

# MACROFAUNA ASOCIADA A PRADERAS DE *Thalassia testudinum* Y *Halophila stipulacea* (HYDROCHARITACEAE) EN LA ENSENADA DE YAPASCUA, PARQUE NACIONAL SAN ESTEBAN, VENEZUELA

ANDREA RODRÍGUEZ-GUÍA, CARMEN RODRÍGUEZ\* & JOSÉ GREGORIO RODRÍGUEZ-QUINTAL

Laboratorio BioMaC-UC, Departamento de Biología, FACyT, Universidad de Carabobo, Venezuela.

\*autor de correspondencia: [rfcarmenteresa@gmail.com](mailto:rfcarmenteresa@gmail.com), <https://orcid.org/0000-0003-3834-5752>

[andrearodriguez35@hotmail.com](mailto:andrearodriguez35@hotmail.com), <https://orcid.org/0009-0008-5684-3863>

[stegastes@hotmail.com](mailto:stegastes@hotmail.com), <https://orcid.org/0000-0002-5664-8071>

Recibido: agosto 2025 Aceptado: febrero 2026

**RESUMEN:** Los pastos marinos albergan gran cantidad de organismos, convirtiéndose en importantes zonas de desove, cría y alimentación para peces e invertebrados. En este estudio se caracterizó la macrofauna asociada a una pradera de la Ensenada de Yapascua, Parque Nacional San Esteban. Para ello se establecieron cuatro zonas donde se trazaron dos transectas perpendiculares a la costa, con cinco puntos de muestreo a 1m, 10m y al final de la pradera. Las muestras se tomaron desde la boca hasta la parte interna de la Ensenada durante el periodo de lluvia (julio-noviembre 2015). Se observó una marcada zonación de *Thalassia testudinum* y *Halophila stipulacea*. La biomasa en pie de *T. testudinum* fue mayor en julio, especialmente cerca de la boca (Z1 y Z2), y la de *H. stipulacea* en noviembre. Se encontró una clara separación de las zonas 1 y 2 con el dominio de *T. testudinum*, de las zonas 3 y 4 con mayor biomasa de *H. stipulacea*. La densidad total de organismos bentónicos fue de 13.800ind/m<sup>2</sup>, siendo los más representativos: poliquetos (30%), nemátodos (19%), gasterópodos (18%) y peracáridos (14%). En julio se estimó una mayor densidad de organismos (17.340ind/m<sup>2</sup>) respecto a noviembre (11.680ind/m<sup>2</sup>), presentando la boca de la Ensenada más de 70% de disimilitud respecto a la zona 4 (interna). Estas variaciones podrían atribuirse a una mayor biomasa en pie y densidad de *T. testudinum* en la boca, que representa una mayor disponibilidad de recursos y complejidad física para el bentos, que la especie invasora *H. stipulacea*.

**Palabras clave:** Bentos, *Halophila stipulacea*, *Thalassia testudinum*, especie invasora, Venezuela, Caribe.

**ABSTRACT:** Seagrass beds support a great abundance and diversity of benthic organisms, providing important spawning, nursery, protection and food to fish and invertebrates. This study characterized the macrofauna associated with a seagrass meadow in Ensenada de Yapascua, Parque Nacional San Esteban. Four zones were selecting within, with two perpendicular transects to the coast, with five sampling points of 1 m, 10 m, and at the end of the bed (15–20 m). Samples were taken from the mouth to the internal of the inlet during the rainy season (July–November 2015). A marked zonation of the species *Thalassia testudinum* and *Halophila stipulacea* was observed. The biomass of *T. testudinum* was higher in July, especially near the mouth of the inlet (Z1 and Z2) and *H. stipulacea* in November. A clear separation was observed between Zones 1 and 2 where *T. testudinum* dominated, and zones 3 and 4, where the biomass of *H. stipulacea* was greater. The total density of benthic organisms was 13,800 ind/m<sup>2</sup>, the most representative were: polychaetes (30%), nematodes (19%) gastropods (18%), and peracarids (14%). In July, a higher density of organisms (17,340 ind/m<sup>2</sup>) was estimated (November 11,680 ind/m<sup>2</sup>), with more than 70% dissimilarity near the mouth of the inlet compared to zone 4 (internal). These variations could be attributed to greater standing biomass and density of *T. testudinum* in the mouth, which represent more resource availability and physical complexity. These results highlight the effects of the presence of that invasive species *H. stipulacea*.

**Key words:** Benthos, *Halophila stipulacea*, *Thalassia testudinum*, invasive species, Venezuela, Caribbean.

## INTRODUCCIÓN

Las fanerógamas marinas son ecosistemas complejos cuyo sistema de rizomas y hojas en la columna de agua actúan reduciendo la velocidad de la corriente, promoviendo la sedimentación. La biomasa de hojas, así como la de rizomas determinan el nivel estructural de las praderas, siendo este factor importante para la composición de la fauna presente, lo cual a su vez estará dada por las características morfológicas de cada especie de fanerógama. De esta forma se crean zonas de desove, cría, alimentación y protección

para muchos organismos, tanto vertebrados como invertebrados, que aprovechan la abundante materia orgánica presente (HEMMINGA & DUARTE 2000; BARRIOS & RODRÍGUEZ 2003; SHORT *et al.* 2007).

Las características del sustrato, la estructura de la planta y la composición de especies se encuentran estrechamente relacionadas, pudiendo en algunos casos, estar correlacionadas positivamente con una mayor abundancia y diversidad de organismos (SWEATMAN & ROBERTSON 1994; DORENBOSCH *et al.* 2005).

En Venezuela, la especie de fanerógama predominante es *Thalassia testudinum* la cual forma amplias praderas monoespecíficas o praderas mixtas. La conformación de estas praderas mixtas, suele perdurar si la competencia por los nutrientes es compensada por las fluctuaciones de las variables ambientales como luz, temperatura y salinidad, impidiendo que especies dominantes como *T. testudinum* desplacen por competencia a otras especies como *Syringodium filiforme*, *Halophila decipiens* o *H. stipulacea* (DÍAZ *et al.* 2003). En la costa del estado Carabobo podemos encontrar esos pastos marinos en la Laguna de La Bocaína, y en la Ensenada de Yapascua (RODRÍGUEZ *et al.* 2018; RODRÍGUEZ-GUÍA *et al.* 2018), con variaciones temporales en las características de la vegetación asociadas a la presencia de las lluvias. En la Ensenada de Yapascua se presenta una pradera mixta con *T. testudinum* y *H. stipulacea*, con una marcada zonación espacial (RODRÍGUEZ-GUÍA *et al.* 2018), siendo en esta área donde se centró el siguiente trabajo, cuyo objetivo fue evaluar las variaciones espaciales y temporales de la macrofauna asociada, así como la relación con las características de la vegetación y sedimentos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Los muestreos se realizaron en la Ensenada de Yapascua (Parque Nacional San Esteban, PNSE), ubicada a 10°28'23"N y 67°53'45"O, considerada zona Primitiva Marina (PM según el Plan de Ordenamiento y Reglamento de Uso (PORU) del PNSE), caracterizada por ser un cuerpo de agua salada con un extenso sistema de praderas de fanerógamas (GONZÁLEZ 2006). Se evaluaron dos meses de muestreo en el año 2015; julio como inicio de lluvia y noviembre como final de lluvia. Se seleccionaron cuatro zonas de estudio desde la boca de la Ensenada (Z1 y Z2) hasta la parte más interna (Z3 y Z4), dentro de las cuales se trazaron dos transectas perpendiculares a la costa con cinco puntos de muestreo cada 10m, a longitud de 1m, 10m y al final de la pradera (Fig. 1). Así para la Zona 1 en la transecta 1 (T1), los puntos se ubicaron a 1m y 16m, en la transecta 2 (T2) en 1m, 10m y 20m. Para la Zona 2, en T1: 1m, 10m y 20m y en T2: 1m y 12m; para la Zona 3 en T1: 1m y 15m y en T2: 1m, 10m y 20m; y en la Zona 4, en T1: 1m, 10m y 17m y en T2: 1m y 10m.

