

Universidad San Francisco de Quito

Colegio Ciencias de la Vida

**Influencia del erizo lapicero (Eucidaris thouarsii) en la estructura de
la comunidad submarina de la cara norte del Islote Caamaño,
Galápagos.**

MARGARITA BRANDT

**Tesis para la obtención del grado de Baccalaureus Scientiae (B.S.),
especialización en Ecología Aplicada**

Quito, enero del 2003

RESUMEN

El erizo lapicero, Eucidaris thouarsii, es la especie de erizo más abundante y está ampliamente distribuido en las Islas Galápagos. Este estudio consistió en medir los efectos que tienen las distintas densidades de esta especie de erizo de mar en la cara norte del Islote Caamaño. Se establecieron tres cuadrantes permanentes de 36 m² entre 4 y 6 m de profundidad. El primer cuadrante sirvió de control, en el segundo se duplicaron las densidades originales de los erizos y del tercero se removieron todos los individuos de E. thouarsii.

No obstante las densidades originales de los erizos y las condiciones de las comunidades fuesen diferentes en los distintos cuadrantes antes de iniciar el experimento, el efecto del erizo lapicero se resume en que sus altas densidades mantienen comunidades marinas dominadas por algas incrustantes y roca desnuda, lo que podría conllevar a efectos secundarios en otras taxas competitivamente inferiores. Esto tiene una fuerte implicación en la conservación de la biodiversidad de los ecosistemas submarinos de Galápagos, porque si se llega a determinar que la abundancia del erizo lapicero está desplazando competitivamente a otras especies, podría pensarse en la regulación de sus densidades para recuperar la estructura de las comunidades.

Margarita Brandt

HOJA DE APROBACIÓN

Margarita Brandt

Influencia del erizo lapicero (Eucidaris thouarsii) en la estructura de la comunidad submarina de la cara norte del Islote Caamaño, Galápagos.

Nota Final
Hugo Valdebenito, Ph.D.
Decano del Colegio de Ciencias de la Vida

Comitee Académico		Firma	Fecha
Director	Günther Reck, Ph.D.
Primer Miembro	Carlos A. Valle, Ph.D.
Segundo Miembro	Luis Vinueza, M.Sc.

AGRADECIMIENTOS

Un especial y gran agradecimiento a Luis Vinueza quien me apoyó desde el primer día y fue mi guía a lo largo del diseño, planificación, ejecución y elaboración de este proyecto; a la Universidad San Francisco de Quito y en especial a Günther Reck y a Carlos Valle por su apoyo y sus valiosos consejos; a José Miguel Fariña por sus convenientes comentarios en el diseño de esta investigación; a Franz Smith y Fernando Rivera quienes dieron invaluable sugerencias durante el análisis de los datos. A Roby Pépolas y Julio Delgado por brindar las facilidades logísticas y su tiempo; a Angel Chiriboga, Diego Ruiz, Nicole Marchán, Juan Manuel Álavo, Luis Vinueza, Linda Kerrison, Lauren Garske, Roby Pépolas, Julio Delgado, Robert Grimstone, Lea McQuillan, Fernando Rivera, Jimmy y Katie Kerrison por su asistencia en el campo, y un especial agradecimiento a Allison Haupt y Annemarie Kramer por las innumerables inmersiones juntas. A todo el equipo de Biomar, y a Eva Danulat, que de una u otra forma me apoyaron; a Graham Edgar por su confianza; a Angel Chiriboga por su empuje y cariño; a Allison Haupt, Fernando Rivera y Lauren Garske por su incondicional apoyo y amistad; a Paggi y a Mateo por haber dado alegría a mis días en Galápagos; y a mi familia, que aunque estuvo lejos, me hizo sentir su cariño y apoyo a cada momento.

Al Parque Nacional Galápagos que dio los correspondientes permisos para realizar esta investigación y a la Fundación Charles Darwin por financiar completamente la ejecución de este proyecto a través de los proyectos PEW Fellowship y AID.

TABLA DE CONTENIDOS

Resumen.....	1
Hoja de aprobación.....	2
Agradecimientos.....	3
Tabla de contenidos.....	4
Lista de tablas, figuras y anexos.....	6
Introducción.....	9
Materiales y Métodos.....	11
Área de Estudio.....	11
Análisis de los datos.....	14
Resultados.....	15
Abundancia relativa de erizos.....	15
Cobertura de las algas y de los organismos sésiles.....	16
Diversidad.....	17
Altura de las algas filamentosas y foliosas.....	18
Análisis multivariado de la comunidad.....	19
Diferencia de biomasa entre cuadrantes.....	20
Efectos mediados del erizo lapicero en la abundancia y diversidad de organismos móviles.....	20
Invertebrados.....	20
Peces.....	21
Discusión.....	21
Abundancia relativa de erizos y cobertura de las algas y los organismos sésiles.....	21
Diversidad.....	23
Altura de las algas filamentosas y foliosas.....	24
Análisis multivariado de la comunidad.....	25
Diferencia de biomasa entre cuadrantes.....	26
Efectos mediados del erizo lapicero en la abundancia y diversidad de organismos móviles.....	26
Invertebrados.....	26
Peces.....	27
Implicaciones para el manejo.....	29

Literatura Citada.....	31
Tablas.....	35
Figuras.....	44
Apéndices.....	51
Curriculum Vitae.....	54

LISTA DE TABLAS, FIGURAS Y APÉNDICES

TABLAS

Tabla 1. Media de la densidad y desviación estándar del erizo lapicero por cuadrante y a lo largo de las 12 semanas de estudio.

Tabla 2. Media de la cobertura de los grupos funcionales de las algas y los organismos sésiles más representativos por cuadrante y a lo largo de las 12 semanas de estudio.

Tabla 3. Media de los índices de diversidad de las especies de algas y organismos sésiles por cuadrantes y a lo largo de las 12 semanas de estudios.

Tabla 4. Análisis de varianza (Kruskal Wallis) para los efectos de los cuadrantes y el tiempo en los índices de diversidad de las especies de algas y organismos sésiles, luego de la manipulación de la densidad de los erizos.

Tabla 5. Media de las alturas de las algas filamentosas y foliosas más abundantes, por cuadrantes y a lo largo de las 12 semanas de estudio.

Tabla 6. Análisis de semejanzas (SIMPER) para clasificar a los grupos funcionales más representativos que contribuyeron a las semejanzas en cada cuadrante.

Tabla 7. Contribución de los grupos funcionales a la desemejanza entre cuadrantes.

Tabla 8. Media, mínimo y máximo de las tallas de las diferentes especies de gasterópodos encontrados en los cuadrantes.

Tabla 9. Abundancia relativa de los peces por cuadrante, sobre la base de dos censos realizados a los 77 días del inicio del experimento de remoción/duplicación de las densidades de *E. thouarsii*.

Tabla 10. Índices de diversidad de las especies de peces encontradas en los cuadrantes.

FIGURAS

Figura 1. Mapa de las Islas Galápagos con la ubicación del área de estudio en la Isla Santa Cruz, en el Islote de Caamaño.

Figura 2. Delimitación de los cuadrantes.

Figura 3. Abundancia relativa del erizo lapicero por cuadrante y a lo largo de las 12 semanas de estudio.

Figura 4. Porcentaje de cambio de la cobertura media, entre cada fecha de muestreo y la semana 0, de los grupos funcionales de las algas y los organismos sésiles más representativos, por cuadrante.

Figura 5. Índices de diversidad para las especies de las algas y los organismos sésiles por cuadrante y a lo largo de las 12 semanas de estudio.

Figura 6. Altura media de las algas filamentosas y foliosas por cuadrante y a lo largo de las 12 semanas de estudio.

Figura 7. (A) Dendrograma y **(B)** ordenación multidimensional no métrica (MDS) para los cuadrantes a lo largo de las 12 semanas de estudio.

Figura 8. Peso seco de la biomasa de las algas por cuadrante después de las 12 semanas de estudio.

