

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

**La importancia de los afloramientos para las macroalgas
en la Reserva Marina Galápagos**

Proyecto de Investigación

David Emanuel Fernández Garnica

Biología

Trabajo de titulación presentado como requisito
para la obtención del título de Licenciado en Biología

Quito, 10 de enero de 2019

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ
COLEGIO CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES

**HOJA DE CALIFICACIÓN
DE TRABAJO DE TITULACIÓN**

**La importancia de los afloramientos para las macroalgas, en la Reserva
Marina Galápagos.**

David Emanuel Fernández Garnica

Calificación:

Nombre del profesor, Título académico

Margarita Brandt, Ph.D.

Firma del profesor

Quito, 10 de enero de 2019.

Derechos de Autor

Por medio del presente documento certifico que he leído todas las Políticas y Manuales de la Universidad San Francisco de Quito USFQ, incluyendo la Política de Propiedad Intelectual USFQ, y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo quedan sujetos a lo dispuesto en esas Políticas.

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

Firma del estudiante: _____

Nombres y apellidos: David Emanuel Fernández Garnica

Código: 00125334

Cédula de Identidad: 1105702268

Lugar y fecha: Quito, 10 de enero de 2019.

DEDICATORIA

A mis padres.

Por su eterno sacrificio, infinito amor y apoyo incondicional, por criarme en un hogar lleno de amor por la ciencia e investigación, pero al mismo tiempo cultura y tradición.

Por estar junto a mí, aún en las etapas más oscuras que he vivido...

...siempre altivos, siempre alegres, siempre juntos.

Hoy puedo decir:

¡Lo Logramos!

¡Nuestro sueño se ha cumplido!

A mi sobrino José Andrés.

Ante todo me disculpo por el mundo que mi generación te va a dejar como herencia pero de todo corazón espero que esta investigación te incentive a conocer más acerca de la vida marina como lo hizo conmigo. El océano guarda muchos secretos, pero todo lo que hoy conocemos de la ciencia, empezó alguna vez sólo como una idea.

Te deseo un mundo libre de demonios y lleno de luz.

¡Encuentra la luz en la oscuridad!

A Paty y Stefy,

Estaba roto cuando me encontraron,

pero en ustedes encontré un hogar, una familia, y un camino.

Gracias por hacer soportable mi vida universitaria.

A veces Dios te manda amigos como disculpándose por algunos familiares, ustedes le dieron sentido a esa oración... ¡Las amo con mi vida!

A todo estudiante con discapacidad,

¡Sigue adelante!

No es momento de colgar los guantes, es momento de sacudirse las excusas y sobreponerse,
Si la vida te cambia el guion, corrígele los acentos.

Pelea, fracasar es no intentarlo. La vida es un reto permanente pero eso también la hace emocionante.

Ser rebelde, no son unos pantalones rotos, no es un piercing en la lengua, ser rebelde es levantarte cada mañana y empeñarte en conseguir tus sueños.

Si de verdad lo quieres, un día saldrás a la calle, y esos sueños estarán ahí fuera esperándote.

No te rindas nunca :)

AGRADECIMIENTOS

Con todo mi cariño, respeto y admiración a Ph.D. Margarita Brandt Sánchez,
Gracias por confiar y nunca darte por vencida conmigo.
Por contribuir en mi formación, no sólo en el ámbito académico sino como individuo.
A ti te debo todo lo que soy, todo lo que he aprendido y he mejorado.
Al igual que ti espero ser un excelente investigador y aportar a la ciencia tanto como sea posible, como tú lo has hecho.

A Ph.D. John Bruno,
En ti me identifiqué como científico y encontré no solo un profesor sino un amigo, gracias por compartir tu sabiduría y experiencias conmigo, aunque me falta mucho por aprender y hacer, el entusiasmo que transmites por hacer ciencia, ha guiado mi camino por un nuevo sendero de aventura y sed de conocimiento.
Gracias por impulsarme a ser un mejor científico.

A la Universidad San Francisco de Quito,
University of North Carolina at Chapel Hill y Galápagos Science Center.
Por brindarme la oportunidad de cumplir mis metas y formarme como científico.

Al Ministerio del Ambiente del Ecuador,
Consejo de Gobierno de Galápagos y Parque Nacional Galápagos,
Por todos los permisos y apoyo durante la investigación de la cual obtuve mis datos para esta tesis.

A todos mis profesores y miembros de la San Pancho,
Por toda la dedicación que ponen en que los estudiantes salgan de la USFQ, como los mejores.

A mi familia; Janeth, Marco, Denise, Daniela, José Andrés, José Luis y Marianela.
Por nunca dejarme solo, ni en los más ocurros momentos.

A Carolina Miño,
Por creer en mí desde el primer momento en que nos conocimos, por liderar el programa de servicios académicos para estudiantes con discapacidad.
Sin ti, no habría cumplido mis metas.

Al Capitán Francisco Mesías y Msc. Dina Flores,
Por apoyarme desde el principio en el viaje más grande de mi vida.

A la familia Rodríguez-Mendoza, familia Ramos-Rojas y Vásquez-Rodríguez
Por todo su apoyo durante mi proceso de elaboración de tesis.

Todos
Estamos
Rotos. Pero
Hasta La
Parte Más
Rota De Una
Crayola
Sigue
Pintando

...Y déjame decirte, que las mejores cosas se hacen con el alma hecha trocitos.

Toma tu dolor y... **¡Conviértelo en arte!**

RESUMEN

Los ecosistemas marinos se encuentran regulados por dos tipos de control, la fuerza ascendente o “bottom-up”, que sugiere que el tamaño de las poblaciones se regula desde un nivel inferior hasta el superior en la cadena trófica, por medio de factores abióticos (temperatura, afloramientos, etc.), y la fuerza descendente o “top-down”, donde los organismos consumidores son los que determinan la estructura de las poblaciones de niveles inferiores. En base a esto, para este estudio se tomó en consideración a las macroalgas como productores primarios y a la abundancia de erizos de mar (*Eucidaris galapagensis* y *Lytechinus semituberculatus*) como consumidores, el objetivo fue conocer cuál de las dos fuerzas es la que determina la estructura de las comunidades de macroalgas en la Reserva Marina Galápagos (RMG). Dicha reserva se encuentra influenciada por diferentes corrientes marinas (Fría de Cromwell, cálida de Panamá y fría de Humboldt) que generan un impacto en diferentes partes del archipiélago y en base a la temporada del año (caliente: de enero a mayo, y fría: de julio a diciembre) por lo que resulta ideal realizar estudios en la RMG en relación a la influencia de los afloramientos tanto espacial como temporalmente. Se escogieron 4 sitios de estudio, 2 ubicados en zonas conocidas por tener bajo nivel de afloramiento y 2 con alto nivel de afloramiento, las mismas fueron estudiadas durante dos cruceros científicos que se realizaron en los meses de marzo y agosto (temporada caliente y fría, respectivamente) de 2018. Se utilizaron video transectos para el análisis de cobertura de macroalgas y, para la presencia de erizos se contó su abundancia a 1 m de cada lado de 2 transectos de 50 m por sitio. Se realizaron análisis univariados y multivariados para comparar la variación de la estructura de la comunidad de macroalgas en los sitios y en las estaciones. Se encontró que la cobertura de macroalgas varía en espacio-tiempo resultando que para *Ulva* sp. existe un gradiente de alta cobertura desde los sitios de alto de afloramiento a los sitios de bajo afloramiento; lo opuesto sucede para Otras Algas Incrustantes. Sin embargo, *Lithophyllum* sp. fue la única alga que se encontró en considerables abundancias a lo largo de todos los sitios de estudio, así como en ambas estaciones. No se encontró una relación entre las densidades del erizo lapicero (*E. galapagensis*) y la cobertura de algas. Sin embargo, aunque en general se encontró poca abundancia del erizo verde (*L. semituberculatus*) su presencia parece estar ligada a las zonas de alto afloramiento en donde promueve la cobertura de algas incrustantes.

ABSTRACT

Marine ecosystems are regulated by two types of control, the "bottom-up" force, which suggests that the size of the populations is regulated from a lower to a higher level in the trophic chain, by means of abiotic factors (temperature, upwelling, etc.), and the top-down force, where consumer organisms determine the structure of populations at lower levels. Based on this, for this study, macroalgae were considered as primary producers and the abundance of sea urchins (*Eucidaris galapagensis* and *Lytechinus semituberculatus*) as consumers. The objective was to know which of the two forces determines the structure of macroalgae communities in the Galapagos Marine Reserve (RMG). This reserve is influenced by different marine currents (cold of Cromwell, warm of Panama, and cold of Humboldt) that generate an impact in different parts of the archipelago and based on the season of the year (warm from January to May, and cold from July to December). Therefore, it is ideal to conduct studies in the RMG in relation to the influence of the upwelling both spatially and temporally. Four study sites were chosen, two of which were located in areas known to have low upwelling levels and the other two with high. These sites were studied during two scientific cruises that took place in the months of March and August (hot and cold season, respectively) of 2018. Video transects were used for the analysis of macroalgal cover and, for the presence of urchins, their abundance was counted at 1 m on each side of 2 transects of 50 m per site. Univariate and multivariate analyzes were performed to compare the variation of the structure of the macroalgae community in the sites and in the seasons. It was found that the coverage of macroalgae varies in space-time, thus, for *Ulva* sp. there is a high coverage gradient from high upwelling sites to low upwelling sites. The opposite was found for Other Encrusting Algae. However, *Lithophyllum* sp. it was the only seaweed that was found in considerable abundance throughout all the study sites, as well as in both seasons. No relationship was found between the densities of the pencil sea urchin (*E. galapagensis*) and the algae cover. However, although in general there was little abundance of the green sea urchin (*L. semituberculatus*), its presence seems to be linked to the high upwelling areas, where it promotes the coverage of encrusting algae.

TABLA DE CONTENIDO

INTRODUCCIÓN.....	13
MATERIALES Y METODOLOGÍA.....	20
ANÁLISIS DE DATOS	21
RESULTADOS.....	23
DISCUSIÓN	29
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	38
Anexo A: TABLAS	46
Anexo B: FIGURAS	57

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Sitios de estudio, sus abreviaciones y niveles de afloramiento.	46
Tabla 2. Análisis de Varianza (ANOVA) de dos factores (Factor 1: Estación, Factor 2: Sitio), sobre la abundancia de los grupos funcionales de algas y erizos.....	47
Tabla 3. Análisis de Similitud (ANOSIM) de un factor (Factor 1: Estación-Sitio). R-global =0.583, p= 0.001.	48
Tabla 4. Análisis de Similitud (ANOSIM) de dos factores. Factor 1: Estación (R-global = 0.546, p= 0.001), Factor 2: Sitio (R-global = 0.586, p= 0.001).	50
Tabla 5. Análisis de Contribución de Especies (SIMPER) de un factor (Factor 1: Estación- Sitio). Similitud en base a Bray- Curtis. Datos transformados con arcoseno y raíz cuadrada. SD = Desviación Estándar.	50
Tabla 6. Análisis de Contribución de Especies (SIMPER) de un factor (Factor 1: Estación- Sitio). Disimilitud entre grupos en base a Bray- Curtis. Datos transformados con arcoseno y raíz cuadrada. SD = Desviación Estándar.	51
Tabla 7. Análisis de Contribución de Especies (SIMPER) de dos factores (Factor 1: Estación, Factor 2: Sitio). Similitud entre grupos de Factor 1 en base a Bray- Curtis. Datos transformados con arcoseno y raíz cuadrada. SD = Desviación Estándar.	55
Tabla 8. Análisis de Contribución de Especies (SIMPER) de dos factores (Factor 1: Estación, Factor 2: Sitio). Disimilitud entre grupos de Factor 1 en base a Bray- Curtis. Datos transformados con arcoseno y raíz cuadrada. SD = Desviación Estándar.	55
Tabla 9. Análisis de Contribución de Especies (SIMPER) de dos factores (Factor 1: Estación, Factor 2: Sitio). Similitud entre grupos de Factor 2 en base a Bray- Curtis. Datos transformados con arcoseno y raíz cuadrada. SD = Desviación Estándar.	55

Tabla 10. Análisis de Contribución de Especies (SIMPER) de dos factores (Factor 1: Estación, Factor 2: Sitio). Disimilitud entre grupos de Factor 2 en base a Bray- Curtis. Datos transformados con arcoseno y raíz cuadrada. SD = Desviación Estándar.....56

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa del archipiélago de Galápagos con los respectivos sitios de estudio.....	58
Figura 3. Modelo de sistema de puntos al azar utilizado para la identificación de macroalgas en los fotogramas.....	59
Figura 4. Abundancia (% de cobertura) de <i>Lithophyllum</i> sp. en los sitios de muestreo durante las temporadas fría y caliente. Las letras sobre las barras representan las diferencias significativas entre grupos (pruebas de Post-hoc Tukey).....	59
Figura 5. Abundancia (% de cobertura) de Otras Algas Incrustantes en los sitios de muestreo durante las temporadas fría y caliente. Las letras sobre las barras representan las diferencias significativas entre grupos (pruebas de Post-hoc Tukey).	60
Figura 6. Abundancia (% de cobertura) de <i>Ulva</i> sp. en los sitios de muestreo durante las temporadas fría y caliente. Las letras sobre las barras representan las diferencias significativas entre grupos (pruebas de Post-hoc Tukey).....	60
Figura 7. Abundancia (% de cobertura) de Algas Filamentosas en los sitios de muestreo durante las temporadas fría y caliente. Las letras sobre las barras representan las diferencias significativas entre grupos (pruebas de Post-hoc Tukey).	61
Figura 8. Abundancia (% de cobertura) de Algas Macrófitas Corticadas en los sitios de muestreo durante las temporadas fría y caliente. Las letras sobre las barras representan las diferencias significativas entre grupos (pruebas de Post-hoc Tukey).	61
Figura 9. Análisis de Cluster por Estación y por Sitio.....	62
Figura 10. Análisis de Componentes Principales por Estación y por Sitio.....	62
Figura 11. Abundancia (ind/50m ²) de erizos <i>Eucidaris galapagensis</i> y <i>Lytechinus semituberculatus</i> en los sitios de muestreo durante las temporadas fría y caliente. Las letras sobre las barras representan las diferencias significativas entre grupos (pruebas de Post-hoc Tukey).....	63

INTRODUCCIÓN

La depredación puede determinar la estructura de las comunidades biológicas, aunque varios procesos pueden aumentar o disminuir su influencia en las comunidades (Carpenter y Kitchell, 1985). Los consumidores de los niveles tróficos más altos regulan directa o indirectamente los componentes inferiores de la red alimenticia mediante el control descendiente cuando la depredación y la herbivoría alteran la distribución y abundancia de especies (Pace et al., 1999; Guidetti et al., 2005; Burkepile y Hay, 2006). El consumo directo reduce las poblaciones de presas, pero la depredación también puede alterar la abundancia de las especies y la estructura de la comunidad a través de cascadas tróficas cuando los efectos de la depredación se propagan hacia abajo, en dos o más niveles tróficos (Hairston et al., 1960; Paine, 1980). Sin embargo, la estructura de las comunidades depende de la eficiencia con la que un depredador puede explotar a su presa, lo que requiere un entendimiento de las condiciones que promueven, eliminan o amortiguan los efectos del control descendiente (Power, 1992). Originalmente se pensaba que los ecosistemas marinos estaban dirigidos principalmente por procesos de control descendiente, sin embargo, cada vez los períodos de control descendientes son objeto de estudio debido a la extracción de grandes depredadores mediante la pesca (Baum y Worm, 2009) o a oscilaciones climáticas (Shurin et al., 2012). En algunos sistemas, los efectos del control ascendente se propagan por la red alimenticia para controlar indirectamente los patrones de abundancia en niveles tróficos más altos dependiendo de la cantidad de nutrientes en el sistema, sin embargo muchas veces son difíciles de detectar (Carpenter et al., 2001). En gran parte, se considera que los nutrientes tienen efectos menores o nulos en la variabilidad de la comunidad, excepto en estudios a escalas espaciales más grandes, tipo regionales o continentales (Menge, 1992).

