

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

Variación micro- espacial y la dinámica a corto plazo de la comunidad de peces costeros
en la isla San Cristóbal, Galápagos

Jenny Angelica Quijozaca Quijosaca

Carlos Valle, Ph.D., Director de Tesis

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

Quito, mayo de 2015

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

HOJA DE APROBACIÓN DE TESIS

Variación micro- espacial y la dinámica a corto plazo de la comunidad de peces costeros
en la isla San Cristóbal, Galápagos

Jenny Angelica Quijozaca Quijosaca

Carlos Valle, Ph.D.,

Director de Tesis

Miembro del Comité de Tesis

Stella de la Torre, Ph.D.,

Decana del Colegio de Ciencias

Biológicas y Ambientales

Quito, mayo de 2015

© 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 derechos 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: Jenny Angelica Quijozaca Quijosaca

C. I.: 2000079299

Fecha: Quito, 19 mayo de 2015

RESUMEN

Durante las últimas dos décadas se ha podido tener mayor conocimiento sobre cómo múltiples factores actuando a diferentes escalas espacio-temporales influyen la estructura de las comunidades marino-costeras de peces. En este estudio se analiza la variación micro-espacial y la dinámica a corto plazo de las comunidades costeras de peces de la Isla de San Cristóbal, Galápagos). Se realizaron un total de 60 censos en cada una de las tres localidades a través de transectos de línea fija entre Enero y Marzo de 2013; además, se recogieron una serie de variables abióticas incluyendo marea, visibilidad, temperatura superficial del agua y hora del día. Se encontraron diferencias en cuanto a la densidad de peces en las comunidades, su riqueza específica y la estructura de las mismas. La Lobería fue la comunidad más diferenciada de las demás y la que registró unos valores más altos en cuanto a riqueza específica, densidades y diversidad (índices de Shannon y Margalef). También se observaron diferencias en cuanto a la dinámica temporal a corto plazo por quincenas en todas las playas. En cuanto a los factores causales de estas diferencias, tan sólo la visibilidad resultó tener un efecto significativo. Para futuros estudios, se recomienda estandarizar la medida de la visibilidad y recoger otras variables abióticas.

ABSTRACT

During the last two decades, science has gained knowledge on how multiple factors acting upon different spatial and temporal scales influence the structure of coastal fish communities. This study analyzes the micro-spatial variation and short-term dynamics of coastal fish communities in the island of San Cristobal, Galapagos. A total of 60 fixed-line transect surveys were conducted at each of three locations during January to March 2013; abiotic variables including tide-level, water visibility, sea surface temperature and time of the day were collected as well. Significant variations were found in the number of fish across the communities, their species richness and its structure. LaLoberia was the more dissimilar community and the one that presented the higher values for species richness, density and diversity (Shannon and Margalef's indexes). Differences in the short term temporal dynamics were also observed for consecutive two-week periods. Visibility was the only abiotic causal factor for these variations having a significant effect. Standardizing visibility measures and the inclusion of additional abiotic variables is recommended for further studies.

Tabla de contenidos

Introducción.....	10
Métodos	12
Área de estudio	12
Investigación de campo	12
Análisis de datos	13
Resultados.....	15
Caracterización de la estructura de las comunidades de peces.....	15
Análisis de la influencia de los factores abióticos	16
Análisis de la evolución temporal	16
Discusión	17
Variaciones micro- espaciales	17
<i>Influencia de los efectos de los factores abióticos</i>	18
<i>Influencia de los otros factores abióticos.</i>	18
Conclusiones.....	19
Referencias	21
Anexos	24
Tablas	24
Figuras	29
Listado de peces de Galápagos	33

Lista de tablas

Tabla 1. Características de las comunidades con respecto a la diversidad de las tres localidades de la Isla de San Cristobal. **¡Error! Marcador no definido.**

Tabla 2. Características físicas de las tres localidades de la Isla de San Cristóbal. Media y (Desviación Estándar). **¡Error! Marcador no definido.**

Tabla 3. Resultados del análisis de PERMANOVA de una vía para determinar la influencia global (sobre las tres comunidades en conjunto) de los factores abióticos estudiados sobre la estructura de las comunidades. Valores de F y p. **¡Error! Marcador no definido.**

Tabla 4. Análisis SIMPER. Contribución de las especies a la desigualdad entre Lobería y Playa de Oro **¡Error! Marcador no definido.**

Tabla 5. Análisis SIMPER. Contribución de las especies a la desigualdad entre Lobería y Tijeretas **¡Error! Marcador no definido.**

Tabla 6. Análisis SIMPER. Contribución de las especies a la desigualdad entre Playa de Oro y Tijeretas **¡Error! Marcador no definido.**

Tabla 7. Resultados del análisis de PERMANOVA de dos vías para determinar la influencia de la interacción entre Localidad y Visibilidad. **¡Error! Marcador no definido.**

Tabla 8. Resultados del análisis de PERMANOVA de dos vías para determinar la influencia de la interacción entre Localidad y Tiempo (en quincenas). Valores de df, F y p. . **¡Error! Marcador no definido.**

Tabla 9. Evolución quincenal de los índices de diversidad estudiados en las tres localidades. Media y (Desviación Estándar) **¡Error! Marcador no definido.**

Lista de figuras

Figura 1. Sitios de muestreo en la isla San Cristóbal **¡Error! Marcador no definido.**

Figura 2. Índices de diversidad para las tres localidades estudiadas en la isla de San Cristóbal. Blox Plot (Media, cuartiles, valores máximos, mínimos y atípicos)..... **¡Error! Marcador no definido.**

Figura 3. Resultados del análisis Cluster (UPGMA) de agrupación en base a la similitud de las tres comunidades de peces estudiadas. Lobería (Azul), Playa de Oro (negro), Tijeretas (Verde)..... **¡Error! Marcador no definido.**

Figura 4. Resultados de análisis de escalamiento dimensional múltiple no métrico de las tres comunidades de peces estudiadas. Lobería (Azul), Playa de Oro (Negro), Tijeretas (Verde)..... **¡Error! Marcador no definido.**

Figura 5. Evolución quincenal de los índices de diversidad estudiados en la Playa la Lobería. Box Plot..... **¡Error! Marcador no definido.**

Introducción

La escala espacial y temporal de los sistemas ecológicos es fundamental para entender e interpretar la estructura y funcionamiento de las comunidades ecológicas (Levin, 1992; Peterson y Parker, 1998). Durante más de dos décadas, se ha podido tener mayor conocimiento sobre cómo múltiples factores actuando a diferentes escalas influyen los patrones de abundancia, distribución, dispersión y la composición de las especies en las comunidades de peces y otros grupos de organismos marino-costeros (Levin, 1992). Es decir, muchas veces los procesos que generan cambios importantes en el patrón ocurren lentamente y requieren amplias escalas geográficas y largos períodos de observación. Como menciona Levin (1992), el estudio de la escala requiere el análisis del cambio y la variabilidad de los patrones de acuerdo con la escala espacial y temporal.

Estos factores incluyen tanto la variabilidad espacial y temporal de la temperatura, la salinidad y el oxígeno disuelto, como también las relaciones predador-presa y competencia, la complejidad y el tipo de hábitat (Vasconcellos et al., 2010 y Chávez, 2008).

La estructura de las comunidades de peces en los ambientes marinos es el resultado de la interacción de factores y procesos que operan a diferentes escalas (Chávez, 2008). Dichas comunidades de peces presentan una alta diversidad y riqueza específica (Sale, 1991); los peces tienen una asociación directa e íntima con el substrato rocoso (Ackerman y Bellwood, 2000) con fines de alimentación, refugio, protección y/o reproducción (Thomson et al., 1979; Ryer y Olla, 1995).