APÉNDICES

Apéndice I. Clasificación en grupos funcionales de los organismos sésiles según Hickman *et al.* (2001) encontrados en los tres cuadrantes a lo largo del período de muestreo.

Apéndice II. Clasificación, según Steneck & Dethier (1994), en grupos funcionales de las algas encontradas en los tres cuadrantes a lo largo del período de muestreo.

Apéndice III. Foto de los erizos en el borde del cuadrante de remoción.

INTRODUCCIÓN

Las Islas Galápagos se sitúan en el sector ecuatorial oriental del Océano Pacífico aproximadamente a unos 1000 km de la costa del Ecuador. La ubicación de las Islas Galápagos, en la confluencia de corrientes superficiales cálidas y frías, y en la surgencia de aguas profundas y frías, ha inducido la existencia de ecosistemas marinos y costeros complejos y únicos, acerca de los cuales se cuenta con muy poco conocimiento en la actualidad (James 1991 citado en Bustamente *et al.* 2002). Uno de los principales factores que contribuyen a la estructura de las comunidades submarinas de Galápagos son las influencias de los tres sistemas principales de corrientes: la corriente surecuatorial (SEC, por sus siglas en inglés), la contracorriente norecuatorial (NECC, por sus siglas en inglés) y la corriente submarina ecuatorial (EUC, por sus siglas en inglés) (Banks 1999).

Los influjos fríos y cálidos, que interactúan en un ambiente sumamente dinámico, han producido cinco unidades biogeográficas para el Archipiélago, basadas en una serie de medidas de la temperatura superficial del agua (Harris 1969). El ambiente heterogéneo de las Islas Galápagos también está dado por cambios ambientales de gran escala como la oscilación austral de El Niño (ENSO en inglés para El Niño-Southern Oscillation) (Bustamente *et al.* 2002). Los efectos del evento de El Niño tienen un alcance tanto de tiempo (de meses a años) como de espacio (cientos de kilómetros), y producen un enorme impacto en los ecosistemas marinos del Pacífico Ecuatorial (Glynn 1994). Como consecuencia de la influencia de todos estos factores, en las Islas Galápagos se puede identificar cinco hábitats submareales: fondos rocosos, fondos arenosos, paredes verticales, parches de coral, bajos y manchones de algas (Wellington 1975). Las comunidades de fondo rocoso son las más representativas de la zona submareal galapagueña (Wellington 1975).

A parte de los factores mencionados, también existen otros procesos de escala local que asimismo contribuyen a la estructura de la comunidad marina en Galápagos, que, sin embargo, no han sido ampliamente estudiados. Entre estos factores están las actividades diferenciadas de cada especie dentro de la comunidad. Paine (1966), al incorporar el término de especie clave, atribuyó a una única especie, la responsabilidad de mantener el *status quo* de la comunidad. Desde ese entonces, se ha utilizado este término para explicar las influencias de algunas especies en diferentes asociaciones marinas, tanto inter como

submareales (Lubchenco 1978, Estes & Duggins 1995, Navarrete & Menge 1996, Robles 1997, Duffy & Hay 2000). De acuerdo con Vance (1979), los erizos de mar son un grupo de organismos adecuados para estudiar los efectos de la depredación en la comunidad, ya que la mayoría de las especies son herbívoras (Lawrence 1975) y muchas son conocidas por alterar las comunidades marinas notoriamente cuando se encuentran en grandes densidades, creando zonas desprovistas de algas y de otros organismos sésiles conocidas como “barren grounds” o suelos yermos (Kitching & Ebling 1961, Paine & Vadas 1969, Vance 1979, Glynn *et al.* 1979, Harrold & Reed 1985, Carpenter 1986, Fletcher 1987, Andrew 1993, Duffy & Hay 2000).

El erizo lapicero, *Eucidaris thouarsii*, no ha sido estudiado en el marco de lo anteriormente citado. Generalmente se alimenta de algas incrustantes (Wellington 1975, Glynn *et al.* 1979, Hickman 1998), sin embargo Glynn *et al.* (1979) reportó que también lo hace de corales hermatípicos vivos. V. Francisco (comunicación personal) encontró restos de *Lithothamnium sp.* (alga incrustante muy abundante en las Islas Galápagos) en los estómagos de *E. thouarsii*, así como de cirrípedos, e inclusive espinas de otros erizos como del blanco, *Tripneustes depressus*, y, del verde, *Lytechinus semituberculatus*.

Actualmente, *E. thouarsii* es el erizo más abundante de las Islas Galápagos y está ampliamente distribuido en ellas (Brandt & Guarderas 2002). En los últimos años su abundancia se ha incrementado en el Archipiélago. Wellington (1975) reportó un promedio de 15 erizos por m²; hoy en día es común encontrar 50 ind/m², tres veces más que los valores reportados por Wellington en 1975 (Brandt, observaciones personales). Glynn (1994) reportó un aumento en la abundancia del erizo lapicero después de un prolongado calentamiento de la temperatura del mar debido al Evento de El Niño 1982-83. Durante ese período Glynn (1994) indicó que el elevado número de erizos lapiceros causó bioerosión en los corales hermatípicos, al exceder la capacidad de calcificación neta de los arrecifes perturbados.

Junto con el aumento de las abundancias de *E. thouarsii*, también se ha observado una disminución en la abundancia de otros erizos como la de *T. depressus*. En años pasados, el erizo blanco era una de las especies más abundantes en algunos sitios cercanos a la Isla Santa Cruz, siendo las medias de sus densidades en el Islote Caamaño de 1.15 ind/5m² (Luna 1997), y en “El Barranco” y “El Barco Hundido” de 14.8 y 2.8 ind/5m² respectivamente (Guarderas

2000). Sin embargo para el 2002, se llegó a encontrar menos de 0.1 ind/5m² en esos mismos sitios (Brandt, observaciones personales).

Ruttenberg (2001) encontró que sitios con altas densidades de E. thouarsii presentaron bajas densidades de peces herbívoros (especies competitivas inferiores de E. thouarsii). De igual manera en Floreana se encontró, que en los sitios donde E. thouarsii era muy abundante, la cobertura y diversidad de organismos sésiles fueron bajas (Bustamante, datos no publicados).

El objetivo de este estudio fue el de investigar el rol del erizo lapicero en la comunidad marina de un sitio de muestreo en las Islas Galápagos, para conocer si sus densidades tienen una influencia considerable en la abundancia y diversidad local de organismos sésiles y algas. También se buscó establecer si existe algún efecto mediado sobre organismos móviles como gasterópodos y peces. El conocimiento del rol que tiene el erizo lapicero, al ser el más abundante en las Islas Galápagos, es de vital importancia como una herramienta de manejo para la conservación de la biodiversidad de los ecosistemas submarinos de Galápagos, porque si se llega a determinar que su efecto en la comunidad provoca un desplazamiento de otras especies competitivamente inferiores, se podría pensar en la regulación de sus densidades para recuperar la estructura y estabilidad de las comunidades submarinas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El presente estudio fue llevado a cabo en la cara norte del Islote Caamaño, alias La Lobería, 00°16'21" S 90°16'34" W (Snell *et al.* 1996), localizado al sureste de la Isla Santa Cruz en el centro del Archipiélago (Figura 1). Esta cara del Islote está dominada por comunidades de fondo rocoso. Desde los 0 a los 8 m, el substrato consiste en una planchonada de rocas muy grandes, sin embargo a partir de los 9 m de profundidad, la pendiente es mucho más aguda y se extiende hasta los 24 m en donde las rocas son reemplazadas por arena, en un substrato relativamente plano. El Islote Caamaño fue escogido primordialmente por su fácil acceso (10 min en Zodiak desde el Laboratorio Marino de la Estación Científica Charles Darwin). La

cara norte de él presenta condiciones favorables, como por ejemplo una excelente visibilidad y oleaje moderado, lo que permitieron hacer del trabajo de campo de esta investigación mucho más fácil. Estas mismas condiciones en cualquiera de las otras caras del Islote no son iguales. Las caras sur, este, y oeste están caracterizadas por fuertes corrientes marinas y oleaje, condiciones difíciles para trabajar. Por esta razón, y por otras como limitados recursos económicos y humanos, esta investigación se limitó a la comunidad de la cara norte del Islote, por lo que los resultados obtenidos, corresponden a las condiciones locales de ese sitio.