Se caracterizó la vegetación siguiendo el protocolo CARICOMP (1994), estimando en cada punto la cobertura con cuadratas de 0,25 m<sup>2</sup> (tres réplicas/punto). Así mismo, se tomaron muestras de vegetación (cilindro PVC de 20 cm de diámetro y 60 cm de largo) para estimar biomasa (n = 20, una réplica por punto). Se estimaron parámetros físicos y químicos de la columna de agua y se tomaron muestras de sedimento (cilindro PVC de 8 cm de diámetro, 30 cm de largo, n = 20), para estimar tamaño medio de grano de arena (tamizado en seco) y contenido de materia orgánica (ignición). De igual forma, se tomaron muestras por triplicado de la comunidad bentónica con este mismo cilindro, en las cuatro zonas seleccionadas, en cada uno de los puntos establecidos, para un total de 15 muestras por zona. Las muestras fueron preservadas en formol al 10% y llevadas al Laboratorio de Biología Marina Costera (BioMaC-UC), donde fueron lavadas sobre un tamiz de 0,5mm, quedando retenido el mega y macrobentos, y preservados en etanol al 70%, para posterior identificación taxonómica.

Se evaluaron las diferencias temporales entre los parámetros medidos (Mann-Whitney, MW), y diferencias espaciales entre las zonas (Kruskal-Wallis, KW). Así mismo se realizó un Cluster, nMDS y SIMPER con la abundancia de organismos bentónicos (PAST 3.0 y PRIMER V7).

## RESULTADOS

La pradera de Yapascua presentó una longitud aproximada de 225m en dirección norte-sur y de 15-20m en dirección este-oeste, bajo la influencia de las mareas y el oleaje principalmente hacia la zona norte

(boca de la Ensenada); creando una marcada zonación de dos especies de fanerógamas: *T. testudinum* (al norte) y *H. stipulacea* (al sur). En cuanto a los parámetros fisicoquímicos, la profundidad promedio fue mayor en las zonas 3 y 4 con valores entre 70 y 116cm, mientras que en las zonas 1 y 2 entre los 70 y 22 cm respectivamente (KW  $p=0,024$ ). En términos temporales la temperatura promedio del agua disminuyó para el mes de noviembre (MW  $p=0,028$ ) (TABLA 1). La salinidad, registró un incremento hacia noviembre (MW  $p=0,028$ ) al igual que la turbidez (MW  $p=0,05$ ), sin reportarse diferencias espaciales (KW  $p=0,077$ ), a pesar que la turbidez fue mayor en la zona 4 (parte interna) para ambos meses de estudio.

En los sedimentos, no se encontraron variaciones temporales en el contenido de materia orgánica (MW  $p=0,088$ ), aunque en julio en las zonas 1 y 2 (boca) fue mayor. En cuanto a las variaciones espaciales los mayores valores se registraron en la parte interna en ambos meses (KW  $p=0,077$ ). Según el análisis

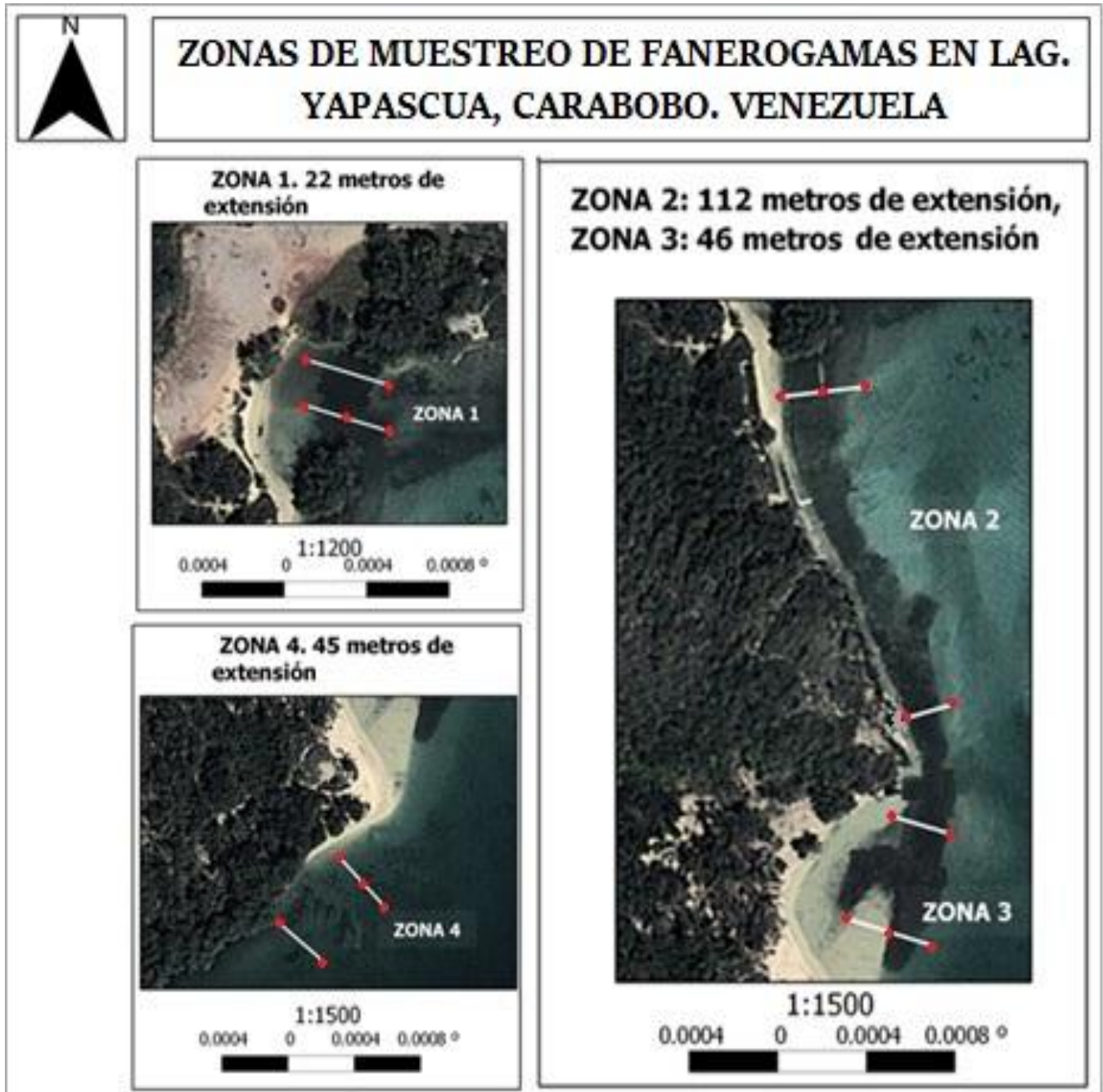


Figura 1. Área de estudio, Ensenada de Yapascua, zonas de muestreo, en rojo los puntos de muestreo en las transectas de cada zona donde se caracterizó la vegetación, sedimento y macrofauna (tomadas con Google Earth y modificadas con Quantum GIS 1.7.0).

granulométrico la zona 2 presentó un sustrato compuesto por cascajos. En noviembre incrementó la cantidad de granos finos y muy finos ( $0,5\mu\text{m}$  a  $<0,018\mu\text{m}$ ); siendo las zonas 2 y 3 las que presentaron mayor proporción de estas arenas finas, sin reportarse diferencias espaciales para este mes (KW  $p=0,75$ ).

