIPO 3: *GIFFORDIA SP.*, *SPHACELARIA SP.* Y ALGUNAS ALGAS VERDE AZULES; I: *LITHOTHAMNION SP.*; E: *CHONDRILLA NUCULA*; D: ESPACIO DENUDADO; A: *ACMEA SP.*

		CARA INTERNA							
		MUESTREO	TIPO 1	TIPO 2	TIPO 3	D	I	A	E
Eliminación	{	24/6/81	9,41	35,02	46,36	4,85	2,77	0,19	1,40
		25/7/81	0,00	15,52	16,43	64,68	2,75	0,19	0,41
		21/8/81	0,00	0,00	0,00	96,52	2,78	0,19	0,50
Adición	{	7/9/81	3,89	0,00	55,21	37,31	2,75	0,20	0,64
		14/9/81	12,86	0,00	60,05	29,00	2,78	0,19	0,64
		21/9/81	18,30	0,00	67,88	10,85	2,51	0,17	0,70

		CARA EXTERNA							
		MUESTREO	TIPO 1	TIPO 2	TIPO 3	D	I	A	E
Eliminación	{	26/6/81	—	—	70,55	25,96	2,25	—	1,24
		26/7/81	—	—	91,27	4,05	2,55	—	2,13
		23/8/81	—	—	92,33	2,44	1,95	—	3,28
Adición	{	8/9/81	—	—	60,93	42,15	2,63	—	4,48
		15/9/81	—	—	8,02	85,14	2,63	—	4,21
		22/9/81	—	—	1,05	92,10	2,60	—	4,25

para la zona de estudio se estimó en 4-5 ind/m<sup>2</sup>, sin embargo, la densidad de mayor frecuencia encontrada es precisamente 4 ind/m<sup>2</sup> sin que existan evidencias de exceso de apacentamiento (denudación o dominancia de una especie), inclusive hay lugares que albergan hasta 6-7 ind/m<sup>2</sup> sin esas evidencias.

Los experimentos de adición y eliminación con *E. lucunter* permiten concluir que a densidades de 8-11 ind/m<sup>2</sup>, estos erizos pueden llegar a denudar totalmente la cobertura de algas que son objeto de su apacentamiento. Además, la composición de especies, dominancia relativa y diversidad, sufren cambios considerables tanto a densidades muy altas (8-11 ind/m<sup>2</sup>) como a densidades muy bajas (cerca de 0 ind/m<sup>2</sup>). A bajas densidades, la depredación no logra ser lo suficientemente intensa y probablemente, por procesos de exclusión competitiva, sólo logran dominar los competidores más eficientes de la comunidad (*Lyngbya* sp. y algas de la asociación Tipo 3), mientras que a altas densidades del depredador, la diversidad de especies se reduce al sólo permitir la dominancia de las especies menos depredadas (DAYTON, 1971; SAMMARCO *et al.*, 1974; SAMMARCO, 1980; MENGE, 1976; MENGE y SUTHERLAND, 1976).

## CONCLUSIONES

Observando los resultados obtenidos para *E. lucunter* y *L. variegatus* en conjunto, se puede apreciar una notable diferencia en los efectos que producen cada uno de ellos sobre sus respectivas comunidades. La especie *E. lucunter*, influye directamente la composición de especies de la comunidad de algas presentes en los muros de experimentación, las cuales ocupan el mayor porcentaje del espacio disponible. En este caso, estamos en presencia de una comunidad relativamente simple, constituida fundamentalmente por las algas mencionadas y *E. lucunter* como el principal de sus depredadores; en segundo plano de importancia, algunos moluscos (p. ej. *Acmea* sp.), esponjas (p. ej. *Chondrilla nucula*), ciertos corales (p. ej. *Porites* sp.), ofiuroideos de la especie *Ophioderma cinereum* y pequeños cangrejos también depredadores de algas (en su mayoría *Mytrax forceps*), pero de menor acción

destruktiva que *E. lucunter* (*Mytrax forceps* elimina trozos de algas sin llegar a desprender su área basal de adhesión, mientras que *E. lucunter* depreda el alga hasta su denudación e incluso erosiona el sustrato). En el caso de *L. variegatus*, sus efectos son directos sobre la cobertura de *Thalassia*, sin embargo, dicha acción herbívora influye indirectamente sobre el resto de la comunidad de *Thalassia*, la cual es de mayor complejidad y de fauna y flora asociadas de importancia en términos de sus contribuciones relativas a la biomasa total de la comunidad.