Galápagos alberga a una gran variedad de especies de peces, de las cuales 444 han sido descritas (Grove y Lavenberg, 1997). Una gama de consumidores primarios, entre ellos

el pez loro, pez cirujano o damiselas; la mayoría de los cuales se alimentan preferentemente de algas de crecimiento rápido y de alto valor nutritivo (Vinuela, 2009). Aunque existen ciertos estudios de las comunidades de peces alrededor del Archipiélago, éstos han sido llevados a cabo de manera muy puntual tanto en la escala temporal como en la escala espacial. La mayoría de estos estudios (Edgar, 2002; Edgar, 2004; Harris, 1969; Jennings, 1994) están basados en un limitado número de sitios de muestreo, unidades experimentales relativamente pequeñas para la escala de la comunidad de inferir, y con muy baja o casi nula replicación en el tiempo y el espacio. Por consiguiente, tales estudios tienen el severo limitante de que solo capturan muy a “grosso modo” los patrones de variación real de un ambiente marino extremadamente errático y heterogéneo en el tiempo y en el espacio, como lo es el ambiente marino de Galápagos: se aprecian varias macro-regiones (Lejano norte, Norte, Oeste, Elizabeth, Sureste) dentro del archipiélago con características diferenciadas en cuanto a riqueza específica y composición de sus comunidades; al tiempo que se han apreciado diferencias temporales en el largo plazo asociadas a El Niño 1982-83 y a otras actividades como las pesqueras y turísticas.

El presente estudio tuvo como objetivo principal determinar el patrón de variación espacial a pequeña escala y la dinámica temporal de corto plazo de la comunidad de peces costeros en Bahía Naufragio y sus alrededores en la isla San Cristóbal, Galápagos. Se testearon las hipótesis de la existencia de diferencias locales a pequeña escala entre las comunidades de peces de tres localidades separadas por menos de 5 Km; así como la existencia de diferencias temporales a corto plazo (en periodos quincenales) para los distintos censos recogidos durante tres meses de la época cálida.

Métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en la zona marino-costera, en la isla San Cristóbal ubicada al Sur-Este del Archipiélago de Galápagos ($0^{\circ}47'58.02''S$. $89^{\circ}23'55.15''O$) donde predomina una abundante y variada comunidad de peces costeros. Específicamente las observaciones y toma de datos se llevaron a cabo en las tres localidades de la costa denominados La lobería, Playa del Oro y Tijeretas (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Estas tres localidades son favorables desde el punto de vista logístico (acceso) y presentan además diferencias en sus condiciones de tipo de substrato, oleaje y exposición a las condiciones oceanográficas prevalentes de la zona marina alrededor de San Cristóbal.

Investigación de campo

La fase de campo se llevó a cabo en la época cálida entre enero a marzo del 2013. El conteo se realizó por censos visuales superficiales a lo largo de transectos. Éstos son el método más popular y práctico para el estudio de la distribución y abundancia de las poblaciones de peces de arrecifes tropicales. Los transectos se realizaron por distancia fija, la forma más recomendada, ya que los peces sólo están expuestos a una perturbación inicial, siendo contados por un observador que es apoyado por un segundo buzo que mide el transecto (Dickens et al, 2011).

A continuación se detalla el procedimiento realizado en los transectos:

- (1) **Primero:** Un miembro del equipo se encarga de llevar la cinta (50 metros) hasta que esta esté extendida por completo.
- (2) **Segundo:** Dos miembros se colocan a cada lado de la línea del transecto, empiezan a nadar y a tomar datos de los peces; utilizando como referencia 2,5 metro a partir

de la línea de transecto. En este caso cada pez que se encuentra dentro de 2,5 metros (lado izquierdo y derecho de la línea) es anotado; tanto la especie como el número de individuos.

La identificación de las especies se corroboró mediante el uso de guías ilustradas de peces de la localidad, incluyendo la guía de Humann (2003).

En cada área se anotó una serie de factores abióticos en cada uno de los censos: temperatura del agua, visibilidad (clasificada en Muy Buena, Buena, Regular, No Visible), marea (alta o baja); así como la hora del día y la localización.

Análisis de datos

Se realizó un análisis PERMANOVA, basado en la medición de distancias Bray-Curtis y el uso del análisis de permutaciones. De esta forma se ha podido discernir cuáles son los factores abióticos y de localización que tienen incidencia en las características de la comunidad.

En las características de la comunidad se hizo un estudio alfa de la diversidad de cada uno de los censos incluyendo diversos índices, sobre los que se han estudiado sus medias, desviaciones estándar y la evolución de cada uno de estos valores en respuesta al tiempo y los factores abióticos recogidos. Se detallan los principales índices analizados para cada censo:

(A) Riqueza específica o número de especies (S).

(B) Número de avistamiento de individuos en cada censo (N), es considerado una medida de densidad.

(C) Índice Shannon (H), mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección (Moreno, 2001).

Así para un mismo número de especies, el valor se maximizará cuanto todas las especies tengan igual abundancia (Shannon & Weaver, 1949).

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

(D) Índice de Margalef, este índice estandariza el número de especies por el número de individuos.

$$D_{Mg} = \frac{(S - 1)}{\ln N}$$

Para analizar la variación temporal entre censos y localizaciones se procedió a agrupar los censos quincenalmente (Enero 1ª, Enero 2ª, Febrero 1ª, Febrero 2ª y Marzo 1ª) y de nuevo se realizó un análisis PERMANOVA para ver la incidencia de este factor en cada una de las localidades.

Por último, se realizó un Análisis SIMPER basado en la medida de similaridad Bray-Curtis, para determinar qué especies son las principales responsables de los cambios entre grupos de censos (bien sea por localización o tiempo).

Todos los análisis y gráficos empleados se realizaron con el paquete estadístico PAST 3 (Hammer, 2001) y Microsoft Excell 2007.

Resultados

Caracterización de la estructura de las comunidades de peces

Las tres comunidades de peces estudiadas difirieron significativamente tanto en la densidad ($F_{2,177}=21,54$; $p<0,001$), como en la riqueza de especies ($F_{2,177}=19,02$; $p<0,001$), y la estructura comunitaria (Shannon $F_{2,177}=21,42$; $p<0,05$ y Margalef ($F_{2,177}=18,43$; $p<0,001$) (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.** y Figura 2).

Mediante el análisis Cluster (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**) y el análisis no métrico MDS (Figura 4) se demuestra que Lobería está más diferenciada que las otras dos comunidades de peces estudiadas, pero también vemos que los censos de Playa de Oro y Tijeretas se agrupan más.

Al analizar las diferencias por especies entre los censos mediante el análisis SIMPER (Tablas 4, 5 y 6) se aprecia que no hay un grupo reducido de especies que caracterice a alguna de las localidades. En todos los casos hacen falta más de 25 especies para alcanzar el 95% de diferenciación entre localidades; siendo *Paranthiascolonus* (hayado especialmente en Tijeretas) la especie que más disimilitud representa.

Paranthiascolonus fue la especie que representó más diferencias entre las localidades estudiadas, representando el 10% de la diferencia entre Tijeretas y Lobería; y el 7% de la diferencia entre Tijeretas y Playa de Oro.

La localización fue un factor determinante en la configuración de las comunidades costeras de peces; incluso entre espacios tan próximos entre sí. Las tres localidades muestran diferencias significativas en la composición de especies y la estructura de las comunidades (PERMANOVA $F=19,25$; $p=0,0001$; **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

Análisis de la influencia de los factores abióticos

La visibilidad fue el otro factor con influencia en la configuración de las comunidades costeras de peces; (temperatura $p=0,98$; marea $p=0,15$; hora del día $p=0,16$; visibilidad $F=17,06$ $p=0,0001$. **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

No existe interacción entre los factores de visibilidad y localización ($F=-9,2888$; $p=0,3175$; $df=6$; **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Dado que la localización sí tuvo influencia en la configuración de las comunidades de peces se procedió a realizar el mismo análisis Permanovatwo-way pero filtrando los censos por localidad para estudiar los efectos abióticos locales. En ninguno de los casos resultó ser significativo el efecto de una variable que no fuese la visibilidad y tan sólo la interacción entre visibilidad y hora del día en Lobería obtuvo un efecto significativo ($df=2,00$; $F=-5,13$; $p=0,0093$).