#### Caracterización de la vegetación

En la pradera de Yapascua se registró la presencia de *T. testudinum* y *H stipulacea*, así como macroalgas, cuya abundancia y composición variaron cada mes. De esta manera, se obtuvo una mayor cobertura de macroalgas en noviembre, siendo importantes *Dyctiota* sp. *Chaetomorpha* sp, *Gracilaria* sp., *Halimeda incrassata*, *Caulerpa sertularioides* (variedad *longiseta*), esta última la más abundante, principalmente en la zona 3. En julio la cobertura de algas fue menor, encontrándose *Chaetomorpha* sp, *H. incrassata*, *C. sertularioides* y *Udotea* sp., esta última no reportada para noviembre (TABLA 2).

Con respecto a *T. testudinum*, esta presentó una cobertura mayor al 60% en julio en las zonas 1 y 3, que para noviembre se vio reducida (30%) encontrándose en la Z3 solo en la parte más somera. Por su parte, *H. stipulacea* se ve sesgada hacia las zonas más profundas de Z3 y Z4, con un mayor porcentaje de cobertura para noviembre (TABLA 2). La biomasa de la fracción en pie de *T. testudinum* presentó valor promedio ( $65,58\pm 44,65\text{ g/m}^2$ ), mayor que el de *H. stipulacea* ( $25,89\pm 21,26\text{ g/m}^2$ ) sobre todo en las Zonas 1 y 2, donde no está *Halophila*, y *Thalassia* alcanza valores superiores a los  $80\text{ g/m}^2$ .

En cuanto a la variación espacial de la biomasa en pie, para *T. testudinum* se encontraron diferencias entre las Zonas 1 y 2 ( $60\text{-}70\text{ g/m}^2$ ) con relación a la Z3 ( $28\text{ g/m}^2$ ), con mayores valores en la Z1 en julio ( $84,7\text{ g/m}^2$ , KW  $p<0,05$ ). La biomasa en pie de *H. stipulacea*, presenta valores promedio en Z3 y Z4 de  $23\text{ g/m}^2$ ; presentando en julio la Z3 una menor biomasa en pie ( $2,35\text{ g/m}^2$ ) en comparación con Z4 ( $12,67\text{ g/m}^2$ ) (KW  $p<0,05$ ). Para noviembre, la biomasa en pie aumenta en ambas zonas (Z3=  $15,66\text{ g/m}^2$  y Z4=  $33,68\text{ g/m}^2$ , KW  $p<0,005$ ).

Para la fracción biomasa de rizomas de *T. testudinum*, se observa un incremento en noviembre ( $306\text{ g/m}^2$  julio:  $288\text{ g/m}^2$ ) particularmente en la Z2. Igual tendencia se observa para *H. stipulacea* para Z3 y Z4, donde incrementa de  $13\text{ g/m}^2$  en julio a  $35\text{ g/m}^2$  en noviembre.

#### Comunidad Bentónica

La densidad total de individuos bentónicos fue  $13.800\pm 3.907\text{ ind/m}^2$ , donde los poliquetos representaron el 30% ( $4.216\text{ ind/m}^2$ ), nemátodos el 19% ( $2.558\pm 3.190\text{ ind/m}^2$ ), gasterópodos 18% ( $2.536\pm 3.668\text{ ind/m}^2$ ), peracáridos 14% ( $2.404\text{ ind/m}^2$ ), bivalvos 6% ( $853\pm 1.024\text{ ind/m}^2$ ), ostrácodos 5% ( $726\text{ ind/m}^2$ ), sipuncúlidos 1% ( $259\text{ ind/m}^2$ ) y otros grupos que incluyen camarones, cangrejos, foraminíferos, ofiuros, anémonas y picnogónidos.

Cuando se analizan las variaciones temporales, se encuentra una mayor densidad en julio, con un promedio de  $17.340\pm 6.454\text{ ind/m}^2$ , respecto a noviembre ( $11.680\pm 3.379\text{ ind/m}^2$ ) (MW  $p=0,96$ ). A nivel de clase se encuentran densidades mayores en julio de poliquetos ( $3.499\text{ ind/m}^2$ ), gasterópodos ( $4.410$

TABLA 1. Valores promedio de parámetros fisicoquímicos y sedimento, registrados en la Ensenada de Yapascua.

Parámetro	julio-15	noviembre-15
	inicio lluvia (media $\pm$ DE)	finales lluvia (media $\pm$ DE)
Temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ )	$31,6 \pm 2,0$	$29,7 \pm 0,4$
Salinidad (‰)	$36,9 \pm 1,2$	$38,9 \pm 0,8$
Profundidad (cm)	$92 \pm 60$	$112 \pm 59,8$
Turbidez (NTU)	$1,01 \pm 0,28$	$2,24 \pm 0,53$
Materia orgánica (%)	$6,14 \pm 2,26$	$7,01 \pm 2,5$
Granulometría	Arenas fango-gravosas	Arenas fangosas
Tamaño Medio de Grano (TMG)	$1125\ \mu\text{m}$	$778\ \mu\text{m}$

ind/m<sup>2</sup>), nemátodos (3.190 ind/m<sup>2</sup>), peracáridos (2.060 ind/m<sup>2</sup>) y bivalvos (1.309 ind/m<sup>2</sup>); mientras que en noviembre las densidades son menores para poliquetos (2.961 ind/m<sup>2</sup>), nemátodos (1.943 ind/m<sup>2</sup>), peracáridos (1.691 ind/m<sup>2</sup>) y bivalvos (395 ind/m<sup>2</sup>) (Fig. 2).

Las comparaciones espaciales de la comunidad bentónica, arrojaron mayores densidades para la Z2, con un promedio de 20.021±6,474 ind/m<sup>2</sup> (julio 23.184 ind/m<sup>2</sup> y noviembre 16.858 ind/m<sup>2</sup>); y para ambos meses los poliquetos (7.553 ind/m<sup>2</sup>) y peracáridos (4.403 ind/m<sup>2</sup>) fueron los grupos más abundantes. En la zona 1 la densidad promedio de individuos fue un poco menor, 12.315±5.739 ind/m<sup>2</sup>, con una tendencia diferente: una densidad mayor en noviembre (14.218 ind/m<sup>2</sup>, julio 10.412 ind/m<sup>2</sup>) (Fig. 3); siendo los

TABLA 2. Valores promedio de cobertura de la vegetación, estimados en la pradera de fanerógamas en la Ensenada de Yapascua, en los meses de julio y noviembre de 2015.