Para investigar el efecto de E. thouarsii, se manipuló experimentalmente su abundancia entre 4 y 6 m de profundidad. Se establecieron tres cuadrantes permanentes, delimitados con boyas amarradas al substrato con un cabo (soga) de plástico de 30 cm; una en cada esquina, cuatro entre estas últimas, y una en el centro (Figura 2a). Los cuadrantes establecidos fueron, uno de "control" (C) (donde no se alteró la densidad de erizos lapiceros), y dos de "tratamiento" en uno de los cuales se duplicó la densidad de los erizos lapiceros (D, Duplicación), y otro (R, Remoción) de donde se removieron todos los erizos lapiceros. Los cuadrantes "C" y "D" midieron 6 x 6 m, mientras que el cuadrante "R" consistió en un cuadrante externo de 10 x 10 m y en su interior se delimitó otro cuadrante de 6 x 6 m. El área externa fue utilizada como área de amortiguamiento para evitar el ingreso de los erizos del cuadrante "R" y también fue delimitada con las marcas antes descritas (Figura 2b). En el cuadrante R los erizos fueron removidos del área de 100 m², sin embargo para los monitoreos pre y post-remoción se utilizó únicamente el área interna de 36 m². Se estimaron las densidades de E. thouarsii en los tres cuadrantes; en los cuadrantes "C" y "D" a lo largo de todo el periodo de estudio y en el "R" previa su remoción, para saber cuál fue la densidad original de erizos. Para esto se colocaron dos transectos de 6 m (separados 3 m entre sí). Se registró el número de erizos a intervalos de 2 m y con un margen de 1 m a cada lado del transecto.

Se realizaron 10 submuestreos al azar dentro de cada cuadrante permanente, utilizando unidades de muestreo de 50 x 50 cm, las cuales fueron delimitadas con un cuadrante de PVC. Este cuadrante contenía 9 tiras de piolas que atravesaban desde cada uno de sus lados y se cruzaban en 81 puntos. Debajo de éstos se identificó el tipo de organismos presentes hasta el nivel taxonómico más fino posible, aunque pocos individuos no pudieron ser identificados a nivel de especie, si no de género, familia o grupo funcional. Los organismos sésiles fueron clasificados según su sistema de alimentación (Hickman *et al.*

2001) (Apéndice I para la clasificación), y las algas en grupos funcionales según su anatomía comparada y morfología (Steneck & Dethier 1994) (Apéndice II).

Se midió la altura de las algas foliosas y filamentosas (en cinco puntos al azar dentro de cada unidad de submuestreo de 50 x 50 cm) en cada cuadrante permanente; para esto se consideraron tres grupos funcionales (foliosas verdes, foliosas cafés y filamentosas rojas).

El monitoreo de los organismos sésiles y de la densidad de los erizos se los realizó al inicio del experimento (Semana 0) y cinco veces más (Semanas 2, 6, 8,10 y 12) después de la manipulación de las densidades de los erizos. El sitio de muestreo fue visitado diariamente durante la primera semana para determinar el tiempo que los erizos requirieron para ingresar al área de amortiguamiento. Una vez establecido que los erizos tardaron 7 días en comenzar a ingresar a los bordes del área amortiguamiento del cuadrante de remoción, se regresó cada semana para removerlos.

Para medir algunos de los efectos indirectos de la manipulación de las densidades de E. thouarsi se realizó un solo muestreo puntual de abundancia y tallas de invertebrados móviles pequeños (gasterópodos) en los tres cuadrantes. Para esto, se ubicaron 10 puntos al azar en cada uno de ellos, en donde se colocó un cuadrante de PVC de 20 x 20 cm de donde se extrajeron todos los invertebrados encontrados en esa área. Los gasterópodos fueron llevados al laboratorio, identificados y medidos. De igual manera se realizaron dos censos de la abundancia y diversidad de peces en los tres cuadrantes; para esto se utilizó el transecto empleado para la estimación de la densidad de erizos. La recolección de esta información fue llevada a cabo 77 días después del inicio del experimento.

Por último también se tomó muestras de biomasa de las algas en los tres cuadrantes. Se ubicaron 10 puntos al azar en cada tratamiento, se colocó un pequeño cuadrante de 10 x 10 cm construido con amarres plásticos, se raspó la biomasa de esa área con un cuchillo y fue recogida en fundas de tela con la ayuda de una especie de aspiradora adaptada con un tanque de aire comprimido. Posteriormente las muestras fueron llevadas al laboratorio, secadas en un horno de luz y pesadas en una balanza analítica de precisión "Mettler Toledo". Este último muestreo se realizó al final de todos los monitoreos.

Análisis de los datos

El análisis de los cambios de la abundancia de los grupos funcionales de los organismos sésiles y de las algas se lo realizó restando las abundancias encontradas en cada semana (Semanas 2,6,8,10 y 12) de las abundancias encontradas en la Semana 0. De esta manera fue fácil identificar el efecto del erizo lapicero sobre los distintos grupos funcionales con respecto a las condiciones originales dentro de cada cuadrante. Para establecer cuál fue el porcentaje de cambio de las coberturas antes y después de la manipulación de los erizos se utilizó la siguiente fórmula:

$$\text{Porcentaje de incremento o disminución} = (a/b) * 100$$

Donde, a = cantidad de incremento o disminución de la cobertura
 b = cobertura original

Con los cambios en la abundancia (expresada en porcentajes de cobertura) de los grupos funcionales de los organismos sésiles y de las algas, y con la altura de las algas filamentosas y foliosas, se realizaron análisis de varianza (Kruskal Wallis) tomando como factores fijos los tratamientos y el control, y, el tiempo transcurrido por separado. Los análisis univariados y los gráficos fueron realizados con el programa estadístico StatView 5.0.

Índices de diversidad

Para medir el efecto de la densidad del erizo lapicero sobre la diversidad de las algas y los organismos sésiles se utilizaron índices de diversidad incluyendo a todas las especies identificadas. Los índices de diversidad utilizados fueron: S= riqueza de especies, d= índice de Margalef, H'= índice de Shannon-Wiener y J'= índice de equitatividad. Estos mismos índices se utilizaron para evaluar la diversidad de los peces. Se realizaron dos análisis de varianza (Kruskal Wallis) de los índices de diversidad de las especies de algas y organismos sésiles para determinar el efecto de los tratamientos y del control, y, del tiempo por separado.

Análisis multivariado

Para identificar los efectos de los cuadrantes en la distribución y abundancia de especies se utilizó la matriz de semejanza de Bray-Curtis que fue proyectada usando la ordenación multidimensional no métrica (MDS por sus siglas en inglés). Asimismo, para analizar las diferencias de las comunidades integrando a todas las especies, y a la contribución de éstas a cada comunidad se utilizó SIMPER (análisis de las semejanzas) y ANOSIM (análisis de las disemejanzas). Todos los análisis multivariados fueron aplicados en el programa estadístico Primer 5.0.

RESULTADOS

Abundancia relativa de erizos

Antes de manipular las densidades de los erizos, éstas fueron muy diferentes en los tres cuadrantes (Tabla 1). El cuadrante control y el de remoción presentaron las densidades más altas, mientras que aquel que fue destinado al aumento de las densidades de los erizos (D) presentó la densidad más baja (Tabla 1).

Una vez iniciado el experimento, la densidad del erizo lapicero en el control fue diferente a lo largo del tiempo, teniendo una variación de hasta 10 ind./m² (entre las semanas 6-8 y 8-10) (Tabla 1, Figura 3). En el tratamiento de duplicación, la densidad, en la segunda semana se incrementó al doble del valor reportado al inicio del experimento (las densidades originales fueron de 23.13 ind./m² y llegaron a 40.21 ind./m², por eso al tratamiento D se lo denominó de duplicación). A partir de este punto fueron disminuyendo con el paso del tiempo (Tabla 1, Figura 3). En el tratamiento R se removieron con éxito todos los erizos del área de 100 m². El cuadrante de remoción (R) fue mantenido libre de erizos; durante el estudio solo se reportaron 3 individuos dentro del área de monitoreo de 36 m² y 120 individuos en los bordes del área de amortiguamiento.