Análisis de la evolución temporal

El factor tiempo es también determinante en las comunidades costeras de peces, como se reflejó en los datos de Permanovatwo-way realizado (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.** y **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Se agruparon los censos diarios por quincenas y el análisis refleja que sí existe una marcada variabilidad temporal ($F=3,23$; $p=0,0003$; $df=4$). No existe, sin embargo, una interacción entre el factor localidad y el factor tiempo; por lo que la variabilidad temporal no depende de cada localización.

Analizando la evolución de los índices de diversidad alfa se aprecia un cambio tanto en la densidad, como riqueza específica, e índices de Shannon y Margalef. La evolución por quincenas es evidente en todas las playas pero es en el caso de Playa de Oro donde se obtuvo mayor variación (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

Lobería es la localidad con mayor número densidad y riqueza específica, pero en la última quincena observada lo es Playa de Oro (Lobería =160,33 s= 60,89; Playa de Oro =160,25 s= 87,44) que incluso la supera en número de especies (Playa de Oro =9,17 vs. Lobería =7,92)

En las quincenas 3ª y 4ª de la Playa de Oro, incrementa los valores medios tanto de densidad (=161,67) como de riqueza de especies (=11,58), Shannon (=2,06) y Margalef (=2,11).

Discusión

Variaciones micro- espaciales

Este estudio demuestra que existen diferencias micro-espaciales en todas las características estudiadas (densidad, riqueza de especies, estructura de la comunidad) en las comunidades de peces costeros. Estas diferencias a pequeña escala deben ser consideradas al momento de evaluar impactos de gran escala como el calentamiento global y planes de manejo que son de importancias en la Reserva Marina de Galápagos.

El análisis SIMPER muestra que Lobería es la localización más diferenciada respecto a las otras dos en todos los valores; apareciendo sus censos distanciados de los de Playa de Oro y Tijeretas (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Su ubicación (vertiente sur de la isla más expuesta a la corriente fría del Suroeste), su mayor lejanía respecto a la Bahía Naufragio y respecto al núcleo urbano, podrían explicar esta mayor diferenciación; especialmente si tenemos en cuenta que las especies de áreas rocosas someras con las más afectadas por la actividad humana (Edgar, 2002).

En cuanto a las diferencias por especie, ninguna representa más del 10,5% de la variación entre las tres comunidades de peces; siendo este valor mayor que el obtenido

en estudios anteriores en otras localidades donde se obtuvo aproximadamente 3% (Malcolm, 2007). *Paranthiascolonus*, el pez gringo, fue la especie más observada en Tijeretas y es la responsable de estos valores máximos de disimilitud entre Tijeretas y Lobería (10,5%) y entre Tijeretas y Playa de Oro (7,5%).

Influencia de los efectos de los factores abióticos

No se encontraron efectos significativos en la temperatura pero si hubo un efecto de la visibilidad. La baja variabilidad de la temperatura, fue determinante en nuestro estudio mientras que estudios realizados en el golfo de México existo una relación positiva entre la temperatura y riqueza de especies en las comunidades de peces (Pérez, 1996).

Al no presentar un efecto de la temperatura en nuestro estudio no sugerimos que la temperatura del mar no tenga efecto, sino que los muestreos se llevaron a cabo en la época cálida por lo que no hubo una variación marcada mientras que en estudios de Jiménez (1999) reportó diferencias significativas de la abundancia de peces en la época fría y no en la cálida.

La visibilidad (transparencia del agua) es un factor muy cambiante en la Galápagos, con rangos amplios de variación en un mismo día, como también el presentar intensidades en las corrientes asociadas a efectos de marea durante los periodos de aguaje (luna llena y luna nueva), suelen suspender sedimentos del fondo marino, disminuyendo la visibilidad en el mar. No obstante, la visibilidad es considerada un factor importante a la hora de los muestreos; con un alto efecto estadístico recogido en los resultados; pero asociado también a las limitaciones del propio método de muestreo. De hecho, Brock (1954) recomienda utilizar transectos con una anchura inferior a la mitad de la distancia visible.

Influencia de los otros factores abióticos.

No se ha encontrado un efecto estadístico de las variaciones de otros efectos abióticos como la marea, la hora del día o la temperatura del agua; en la composición de las comunidades de peces costeros.

La hora del día no obtuvo un efecto sobre la estructura de las comunidades. En un estudio realizado en una playa arenosa de Brasil sí se detectaron importantes variaciones respecto a la hora del día (Vasconcellos, 2010). Sin embargo, en ese caso la metodología incluía censos cada 3 horas durante 48 horas seguidas por lo que se testearon diferentes momentos del día y la noche.

Conclusiones

Este estudio de carácter descriptivo confirmó que existen diferencias micro-espaciales y a corto plazo en tres comunidades costeras de peces de la Isla de San Cristobal (Lobería, Playa de Oro, Tijeretas); tanto a nivel de densidades y riqueza específica, diversidad y estructura de la comunidad. No se encontraron efectos significativos de los factores abióticos estudiados; ni efectos de éstos sobre las variaciones anteriormente mencionadas; salvo en el caso de la visibilidad.

Un siguiente paso en esta línea de investigación sería ahondar el estudio de los factores causales de la variación espacio temporal. Para esto se recomienda incluir factores como: oxígeno disuelto, salinidad del agua, cobertura de algas, relaciones de competidores, predador- presa; además de mejorar las estrategias para la medición de la visibilidad y su influencia sobre las observaciones.

Referencias

- Ackerman, J.L., Belwood, D.R. (2000). Reef fish assemblages: a re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 206: 227-237.
- Augustowski, M., Pinillos, F., Navas, J. & Cárdenas, M., García, J. y Tomalá, G. (2005). Caracterización bio-ecológica de los sitios de buceo de la Reserva Marina de Galápagos: Capacidad de Carga y Recomendaciones para Manejo.. Parque Nacional Galápagos, Puerto Ayora, Isla de Santa Cruz, Galápagos. 370. 17pp.
- Ault, T. R. y Johnson C. R. (1998). Spatially and temporally predictable fish communities on coral reefs. *Ecological Monographs*, Vol. 68, No: 1, pp. 25- 50
- Barneche, D., Floeter, S. & Ceccarelli, D. (2008). Feeding macroecology of territorial damselfishes (Perciformes: Pomacentridae). *Mar Biol.* DOI 10.1007/s00227-008-1083-z
- Brock, V. E. (1954). 'A preliminary report on a method of estimating reef fish populations', *J. Wildl. M'nt.* 18:297-308.
- Bustamante, R., Vinueza L, Smith, F, Banks, S, Calvopiña, M, Francisco, V, Chiriboga, A & Harris, J. (2002). Comunidades submareales rocosas I: Organismos sésiles y mesoinvertebrados móviles. En: Reserva Marina de Galápagos. Línea Base de la Biodiversidad (Danulat E & GJ Edgar, eds.). pp 38-68. Fundación Charles Darwin/Servicio Parque Nacional Galápagos, Santa Cruz, Galápagos, Ecuador.
- Chávez, J. C. (2008). Caracterización y estructura de la ictiofauna de arrecifes rocosos y coralinos en Punta Carrizal, Colima, México para fines de inventario y conservación de la diversidad animal. Universidad de Colima Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DJ020. México D. F.
- Dickens, L.C, Goatley, C.H.R, Tanner J.K., Bellwood, D.R. (2011). Quantifying Relative Diver Effects in Underwater Visual Censuses. *PLoS ONE* 6(4): e18965.doi: 10.1371/journal. one.0018965
- Floeter, R., Behrens, D., Ferreira. L., Paddock, J., and Horn, H. (2005). Geographical gradients of marine herbivorous fishes: patterns and processes. *Marine Biology* 145:1435-1447
- Fisher, R. A., Corbet, A. S. and Williams, C. B. (1943) .The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 12 42 58. Z
- Edgar, G., J. M. Farina., M. Calvopina., C. Martinez., S. Banks. (2002). Comunidades submareales rocosas II: Peces y macroinvertebrados móviles. En: Reserva Marina de Galápagos. Línea Base de la Biodiversidad (Danulat E & GJ Edgar, eds.), pp. 68-92
- Edgar, G., S. Banks., J. M. Farina., M. Calvopina., C. Martinez. (2004). Regional biogeography of shallow reef fish and macro-invertebrate communities in the

