

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

**Influencia de la herbivoría en la zona intermareal alta al norte y al sur de la
costa del Ecuador**

Nicole Chico

Luis Vinuesa, Ph.D., Director de Tesis

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

Quito, marzo de 2015

Universidad San Francisco de Quito
Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

HOJA DE APROBACIÓN DE TESIS

**Influencia de la herbivoría en la zona intermareal alta al norte y al sur de la
costa del Ecuador**

Nicole Alejandra Chico Ortiz

Luis Vinueza, Ph.D.,
Director de la tesis

Margarita Brandt, Ph.D.,
Miembro del Comité de Tesis

Carlos Valle, Ph.D.,
Miembro del Comité de Tesis

Stella de la Torre, Ph.D.,
Decana del Colegio de Ciencias
Biológicas y Ambientales

Quito, marzo del 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: Nicole Chico

C. I.: 1722386719

Lugar y Fecha: Quito, marzo del 2015

DEDICATORIA

“The Sea, once it casts its spell, holds one in its net of wonder forever”
Jacques Cousteau

AGRADECIMIENTOS

Por su cariño, paciencia y por sacrificar su tiempo para que pueda culminar una etapa más de mi vida, agradezco a mi familia que siempre me brindó su apoyo constante e incondicional, en especial, quiero expresar mi más grande agradecimiento a mis padres, ya que muchos de mis logros se los debo a ustedes y entre ellos este.

A mis profesores, principalmente a mi director de tesis y miembros del comité, por ser mi guía en todo momento, por creer en mí y motivarme para seguir adelante, por compartirme un poco de su sabiduría, de la cuál tuve la oportunidad de aprender.

A mis amigos por su gran amistad y por siempre estar a mi lado y dispuestos a brindarme su ayuda en todo este camino recorrido.

Finalmente, quiero agradecer el financiamiento que se me brindó para realizar esta investigación, mediante los Grants otorgados a mi director de tesis, Luis Vinueza, estos son: Chancellor Grant y Collaboration Grant, ambos de la Universidad San Francisco de Quito; al programa UNC-USFQ PREPA y a Galápagos Institute for the Arts and Science (GAIAS).

A todos ustedes mi mayor gratitud.

RESUMEN

Los factores físicos como la temperatura, la fuerza del oleaje y el flujo de agua, al igual que los factores biológicos como la competencia, la facilitación y la herbivoría juegan un papel importante en la estructuración de las comunidades en la zona intermareal. El paradigma es que en la zona intermareal alta los factores físicos son más importantes en la estructura de las comunidades, mientras que en la zona intermareal baja, los factores biológicos son aquellos que predominan (Menge y Sutherland 1987). Sin embargo, este paradigma no ha sido estudiado en zonas tropicales que experimentan variaciones espaciales y temporales importantes en la temperatura y en el nivel de nutrientes. El objetivo de este trabajo fue establecer si los factores biológicos pueden jugar un papel importante a medida en que el estrés provocado por los factores físicos se vuelve más benigno debido a cambios ambientales que ocurren por fluctuaciones estacionales y espaciales a lo largo de la costa del Ecuador. Para este propósito, se manipuló el nivel de herbivoría mediante tres tratamientos (1) + Herbívoros (2) – Herbívoros (3) Control de procedimiento. El estudio se llevó a cabo en las costas norte y sur del Ecuador, estos sitios experimentan variaciones en la temperatura y la productividad. De tal manera, el sur es más frío y rico en nutrientes y el norte es más caliente y con una biomasa y diversidad menor de algas marinas. Este estudio demostró que aunque los factores físicos siguen siendo más importantes en la estructuración de las comunidades que los factores biológicos, la herbivoría tuvo un papel importante en la estructuración de las comunidades en la costa sur, donde el estrés ambiental es menor, corroborando estudios realizados anteriormente (Cubit 1984).

ABSTRACT

Physical factors such as temperature, wave action and water flow, as well as biological factors such as competition, facilitation and herbivory play an important role in community structure in the intertidal zone. The paradigm is that in the high intertidal physical factors are more important in the structure of communities, while in the low intertidal zone, biological factors are those that predominate (Menge and Sutherland 1987). However, this paradigm has not been studied in tropical areas that experience significant spatial and temporal variations in temperature and nutrient levels. The goal of this study was to establish whether biological factors may play an important role insofar as the stress caused by physical factors becomes more benign due to environmental changes that occur because of seasonal and spatial fluctuations along the coast of Ecuador. For this purpose, the level of herbivory was manipulated by three treatments (1) + Herbivores (2) - Herbivores (3) Control procedure. The study was conducted in the northern and southern coasts of Ecuador; these sites undergo variations in temperature and productivity. Thus, the south is cooler and rich in nutrients and north is warmer with less biomass and diversity of marine algae. This study demonstrated that although physical factors remain more important in structuring communities than biological factors, herbivory played an important role in communities structure on the south coast, where environmental stress is lower, corroborating previously studies (Cubit 1984).

TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	6
RESUMEN	7
ABSTRACT	8
TABLA DE CONTENIDO	9
ÍNDICE DE IMÁGENES	10
ÍNDICE DE TABLAS	11
1. INTRODUCCIÓN	12
2. JUSTIFICACIÓN	14
3. OBJETIVO	15
4. MATERIALES Y MÉTODOS	16
4.1 Sitio de estudio	16
4.2 Patrones oceanográficos	16
4.3 Diseño experimental	17
4.4 Análisis de datos	19
5. RESULTADOS	19
5.1 Estructura de la comunidad al inicio del experimento	20
5.2 Variación temporal en la estructura de la comunidad	21
5.3 Patrones de diversidad a lo largo del tiempo	24
5.4 Análisis Multivariados.	27
6. DISCUSIÓN	32
7. BIBLIOGRAFÍA	34

ÍNDICE DE IMÁGENES

- Figura 1.** Predicciones sobre los grupos funcionales de algas y la diversidad en la zona intermareal alta en respuesta al efecto de la herbivoría en zonas que experimentan diferentes niveles de nutrientes y temperatura. _____ 15
- Figura 2.** Mapa con sitios de muestreo. Sitio A: Estero del Plátano (Esmeraldas). Sitio B: Playita (Manabí) _____ 17
- Figura 3.** Tratamientos. A: H+ (presencia de herbívoros). B: H- (exclusión de herbívoros). C: PC (control de procedimiento). _____ 18
- Figura 4.** Diagrama de cajas de la temperatura mensual (medias) registradas desde marzo del 2014, hasta enero del 2015 por medio de sensores de temperatura (Hobbo). (A): Estero del Plátano, provincia de Esmeraldas, en el norte. (B): La Playita, Parque Nacional Machalilla, en el sur. _____ 20
- Figura 5.** Porcentaje de cobertura del substrato primario y grupos funcionales de algas en base a los 3 tratamientos utilizados para manipular la presencia de herbívoros. (A): Substrato primario (B): Algas incrustantes. (C): Algas filamentosas. _____ 23
- Figura 6.** Diversidad de especies en 3 tratamientos distintos para manipular la presencia de herbívoros. El estudio se realizó desde marzo del 2014, hasta enero del 2015. (A): Riqueza de especies (S). (B): Índice de diversidad de Shannon (H). (C): Índice de equidad de Pielou (J). (D): Índice de Hill (NI). _____ 26
- Figura 7.** Análisis de agrupamiento jerárquico entre tratamiento y latitud. H-: excluye herbívoros. H+: con herbivoría. PC: control de procedimiento. N: norte. S: sur. _____ 27
- Figura 8.** Análisis multidimensional no métrico (nMDS) entre tratamiento y latitud. _____ 28

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1-A. *Porcentaje de similitud en la estructura de la comunidad de la zona intermareal alta (SIMPER) entre tratamientos para manipular la presencia de herbívoros al norte y al sur de la costa del Ecuador.* _____ 29

Tabla 1-B. *Porcentaje de Diferencia en la estructura de la comunidad de la zona intermareal alta (SIMPER) entre tratamientos para manipular la presencia de herbívoros al norte y al sur de la costa del Ecuador.* _____ 30

Tabla 2- A. *Porcentaje de Semejanza en la estructura de la comunidad de la zona intermareal alta (SIMPER) entre el norte y el sur de la costa del Ecuador tomando en cuenta a todos los tratamientos para manipular la presencia de herbívoros.* _____ 31

Tabla 2- B. *Porcentaje de diferencia en la estructura de la comunidad de la zona intermareal alta (SIMPER) entre el norte y el sur de la costa del Ecuador tomando en cuenta todos los tratamientos para manipular la presencia de herbívoros.* _____ 31

1. INTRODUCCIÓN

El estudio de la influencia de factores ambientales y biológicos en la regulación de las comunidades marinas es de gran interés en la comunidad científica. Esto se debe a la gran pérdida de diversidad que está ocurriendo alrededor del mundo; asociada a diversos impactos antropogénicos como la explotación de especies, la introducción de especies exóticas, por cambios dramáticos en factores físicos y químicos (ej. la temperatura, el pH y el nivel de nutrientes) que están asociados al cambio climático inducido por el hombre (Harley et al. 2006, Hoegh-Guldberg y Bruno 2010).

En ambientes marinos, factores como los afloramientos topográficos y ecuatoriales, (Blanchette et al. 2008), la temperatura (Bustamante y Branch 1996) y la productividad (Menge et al. 1997) pueden explicar los patrones de la estructura de las comunidades a lo largo de grandes escalas geográficas, mientras que las condiciones físicas y biológicas, tales como la depredación (Bertness 1981, Menge y Lubchenco 1981), la competencia (Connell 1961), la acción del oleaje (Bustamante y Branch 1996), y la facilitación influyen en la estructura a escala local (Menge 2000, Cox et al. 2013, Bruno et al. 2003).

