

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

**Evaluación experimental de los impactos de la temperatura y
productividad sobre los procesos de colonización de organismos sésiles en
la costa de Ecuador**

Juan de Dios Morales Núñez

**Tesis de grado presentada como requisito para la obtención del título de Pregrado en
Ecología Marina**

Quito

Febrero de 2013

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

HOJA DE APROBACIÓN DE TESIS

**Evaluación experimental de los impactos de la temperatura y
productividad sobre los procesos de colonización de organismos sésiles en
la costa de Ecuador**

Juan de Dios Morales Núñez

Luis Vinueza, Ph.D.

Director de Tesis y

Miembro del Comité de Tesis

Judith Dekinger, Ph.D.

Miembro del Comité de Tesis

Robert Lamb, M.Sc.

Miembro del Comité de Tesis

Stella de la Torre, Ph.D.

Decana del Colegio de

Ciencias Biológicas y Ambientales

Quito, febrero de 2013

© Derechos de autor

Por medio del presente documento certifico que he leído la Política de Propiedad intelectual de la Universidad San Francisco de Quito y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los de propiedad intelectual del presente trabajo de investigación quedan sujetos a lo dispuesto en la Política.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo de investigación en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en el Art.144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Firma:

Nombre: Juan de Dios Morales

C.I: 0918577719

Fecha: 2/8/2013

Índice	iv
Resumen	v
Abstract	vi
Agradecimientos	vii
Introducción	1-3
Materiales y métodos	3-6
Área de estudio	3-4
Diseño Experimental	4
Monitoreo de temperatura y otros factores abióticos	4-5
Análisis estadístico	6
Resultados	6-11
Discusión	11-14
Bibliografía	14-18

Resumen

La temperatura y productividad son factores importantes que afectan la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas marinos. Sin embargo, este impacto no ha sido evaluado de manera intensiva en zonas tropicales. Mi estudio se centró en dilucidar como la temperatura afecta los procesos de colonización. Para esto utilicé placas de polietileno de alta densidad de blancas y negras) que reflejan y absorben los rayos solares de manera distinta. La temperatura fue significativamente diferente entre regiones, placas y condiciones climáticas, sin embargo, la magnitud de la diferencia entre placas blancas y negras fue mucho menor en el sur. El número de morfo-especies fue mayor en las placas blancas y en el sur. En el norte hubo una mayor cobertura de invertebrados sésiles sobre las placas blancas, la colonización de este grupo fue gradual a través del tiempo; por el contrario, en el sur la cobertura fue monopolizada por algas marinas desde el principio y no existió mayor variación en la cobertura de este grupo a través del tiempo. Al igual que al norte, las placas blancas mostraron un mayor número de morfo-especies que las placas negras; sin embargo, la temperatura no fue un factor importante en los procesos de colonización y dominancia de especies dentro de esta región. Nuestros resultados sugieren que cambios en la temperatura podrían ser más importantes en el norte que en el sur y que la magnitud del impacto de la temperatura al sur podría ser compensado por el impacto del cambio climático sobre la abundancia y diversidad de algas.

Palabras clave: temperatura, regiones, colonización, productividad, ecosistemas intermareales

Abstract

The temperature and productivity are important factors affecting the structure and functions of intertidal ecosystems. The impact of temperature on the process of colonization was evaluated experimentally by using high-density polyethylene plates of different colors (white and black). The temperature was significantly different between regions, plates and weather conditions, however, the magnitude of the difference between black and white plates was much smaller in the south. The number of morpho-species was higher in white plates and south. At the north existed more coverage of sessile invertebrates on white plates, the colonization of this group was gradual over time. By contrast, the south was highly dominated by marine algae from the beginning and did not show greater variation over time or in response of plate colors. These results suggest that the impact of climate change on the abundance and diversity of algae will be more important to the north. The number of morpho-species was higher in white plates and south. North of Manta sessile invertebrates coverage on white plates was higher and gradual colonization was seen over time. In contrast, marine algae from the beginning monopolized the south and there was little variation in the coverage of this group over time. Nevertheless, greater number of morpho-species was shown in white vs black plates, although, temperature was not a significant factor in the colonization and dominance of species within these regions. Our results suggest that changes in temperature may be more important in the north than in the south; and the magnitude of the impact of temperature at south would be offset by the abundance and diversity of algae.

Keywords: temperature, regions, colonization, productivity, intertidal ecosystems

Agradecimientos

Agradezco a mi familia por su apoyo constante y sus enseñanzas a lo largo de mi vida. También expreso mi gratitud a los profesores del COCIBA por compartir sus conocimientos e inspirar en mí el pensamiento crítico, la pasión y dedicación por la investigación. A Luis Vinueza, y Robert Lamb, mis co-directores de tesis, por su apoyo en el diseño, la ejecución y el análisis de esta investigación. A mis amigos y colegas de carrera que compartieron conmigo muchos momentos dentro y fuera de la universidad

Introducción

La temperatura es un factor determinante en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas marinos (Sanford, 1999; Harley, et al. 2006; Tittensor, et al. 2010; Harley, et al. 2012) esto se debe a que la temperatura actúa a diferentes niveles de complejidad; por ejemplo a nivel celular, regula la velocidad de las reacciones enzimáticas e influye en las tasas metabólicas; estos cambios en el metabolismo pueden modificar las interacciones ecológicas como la competencia, herbivoría y depredación al alterar los patrones de dominancia y las tasas de consumo de los organismos (Sanford, 1999; Harley, et al. 2012).