Evidencias experimentales han mostrado que la variabilidad ambiental puede tener efectos indirectos en los controles descendientes y ascendentes en las redes alimenticias marinas (Litzow y Ciannelli, 2007). El aumento de la temperatura tiene un efecto directo sobre el metabolismo y la tasa de depredación de los consumidores (Svensson et al., 2017). Debido a que la tasa de pastoreo puede influir la biomasa de los productores primarios (Paine, 1980; Burkepile y Hay, 2006), la dependencia de la temperatura de las interacciones herbívoro-productores primarios podría influir indirectamente en una variedad de propiedades de la comunidad y funciones del ecosistema. Además, la herbivoría dependiente de la temperatura es una explicación alternativa para la asociación positiva entre la biomasa de los productores primarios y la ocurrencia o la intensidad de los afloramientos (Carr et al., 2018). Se supone que este patrón generalizado está causado solo por el aumento de la concentración de nutrientes asociado con los afloramientos, lo que permite una mayor producción primaria y una mayor biomasa de algas en pie (Menge y Branch, 2001; Menge et al., 2002; Vinueza et al., 2014). Sin embargo, el afloramiento también causa grandes y rápidos descensos en la temperatura del agua (Sanford, 1999). Debido a que el metabolismo de los herbívoros de peces e invertebrados es dependiente de la temperatura, el agua de zonas más frías podría reducir el metabolismo del consumidor y la intensidad del pastoreo (Bruno et al., 2015). Esto podría a su vez conducir a un aumento de la biomasa de algas. Por lo tanto, el afloramiento podría influir tanto en el control ascendente como descendente de las poblaciones y comunidades de los productores primarios.

Ecológicamente, las macroalgas marinas desempeñan importantes roles como productores primarios, degradadores de metales pesados (Dawes, 1998), proveedores de refugios, así como fuentes de alimento para miles de organismos marinos (Pratsep, 2005). Son capaces de crecer en sustratos rocosos y arenosos (Dawes, 1998) y se distinguen en función de la similitud de forma y color, dividiéndose en tres grupos: Chlorophyta (algas

verdes), Ochrophyta (algas pardas) y Rhodophyta (algas rojas) (Chan et al., 2006). La distribución y el crecimiento de las macroalgas, que tienen estrategias específicas para cada especie, varía no solo de acuerdo con la disponibilidad de nutrientes, sino también a factores abióticos como la luz, la temperatura, las corrientes marinas, nivel de salinidad, alcance de las olas, amplitud de las mareas y las interacciones biológicas como la competencia y la depredación (Viaroli et al., 1996). Estos factores pueden controlar el contenido bioquímico, la reproducción, el desarrollo, la morfología y la aparición geográfica y estacional de las algas (Lobban y Harrison, 1994).

En las comunidades bentónicas marinas, la herbivoría sobre los productores primarios es generalmente alta (Hay, 1991). Recientes estudios con más de 600 experimentos de exclusión de herbívoros en zonas bentónicas mostró que, a nivel mundial, los herbívoros eliminan en promedio el 68% de la biomasa de los productores primarios (Poore et al., 2012). Debido a su gran tamaño, herbívoros como los erizos y los moluscos son capaces de consumir cantidades considerables (Hay, 1991). Sin embargo, las comunidades bentónicas marinas también albergan meso-consumidores (<2.5 cm de tamaño), como los isópodos, anfípodos crustáceos, y gasterópodos, que a menudo se presentan en altas densidades (Brawley, 1992) y, que a pesar de su pequeño tamaño, pueden tener impactos considerables en los productores primarios (Poore et al., 2012).

Los erizos de mar se encuentran entre los equinodermos más extensamente distribuidos, más abundantes y de mayor importancia ecológica en los mares tropicales poco profundos. Su aparición y hábitos de alimentación juegan un papel muy importante en la dinámica y en la estructura de los ecosistemas de algas y corales (Villalobos et al., 2008). Por ejemplo, en Virginia, en Estados Unidos, se sabe que la actividad herbívora de *Diadema antillarum* afecta la diversidad, la abundancia y la productividad de las comunidades de algas

(Ruiz-Ramos et al., 2011). Asimismo, se comprobó que el pastoreo de *D. antillarum* tiene un efecto dramático sobre la abundancia de algas y la composición de las especies (Ogden, 1976; Carpenter, 1985; Sammarco, 1982). Lo más importante es que esta especie de erizo mantiene a la comunidad de algas en un estado de alta biomasa y alta rotación. Este pastoreo generalizado puede mejorar la diversidad de algas (Carpenter, 1985) o disminuirla, según la densidad de la población de erizos de mar y los patrones de asentamiento de algas (Sammarco, 1982).

Las especies pueden tener grandes efectos negativos a través de procesos como la herbivoría, que pueden aumentar sustancialmente la fragmentación del hábitat al tiempo que limitan el reclutamiento y la recuperación (Crawley, 1983). Uno de los ejemplos más citados se da en los bosques de algas submareales en latitudes templadas, donde el exceso de pastoreo de los erizos de mar expone pavimentos de algas incrustantes (denominadas "hábitats de las islas de coral") caracterizadas por una baja productividad y baja riqueza de especies (Witman 1985; Chapman y Johnson, 1990; Andrew, 1993). Sin embargo, el consumo de erizos por parte de depredadores, como nutrias marinas, peces grandes e incluso humanos, reduce la presión de pastoreo y, por lo tanto, facilita indirectamente la persistencia de los bosques de algas (Estes y Duggins, 1995; Steneck et al., 2002).

Aunque las islas Galápagos están centradas en el ecuador, las temperaturas de la superficie del mar en las Galápagos son inusualmente frías para una región tropical (Chávez y Brusca, 1991). Esto se debe principalmente al surgimiento de agua fría y rica en nutrientes que es impulsada por al menos tres mecanismos físicos diferentes que varían en escala espacial, frecuencia y área de influencia. El mecanismo más grande es el afloramiento ecuatorial impulsado por el viento que afecta a todo el archipiélago y se crea a medida que los vientos alisios soplan hacia el oeste entre la Isla de Pascua y los sistemas de Baja Presión de

Indonesia (Wyrcki, 1992). Además, la advección hacia el oeste de la corriente fresca de Perú provoca un afloramiento que afecta en particular al archipiélago en la sección oriental (Houvenaghel, 1984). En el lado opuesto del archipiélago, la corriente subterránea ecuatorial (EUC) se extiende de oeste a este, creando afloramientos cuando choca con las principales islas occidentales de Isabela y Fernandina (Houvenaghel, 1984; Chavez y Brusca, 1991; Wyrcki, 1992). El afloramiento inducido topográficamente también existe en escalas espaciales mucho más pequeñas que el EUC, en forma de estela de islas y otras interacciones de topografía de flujo en los lados de las islas (Houvenaghel, 1978; Feldman, 1986, Witman et al., 2010). El archipiélago de Galápagos se encuentra influenciado por patrones estacionales de sus corrientes. La corriente cálida de Panamá es predominante de diciembre a junio e influye principalmente en las islas del norte, mientras que la corriente fresca de Humboldt (Perú) influye principalmente en las partes sur y centro del archipiélago y predomina de julio a noviembre (Edgar, 2011).

Al ser los afloramientos un componente principal de la oceanografía en las Islas Galápagos, hacen que éstas constituyan un laboratorio ideal para responder preguntas acerca de cómo la temperatura regula los controles ascendentes y descendientes en las comunidades marinas. En la zona intermareal por ejemplo, se ha encontrado que los efectos del control descendente son más fuertes en los entornos de baja productividad, y la intensidad de dichos efectos se debilitan a medida que se consideran los entornos de mayor productividad (Vinueza et al., 2014). Además, existe una variación importante en los efectos de control descendente a lo largo del tiempo, ya que la fuerza del control ascendente es diferente en base a las fases de los eventos de El Niño (Vinueza et al., 2014).

En la zona submareal, por otro lado, los erizos de mar representan uno de los gremios de herbívoros más comunes del ecosistema marino (Brandt y Guarderas, 2002). Los erizos

lapicero, blanco y verde representan más del 90% de la biomasa de los erizos y entre éstos, *Eucidaris galapagensis* es la especie más abundante en el archipiélago central de Galápagos (Brandt y Guarderas, 2002). Como omnívoro, *E. galapagensis* consume algas (Glynn y Wellington, 1983; Ruttenberg, 2001; Brandt, 2003; Irving y Witman, 2009), percebes y corales (Glynn et al., 1979), y sus altas densidades afectan la estructura de la comunidad bentónica (Glynn y Wellington, 1979; Brandt, 2003; Brandt et al., 2012). Por otro lado, Irving y Witman (2009) reportan que los erizos verdes (*Lytechinus semituberculatus*) tienen efectos negativos en los pastos de algas a través del pastoreo, manteniendo barreras coralinas (substrato dominado por algas incrustantes).

El objetivo principal de este estudio fue el de determinar en el archipiélago de Galápagos si la abundancia y composición de macroalgas varía, tanto espacial (según la exposición a zonas de mayor y menor afloramiento) como temporalmente (en función de la estacionalidad; época caliente y fría) y en relación a la abundancia de los erizos de mar. Entender el efecto que generan los cambios de temperatura en los organismos marinos es de vital importancia ya que nos ayuda a pronosticar cuáles serán los posibles escenarios a los que se enfrentarán los ecosistemas marinos en función del cambio climático.

HIPÓTESIS

H1: En general, la estructura de la comunidad de macroalgas está influenciada por el control ascendente, en donde los sitios con altos afloramientos tienen mayor cantidad de algas debido a que se encuentran expuestos a una mayor cantidad de nutrientes; por otro lado, los sitios con pocos afloramientos contarán con menor cantidad de algas, ya que hay menor disponibilidad de nutrientes.

H2: La estructura de la comunidad de macroalgas está influenciada por el control descendente, en donde los sitios con menor cantidad de erizos, representando un bajo nivel de

pastoreo, mostrarán una mayor cobertura de algas no incrustantes. Por otro lado, a mayor presencia de erizos, existirá mayor cobertura de algas incrustantes.

H3: La estructura de la comunidad de macroalgas, varía en función de la estacionalidad del archipiélago, resultando que la cobertura de los diferentes grupos funcionales va a ser diferente según la estación (caliente o fría). Debido a que la temperatura afecta las tasas de depredación de los herbívoros, la estación caliente promoverá una mayor demanda de alimento de los herbívoros y que por lo tanto la abundancia de algas no incrustantes será menor. Se espera que lo contrario ocurra en la estación fría.

MATERIALES Y METODOLOGÍA

Sitios de Estudio

La composición de especies varía regionalmente en el archipiélago (Edgar et al., 2004). Es así que se han distinguido cuatro zonas biogeográficas principales: la primera está ubicada al norte con las islas Darwin y Wolf (Norte Lejano); la segunda es la bioregión del Norte, con las islas Pinta, Genovesa y Marchena; la tercera es el oeste del Archipiélago y que incluye las islas Isabela y Fernandina; y, la cuarta, la bioregión del Centro-Sureste que incluye el resto de islas (Edgar et al., 2004). La región norte del archipiélago está mayormente influenciada por la corriente de Panamá, es decir por aguas cálidas y de pocos nutrientes, mientras que la región del oeste y del sureste por las corrientes de Cromwell y de Humboldt, respectivamente, las cuales son las responsables de los afloramientos en el archipiélago. En base a esta información se escogió 2 sitios por nivel de afloramiento (alto y bajo) dentro del archipiélago para determinar la abundancia de macroalgas (Tabla 1). Punta Espinoza en Fernandina y La Botella en Floreana se encuentran en zonas de alto afloramiento, mientras que Cabo Ibbetson en Pinta y Punta Cormorán en Floreana en zonas de bajo afloramiento (Edgar et al., 2004; Witman et al., 2010; Krutwa, 2014). Estos sitios presentan un gradiente de mayor a menor temperatura presentando los siguientes valores: PCorm con 22.6°C, le sigue CabIb con 22.9°C, LaBot con 21.8°C y finalmente PEspi con 20.5°C (Tabla 1, Bruno y Brandt, *datos sin publicar*).

Métodos de Campo

Para estimar la composición y abundancia de macroalgas un buzo desplegó un transecto de 50 m de longitud y mediante el uso de una cámara GoPro Hero Black 5, se grabó el substrato. Para estimar la abundancia de macroinvertebrados móviles (erizos de mar, estrellas, pepinos de mar) otro buzo recorrió el mismo transecto y anotó la identidad y cantidad de estos organismos en 2 bloques, cada uno de 50 x 1 m. Se realizaron 4 transectos por sitio.