A gran escala, la temperatura y la complejidad de hábitat constituyen uno de los mejores factores para predecir la diversidad marina (Titensor et al. 2012). De la misma manera, a escala local la temperatura y la fuerza del oleaje, entre otros factores físicos y las interacciones ecológicas son determinantes en los patrones de zonación vertical en las comunidades intermareales rocosas (Menge y Branch 2001, Menge and Sutherland 1987, Tomanek 2002). Con el cambio climático se ha demostrado que las especies migrarán hacia latitudes más benignas que se ajusten a su tolerancia fisiológica (Sanford 1999). Sin embargo, estos modelos bioclimáticos necesitan incorporar las interacciones ecológicas. En este sentido, existe amplia evidencia de la importancia de la temperatura en dichas interacciones (Sanford, 1999, Harley et al. 2006, Carr and Bruno 2014, Harley 2011). Por ejemplo, la temperatura puede modular las interacciones competitivas entre organismos que comparten un mismo recurso o alterar las tasas de depredación. Si las especies que interactúan son especies clave y las interacciones con su presa son sensibles a la temperatura, las pequeñas variaciones

climáticas podrían generar cambios ecológicos importantes en todo el sistema (Sandford 1999). De la misma manera, a gran (entre latitudes) y pequeña escala (afloramientos topográficos) el origen y la variabilidad de nutrientes determina las tasas de productividad primaria, así como la riqueza y diversidad de especies presentes (Sommer 1994, 1996 de Hillebrand et al. 2009, Bracken 2004).

Las interacciones ecológicas son importantes y en los ambientes marinos los herbívoros son fundamentales en la estructuración de las comunidades bentónicas (Poore et al. 2012). Su importancia se debe a su eficiencia para consumir algas, los principales productores primarios en ambientes bentónicos someros como la zona intermareal (Cebrian et al. 2009). Se calcula que en promedio los herbívoros marinos remueven hasta un 68% de la abundancia de los productores primarios (Poore et al. 2012). Un meta análisis reciente concluyó que dentro del diverso grupo de herbívoros marinos (i.e. tortugas marinas, iguanas marinas, peces), los moluscos son sumamente importantes (Poore et al. 2012), ya que influyen en las comunidades de algas y animales bentónicos (e.g., Lubchenco and Gaines 1981, Hawkins and Hartnoll 1983, Dunmore and Schiel 2003, Hidalgo et al. 2008, Poore et al. 2012). Además de la eliminación de la biomasa de presas, los consumidores a menudo tienen efectos indirectos sobre el conjunto de sus presas, tales como la alteración de la dominancia competitiva y la coexistencia entre especies de presa. De igual manera, pueden generar cambios en el comportamiento de la presa o afectar la transformación y la biodisponibilidad de los nutrientes (Chase et al. 2002, Grover 2002, Peacor y Werner 2001, Hillebrand 2009). Sin embargo, el contexto en el cual estas interacciones ocurren es sumamente importante (Vinueza et al. 2014).

Por ejemplo, modelos de regulación de comunidades han demostrado que factores como la disponibilidad de luz o nutrientes, pueden influenciar directamente a niveles tróficos superiores, esto se conoce como el efecto bottom-up o de abajo hacia arriba en las comunidades y que los factores físicos, como la acción de las olas, puede afectar indirectamente a los efectos de los consumidores sobre niveles tróficos inferiores conocido como top-down (Menge y Sutherland 1987, Nielsen 2001 de Thompson et al. 2004). El modelo de estrés ambiental propuesto por Menge y Sutherland (1987) predice que la importancia de los consumidores al controlar la estructura de las comunidades puede decrecer a medida que

aumenta el estrés físico (Bazterrica et al. 2007). Por lo tanto, se esperaría que al incrementar el nivel de nutrientes y bajar la temperatura, el estrés ambiental sea menor para aquellos organismos y comunidades que experimentan estas condiciones.

2. JUSTIFICACIÓN

Aunque existen muchos estudios sobre el funcionamiento de los ecosistemas intermareales, la mayoría de estos se han enfocado en zonas templadas. Más aún, en Ecuador, el papel de los herbívoros ha sido estudiado solo en las zonas rocosas de las Galápagos y en la zona intermareal baja (Vinuela et al. 2006, Vinuela et al. 2014). Sin embargo, en el Ecuador continental no existen estudios experimentales orientados a entender el papel de la herbivoría y menos aún en la zona intermareal alta, la importancia de estudiar estos sistemas se centra en su susceptibilidad al cambio climático, ya que son superficies de limo, que se erosionan más rápido en respuesta a oleajes más fuertes y a un incremento en el nivel del mar (Bartrum 1926 de Cubit 1984).

Dados estos antecedentes, esta investigación sugiere que los herbívoros podrían ejercer un impacto importante en la zona intermareal alta en las costas del Ecuador y además, la magnitud de este impacto varía con la latitud. A partir de esto realicé varias predicciones basadas en estudios realizados anteriormente (Lubchenco y Cubit 1980, Cubit 1984, Menge y Sutherland 1987, Steneck y Dethier 1994, Proulx y Mazumder 1998, Hidalgo 2008) (Ver Fig. 1).

SUBSTRATO PRIMARIO			ALGAS INCRUSTANTES		
	NORTE	SUR		NORTE	SUR
H-	↓	↓	H-	↓	↓
H+	↑	↓	H+	↑	↑

ALGAS FILAMENTOSAS			DIVERSIDAD		
	NORTE	SUR		NORTE	SUR
H-	↑	↑	H-	↑	↓
H+	↓	↓	H+	↓	↑

Figura 1. Predicciones sobre los grupos funcionales de algas y la diversidad en la zona intermareal alta en respuesta al efecto de la herbivoría en zonas que experimentan diferentes niveles de nutrientes y temperatura.

3. OBJETIVO

1. Determinar si los herbívoros ejercen un impacto importante en a la zona intermareal alta en las costas del Ecuador.
2. Establecer si el impacto de los herbívoros varía a diferentes escalas espaciales y temporales.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Sitio de estudio

El estudio se realizó en la costa norte y costa sur del Ecuador continental. Las playas escogidas para el este estudio fueron Estero del Plátano, ubicada al norte en la provincia de Esmeraldas y que pertenece a la Reserva Marina Galera San Francisco ($0^{\circ} 46' 34.90''$ N; $80^{\circ} 05' 20.21''$ O), mientras que al sur en la provincia de Manabí se escogió La Playita que pertenece al Parque Nacional Machalilla ($1^{\circ} 28' 52.18''$ S; $80^{\circ} 47' 32.59''$ O). Ambas playas se encuentran ubicadas cerca de centros poblados, tienen alta exposición al oleaje y poca sedimentación (Lamb et al., en prep.) (Fig. 2).

4.2 Patrones oceanográficos

Al norte de la costa Ecuatoriana la influencia de la contracorriente nor-ecuatorial es evidente, trae aguas cálidas de productividad relativamente baja. Al Sur de Manta la corriente de Humboldt, trae aguas frías, altamente productivas (Strub et al., 2005 de Lamb et al., en prep.). Esta zona se caracteriza por la fluctuación de los niveles de productividad y temperatura de la superficie del mar debido a los cambios estacionales en la dominancia entre estos dos sistemas de corrientes (Lavín et al. 2006, Pennington et al. 2006 de Lamb et al. en prep.), dependiendo de la época del año. En la costa Ecuatoriana, la estación seca dura de julio a noviembre. Durante esta época baja la temperatura tanto del aire como del agua y también hay una disminución de las precipitaciones. Por otro lado, la estación lluviosa se extiende de diciembre a junio y se caracteriza por temperaturas más cálidas y aumento de lluvia (Lamb et al., en prep). En general la intermareal se divide en tres zonas: (1) intermareal baja, caracterizada por la dominancia de algas foliosas y filamentosas (2) intermareal media, donde se encuentran pocas algas foliosas y la presencia de algas incrustantes (3) intermareal alta, dominancia de substrato primario, pocas algas filamentosas, presencia de algas incrustantes e invertebrados, principalmente sésiles.