Cobertura de las algas y los organismos sésiles

Las algas incrustantes fueron las más representativas (en términos de cobertura) en el control C (56.42%) y el tratamiento R (69.63%), mientras que para el tratamiento D lo fueron las algas filamentosas rojas (45.06%). El segundo grupo funcional más abundante fue diferente para cada comunidad. Para el control (C) lo fueron las algas filamentosas rojas, para R las algas foliosas verdes, y para D las algas incrustantes (Tabla 2). Para ninguno de estos tres grupos funcionales de algas hubo diferencias significativas de sus coberturas en los tratamientos y el control antes de iniciar el experimento. Los restantes grupos funcionales de algas y organismos sésiles estuvieron poco representados en los dos tratamientos y el control, teniendo cada uno menos del 13% de cobertura (Tabla 2).

En la segunda semana, después de la manipulación de las densidades de los erizos, en el cuadrante control hubo un incremento del 25% en la cobertura de las algas incrustantes (Tabla 2), la abundancia de este grupo funcional se mantuvo estable a lo largo del tiempo (Figura 4). En el tratamiento de duplicación, el porcentaje de cobertura de las algas incrustantes se incrementó en un 68% (Tabla 2) y la abundancia de este grupo funcional se mantuvo por encima de los niveles reportados al inicio del experimento (Figura 4). Por el contrario, en el cuadrante de remoción las algas incrustantes disminuyeron en un 82% (Tabla 2), esta reducción se mantuvo constante a lo largo del tiempo (Figura 4). La cobertura de las algas incrustantes fue diferente significativamente entre los tratamientos y el control (Kruskal Wallis $gl= 2$, $H= 77.866$, $P< 0.0001$), mientras que a lo largo del tiempo no lo fueron.

La cobertura de las algas filamentosas rojas disminuyó en el control C en un 49% (Tabla 2) y reportó valores promedio de cobertura del 6.6% durante el resto del experimento (Tabla 2). El mismo patrón se observó en el cuadrante de duplicación. Las algas filamentosas rojas disminuyeron en cobertura en un 95% (Tabla 2), la cobertura promedio fue de 1.3%, muy por debajo de los niveles reportados al inicio del experimento (Figura 4). Por el contrario, en el cuadrante de remoción, la cobertura de las algas filamentosas rojas se incrementó en un 45.8% (Tabla 2) y entre las semanas 2 y 12 se reportaron porcentajes de cobertura promedio de 4.3%, 33 veces más altos que durante la semana 0 (Figura 4). La cobertura de las algas filamentosas rojas fue diferente significativamente entre los tratamientos y el control (Kruskal Wallis $gl= 2$, $H= 63.316$, $P< 0.0001$), mientras que a lo largo del tiempo no lo fueron.

La cobertura de las algas foliosas verdes, principalmente Ulva sp1, disminuyó un 38% en el control C (Tabla 2) y se mantuvo estable, con un porcentaje de cobertura promedio de 5.1%, ligeramente por debajo de la abundancia reportada al inicio del experimento (Figura 4). En el tratamiento D su cobertura aumentó en un 56% (Tabla 2) y se mantuvo estable, con una cobertura promedio de 10.1%, por encima de los niveles reportados previa la duplicación de los erizos (Figura 4). La abundancia de las algas foliosas verdes aumentó en el tratamiento sin erizos en un 75% (Tabla 2), a partir de la segunda semana se observó un incremento lineal en el porcentaje de cobertura de este tipo de alga, hasta la semana 10, a partir de esta fecha la cobertura empezó a disminuir (Figura 4). En promedio, las algas foliosas verdes ocuparon un 44.9% de espacio (Tabla 2). La cobertura de las algas foliosas verdes fue diferente significativamente entre los tratamientos y el control (Kruskal Wallis $g_l = 2$, $H = 46.270$, $P < 0.0001$), mientras que a lo largo del tiempo no lo fueron.

La cobertura de las algas calcáreas articuladas disminuyó un 100% en el tratamiento de duplicación (D) (Tabla 2) y se mantuvo por debajo de la abundancia reportada previa la duplicación de las densidades de los erizos (Figura 4), mientras que en R se reportó un promedio de 13% de cobertura, 111 veces más que en la semana 0, cuando sólo representaba el 0.12%. Durante el resto del experimento este grupo funcional cubrió el 8.5% del substrato primario en el tratamiento de remoción (Tabla 2).

Después de la duplicación de los erizos en el tratamiento D, la cobertura de roca desnuda aumentó en un 1745% (Tabla 2) y se mantuvo, tanto en el control como en el tratamiento D, por encima de los niveles reportados al inicio del experimento. La roca desnuda estuvo ausente del tratamiento de remoción durante todo el experimento (Figura 4). La cobertura de Hipponix sp1 disminuyó un 98% en el tratamiento R (Tabla 2) y se mantuvo muy por debajo de la abundancia reportada previa la remoción de los erizos (Figura 4), mientras que en el control y el tratamiento D su abundancia aumentó en un 41% y 170% respectivamente (Tabla 2) y se mantuvo por encima de la abundancia reportada al inicio del experimento (Figura 4).

Diversidad

Antes de la manipulación de las densidades de los erizos, los índices de diversidad de las especies de algas y organismos sésiles fueron muy similares entre los tratamientos y el

control (Tabla 3), sin embargo la riqueza de especies fue ligeramente más baja en el control, la comunidad con la mayor densidad de erizos. Solo se reportaron diferencias significativas entre los tratamientos y el control, con el índice de equitatividad (Kruskal Wallis $gl= 2$, $H= 12.183$, $P= 0.0022$). El tratamiento D tuvo el índice de equitatividad más bajo (Tabla 3).

Después de la manipulación de los erizos, la riqueza de especies y el índice de Margalef aumentaron a través del tiempo en el tratamiento R (Tabla 3), y a partir de la décima semana se diferenciaron significativamente del tratamiento D y del control C (Figura 5). Esta diferencia se percibió junto al apareamiento de las siguientes especies dentro del cuadrante de remoción: dos especies de filamentos rojos, dos especies de algas foliosas corticadas, dos de tunicados, dos especies de hidroides, tres especies de algas calcáreas articuladas, y de otros grupos funcionales con mucha menor representatividad, en relación con el número de especies encontradas en la Semana 0. El índice de Shannon y el índice de equitatividad se mantuvieron bajos a lo largo del tiempo, sin embargo a partir de la Semana 12 empezaron a aumentar en el tratamiento R (Tabla 3, Figura 5). Todos los índices de diversidad se diferenciaron significativamente entre los tratamientos y el control, y a lo largo del tiempo (Tabla 4).

Alturas de las algas filamentosas y foliosas

Antes de la manipulación de las densidades de los erizos la altura promedio de las algas fue diferente en los dos tratamientos y en el control. Las algas filamentosas rojas reportaron una altura media de 4.50, 1.74 y 5.15 mm en los tratamientos C, D y R respectivamente (Tabla 5). Por otro lado, las algas foliosas cafés reportaron medias de 2.60 y 4.33 mm en los tratamientos C y R respectivamente (en el tratamiento D estuvieron ausentes) (Tabla 5). Por último, las algas foliosas verdes alcanzaron medias de 4.19, 2.14 y 6.80 en los tratamientos C, D y R respectivamente (Tabla 5). La altura de las algas filamentosas rojas fue significativamente diferente entre los tratamientos y el control (Kruskal Wallis $gl= 2$, $H= 6.811$, $P= 0.0332$), al igual que la altura de las algas foliosas verdes (Kruskal Wallis $gl= 2$, $H= 42.430$, $P< 0.0001$). No se pudo realizar esta prueba estadística para la altura de las algas foliosas cafés debido a que estuvieron ausentes en el tratamiento D (Tabla 5).