La temperatura ha sido catalogada como uno de los principales predictores de la diversidad marina (Tittensor, et al. 2010). De acuerdo a este estudio, la mayoría de grupos taxonómicos marinos se incrementa hacia los trópicos (Tittensor, et al. 2010); por el contrario, la diversidad y abundancia de algas marinas se incrementa hacia zonas más frías y ricas en nutrientes, como las que se observan en la costa Oeste de los Estados Unidos (Gaines, et al. 1982; Evans, et al. 2005), patrón similar al que se observa en mamíferos marinos (Tittensor, et al. 2010).

En la costa continental de Ecuador e Islas Galápagos existen variaciones importantes en la temperatura y disponibilidad de nutrientes, estos cambios ocurren a diferentes escalas espaciales y temporales asociadas con variaciones en la fuerza y dirección de los vientos Alisios que afectan a su vez la dirección y magnitud de las corrientes marinas (Palacios, 2004). A escalas temporales, existen variaciones estacionales anuales e interanuales y cada 2 a 7 años en la posición de la zona de convergencia intertropical. Cuando esta se encuentra al norte del Ecuador, la costa experimenta la época fría (mayo a noviembre o la Niña) y cuando se ubica en el Ecuador la costa experimenta la época caliente (diciembre a abril o El Niño) (Glynn, 1988).

En muchos casos, estas diferencias oceanográficas influyen en la biomasa y la diversidad de organismos marinos (Witman, 2001; Edgar, 2004; Vinueza, et al. 2006), por ejemplo, la diversidad de algas marinas y biomasa es más alta en zonas frías y ricas en nutrientes en Galápagos (Vinueza, et al. en revisión). De la misma manera, la biomasa y la diversidad de algas se incrementa de forma gradual a lo largo de la costa de Ecuador (Lamb, et al. en preparación). Esto concuerda con los patrones que se describen a lo largo del continente americano, con un incremento en la diversidad de algas marinas hacia latitudes templadas (Gaines, et al. 1982)

Tanto la costa de Ecuador como Galápagos experimentan variaciones considerables de temperatura y nivel de nutrientes durante ciclos fuertes de ENSO. Estos cambios se manifiestan a través de disminuciones importantes de la productividad primaria, que se pueden propagar a niveles tróficos superiores; por ejemplo, en Galápagos, la mortalidad de iguanas marinas puede alcanzar hasta el 90% en algunas poblaciones, esta mortalidad se debe entre otras causas, principalmente, a la falta de alimento (Laurie, 1989; Vinueza, et al. 2006), esto demuestra la importancia que tendrían las variaciones de la productividad primaria sobre los sistemas marinos; sin embargo, tanto la temperatura como el nivel de nutrientes son factores estrechamente asociados. Por ello, las disminuciones en la productividad primaria durante la fase caliente del ENSO se deben a las profundas termoclinas que atrapan los nutrientes. En este sentido, es necesario poder predecir los impactos que cada uno de estos factores podría tener sobre la biomasa y diversidad de algas marinas.

Mi investigación se centra en entender de manera experimental cómo afecta la temperatura a los procesos de colonización de organismos sésiles y si estos son influenciados por diferencias latitudinales en las condiciones oceanográficas. Para este

análisis utilicé los datos colectados por Lamb, et al. (en preparación). Basado en estos antecedentes mi hipótesis plantea lo siguiente: la diversidad de algas y su dominancia disminuirá en aquellos tratamientos experimentales con temperaturas más altas y en mayor medida en la costa norte de Ecuador. Esta predicción se basa en el hecho de que esta zona experimenta una mayor influencia de la Contra-Corriente Nor-ecuatorial (CCNE) caracterizada por aguas con una baja salinidad y un menor nivel de nutrientes. Por el contrario, esperamos que las diferencias en la composición de la comunidad entre las placas blancas (frías) y negras (calientes) sean menores en magnitud con respecto a los resultados observados en el norte. Esta predicción se basa en el hecho de que al sur las condiciones oceanográficas poseen mayor cantidad de nutrientes y menor temperatura.

Materiales y métodos.

Área de Estudio

Este estudio se llevó a cabo en 2 sitios de la costa de Esmeraldas (Playa Escondida: 0.818428 N, 80.048564 O; y Galeras: 0.81398 N, 80.78814 O) y dos sitios en la costa sur de Manabí (Los Frailes: 1.48138 S, 80.78814 O; y Playita: 1.56209 S, 80.83521 O) (Fig. 1). Los experimentos se colocaron en enero del 2011 y se retiraron en abril del mismo año, coincidiendo con la época marina caliente (diciembre-mayo).

Los sitios al norte de Manta (Playa Escondida y Galera) se sitúan en la recientemente creada Reserva Marina Galera-San Francisco (RMGSF-2008). Esta reserva está situada en la punta sur de la provincia de Esmeraldas abarcando 50km de costa parcialmente inalterada debido a la mínima actividad local (pesca artesanal de langosta, bivalvos y peces demersales). Las condiciones ambientales (alta temperatura oceánica, baja concentración de oxígeno y nutrientes) que gobiernan estas zonas están influenciadas

por la Contra Corriente Nor Ecuatorial (CCNE) (Fiedler & Philbrick, 1991). Los sitios del sur (Los Frailes y La Playita) se encuentran localizados dentro del Parque Nacional Machalilla (PNM), el cual fue creado en 1980. En comparación con la RMGSF, el PNM exhibe condiciones ambientales más parecidas a un ecosistema sub-tropical (baja temperatura oceánica, alta concentración de oxígeno y nutrientes) característico de la Corriente Humboldt proveniente del sur del continente. A diferencia de la CCNE, esta corriente se caracteriza por una mayor concentración de nutrientes, temperaturas más bajas y una salinidad más alta que la que se observa en la CCNE (Fiedler and Philbrick 1991).