Análisis de Datos

Para este estudio se evaluaron 2 transectos por sitio y por temporada (caliente: marzo, fría: agosto), dando como resultado un total de 16 transectos. Para el análisis de la abundancia de las macroalgas, se obtuvieron 25 imágenes por transecto, tomando en cuenta que cada imagen tenga una cobertura aproximada de 1 m² y que las imágenes no se solapen entre sí. Las imágenes se analizaron en base a un sistema de puntos al azar (200 puntos en total) utilizando un modelo de sistemas de puntos al azar sobrepuesto sobre cada fotograma (Figura 3) en donde cada punto está dispuesto de manera randómica en 16 subcuadrantes para cada fotograma. Con esta metodología se determinó la identidad de las macroalgas y sus porcentajes de cobertura. De esta forma, por cada transecto se obtuvieron 5,000 puntos y durante todo el estudio se analizaron 80,000 puntos. Para el análisis de los macroinvertebrados móviles, se calcularon sus densidades en los bloques de 50 m².

Análisis Estadísticos

Para poner a prueba la hipótesis de que la abundancia de macroalgas fue mayor en los sitios con alto afloramiento y durante la época fría se realizaron análisis uni y multivariados. La abundancia de macroalgas marinas se reportó como porcentaje de cobertura por 1 m² de los grupos funcionales más abundantes: *Ulva* sp., *Lithophyllum* sp., otras algas macrófitas corticadas, otras algas incrustantes y algas filamentosas; mientras que la abundancia de erizos de mar se reportó como número de individuos x 50m². Para los análisis univariados, se usó el

programa estadístico JMP 10, y se corrió un Análisis de Varianza (ANOVA) de 2 factores, siendo el Factor 1 la estación (dos niveles: caliente o fría) y el factor 2 los sitios (cuatro niveles: Punta Espinosa (PEspi), La Botella (LaBot), Punta Cormorán (PCorm), y Cabbo Ibbetson (CabIb), Tabla 2. Una vez encontradas diferencias significativas, se corrieron pruebas post-hoc Tukey para identificar los grupos significativamente diferentes. Antes de correr los análisis, los datos fueron transformados con la función arcoseno, para cumplir con los requisitos de normalidad.

Para poner a prueba que la estructura de la comunidad de algas varía tanto espacial, como temporalmente, se corrieron análisis multivariados usando el programa estadístico Primer6 (Clarke, 1993). Para poder visualizar la estructura de la comunidad de algas, se corrió un análisis de Cluster y uno de Componentes Principales con los datos agrupados por estación y por sitio. Además, se corrieron análisis de similitudes (ANOSIM) de dos diferentes maneras. La primera consistió en agrupar por estación y sitio a los porcentajes de cobertura de los grupos de algas mencionados arriba, para poder correr un ANOSIM de 1 factor (Tabla 3). La segunda manera consistió en correr el ANOSIM de dos factores, siendo el Factor 1 la estación y el factor 2 los sitios (Tabla 4). Para identificar cuáles grupos funcionales de algas fueron importantes en discriminar las diferencias encontradas en ANOSIM, se corrieron análisis de contribución de especies (SIMPER) de las mismas dos maneras (Tablas 5-10). Todos los análisis multivariados fueron corridos utilizando coeficientes de similitud/disimilitud de Bray Curtis (Clarke y Warwick, 2001) en los datos originalmente transformados con la opción arcoseno y posteriormente con la opción raíz cuadrada de Primer6.

RESULTADOS

Cobertura de Algas

A lo largo del estudio se encontraron 10 especies de macroalgas: *Ralfsia* sp., *Gelidium* sp., *Sargassum* sp., *Lithophyllum* sp., *Ahnfeltia svensonii*, Incrustante verde, incrustante café, Filamentosa verde, Filamentosa café y *Ulva* sp., sin embargo dada su baja cobertura (1-30%, Figs. 5, 7-8), la mayoría fue agrupada en los siguientes grupos funcionales: Algas Filamentosas, Algas Macrófitas Corticadas y Otras Algas Incrustantes (Steneck y Dethier, 1994). *Lithophyllum* sp. y *Ulva* sp. fueron analizadas por separado, dadas sus mayores coberturas (Figs. 4, 6).

Lithophyllum sp. fue el alga más representativa durante todo el estudio, con un porcentaje de cobertura de 20% a 80% en todos los sitios y durante ambas temporadas (Figura 4). En general, su abundancia no varió entre estaciones, per sí entre sitios (Tabla 2), mostrando una tendencia de mayor abundancia en los sitios con bajo afloramiento. Interesantemente, su abundancia fue significativamente menor en PEspi en ambas estaciones, en relación al resto de sitios (Figura 4). También hubo una tendencia de una mayor abundancia en la estación caliente en los sitios con alto afloramiento (Figura 4), mientras que hubo una menor abundancia en la estación caliente en los sitios con bajo afloramiento (Figura 4).

El grupo Otras Algas incrustantes, tuvo un porcentaje de cobertura de hasta 30%, a lo largo de todos los sitios y estaciones (Figura 5). La abundancia de este grupo de algas varió tanto por estación como por sitio (Tabla 2), reflejando una mayor abundancia durante la estación caliente y en sitios con bajo afloramiento (Figura 5). El único sitio donde no se presenta una diferencia significativa entre estaciones es PEspi (Figura 5).

La abundancia del alga *Ulva* sp. siguió un patrón inverso al del grupo de Otras Algas Incrustantes, siendo más abundante en sitios con altos afloramientos y durante la estación fría, pero únicamente para los sitios con altos afloramientos (Tabla 2, Figura 6). Una excepción fue LaBot, en donde su abundancia durante la estación caliente fue particularmente baja (Figura 6). Por otro lado este patrón cambia para los sitios de bajo afloramiento: tanto para PCorm como para CabIb hay la tendencia, no significativa, de un mayor porcentaje de cobertura durante la estación caliente (Figura 6).

Las Algas Filamentosas tuvieron en general una baja abundancia (porcentaje de cobertura promedio <10%, Figura 7). Sin embargo su abundancia en general fue significativamente mayor durante la estación caliente (Tabla 2), excepto para PCorm, sitio de bajo afloramiento, donde hubo mayor cobertura durante la estación fría, y, en LaBot, cuyas abundancias no fueron significativamente diferentes entre estaciones (Figura 7). Aunque las diferencias no son consistentes entre los sitios con alto y bajo nivel de afloramiento, existe la tendencia de una mayor abundancia para este tipo de algas durante la estación caliente.

Las Algas Macrófitas Corticadas fueron aún menos abundantes (porcentajes de cobertura promedio mucho menores a 10%, Figura 8). La abundancia de estas algas fue en general mayor en la estación caliente (Tabla 2) y en sitios con alto nivel de afloramientos (Figura 8). Las únicas diferencias significativas reveladas por la prueba Tukey son entre estación para PEspi donde se encuentra mayor cantidad de estas algas durante la estación

caliente, mientras que para el resto de los sitios no existen diferencias significativas (Figura 8).

Los resultados de los análisis multivariados sugieren que en base a los sitios y la estación los que tienen mayor diferencia son los grupos de FRÍA-CabIb con CALIENTE-PEspi al presentar un valor de $R=0.987$ (Tabla 3). Otro resultado interesante sugiere que el grupo de CALIENTE-LaBot y CALIENTE-PEspi también comparten un grado de diferencia bastante alto con $R=0.910$; este resultado es inesperado ya que ambos sitios están ubicados en zonas de alto nivel de afloramiento. Por otro lado, los dos grupos que mayor similitud comparten son: FRÍA-PCorm y CALIENTE-CabIb con un $R=0.133$, así como CALIENTE-PCorm y CALIENTE-CabIb con un $R=0.110$. Ambos sitios están ubicados en zonas de bajo nivel afloramiento. Esta similitud se visualiza en el Cluster (Figura 9) en donde al lado izquierdo se encuentran agrupadas las zonas+estación con alto nivel de afloramiento, a excepción de CALIENTE-LaBot que se encontró que tiene mayor similitud con los sitios que tienen bajo nivel de afloramiento y que se encuentran a la derecha del dendrograma (Figura 9). Para los análisis de ANOSIM de 2 factores se encontró en general, que los sitios con mayor diferencia fueron PEspi y CabIb con un $R=0.834$, seguido por PCorm y PEspi con un $R=0.801$, mientras que los sitios con mayor similitud resultaron ser PCorm y CabIb con $R=0.437$ y finalmente LaBot y CabIb con $R=0.527$ (Tabla 4).

Como se visualiza en el gráfico de Componentes Principales (Figura 10), y en relación al Análisis de Contribución de Especies SIMPER (Tabla 5), Para LaBot el grupo de algas que más predomina es *Lithophyllum* sp. teniendo una abundancia promedio de 0.90 para la estación fría y 1.04 para la caliente. Para PCorm también fue *Lithophyllum* sp. y Otras Algas incrustantes obteniendo un valor de 0.93/0.60 para a estación fría y 0.84/0.74 para la estación caliente, respectivamente (Tabla 5). Para PEspi fue de solamente de *Ulva* sp. con 0.96 para la

estación fría y 0.83 para la estación caliente. Finalmente en CabIb el grupo que predominó fue *Lithophyllum* sp. con 1.09 para la estación fría y 0.89 para la estación caliente. En la Figura 10 se representa la asociación de cobertura de algas en función de la estación y sitio; siendo *Lithophyllum* sp. y Otras Algas Incrustantes las que se asocian a la estación caliente para todos los sitios, menos para PEspi. Por otro lado, *Ulva* sp. y otras Algas Macrófitas Corticadas están asociadas a PEspi, tanto en la época fría como caliente (Figura 10).

En el Análisis de Contribución de Especies (SIMPER) de un factor, también se comparó la disimilitud de la estructura de la comunidad entre los sitios y estaciones. Los grupos que representaron una mayor disimilitud fueron FRÍA-PEspi & FRÍA-CabIb, con una disimilitud del 65.49%, siendo *Ulva* sp. más abundante en FRÍA-PEspi que en FRÍA-CabIb, y *Lithophyllum* sp. siguiendo la tendencia contraria (Tabla 6). En segundo lugar se encontró que FRÍA-CabIb & CALIENTE-PEspi tiene una disimilitud del 61.15%. De manera similar, *Ulva* sp. y otras Macrófitas Corticadas fueron más abundantes en CALIENTE-PEspi que en FRÍA-CabIb, mientras que *Lithophyllum* sp. siguió la tendencia contraria (Tabla 6). Por otro lado los grupos con menor grado de disimilitud fueron CALIENTE-PCorm y CALIENTE-CabIb con una disimilitud promedio del 16.81% y siendo las Algas Filamentosas las discriminantes para estas sutiles diferencias, con una abundancia de 0.21 para CALIENTE-PCorm y 0.32 para CALIENTE-CabIb, así como *Ulva* sp., con una abundancia de 0.50 para CALIENTE-PCorm y 0.32 para CALIENTE-CabIb (Tabla 6).

No todas las algas contribuyeron de igual manera durante las estaciones. En general, las algas más conspicuas durante la estación Fría fueron *Lithophyllum* sp. con una contribución del 53.27% y *Ulva* sp. con 27.60%; mientras que para la estación Caliente fueron *Lithophyllum* sp. con 42.85 %, Otras Algas Incrustantes con 26.72 % y *Ulva* sp. con 18.63% (Tabla 7). En cuanto a la disimilitud entre estaciones (32.2%), las algas responsables

en discriminar las diferencias fueron *Ulva* sp. siendo más abundante en la estación fría y contribuyendo con un 26.99%, mientras que las Algas Filamentosas y Otras Algas Incrustantes fueron más abundantes durante la estación caliente y contribuyeron con un 23.60% y un 21.91%, respectivamente (Tabla 8).

Las algas que más contribuyeron a la estructura de la comunidad fue en mayor parte *Lithophyllum* sp. en la mayoría de los sitios, con una contribución de 53.03% para LaBot, de 45.30% para PCorm, de 65.13% para CabIb y de 24.47% para PEspi (Tabla 9). La única excepción a esto fue PEspi donde predominó *Ulva* sp. con una contribución de 55.67% (Tabla 9). Para conocer la disimilitud de los sitios y estación en base a la presencia de macroalgas se encontró que el grupo con mayor disimilitud fue PEspi & CabIb con una disimilitud promedio del 55.85%, siendo *Ulva* sp. la responsable de esta diferencia al ser más abundante en PEspi que CabIb, mientras que *Lithophyllum* sp. y Otras Algas Incrustantes siguieron la tendencia opuesta (Tabla 10).

Abundancia de Erizos

En total se encontraron cuatro especies de erizos: (*Centrostephanus coronatus*, *Diadema mexicanum*, *Eucidaris galapagensis* y *Lytechinus semituberculatus*, sin embargo, debido a la baja abundancia de *C. coronatus* y *D. mexicanum* (de solo 5 individuos por sitio) se realizaron los análisis estadísticos solo para el erizo lapicero (*E. galapagensis*) y el erizo verde (*L. semituberculatus*, Figura 11).

El erizo más abundante en todos los sitios y estaciones fue el erizo lapicero, con abundancias promedio que fueron desde 100 hasta 600 ind/50 m² (Figura 11). Su abundancia varió entre estaciones y entre sitios (Tabla 2). Los sitios que presentaron ya sea una tendencia o una mayor cantidad de individuos durante la estación fría en comparación con la caliente fueron PEspi, LaBot y PCorm (Figura 11) Sin embargo, la tendencia contraria (no

significativa) ocurrió para CabIb, en donde durante la estación caliente se encontró una mayor cantidad de erizos lapicero. En general los resultados sugieren que existe una tendencia de menor abundancia de estos erizos durante la estación caliente (Figura 11).

Para el erizo verde se reportaron individuos solamente para las zonas con alto nivel de afloramiento, es decir para PEspi (ambas estaciones) y para LaBot, solamente durante la estación caliente y con abundancias mucho menores que para el erizo lapicero (Figura 11). Las abundancias del erizo verde en LaBot durante la estación caliente fueron significativamente mayores que en el resto de sitios y estaciones (Figura 11).