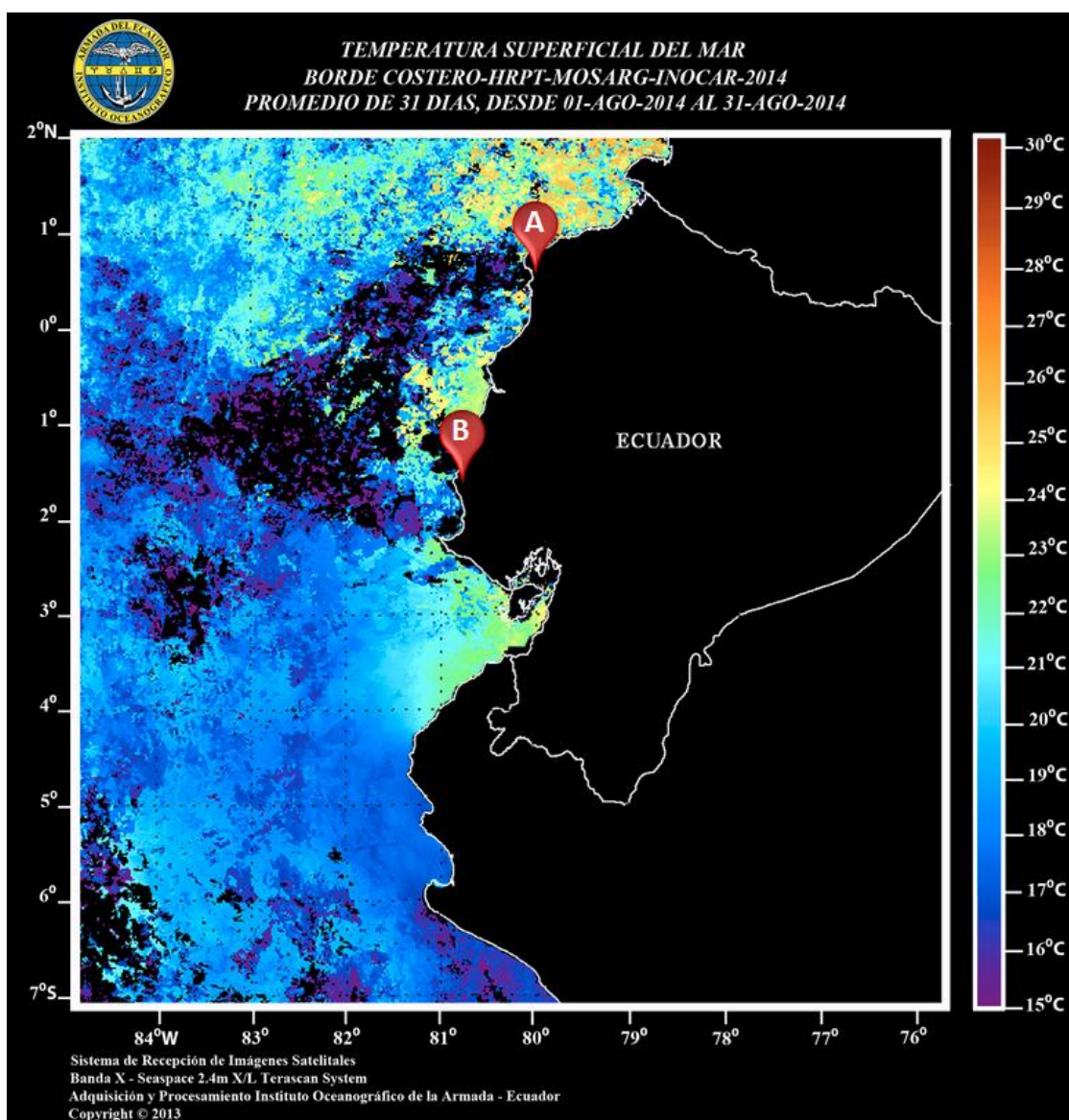


Figura 2. Mapa con sitios de muestreo. Sitio A: Estero del Plátano (Esmeraldas). Sitio B: Playita (Manabí)

4.3 Diseño experimental

Para estudiar el impacto de la herbivoría se establecieron tratamientos experimentales de 10cm X 10 cm. En cada tratamiento se manipuló la presencia o ausencia de herbívoros. Así, el control natural o H+ (Fig 3A) con presencia de herbívoros. El segundo tratamiento, H-

(Fig 3B) restringió el acceso a los herbívoros (principalmente litorinas, lapas y chitones) al utilizar una pintura de cobre que inhibió el ingreso de estos moluscos. Esta pintura es utilizada ampliamente en experimentos alrededor del mundo para poder comparar tratamientos con y sin impacto de estos moluscos (Hidalgo et al. 2008). Finalmente, el control de procedimiento o CP (Fig 3C) fue utilizado para entender los impactos relacionados con el diseño que apliqué. Este control de procedimiento consistió en un cuadrante de sustrato natural de las mismas dimensiones con un marco parcial de pintura de cobre. Cada uno de estos tratamientos se colocaron en 6 bloques distintos, para esto se utilizaron seis paredes verticales diferentes.

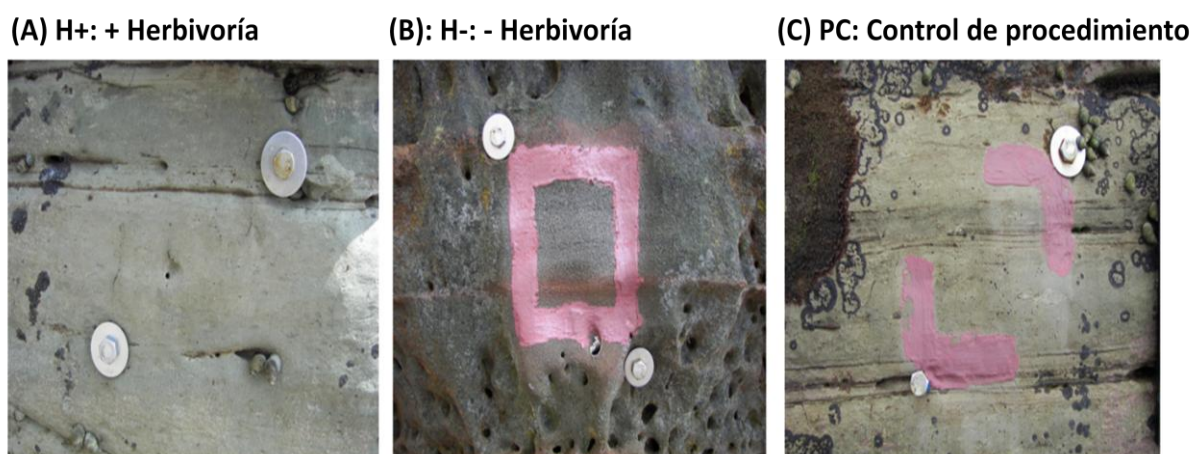


Figura 3. Tratamientos. A: H+ (presencia de herbívoros). B: H- (exclusión de herbívoros). C: PC (control de procedimiento).

Para medir la temperatura ambiental utilicé termómetros HOB0 Pendant® data logger. Estos termómetros se fijaron a la pared y registraron la temperatura cada 10 minutos.

El estudio se realizó durante once meses, empezando en febrero del 2014 hasta enero del 2015. En la primera fase se adecuaron los cuadrantes sobre el sustrato natural, para lo cual, antes de colocar los tratamientos se lijaron las paredes verticales con el empleo de un cepillo de cobre, activado por un taladro. Esto permitió limpiar el sustrato primario (sustrato desnudo) de organismos bénticos para comenzar el experimento desde cero. Realicé monitoreos mensuales para dar mantenimiento a los cuadrantes y tomar fotografías de los tratamientos para identificar las algas a nivel de grupo funcional.

4.4 Análisis de datos

Para determinar la abundancia de cada grupo funcional presente en los tratamientos coloqué una cuadrícula sobre la fotografía digital que se tomó en el campo y en base a esto se procedió a calcular el porcentaje de cobertura de substrato primario y de los grupos funcionales de algas. A partir de estos datos obtuve la diversidad mediante el programa PRIMER 6 versión 6.1.5 (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research 2006).

Para determinar si las diferencias en el porcentaje de cobertura de grupos funcionales de organismos sésiles y los índices de diversidad entre tratamientos y latitudes fueron significativas utilicé un análisis de varianza de medidas repetitivas con la latitud y el nivel de herbivoría como factores fijos y el porcentaje de cobertura de los diferentes grupos funcionales y la diversidad como variables dependientes. Al no cumplir con los requerimientos de esfericidad apliqué la corrección de Greenhouse-Geisser. Para el análisis de medidas repetitivas utilicé el programa SPSS versión 21. Para proyectar las diferencias en la estructura de la comunidad se realizó un análisis de semejanzas, mediante esta matriz se elaboró un árbol de similitud, agrupando a los tratamientos de acuerdo a la similitud en la composición de especies. Finalmente, la similitud entre comunidades fue proyectada usando un análisis multidimensional no métrico o nMDS. Posteriormente se utilizó la rutina SIMPER, de PRIMER, para identificar a las especies que contribuyeron a la similitud o diferencia entre sitios de diferente latitud y entre los tratamientos para manipular el acceso a los herbívoros. El análisis multivariado se realizó con el PRIMER 6 (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research).

5. RESULTADOS

Las diferencias de temperatura entre Estero del Plátano, al norte y La Playita, al sur son claras, particularmente durante la época fría (Fig 3). El norte por lo general fue más caliente, con una temperatura promedio de 25.4 ± 0.14 °C. Al sur, la temperatura promedio fue de 22.8 ± 0.1 °C y la temperatura más fría se registró durante el mes de agosto con una media de 19.6

°C. Al norte, el pico más alto se registró en el mes de marzo (29.6 °C). A partir del mes de mayo las diferencias son más marcadas, por un lado, al sur la temperatura desciende hasta el mes de agosto, posteriormente, la temperatura se incrementa de forma gradual, sin embargo no sobrepasa los 24.0°C; al sur, por el contrario, al norte la temperatura se mantiene por sobre los 24.0°C.