Diseño Experimental

Se manipuló la temperatura por medio del uso de dos tipos placas blancas y negras de polietileno de alta densidad (15 x 15 cm). Este diseño se basó en el trabajo realizado por Vinueza (2009) que consistió en crear diferencias en la temperatura del substrato mediante el uso del color; así, mientras el color blanco refleja los rayos solares, el color negro los absorbe y esto crea una diferencia termal que puede llegar hasta los 10 °C durante una marea baja que ocurre cerca del medio día (Vinueza, 2009). A estas placas blancas y negras se adhirieron una serie de placas acrílicas transparentes de 7.5 x 7.5cm. La superficie expuesta de las placas acrílicas transparentes fue raspada para proveer suficiente rugosidad como para facilitar el reclutamiento de organismos sésiles. Las placas fueron monitoreadas cada mes, desde enero hasta mayo del 2011.

Monitoreo de temperatura y otros factores abióticos

Para medir la temperatura se utilizó un medidor de alta precisión (Thermocouple Thermometer w/ Folding Probe) marca Taylor 9867FDA Commercial Digital, el cual era colocado cerca de las placas. Debido a la relación entre temperatura y clima, se decidió

categorizar los días en soleado y nublado; de igual manera, la exposición de oleaje se estimó a partir de la altura de las olas al momento de hacer los muestreos de acuerdo a la metodología descrita por Helmuth & Denny (2003). En este caso, los Frailes y Playa Escondida presentaron menor tamaño de oleaje en comparación a Playita y Galera (Lamb, et al. en preparación).

La abundancia relativa de organismos sésiles se determinó por medio del conteo de puntos de intersección. Esta técnica consiste en determinar la identidad taxonómica de los organismos que se encuentran debajo de las intersecciones de una malla conformada por 9 x 8 celdas de 1 x 1cm cada una, conformando así 72 celdas o 90 puntos de intersección, malla que era sobrepuesta a la imagen (Sousa, 1979; Murray, et al. 2002) (Fig. 2). Se cuantificó la abundancia y clasificó a los organismos sésiles en grupos funcionales (Invertebrados, Incrustados, Césped algal= algas filamentosas, macro y micro algas).



Figura 2. Foto de una placa blanca con la malla verde sobrepuesta. El uso de esta malla permite estimar, mediante el conteo de las intersecciones, la abundancia de organismos que crecen en la placa sustrato.

Análisis Estadístico

Para determinar si la temperatura (tipo de placa: blanca = frío, negra = caliente) y la productividad primaria de la zona (norte = baja, sur = alta) afectaron los procesos de colonización y riqueza de morfo-especies se utilizó un ANOVA de múltiples vías, con la temperatura (blanco = frío, negro = caliente) y la región (Norte = baja productividad primaria; Sur = alta productividad primaria) como factores fijos y los sitios anidados dentro de la región. Para comparar la abundancia de diferentes grupos funcionales entre regiones y colores de placa se utilizaron análisis no paramétricos. Los datos fueron analizadas con los paquetes estadísticos Minitab 15 y R.

Resultados

La temperatura fue diferente entre sitios y tipos de placa (ANOVA: $F = 9.389$, $p > 0.0001$). Las placas blancas (Promedio $28.1 \pm 0.20^{\circ}\text{C}$ ES; Max= 34.0°C , Min= 24.9°C) experimentaron rangos de temperaturas menores en comparación a las placas negras ($29.9 \pm 0.29^{\circ}\text{C}$ ES; Max= 38.5°C , Min= 24.7°C). Las diferencias de temperatura entre los tipos de placas blancas y negras fue más acentuada en días soleados ($29.9 \pm 0.21^{\circ}\text{C}$ ES; $32.6^{\circ}\text{C} \pm 0.28$ ES, respectivamente; Fig. 3A) (ANOVA: MS = F = 100.6 , $p < 0.0001$). La temperatura en P. Escondida ($25.4 \pm 0.05^{\circ}\text{C}$; Max= 26.1°C , Min= 24.5°C) fue menor en días nublados que en La Playita ($28.0 \pm 0.17^{\circ}\text{C}$; Max= 31.4°C , Min= 26.1°C). Sin embargo, este resultado necesita ser interpretado con precaución ya que las condiciones térmicas aéreas encontradas en estos sitios difieren con el patrón de resultados encontrados en los otros sitios.