Después de la manipulación de las densidades de los erizos las alturas promedio de las algas filamentosas rojas en el tratamiento de remoción fueron más altas que en el

tratamiento D y en el control (Tabla 5, Figura 6). Para estas algas las diferencias entre tratamientos y control (Kruskal Wallis $gl= 2$, $H= 55.651$, $P< 0.0001$) fueron significativas, sin embargo a lo largo del tiempo no lo fueron.

La media de las alturas de las algas foliosas verdes fue mucho mayor en el tratamiento de remoción (R), que en los otros dos tratamientos (Tabla 5, Figura 6). La media de las alturas aumentó a lo largo del tiempo en el tratamiento R, por el contrario, en los tratamientos C y D disminuyó (Tabla 5, Figura 6). En el tratamiento sin erizos (R), las medias de las alturas aumentaron un 39% (de 6.31 mm a 10.27 mm) entre las semanas 2 y 6, y un 68% (de 6.64 mm a 13.83 mm) entre las semanas 10 y 12 (Figura 6). Al igual que para los filamentos rojos, la altura de estas algas fueron diferentes significativamente (Kruskal Wallis $gl= 2$, $H= 330.415$, $P< 0.0001$) entre tratamientos y el control, sin embargo a lo largo del tiempo no lo fueron.

En contraste con lo ocurrido con las algas foliosas verdes, la longitud de las frondas de las algas foliosas cafés disminuyó a lo largo del tiempo, con excepción de la segunda semana posterior a la remoción de los erizos en que se reportó un incremento del 76% en la talla (de 4.33 mm a 17.92 mm) (Tabla 5, Figura 6). Aunque este patrón temporal de disminución de la longitud de las frondas se registró en todos los cuadrantes, en general, las medias de las alturas en el tratamiento sin erizos (R) fueron mucho mayores que en los otros tratamientos (Tabla 5, Figura 6). Una vez más, la altura de estas algas fueron diferentes significativamente (Kruskal Wallis $gl= 2$, $H= 35.960$, $P< 0.0001$) entre tratamientos y el control, sin embargo a lo largo del tiempo no lo fueron.

Análisis multivariado de la estructura de la comunidad

La comunidad del fondo rocoso de la cara norte del Islote Caamaño se dividió en dos grupos claramente definidos: el primero (Cluster I) lo constituye el tratamiento R, mientras que el segundo (Cluster II) está constituido por los tratamientos C y D (Figura 7 A y B). Dentro del Cluster II también se distinguen dos subgrupos, que están compuestos por muestras, tanto del tratamiento C, como del D (Figura 7A). Al inicio del experimento tanto las comunidades del tratamiento control, como del tratamiento de remoción se agruparon en un solo cluster, por el contrario, la comunidad del tratamiento de duplicación conformó un grupo separado del resto (Figura 7A).

Se determinó que las diferencias entre los tratamientos C y D no fueron significativas ($p= 0.128$), mientras que entre los tratamientos C y R ($p= 0.004$), y, D y R ($p= 0.037$) sí lo fueron (ANOSIM Global R: 0.385, $p= 0.005$).

Las algas incrustantes fueron las dominantes en los tratamientos C y D (Tabla 6), mientras que para el tratamiento R fueron las algas foliosas verdes (Tabla 6). El promedio de desemejanza entre los tratamientos C y R (Tabla 7) fue el más alto, la mayor abundancia de algas coralinas articuladas en el tratamiento sin erizos (R) contribuyó a esta diferencia. El promedio de desemejanza entre los tratamientos D y R fue el segundo más alto (Tabla 7), la mayor abundancia de roca desnuda en el tratamiento de duplicación, comparada con el tratamiento de remoción contribuyó significativamente a esta diferencia.

Diferencia de biomasa entre cuadrantes

La media del peso seco de la biomasa de las algas en el tratamiento R fue de 1.11 gr, en el control C de 0.05 gr y en el tratamiento D de 0.04 gr. El peso seco de la biomasa en el tratamiento R fue 21 y 26 veces mayor que en el control C y el tratamiento D respectivamente (Figura 8).

Efectos mediados del erizo lapicero en la abundancia y diversidad de organismos móviles

Invertebrados

Todas las especies de gasterópodos identificados en los tres cuadrantes fueron carnívoras (Tabla 8). Su abundancia relativa en el tratamiento sin erizos (R) fue del 74%, mientras que en el control (C) y en el tratamiento D fue de 15% y 11 %, respectivamente. En el cuadrante de remoción se encontraron 4 especies de gasterópodos, mientras que en el tratamiento D y en el control solo dos (Tabla 8).

En el tratamiento R la talla promedio de Leucozonia tuberculata fue mayor comparada con los otros cuadrantes (Tabla 8). Para otros gasterópodos no se pudo establecer un patrón debido a la ausencia de estas especies en los tres tratamientos simultáneamente.

Peces

En los dos censos se identificaron 12 especies de peces en los tres tratamientos (Tabla 9). De las cuatro especies de peces herbívoros, la damisela de cola blanca, Stegastes leucurus beebei, estuvo bien representada en el tratamiento D (43.42%), mientras que en los tratamientos C y R lo estuvo la damisela de cola amarilla, Stegastes arcifrons (16.99% y 19.05% respectivamente). De las tres especies de peces omnívoros el trambollito triple aleta de Galápagos, Lepidonectes corallicola, fue el más representativo en los tres tratamientos (en C 6.41%, en D 9.21% y en R 9.52%). Por último, de las seis especies de peces depredadores, el cardenal punta negra, Apogon atradorsatus, fue el más representativo en los tres tratamientos (en C 52.24%, en D 9.21% y en R 35.45%). En general, se observó una ligera tendencia en los tratamientos C y R, ya que los peces depredadores fueron los más abundantes, mientras que en el D lo fueron los herbívoros (Tabla 9).

La riqueza de especies (S) y el índice de diversidad de Margalef (d) son ligeramente más bajos en el tratamiento de donde se removieron los erizos (R), mientras que el índice de Shannon-Wiener y el de equitatividad (J') para este tratamiento son ligeramente más altos (Tabla 10).

DISCUSIÓN

Abundancia relativa de erizos y cobertura de las algas y los organismos sésiles

La respuesta a la manipulación de las densidades de los erizos fue rápida y consistente entre los distintos tratamientos y el control. Al remover los erizos la comunidad cambió significativamente de un sustrato dominado primariamente por algas incrustantes a un sustrato dominado por algas filamentosas rojas y posteriormente por Ulva sp. El incremento en la cobertura de algas foliosas y filamentosas fue gradual a lo largo del tiempo, aunque se dieron cambios en la dominancia de los grupos funcionales más representativos. En el tratamiento donde se duplicó la densidad de los erizos las algas filamentosas rojas disminuyeron considerablemente y fueron reemplazadas por algas incrustantes. Estos resultados son similares a los reportados por varios autores (Lawrence 1975, Vance 1979, Fletcher 1987, Steneck *et al.* 1995) lo que sugiere que los efectos de los erizos son

consistentes independientemente del tipo de especie estudiado. Vance (1979) realizó un ejercicio similar, manipuló las densidades del erizo coronado, Centrostephanus coronatus y realizó estudios de dieta y preferencia alimenticia. El índice de electividad calculado para cada taxón se correlacionó con la influencia que los erizos tuvieron en su abundancia (Vance 1979). Aunque en el presente estudio no se realizó este tipo de análisis, lo encontrado por Vance (1979) podría sugerir que el erizo lapicero prefiere las algas filamentosas y foliosas debido al efecto que tuvo sobre sus abundancias, sin embargo, es necesario llevar a cabo dichos estudios para poder sustentar esta hipótesis.