- Galapagos archipelago. *Journal of Biogeography* (J. Biogeogr.) 31, pp. 1107–1124
- Floeter, R., Behrens, D., Ferreira, L., Paddock, J., and Horn, H. (2005). Geographical gradients of marine herbivorous fishes: patterns and processes. *Marine Biology* 145:1435-1447
- Fisher, R. A., Corbet, A. S. and Williams, C. B. (1943) .The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population.*Journal of Animal Ecology* 12 42 58. Z
- Gallo, F., Martínez, A. y Ríos, J.I. (2003). Capacidad de carga de visitantes en áreas de buceo de San Andrés Isla (Colombia). PADI Project Aware Foundation.
- Grove, S. J. & R. J. Lavenberg. (1997). *The Fishes of the Galápagos Islands*. Standfort University Press, Standfort. California, pp 859-32.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp
- Harmelin – Vivien, M. L., J. G. Harmelin, C. Chauvet, C. Duval, R. Galzín, P. Lejeune, G. Barnabe, F. Blanc, R. Chevalier, J. Duclerc y G. Lasserre. (1985). Evaluation visuelle des pleupementset populations de poissons: methodes et problems. *Terre Vie* 40: 467-539
- Harris, M.P (1969). Breeding season of sea-birds in the Galapagos Islands. *Journal of Zoology* (London) 159: 145–165.
- Hereu, B., Zabala, M, & Sala, E. (2008). Multiple controls of community structure and dynamics in a sublittoral marine environment. *Ecology*, 89(12), 2008, pp. 3423–3435.
- Humann, D. (2003). *Reef Fish Identification Galapagos*. New Wordl Publications, INC. Jacksonville, Florida U.S.A. Second Edition.
- Jennings, S., Brierley, A.S., Walker, J.W. (1994). The inshore fish assemblages of the Galápagos archipelago. *Biological Conservation*, Volume 70, Issue 1, 1994, Pages 49-57
- Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1976.
- Malcom, H. (2007). Spatial and temporal variation in reef fish assemblages of marine parks in New South Wales, Australia—baited video observations. *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 350: 277–290
- McAleece, N., Gage, J.D.G., Lamshead, P.J.D., Paterson, G.L.J. (1997). BioDiversity Professional statistics analysis software. - See more at: <http://www.sams.ac.uk/peter-lamont/biodiversity-pro#sthash.Mp3FzJHu.dpuf>>
- Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol.1. Zaragoza, 84 pp.

- Peterson, D.L. y Parker, V. t. (1998). Dimensions of scale in ecology, resource management, and society. En: *Ecological Scale: Theory and Applications*(eds. Peterson, D. L. y Parker, V. T.), pp. 499-522. Columbia University Press. Nueva York, Estados Unidos.
- Pérez, H., Galván, F. & Abitia, L .A. (1996). TEMPORAL AND SPATIAL VARIATIONS IN THE STRUCTURE OF THE ROCKY REEF FISH COMMUNITY OF THE SOUTHWEST GULF OF CALIFORNIA, MEXICO. *Ciencias Marinas*, Vol. 22, No. 3, pp. 273-294
- Preston, F.W. (1948) The commonness and rarity of species. *Ecology* 29, 254–283.
- Sale, P. F y B. J. Sharp. (1983). Correction for bias in visual transect censuses of coral reef fishes. *Coral Reef*, 2: pp 37-42.
- Shannon, C.E. y Weaver, W. (1949). *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois. Urbana.
- Ruttenberg, B. (2001). Effects of Artisanal Fishing on Marine Communities in the Galapagos Islands. *Conservation Biology*; Dec 2001, Vol. 15 Issue 6, p1691-1699, 9p, 1 Illustration, 3 Charts, 4 Graphs. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2001.99556.x
- Ryer, C.H. and B.L. Olla. (1995). The influence of food distribution upon the development of aggressive and competitive behaviour in juvenile chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Journal of Fish Biology* 46:264-272.
- Thomson, D. A., L. T. Findley y A.N. Kerstitch. (1979). Reef fish of the sea of Cortéz. University of Arizona Press, Boulder, pp. 300-309
- Vaca, Leandro. (2011). DIVERSIDAD DE CONDRICHTHYES Y OSTEICHTHYES EN TRES ECOSISTEMAS MARINOS: MANGLAR, ARRECIFE CORALINO Y ROCOSO DE LA ZONA SUBMAREAL DE LA ISLA SAN CRISTÓBAL
- Vasconcellos, R. M., Araújo, F. G., de Sousa Santos, J. N., & de Araújo Silva, M. 2010. Short-term dynamics in fish assemblage structure on a sheltered sandy beach in Guanabara Bay, Southeastern Brazil. *Marine Ecology (Berlin)*, pp. 506–519. doi:10.1111/j.1439-0485.2010.00375.x
- Vinueza, L. & Flores, M. (2002). Comunidades intermareales rocosas. En Danulat, E., Edgar, G. J. (Eds), *Reserva marina de Galápagos: línea base de la Biodiversidad*. Santa Cruz: Galápagos.
- Vinueza, L. (2009). The Role of Herbivores and Productivity on Community Structure of Rocky Shores of the Galapagos Islands, Ecuador. A DISSERTATION submitted to Oregon State University in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy. Id.: 49913489
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2/3): 213-251.

Anexos

Tablas

Tabla 1. Características de las comunidades con respecto a la diversidad de las tres localidades de la Isla de San Cristóbal.

Características de la comunidad		Comunidad			Análisis de Varianza	
		Lobería	Playa de Oro	Tijeretas	F	Significancia (p)
Densidad (N)	\bar{X}	181,23	124,97	109,72	21,54	<0,001
	s	(61,90)	(74,83)	(49,27)		
Número de Especies (S)	\bar{X}	10,23	9,10	7,15	19,02	<0,001
	s	(2,36)	(3,38)	(2,45)		
Índice de Margalef	\bar{X}	1,78	1,71	1,32	21,42	<0,001
	s	(0,38)	(0,54)	(0,42)		
Índice de Shanon (H)	\bar{X}	1,95	1,77	1,60	18,43	<0,001
	s	(0,20)	(0,39)	(0,26)		

* Los grados de libertad entre grupos son 2 y 177 intragrupos

Tabla 2. Características físicas de las tres localidades de la Isla de San Cristóbal. Media y (Desviación Estándar).

Características físicas		Localidad			Análisis de Varianza	
		Lobería	Playa de Oro	Tijeretas	F	Significancia (p)
Temperatura	\bar{X}	24,93	25,01	25,13	0,15	0,85
	s	(2,12)	(1,95)	(1,91)		
Visibilidad	\bar{X}	3,08	2,55	2,26	18,79	<0,001
	s	(0,61)	(0,85)	(0,73)		

* Los grados de libertad entre grupos son 2 y 177 intragrupos

Tabla 3. Resultados del análisis de PERMANOVA de una vía para determinar la influencia global (sobre las tres comunidades en conjunto) de los factores abióticos estudiados sobre la estructura de las comunidades. Valores de F y p.