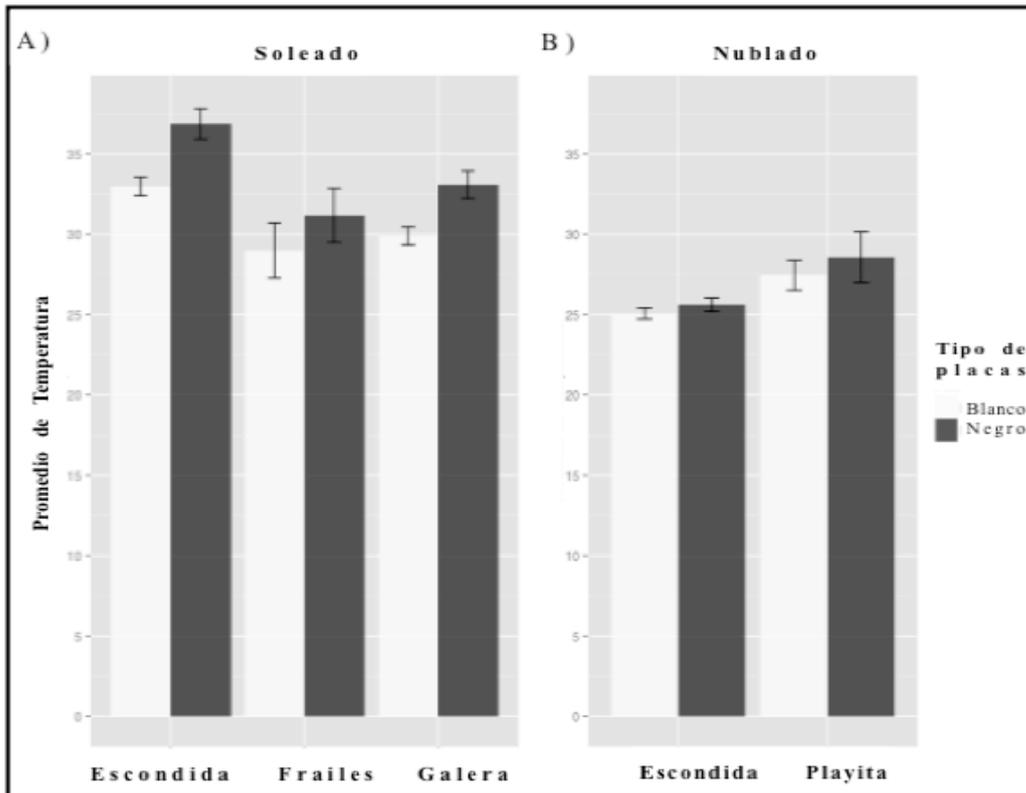


Figura 3. Promedio ($n=331$, media $29.0 \pm 1.8^\circ\text{C ES}$) de temperatura medido en las placas con un termómetro puntual (Termocouple): A) Corresponde a mediciones de la temperatura en placas blancas y negras en días soleados. B) Corresponde a mediciones de la temperatura en placas blancas y negras en días nublados.

El número de morfo-especies fue más alto en las placas blancas en ambas regiones ($f= 4.0$, $p= 0.005$). La diferencia en el número de morfo-especies entre los dos colores de fue mucho mayor en placas blancas ($2.12 \text{ ES} \pm 0.14$) y placas negras (1.60 ± 0.12) al norte (Fig. 4). De la misma manera, el número de morfo-especies fue mayor al sur ($f= 8.07$, $p= 0.047$) con placas blancas (2.33 ± 0.15) que con negras (2.02 ± 0.17) ya que, en ambos casos, las placas blancas presentaron más morfo-especies en ambas regiones, aunque en el norte la diferencia es más notoria entre placas (Fig. 4).

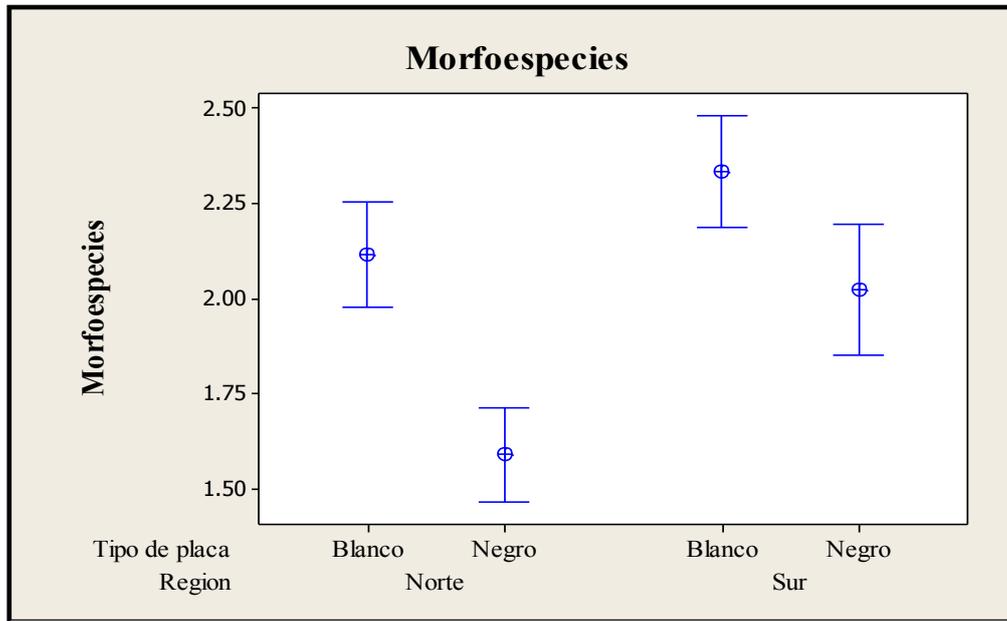


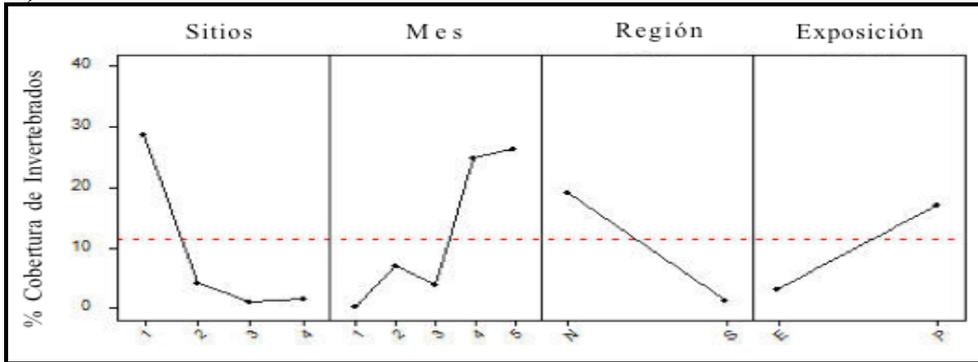
Figura 4. Número de morfo-especies registradas en las placas blancas (Promedio 2.12 ES \pm 0.14; 2.33 \pm 1) y en las placas negras (Promedio 1.60 ES \pm 0.12; 2.02 \pm 0.17) (n= 120; n= 95) al norte y al sur, respectivamente.