V. Francisco (comunicación personal) encontró restos del alga incrustante Lithotamnium sp1 en los estómagos de los erizos lapiceros en las Islas Galápagos, lo que sugiere que también se alimentan de estas algas. En el presente estudio, se observó que los erizos lapiceros presentan altas densidades en comunidades donde las algas incrustantes son las dominantes (por ejemplo en el control y en el tratamiento D), lo cual podría parecer paradójico si se alimentan de ellas. Sin embargo esta situación parece ser normal. Steneck (1986) sugiere que los herbívoros raramente desnudan este tipo de algas, menciona que la abundancia de las algas incrustantes está positivamente correlacionada con aquella de sus depredadores (que en este caso serían los erizos lapiceros) y concluye que las algas incrustantes son el grupo de algas que mejor se defienden de la perturbación intensa y frecuente, inducida por la herbivoría (Steneck 1986).

Durante los monitoreos de control para remover a los erizos que empezaban a invadir los bordes del cuadrante de remoción de 100 m² se observó que los erizos migraron desde los cuadrantes dominados por algas incrustantes y roca desnuda hacia los cuadrantes de remoción dominados por el alga foliosa verde Ulva sp1 (Apéndice III). Esto sugiere que los erizos migran buscando activamente su fuente de alimento y soporta la idea de que las algas foliosas y filamentosas son parte importante de su dieta. Sin embargo, los erizos podrían interrumpir los procesos de reclutamiento, dispersión y crecimiento de estas algas al momento de pastorear sobre el sustrato.

Como ya se mencionó antes, la influencia del erizo lapicero en la abundancia de las algas filamentosas rojas estuvo relacionada con su densidad. Antes de iniciar el experimento el cuadrante con menor densidad de erizos (D) presentó una considerable cobertura de estas algas (45%), y luego del aumento de las densidades de los erizos en ese tratamiento la

cobertura de las algas filamentosas rojas fue muy baja, similar a su abundancia en el control, que también tuvo altas densidades de erizos. Por otro lado, el tratamiento sin erizos presentó en general altas abundancias de estas algas. En cierto grado, esto difiere a lo encontrado por Lubchenco (1978), en donde la abundancia y tipo de algas se vieron negativamente afectadas a bajas y altas densidades del churo marino Littorina littorea, mientras que a densidades intermedias la cobertura y diversidad de algas fueron mayores (Lubchenco 1978). La manera en cómo influye el depredador en la abundancia y diversidad local depende de un sinnúmero de factores (como por ejemplo grado de competencia y disponibilidad de alimento) que varían en respuesta a muchos factores, y que fluctúan a lo largo del tiempo y del espacio (Paine 1966, Lubchenco 1978, Vance 1979, Fletcher 1987, Steneck *et al.* 1995).

Las algas calcáreas articuladas desaparecieron completamente del tratamiento en donde se duplicaron las densidades de los erizos, mientras que en el tratamiento de remoción la abundancia de estas algas se incrementó significativamente. Esto sugiere que el erizo lapicero también tiene un efecto negativo en la abundancia de este grupo funcional de algas. Sin embargo, este patrón no fue consistente a lo largo del tiempo y probablemente la abundancia de las algas calcáreas articuladas fue negativamente afectada por el aumento de otras especies de algas. El incremento substancial en la abundancia de las algas foliosas verdes hasta la semana 10, y de las algas filamentosas rojas entre las semanas 2 y 6 sugiere que las algas calcáreas articuladas son reemplazadas por especies competitivamente superiores. De una manera similar, la disminución de las algas foliosas verdes a partir de la semana 10, se vio acompañada de un aumento en la abundancia de las algas filamentosas rojas, lo que también podría sugerir una interacción negativa entre estos dos tipos de grupos funcionales de algas. Probablemente la liberación de la presión ejercida por los erizos permite el establecimiento de especies efímeras y oportunistas como Ceramium sp1. que son gradualmente reemplazadas por algas mejor adaptadas (Ulva sp) para resistir la presión de forrajeo de los peces o para resistir las fluctuaciones en los niveles de nutrientes.

Diversidad

La riqueza de especies de algas y organismos sésiles, y el índice de Margalef en el tratamiento sin erizos aumentaron a través del tiempo, sin embargo solo a partir de la décima semana las diferencias entre los cuadrantes fueron significativas. De igual manera, el índice de Shannon y el de equitatividad, empezaron a aumentar únicamente a partir de la Semana 12

en el tratamiento R. Aunque el presente estudio sugiere que el erizo lapicero disminuye significativamente la diversidad de algas y organismos sésiles, el período de estudio fue muy corto para poder proponer que este efecto es consistente a lo largo del tiempo. Paine y Vadas (1969) reportaron que la remoción de los erizos de la zona intermareal del género Strongylocentrotus produjo un aumento en el número de especies de algas presentes, añadiéndose de 6 a 12 especies a la flora existente. En el presente estudio, se observó que la abundancia de las especies raras que se encontraban en la comunidad sin erizos fue muy baja, pero si se advirtió que en la mayoría de los monitoreos el número de especies identificadas en el tratamiento de remoción era hasta tres veces mayor que aquellas de los otros dos cuadrantes. Por otro lado, el alga foliosa verde Ulva sp1 tuvo una gran influencia sobre otras algas, de igual manera, su continuo aumento a través del tiempo pudo desplazar a otras especies de organismos sésiles, lo cual impidió su asentamiento. Esta situación fue un poco diferente a partir de la semana 10, cuando la abundancia de las algas foliosas verdes empezó a disminuir, y los índices de diversidad empezaron a aumentar y a diferenciarse de los otros cuadrantes. Esto podría ser similar a lo encontrado por Lubchenco (1978), las bajas densidades del churo marino Littorina littorea también tuvieron un efecto negativo en la diversidad de las algas, de igual manera, la ausencia del erizo lapicero provocó que las algas foliosas verdes, principalmente Ulva sp1, proliferaran en esa comunidad, las mismas que desplazaron a otras especies competitivamente inferiores. Esta sería entonces, la típica influencia de una especie clave, según la definición de Paine (1966).

Aunque no se realizaron mediciones cuantitativas, en el tratamiento de remoción se observó el apareamiento de animales sésiles en las paredes verticales de las rocas. Este tipo de superficie vertical es típicamente dominada por invertebrados antes que por algas (Witman & Dayton 2001). Sin embargo gracias a estas observaciones cualitativas, también se puede inferir que los erizos impiden el asentamiento de otras especies de organismos, además de algas.

Altura de las algas filamentosas y foliosas

Los patrones observados con respecto a las alturas de las algas corroboran los resultados observados con respecto a la cobertura de algas. En general, las alturas de los tres grupos funcionales de algas fueron mayores en el tratamiento sin erizos. Esto se debe a que bajo cero presión de los organismos herbívoros el crecimiento de las algas no es interrumpido, sin

embargo, este patrón no fue consistente para todos los grupos funcionales. Por ejemplo, la diferencia en las tallas de las algas filamentosas rojas no fueron tan claras entre cuadrantes como las observadas para las algas foliosas cafés. La especie más común de filamento rojo fue Ceramium sp1, cuyos filamentos rara vez alcanzan una altura mayor a 1 mm. Esta forma de crecimiento es considerada por Hay (1981) y Lewis (1986) una estrategia para reducir la presión de forrajeo. Los filamentos rojos tienen un valor nutricional mucho más alto que las algas cafés que además contienen por lo general componentes químicos que inhiben o reducen el forrajeo (Hay 1981), sin embargo, esta estrategia de crecimiento continuo de los filamentos rojos les permite subsistir ante la elevada presión de forrajeo que podría ser ejercida por los peces herbívoros que no fueron excluidos en la presente investigación.