Mes	Zona	Transecta	Fanerógama	Cobertura (%)			
				Fanerógamas	Arena	Algas	Zoántidos
Julio	1	T1	<i>T. testudinum</i>	81,2	5,2	4,8	8,8
		T2	<i>T. testudinum</i>	77,6	6,3	0,7	14,6
	2	T1	<i>T. testudinum</i>	42,1	37,8	4,2	14,8
		T2	<i>T. testudinum</i>	40,5	28,7	11,3	19,3
	3	T1	<i>T. testudinum</i>	84,2	11,2	3,5	0,5
		T2	<i>H. stipulacea</i>	61,7	33,3	5	-
	4	T1	<i>H. stipulacea</i>	95,4	4	0,3	-
		T2	<i>H. stipulacea</i>	96,2	3,5	0,3	-
Noviembre	1	T1	<i>T. testudinum</i>	22,2	69,3	5,7	2,7
		T2	<i>T. testudinum</i>	55,8	30,2	4,6	9,3
	2	T1	<i>T. testudinum</i>	31,8	63,3	4,7	0,2
		T2	<i>T. testudinum</i>	35	60,8	4,2	-
	3	T1	<i>H. stipulacea</i>	51,2	40,8	7,8	-
		T2	<i>H. stipulacea</i>	46,7	39,3	13,9	-
	4	T1	<i>H. stipulacea</i>	88,7	7,7	3,2	-
		T2	<i>H. stipulacea</i>	73,3	21,3	5,3	-

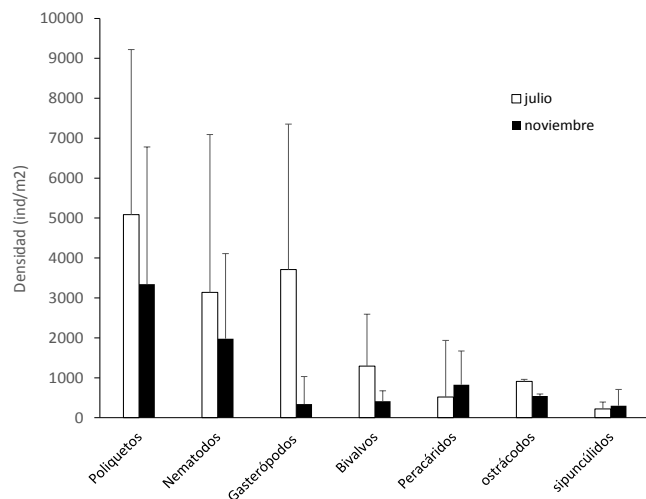


Figura 2. Densidad (ind/m<sup>2</sup>) de los principales grupos taxonómicos encontrados para julio y noviembre en las cuatro zonas de estudios en la pradera de la Ensenada de Yapascua

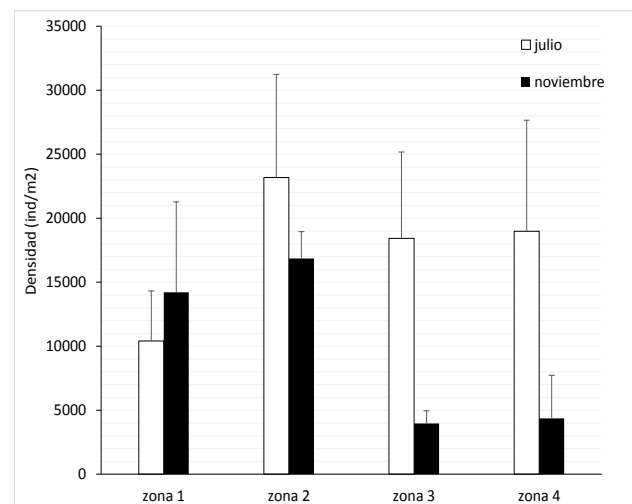


Figura 3. Densidad promedio de los principales grupos taxonómicos encontrados para julio y noviembre, en las cuatro zonas de estudios en la pradera en la Ensenada de Yapascua.

peracáridos ( $3.057 \text{ ind/m}^2$ ) el grupo más abundante en ambos meses. Por último, las zonas 3 y zona 4 con densidades similares. En Z3 la densidad promedio fue  $11.194 \pm 8.874 \text{ ind/m}^2$ , con la mayor densidad en julio ( $18.423 \text{ ind/m}^2$ , noviembre  $3.329 \text{ ind/m}^2$ ) siendo los poliquetos ( $2.614 \text{ ind/m}^2$ ) y gasterópodos ( $2.128 \text{ ind/m}^2$ ) los más abundantes. En la Z4 la densidad promedio fue  $11.672 \pm 9.892 \text{ ind/m}^2$ , con la mayor densidad en julio ( $18.979 \text{ ind/m}^2$ , noviembre  $4.363 \text{ ind/m}^2$ ), y los nematodos ( $4.788 \text{ ind/m}^2$ ) fue el grupo más abundante.

Al realizar las comparaciones espaciales se encuentran diferencias significativas (KW  $p=0,041$ ), específicamente entre Z4 y las zonas 1 y 2 (MW  $p<0,05$ ). Para presentar de forma gráfica la similitud de las cuatro zonas de estudio en los dos meses de muestreo, se realizó un clúster, con el índice de similitud de Bray-Curtis, observándose la separación en dos grandes grupos (Fig. 4).

La zona 2, tanto en julio como en noviembre, presenta una similitud del 78% respecto a la abundancia y composición de grupos presentes, siendo esta zona la que presenta, para ambos meses, una mayor densidad de individuos (Fig. 4). Por su parte, en julio, la zona 3 y 4 forma un conglomerado con una similitud del 70%, separándose del resto de las zonas, con una abundancia y composición de la fauna particularmente diferentes al resto de la pradera. Se apreció un cambio en noviembre, donde si bien, las Zonas 3 y 4 presentan un 45% de similitud entre sí, conforman un grupo separado del resto de la pradera, lo cual coincide con los cambios en los factores fisicoquímicos y de cobertura vegetal señalados anteriormente.

De igual forma, se realizó un diagrama de ordenación multidimensional no métrica (nMDS) con los grupos de fauna bentónica más abundantes en las cuatro zonas seleccionadas (Fig. 5). De acuerdo con el análisis, se observa una tendencia de separación entre las Zonas 1 y 2 con respecto a Z3 y Z4. Al realizar un análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) para cuantificar la contribución de los grupos, se encuentra, una mayor similitud para la Z2, con un 52,90%, siendo los responsables de esta similitud los poliquetos y peracáridos. En la Z1 son los peracáridos y los nematodos los que aportan una mayor similitud, mientras que en Z3 el grupo más representativo son los gasterópodos, y en Z4 los nematodos. Por tal razón, las zonas con mayor disimilitud ( $>70\%$ ) son: Z1 y Z2 de la Z4.

Debido a que los poliquetos fue el grupo más abundante en la pradera de Yapascua, se identificaron a nivel de familia, encontrándose un total de 24 familias. La mayor densidad de poliquetos se encontró en la Z2, con 16 familias ( $6.776,65 \text{ ind/m}^2$ ), principalmente Oweniidae ( $1.207 \text{ ind/m}^2$ ), Sabellidae ( $1.035 \text{ ind/m}^2$ ), Syllidae ( $822 \text{ ind/m}^2$ ) y Eunicidae ( $783 \text{ ind/m}^2$ ), con una pequeña reducción para noviembre ( $5.410,7 \text{ ind/m}^2$ ), a excepción de los Ampharetidae, que aparecen en este mes con altísimas densidades ( $1.578 \text{ ind/m}^2$ ). En la zona Z1 se encontraron 18 familias ( $2.990,11 \text{ ind/m}^2$ ) principalmente Syllidae ( $961,55 \text{ ind/m}^2$ ), Cirratulidae ( $676,35 \text{ ind/m}^2$ ) y Sabellidae ( $232,05 \text{ ind/m}^2$ ), observándose un incremento en la densidad en noviembre ( $4.389,3 \text{ ind/m}^2$ ) sobre todo en estas familias y los capitélidos.