Tabla 1. Modelo regional del impacto de la temperatura en la colonización de algas. ANOVA dos vías para determinar si la temperatura manipulada con placas de diferente color (blanca = fría vs negra = caliente) y la productividad primaria de un sitio (norte = baja vs sur = alta) afectan la colonización de invertebrados sésiles.

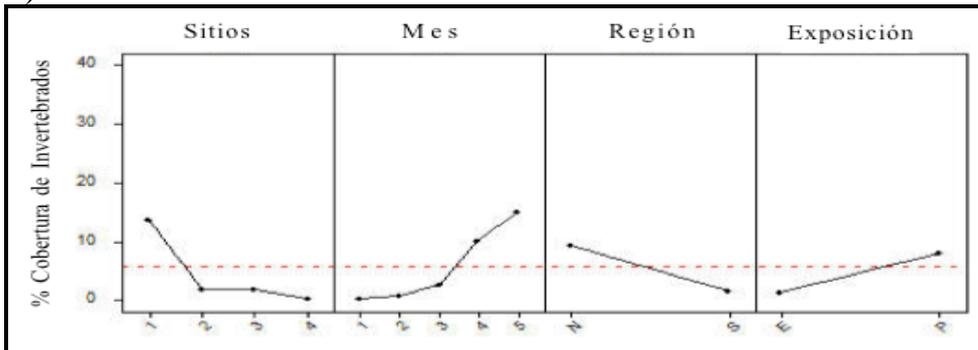
Fuentes de variación	Valor	ES	GdL	valor-t	valor- p
Mes	7.807311	0.977055	186	7.990659	0.0000
Región	25.637827	6.011547	20	4.264764	0.0004
Exposición Protegido (P)	9.755831	4.866173	20	2.004826	0.0587
Tipo de Placa (CP)	7.690828	3.291010	186	2.336920	0.0205
Región S: CP	-12.367310	3.558417	186	-3.475509	0.0006
Exposición P: CP	6.476229	3.695213	186	1.752600	0.0813
Región S: Exposición P	-13.872439	6.503132	20	-2.133194	0.0455
Mes: Región S	-7.358604	1.472717	186	-4.996617	0.0000

La cobertura de organismos fue significativamente diferente entre meses, región ($p > 0.001$) y tipo de placa ($p > 0.05$) (Tabla 1). Las interacciones región-tipo de placa, mes-región ($p > 0.001$) y región-exposición ($p > 0.05$) presentaron diferencias significativas (Tabla 1). La colonización de invertebrados sésiles fue mayor al norte y en ambos tipos de placas, la cobertura más alta se dio en el mes 4 y 5 (Fig. 5: A y B); así en Playa Escondida por ejemplo, los invertebrados sésiles cubrieron el 28% de la placa blanca, el doble que la cobertura alcanzada por las placas negras (14%). En ambos tipos de placas se puede apreciar un aumento gradual de colonización a través del tiempo, siendo las placas negras las que demuestran un patrón continuo (Fig. 5: A y B). Al sur, la cobertura de algas fue alta desde el primer mes y no se observaron cambios importantes a lo largo del tiempo. En el 4to mes se observó una disminución dramática en la cobertura de algas; sin embargo, la cobertura volvió a niveles anteriores en el siguiente mes (Fig. 5: C y D).

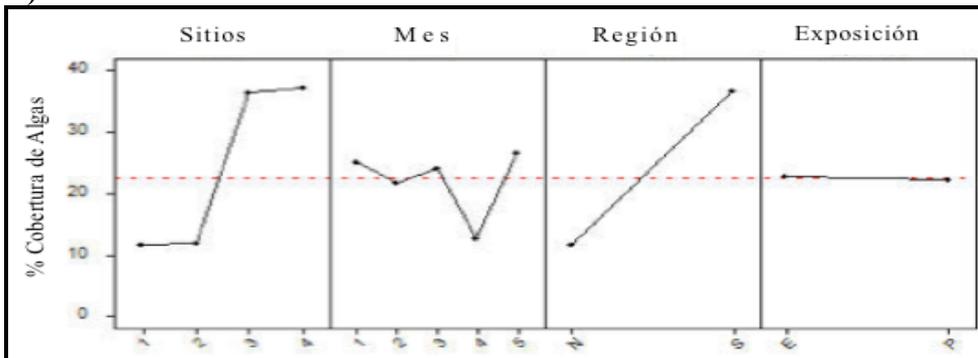
A)



B)



C)



D)

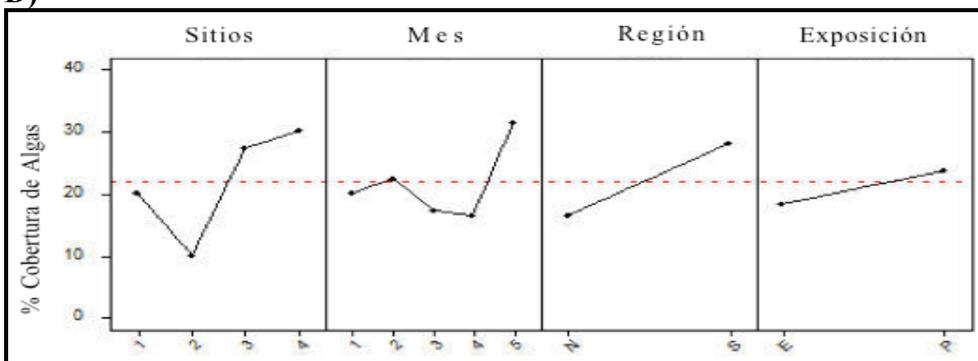


Figura 5. Modelo ANOVA de las diferencias en el porcentaje de cobertura de invertebrados sésiles (A y B) y de algas (C y D). En el eje de las x los sitios corresponden (de izquierda a derecha): 1) P. Escondida, 2) Galera, 3) Frailes y 4) Playita; Meses son: 1) enero, 2) febrero, 3) marzo, 4) abril y 5) mayo; Región: Norte (N) y Sur (S); Exposición: Expuesto (E) y Protegido (P).