Análisis multivariado de la comunidad

No obstante los cuadrantes fueron diferentes antes del experimento (en cuanto a las densidades de los erizos lapiceros y por lo tanto a la abundancia y tipo de algas y organismos sésiles presentes), con el agrupamiento de las muestras semejantes que se observa en la Figura 7 A y B la estructura de las tres comunidades no fueron diferentes al inicio del experimento. Este patrón cambió significativamente luego de la manipulación de las densidades de los erizos, emergiendo dos grandes grupos. El primer grupo o Cluster I representado por aquellas muestras en donde se removieron los erizos y el segundo grupo o Cluster II conformado por los cuadrantes del control y del tratamiento de duplicación. Este patrón sugiere que la remoción de los erizos produjo un cambio sustancial en términos comunitarios, lo que conllevó a que sus muestras se diferencien del resto. La ordenación multidimensional no métrica (MDS) es una herramienta crucial para describir la comunidad de las muestras en relación al espacio ocupado por ellas (Figura 7B). Si se proyectan cuatro vectores dimensionales imaginarios: uno hacia arriba, otro hacia abajo, uno hacia la izquierda y el último hacia la derecha, se puede explicar la posición de las muestras con relación a las especies que caracterizan cada vector. Comparando con el porcentaje medio de las coberturas, el vector hacia arriba está representado por una mayor cobertura de las algas filamentosas rojas; el de abajo por una mezcla de algas incrustantes e Hippoxis sp1; el de la izquierda por algas incrustantes y el de la derecha por algas foliosas verdes. El resto de coberturas de algas y organismos sésiles, como por ejemplo la de las algas foliosas cafés son insignificantes como para influenciar la ubicación de las muestras en la ordenación multidimensional. En este arreglo (Figura 7B) también se ve que el cambio de las

comunidades de la semana 0 a la semana 2 es considerable, pues no obstante haya habido un cambio natural en la comunidad del control (las muestras 0 y 2 de C se alejan un poco, debido a un aumento de la cobertura de las algas incrustantes), el grado de alejamiento de las semanas 0 y 2 de D y R es mucho mayor, especialmente para R, que pasó de ser una comunidad dominada por algas incrustantes a una comunidad dominada por algas foliosas verdes y algas filamentosas rojas. Para el tratamiento donde se aumentaron las densidades de los erizos (D), la muestra de la semana 0 se caracterizó por tener una gran abundancia de algas filamentosas rojas, pero en la semana 2 se caracterizó por la mezcla de algas incrustantes e Hipponix sp1 (Figura 7B).

Los otros análisis comunitarios (ANOSIM y SIMPER) son un argumento más que sustenta lo encontrado en el análisis univariado: los tratamientos C y D, que poseen altas densidades de erizos, estuvieron caracterizados principalmente por algas incrustantes y no fueron diferentes entre sí, mientras que el tratamiento sin erizos estuvo dominado por algas foliosas verdes, principalmente Ulva sp1, y se diferenció de los otros dos tratamientos.

Diferencia de biomasa entre cuadrantes

La comparación de la biomasa reveló que el erizo lapicero también tiene un efecto en la cantidad de biomasa producida en el ecosistema, ya que el peso seco promedio en la comunidad sin erizos fue mucho mayor que en los otros dos cuadrantes. Hubiera sido interesante evaluar el peso de la biomasa antes, a lo largo y al final del inicio del experimento. No obstante esto, lo realizado en este estudio constituye un argumento más para sugerir que el erizo lapicero tiene una gran influencia en la estructura de la comunidad marina del sitio de estudio.

Efectos mediados del erizo lapicero en la abundancia y diversidad de organismos móviles

Invertebrados

La comunidad de donde se removieron los erizos presentó una mayor abundancia de gasterópodos y todas las especies fueron carnívoras (Hickman 1998). Esto es contrario a que se esperaba encontrar una mayor cantidad de gasterópodos herbívoros en el tratamiento R

(que hubieran ido en busca de las algas filamentosas y foliosas debido al aumento de su abundancia en esa comunidad). Sin embargo, los resultados obtenidos en este estudio podrían explicarse de la siguiente manera: el aumento de la cobertura, principalmente de las algas foliosas verdes en la comunidad sin erizos, proveyó refugio y alimento a otros organismos como anélidos, otros moluscos y peces pequeños. La presencia de estos organismos trajo como consecuencia la ocurrencia de los gasterópodos carnívoros, imperceptibles. A pesar de esto, todavía queda una pregunta sin responder: ¿Cuál es la influencia de las abundancias del erizo lapicero en el tipo de gasterópodos al comparar los cuadrantes? La presencia restringida al tratamiento sin erizos de los gasterópodos del género Conus (Tabla 8) podría despejar esa duda: estos gasterópodos, a diferencia de las otras especies (Leucozonia tuberculata, Muricopsis zeteki y Engina pyrostama) también se alimentan de otros moluscos (Hickman 1998), por lo tanto, al haber una mayor abundancia de gasterópodos que se alimentan de pequeños organismos (gracias a la protección de las algas foliosas verdes) la presencia de sus depredadores (individuos del género Conus) también aumenta. Según Hickman (1998) los conos utilizan su veneno para narcotizar a sus presas, lo que les confiere la posibilidad de matar a organismos más grandes que los anélidos y peces pequeños (Hickman 1998). Otro argumento para explicar la influencia de los erizos lapiceros en los gasterópodos son los tamaños más grandes de los individuos de L. tuberculata en la comunidad de donde se removieron los erizos (Tabla 8). Al haber más refugio y por lo tanto más alimento, los individuos de L. tuberculata se vieron beneficiados, y por lo tanto alcanzaron tamaños mas grandes. Por otro lado, la última evidencia de que los erizos influyen en los gasterópodos, es el resultado de la composición de especies más alta para el tratamiento sin erizos (Tabla 8).

Aunque el tiempo de estudio fue relativamente corto como para formular aseveraciones concluyentes, el presente análisis muestra una tendencia de que el erizo lapicero, al influenciar la abundancia y diversidad de las algas y organismos sésiles, también produce cambios en la distribución, tamaño, abundancia y diversidad de otros organismos como los gasterópodos.

Peces

En la comunidad donde se colocaron más erizos (tratamiento D) se observó una mayor abundancia de la damisela de cola blanca, Stegastes leucorus bebeei. Esto parecería

paradójico si se parte de la hipótesis de que al colocar una mayor cantidad de erizos en esa comunidad, la abundancia de los peces herbívoros sería menor en relación a los otros dos cuadrantes. Sin embargo, las damiselas de cola blanca y cola amarilla (S. leucorus bebeeii y S. arcifrons) influyen en el proceso de pastoreo de los erizos (E. thouarsii) al expulsarlos de sus jardines de algas (Glynn 1998, Brandt, observaciones personales), por lo que los parches de algas, principalmente de Ulva sp1, fueron protegidos y mantenidos a lo largo del tiempo, no obstante la abundancia relativa alta de los erizos en esa comunidad. El 60% del contenido estomacal de 13 individuos de S. leucorus bebeeii en el Islote de Caamaño correspondió a restos de Ulva sp1. (L. Garske, datos no publicados). Las damiselas, al ser extremadamente territorialistas (Glynn 1998) son responsables de mantener parches de algas comestibles para su propio consumo (Klump & Polunin 1989). Esto a su vez explica porque la abundancia relativa de las algas foliosas verdes (Ulva sp1) en este estudio no fue afectada al colocar más erizos en el tratamiento de duplicación.

Los índices de diversidad observados para los peces en cada tratamiento no muestran un claro patrón. Las razones pueden deberse a sesgos incorporados al momento de muestrear, ya que la mayoría de los peces son altamente móviles (a excepción de las damiselas y otros peces territorialistas) por lo que cambiaron su distribución al momento de colocar el transecto, y, debido a la perturbación causada por los lobos marinos presentes. Para poder disminuir este tipo de sesgo sería necesario aumentar el número de censos realizados o colocar cámaras digitales sobre el fondo marino.

El papel que juega el erizo lapicero respecto a la abundancia y diversidad de los peces es un tema que debe ser explorado con mayor detalle. Los estudios de dieta o preferencia alimenticia son también de gran importancia para determinar el efecto que tienen los erizos en especies competidoras, porque si se llega a determinar, que los erizos comparten con ellos el mismo nicho dentro del ecosistema, se puede deducir que sus altas densidades producen un desplazamiento de las especies competitivamente inferiores (Paine 1966, Hughes 1994, Ruttenberg 2001). Ebeling *et al.* (1985) sugirieron que a falta de depredadores efectivos, dos especies de erizos del Sur de California Stroglyocentrotus franciscanus y S. purpuratus, consumieron casi todas las plantas vivientes, lo cual tuvo un gran efecto en partes importantes de la cadena alimenticia al declinar las abundancias de algunos peces que se alimentaban de pequeños animales que vivían en los turfs de algas (Ebeling *et al.* 1985).