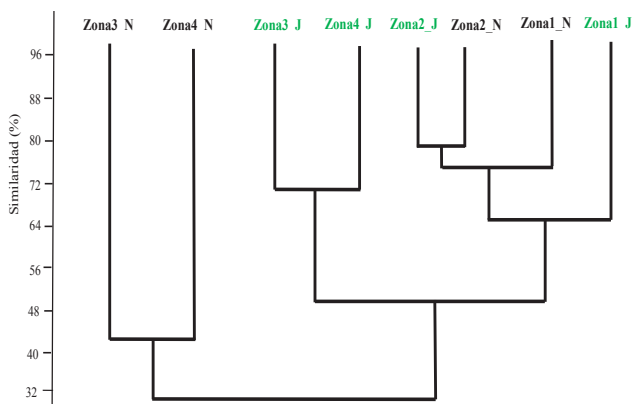


Figura 4. Análisis de Cluster con la densidad de la fauna bentónica para julio (J) y noviembre (N) en las cuatro zonas de estudios en la pradera de la Ensenada de Yapascua.

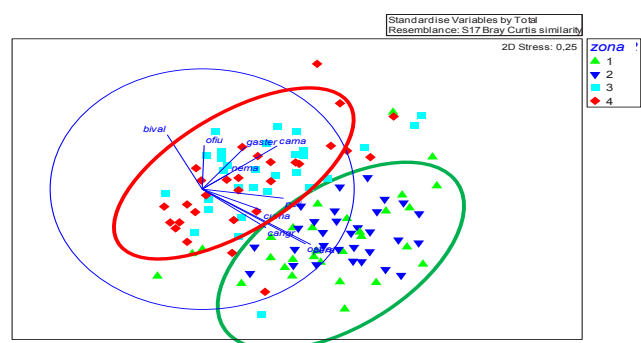


Figura 5. Diagrama de Ordenación Multidimensional no métrico (nMDS) basada en similitud de Bray-Curtis ( $n=120$  Stress=0,25) con abundancia de los principales grupos taxonómicos para julio y noviembre en las cuatro zonas estudiadas en la Ensenada de Yapascua (Primer v7).

En la zona Z4 se encontraron 18 familias (2.884,4ind/m<sup>2</sup>) principalmente Capitellidae (1.044,45ind/m<sup>2</sup>), Cirratulidae (291,3ind/m<sup>2</sup>) y Syllidae (248,65ind/m<sup>2</sup>), con una reducción en la densidad de individuos en todas las familias, en noviembre (255,7 ind/m<sup>2</sup> en julio 4419,1ind/m<sup>2</sup>).

Por su parte, la Z3 presentó la menor densidad (1.822,8ind/m<sup>2</sup>) con 19 familias, principalmente Capitellidae (583,55ind/m<sup>2</sup>), Cirratulidae (318,25ind/m<sup>2</sup>) y Syllidae (251,95ind/m<sup>2</sup>), observándose también una reducción para noviembre (808,2 ind/m<sup>2</sup> en julio 2.837,2ind/m<sup>2</sup>) en todas las familias.

De esta manera, se observa una clara separación entre zonas; por un lado, Z1 y Z2 con 22 familias, y mayor densidad de poliquetos con el predominio de Syllidae, Ampharetidae, Sabellidae, con incrementos de cirratúlidos y capitélidos en noviembre sobre todo en Z1. En las zonas 3 y 4 se encontraron 18 familias, con menores valores de densidad, con predominio de Capitellidae y Cirratulidae, cuyas densidades disminuyen marcadamente para noviembre, sobre todo en la Z3.

## DISCUSIÓN

La pradera de Yapascua se caracteriza por ser una pradera mixta, con una distribución espacial heterogénea y una marcada zonación desde la boca hasta la parte más interna, tanto en las características del sedimento como de las especies de fanerógamas presentes. Dentro de esta pradera, *T. testudinum* es la especie dominante en la zona 1, cerca de la boca de la Ensenada hasta el sur de la zona 3, resguardada de la energía del oleaje. En julio se reportan los valores más altos de cobertura, principalmente hacia la zona 1, donde el sedimento compuesto por granos finos de fácil penetración y gran contenido de nutrientes, le permiten crecer y extenderse con mayor facilidad (DÍAZ *et al.* 2003; ALBIS *et al.* 2010). Por su parte, la zona 2 presenta una mayor exposición al oleaje y menor porcentaje de cobertura, desarrollándose un sedimento bioclástico compuesto por cascajos y arenas muy finas, con poco contenido de materia orgánica explicando la poca cobertura de *T. testudinum* y el mayor desarrollo de rizomas, para arraigarse al sustrato y hacer más efectiva la absorción de nutrientes (BITTER 1993; DÍAZ *et al.* 2003; ALBIS *et al.* 2010).

En la parte más interna de la Ensenada, en la zona 4, la fanerógama dominante es *H. stipulacea*, con mayores valores de cobertura en el mes de noviembre, donde se presenta un sedimento con mayor proporción de arenas finas, mayor contenido de materia orgánica y una mayor turbidez en la columna de agua, como consecuencias de varios meses de constantes lluvias, que generan el aporte de sedimentos de quebradas intermitentes y las aguas de escorrentía. Estas condiciones permiten a esta especie, extenderse en mayores profundidades ya que es capaz de utilizar las bajas irradiaciones para realizar el proceso fotosintético (SCHWARZ & HELLBLOM 2002; WILLETTE & AMBROSE 2009; STEINER *et al.* 2010; SCHEIBLING *et al.* 2018).

En el caso de Yapascua, la geomorfología de la ensenada favorece el desarrollo y predominancia de *T. testudinum*, en las zonas más someras, expuestas al oleaje y a los cambios en las mareas, con un sistema de rizomas engrosados que le permiten arraigarse al sustrato, evitando ser arrastrada por las corrientes (DÍAZ *et al.* 2003; ALBIS *et al.* 2010; SIERRA-ROZO *et al.* 2012). Sin embargo, *T. testudinum* es susceptible a los aumentos en la turbidez (BITTER 1993; ORTH *et al.* 2006), razón por la cual su cobertura disminuye en noviembre para la Zona 3, dejando espacios libres de vegetación, aprovechados por *H. stipulacea* como una especie oportunista. Los picos de biomasa en pie de *T. testudinum* se registraron en julio, mientras que para *H. stipulacea* fue mayor en noviembre, sin diferencias temporales en estos parámetros. En Yapascua, los valores de biomasa total para *T. testudinum* (152,38g/m<sup>2</sup>) son similares a los reportados por RODRÍGUEZ *et al.* (2018) para la Laguna de la Bocaina, en el mismo Parque Nacional San Esteban (máximos de 138g/m<sup>2</sup>).

GACIA (1999) observó un patrón estacional en la producción de *T. testudinum* en Florida, con una disminución en septiembre (170g/m<sup>2</sup>) y un aumento significativo en julio (310g/m<sup>2</sup>), atribuido al aumento de la actividad fotosintética debido a la reducción de la turbidez del agua. Estos resultados coinciden con el

estudio actual, ya que, en noviembre, la turbidez en la Ensenada de Yapascua fue mayor, lo que explicaría la reducción de la biomasa de *T. testudinum* y el aumento de la biomasa de *H. stipulacea*, que puede vivir en aguas más turbias (DÍAZ *et al.* 2003).