Valores	Factores			
	Localización	Visibilidad	Temperatura	Marea
F	19,25	17,06	0,33	1,69
p	0,0001	0,0001	0,98	0,15

Tabla 4. Análisis SIMPER. Contribución de las especies a la desigualdad entre Lobería y Playa de Oro

Lobería-Playa de Oro		Promedio disimilitud=14,76		
Especie	Disimilitud Media	% Contribución	% Contribución Acumulada	
Prionurus laticlavus	0,973	6,591	6,591	
Abudefduf troschelii	0,8659	5,865	12,46	
Halichoeres nicholsi	0,8577	5,81	18,27	
Plagiotremus azaleus	0,8129	5,507	23,77	
Labrisomus dendriticus	0,8103	5,489	29,26	
Thalassoma lucasanum	0,7854	5,32	34,58	
Ophioblennius steindachneri	0,7755	5,253	39,83	
Johnrandallia nigrirostris	0,7745	5,246	45,08	
Chromis atrilobata	0,773	5,236	50,32	
Stegastes acapulcoensis	0,757	5,128	55,44	
Bodianus diplotaenia	0,7547	5,112	60,56	
Epinephelus labriformis	0,6925	4,691	65,25	
Apogon atradorsatus	0,5273	3,571	68,82	
Paranthias colonus	0,5168	3,501	72,32	
Halichoeres dispilus	0,4905	3,322	75,64	
Xenocys jessiae	0,3959	2,682	78,32	
Nicholsina denticulata	0,344	2,33	80,65	
Haemulon scudderi	0,3251	2,202	82,86	
Microspathodon bairdii	0,3041	2,06	84,92	
Fistularia commersonii	0,2937	1,989	86,9	
Xenichthys agassizi	0,2869	1,944	88,85	
Cirrhitus rivulatus	0,2418	1,638	90,49	
Holocanthus passer	0,2406	1,63	92,12	
Chaetodon humeralis	0,238	1,612	93,73	

Tabla 5. Análisis SIMPER. Contribución de las especies a la desigualdad entre Lobería y Tijeretas

Lobería-Tijeretas		Promedio disimilitud=13,96		
Especie	Disimilitud Media	% Contribución	% Contribución Acumulada	
<i>Paranthias colonus</i>	1,475	10,57	10,57	
<i>Halichoeres dispilus</i>	1,435	10,28	20,84	
<i>Thalassoma lucasanum</i>	1,187	8,503	29,35	
<i>Labrisomus dendriticus</i>	1,005	7,2	36,55	
<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	0,7893	5,655	42,2	
<i>Stegastes acapulcoensis</i>	0,7	5,015	47,22	
<i>Bodianus diplotaenia</i>	0,6433	4,609	51,83	
<i>Epinephelus labriformis</i>	0,6188	4,433	56,26	
<i>Plagiotremus azaleus</i>	0,6187	4,432	60,69	
<i>Serranus psittacinus</i>	0,5459	3,91	64,6	
<i>Chromis atrilobata</i>	0,5146	3,686	68,29	
<i>Halichoeres nicholsi</i>	0,4406	3,156	71,44	
<i>Nicholsina denticulata</i>	0,3509	2,514	73,96	
<i>Abudefduf troschelii</i>	0,3278	2,348	76,3	
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	0,3246	2,325	78,63	
<i>Sphoeroides annulatus</i>	0,3238	2,319	80,95	
<i>Fistularia commersonii</i>	0,321	2,299	83,25	
<i>Xenocys jessiae</i>	0,3009	2,156	85,4	
<i>Haemulon scudderi</i>	0,2757	1,975	87,38	
<i>Holocanthus passer</i>	0,2366	1,695	89,07	
<i>Chaetodon humeralis</i>	0,2298	1,646	90,72	
<i>Prionurus laticlavus</i>	0,2297	1,646	92,37	
<i>Microspathodon bairdii</i>	0,1685	1,207	93,57	
<i>Cirrhitus rivulatus</i>	0,1435	1,028	94,6	
<i>Apogon atradorsatus</i>	0,1165	0,8346	95,44	

Tabla 6. Análisis SIMPER. Contribución de las especies a la desigualdad entre Playa de Oro y Tijeretas

Playa de Oro-Tijeretas	Promedio disimilitud=14,33		
Espece	Disimilitud Media	% Contribución	% Contribución Acumulada
Paranthias colonus	1,085	7,574	7,574
Halichoeres dispilus	1,068	7,457	15,03
Prionurus laticlavus	0,9669	6,749	21,78
Thalassoma lucasanum	0,9406	6,566	28,35
Labrisomus dendriticus	0,9012	6,291	34,64
Abudefduf troschelii	0,8236	5,749	40,39
Halichoeres nicholsi	0,815	5,689	46,08
Bodianus diplotaenia	0,7712	5,384	51,46
Ophioblennius steindachneri	0,7398	5,165	56,62
Chromis atrilobata	0,7042	4,916	61,54
Plagiotremus azaleus	0,6842	4,776	66,32
Johnrandallia nigrirostris	0,5708	3,984	70,3
Serranus psittacinus	0,5571	3,889	74,19
Xenocys jessiae	0,5162	3,603	77,79
Apogon atradorsatus	0,5016	3,501	81,29
Sphoeroides annulatus	0,34	2,373	83,67
Microspathodon bairdii	0,3316	2,315	85,98
Epinephelus labriformis	0,3212	2,242	88,22
Xenichthys agassizi	0,2727	1,904	90,13
Holocanthus passer	0,2097	1,464	91,59
Stegastes acapulcoensis	0,2018	1,409	93
Nicholsina denticulata	0,1857	1,296	94,3
Scarus ghobban	0,1132	0,7899	95,08

Tabla 7. Resultados del análisis de PERMANOVA de dos vías para determinar la influencia de la interacción entre Localidad y Visibilidad.

Factores	Resultados		
	df	F	p
Localidad	2	16,8230	0,0001
Visibilidad	3	14,1420	0,0001
Interacción	6	-9,2888	0,3175

Tabla 8. Resultados del análisis de PERMANOVA de dos vías para determinar la influencia de la interacción entre Localidad y Tiempo (en quincenas). Valores de df, F y p.

Factores	Resultados		
	df	F	p
Localidad	2	20,3160	0,0001
Quincena	4	3,2392	0,0003
Interacción	8	1,1071	0,3258

Tabla 9. Evolución quincenal de los índices de diversidad estudiados en las tres localidades. Media y (Desviación Estándar)

Densidad							Especies						
Localidad	Quincenas	Enero		Febrero		Marzo	Localidad	Quincenas	Enero		Febrero		Marzo
		1	2	1	2	1			1	2	1		
Lobrería	Media	199,17	152,83	205,25	188,58	160,33	Lobrería	Media	10,42	10,58	11,17	11,08	7,92
	Desviación Estándar	(66,00)	(35,91)	(43,88)	(82,91)	(60,89)		Desviación Estándar	(1,88)	(2,07)	(1,99)	(2,84)	(1,51)
Playa de Oro	Media	97,42	70,83	134,67	161,67	160,25	Playa de Oro	Media	7,17	7,42	10,17	11,58	9,17
	Desviación Estándar	(64,16)	(29,79)	(73,93)	(70,46)	(87,44)		Desviación Estándar	(3,04)	(2,23)	(4,11)	(3,12)	(2,33)
Tijeretas	Media	99,67	70,67	120,83	146,92	110,50	Tijeretas	Media	6,08	5,83	8,58	8,58	6,67
	Desviación Estándar	(58,66)	(31,46)	(35,69)	(32,00)	(53,62)		Desviación Estándar	(1,62)	(2,25)	(2,57)	(2,57)	(1,83)

Shanon							Margalef						
Localidad	Quincenas	Enero		Febrero		Marzo	Localidad	Quincenas	Enero		Febrero		Marzo
		1	2	1	2	1			1	2	1		
Lobrería	Media	2,02	1,99	1,93	2,01	1,78	Lobrería	Media	1,78	1,91	1,91	1,93	1,38
	Desviación Estándar	(0,21)	(0,13)	(0,14)	(0,24)	(0,16)		Desviación Estándar	(0,26)	(0,36)	(0,33)	(0,42)	(0,26)
Playa de Oro	Media	1,62	1,54	1,85	2,06	1,78	Playa de Oro	Media	1,37	1,51	1,90	2,11	1,66
	Desviación Estándar	(0,47)	(0,30)	(0,45)	(0,29)	(0,17)		Desviación Estándar	(0,50)	(0,41)	(0,60)	(0,47)	(0,39)
Tijeretas	Media	1,53	1,45	1,71	1,78	1,53	Tijeretas	Media	1,12	1,14	1,58	1,52	1,30
	Desviación Estándar	(0,28)	(0,28)	(0,17)	(0,21)	(0,22)		Desviación Estándar	(0,25)	(0,41)	(0,45)	(0,49)	(0,37)