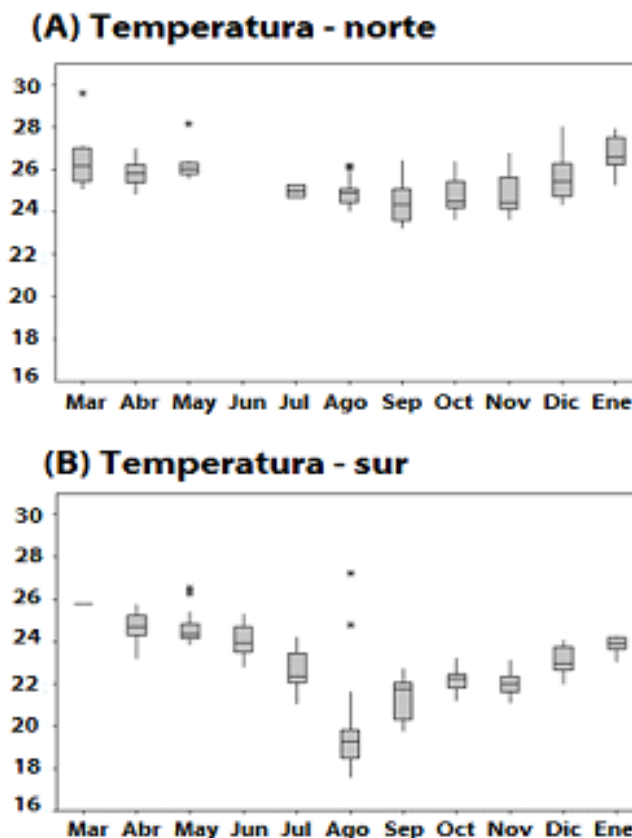


Figura 4. Diagrama de cajas de la temperatura mensual (medias) registradas desde marzo del 2014, hasta enero del 2015 por medio de sensores de temperatura (Hobbo). (A): Estero del Plátano, provincia de Esmeraldas, en el norte. (B): La Playita, Parque Nacional Machalilla, en el sur.

5.1 Estructura de la comunidad al inicio del experimento

Al inicio del experimento las comunidades estuvieron dominadas por substrato primario, invertebrados sésiles, algas incrustantes y algas filamentosas rojas, cafés y verdes.

Estos grupos funcionales de algas formaron parches sobre los cuales se asentaron invertebrados móviles como litorinas, lapas, chitones y caracoles depredadores.

5.2 Variación temporal en la estructura de la comunidad

Substrato primario: La cobertura del substrato primario, es decir, desprovisto de algas, fue del 100% al inicio del experimento. Posteriormente, existió una interacción significativa entre el porcentaje de cobertura de substrato primario y la latitud (RM-ANOVA $p < 0.0001$). Al norte hubo un descenso gradual en la cobertura de substrato primario en los tratamientos H+ y PC, llegando el hasta el 60% de cobertura aproximadamente. En H- el descenso en la abundancia de substrato primario se dio a partir del mes de junio, con una cobertura del 90.0% aproximadamente al final del experimento. Al sur, hubo un descenso gradual en la cobertura de substrato primario en los tratamientos H+ y PC llegando a una cobertura aproximada del 50%. En cambio, en el tratamiento H- no se registró una variación importante hasta el mes de junio, donde la cobertura de substrato primario estuvo alrededor del 80% (Fig. 5A).

Algas incrustantes La abundancia de este grupo funcional aumentó a lo largo del tiempo al norte, mientras que al sur la abundancia de algas incrustantes descendió a partir del mes de junio, se encontró una diferencia significativa entre latitudes, mas no entre tratamientos (RM-ANOVA $p = 0.020$, Apéndice 1). El porcentaje de cobertura de algas incrustantes fue menor en H- tanto al norte como al sur. Al norte, en los tratamientos H+ y PC las algas incrustantes se incrementaron de manera gradual, alcanzando una cobertura del ~15.0% al final del experimento. Mientras que en el tratamiento de H- no se registró la presencia de algas incrustantes. Al sur, H- registró una cobertura máxima del 15.0% durante el mes de septiembre. Este patrón fue similar en los otros dos tratamientos, pero el incremento en este caso fue más gradual (Fig. 5B).

Algas filamentosas La abundancia de algas filamentosas, al igual que las algas incrustantes, varió a lo largo del tiempo, al norte la tendencia fue el incremento de algas filamentosas hasta el final del experimento, mientras que al sur, al final del experimento la

tendencia fue el descenso en la abundancia de estas algas, la interacción entre el tiempo y la latitud fue significativa ($p < 0.0001$). La abundancia de algas filamentosas se incrementó ligeramente al principio del experimento tanto al norte como al sur, sin embargo, este incremento y posterior variación solo se observó en H+ y PC. Al norte las algas filamentosas se incrementaron y disminuyeron en H+ de manera consecutiva entre los muestreos, mientras que PC y H- tuvieron un patrón similar, con un ligero incremento al principio y un incremento más importante al final del experimento. Al sur el incremento de la cobertura de algas filamentosas en los tratamientos H+ y PC se dio a partir del mes de mayo, alcanzando una cobertura del 25.0% aproximadamente al final del experimento. Mientras que en H- no se registró la presencia de algas filamentosas (Fig. 5C)

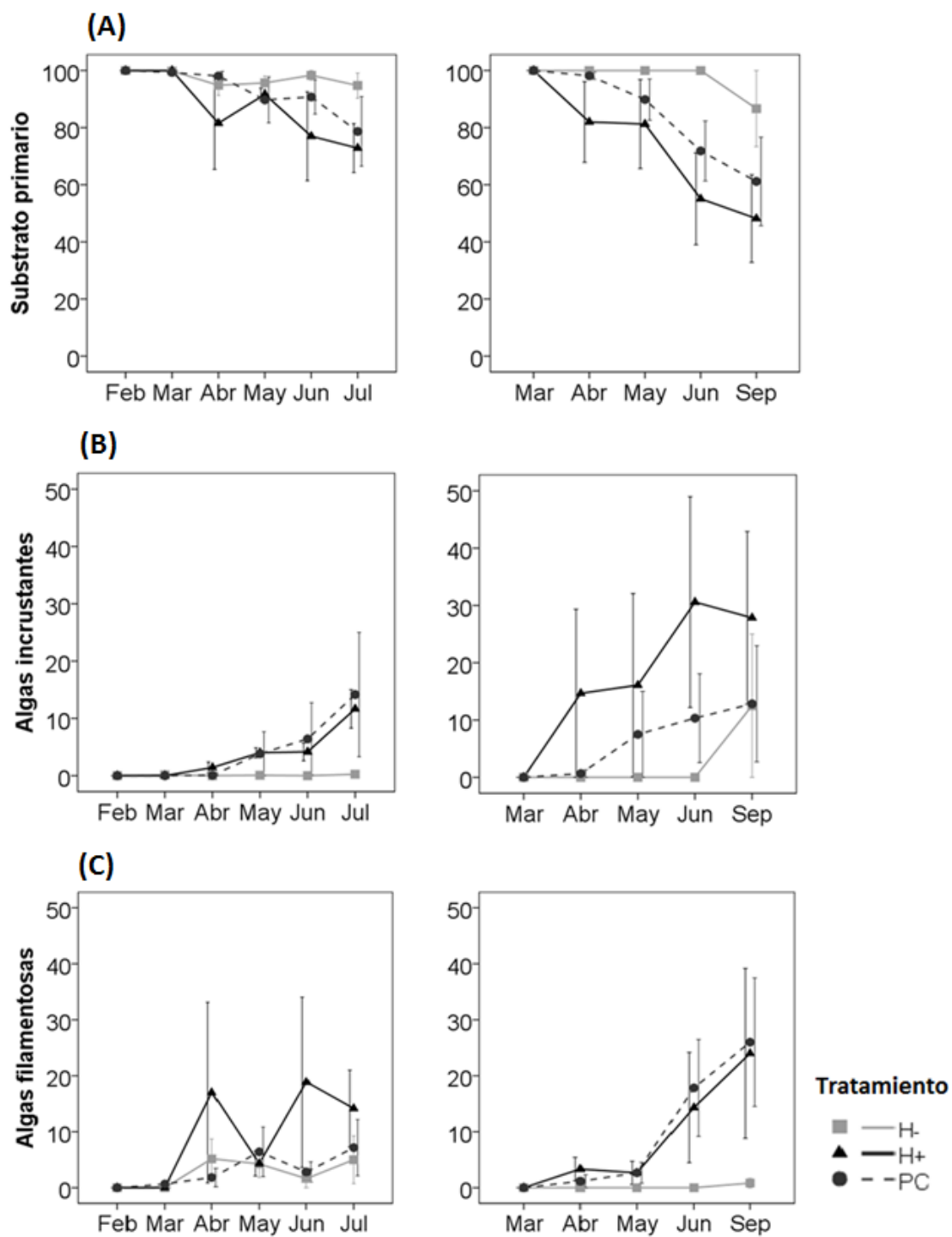


Figura 5. Porcentaje de cobertura del sustrato primario y grupos funcionales de algas en base a los 3 tratamientos utilizados para manipular la presencia de herbívoros. (A): Substrato primario (B): Algas incrustantes. (C): Algas filamentosas.

5.3 Patrones de diversidad a lo largo del tiempo

Riqueza de especies (*S*). La riqueza de especies varió en respuesta a la interacción entre el tiempo, el tratamiento y la latitud (RM-ANOVA $p=0.016$). La riqueza de especies se incrementó a lo largo del tiempo al norte, sin embargo al sur, al final del experimento, la riqueza de especies fue menor. Al norte, la diversidad se incrementó de manera gradual en todos los tratamientos. La diversidad alcanzó su punto más alto en los tratamientos H+. Los otros dos tratamientos presentaron un patrón similar, la media ($3.3 \pm 0,3$) fue menor para los tratamientos sin herbívoros H-. Al sur y de manera consistente, a lo largo del tiempo, el número de especies fue mayor en los tratamientos H+ y PC, mientras que en el tratamiento H- la comunidad estuvo dominada por una sola especie.

Diversidad de especies (Índice de Shannon) La diversidad de especies fluctuó en respuesta a la latitud, el tratamiento y el tiempo (interacción significativa RM-ANOVA $p = 0.042$) de una manera similar a la riqueza de especies. La diversidad se incrementó a lo largo del tiempo y esta tendencia continuó en la costa norte, a diferencia del sur, donde al final del experimento la diversidad tendió a disminuir. Sin embargo, las diferencias entre tratamientos fueron significativas al norte, esta diferencia fue evidente durante los 4 últimos muestreos. Así en H+ y PC la diversidad fue $1,5 \pm 0,2$ y $1,5 \pm 0,1$ respectivamente.