La combinación de las variables ambientales, como la profundidad y efecto de las lluvias, favorecen el crecimiento, desarrollo y coexistencia de estas dos especies de fanerógamas en la Ensenada de Yapascua, ya que la competencia por el sustrato se encuentra compensada por estas fluctuaciones temporales que impiden que una especie dominante y nativa del Caribe venezolano como *T. testudinum* desplace por competencia a la especie invasora *H. stipulacea* (WILLIAMS 1990; DÍAZ *et al.* 2003; SIERRA-ROZO *et al.* 2012).

A pesar de los beneficios que la cobertura vegetal de estas especies invasoras aporta a los ecosistemas, algunos estudios han demostrado que la presencia de *H. stipulacea* puede reducir la abundancia de peces y afectar su función como zona de cría, planteando preocupación por la pérdida de biodiversidad y alteración de los ecosistemas marinos (BECKING *et al.* 2014; OLINGER *et al.* 2017; JAMES *et al.* 2020).

#### Caracterización de la Fauna asociada

Así como las fluctuaciones en los factores físicos afectan la biomasa, distribución y supervivencia de las especies de fanerógamas, esto ocasiona fluctuaciones en la densidad de fauna bentónica asociada. La densidad total promedio de individuos bentónicos en la Ensenada de Yapascua fue de 13.800 ind/m<sup>2</sup>. Esta alta densidad puede estar relacionada con las características de sus sedimentos y condiciones de perturbación intermedia debido a su ubicación costera. Se observa una marcada variación temporal, con las mayores densidades promedio en julio (17.340 ind/m<sup>2</sup>), destacando la gran densidad de gasterópodos, poliquetos y nematodos; y menores densidades en noviembre. Este patrón temporal coincide con lo observado en diferentes zonas del Parque Nacional Morrocoy, con disminuciones en la densidad en noviembre (RODRÍGUEZ 2003); al igual que en los fondos arenosos de Isla Larga, en el Parque Nacional San Esteban (BONE & KLEIN 2000).

Las variaciones temporales en la densidad de organismos bentónicos en la Ensenada de Yapascua, podrían atribuirse también a cambios en la vegetación. La mayor biomasa de fanerógamas en julio representa una mayor disponibilidad de recursos y complejidad física, lo que reduce la eficiencia de los depredadores al crear una estructura tridimensional que separa vertical y horizontalmente a las especies, disminuyendo los encuentros directos con los depredadores (STONER & LEWIS 1985; SWEATMAN & ROBERTSON 1994; RODRÍGUEZ & VILLAMIZAR 2000; RODRÍGUEZ 2003; DORENBOSCH *et al.* 2005). STONER (1980) establece una relación directa entre la fauna presente en las praderas y la biomasa de fanerógamas, lo que explica las correlaciones positivas encontradas entre la densidad de peracáridos y decápodos con la biomasa en pie y de rizomas de *T. testudinum*, y de forma negativa con la biomasa en pie y de rizomas de *H. stipulacea*, lo que sugiere que *T. testudinum* podría ser un mejor sustrato para esta epifauna o una mejor zona de alimentación y protección contra la depredación.

HECK & ORTH (1980) indican disminuciones en la densidad de organismos bentónicos durante el periodo de lluvias por variaciones en los factores ambientales. En Yapascua, el periodo de lluvias en 2015 se extendió desde julio a diciembre, por lo que la reducción en las densidades de organismos en noviembre podría atribuirse a cambios en los factores ambientales relacionados con mayores precipitaciones, como el aumento de la turbidez en la Ensenada, mayor contenido de materia orgánica y mayor cantidad de sedimentos resuspendidos arrastrados por la escorrentía hacia la Ensenada, lo que afecta la biomasa de la planta y la fauna asociada, especialmente a los organismos filtradores debido al taponamiento de sus estructuras filtradoras (RODRÍGUEZ 2003).

La distribución espacial de la comunidad bentónica en la pradera de Yapascua no es homogénea, con una mayor densidad promedio de organismos en la zona 2, en ambos meses de estudio. Allí, son más abundantes los poliquetos, peracáridos y gasterópodos. Esta mayor densidad de organismos en la

zona 2 puede deberse a la mayor biomasa en pie y de rizomas encontrados para ambos períodos, lo que proporciona protección contra depredadores, principalmente peces y camarones, tanto a la epifauna como a la infauna (SWEATMAN & ROBERTSON 1994; RODRÍGUEZ 2003; DORENBOSCH *et al.* 2005). VIRNSTEIN *et al.* (1983) indican que el efecto de la depredación está relacionado con la profundidad a la que se entierran en el sedimento y la capacidad de construir tubos, lo que podría explicar la mayor densidad de poliquetos tubícola y bivalvos en la zona 2, donde el sedimento de cascajos ofrece una mayor tridimensionalidad; además el mayor desarrollo de rizomas reduce la eficiencia de los depredadores (ALBIS *et al.* 2010).

En la zona 1, se observó también una alta densidad de individuos, principalmente de peracáridos (3.057 ind/m<sup>2</sup>), poliquetos (2.924 ind/m<sup>2</sup>) y nemátodos (2.626 ind/m<sup>2</sup>), con una disminución considerable de gasterópodos en noviembre (437 ind/m<sup>2</sup>), así como una disminución en la cobertura y biomasa en pie y de rizomas de *T. testudinum*. Estos resultados respaldan la idea de que la complejidad estructural ofrecida por las fanerógamas, en función de su biomasa, cobertura y productividad, permite la coexistencia de una gran diversidad y densidad de organismos (GAMBI *et al.* 2009). Una mayor biomasa en pie representa una mayor disponibilidad de alimento, sustrato, y protección a la fauna, siendo los organismos de la epifauna más afectados por los cambios en las características de la planta que los organismos de la infauna (STONER 1980). En la pradera de Yapascua, la heterogeneidad ambiental en las zonas 1 y 2 ofrece diferentes nichos que permiten albergar una mayor riqueza de especies y proporciona una mayor complejidad al hábitat.

Por tal razón, la menor densidad de organismos en las zonas 3 y 4 de la Ensenada de Yapascua podría atribuirse a la presencia de la fanerógama *H. stipulacea*, cuya morfología no ofrece la misma tridimensionalidad que *T. testudinum*. Esto disminuye la complejidad y heterogeneidad de la pradera, lo que resulta en una reducción considerable de la densidad de epifauna, tanto por la disminución de las zonas de refugio como por el aumento en la turbidez y el sedimento más fino, que obstruye las estructuras filtradoras de muchos de estos organismos, especialmente acentuado en el mes de noviembre (BITTER 1993; RODRÍGUEZ 2003). Los rizomas superficiales de *H. stipulacea* no retienen el sedimento, lo que resulta en una zona más turbia debido a la resuspensión del sustrato con mayor contenido de materia orgánica. Esto estimula la actividad bacteriana, elevando la capa anóxica más cerca de la superficie del sedimento. Esta condición explicaría la dominancia y abundancia de los nematodos en esta zona, y una disminución considerable en la densidad del resto de los grupos, especialmente en noviembre (HEMMINGA & DUARTE 2000).