DISCUSIÓN

Mis resultados sugieren que los efectos del control ascendente son los que principalmente determinan la estructura de la comunidad de macroalgas en la RMG, siendo la disponibilidad de nutrientes (en zonas de alto afloramiento) lo que influye en la cobertura de los grupos de algas y no las densidades del herbívoro *E. galapagensis*. Sin embargo mis resultados también sugieren que la presencia de *L. semituberculatus* puede influir de cierta manera en la presencia de algunos tipos algas, ya que se encontró una relación inversa entre la abundancia de este herbívoro y aquella de las algas incrustantes, incluyendo a *Lithophyllum* sp. (Figuras 4, 5 y 11). Esto es notable, ya que el único sitio que presentó densidades considerables del erizo verde fue LaBot durante la estación caliente, diferenciándose así de la composición de algas de ese mismo sitio durante la estación fría y del otro sitio con alto afloramiento (PEspi). Por otro lado, si bien los erizos lapiceros existen en mayor cantidad en las Islas Galápagos (Brandt y Guarderas, 2002), al parecer no tienen impactos detectables en la abundancia de macroalgas marinas no incrustantes. En contraste, los erizos verdes pueden pastarlas de manera efectiva y crear lo que se conoce como baldíos de erizos, donde llegan a consumir la mayor parte de macroalgas foliosas o filamentosas y promueven el crecimiento de algas incrustantes (Irving y Witman, 2009). Una posible explicación para esta diferencia

se centra en los requisitos dietéticos de cada especie. Ambas especies pastan a los productores primarios bentónicos (Brandt, 2003; Okey et al., 2004), pero los erizos lapicero también son corallívoros (Glynn, 2004). De ello se deduce que los erizos lapicero podrían tener menores demandas metabólicas para los parches de algas, y por lo tanto consumir menos algas per cápita que los erizos verdes. Por otro lado, también se encontró en bajas cantidades la presencia de Algas Filamentosas y Algas Macrófitas Corticadas a lo largo de los diferentes sitios de estudio en presencia de ambos tipos de herbívoros. Este resultado es consistente con la predicción de que los productores primarios a veces toleran el pastoreo a través de tasas de crecimiento más rápidas impulsadas por niveles más altos de nutrientes (Wise y Abrahamson, 2007).

Mi tercer hipótesis, en relación a la estructura de la comunidad de macroalgas y su dependencia con la estacionalidad del archipiélago, es aceptada debido a que los resultados sugieren que los sitios ubicados en zonas con bajo nivel de afloramiento durante la estación caliente van a tener una prevalencia de algas como *Lithophyllum* sp., Otras Algas Incrustantes y en menor cantidad, Algas Filamentosas. Por otro lado los sitios conocidos por estar en las zonas con alto afloramiento (a excepción de LaBot durante la estación caliente), tienen una composición de macroalgas diferente con una mayor prevalencia de *Ulva* sp. y Algas Macrófitas Corticadas. En este punto se observa una tendencia homogénea ya que el sitio conocido como PEspi para ambas estaciones tiene mayor cobertura de *Ulva* sp. y Algas Macrófitas Corticadas, por otro lado LaBot durante la estación fría al tener cobertura de las macroalgas ya mencionadas, difiere para la estación caliente en donde tiene mayor dominancia de algas incrustantes, lo que se relaciona con la presencia del herbívoro *L. semituberculatus* (erizo verde), mientras que los sitios ubicados en las zonas de bajo afloramiento indiferentemente de la estación tuvieron una cobertura regular de algas incrustantes. Esto, de cierta manera, difiere de otros estudios dentro de la RMG. En donde

Krutwa (2014) encontró que la cobertura foliar de algas fue muy baja en su sitio de alto afloramiento a lo largo de todo su estudio. En contraste, en el lugar de bajo afloramiento, las algas foliosas y filamentosas inicialmente eran más abundantes pero luego fueron reemplazadas por algas incrustantes. Por lo tanto, los resultados de Krutwa (2014) muestran que la trayectoria de la sucesión fue más predecible y convergente en zonas de alto afloramiento, mientras que fue más variable y divergente para zonas de bajo afloramiento. Un factor determinante en la discrepancia de estos resultados con los míos, es que Krutwa realizó su investigación en términos de sucesión en la comunidad, mientras que para mi estudio sólo se comparó la estructura de la comunidad de macroalgas en dos tiempos distintos en zonas con alto y bajo nivel de afloramiento. Los diferentes resultados encontrados pueden deberse a que en Krutwa (2014) la variabilidad del sitio con bajo afloramiento haya ocurrido únicamente hasta que la comunidad se desarrolle, alcanzando así una estabilidad a mediano plazo caracterizada por altas coberturas de algas incrustantes, lo que coincide con mi estudio.

En otras partes del mundo se han documentado cambios de temporada en la composición de macroalgas. Por ejemplo en Hong Kong, las algas incrustantes predominan en el verano, mientras que las algas foliares proliferan en el invierno, modificando profundamente la disponibilidad de recursos para los herbívoros (Kennish et al., 1996). Otro ejemplo es en las costas chilenas, que en su mayoría templadas, albergan comunidades que, dependiendo de la latitud están conformadas en su zona intermareal por *Chaetomorpha*, *Codium* (ambas algas verdes) *Gigartina*, *Rhodomenia*, (ambas algas rojas), etc., mientras que la zona inframareal está dominada por algas pardas como *Lessnia*, *Darvillaea* y *Macrocystis* (Stephenson y Stephenson, 1972; Santelises, 1990). Esto sugiere que los factores abióticos como la disponibilidad de luz, temperatura del agua, la concentración de nutrientes, la acción de las olas, composición del sustrato y los factores bióticos como la presión que ejercen los herbívoros y la competencia entre especies de algas son los que afectan la estructura de la

comunidad de algas. En contraste, con mi investigación encontré que *Ulva* sp. (alga foliosa) sigue este patrón de crecimiento en función de la estacionalidad, teniendo mayor cobertura durante la estación fría que la caliente, sin embargo en el caso de algas incrustantes, dentro de mi estudio *Lithophyllum* sp. presentó una cobertura homogénea y regular a lo largo del estudio.

Por otro lado, mediante una serie de experimentos realizados en condiciones controladas para conocer la influencia de la temperatura en el metabolismo de los herbívoros en el archipiélago de Galápagos, Carr y Bruno (2013) encontraron que el aumento de la temperatura acelera el metabolismo de los erizos de mar, lo que repercute en otros patrones comunitarios, tales como la composición de los productores primarios, así como su biomasa. Dado que los erizos mantienen una menor tasa metabólica en sitios de alto afloramiento por las temperaturas menores, la estructura de la comunidad de macroalgas tiende a tener mayor cobertura de algas no incrustantes, y por ende se sugirió que los herbívoros generaron una mayor presión sobre las algas foliosas o filamentosas (Carr y Bruno, 2013; Carr et al., 2018). Por otro lado, bajo condiciones más cálidas, hay una aceleración del metabolismo y por lo tanto una mayor demanda de alimentos, aumentando el nivel de pastoreo, lo que crea un efecto positivo para el crecimiento de algas incrustantes (Carr y Bruno, 2013). Aunque el presente estudio no consistió en medir las tasas de metabolismo de los erizos, todos los sitios durante la estación caliente, con excepción de PEspi, mostraron una alta abundancia de algas incrustantes, lo que podría sugerir un aumento en las tasas de pastoreo del erizo lapicero (ya que fue la única especie que se encontró en todos los sitios en ambas temporadas) durante esta investigación. Esto además coincide con una tendencia de menores densidades de erizos lapiceros durante la estación caliente, por lo que también se puede sugerir que no son las densidades del erizo lapicero las que podrían crear los baldíos de erizos, pero sí sus demandas metabólicas. Habiendo dicho esto, también se conoce que la ausencia de macroalgas foliosas

o filamentosas en los hábitats submareales, intermareales y poco profundos durante los períodos cálidos (p. Ej., El Niño) en las Islas Galápagos se atribuye generalmente a la disminución de la fuerza de los afloramientos y la subsiguiente escasez de nutrientes (Vinueza et al., 2006). El estrés por temperatura, al parecer juega un papel menor en la regulación de la biomasa de algas intermareales en Galápagos (Vinueza, 2006).

Al igual que en mi estudio, otras investigaciones han reportado un cambio en la estructura de la comunidad de macroalgas en función de la disponibilidad de nutrientes. Por ejemplo en mi investigación encontré que el tipo de alga predominante en las zonas de bajo afloramiento durante la estación caliente fueron Otras Algas Incrustantes, y para los sitios de alto afloramiento durante la estación fría, fue *Ulva* sp. En contraste, otros estudios (Vinueza et al., 2006) reportan diferencias entre sus sitios de estudio, teniendo mayor abundancia de algas rojas en sitios de bajo afloramiento y su escasez en sitios de alto afloramiento. No obstante, la presencia de algas incrustantes en el sitio de bajo afloramiento fue predominante pero todo lo opuesto para el sitio de alto afloramiento. En mi estudio encontré que las algas incrustantes como *Lithophyllum* sp. tuvieron una cobertura regular (comparada con los otros tipos de algas) a lo largo del estudio pero si reflejó tener mayor predominancia en los sitios de bajo afloramiento y encontrándose en mayor abundancia durante la estación fría en todos los sitios (a excepción de LaBot, estación caliente) a lo largo de la investigación.

Aunque otras investigaciones (Vinueza et al., 2006) reportan que existen estas mismas diferencias para la zona intermareal, se sugiere que hay dos posibles causas que pueden estar guiando estos cambios; la primera son las diferencias en la acción de las olas y el estrés térmico, dado que encontraron que el sitio de mayor afloramiento estuvo más expuesto a las olas que el de bajo afloramiento, sin embargo, la diferencia no fue grande, en comparación con la cobertura de macroalgas, existiendo mayor dominancia de especies como *Gymnogongrus* sp., también de especies efímeras de aguas más cálidas, como *Giffordia*

mitchelliae, las cuales proliferaron agresivamente sobre algas incrustantes. Finalmente encontraron que los parches de algas verdes, *Enteromorpha* sp. y *Ulva* sp. disminuyeron o desaparecieron, siendo *G. mitchelliae* un tipo de alga característica durante la ocurrencia de los períodos de El Niño y se la ha relacionado con eventos ENSO anteriores (Laurie, 1990). De manera similar encontré esta relación en mi estudio ya que *Ulva* sp. cambia su nivel de cobertura a lo largo de los sitios y durante las estaciones, presentando un gradiente de cobertura llegando a disminuir para zonas de bajo nivel de afloramiento durante la estación fría y lo opuesto sucede para Otras Algas Incrustantes donde se ve que existe mayor nivel de cobertura de este grupo en zonas de bajo afloramiento durante la estación caliente, en comparación con las zonas de alto nivel de afloramiento, sugiriendo entonces que la estructura de la comunidad de macroalgas cambiarían en función de las condiciones fisicoquímicas del ambiente siendo las fuentes de variación en las entradas de control ascendente (espacial y temporal) las determinantes en generar diferencias en la dominancia de los grupos funcionales de algas.

Vinueza et al. (2014) también señala que los consumidores pueden generar un impacto en relación con la productividad, la estación y las perturbaciones a gran escala con condiciones climáticas contrastantes. En su estudio del 2014 reporta que los consumidores alteran el porcentaje de cobertura, la estructura de tamaño y la biomasa de las algas, pero los efectos sobre la abundancia relativa de algas variaron con el régimen oceanográfico, siendo más fuertes a temperaturas más altas, mientras que las diferencias en nivel de herbivoría para *Ulva* sp. fueron más progresivos en las zonas de mediano y alto afloramiento, encontrando entonces que la fuerza de pastoreo también varió con el contexto fisicoquímico, siendo más fuerte en zonas con pocos nutrientes y más débil en zonas con alta cantidad de nutrientes. Se observaron dos sorpresas que justificaban una mayor investigación, la primera fue la reducción del nivel de pastoreo en el régimen de productividad intermedia; las algas

incrustantes dominaron, mientras que la investigación anterior sugirió lo contrario y las algas foliosas serían las que aumentarían en abundancia. En segundo lugar, con la reducción del pastoreo en el régimen de alta productividad, predominaron las algas coralinas, mientras que las investigaciones previas llevaron a la expectativa de que las algas foliosas como *Ulva* sp. dominarían. Esto, en comparación con mis resultados se visualiza directamente al menos con el alga incrustante *Lithophyllum* sp. ya que presentó niveles altos de cobertura durante ambas temporadas (caliente y fría) en comparación con el resto de macroalgas, no obstante no encontré la misma tendencia para Otras Algas Incrustantes ya que estas tenían mayor dominancia en zonas de bajo nivel de afloramiento (siendo bajo durante la estación fría en CabIb); siendo lo contrario a lo que encontró Vinuesa en el 2014 y en el caso de Macrófitas Corticadas sólo se encontró la presencia de éstas en zonas con alto nivel de afloramiento (PEspi y LaBot). En cuanto a la presión realizada por parte de los consumidores sobre los productores primarios dentro de mi estudio no se encontró una relación alguna entre *E. galapagensis* y la estructura de la comunidad ya que durante ambas estaciones a lo largo de los sitios se los encontró en niveles altos de abundancia, especialmente durante la estación fría a excepción de CabIb que tuvo mayor número de individuos durante la estación caliente. Habiendo dicho esto, mis resultados si podrían explicar la influencia del herbívoro *L. semituberculatus* ya que exclusivamente se lo encontró en sitios de alto nivel de afloramiento, y como se mencionó es el principal responsable de promover el crecimiento de algas incrustantes generando que existan lo que se conoce como baldíos de erizos, siendo este herbívoro el que si genere un efecto en la estructura de la comunidad. Por lo que siguiendo estos postulados podemos decir que son tanto los efectos de control descendente y ascendente los que llegan a interactuar entre sí para dar forma a la estructura de la comunidad de productores primarios en las Islas Galápagos, y que las magnitudes relativas de estos efectos son sensibles a los cambios estacionales y a la variación climática a gran escala.

En relación a estudios realizados en otras partes del mundo, la mayoría de las regiones templadas tienen zonas de algas dominadas por formas perennes de algas pardas y rojas (Witman y Dayton, 2001) y se caracterizan por una mayor disponibilidad de nutrientes (Poore et al., 2012). En Galápagos, los sitios en islas de mediana y alta productividad tienden a estar dominados por algas como *Ulva* sp. en presencia de herbívoros, mientras que los sitios en las islas de baja productividad estaban dominados por las algas incrustantes. Las diferencias en la temperatura y los niveles de nutrientes entre las latitudes tropicales y templadas y en los tipos de consumidores presentes en las ubicaciones tropicales frente a las templadas podrían contribuir a estas diferencias (Gaines y Lubchenco 1982).