Índice de equidad de Pielou (*j*) De manera similar al índice de Shannon, la equidad de especies fluctuó en respuesta a la latitud, el tratamiento y el tiempo (interacción significativa RM-ANOVA $p = 0.048$). La equidad de especie se incrementó a lo largo del tiempo tanto al norte como al sur en la mayoría de los tratamientos. Al igual que para los otros índices, al norte, la diversidad se incrementó de manera gradual en los tratamientos H+ y PC, mientras que en ausencia de herbívoros la equidad fluctuó intermitentemente, alcanzando una diversidad menor a la de los otros dos tratamientos. Al sur, se vio un patrón similar al de los otros índices, la menor equidad fue observada en los tratamientos sin herbívoros, mientras que la equidad se incrementó en los otros tratamientos de forma gradual, aquí H+ siguió incrementando hasta el final del experimento, mientras que en PC la equidad se estabilizó en junio.

Índice de Hill (NI). De manera similar al Índice de Shannon, la diversidad aumentó a lo largo del tiempo tanto al norte como al sur en todos los tratamientos. NI fluctuó en respuesta al tiempo y la latitud (RM-ANOVA interacción significativa $p < 0,0001$), mientras que la herbivoría no fue un factor influyente para la diversidad. Tanto al norte como al sur, la diversidad se incrementó drásticamente al principio. A partir de mayo del 2014 la diversidad se estabilizó al norte, posteriormente se incrementó para los tres tratamientos hasta el final del experimento. Al sur, por el contrario, los tratamientos H- permanecieron estables desde el mes de abril hasta junio, a partir de aquí se incrementó la diversidad hasta el final del experimento. Los otros dos tratamientos H+ y PC tuvieron un incremento gradual de la diversidad hasta el final del experimento.

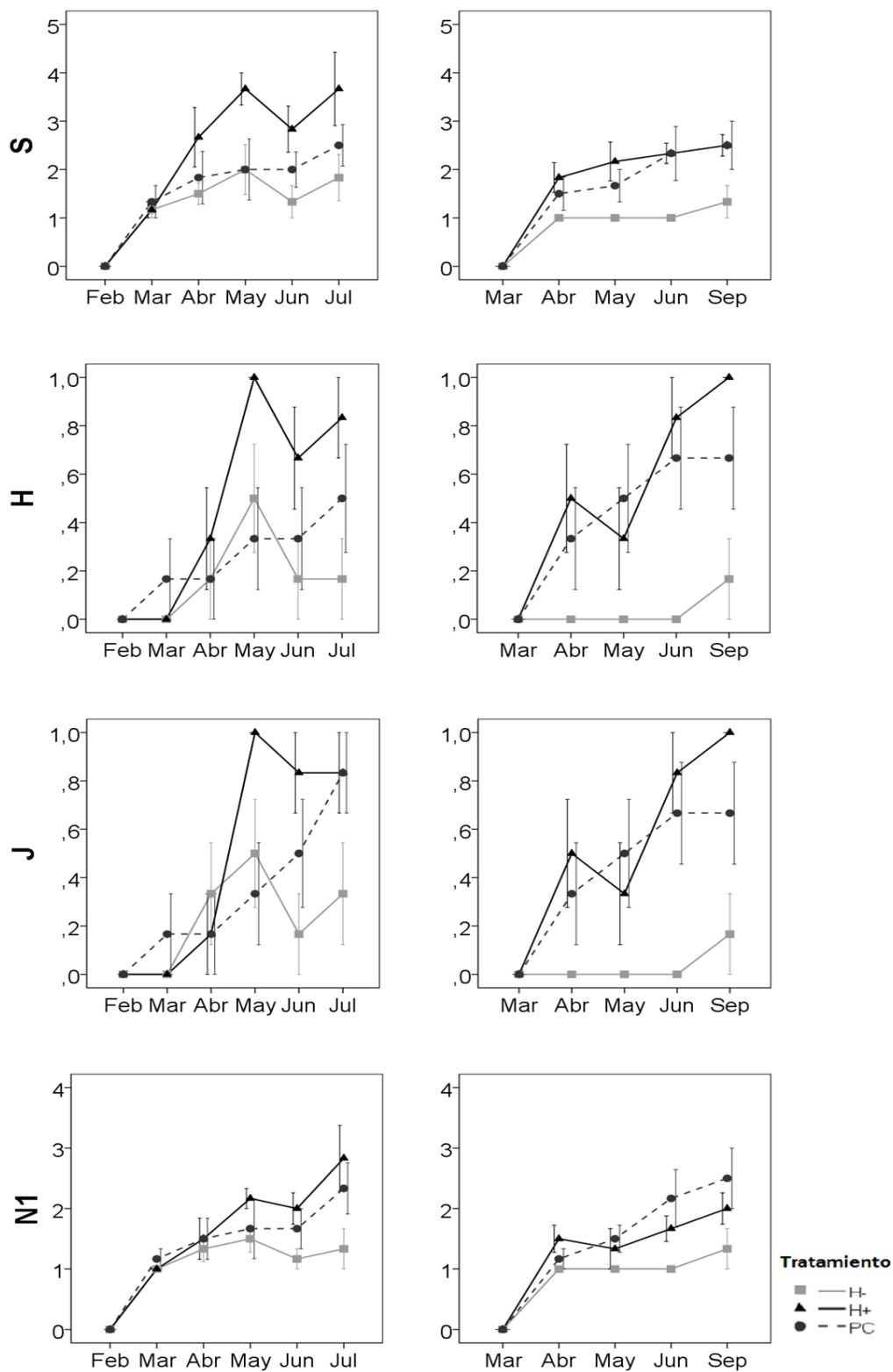


Figura 6. Diversidad de especies en 3 tratamientos distintos para manipular la presencia de herbívoros. El estudio se realizó desde marzo del 2014, hasta enero del 2015. (A): Riqueza de especies (S). (B): Índice de diversidad de Shannon (H). (C): Índice de equidad de Pielou (J). (D): Índice de Hill (N1).

5.4 Análisis Multivariados.

En los análisis de agrupamiento jerárquico y nMDS, los datos se agruparon según la latitud y el tratamiento, se encontró una similitud mayor al 80% entre H+ y PC, tanto al norte como al sur, esto se dio a partir del mes de abril del 2014 hasta enero del 2015. Por otro lado, al sur, los tratamientos H- tuvieron una similitud del 100% en la mayoría de los meses exceptuando el mes de septiembre del 2014, donde H- tuvo una semejanza mayor al 90% con PC. De igual manera, hubo otras excepciones, principalmente al norte, entre los meses de mayo a junio del 2014, donde se agruparon H- y PC con una semejanza mayor al 80% (Fig 6 y Fig 7).

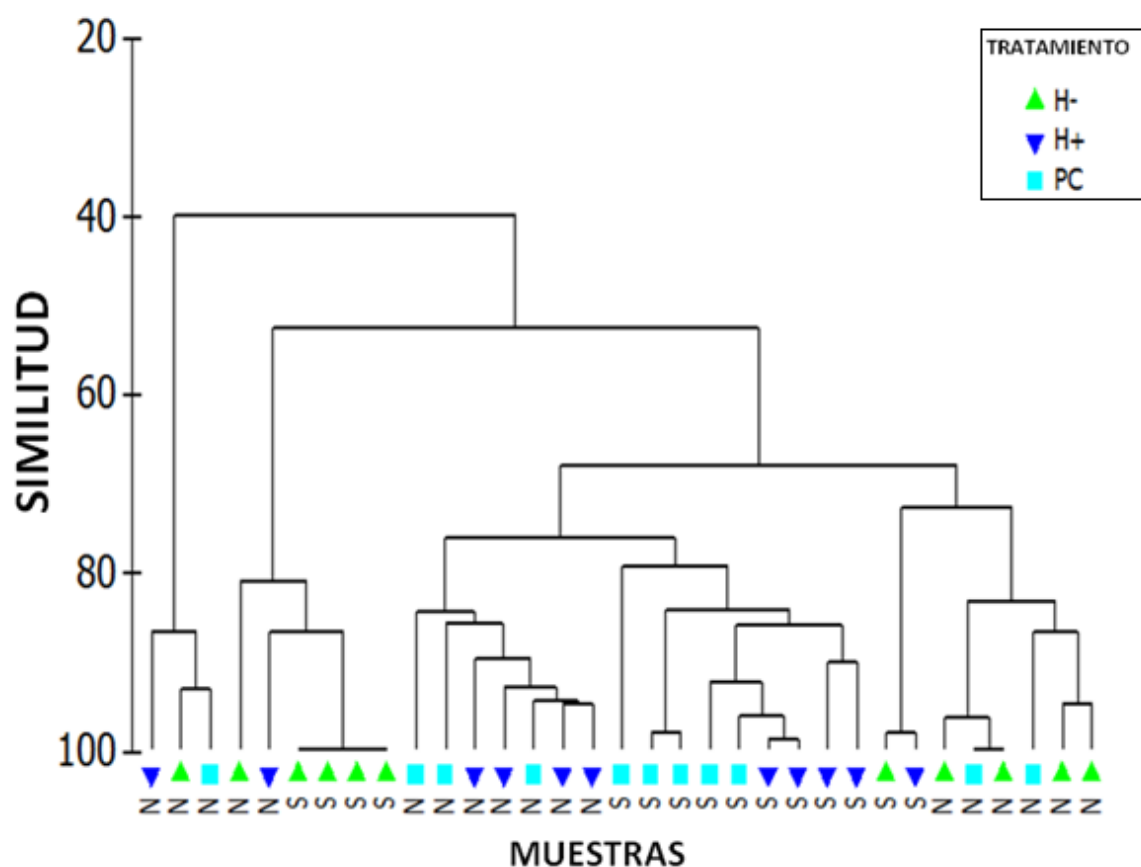


Figura 7. Análisis de agrupamiento jerárquico entre tratamiento y latitud. H-: excluye herbívoros. H+: con herbivoría. PC: control de procedimiento. N: norte. S: sur.