Figuras

Figura 1. Sitios de muestreo en la isla San Cristóbal

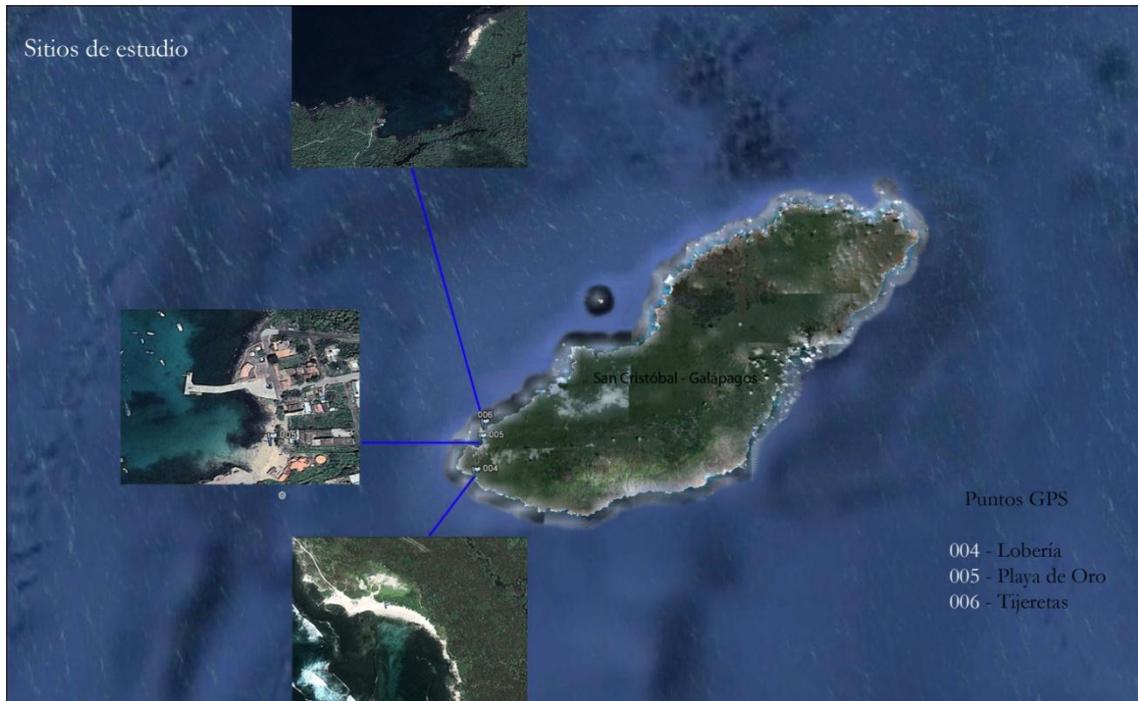


Figura 2. Índices de diversidad para las tres localidades estudiadas en la isla de San Cristóbal. BloxPlot (Media, cuartiles, valores máximos, mínimos y atípicos)

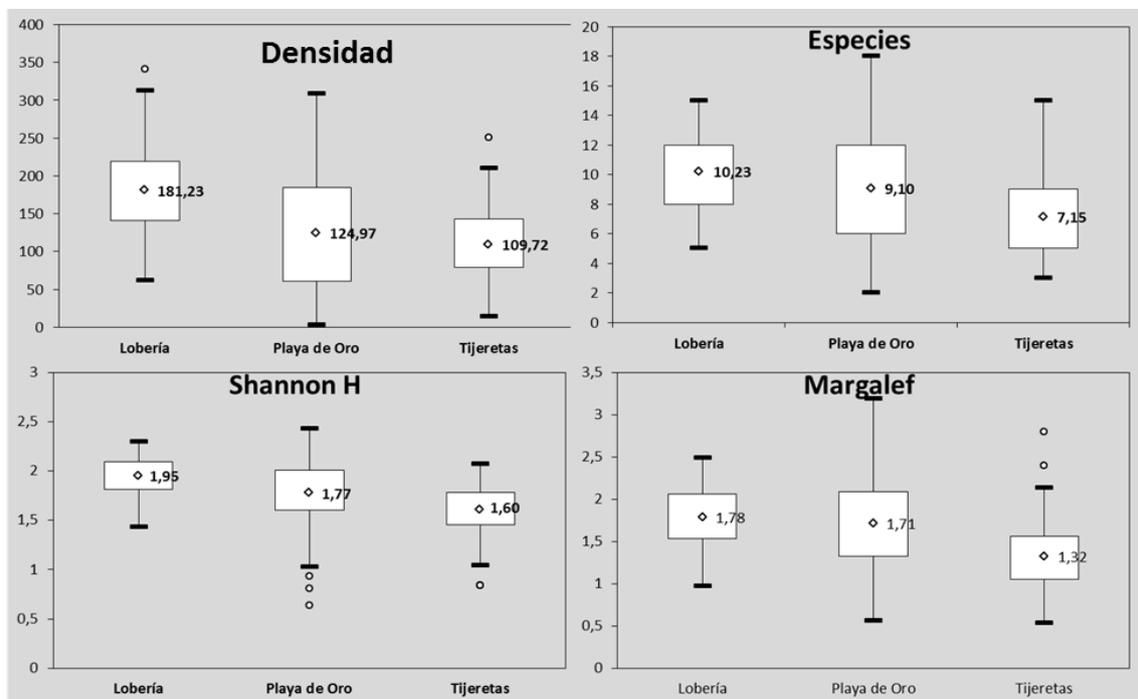


Figura 3. Resultados del análisis Cluster (UPGMA) de agrupación en base a la similitud de las tres comunidades de peces estudiadas. Lobrería (Azul), Playa de Oro (negro), Tijeretas (Verde)

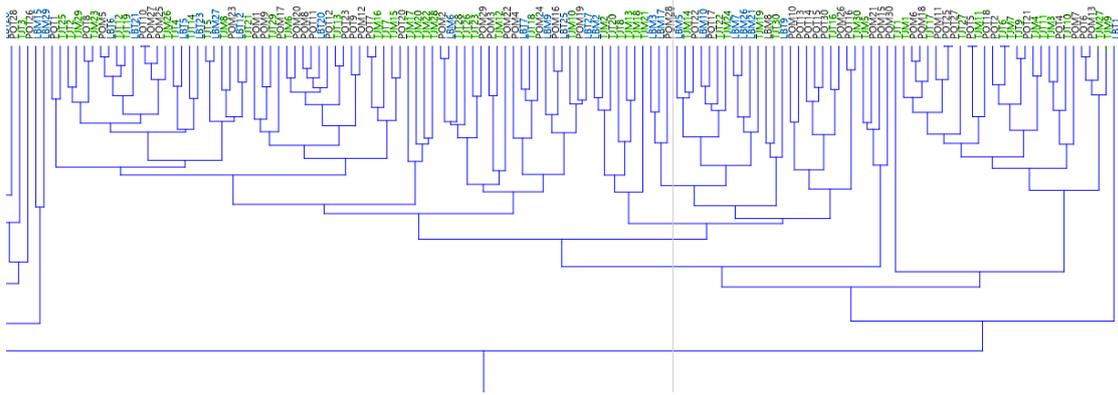


Figura 4. Resultados de análisis de escalamiento dimensional múltiple no métrico de las tres comunidades de peces estudiadas. Lobería (Azul), Playa de Oro (Negro), Tijeretas (Verde)