Entre las limitaciones de este estudio están, en primer instancia la identificación de grupos de macroalgas, ya que como se mencionó en la metodología, la forma en la que se analizó la cobertura de las mismas fue utilizando fotografías de video-transectos de los sitios de estudio, no obstante para su correcta identificación es necesaria una experiencia en cuanto a morfología y estructura de algas. Otro posible limitante resulta en que tras el análisis de los videos, no todos los archivos contaban con una calidad adecuada o duración idónea para extraer las 25 fotografías necesarias para la identificación, al mismo tiempo que la presencia de las macroalgas en cada fotografía no tenían la misma calidad debido a que el sustrato era heterogéneo. Habiendo dicho esto, en este estudio se agruparon a la mayor parte de algas en grupos funcionales, por lo que una identificación más fina tampoco fue necesaria. Una excepción a esto fueron *Ulva* sp. y *Lithophyllum* sp., sin embargo la morfología de estas algas es muy simple, por lo que su identificación no se vio afectada por la calidad de las fotos. Por otro lado, para este estudio se analizaron únicamente 2 transectos por sitio de 4 de 6 sitios, por lo que mis resultados corresponden a un submuestreo. Esto pudo haber tenido una influencia en los patrones encontrados en los resultados aquí expuestos. Una vez que se analice el resto de datos (4 transectos por sitio, 6 sitios en total) puede darse que el efecto por parte de

herbívoros sea más evidente ya que dentro de este estudio sólo se encontró al erizo verde en pocos sitios y al parecer es el principal responsable de crear los baldíos de erizos, debido a que fomenta el crecimiento excesivo de algas incrustantes. Sin embargo, mis resultados en general proponen que aunque en diferente magnitud, son tanto el factor ascendente como el descendente los que generan una presión sobre la comunidad de productores primarios. Mis resultados no permiten conocer la certeza de los cambios que existen a lo largo de todo el archipiélago, pero sí muestran que existen diferencias de cobertura en función de la disponibilidad de nutrientes (zonas de afloramiento), de la estación y de la presencia de consumidores como los erizos de mar.

En conclusión mis resultados señalan que los cambios temporales son fundamentales, al menos durante el período en que se desarrolló mi investigación debido a que esta dinámica en la estructura de la comunidad está relacionada al nivel de pastoreo por parte de algunos herbívoros en función de la temperatura. Los efectos de herbivoría en el caso del erizo lapicero parecen no ejercer presión en la dinámica de las poblaciones de macroalgas, algo inesperado estando este consumidor presentes en todos los sitios de estudio durante ambas estaciones en niveles de abundancia considerables sugiriendo entonces que no prima la abundancia de estos consumidores lo que genere un cambio sobre los productores primarios sino los cambios de la demanda metabólica generada por la estacionalidad. Lo opuesto ocurre con el erizo verde donde tiene mayor cantidad de individuos en el sitio conocido como LaBot durante la estación caliente sugiriendo que existe una posible relación por parte de este consumidor sobre las macroalgas, refiriéndonos entonces a una medida de control descendente solo para esta especie.

Finalmente, mis resultados enfatizan la profunda transformación que el cambio climático global puede traer a los ecosistemas marinos, incluidos los cambios en la composición, las interacciones a nivel ecológico y la productividad (Fields et al. 1993). La

biota de Galápagos, tiene un alto nivel de endemismo, y al estar aislada y expuesta a diferentes corrientes oceanográficas, es propensa a cambios a nivel de la comunidad como efecto de las variaciones ambientales actuales. Si las condiciones de la estación caliente se intensifican en las islas, es decir, aumenta el nivel de la temperatura, podemos anticipar una mayor estocasticidad ambiental, niveles más bajos de nutrientes, productividad y biomasa reducidas, reducciones en las densidades de los consumidores, extinciones de especies de algas y otros macroinvertebrados, en consecuencia reducciones en la diversidad. Estos efectos tendrán consecuencias económicas y ecológicas, ya que muchos de los principales consumidores serán los más afectados, como aves, peces, iguanas y lobos marinos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrew, N. 1993. Spatial heterogeneity, sea urchin grazing, and habitat structure on reefs in temperate Australia. *Ecology* 74:292–302.
- Baum J, y Worm B. 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *J Anim Ecol* 78:699–714.
- Brandt, M. y Guarderas, P. 2002. Erizos de mar. En: *Reserva Marina de Galápagos. Línea Base de la Biodiversidad*. (Danulat, E. & G.J. Edgar eds.). pp 396-418. Fundación Charles Darwin/Servicio Parque Nacional Galápagos. Santa Cruz Galápagos, Ecuador.
- Brandt, M. 2003. Influencia del Erizo Lapicero, *Eucidaris Thouarsii*, en la Estructura de la Comunidad Submarina de la Cara norte del Islote Camano, Galápagos. Master thesis, *Universidad San Francisco de Quito*, Ecuador.
- Brandt, M., Witman, J., y Chiriboga, A. 2012. Influence of a dominant consumer species reverses at increased diversity. *Ecology* 93:868–878.
- Brawley, S.. 1992. Mesoherbivores. Plant-animal interactions in the marine benthos. *Clarendon Press* 235-263.
- Bruno, J., Carr, L. y O'Connor, M. 2015. Exploring the role of temperature in the ocean through metabolic scaling. *Ecology* 96:3126–3140.
- Burkepile, D. y Hay, M. 2006. Herbivore vs. nutrient control of marine primary producers: context dependent effects. *Ecology* 87:3128–3139.

- Chan, C., y Phang, M. 2006. Trends in seaweed research. *TRENDS in Plant Science* 11:165-166.
- Chapman, A. y Johnson, C. 1990. Disturbance and organization of macroalgal assemblages in the Northwest Atlantic. *Hydrobiologia* 192:77–121.
- Carpenter, S. y Kitchell, J. 1985. Plankton community structure and limnetic primary production. *Am. Nut.* 124:159-172.
- Carpenter, S., Cole, J., Hodgson, J., Kitchell, J., Pace, M., Bade, D. et al. 2001. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecol. Monogr* 71:163–186.
- Carr, L y Bruno J. 2013. Warming increases the top-down effects and metabolism of a subtidal herbivore. *PeerJ* 1:e109.
- Carr, L., Gittman, R. y Bruno, J. 2018. Temperature Influences Herbivory and Algal Biomass in the Galápagos Islands. *Frontiers in Marine Science*. 5:33-89.
- Chavez, F., y Brusca, R. 1991. The Galapagos Islands and their relation to oceanographic processes in the tropical Pacific. *Galápagos Marine Invertebrates*. 9–33.
- Clarke, K. 1990. Detecting change in benthic community structure. In: Proceedings XIVth International Biometric Conference. *Invited Papers*, 131-42
- Kennish, R. y Williams, G. y Lee, S. 1996, Algal seasonality on an exposed rocky shore in Hong Kong and the dietary implications for the herbivorous crab *Grapsus albolineatus*. *Marine Biology* 125:55-64

- Crawley, M. 1983. *Herbivory: the Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Dawes, C. 1998. *Marine botany*, 2nd ed. John Wiley & Sons, New York.
- Edgar, G., Banks, S., Fariña, J., Calvopiña, M. y Martínez, C. 2004. Regional Biogeography of hallow reef fish and macro-invertebrate communities in the Galapagos archipelago. *Journal of Biogeography* 31:1107–1124.
- Edgar, G., Banks, S., Bessudo, A., Cortés, S., et al. 2011. Variation in reef fish and invertebrate communities with level of protection from fishing across the eastern tropical Pacific seascape. *Global Ecology and Biogeography* 20:730–4
- Estes, J. y Duggins, D. 1995. Sea otters and kelp forests in Alaska: generality and variation in a community ecological paradigm. *Ecological Monographs* 65:75–100.
- Feldman, G. 1986. Patterns of phytoplankton production around the Galápagos Islands. In: Bowman M, Yentsch C, Peterson W (eds) Tidal mixing and plankton dynamics. Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies 17. Springer 77–106.
- Fields, P., Graham, H., Rosenblatt, R. y Somero, G. 1993. Effects of expected global climate change on marine faunas. *Trends in Ecology and Evolution*. 8:361– 367.
- Gaines, S. y Lubchenco, J. 1982. A unified approach to marine plant-herbivore interactions 2. Biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:111–138.
- Glynn, W., Wellington, G., Birkeland, C. 1979. Coral reef growth in Galapagos: limitation by sea urchins. *Science* 203:47–49

- Glynn, P. 2004. High complexity food webs in low-diversity Eastern Pacific reef-coral communities. *Ecosystems* 7:358–367.
- Guidetti, P., Verginella, L., Viva, C., Odorico, R. y Boero, F., 2005. Protection effects on fish assemblages, and comparison of two visual-census in shallow artificial rocky habitats in the northern Adriatic Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85:247–255.
- Hairston, N., Smith F. y Slobodkin, L. 1960 . Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist* 94:421–425.
- Hay, M. 1991. Marine-terrestrial contrast in the ecology of plant chemical defenses against herbivores. *Trends in Ecology & Evolution* 6:362-365.
- Houvenaghel, G. 1978. Oceanographic conditions in the Ga lapagos archipelago and their relationships with life on the islands. In: Boje R, Tomczak M (eds) Upwelling Ecosystems. *Springer-Verlag*, Berlin.
- Irving, D., y Witman, J. 2009. Positive effects of damselfish overriddenegative effects of urchins to prevent an algal habitat switch. *J. Ecology* 97:337–347.
- Krutwa, A. 2014. Small-scale Differences in Tropical Subtidal Rocky Reef Communities of Floreana Island, Galapagos. Doctoral thesis. Bremen University.
- Laurie, A. 1990. Effects of the 1982–1983 El Nino-Southern Oscillation event on marine iguanas (*Amblyrhynchus cristatus* Bell, 1825) populations on Galapagos. *Elsevier Oceanography* 52:361-368.

- Litzow, M. y Ciannelli, D. 2007. Oscillating trophic control induces community reorganization in a marine ecosystem. *Ecology Letters* 10:1124–1134.
- Lobban, C. y Harrison, P. 1994. Seaweed ecology and physiology. *Cambridge University Press*, Cambridge.
- Menge, B. 1992. Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores? *Ecology* 73:755–765
- Menge, B. y Branch, G. 2001. “Rocky intertidal communities,” in *Marine Community Ecology*, eds M. D. Bertness, M. E. Hay, and S. D. Gaines (Sunderland, MA: Sinauer Associates), 221–251.
- Menge, B., Sanford, E., Daley, B., Freidenburg, T. Hudson, G., y Lubchenco, J. 2002. Inter-hemispheric comparison of bottom-up effects on community structure: insights revealed using the comparative-experimental approach. *Ecological Research* 17:1–16.
- Ogden, J. 1976. The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Environmental Biology of Fishes* 3:4-96.
- Okey, T., Banks, S., Born, A., Bustamante, R., Calvopiña, M., Edgar, G.J. et al. 2004. A trophic model of a Galapagos subtidal rocky reef for evaluating fisheries and conservation strategies. *Ecological Modelling* 172:383–401.
- Pace, M., Cole, J., Carpenter, R. y Kitchell, J. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14:483-488.
- Paine, R. 1980. Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature* 355:73–75.

- Poore, A., Campbell, H., Coleman, R., Edgar, J., Jormalainen, V., Reynolds, P., Sotka, E., Stachowicz, J., Taylor, R., Vanderklift, M. y Duffy, J. 2012. Global patterns in the impact of marine herbivores on benthic primary producers. *Ecology letters* 15:912-922.
- Power, M. 1992 . Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* 73:733–746.
- Prathep, A. 2005. Spatial and temporal variations in diversity and percentage cover of macroalgae at Sirinart Marine National Park, Phuket Province, Thailand. *Science* 31:225-233.
- Santelices, B. 1990. Patterns of organization of intertidal and shallow sublittoral vegetation in wave exposed hábitats of central Chile. *Hydrobiología* 192:33-57.
- Shurin, J., Kratina, P., Greig, S., Thompson, L., Carvalho- Pereira, T. 2012. Warming modifies trophic cascades and eutrophication in experimental freshwater communities. *Ecology* 93:1421–1430.
- Summarco, L. 1982. Echinoid grazing as a structuring force in coral communities: whole reef manipulations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 61:31–55.
- Svensson, F., Karlsson, E., Gårdmark, A., Olsson, J., Adill, A., Zie, J., et al. 2017. In situ warming strengthens trophic cascades in a coastal food web. *Oikos* 126,:1150–1161.
- Steneck, R., Graham, H., Bourque, B., Corbett, D., Erlandson, J., Estes, J. y Tegner, M. 2002. Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Marine Sciences* 69:476–498.

- Stephenson A. y Stephenson T. 1972. *Life Between Tidemarks on Rocky Shores*, W. H. Freeman and Company, San Francisco, USA.
- Ruiz-Ramos, D., Hernández-Delgado, A. y Schizas, V. 2011. Population status of the long spined urchin *Diadema antillarum* in Puerto Rico 20 years after a mass mortality event. *Bulletin of Marine Sciences* 87(1):113-127.
- Ruttenberg, B. 2001. Effects of artisanal fishing on marine communities in the Galapagos Islands. *Conservation Biology* 15:1691–1699.
- Sanford, E. 1999. Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature. *Science* 283:2095–2097.
- Viaroli, P., Naldi, M., Bondavalli, C. y Bencivelli, S. 1996. Growth of the seaweed *Ulva rigida* C. Agardh in relation to biomass densities, internal nutrient pools and external nutrient supply in the Sacca di Goro lagoon (Northern Italy). *Hydrobiologia* 329:93-103.
- Villalobos B, Gómez M. y Pérez R. 2008. Temporal variation of the sea urchin *Diadema mexicanum* population density at Bahias de Huatulco, Western Mexico. *Revista de Biología Tropical* 56(3):255-263.
- Vinueza, L. Branch, R, Branch, M. y Bustamante, R. 2006. Top-down herbivory and bottom-up El Niño effects on Galápagos rocky-shore communities. *Ecological Monographs* 76:111–131.
- Vinueza, L., Menge, B., Ruiz, D., y Palacios, D. 2014. Oceanographic and climatic variation drive top-down/bottom-up coupling in the Galápagos intertidal meta-ecosystem. *Ecological Monographs* 84:411–434.