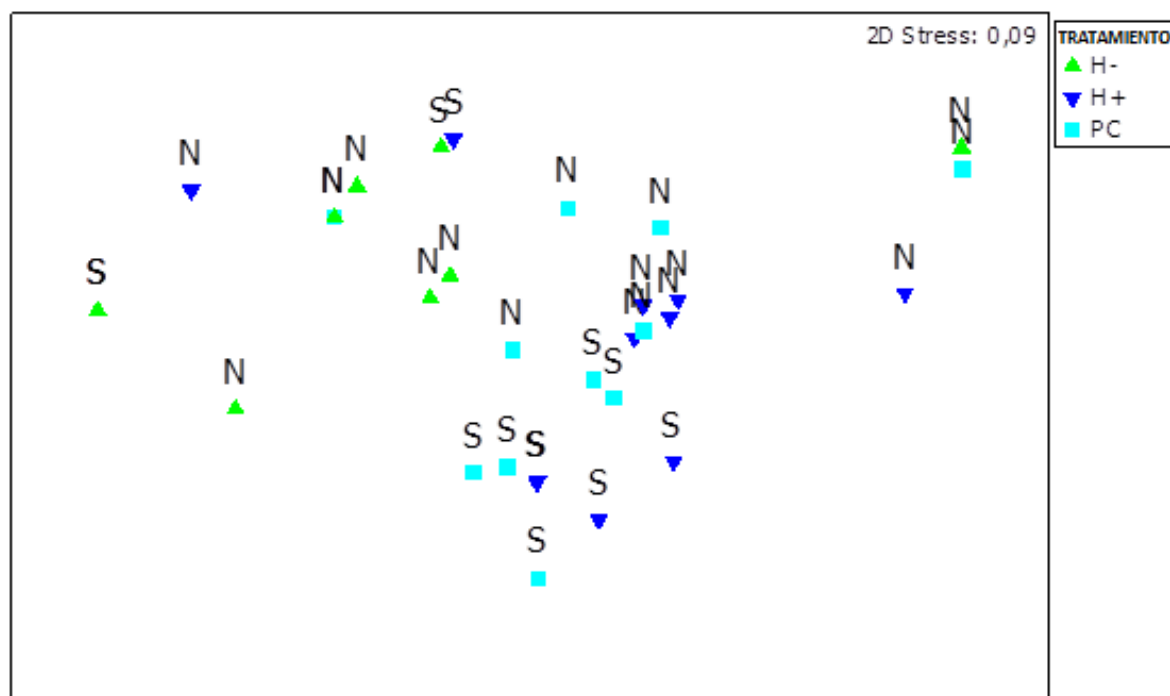


Figura 8. Análisis multidimensional no métrico (nMDS) entre tratamiento y latitud.

En aquellos tratamientos donde se excluyen herbívoros, tanto al norte como al sur, predominó el sustrato primario con una contribución del 74.0% a la discriminación de este grupo, mientras que cuando hubo presencia de herbívoros (H+) se registró una distribución más equitativa de las distintas especies de algas, predominando el sustrato primario con una contribución del 33.1%, seguido de las algas incrustantes cafés con el 21.7%. De igual manera, en el control de procedimiento, se observa una distribución más equitativa de los grupos funcionales; al igual que en los otros tratamientos, dominó el sustrato primario con una contribución del 33.0%, seguido de las algas filamentosas verdes, las cuales contribuyeron con el 17.8% (Tabla 1A).

Entre H- y los otros dos tratamientos (H+ y PC) hubo una diferencia del ~41.0% en la estructura de la comunidad, mientras que la diferencia fue menor cuando se comparó H+ y PC (23.7%). Entre todos los tratamientos hubo una distribución equitativa a través de todos los grupos funcionales, sin embargo, entre H- & H+ y H- & PC predominaron las algas filamentosas rojas y cafés incrustantes con una contribución de 45.3% y 45.04% respectivamente. Mientras que en H+ & PC predominaron algas filamentosas verdes y coralina incrustante con una contribución del 18.2% y 17.4% respectivamente (Tabla 1B).

Tabla 1-A. Porcentaje de similitud en la estructura de la comunidad de la zona intermareal alta (SIMPER) entre tratamientos para manipular la presencia de herbívoros al norte y al sur de la costa del Ecuador.

- Herbívoros (Promedio de similitud = 71.9)					
Especies	Prom.Abund	Prom.Sim	Sim/SD	Contrib%	Acum.%
Substrato Primario	1.0	53.2	1.6	74.0	74.0
Filamentosas Cafés	0.3	8.3	0.8	11.5	85.6
Filamentosas Verdes	0.3	8.2	0.8	11.4	96.9
+ Herbívoros (Promedio de similitud = 73.9)					
Especies					
Substrato Primario	0.9	24.5	1.8	33.1	33.1
Incrustantes Cafés	0.7	16.1	1.7	21.7	54.8
Filamentosas Verdes	0.5	10.0	1.3	13.6	68.4
Filamentosas Rojas	0.5	9.7	1.2	13.1	81.5
Filamentosas Cafés	0.4	7.7	1.2	10.4	91.9
Control de Procedimiento (Promedio de similitud = 74.0)					
Especies					
Substrato Primario	0.9	24.5	1.8	33.0	33.0
Filamentosas Verdes	0.5	13.2	1.9	17.8	50.8
Inrustantes Cafés	0.5	11.1	1.3	15.0	65.8
Filamentosas Rojas	0.5	11.0	1.3	14.9	80.7
Filamentosas Cafés	0.4	10.3	1.3	14.0	94.6

Tabla 1-B. Porcentaje de Diferencia en la estructura de la comunidad de la zona intermareal alta (SIMPER) entre tratamientos para manipular la presencia de herbívoros al norte y al sur de la costa del Ecuador.

Grupos H- & H+ (Promedio de diferencia = 41.8)						
	Prom.Abund	Prom.Abund	Prom.Dif	Dif/SD	Contrib%	Acum.%
Especies	Grupo H-	Grupo H+				
Incrustantes Cafés	0,2	0.7	10.1	1.3	24.1	24.1
Filamentosas Rojas	0.0	0.5	8.9	1.7	21.2	45.3
Filamentosas Verdes	0.2	0.5	7.8	1.2	18.7	64.0
Incrustante Coralina	0.2	0.4	6.3	1.0	15.0	79.0
Filamentosas Cafés	0.3	0.4	4.5	0.9	10.8	89.8
Substrato Primario	1.0	0.9	4.3	0.7	10.2	100.0
Grupos H- & PC (Promedio de diferencia = 41.2)						
Especies	Grupo H-	Grupo PC				
Filamentosos Rojos	0.0	0.5	9.6	1.8	23.3	23.3
Incrustantes Cafés	0.2	0.5	9.0	1.5	21.8	45.0
Filamentosas Verdes	0.3	0.5	8.2	1.4	20.0	65.0
Substrato Primario	1.0	0.9	5.0	0.7	12.0	77.0
Incrustante Coralina	0.1	0.3	4.9	0.8	12.0	89.0
Filamentosas Cafés	0.3	0.4	4.5	0.9	11.0	100.0
Grupos H+ & PC (Promedio de diferenciay = 23.7)						
Especies	Grupo H+	Grupo PC				
Filamentosas Verdes	0.5	0.5	4.3	1.1	18.2	18.2
Incrustante Coralina	0.4	0.3	4.1	0.8	17.4	35.5
Filamentosas Rojas	0.5	0.5	4.1	0.9	17.3	52.8
Incrustante Cafés	0.7	0.5	4.1	1.0	17.1	69.9
Substrato Primario	0.9	0.9	3.7	0.6	15.8	85.6
Filamentosas Cafés	0.4	0.4	3.4	0.9	14.4	100.0

Tanto al norte como al sur, predominó el substrato primario. La distribución de especies fue más equitativa al norte donde predominaron el sustrato primario y las algas filamentosas cafés, contribuyendo con el 36.8% y 21.2% a la discriminación de este grupo, respectivamente. Mientras que al sur hubo una mayor dominancia del substrato primario (58.4%) (Tabla 2A). Por otro lado, la diferencia en la estructura de la comunidad entre el norte y el sur de la costa del Ecuador fue del 35.7%, con una distribución equitativa de los grupos

funcionales donde predominaron algas filamentosas cafés y algas filamentosas verdes, contribuyendo con el 24.3% y 19.4 respectivamente (Tabla 2B).

Tabla 2- A. Porcentaje de Semejanza en la estructura de la comunidad de la zona intermareal alta (SIMPER) entre el norte y el sur de la costa del Ecuador tomando en cuenta a todos los tratamientos para manipular la presencia de herbívoros.