En relación a la respuesta de ambas comunidades ante la acción herbívora de los erizos, pueden observarse ciertos elementos comunes. En las parcelas experimentales que quedaron denudadas por la acción del erizo, no se observó la colonización de ninguna otra especie (algas u otros organismos bentónicos), por el contrario, *Thalassia* logró recuperarse hasta alcanzar un valor de biomasa similar al inicial. Lo mismo sucedió en el muro de experimentación en donde la asociación de algas tipo 3, una vez eliminada, logró recolonizar las zonas de sustrato denudado, mientras que ninguna otra nueva asociación de algas fue introducida durante dicho proceso. Hay que hacer notar, que los procesos de recolonización en el muro ocurrieron mucho más rápidamente que la recuperación de la biomasa de *Thalassia*; en los muros, al cabo de tres semanas se observó una recuperación casi total de la cobertura de algas, mientras que *Thalassia* necesita 8 semanas a partir de su denudación para llegar a una biomasa similar al promedio de la zona de estudio.

Finalmente, hay que observar que el consumo individual promedio de *E. lucunter* (1,27 g peso seco/erizo/semana), representa aproximadamente un 5% de la biomasa de algas calculadas para los muros (25,60 g peso seco/m<sup>2</sup>). Los mismos estimados para *L. variegatus* muestran que estos erizos utilizan aproximadamente un 3% de la biomasa de *Thalassia* (80 g peso seco/m<sup>2</sup>), con un consumo individual de casi el doble (2,13 g/erizo/semana). La ligera diferencia en los porcentajes de utilización de la biomasa vegetal por ambos equinoideos puede ser un reflejo de la contribución de la epibiota a la dieta de *L. variegatus*. Sin embargo puede señalarse que tanto *E. lucunter* como *L. variegatus* se encuentran haciendo uso de sus respectivos recursos tróficos en proporciones muy similares en el área de estudio.

## AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a los Profesores ANTULIO PRIETO, ANÍBAL VÉLEZ e IDELFONZO LIÑERO del Instituto Oceanográfico de la U.D.O. por sus valiosas sugerencias en la lectura crítica del manuscrito. Asimismo agradecemos los comentarios y críticas de uno de los árbitros y las sugerencias del Prof. NELSON ZABALA (Universidad Simón Bolívar), las cuales fueron muy útiles para la versión final de este artículo. Este trabajo fue presentado por el primer autor ante el Instituto Oceanográfico como requisito parcial para optar al Título de Magister Scientiarum en Ciencias Marinas. Agradecemos la invaluable colaboración de este Instituto y del Instituto de Zoología Tropical (UCV).

## REFERENCIAS

- BAK, R. P. & S. VAN EYS. 1975. Predation of the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi on living coral. *Oecologia* 20: 111-115
- \_\_\_\_\_; M.J. CARPAY & E.D. DE RUYTER VAN STEVENINCK. 1984. Densities of the sea urchin *Diadema antillarum* before and after mass mortalities on the coral reefs of Curacao. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 17: 105-108.
- CAMP, D. K.; S. P. COBB & J. F. VAN BREEDVELD. 1973. Overgrazing of seagrasses by a regular urchin, *Lytechinus variegatus*. *Bioscience* 23: 37-38.
- CASIHENHOLZ, R. W. 1961. The effect of grazing on marine littoral diatom populations. *Ecology* 42: 783-794.
- CHESHER, R. H. 1969. Destruction of Pacific corals by the sea star *Acanthaster planci*. *Science*. 165: 280-283
- CONNEL, J. H. 1974. Field experiments in marine ecology. In: R. N. Mariscal (ed.), *Experimental Marine Biology*. Academic Press. New York. pp. 42-50.
- DART, J.K. 1972. Echinoids, algal lawn and coral recolonization. *Nature* 239: 50-51.
- DAYTON, P. K. 1971. Competition, disturbance and community organization: the provision of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 41: 351-388
- \_\_\_\_\_; & J. S. OLIVER. 1980. An evaluation of experimental analysis of population and community patterns in benthic marine environments. IN: K. R. Tenore & B. C. Coull (eds.), *Marine Benthic Dynamics*. University of California Press. pp. 93-120.
- GREENWAY, M. 1976. The grazing of the *Thalassia testudinum* in Kingston Harbour, Jamaica. *Aquat. Bot.* 2: 117-126.
- GLYNN, P. F.; G. M. WELLINGTON & C. BIKERLAND. 1978. Coral reef growth in the Galapagos: Limitation by sea urchins. *Science*. 203: 47-49.
- HAVEN, S. B. 1973. Competition for food between the intertidal gastropods *Acmea cabra* and *Acmea digitalis*. *Ecology* 54: 143-151.
- JONES, N. S. 1948. Observations and experiments on the biology of *Patella vulgata* at Port St. Mary, Isle of Man. *Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc.* 56: 60-77.
- KARLSON, R. 1978. Predation and space utilization patterns in a marine epifaunal community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 34: 225-229.
- KIKUCHI, T. & J. M. PERES. 1977. Consumer ecology of seagrass beds. In: Mc. Roy, C. y C. Helfferich (eds.), *Seagrass ecosystems*. New York, pp. 63-74.
- LAWRENCE, J. M. 1975. On the relations between marine plants and sea urchins. In: Barnes, H (ed.), *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 13: 213-286.
- LESSIOS, H. A.; D. R. ROBERTSON & J. D. CUBITT. 1984. Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science*. 222: 715-717.
- MANN, K. H. 1973. Seaweeds: their productivity and strategy of growth. *Ibid.*, 182: 975-981.
- MENCE, B. A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: Role of predation, competition and temporal heterogeneity. *Am. nat.* 46: 355-393.