- Wise, M. y Abrahamson, W. 2007. Effects of resource availability on tolerance of herbivory: a review and assessment of three opposing models. *American Naturalist* 169:443-454.
- Witman, J. 1985. Refuges, biological disturbance, and rocky subtidal community structure in New England. *Ecological Monographs* 55:421–445.
- Witman, J., Brandt, M. y Smith, F. 2010. Coupling between subtidal prey and consumers along a mesoscale upwelling gradient in the Galapagos Islands. *Ecological Monographs* 80(1):153–177.
- Witman, J. y Dayton, P. 2001. Rocky subtidal communities. *Marine community ecology* 339–366.
- Wyrski, K., 1992: Global sea level rise. *Earth Environment* 37:215-226.

ANEXO A: TABLAS

Tabla 1. Sitios de estudio, sus abreviaciones y niveles de afloramiento.

Sitio	Abreviaciones	Isla	Nivel de Afloramiento	Referencia	Temperatura Promedio °C (Abril - Agosto)
Punta Cormorant	PCorm	Floreana	Bajo	(Witman et al., 2010).	22.6
Cabo Ibbetson	CabIb	Pinta		(Edgar et al., 2004).	22.9
La Botella	LaBot	Floreana	Alto	(Witman et al., 2010).	21.8
Punta Espinoza	PEspi	Fernandina		(Edgar et al., 2004).	20.5

Tabla 2. Análisis de Varianza (ANOVA) de dos factores (Factor 1: Estación, Factor 2: Sitio), sobre la abundancia de los grupos funcionales de algas y erizos.

Grupo Taxonómico	Factor	Suma de Cuadrados	F Ratio	Prob > F
Algas				
<i>Ulva</i> sp.	Estación	1.7959	14.1438	0.0002
	Sitio	35.4764	93.1337	<0.0001
	Sitio*Estación	7.6485	20.0791	<0.0001
<i>Lithophyllum</i> sp.	Estación	0.3469	3.1148	0.0784
	Sitio	23.0984	69.1432	<0.0001
	Sitio*Estación	7.7952	23.3343	<0.0001
Algas Filamentosas	Estación	0.4884	17.826	<0.0001
	Sitio	0.7512	9.1396	<0.0001
	Sitio*Estación	1.3415	16.3222	<0.0001
Algas Macrófitas Corticadas	Estación	0.1163	6.4117	0.0117
	Sitio	1.3753	25.2644	<0.0001
	Sitio*Estación	0.5565	10.223	<0.0001
Otras Algas Incrustantes	Estación	4.1595	109.4556	<0.0001
	Sitio	9.0436	79.3271	<0.0001
	Sitio*Estación	3.0815	27.0296	<0.0001
Erizos				
<i>Eucidaris galapagensis</i>	Estación	124251.13	9.6179	0.0049
	Sitio	654762.25	16.8943	<0.0001
	Sitio*Estación	159077.63	4.1046	0.0174
<i>Lytechinus semituberculatus</i>	Estación	3260.2813	4.7582	0.0392
	Sitio	9191.3438	4.4714	0.0125
	Sitio*Estación	9227.8438	4.4891	0.0123

Tabla 3. Análisis de Similitud (ANOSIM) de un factor (Factor 1: Estación-Sitio). R-global =0.583, p= 0.001.

Comparación entre grupos de Factor 1	R	Significancia
FRÍA-LaBot. FRÍA-PCorm	0.691	0.001
FRÍA-LaBot. FRÍA-PEspi	0.262	0.001
FRÍA-LaBot. FRÍA-CabIb	0.816	0.001
FRÍA-LaBot. CALIENTE-LaBot	0.616	0.001
FRÍA-LaBot. CALIENTE-PCorm	0.487	0.001
FRÍA-LaBot. CALIENTE-PEspi	0.684	0.001
FRÍA-LaBot. CALIENTE-CabIb	0.706	0.001
FRÍA-PCorm. FRÍA-PEspi	0.723	0.001
FRÍA-PCorm. FRÍA-CabIb	0.765	0.001
FRÍA-PCorm. CALIENTE-LaBot	0.212	0.001
FRÍA-PCorm. CALIENTE-PCorm	0.322	0.001
FRÍA-PCorm. CALIENTE-PEspi	0.894	0.001
FRÍA-PCorm. CALIENTE-CabIb	0.133	0.001
FRÍA-PEspi. FRÍA-CabIb	0.764	0.001
FRÍA-PEspi. CALIENTE-LaBot	0.692	0.001
FRÍA-PEspi. CALIENTE-PCorm	0.612	0.001
FRÍA-PEspi. CALIENTE-PEspi	0.476	0.001
FRÍA-PEspi. CALIENTE-CabIb	0.716	0.001
FRÍA-CabIb. CALIENTE-LaBot	0.477	0.001
FRÍA-CabIb. CALIENTE-PCorm	0.875	0.001
FRÍA-CabIb. CALIENTE-PEspi	0.987	0.001
FRÍA-CabIb. CALIENTE-CabIb	0.769	0.001
CALIENTE-LaBot. CALIENTE-PCorm	0.373	0.001
CALIENTE-LaBot. CALIENTE-PEspi	0.910	0.001
CALIENTE-LaBot. CALIENTE-CabIb	0.239	0.001
CALIENTE-PCorm. CALIENTE-PEspi	0.879	0.001
CALIENTE-PCorm. CALIENTE-CabIb	0.110	0.001
CALIENTE-PEspi. CALIENTE-CabIb	0.905	0.001

Tabla 4. Análisis de Similitud (ANOSIM) de dos factores. Factor 1: Estación (R-global = 0.546, p= 0.001), Factor 2: Sitio (R-global = 0.586, p= 0.001).

Comparación entre grupos de Factor 2	R	Significancia
LaBot. PCorm	0.532	0.001
LaBot. PEspi	0.586	0.001
LaBot. CabIb	0.527	0.001
PCorm. PEspi	0.801	0.001
PCorm. CabIb	0.437	0.001
PEspi. CabIb	0.834	0.001

Tabla 5. Análisis de Contribución de Especies (SIMPER) de un factor (Factor 1: Estación-Sitio). Similitud en base a Bray- Curtis. Datos transformados con arcoseno y raíz cuadrada. SD = Desviación Estándar.

Grupo	Similitud Promedio	Especies	Abundancia Promedio	Similitud Promedio	Sim/SD	Contrib%	Cum%
FRÍA-LaBot	81.00	<i>Lithophyllum</i> sp.	0.90	40.07	6.59	49.47	49.47
		<i>Ulva</i> sp.	0.77	32.03	2.61	39.55	89.02
FRÍA-PCorm	81.72	<i>Lithophyllum</i> sp.	0.93	40.22	10.25	49.22	49.22
		Otras Algas Incrustantes	0.60	23.81	4.67	29.14	78.36
FRÍA-PEspi	63.70	<i>Ulva</i> sp.	0.96	49.54	2.03	77.77	77.77
FRÍA-CabIb	85.38	<i>Lithophyllum</i> sp.	1.09	73.11	7.47	85.64	85.64
CALIENTE-LaBot	84.52	<i>Lithophyllum</i> sp.	1.04	47.69	6.89	56.43	56.43
		Otras Algas Incrustantes	0.60	26.46	6.61	31.31	87.74
CALIENTE-PCorm	85.93	<i>Lithophyllum</i> sp.	0.84	35.72	7.49	41.57	41.57
		Otras Algas Incrustantes	0.74	30.29	6.14	35.25	76.82
CALIENTE-PEspi	78.45	<i>Ulva</i> sp.	0.83	29.60	4.88	37.73	37.73
		<i>Lithophyllum</i> sp.	0.68	22.09	3.69	28.16	65.89
		Algas Macrófitas Corticadas	0.50	15.09	2.02	19.23	85.12
CALIENTE-CabIb	83.72	<i>Lithophyllum</i> sp.	0.89	37.02	6.22	44.22	44.22
		Otras Algas Incrustantes	0.76	31.42	8.40	37.53	81.74

Tabla 6. Análisis de Contribución de Especies (SIMPER) de un factor (Factor 1: Estación-Sitio). Disimilitud entre grupos en base a Bray- Curtis. Datos transformados con arcoseno y raíz cuadrada. SD = Desviación Estándar.

Grupo	Especies	Abundancia Promedio	Abundancia Promedio	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Grupo FRÍA-LaBot & FRÍA-PCorm - Disimilitud Promedio: 35.69 %							
FRÍA-LaBot & FRÍA-PCorm		FRÍA LaBot	FRÍA PCorm				
	<i>Ulva</i> sp.	0.77	0.25	13.14	1.81	36.83	36.83
	Algas Filamentosas	0.00	0.44	10.32	1.75	28.91	65.74
	Otras Algas Incrustantes	0.34	0.60	7.55	1.27	21.16	86.90
Grupo FRÍA-LaBot & FRÍA-PEspi - Disimilitud Promedio: 35.61 %							
FRÍA-LaBot & FRÍA-PEspi		FRÍA LaBot	FRÍA PEspi				
	<i>Lithophyllum</i> sp.	0.90	0.47	13.61	1.25	38.20	38.20
	<i>Ulva</i> sp.	0.77	0.96	8.89	1.14	24.98	63.18
	Otras Algas Incrustantes	0.34	0.14	8.59	1.30	24.11	87.29
Grupo FRÍA-PCorm & FRÍA-PEspi - Disimilitud Promedio: 59.92							
FRÍA-PCorm & FRÍA-PEspi		FRÍA PCorm	FRÍA PEspi				
	<i>Ulva</i> sp.	0.25	0.96	19.80	1.85	33.05	33.05
	<i>Lithophyllum</i> sp.	0.93	0.47	13.54	1.28	22.60	55.65
	Otras Algas Incrustantes	0.60	0.14	13.22	2.19	22.06	77.71
Grupo FRÍA-LaBot & FRÍA-CabIb - Disimilitud Promedio: 37.27 %							
FRÍA-LaBot & FRÍA-CabIb		FRÍA LaBot	FRÍA CabIb				
	<i>Ulva</i> sp.	0.77	0.04	21.15	2.88	56.75	56.75
	Otras Algas Incrustantes	0.34	0.32	7.76	1.26	20.81	77.56
Grupo FRÍA-PCorm & FRÍA-CabIb - Disimilitud Promedio: 32.40 %							
FRÍA-PCorm & FRÍA-CabIb		FRÍA PCorm	FRÍA CabIb				
	Algas Filamentosas	0.44	0.00	12.15	1.74	37.49	37.49
	Otras Algas Incrustantes	0.60	0.32	9.00	1.33	27.77	65.27
	<i>Ulva</i> sp.	0.25	0.04	6.46	1.01	19.95	85.22
Grupo FRÍA-PEspi & FRÍA-CabIb: Disimilitud Promedio: 65.49 %							
FRÍA-PEspi & FRÍA-CabIb		FRÍA PEspi	FRÍA CabIb				
	<i>Ulva</i> sp.	0.96	0.04	30.83	2.31	47.08	47.08
	<i>Lithophyllum</i> sp.	0.47	1.09	21.52	1.40	32.86	79.94
Grupo FRÍA-LaBot & CALIENTE-LaBot - Disimilitud Promedio: 29.38 %							
FRÍA-LaBot & CALIENTE-LaBot		FRÍA LaBot	CALIENTE LaBot				
	<i>Ulva</i> sp.	0.77	0.30	12.28	1.72	40.95	40.95
	Otras Algas Incrustantes	0.34	0.60	7.28	1.18	24.30	65.25
	Algas Filamentosas	0.00	0.20	4.37	0.87	14.57	79.82
Grupo FRÍA-PCorm & CALIENTE-LaBot - Disimilitud Promedio: 19.94 %							
FRÍA-PCorm & CALIENTE-LaBot		FRÍA PCorm	CALIENTE LaBot				

	Algas Filamentosas	0.44	0.20	7.98	1.31	40.05	40.05
	<i>Ulva</i> sp.	0.25	0.30	6.25	1.27	31.35	71.40
Grupo FRÍA-PEspi & CALIENTE-LaBot - Disimilitud Promedio: 56.04 %							
FRÍA-PEspi & CALIENTE-LaBot		FRÍA PEspi	CALIENTE LaBot				
	<i>Ulva</i> sp.	0.96	0.30	19.02	1.76	33.95	33.95
	<i>Lithophyllum</i> sp.	0.47	1.04	16.14	1.35	28.79	62.74
	Otras Algas Incrustantes	0.14	0.60	13.45	2.25	24.01	86.75
Grupo FRÍA-CabIb & CALIENTE-LaBot - Disimilitud Promedio: 24.87 %							
FRÍA-CabIb & CALIENTE-LaBot		FRÍA CabIb	CALIENTE LaBot				
	Otras Algas Incrustantes	0.32	0.60	8.97	1.31	36.05	36.05
	<i>Ulva</i> sp.	0.04	0.30	7.77	1.34	31.26	67.32
	Algas Filamentosas	0.00	0.20	5.08	0.87	20.42	87.74
Grupo FRÍA-LaBot & CALIENTE-PCorm - Disimilitud Promedio: 26.46 %							
FRÍA-LaBot & CALIENTE-PCorm		FRÍA LaBot	CALIENTE PCorm				
	Otras Algas Incrustantes	0.34	0.74	9.83	1.47	37.15	37.15
	<i>Ulva</i> sp.	0.77	0.50	7.81	1.35	29.53	66.67
	Algas Filamentosas	0.00	0.21	4.44	0.79	16.77	83.44
Grupo FRÍA-PCorm & CALIENTE-PCorm - Disimilitud Promedio: 21.77 %							
FRÍA-PCorm & CALIENTE-PCorm		FRÍA PCorm	CALIENTE PCorm				
	Algas Filamentosas	0.44	0.21	8.05	1.39	36.97	36.97
	<i>Ulva</i> sp.	0.25	0.50	7.58	1.36	34.80	71.77
Grupo FRÍA-PEspi & CALIENTE-PCorm - Disimilitud Promedio: 48.74 %							
FRÍA-PEspi & CALIENTE-PCorm		FRÍA PEspi	CALIENTE PCorm				
	Otras Algas Incrustantes	0.14	0.74	16.04	2.31	32.91	32.91
	<i>Ulva</i> sp.	0.96	0.50	13.70	1.59	28.11	61.01
	<i>Lithophyllum</i> sp.	0.47	0.84	11.86	1.22	24.34	85.35
Grupo FRÍA-CabIb & CALIENTE-PCorm - Disimilitud Promedio: 36.48 %							
FRÍA-CabIb & CALIENTE-PCorm		FRÍA CabIb	CALIENTE PCorm				
	<i>Ulva</i> sp.	0.04	0.50	12.60	2.20	34.54	34.54
	Otras Algas Incrustantes	0.32	0.74	12.09	1.67	33.14	67.68
	<i>Lithophyllum</i> sp.	1.09	0.84	6.65	2.60	18.24	85.92
Grupo CALIENTE-LaBot & CALIENTE-PCorm - Disimilitud Promedio: 20.71 %							
CALIENTE-LaBot & CALIENTE-PCorm		CALIENTE LaBot	CALIENTE PCorm				
	<i>Ulva</i> sp.	0.30	0.50	6.79	1.26	32.78	32.78
	Algas Filamentosas	0.20	0.21	5.59	1.07	27.00	59.78
	<i>Lithophyllum</i> sp.	1.04	0.84	4.41	2.59	21.28	81.06
Grupo FRÍA-LaBot & CALIENTE-PEspi - Disimilitud Promedio: 34.84 %							
FRÍA-LaBot & CALIENTE-PEspi		FRÍA LaBot	CALIENTE PEspi				