Norte (Promedio de similitud = 67.3)					
Especies	Prom.Abund	Prom.Sim	Sim/SD	Contrib%	Acum.%
Substrato Primario	0.9	24.8	1.3	36.8	36.8
Filamentosas Cafés	0.6	14.3	2.3	21.2	58.0
Filamentosas Verdes	0.5	11.2	1.3	16.7	74.7
Incrustantes Cafés	0.4	6.4	0.8	9.6	84.2
Incrustante Coralina	0.4	5.5	0.7	8.2	92.4
Sur (Promedio de similitud = 82.1)					
Especies					
Substrato Primario	1.0	48.0	1.7	58.4	58.4
Incrustantes Cafés	0.5	14.8	1.3	18.0	76.4
Filamentosas Rojas	0.4	9.6	1.0	11.7	88.1
Filamentosas Verdes	0.4	9.3	1.0	11.3	99.4

Tabla 2- B. Porcentaje de diferencia en la estructura de la comunidad de la zona intermareal alta (SIMPER) entre el norte y el sur de la costa del Ecuador tomando en cuenta todos los tratamientos para manipular la presencia de herbívoros.

Norte & Sur (Promedio de diferencia = 35.6)						
	Prom.Abund	Prom.Abund	Prom.Dif	Dif/SD	Contrib%	Acum.%
Especies	Norte	Sur				
Filamentosas Cafés	0.6	0.2	8.6	1.5	24.3	24.3
Filamentosas Verdes	0.5	0.4	6.9	1.1	19.4	43.7
Incrustante Coralina	0.4	0.0	6.2	0.9	17.4	61.0
Incrustantes Cafés	0.4	0.5	6.2	1.0	17.3	78.3
Substrato Primario	0.9	1.0	4.2	0.6	11.9	90.2

6. DISCUSIÓN

En el análisis univariado, de manera general, se concluye que la herbivoría no fue un factor influyente en la estructuración de las comunidades. Sin embargo, la latitud si lo fue en todos los casos. Las hipótesis planteadas con respecto a la latitud y publicadas en la literatura, son las siguientes:

1. Se esperaba que el substrato primario tenga un mayor porcentaje de cobertura al norte. Los resultados obtenidos muestran que esta predicción si se cumple, esto se debe a que al sur de la costa del Ecuador los niveles de nutrientes son más altos, esto se traduce en una mayor cantidad de biomasa y tasas de crecimiento más altas en las algas marinas (Lamb et al en prep., Proulux y Mazumder 1998).
2. Según la literatura (Lamb et al en prep, Vinueza et al 2014), en áreas donde existe una menor concentración de nutrientes, se espera que el sistema este dominado por algas incrustantes, mientras que en sistemas más productivos y ricos en nutrientes se espera que predominen las algas filamentosas. Sin embargo, este estudio demostró lo contrario, en el sur predominaron las algas incrustantes, mientras que en el norte lo hicieron las algas filamentosas. Esto se puede deber a que en el sur hay menos estrés ambiental, por lo cual los herbívoros ejercieron mayor presión sobre el consumo de algas filamentosas, dejando espacio libre para el asentamiento de algas incrustantes (Cubit 1984, Proulux y Mazumder 1998).

En lugares fríos y ricos en nutrientes, como en la costa de Oregon, Sud Africa, Nueva Zelanda y Chile (Menge 1992, Menge etl al. 1997, Menge 2000, Bustamante el al. 1995, Menge et al 1999, Broitman et al 2001), la diversidad de algas suele ser más alta que en zonas subtropicales o tropicales como Galápagos y Panamá (Menge et al, 1986b). Sin embargo, en este estudio de demostró que al norte la diversidad fue más alta. Tal vez al sur, al ser un ecosistema más rico en nutrientes, un solo tipo de alga tiende a monopolizar el sistema y la herbivoría es la que incrementa la diversidad. Sin embargo, en la zona intermareal alta el

efecto de los herbívoros suele ser débil y la duración de mi estudio fue de un año, un tiempo corto, comparado con otros estudios (Proulux y Mazumder 1998).

Sin embargo, el análisis multivariado identificó a la latitud y a la herbivoría como factores determinantes en la estructuración de la comunidad de la zona intermareal alta. Esto se debe a que en el análisis multivariado se tomó en cuenta todos los grupos funcionales de organismos sésiles.

De manera general, se concluye que los factores físicos siguen siendo más importantes que los factores biológicos en la estructura de comunidades de la intermareal alta, como lo han demostrado algunos estudios, por ejemplo Cubit y Lubchenco (1980), Menge y Sutherland (1987), Hidalgo et al (2008), entre otros. Sin embargo, no hay que dejar de lado a los factores biológicos, en este caso la herbivoría, ya que como lo demuestra este estudio, confirmando la hipótesis anteriormente planteada, los herbívoros tienen un papel importante en la zona intermareal alta cuando el estrés ambiental baja, el estudio realizado por Cubit (1984) obtuvo resultados similares, sin embargo este estudio se lo realizó en zonas templadas, donde el estrés ambiental es mucho menor que en los trópicos, Cubit sugiere que la herbivoría es uno de los factores importantes en el control de la mortalidad y abundancia de algas en la zona intermareal alta.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Barry, J., et al. (1995). Climate-related, long-term faunal changes in a California rocky intertidal community. *Science, New Series*, Vol. 267, No. 5198, pp. 672-675.
- Bazterrica, M., et al. (2007). Limpet grazing on a physically stressful Patagonia rocky shore. *Journal of experimental marine biology and ecology*: Article in press.
- Benedetti-Cecchi, L. (2001). Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. *Mar Ecol Prog Ser*, Vol. 215:79-92.
- Benson, K. (2002). The study of vertical zonation on rocky intertidal shores-A historical perspective. *Integ. and Comp. Biol.*, 42:776-779.
- Bertness, M., et al. (2006). The community structure of westerns Atlantic Patagonian rocky shores. *Ecological Monographs*, Vol. 76, No. 3, pp. 439-460.
- Bertness, M., et al. (1999). Testing the relative contribution of positive and negative interactions communities. *Ecology*, Vol. 80, No. 8, pp. 2711-2726.
- Bertness, M., et al. (1981). Predation pressure and gastropod foraging: A tropical-temperate comparison. *Evolution*, Vol. 35, No.5. pp. 995-1007.
- Blanchette, C., et al. (2008). Biogeographical patterns of rocky intertidal communities along the pacific coast of North America. *Journal of Biogeography*, Vol. 35, No. 9, pp. 1593-1607.
- Blight, A., et al. (2009). Intertidal molluscan and algal species richness around the UK coast. *Mar Ecol Prog Ser*, Vol. 396:235-243.
- Blois, J., et al. (2013). Climate change and the past, present, and future of biotic interactions. *Science* 341, 499.
- Bracken, M. (2004). Invertebrate mediated nutrient loading increases growth of an intertidal macroalga. *J. Phycol.* 40, 1032–1041.
- Broitman, B., et al. (2001). Geographic variation of southeastern Pacific intertidal communities. *Mar Ecol Prog Ser*, Vol. 224: 21-34.
- Bruno, J., et al. (2003). Inclusion on facilitation into ecological theory. *TRENDS in Ecology and Evolution*, Vol. 18, No. 3, pp. 119-125.
- Bulleri, F., et al. (2012). Context-dependency in the effects of nutrient loading and consumer on the availability of space in marine rocky environments. *PLoS ONE*, Vol. 7, e33825.

- Bustamante, R., et al. (1995). Gradients of intertidal primary productivity around the coastal of South Africa and their relationships with consumer biomass. *Oecologia* 102: 189-201.
- Bustamante, R. & Branch, G. (1996). Large scale patterns and trophic structure of southern African rocky shores: the roles of geographic variation and wave exposure. *Journal of Biogeography*, Vol. 23, No. 3, pp. 339-351.
- Cardinale, B., et al (2006). Geographic patterns of diversity in streams are predicted by a multivariate model of disturbance and productivity. *Journal of Ecology* 94, 609-618.
- Cebrian, J., et al. (2009). Producer nutritional quality controls ecosystem trophic structure. *PLoS ONE* 4(3): e4929.
- Chase, J., et al. (2006). The interaction between predation and competition a review and synthesis. *Ecology Letters*, 5: 302- 315.
- Coates, M. (1998). A comparison of intertidal assemblages on exposed and sheltered tropical and temperate rocky shores. *Global Ecology and Biogeography Letters*, Vol. 7, No. 2, pp. 115 – 124.
- Connell, J. (1972). Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, Vol. 3, pp. 169-192.
- Connell, J. (1961). The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, Vol. 42, No. 4, pp. 710-723.
- Cox, T., et al. (2013). Spatial and temporal variation in rocky intertidal communities along the main Hawaiian Islands. *Pacific Science*, vol. 67, no.1:23-45.
- Crowe, T. et al. (2011). Interactive effects of losing key grazers and ecosystem engineers vary with environmental context. *Mar Ecol Prog Ser* 430:223-234.
- Cubit, J. (1984). Herbivory and the Seasonal Abundance of Algae on a High Intertidal Rocky Shore. *Ecology*, Vol. 65, No. 6 pp. 1904-1917.
- Dahlhoff, E., et al. (2002). Physiological community ecology: variation in metabolic activity of ecologically important rocky intertidal invertebrates along environmental gradients. *Integ. and Comp. Biol.*, 42:862-871.
- Dayton, P. (1971). Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, Vol. 41, No. 4, pp. 351-389.