Coordinate 2

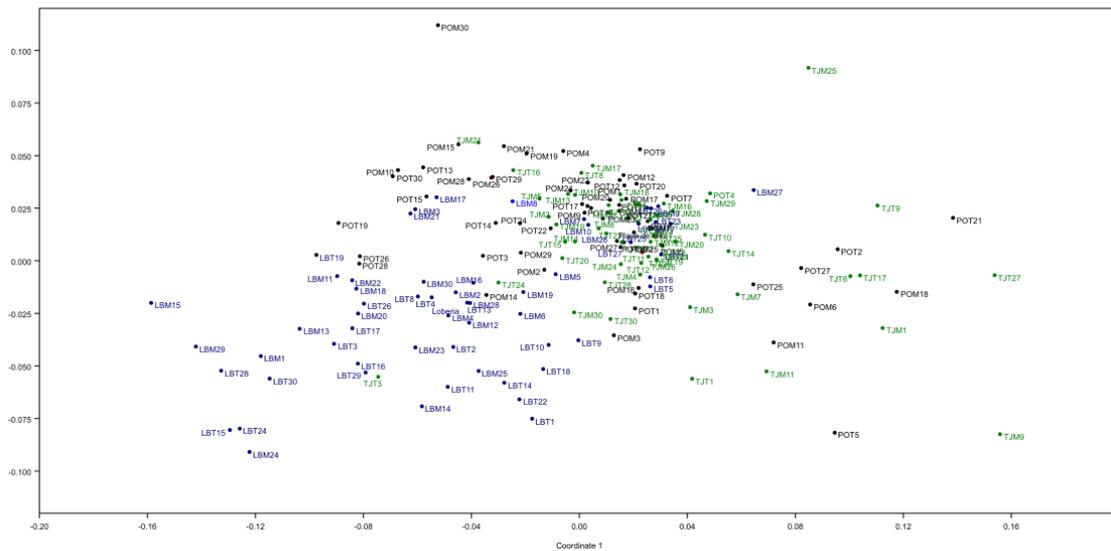


Figura 5. Evolución quincenal de los índices de diversidad estudiados en la Playa la Lobería. Box Plot.

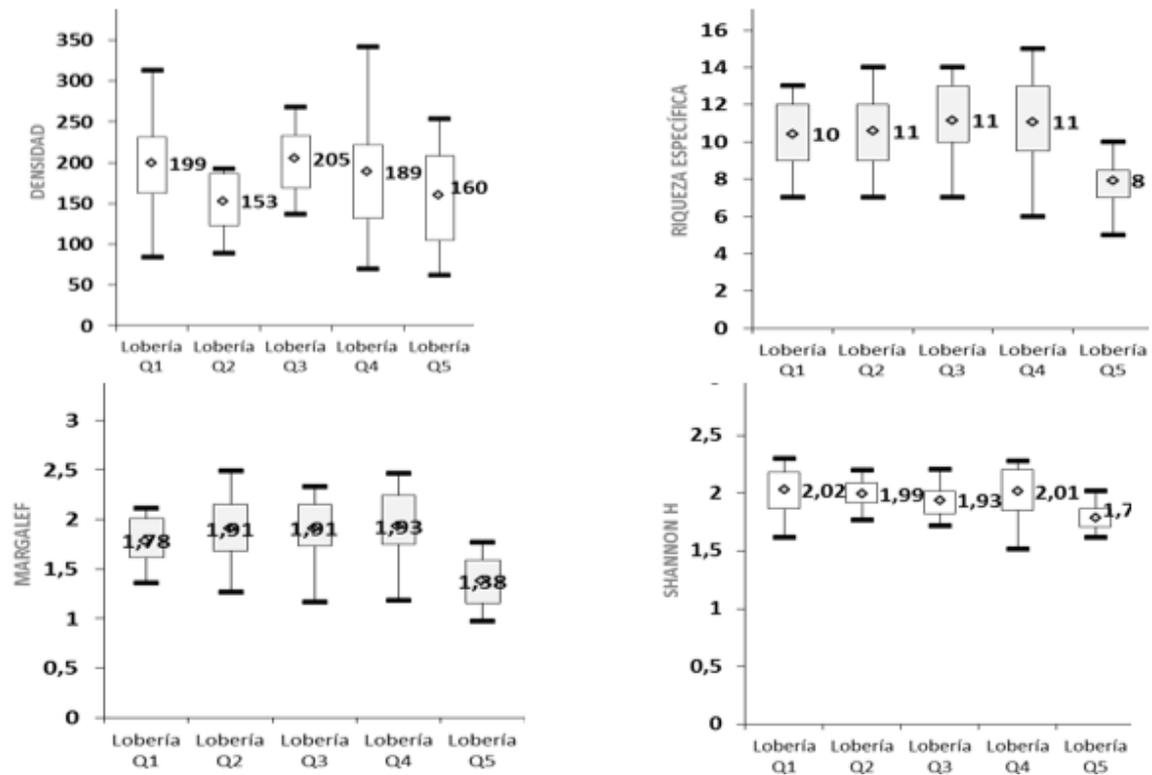


Figura 6. Evolución quincenal de los índices de diversidad estudiados en la Playa del Oro. Box Plot.

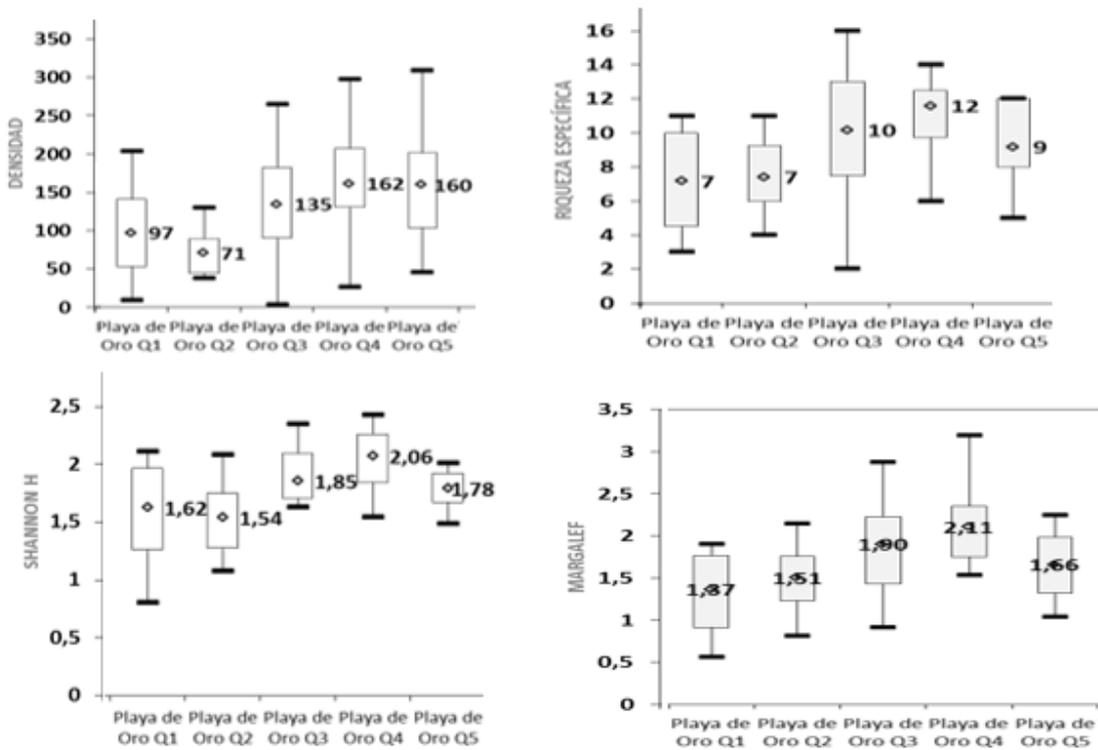
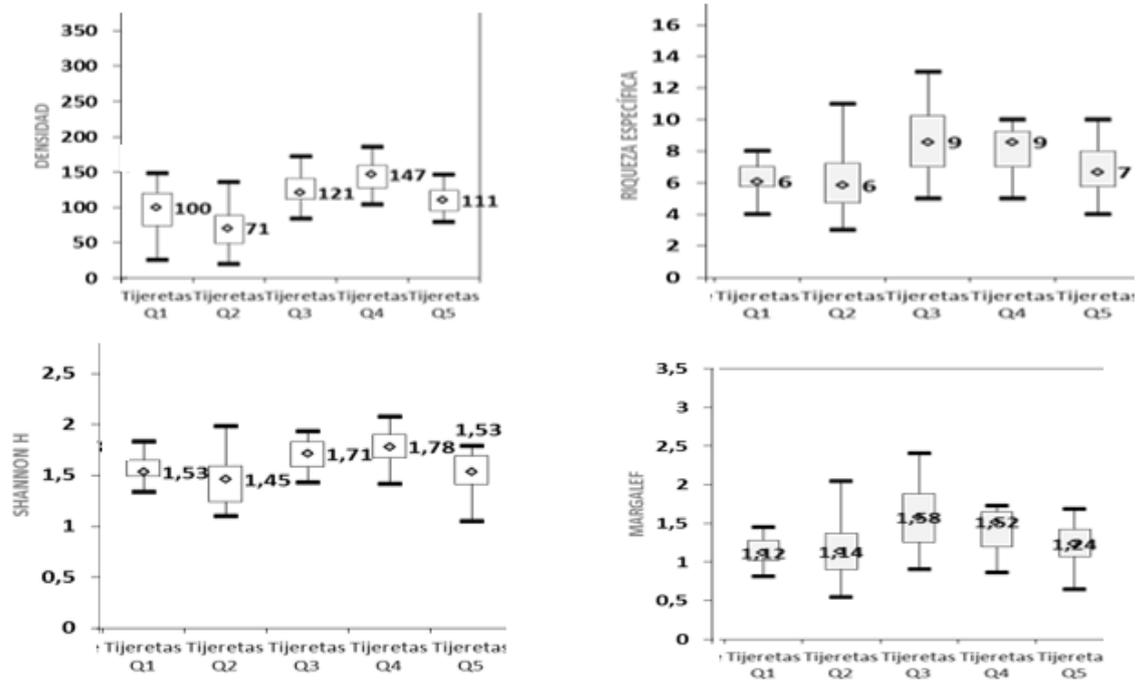
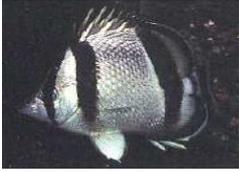
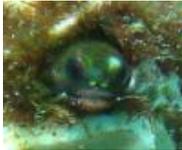
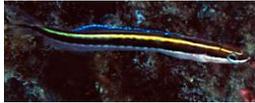