	Algas Macrófitas Corticadas	0.09	0.50	9.35	1.88	26.83	26.83
	Algas Filamentosas	0.00	0.43	9.15	1.78	26.25	53.08
	Otras Algas Incrustantes	0.34	0.11	6.67	1.29	19.14	72.22
Grupo FRÍA-PCorm & CALIENTE-PEspi - Disimilitud Promedio: 45.39 %							
FRÍA-PCorm & CALIENTE-PEspi		FRÍA PCorm	CALIENTE PEspi				
	<i>Ulva</i> sp.	0.25	0.83	12.64	1.83	27.85	27.85
	Otras Algas Incrustantes	0.60	0.11	10.66	2.27	23.49	51.34
	Algas Macrófitas Corticadas	0.00	0.50	10.38	2.53	22.86	74.20
Grupo FRÍA-PEspi & CALIENTE-PEspi - Disimilitud Promedio: 42.73 %							
FRÍA-PEspi & CALIENTE-PEspi		FRÍA PEspi	CALIENTE PEspi				
	Algas Macrófitas Corticadas	0.09	0.50	11.26	2.21	26.35	26.35
	<i>Lithophyllum</i> sp.	0.47	0.68	10.06	1.37	23.54	49.89
	Algas Filamentosas	0.02	0.43	9.85	1.72	23.06	72.95
Grupo FRÍA-CabIb & CALIENTE-PEspi - Disimilitud Promedio: 61.15 %							
FRÍA-CabIb & CALIENTE-PEspi		FRÍA CabIb	CALIENTE PEspi				
	<i>Ulva</i> sp.	0.04	0.83	20.22	3.28	33.06	33.06
	Algas Macrófitas Corticadas	0.00	0.50	12.39	2.50	20.25	53.31
	<i>Lithophyllum</i> sp.	1.09	0.68	10.66	1.87	17.43	70.74
Grupo CALIENTE-LaBot & CALIENTE-PEspi - Disimilitud Promedio: 47.91 %							
CALIENTE-LaBot & CALIENTE-PEspi		CALIENTE LaBot	CALIENTE PEspi				
	<i>Ulva</i> sp.	0.30	0.83	11.74	1.71	24.50	24.50
	Otras Algas Incrustantes	0.60	0.11	10.78	2.38	22.50	47.00
	Algas Macrófitas Corticadas	0.01	0.50	10.33	2.37	21.55	68.55
	<i>Lithophyllum</i> sp.	1.04	0.68	7.91	1.70	16.50	85.06
Grupo CALIENTE-PCorm & CALIENTE-PEspi - Disimilitud Promedio: 42.30 %							
CALIENTE-PCorm & CALIENTE-PEspi		CALIENTE PCorm	CALIENTE PEspi				
	Otras Algas Incrustantes	0.74	0.11	13.25	2.69	31.32	31.32
	Algas Macrófitas Corticadas	0.00	0.50	10.23	2.52	24.19	55.50
	Algas Filamentosas	0.21	0.43	7.25	1.41	17.13	72.63
Grupo FRÍA-LaBot & CALIENTE-CabIb - Disimilitud Promedio: 33.43 %							
FRÍA-LaBot & CALIENTE-CabIb		FRÍA LaBot	CALIENTE CabIb				
	<i>Ulva</i> sp.	0.77	0.32	11.56	1.66	34.58	34.58
	Otras Algas Incrustantes	0.34	0.76	10.23	1.51	30.59	65.18
	Algas Filamentosas	0.00	0.32	6.98	1.36	20.87	86.05
Grupo FRÍA-PCorm & CALIENTE-CabIb - Disimilitud Promedio: 19.05 %							
		FRÍA PCorm	CALIENTE CabIb				
FRÍA-PCorm &	Algas Filamentosas	0.44	0.32	6.64	1.23	34.86	34.86

CALIENTE-CabIb	<i>Ulva</i> sp.	0.25	0.32	6.12	1.25	32.12	66.97
	Otras Algas Incrustantes	0.60	0.76	4.01	1.32	21.06	88.03
Grupo FRÍA-PEspi & CALIENTE-CabIb - Disimilitud Promedio: 57.04 %							
FRÍA-PEspi & CALIENTE-CabIb		FRÍA PEspi	CALIENTE CabIb				
	<i>Ulva</i> sp.	0.96	0.32	17.99	1.73	31.54	31.54
	Otras Algas Incrustantes	0.14	0.76	16.54	2.37	29.01	60.54
	<i>Lithophyllum</i> sp.	0.47	0.89	12.76	1.23	22.38	82.92
Grupo FRÍA-CabIb & CALIENTE-CabIb - Disimilitud Promedio: 34.32 %							
FRÍA-CabIb & CALIENTE-CabIb		FRÍA CabIb	CALIENTE CabIb				
	Otras Algas Incrustantes	0.32	0.76	12.62	1.74	36.76	36.76
	Algas Filamentosas	0.00	0.32	8.13	1.35	23.69	60.45
	<i>Ulva</i> sp.	0.04	0.32	7.90	1.37	23.03	83.48
Grupo CALIENTE-LaBot & CALIENTE-CabIb - Disimilitud Promedio: 19.65 %							
CALIENTE-LaBot & CALIENTE-CabIb		CALIENTE LaBot	CALIENTE CabIb				
	Algas Filamentosas	0.20	0.32	6.14	1.21	31.23	31.23
	<i>Ulva</i> sp.	0.30	0.32	5.80	1.21	29.54	60.77
	Otras Algas Incrustantes	0.60	0.76	3.82	1.73	19.46	80.22
Grupo CALIENTE-PCorm & CALIENTE-CabIb - Disimilitud Promedio: 16.81 %							
CALIENTE-PCorm & CALIENTE-CabIb		CALIENTE PCorm	CALIENTE CabIb				
	Algas Filamentosas	0.21	0.32	6.29	1.24	37.41	37.41
	<i>Ulva</i> sp.	0.50	0.32	6.25	1.15	37.17	74.57
Grupo CALIENTE-PEspi & CALIENTE-CabIb - Disimilitud Promedio: 46.22 %							
CALIENTE-PEspi & CALIENTE-CabIb		CALIENTE PEspi	CALIENTE CabIb				
	Otras Algas Incrustantes	0.11	0.76	13.69	2.82	29.62	29.62
	<i>Ulva</i> sp.	0.83	0.32	11.05	1.64	23.91	53.52
	Algas Macrófitas Corticadas	0.50	0.00	10.26	2.50	22.20	75.73

Tabla 7. Análisis de Contribución de Especies (SIMPER) de dos factores (Factor 1: Estación, Factor 2: Sitio). Similitud entre grupos de Factor 1 en base a Bray- Curtis. Datos transformados con arcoseno y raíz cuadrada. SD = Desviación Estándar.

Grupo	Similitud Promedio	Especies	Abundancia Promedio	Similitud Promedio	Sim/SD	Contrib%	Cum.%
FRÍA	77.95	<i>Lithophyllum</i> sp.	0.85	41.53	1.74	53.27	53.27
		<i>Ulva</i> sp.	0.50	21.51	0.87	27.60	80.87
CALIENTE	83.15	<i>Lithophyllum</i> sp.	0.86	35.63	3.28	42.85	42.85
		Otras Algas Incrustantes	0.55	22.22	1.69	26.72	69.57
		<i>Ulva</i> sp.	0.49	15.49	1.26	18.63	88.19

Tabla 8. Análisis de Contribución de Especies (SIMPER) de dos factores (Factor 1: Estación, Factor 2: Sitio). Disimilitud entre grupos de Factor 1 en base a Bray- Curtis. Datos transformados con arcoseno y raíz cuadrada. SD = Desviación Estándar.

Grupo	Disimilitud Promedio	Especies	Abundancia Promedio FRÍA	Abundancia Promedio CALIENTE	Disimilitud Promedio	Dis/SD	Contrib%	Cum.%
FRÍA & CALIENTE	32.2	<i>Ulva</i> sp.	0.50	0.49	8.69	1.36	26.99	26.99
		Algas Filamentosas	0.12	0.29	7.60	1.27	23.60	50.59
		Otras Algas Incrustantes	0.35	0.55	7.05	1.04	21.91	72.50

Tabla 9. Análisis de Contribución de Especies (SIMPER) de dos factores (Factor 1: Estación, Factor 2: Sitio). Similitud entre grupos de Factor 2 en base a Bray- Curtis. Datos transformados con arcoseno y raíz cuadrada. SD = Desviación Estándar.

Grupo	Similitud Promedio	Especies	Abundancia Promedio	Similitud Promedio	Sim/ SD	Contrib %	Cum.%
LaBot	82.76	<i>Lithophyllum</i> sp.	0.97	5.82	53.03	53.03	43.88
		<i>Ulva</i> sp.	0.54	1.21	23.76	76.79	19.67
PCorm	83.83	<i>Lithophyllum</i> sp.	0.89	7.73	45.30	45.30	37.97
		Otras Algas Incrustantes	0.67	4.53	32.27	77.57	27.05
PEspi	71.08	<i>Ulva</i> sp.	0.89	1.94	55.67	55.67	39.57
		<i>Lithophyllum</i> sp.	0.57	1.27	24.47	80.15	17.39
CabIb	84.55	<i>Lithophyllum</i> sp.	0.99	2.78	65.13	65.13	55.07
		Otras Algas Incrustantes	0.54	1.66	25.75	90.88	21.77

Tabla 10. Análisis de Contribución de Especies (SIMPER) de dos factores (Factor 1: Estación, Factor 2: Sitio). Disimilitud entre grupos de Factor 2 en base a Bray- Curtis. Datos transformados con arcoseno y raíz cuadrada. SD = Desviación Estándar.

Especies:	Abundancia Promedio	Abundancia Promedio	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Grupo LaBot & PCorm - Disimilitud Promedio: 28.20 %						
	LaBot	PCorm				
<i>Ulva</i> sp.	0.54	0.37	9.97	1.40	35.34	35.34
Algas Filamentosas	0.10	0.33	7.95	1.31	28.21	63.55
Otras Algas Incrustantes	0.47	0.67	5.59	1.15	19.81	83.36
Grupo LaBot & PEspi - Disimilitud Promedio: 41.76 %						
	LaBot	PEspi				
<i>Lithophyllum</i> sp.	0.97	0.57	10.76	1.21	25.76	25.76
<i>Ulva</i> sp.	0.54	0.89	10.32	1.38	24.70	50.46
Otras Algas Incrustantes	0.47	0.12	9.68	1.68	23.19	73.64
Grupo PCorm & PEspi - Disimilitud Promedio 51.11 %						
	PCorm	PEspi				
<i>Ulva</i> sp.	0.37	0.89	13.50	1.27	26.42	26.42
Otras Algas Incrustantes	0.67	0.12	13.23	2.41	25.89	52.31
Algas Filamentosas	0.33	0.23	9.23	1.47	18.06	70.37
Grupo LaBot & CabIb - Disimilitud Promedio: 28.46 %						
	LaBot	CabIb				
<i>Ulva</i> sp.	0.54	0.18	13.48	1.37	47.36	47.36
Otras Algas Incrustantes	0.47	0.54	5.79	1.15	20.34	67.70
<i>Lithophyllum</i> sp.	0.97	0.99	4.78	1.59	16.79	84.49
Grupo PCorm & CabIb - Disimilitud Promedio: 24.60 %						
	PCorm	CabIb				
Algas Filamentosas	0.33	0.16	9.22	1.36	37.46	37.46
<i>Ulva</i> sp.	0.37	0.18	6.36	1.07	25.83	63.30
Otras Algas Incrustantes	0.67	0.54	5.60	0.93	22.77	86.07
Grupo PEspi & CabIb - Disimilitud Promedio: 55.85 %						
	PEspi	CabIb				
<i>Ulva</i> sp.	0.89	0.18	20.94	1.45	37.49	37.49
<i>Lithophyllum</i> sp.	0.57	0.99	13.35	0.96	23.90	61.39
Otras Algas Incrustantes	0.12	0.54	11.78	1.82	21.10	82.49

ANEXO B: FIGURAS



Figura 1. Mapa del archipiélago de Galápagos con los respectivos sitios de estudio

 Zonas de afloramiento alto y
  zonas de bajo afloramiento.

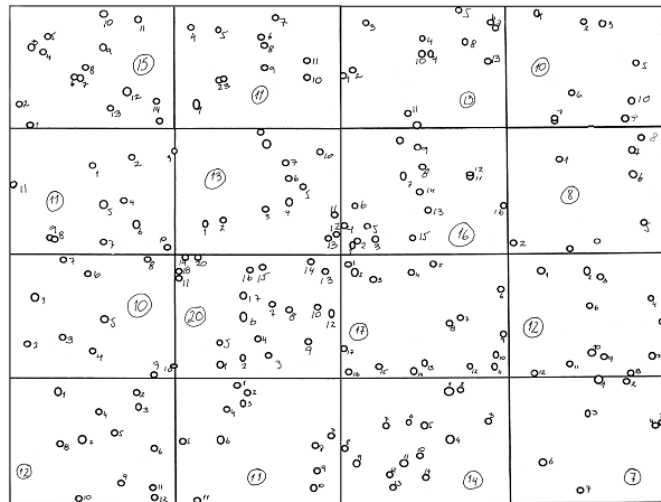


Figura 2. Modelo de sistema de puntos al azar utilizado para la identificación de macroalgas en los fotogramas.