- Dong, Y. (2011) Physiological Responses in a Variable Environment: Relationships between Metabolism, Hsp and Thermotolerance in an Intertidal-Subtidal Species. *PLoS ONE* 6(10): e26446.
- Dunmore, R. & Schiel, D. (2003). Demography, competitive and grazing effects of the prosobranch limpet *Cellana omata* in southern New Zealand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 288, pp. 17-38.
- Farrel, T. Models and mechanisms of succession: an example from a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, Vol 61, No. 1, pp. 95-113.
- Gedan, K., et al. (2012). Substrate size mediates thermal stress in the rocky intertidal. *Ecology*, Vol. 92, No. 3, pp. 576-582.
- Grover, J. (2002). Stoichiometry, herbivory and competition for nutrients: simple models based on planktonic ecosystems. *J Theor Biol* 599-618.
- Gruner, D., et al. (2008). A cross-system synthesis of consumer and nutrients resource control on producer biomass. *Ecology Letters*, Vol. 11, pp. 740-755.
- Guerry, A., et al. (2009). Effects of consumers and enrichment on abundance and diversity of benthic algae in a rocky intertidal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 369, No. 2, pp. 155-164.
- Guerry, A. (2008). Interactive effects of grazing and enrichment on diversity; conceptual implications of a rocky intertidal experiment. *Oikos*, 117:1185-1196.
- Harley, C. (2011). Climate change, key stone predation, and biodiversity loss. *Science*, Vol. 334, pp. 1124-1127.
- Harley, C. (2002). Light availability indirectly limits herbivore growth and abundance in a high rocky intertidal community during the winter. *Limnology and Oceanography*, Vol. 47, No. 4, pp. 1217-1222.
- Harley, C., et al. (2012) Effects of climate change in global seaweeds communities. *J. Phycol.* 48, 1064-1078.
- Harley, C., et al (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9: 228-241.
- Hawkins, S. & Hartnoll, R. (1983). Changes in a rocky shore community: an evaluation of monitoring. *Marine Environmental Research*, Vol. 9, pp. 131-181.

- Helmuth, B. (2002). How do we measure the environment? Linking thermal physiology and ecology through biophysics. *Integ. And Comp. Biol.*, 42:837-845.
- Hidalgo, F., et al. (2008). Grazing effect of the periwinkle *Echinolittorina peruviana* at a central Peruvian high rocky intertidal. *Helgol Mar Res* 62: S73-S83.
- Hidalgo, F., et al. (2007). Predation on the Rocky Shores of Patagonia, Argentina. *Estuaries and Coasts* 30: 886-894.
- Hillebrand, H. (2003). Opposing effects of grazing and nutrients on diversity. *Oikos* 100: 592-600.
- Hillebrand, H., et al. (2009). Consumer diversity indirectly changes prey nutrient content. *Mar Ecol Prog Ser* 380:33-41.
- Hillebrand, H., et al. (2009). Herbivore metabolism and stoichiometry each constrain herbivory at different organizational scales across ecosystems. *Ecology Letters* 12:1-12.
- Hoegh-Guldberg, O. & Bruno, J. (2010). The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science*, Vol. 328, No. 5985, pp. 1523-1528.
- Huston, M. (2014). Disturbance, productivity, and species diversity: empiricism vs. logic in ecological theory. *Ecology*, 95(9), pp. 2382-2396.
- Kraufvelin, P., et al. (2006). Nutrient addition to experimental rocky shore communities revisited: delayed responses, rapid recovery. *Ecosystems*, Vol. 9, No. 7, pp 1076-1093.
- Kondoh, M. (2001). Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268, 269-271.
- Kovalenko, K. (2012). Habitat Complexity: approaches and future directions. *Hydrobiology* 685:1-17.
- Lamb, R., et al. (2014). Local forces outweigh regional thermal regime in structuring tropical rocky intertidal communities. (En preparación)
- Lavin, M., et al. (2006). A review of eastern tropical Pacific oceanography: summary. *Progress in Oceanography*, 69: 391-398.
- Lively, C., et al. (1993). Intertidal community structure: space-time interactions in the northern gulf of California. *Ecology*, Vol. 74, No. 1, pp. 162, 173.
- Lubchenco, J. (1983). *Littornia* and *Fucus*: Effects of herbivores, substratum heterogeneity, and plant escapes during succession. *Ecology* 64:1116-1123.

- Lubchenco, J., et al. (1984). Structure, persistence, and role of consumers in a tropical rocky intertidal community (Taboguilla Island, Bay of Panama). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol* 78:23-73.
- Lubchenco, J. & Cubit, J. (1980). Heteromorphic life histories of certain marine algae as adaptations to variations in herbivory. *Ecology*, Vol. 61, No. 3, pp. 676-687.
- Lubchenco J. & Gains, S. (1981). A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. populations and communities. *AnN. Rev. Ecol. Syst.* 12:405-437.
- Lubchenco, J., & Menge, B. (1978). Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. *Ecological Monographs* 48:67-94.
- McKindsey, C. & Bourget, E. (2001). Diversity of a northern rocky intertidal community: the influence of body size and succession. *Ecology*, Vol. 82, No. 12, pp. 3462-3478.
- Menge, B. (2000). Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250, 257-289.
- Menge, B. (1992). Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores? *Ecology*, Vol. 73, No.3, 755-765.
- Menge, B., et al. (2003). Coastal oceanography sets the pace of rocky intertidal community dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 100, No. 21, pp. 12229-12234.
- Menge, B., et al. (1999). Top-down and bottom-up regulation of New Zealand rocky intertidal communities. *Ecological Monographs*, Vol. 69, No. 3, pp. 297-330.
- Menge, B., et al. (1997). Benthic-pelagic links and rocky intertidal communities: bottom-up effects on top down control? *Proc. Natl. Acad. Sci USA*, Vol. 94, pp. 14530-14535.
- Menge, B., et al. (1986b). Experimental separation on effects of consumers on sessile prey in the low zone of a rocky shore in the bay of Panama: direct and indirect consequences of food web complexity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 100: 225-269.
- Menge, B. & Branch, G. (2001). Rocky intertidal communities. *Marine Community Ecology*, pp:221-251.
- Menge B., & Lubchenco J. (1981). Community organization in temperate and tropical rocky intertidal habitats: Prey refuges in relation to consumer pressure gradients. *Ecological Monographs* 51:429-450
- Menge, B & Olson, A. (1990). Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Tree*, vol. 5, no. 2, pp. 52-57.

- Menge, B. & Sutherland, J. (1987). Community regulation: Variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist* 130: 730-757.
- Miller, L., et al. (2009). The role of temperature and desiccation stress in limiting the local-scale distribution of the owl limpet, *Lottia gigantea*. *Functional Ecology* 23, 756-767.
- Peacor, S. & Werner, E. (2001). The contribution of trait-mediated indirect effects to the net effects of a predator. *Proceedings of the National Academy of Science* 98(7): 3904- 3908.
- Pennington, J., et al. (2006). Primary production in the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography*, 69: 285- 317.
- Picebourde, S., et al. (2012). Temporal coincidence of environmental stress events modulates predation rates. *Ecology Letters*, 15: 680-688.
- Poore, A., et al. (2012). Global patterns in the impact of marine herbivores on benthic primary producers. *Ecology Letters* 15: 912- 922.
- Proulx, M. and Mazumder. (1998). Reversal of grazing impacts on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology*, Vol. 79, No. 8, pp. 2581-2592.
- Saba, V., et al. (2008). An oceanographic context for the foraging ecology of eastern Pacific leatherback turtles: Consequences of ENSO. *Deep-Sea Research I* 55, 646-660.
- Sagarin, R., et al. (1999). Climate-related change in an intertidal community over short and long time scales. *Ecological Monographs*, Vol. 69, No. 4, pp. 465-490.
- Sanford, E. (1999). Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature. *Science* : 283, No. 5410, pp. 2095-2097.
- Scavia, D., et al. (2002). Climate change impacts on U.S. coastal and marine ecosystems. *Estuaries* Vol. 25, No. 2, p. 149-164.
- Scheiner, S. y Gurevitch, J. (2001). Design and analysis of ecological experiments. *Oxford university press, Inc.* Second edition. Pp. 3- 157.
- Somero, G. (2002). Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: optima, limits, and costs of living. *Integ. And Comp. Biol.*, 42:780-789.
- Sommer, U. (1999). The impact of herbivore type and grazing pressure on benthic microalgal diversity. *Ecology Letters* 2:65-69.
- Steneck, R. and Dethier, M. (1994). A functional group approach to the structure of algae-dominated communities. *Oikos* 69:476-498.

- Sturb,P., et al. (2005). Coastal ocean circulation off western South America. *The Global Coastal Ocean- Regional Studies and Syntheses. Harvard University Press*, pp. 273-313.
- Svensson, J., et al. (2012). Disturbance-diversity models: what do they really predict and how are the tested. *Proc. R. Soc. B*, pp. 1-8
- Thompson, R., et al. (2004). Physical stress and biological control regulate the producer-consumer balance in intertidal biofilms. *Ecology*, Vol. 85, No. 5, pp. 1372- 1382.
- Titensor, D., et al. (2010). Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*, Vol. 466, pp. 1098-1101.
- Tomanek, L. and Helmuth, B. (2002). Physiological ecology of rocky intertidal organisms: A synergy of concepts. *Integ. and Comp. Biol.*, 42:771-775.
- Turner, T. (1983). Facilitation as a successional mechanism in a rocky intertidal community. *The American Naturalist*, Vol. 121, No. 5, pp. 729-738.
- Vinueza, L., et al. (2014). Oceanographic and climatic variation drive top-down/bottom-up coupling in the Galápagos intertidal meta-ecosystem. *Ecological Monographs*, 84(3), pp. 411-434.
- Vinueza, L., et al (2006). Top-down herbivory and bottom-up el niño effects on Galápagos rocky-shore communities. *Ecological Monographs*, 76(1), pp. 111-131.
- Warton, D. and Hui, F. (2011). The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology*, (92)1, pp. 3-11.