- MENCE, B. A. & J. P. SUTHERLAND, 1976. Species diversity gradients: of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *Am. Nat.* 110: 351-368.
- MILLER, R. J. & K. H. MANN. 1973. Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay in the Atlantic coast of Canada. III. Energy transformations by sea urchins. *Mar. Biol.* 18: 99-114.
- OGDEN, J. C. 1976. Some aspects of herbivore-plant relationships on caribbean reefs and seagrass beds. *Aquat. Bot.* 2: 103-116.
- OGDEN, J. C.; R. BROWN & N. SALEZKY. 1973. Grazing by the echinoid *Diadema antillarum* Philippi: formation of halos around West Indies patch reefs. *Science* 182: 715-717.
- ORIAN, G. H. 1980. Diversidad, estabilidad y madurez en los ecosistemas naturales. En: W. H. van Dobben y R. H. Loew-McConnel (eds.), *Conceptos unificadores en ecología*. Editorial Blume, Barcelona. pp. 174-189.
- PAINE, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100: 65-76.
- \_\_\_\_\_ 1977. Controlled manipulations in the marine intertidal and their contribution to ecological theory. In: *The changing scenes in Natural Sciences, Acad. Nat. Sci., Spec. Publ.* 12: 245-270.
- \_\_\_\_\_ & R. L. VADAS. 1969. The effect of grazing by sea urchins *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal populations. *Limnol. Oceanogr.*, 14: 710-719.
- PAULS, S. M. 1982. Estructura de las comunidades coralinas de la Bahía de Mochima, Venezuela. Tesis de Grado. Magister Scientiarum en Ciencias Marinas. Universidad de Oriente. Cumaná. 124 p.
- PEARSE, J. S., M. E. LEIGHTON; D. L. MITCHELL & W. J. NORTH. 1970. Marine waste disposal and sea urchin ecology. *Ann Rep. Kelp Hab. Imp. Proj.* 1969-1970. *Calif. Inst. Tech.*, Appendix. 87 p.
- PORTER, J. W. 1972. Predation by *Acanthaster* and its effect on coral species diversity. *Am. Nat.* 106: 487-492.
- RANDALL, J. E. 1981. Overgrazing of algae by herbivorous marine fish in Hawaii. *Ecology.* 42: 812.
- SANMARCO, P. W. 1980. *Diadema* and its relationships to coral spat mortality, grazing, competition and biological disturbance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 45: 245-272.
- \_\_\_\_\_ 1982. Echinoid grazing as a structuring force in coral communities: whole reef manipulations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 61: 31-55.
- \_\_\_\_\_ J. S. LEVINTON & J. C. OGDEN. 1974. Grazing and control of coral reef community structure by *Diadema antillarum* (Philippi) (Echino-dermata: Echinoidea): a preliminary study. *J. Mar. Res.* 32: 47-53.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1969. *Biometry the principles and practice of statistics in biology research.* Freeman and Company, San Francisco. 565 pp.
- SOUTHWARD, A. J. 1953. The ecology of some rocky shores in the south of the Isle of Man. *Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc.* 59: 1-50.
- \_\_\_\_\_ 1964. Limpet grazing and control of vegetation on rocky shores. In: Crisp, D. J. (ed.), *Grazing in terrestrial and marine environments.* Blackwell. Oxford. pp. 265-273.
- ZIEMAN, J. C. 1972. Origin of circular beds of *Thalassia* (Spermatophyta: Hydrocharitaceae) in South Byscaine Bay, Florida and their relationships to mangrove hammocks. *Bull. Mar. Sci. Gulf & Carib.* 22: 559-574.
- \_\_\_\_\_ 1975a. Seasonal variation of the turtle grass *Thalassia testudinum* Koning, with temperature and salinity effects. *Aquat. Bot.* 1: 107-123.
- \_\_\_\_\_ 1975b. Tropical seagrass ecosystems and pollution. In: *Tropical Marine Pollution.* Elsevier Scientific Publishing, New York. pp. 63-74.

(Manuscrito recibido el 28 de julio de 1986)