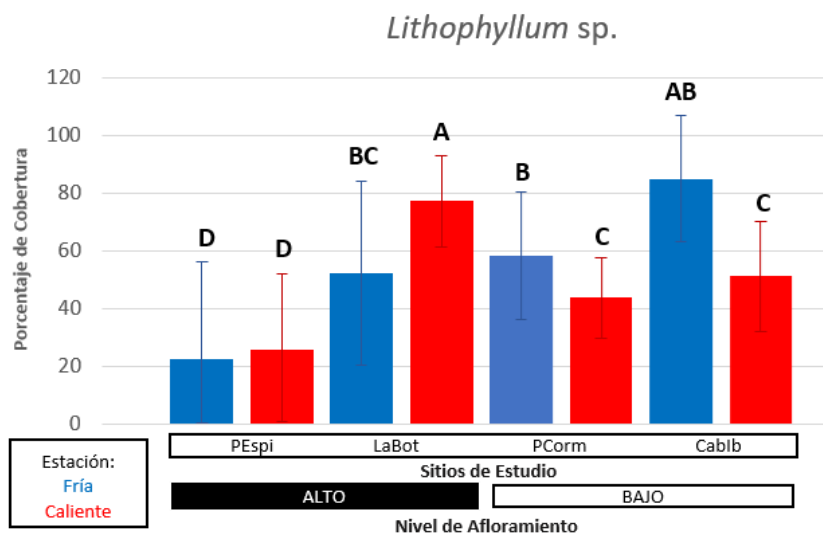


Figura 3. Abundancia (% de cobertura) de *Lithophyllum sp.* en los sitios de muestreo durante las temporadas fría y caliente. Las letras sobre las barras representan las diferencias significativas entre grupos (pruebas de Post-hoc Tukey).

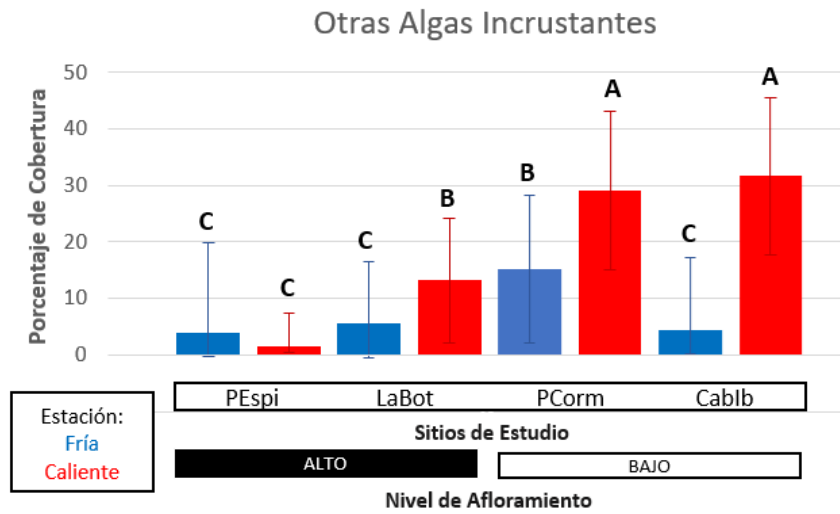


Figura 4. Abundancia (% de cobertura) de Otras Algas Incrustantes en los sitios de muestreo durante las temporadas fría y caliente. Las letras sobre las barras representan las diferencias significativas entre grupos (pruebas de Post-hoc Tukey).

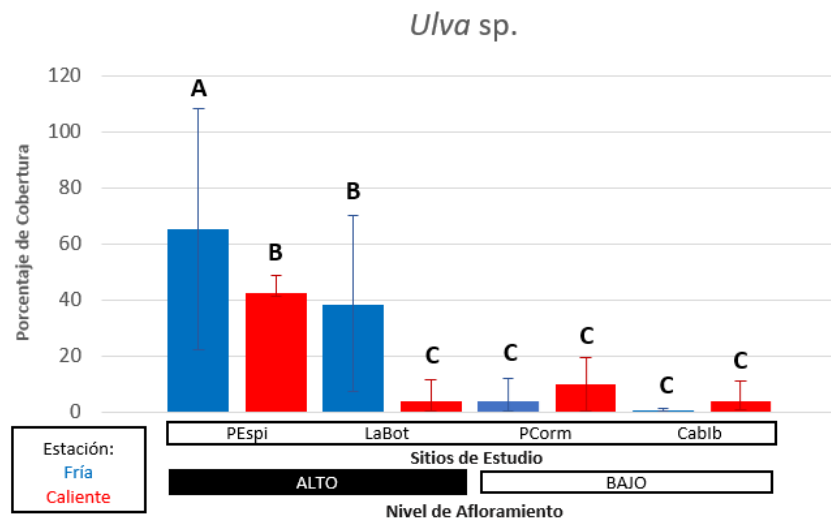


Figura 5. Abundancia (% de cobertura) de *Ulva* sp. en los sitios de muestreo durante las temporadas fría y caliente. Las letras sobre las barras representan las diferencias significativas entre grupos (pruebas de Post-hoc Tukey).

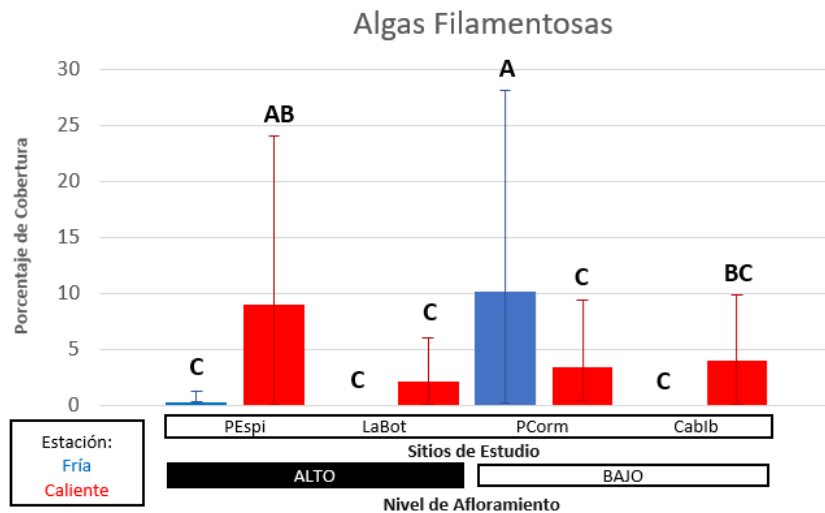


Figura 6. Abundancia (% de cobertura) de Algas Filamentosas en los sitios de muestreo durante las temporadas fría y caliente. Las letras sobre las barras representan las diferencias significativas entre grupos (pruebas de Post-hoc Tukey).

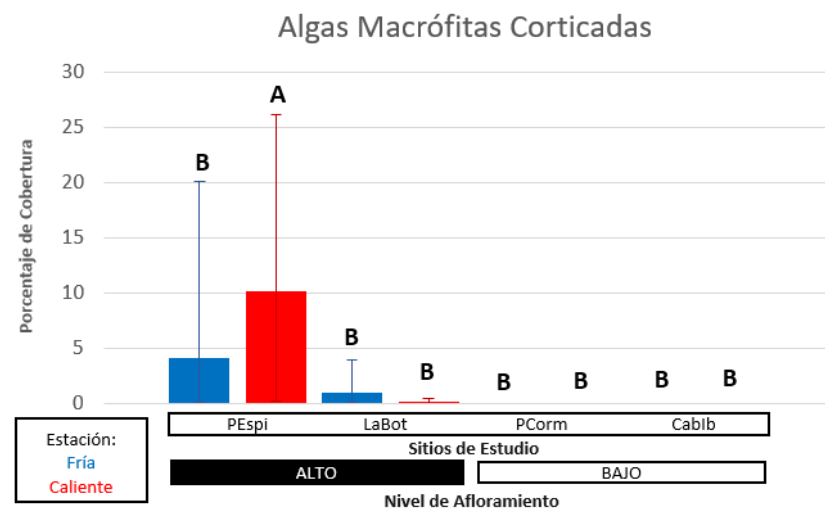


Figura 7. Abundancia (% de cobertura) de Algas Macrófitas Corticadas en los sitios de muestreo durante las temporadas fría y caliente. Las letras sobre las barras representan las diferencias significativas entre grupos (pruebas de Post-hoc Tukey).

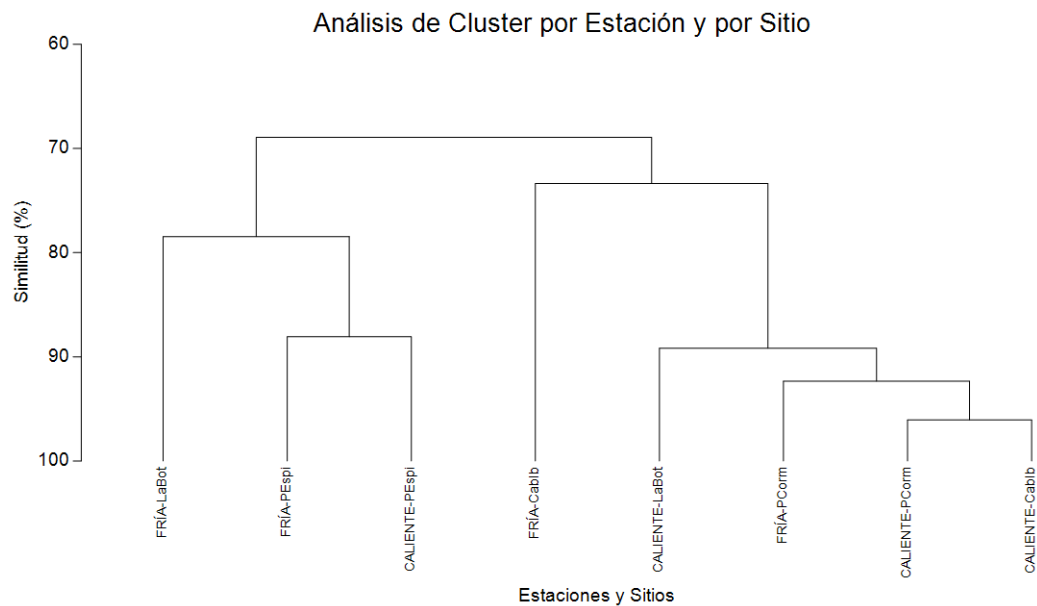


Figura 8. Análisis de Cluster por Estación y por Sitio.

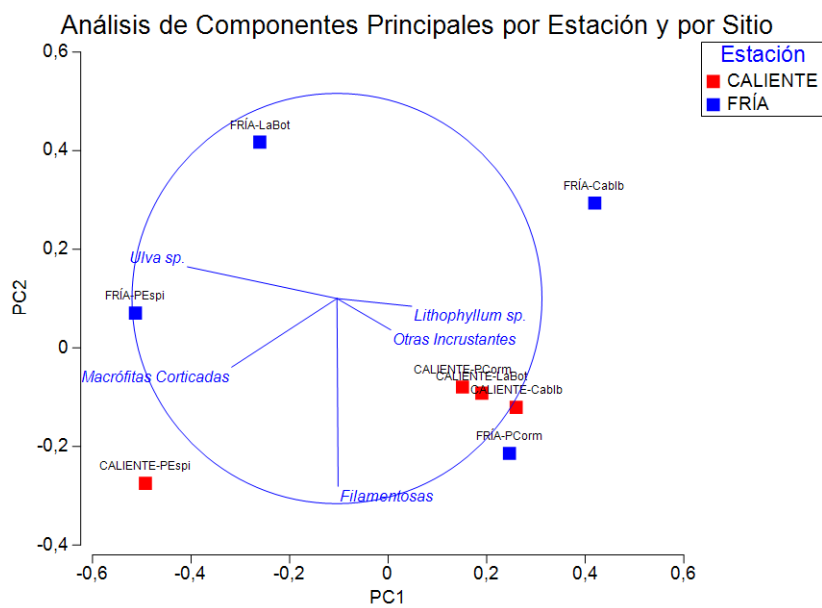


Figura 9. Análisis de Componentes Principales por Estación y por Sitio.

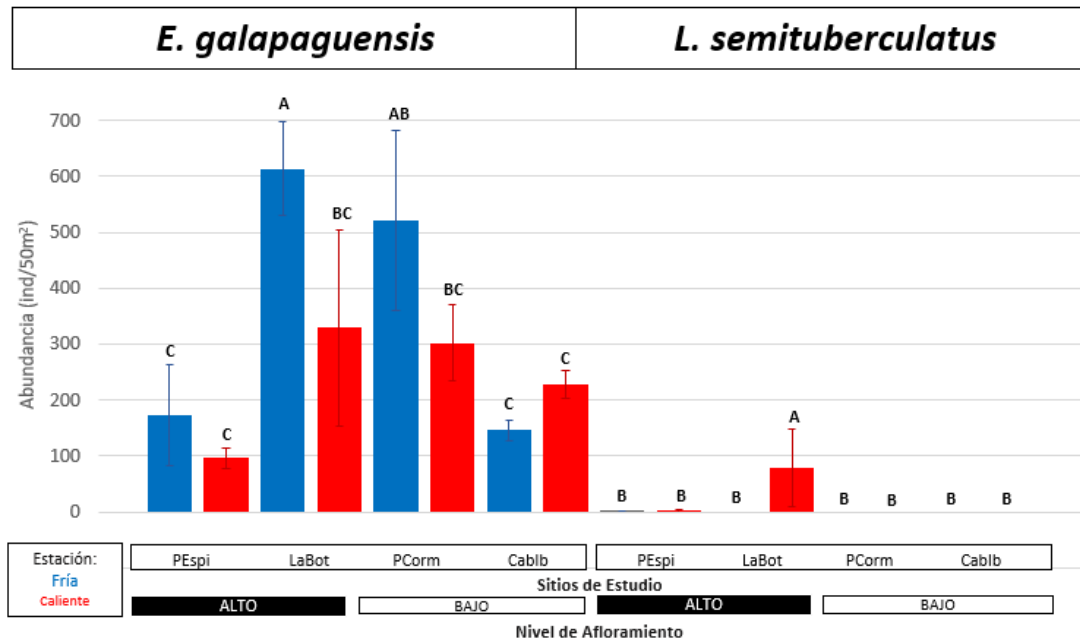


Figura 10. Abundancia (ind/50m²) de erizos *Eucidaris galapaguensis* y *Lytechinus semituberculatus* en los sitios de muestreo durante las temporadas fría y caliente. Las letras sobre las barras representan las diferencias significativas entre grupos (pruebas de Post-hoc Tukey).