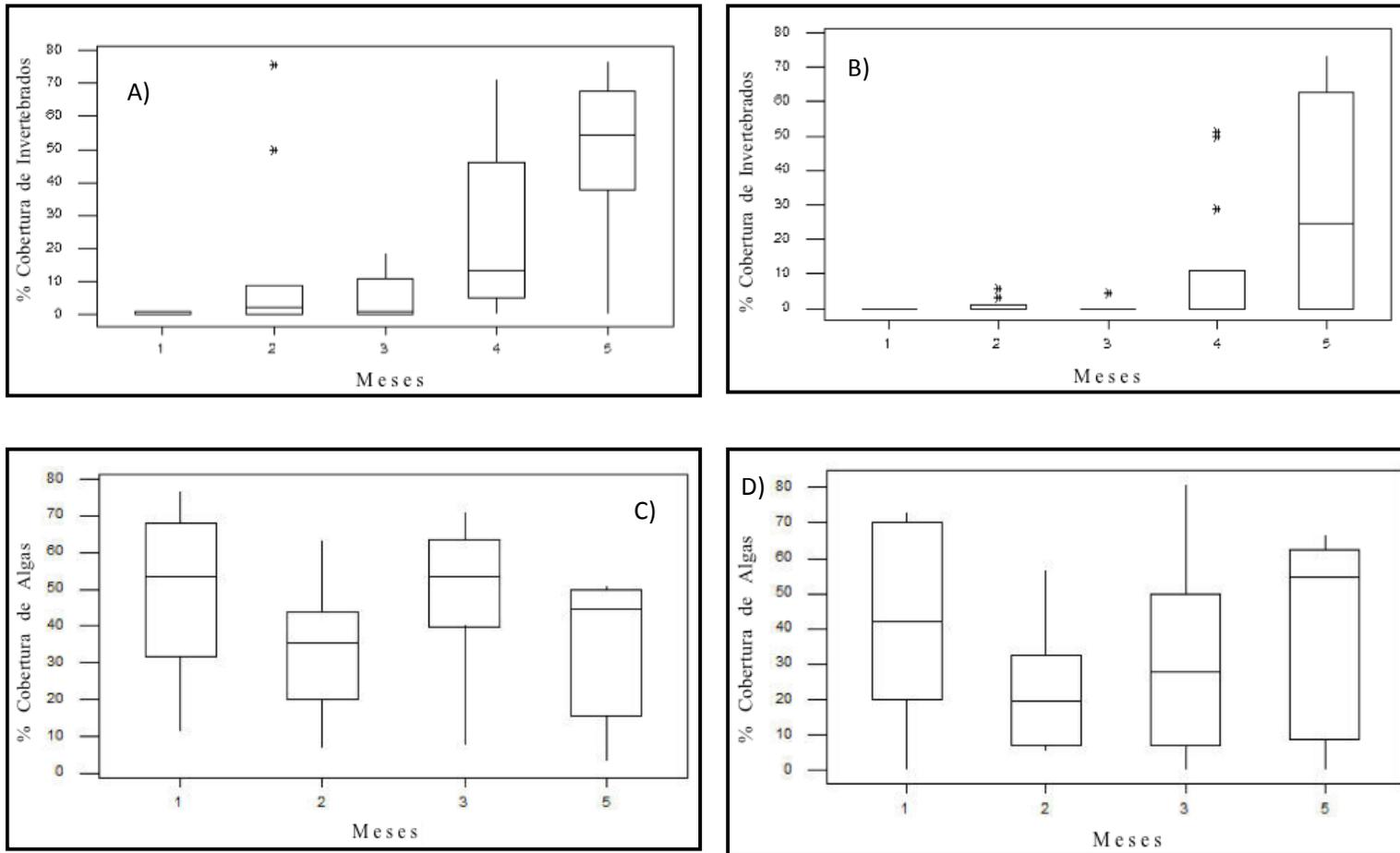


Figura 6. Modelo ANOVA de las diferencias en el porcentaje de cobertura de invertebrados sésiles al norte (Panel superior) y de algas al sur (Panel Inferior): A) y B) Corresponde a la cobertura de invertebrados sésiles en las placas blancas y negras, respectivamente. C) y D) Cobertura de las algas en las placas blancas y negras respectivamente. Los meses son: 1) enero, 2) febrero, 3) marzo, 4) abril y 5) mayo. El bigote inferior, límite inferior de la caja, mediana, límite superior de la caja y el bigote superior corresponden a los 10, 25, 50, 75, y 90 percentiles, respectivamente.

En los diagrama de caja de la Fig. 6 (A y B) hubo una mayor cobertura de invertebrados en las placas blancas al norte. La mediana de la cobertura de invertebrados en el 5to mes fue mayor y con percentiles menos variables en placas blancas que en negras (55% vs 25%, respectivamente). Desde el 1er mes la cobertura de algas fue notable en ambos tipos de placas (Fig. 6: C y D). Al igual que en el norte, la cobertura de algas al sur fue menor en las placas negras (Fig. 6: C y D); aun así, la presencia de algas en ambos tipos de placas vario ligeramente a través del tiempo. La cobertura de grupos funcionales fue significativamente diferente (Kruskal-Wallis) entre regiones y placas de diferente color (Tabla 2).

Tabla 2. Análisis no-paramétrico Kruskal-Wallis para determinar si la temperatura manipulada con placas de diferente color (blanca = fría vs negra = caliente) y la productividad primaria de un sitio (norte = baja vs sur = alta) de la región y tipo de placas afectan la cobertura final de tres grupos funcionales.