El análisis de cluster, muestra los cambios en las densidades de organismos presentes en ambos meses para cada zona. La zona 2, en la boca de la ensenada, a pesar de ser la zona más expuesta al oleaje, sus sedimentos bioclásticos y menor contenido de materia orgánica, reducen la resuspensión de material particulado, manteniendo niveles bajos de turbidez, permitiendo un mayor desarrollo de biomasa en pie y de rizomas de *T. testudinum*; lo que le permite albergar mayor densidad de fauna en ambos meses. Por el contrario, la zona 1, al presentar sedimentos finos y alto contenido de materia orgánica aunado a su ubicación cerca de la boca de la Ensenada, la convierte en una zona muy cambiante, siendo afectada en mayor grado por la resuspensión de material orgánico particulado, elevando los niveles de turbidez en la época de lluvia. Esto afectaría tanto la biomasa de *T. testudinum* como la fauna asociada, formando de esta manera un grupo separado en julio y otro grupo en noviembre. A pesar de ello, las zonas 1 y 2 presentan una mayor estabilidad temporal en cuando a la composición y abundancia de organismos, a diferencia de las zonas 3 y 4, donde la formación de grupos diferentes en ambos meses es reflejo de fuertes cambios en estas zonas, atribuidos al efecto que tiene el aumento en la turbidez sobre la densidad y composición de la fauna bentónica ante la reducción de *T. testudinum* y los aumentos en la cobertura de *H. stipulacea*.

Como se señaló anteriormente los poliquetos fueron el grupo más abundante en estos pastos marinos, registrándose la mayor densidad y mayor número de familias en la zona 2. La densidad promedio de poliquetos en la Ensenada de Yapascua fue de 4.216±3.853 ind/m<sup>2</sup>, cifra similar a la reportada por CRUZ & BONE (1997) en el PN San Esteban, Isla Ratón, con densidades de 3.000-7.000 ind/m<sup>2</sup>. En el PN Morrocoy, RODRÍGUEZ (2003) señala densidades promedio más bajas, en Boca Seca (904,8 ind/m<sup>2</sup>), con diferencias

temporales en la densidad de poliquetos. En Yapascua, las densidades de poliquetos no mostraron diferencias temporales tan marcadas como las reportadas por RODRÍGUEZ (2003), aunque se observó una reducción en las densidades en noviembre (3.345 ind/m<sup>2</sup>) respecto a julio (5.086 ind/m<sup>2</sup>).

En cuanto a los cambios en la comunidad de poliquetos, PADILLA (2012) en Playa Sur, Golfete de Cuare, PN Morrocoy (PNM), reporta cambios temporales en las densidades y número de familias, con una reducción en diciembre que coincide con disminución significativa en la salinidad. La familia Capitellidae mostró las mayores variaciones, actuando como indicadores importantes de los cambios en la salinidad, factor que tiene un efecto inverso en la densidad de poliquetos en praderas cercanas a ríos y zonas de humedales con condiciones estuarinas. Por otro lado, CHOLLETT & BONE (2007) evaluaron las respuestas de la familia Spionidae en praderas de *T. testudinum* a las precipitaciones de 1999 en este PNM, con aumentos significativos en la densidad y riqueza durante los primeros meses posteriores a las precipitaciones debido a que algunas de estas especies se reproducen varias veces al año. En Yapascua, aunque la familia Spionidae no es una de las más importantes, en noviembre (lluvias) sus densidades fueron el doble (64,06 ind/m<sup>2</sup>) en comparación con julio (33,72 ind/m<sup>2</sup>).

Algunos estudios indican que la presencia de ciertas especies de poliquetos en los pastos marinos estará determinada por sus hábitos alimentarios y el tipo de sedimento. Las categorías alimentarias predominantes son detritívoros, suspensívoros, carnívoros y omnívoros, ya que estos ecosistemas funcionan como trampas de sedimentos y material particulado, proporcionando alimento directo o indirecto para estos organismos (GAMBI *et al.* 2009). Poliquetos detritívoros, como Capitellidae y Cirratulidae, aumentan su densidad en zonas con mayor contenido de materia orgánica (STONER 1980); lo que coincide con lo encontrado en Yapascua para las zonas 3 y 4, con la dominancia de estas dos familias. De igual forma, esto podría explicar la mayor densidad de estas familias oportunistas para noviembre en la zona 1, donde la turbidez fue considerablemente mayor. Igualmente, la distribución de ciertas familias de poliquetos en los pastos marinos está influenciada por el tipo de sedimento; así, la mayor abundancia de familias como Oweniidae, Sabellidae y Ampharetidae en la zona 2 puede explicarse por su condición de suspensívoros y las características del sedimento más grueso (menos suspensión). Por otro lado, la familia Eunicidae abundante en estas zonas, de hábitos carnívoros, podría estar relacionado con la mayor densidad de fauna presente, que podría ser presa de estos poliquetos (STONER 1980).

## CONCLUSIONES

La Ensenada de Yapascua presenta una marcada zonación en la distribución de las especies de fanerógamas y fauna asociada desde la boca hasta la parte interna de la laguna, presentándose la mayor abundancia de organismos bentónicos en la zona de la boca, donde es mayor la cobertura y biomasa de la especie *Thalassia testudinum*, respecto a la zona dominada por *Halophila stipulacea*. Esto se debe, posiblemente, a las mayores condiciones de protección que ofrece a los depredadores y mayor aporte de materia orgánica. Esto corrobora la importancia de evaluar el efecto de la extensión de la especie invasora *H. stipulacea* sobre la fauna bentónica. En el caso de la Ensenada de Yapascua, para este momento, no se observa la extensión de esta especie sobre las áreas previamente ocupadas por *T. testudinum*, pero es importante su monitoreo en el tiempo para documentar su comportamiento y efectos sobre la vegetación nativa.

## REFERENCIAS

- ALBIS, M., D. GÓMEZ & G. DUQUE. 2010. Estructura de las praderas de *Thalassia testudinum* en un gradiente de profundidad en la Guajira, Caribe Colombiano. *Bol. Inves. Mar. Cost.* 381. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2010.39.2.155>
- BARRIOS, L. & A. RODRÍGUEZ. 2003. Estado de las Praderas de pastos marinos en Colombia. Informe del estado de los ambientes marinos y costeros en Colombia. *INVEVAR*. Serie Publicaciones Periódicas. 8:292.