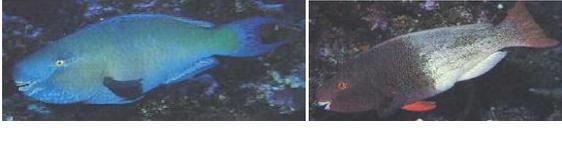
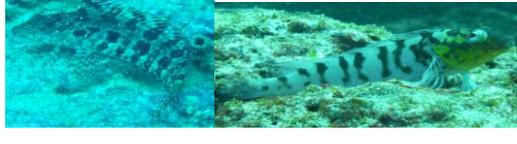
Figura 7. Evolución quincenal de los índices de diversidad estudiados en Cerro Tijeretas. Box Plot.



Listado de peces de Galápagos

<p>PL. <i>Prionurus laticlavus</i> Cirujano de cola amarilla – Razor surgeonfish</p> 	<p>HP. <i>Holocanthus passer</i> Pez bandera – King angelfish</p> 	<p>CR. <i>Cirrhitus rivulatus</i> Carabalí – Giant hawkfish</p> 	<p>OS. <i>Ophioblennius steindachneri</i> Chupapiedras – Panamic fanged blenny</p> 
<p>SB. <i>Stegastes beebei</i> Damisela de Cola anillada – Ringtail damselfish</p> 	<p>SA. <i>Stegastes arcifrons</i> Damisela de cola amarilla – Yellowtail damselfish</p> 	<p>MD. <i>Microspathodon dorsalis</i> Damisela gigante – Giant damselfish</p> 	<p>MB. <i>Microspathodon bairdii</i> Damisela cabeza chichón – Bumphead damselfish</p> 
<p>AT. <i>Abudefduf troschelii</i> Sargento Mayor - Sergeantmajor</p> 	<p>CA. <i>Chromis atrilobata</i> Castañeta – Scissortail chromis</p> 	<p>XA. <i>Xenichthys agassizi</i> Ojón Blanco– White salema</p> 	<p>HS. <i>Haemulon scudderi</i> Burro pecoso – Mojarra grunt</p> 
<p>AI. <i>Anisotremus interruptus</i> Zapatilla – Yellowtail grunt</p> 	<p>XJ. <i>Xenocys jessiae</i> Ojón rayado– Black striped salema</p> 	<p>MO. <i>Mycteroperca olfax</i> Bacalao</p> 	<p>SPM. <i>Scorpaena plumieri mystes</i> Brujo – Stone scorpionfish</p> 
<p>EL. <i>Epinephelus labriformis</i> Cabrilla piedrera – Flag cabrilla</p> 	<p>JN. <i>Johnrandallia nigrirostris</i> Mariposa barbero - Barberfish</p> 	<p>AA. <i>Apogon atradorsatus</i> Cardenal punta negra – Black tipped cardinalfish</p> 	<p>PC. <i>Paranthias colonus</i> Gringo – Creolefish</p> 

<p>SL. <i>Synodus lacertinus</i> Pez Lagarto – Calico lizardfish</p> 	<p>FC. <i>Fistularia commersonii</i> Pez corneta de arrecife – Reef cornetfish</p> 	<p>AC. <i>Aulostomus chinensis</i> Pez torpeta - Trumpetfish</p> 	<p>CH. <i>Chaetodon humeralis</i> Mariposa de tres bandas – Threebanded butterflyfish</p> 
<p>LV. <i>Lutjanus viridis</i> Pargo Azul Dorado – Blue and gold snapper</p> 	<p>LA. <i>Lutjanus argentiventris</i> Pargo amarillo – Yellow snapper</p> 	<p>LN. <i>Lutjanus novemfasciatus</i> Pargo prieto – Pacific dog snapper</p> 	<p>SV. <i>Sufflamen verres</i> Cochino Naranja – Orangeside triggerfish</p> 
<p>SA2. <i>Sphoeroides annulatus</i> Tambulero – Bullseye puffer</p> 	<p>DH. <i>Diodon holocanthus</i> Pez Erizo - Balloonfish</p> 	<p>CR2. <i>Chilomycterus reticulatus</i> Pez erizo de aleta manchada</p> 	<p>DH2. <i>Diodon hystrix</i> Pez erizo punteado - Porcupinefish</p> 
<p>AC. <i>Acanthemblemaria castroi</i> Trambollo percebe</p> 	<p>SP. <i>Serranus psittacinus</i> Serrano – Barred serrano</p> 	<p>SP. <i>Scarus perrico</i> Loro Guacamayo – Bumphead parrotfish</p> 	<p>PA. <i>Plagiotremus azaleus</i> Blenny dientes de sable – Sabertooth blenny</p> 
<p>GF. <i>Girella freminvilli</i> Chopa penumbra – Dusky chub</p> 		<p>HS. <i>Hemiramphus saltador</i> Picuda – Longfin halfbeak</p> 	<p>SI. <i>Sphyaena idiaestes</i> Barracuda – Pelican barracuda</p> 

<p>SG. <i>Scarus ghobban</i> Loro barba azul – Blue chin parrotfish</p> 	<p>SR. <i>Scarus rubroviolaceus</i> Loro Bicolor – Bicolor parrotfish</p> 
<p>TL. <i>Thalassoma lucasanum</i> Vieja de Cortez o vieja arco iris – Cortez wrasse or rainbow wrasse</p> 	<p>HN. <i>Halichoeres nicholsi</i> Vieja soltera – Spinster wrasse</p> 
<p>BD. <i>Bodianus diplotaenia</i> Vieja ribeteada o vieja mexicana – Streamer hogfish</p> 	<p>LD. <i>Labrisomus dendriticus</i> Trambollo Bravo - Bravo clinid</p> 
<p>HD. <i>Halichoeres dispilus</i> Vieja Camaleón – Chameleon wrasse</p> 	<p>SC. <i>Scarus compressus</i> Loro Verdeazul</p> 