Grupos funcionales	Región			Tipo de Placa		
	H	GdeLib	valor- p	H	GdeLib	valor- p
Invertebrados	29.00	1	0.000	11.68	1	0.001
Césped algal	5.39	1	0.020	4.52	1	0.033
Incrustados	5.85	1	0.016	28.87	1	0.000

Discusión

Estos resultados concuerdan con las hipótesis planteadas en la introducción. En general, la temperatura tuvo un impacto importante en la cobertura y el tipo de organismos que se establecieron en las placas. El número de morfo-especies fue menor en las placas negras y al norte; al sur y en placas blancas el número de morfo-especies fue mayor. Las diferencias en el número de morfo-especies fueron más importantes

entre placas al norte que al sur. Este patrón concuerda con otros estudios que resaltan la importancia de la temperatura en la estructuración de las comunidades marinas (Sanford, 1999; Tomanek & Helmuth, 2002; Harley & Helmuth, 2003; Harley et al. 2006, 2012; Vinueza, 2009).

De acuerdo a otros estudios, las diferencias de temperatura entre placas blancas y negras son más dramáticas durante aquellos períodos de mareas vivas, cuya marea baja coincide con las horas del medio día (Helmuth, et al. 2002; Vinueza, 2009). En este estudio se demostró que las diferencias de temperatura entre placas eran menores durante días nublados y es probable que estas diferencias entre placas haya disminuido con el tiempo debido al asentamiento de organismos sobre los marcos negros y blancos que rodeaban a las placas acrílicas. El patrón diferente de temperatura encontrado en P. Escondida y Playita demuestra la estrecha relación que tiene la temperatura con la condición climática del día. Estos resultados nos permiten considerar, para futuros estudios, la necesidad de tomar en cuenta la particularidad de cada sitio y manipular la magnitud de estas diferencias.

A pesar de estos factores, se distinguieron importantes variaciones en el norte y en el sur; por ejemplo, la cobertura y dominancia de algas al sur y en ambos tipos de placas fue alta desde el principio del experimento. En ciertos grupos, como las microalgas, las temperaturas altas optimizan e incentivan las tasas fotosintéticas, siempre y cuando estas no excedan el límite de tolerancia fisiológica (Rasmussen, et al. 1983; Blanchard, et al. 1997). Por eso, la combinación entre temperatura y productividad permitió un destacado aumento en la cobertura del sustrato artificial.

Al igual que Lamb, et al. (en preparación), la diversidad de organismos y la dominancia de algas en la costa aumenta de norte o zonas tropicales, a sur o zonas sub-

tropicales (Morelissen & Harley, 2007). Este patrón de diversidad está relacionado con la hipótesis de potencialidad (mayor producción primaria = mayor diversidad) (Evans, et al. 2005; Tittensor, et al. 2010). Aunque esta hipótesis demanda una escala espacial mayor (Blanchette, et al. 2009) nuestra separación entre regiones en el norte y sur de la línea ecuatorial permite la distinción de esta hipótesis ante otras (Hip. Cinética o Hip. Estabilidad); no obstante, para nuevas investigaciones, se deberá tomar en cuenta los sitios por separados.

La región del norte está influenciada predominantemente por la Contra Corriente Nor-Ecuatorial (CCNE), una corriente con pocos nutrientes que probablemente favorece más al crecimiento de invertebrados sésiles; sin embargo, estas diferencias podrían explicarse por diferencias en la disponibilidad de larvas en la columna de agua. Esta dominancia de balanos es similar a la presentada por Benedetti-Cecchi (2000), Morelissen & Harley (2007), Yamane & Gilman (2009) en estos estudios, la dominancia de invertebrados es facilitada por el aumento de la herbivoría y disminución de depredación en invertebrados.

Debido a que la experimentación se generó en la época lluviosa, la CCNE pudo haber sido la predominante en marcar el reclutamiento de los balanos. El fuerte reclutamiento de invertebrados en abril (4to mes; posiblemente el mes más caliente de la época) pudo ser el motivo que generó la drástica disminución de cobertura de algas; para ello, sería recomendable hacer un análisis temporal de la colonización de invertebrados en ambas épocas, con el mismo protocolo y poder acuñar una explicación más clara de cómo se viera afectada la colonización cuando las condiciones ambientales cambian.

Por otro lado, al sur la cobertura de algas fue similar entre placas. Este patrón establece que las algas no se vieron afectadas por un aumento en la temperatura, posiblemente, debiéndose al balance generado por la corriente de Humboldt (fría y nutritiva), la cual acarrea mayor productividad primaria base y genera un notorio reclutamiento de algas; patrón muy similar al encontrado tanto en la zona continental como en la insular de Ecuador (Vinueza, 2009; Lamb, et al. en preparación). Aunque la cobertura vegetal interactúa íntimamente con la productividad de las corrientes, la temperatura destaca su influencia en investigaciones *ex situ*, dando por acertado que la disminución de la irradiación solar ocasionadas por un sustrato más oscuro influye en la cobertura y crecimiento de algas (*Ulva spp*) (Finlay, et al. 2008).

En resumen, los procesos de colonización son afectados por la temperatura; sin embargo, la magnitud de este impacto depende de la productividad primaria de un sitio. Con el aumento en la temperatura global, estimado por la IPCC (2001), se espera que disminuya la cobertura de algas y se incremente la cobertura de invertebrados sésiles.

Bibliografía

Benedetti-Cecchi, Lisandro (2000). Predicting direct and indirect interactions during succession in a mid-littoral rocky shore assemblage. *Ecological Monographs*. 70(1): 45–72.