- BECKING, L. E., T. VAN BUSSEL, M. S. ENGEL, M. J. A. CHRISTIANEN & A. O. DEBROT. 2014. Proximate response of fish, conch, and sea turtles to the presence of the invasive seagrass *Halophila stipulacea* in Bonaire. Report number C118/14, IMARES Wageningen UR, 35.
- BITTER, R. 1993. Estructura y función del campo de *Thalassia* como ecosistema. Sociedad Venezolana de Ecología. *ECOTROPICOS*. 6 (2): 30-42.
- BONE, D. & E. KLEIN. 2000. Temporal variations in a tropical soft bottom community, Venezuela. *J. Coast. Res.* 16 (2): 278-286.
- CARICOMP. 1994. Variation in ecological parameters of *Thalassia testudinum* across the CARICOMP network. Proc. 8th Internat. Coral Ref. Symp. Panama. 663-668.
- Chollett I., D. Bone & D. Perez. 2007. Effects of heavy rainfall on *Thalassia testudinum* beds. *Aquatic Botany*. 87:189–195. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.05.003>
- CRUZ, J. & D. BONE. 1997. Procesos de recolonización en una comunidad bentónica tropical de fondos arenosos. Golfo Triste, Venezuela. *Publ. Espec. Inst. Oceanogr.* 23:93-105.
- DÍAZ, J., M. BARRIOS & D. GÓMEZ. (Eds). 2003. Las praderas de pastos marinos en Colombia: Estructura y distribución de un ecosistema estratégico. *INVEVAR*, Serie Publicaciones Especiales. 10-160.
- DORENBOSCH, M., G. MONIQUE, G. GROL, I. NAGELKERKEN & G. VAN DER VELDE. 2005. Distribution of coral reef fishes along a coral reef–seagrass gradient: edge effects and habitat segregation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 299: 277–288. <https://doi.org/10.3354/meps299277>
- GACIA, E. 1999. Leaf dynamics and shoot production of the seagrass *Thalassia testudinum* in the Indian River Lagoon (Florida). *Bot. Mar.* 42: 97-10. <https://doi.org/10.1515/bot.1999.012>
- GAMBI, M. C., F. BARBIERI & C. N. BIANCHI. 2009. New record of the alien seagrass *Halophila stipulacea* (Hydrocharitaceae) in the western Mediterranean: a further clue to changing Mediterranean Sea biogeography. *Mar. Biodiv. Rec.* 2:84. Disponible en: [http://journals.cambridge.org/article\\_S175526720900058X](http://journals.cambridge.org/article_S175526720900058X) }
- GONZÁLEZ, R. 2006. *Evaluación de la efectividad de manejo del Parque Nacional San Esteban, Estado Carabobo, Venezuela*. Trab. Grad. M. Sc Desarrollo y Ambiente. Universidad Simón Bolívar. 114 pp.
- Heck, K. & R. Orth. 1980. Seagrass habitats: the roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages. *Estuarine Perspectives*: 449-463. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-404060-1.50043-5>
- HEMMINGA, M. & C. DUARTE. 2000 *Seagrass Ecology*. Cambridge University Press. United Kingdom (UK). 298 pp.
- JAMES, R., M. CHRISTIANEN, M. VAN KATWIJK, J. DE SMIT, E. BAKKER, P. HERMAN & T. BOUM. 2020. Seagrass coastal protection services reduced by invasive species expansion and megaherbivore grazing. *J. Ecol.* 108:2025–2037. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13411>
- OLINGER, L. K., S. L. HEIDMANN, A. N. DURDALL, C. HOWE, T. RAMSEYER, S. G. THOMAS, D. N. LASSEIGNE, E. J. BROWN, J. S. CASSELL, M. M. DONIHE, M. D. DUFFING ROMERO, M. A. DUKE, D. GREEN, P. HILLBRAND, K. R. WILSON GRIMES, R. S. NEMETH, T. B. SMITH & M. BRANDT. 2017. Altered juvenile fish communities associated with invasive *Halophila stipulacea* seagrass habitats in the US Virgin islands. *PLOS One* 12(11):e1088386. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188386>
- ORTH, R., T. CARRUTHERS, W. DENNISON, C. DUARTE, J. FOURQUREAN, K. HECK, R. HUGHES, G. KENDRICK, J. KENWORTHY, S. OLYARNIK, F. SHORT, M. WAYCOTT & S. WILLIAMS. 2006. A global crisis for seagrass ecosystems. *BioScien* 56 (12): 988-996. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[987:agcfse\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[987:agcfse]2.0.co;2)

- PADILLA, F. 2012. *Poliquetos Capitélidos Expuestos a Cambios de Salinidad: En el Golfete de Cuare, Venezuela*. Editorial Académica Española. 76pp
- RODRÍGUEZ, C. 2003. *Depredación por peces y crustáceos decápodos como factor regulador de la macrofauna bentónica asociada a praderas de fanerógamas*. Trab. Grad. Doctorado Ecología, Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. 165 pp.
- RODRÍGUEZ, C & E. VILLAMIZAR. 2000. Fauna bentónica asociada a una pradera de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en el Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 48 (1): 243- 249. <https://doi.org/10.24275/uam/izt/dcbs/hidro/2020v30n1/jimenez>
- RODRÍGUEZ C, E. HURTADO, D. ARTIGAS, D. GÁMEZ & J. RODRÍGUEZ-QUINTAL. 2018. Caracterización de una pradera de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en la Laguna de la Bocaína, Patanemo, Parque Nacional San Esteban, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 57(2): 73-80
- RODRÍGUEZ-GUÍA, A., C. RODRÍGUEZ & J. RODRÍGUEZ-QUINTAL. 2018. *Halophila stipulacea* (Hydrocharitaceae) en la Ensenada de Yapascua, Parque Nacional San Esteban, Carabobo, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 41 (1): 109-121. [https://saber.ucv.ve/ojs/index.php/rev\\_abv/article/view/16849](https://saber.ucv.ve/ojs/index.php/rev_abv/article/view/16849)
- SCHEIBLING, R. E., D. G. PATRIQUIN & K. FILBEE-DEXTER. 2018. Distribution and abundance of the invasive seagrass *Halophila stipulacea* and associated benthic macrofauna in Carriacou, Grenadines, Eastern Caribbean. *Aquat. Bot.* 144, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.10.003>.
- SCHWARZ, A. & F. HELLBLOM. 2002. The photosynthetic light response of *Halophila stipulacea* growing along a depth gradient in the Gulf of Aqaba, the Red Sea. *Aquat. Bot.* 74: 263–272. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304377002000803>.
- SHORT, F., T. CARRUTHERS, W. DENNISON & M. WAYCOTT. 2007. Global seagrass distribution and diversity: A bioregional model. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 350: 3-20 <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.012>
- SIERRA-ROZO, O., G. GAVIO & J. MANCERA. 2012. Estructura de las praderas de *Thalassia testudinum* en la isla de providencia, Caribe Colombiano, después del paso del huracán beta. *Caldasia* 34(1): 155-164.
- STEINER, S., K. MACFARLANE, L. PRICE & D. WILLETTE. 2010. The distribution of seagrasses in Dominica, Lesser Antilles. *Rev. Biol. Trop.* 58: 89–98. <https://doi.org/10.15517/rbt.v58i2.5231>
- STONER, A. 1980. The role of seagrass biomass in the organization of benthic macrofaunal assemblages. *Bul. Mar. Sci.* 30 (3): 537 - 551
- STONER, A. & G. LEWIS. 1985. The influence of quantitative and qualitative aspects of habitat complexity in tropical sea-grass meadows. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 9(4), 19-40.
- SWEATMAN, H. & D. R. ROBERTSON. 1994. Grazing halos and predation on juvenile Caribbean surgeon fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 111: 1-6. <https://doi.org/10.3354/meps111001>
- VIRNSTEIN, R., K. MIKKELSEN & M. CAPONE. 1983. Seagrass beds versus sand bottoms: the trophic importance of their associated benthic invertebrates. Florida Scientist. Academy Symposium, 46: 363-381.
- WILLETTE, D. & R. AMBROSE. 2009. The distribution and expansion of the invasive seagrass *Halophila stipulacea* in Dominica, West Indies, with a preliminary report from St. Lucia. *Aquat. Bot.* 91: 137-142. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304377009000862>
- WILLIAMS, S. 1990. Experimental studies in Caribbean seagrass bed development. *Ecol. Monog.* 60: 449-469. <https://doi.org/10.2307/1943015>