Blanchard, G.F., Guarini, J.M., Gros, P & Richard, P (1997). Seasonal effect on the relationship between the photosynthetic capacity of intertidal microphytobenthos and temperature. *J. Phycol.* 33, 723–728.

Blanchette, C.A., E.A. Wieters, B.R. Broitman, B.P. Kinlan & D.R. Schiel (2009). Trophic structure and diversity in rocky intertidal upwelling ecosystems: A

comparison of community patterns across California, Chile, South Africa and New Zealand. *Progress in Oceanography* pp 1-10.

Evans, K. L., Warren, P. H. & Gaston, K. J. (2005). Species–energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 80, 1–25.

Fiedler, P. C. & V. Philbrick (1991). Oceanic upwelling and productivity in the eastern tropical Pacific. *Limnology and Oceanography*. 36:1834-1850.

Finlay, John A., Benjamin R. Fletcher, Maureen E. Callow & James A. Callow (2008). Effect of background colour on growth and adhesion strength of *Ulva* sporelings. *Biofouling: The Journal of Bioadhesion and Biofilm Research*. Vol. 24, Issue 3: 219-225.

Gaines, S. D., & J. Lubchenco (1982). A Unified Approach to Marine Plant-Herbivore Interactions .2. Biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:111-138.

Glynn, Peter (1988). El Niño Southern Oscillation 1982-1983: Nearshore Population, Community and Ecosystem responses. *Annual Report of Ecology and Systematics*. Vol.19:309-345.

Harley, C.D.G. & Helmuth, B.S.T. (2003). Local-and regional-scale effects of wave exposure, thermal stress, and absolute vs. effective shore level on patterns of intertidal zonation. *Limnol. Oceanogr.* 48: 1498–1508.

Harley, C. D. G., A. R. Hughes, K. M. Hultgren, B. G. Miner, C. J. B. Sorte, C. S. Thornber, L. F. Rodriguez, L. Tomanek, & S. L. Williams (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*. 9: 228-241.

Harley, C. D. G., Kathryn M. Anderson, Kyle W. Demes, Jennifer P. Jorve, Rebecca L. Kordas, Theraesa A. Coyle & Michael H. Graham (2012). Effects Of Climate Change On Global Seaweed Communities. *J. Phycol.* 48, 1064–1078

Helmuth, B., Christopher D. G. Harley, Patricia M. Halpin, Michael O'Donnell, Gretchen E. Hofmann & Carol A. Blanchette (2002). Climate Change and Latitudinal Patterns of Intertidal Thermal Stress. *Science*. Vol. 298:1015-1017.

Helmuth, B. & M.W. Denny. (2003). Predicting wave exposure in the rocky intertidal zone: Do bigger waves always lead to larger forces? *Limnol. Oceanogr.* 48: 1338-1345.

IPCC (2001). *Climate Change 2001, Synthesis Report*. A contribution of working groups I, II, and III to the third assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Laurie, W. A. (1989). Effects of the 1982–1983 El Niño–Southern Oscillation event on marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*, Bell, 1825) populations in the Galapagos Islands. Elsevier, New York, New York.

Lamb, R.W., Franco, A., & Vinueza, L.R. (en preparación). Seasonal and Latitudinal Variation in Rocky Intertidal Communities of Ecuador.

Menge, B. & John P. Sutherland (1987). Community regulation: variation in disturbance, competition and relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist*. Vol. 130. No.5: 730-757.

Morelissen Bionda & Christopher D.G. Harley (2007). The effects of temperature on producers, consumers, and plant–herbivore interactions in an intertidal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 348: 162–173.

Murray, Steven N., Ambrose, Richard F., and Megan N. Dethier (2002). *Methods for Performing Monitoring, Impact, and Ecological Studies on Rocky Shores*. MMS OCS Study 2001-070. Coastal Research Center, Marine Science Institute, University of California, Santa Barbara, California. MMS Cooperative Agreement Number 14-35-0001-30761. 217 pages.

Palacios, D. M. (2004). Seasonal patterns of sea-surface temperature and ocean color around the Galápagos: regional and local influences. *Deep-Sea Research II* 51:43-57.

Rasmussen, M.B., Henriksen, K. & Jensen, A. (1983). Possible causes of temporal fluctuations in primary production of the microphyto-benthos in the Danish Wadden Sea. *Mar. Biol.* 73, 109–114.

Sanford, E. (1999). Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature. *Science* 283:2095-2097.

Sousa, W. P. (1979). Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs* 49:227-254.

Tittensor, Derek P. Camilo Mora, Walter Jetz, Heike K. Lotze, Daniel Ricard, Edward Vanden Berghe & Boris Worm (2010). Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*. Vol 466: 1098-1101.

Tomanek, Lars & Brian Helmuth (2002). Physiological Ecology of Rocky Intertidal Organisms: A Synergy of Concepts. *Comparative and Integrative Biology*. 42:771–775.

Vinueza, L. R., G. M. Branch, M. L. Branch, and R. H. Bustamante (2006). Top-down herbivory and bottom-up El Niño effects on Galápagos rocky-shore communities. *Ecological Monographs* 76:111-131.

Vinueza, Luis (2009). The role of herbivores and productivity on community structure of rocky shores of the Galapagos Islands, Ecuador. Dissertation of Doctor of Philosophy in Zoology. Oregon State University.

Vinueza, L. Menge, B.A., Ruiz, D., Palacios, D. (in review). Oceanographic and climatic variation in top-down/bottom-up coupling in an intertidal metaecosystem in the Galapagos (Submitted to *Ecological Monographs*).

Witman, J. D., Dayton, P.K. (2001). Rocky subtidal communities. Page 550 in M. D. Bertness, S. D. Gaines, and M. E. Hay, editors. *Marine Community Ecology*. Sinauer Press Sunderland, MA.