Implicaciones para el manejo

Muchas fueron las evidencias que sugieren que el erizo lapicero tiene un gran efecto en la estructura de la comunidad marina de la cara norte del Islote de Caamaño. No obstante las limitaciones de tiempo y espacio de este estudio, la dinámica poblacional de esta especie de erizo tiene que ser tomada en cuenta. A parte de sus efectos cuantificados en este estudio, el erizo lapicero en las Islas Galápagos tiene otros antecedentes, que permiten sugerir la importancia de esta especie en el funcionamiento de los ecosistemas. Entre estos antecedentes se encuentran 1) su aumento poblacional en los últimos 30 años (Ruttenberg 2001, Brandt, observaciones personales) acompañado de una disminución de la abundancia de otros erizos, 2) su amplia distribución en todo el Archipiélago (Brandt & Guarderas 2002) y 3) y su efecto en otros organismos como en la recuperación de los corales hermatípicos después del Evento de El Niño 1982-83 (Glynn 1994).

La mayoría de estudios sugieren que la alta abundancia de erizos en una determinada comunidad es principalmente inducida por la sobreexplotación pesquera de sus principales depredadores (Tegner & Levin 1983, Hay 1984, Ebeling *et al.* 1985, Levitan 1992, Sala *et al.* 1998 a y b). Estudios en Kenya sugieren que los erizos se vuelven los forrajeadores dominantes en arrecifes bajo intensa presión pesquera, debido a una reducción de sus depredadores (nutrias, langostas, peces) y porque pueden excluir competitivamente algunas especies de peces (McClanahan y Kaunda-Arara 1996, McClanahan *et al.* 1996). En Galápagos, los depredadores potenciales de las diferentes especies de erizos incluyen las langostas, algunas especies de peces de las familias Labridae, Balistidae y Oplegnathidae. De estas especies, las langostas están sujetas a la pesca comercial y a un representante de los lábridos (Bodianus diplotaenia) se lo captura como pesca incidental (Bustamante, datos no publicados). Las capturas de estos grupos de depredadores podrían afectar a las poblaciones locales de erizos provocando el incremento en su abundancia (Ruttenberg 2001).

Sin embargo, factores como tiempo y éxito del reclutamiento de los erizos, competencia, productividad de algas, mortalidad catastrófica, entre otros, no deben ser ignorados como determinantes de la abundancia de erizos (Elnor & Vadas 1990, Levitan 1992, Sala *et al.* 1998b). Hipótesis relativas a la influencia de la pesca sobre las poblaciones de erizos han podido probarse, comparando las poblaciones entre áreas protegidas (cerradas a la pesca) y áreas no protegidas (abiertas a la pesca) (Sala *et al.* 1998a). En las Islas

Galápagos, este tema de estudio está siendo llevado a cabo por el Área de Investigación y Conservación Marina de la Estación Científica Charles Darwin. El levantamiento de información de base constituyó la primera fase para establecer los patrones de abundancia y distribución entre las diferentes provincias biogeográficas y zonas de uso (2.1= Comparación y Protección, 2.2= Conservación y Uso No Extractivo y 2.3= Conservación y Uso Extractivo y No Extractivo) de las especies de erizos más comunes del Archipiélago (Brandt & Guarderas 2002). Esta información servirá para poder comparar a futuro dichas tendencias y evaluar el funcionamiento de la zonificación de la Reserva Marina de Galápagos.

El presente estudio constituye un importante aporte al conocimiento de uno de los factores que estructuran la comunidad marina a nivel local. Los resultados en este estudio no pueden ser extrapolados a todo el Archipiélago, debido a las restricciones espaciales y temporales. Las Islas Galápagos están controladas por muchas fuerzas que influyen en la estructura y estabilidad de la comunidad marina (variaciones estacionales, sistema de corrientes, provincias biogeográficas, Eventos El Niño/La Niña, tipo de hábitat, entre otras). Hace falta realizar este mismo experimento, con una mejor replicación espacial y temporal para poder extrapolar los resultados a todo el Archipiélago, o también podría pensarse en estudiar las otras especies de erizos, con el fin de investigar si el efecto es causado únicamente por el erizo lapicero, o es un conjunto de las influencias de varias especies de erizos.

Sin embargo, a pesar de sus limitaciones, los resultados reportados en el presente estudio reafirman el importante papel que juega el erizo lapicero en la estructuración de la comunidad submareal de la cara norte del Isote de Caamaño. El efecto de esta especie es densidad dependiente. En lugares donde es abundante es probable encontrar comunidades pobres, caracterizadas por la dominancia de especies incrustantes y de roca desprovista de algas. A densidades intermedias, sin embargo, permite el establecimiento de especies subordinadas al reducir la habilidad de especies competitivamente superiores como *Ulva* sp. de monopolizar el substrato primario. Por esta razón, la densidad del erizo lapicero en el Archipiélago debe ser mantenida en observación, ya que si se determina que su aumento provoca cambios sustanciales en la organización de las comunidades submarinas del Archipiélago en general, podría llegar a pensarse en la regulación de sus abundancias, una especie de biorremediación controlada, para de esta manera permitir que existan y se mantengan otras especies cruciales de la cadena alimenticia (como por ejemplo diferentes

tipos de algas con valores nutricionales altos), lo que a su vez determinaría la abundancia y diversidad de otras especies de organismos móviles, como gasterópodos o peces, incluso con fines de conservar especies recurso para el consumo humano de las Islas Galápagos.

LITERATURA CITADA

- Andrew, N.L. 1993. Spatial heterogeneity, sea urchin grazing, and habitat structure on reefs in Temperate Australia. *Ecology* **74**(2): 292-302.
- Banks, S.A. 1999. The use of AVHRR data in determining sea surface temperature zonation and variability across the Galápagos Marine Reserve. MSc Thesis Southampton University, 46 pp.
- Brandt, M. & P. Guarderas. 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.
- Bustamante, R.H., Wellington, G.M., Branch, G.M, Edgar, G.J., Martínez, P., Rivera, F. & J.D. Witman. 2002. Sobresalientes características marinas del Archipiélago de Galápagos. En: *Visión para la biodiversidad de las islas Galápagos*. Fundación Charles Darwin para las islas Galápagos y Fondo Mundial para la Naturaleza, Puerto Ayora, Galápagos.
- Carpenter, R.C. 1986. Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecological Monographs* **56**(4): 345- 363.
- Duffy, J.E. & M.E. Hay. 2000. Strong impacts of grazing amphipods on the organization of a benthic community. *Ecological Monographs* **70**(2): 237-263.
- Ebeling, A.W., Laur, D.R. & R.J. Rowley. 1985. Severe storm disturbances and reversal of community structure in a southern California kelp forest. *Marine Biology* **84**: 287 - 294.
- Elnor, R.W. & R.L. Vadas. 1990. Inference in ecology: the sea urchin phenomenon in the northwestern Atlantic. *The American Naturalist* **136**: 108-125.

- Estes, J.A. & D.O. Duggins. 1995. Sea otters and kelp forests in Alaska: generality and variation in a community ecological paradigm. *Ecological Monographs* **65**(1): 75-100.
- Fletcher, W.J. 1987. Interactions among subtidal Australian sea urchins, gastropods, and algae: effects of experimental removals. *Ecological Monographs* **75**(1): 89-109.
- Glynn, P.W., Wellington, G.M. & C. Birkeland. 1979. Coral Reef Growth in the Galápagos: Limitations by Sea Urchins. *Science* **203**: 47-48.
- Glynn, P.W. 1994. State of Coral Reefs in the Galápagos: Natural vs. Anthropogenic Impacts. *Marine Pollution Bulletin* **29**: 131-140.
- Glynn, P.W. 1998. El Niño warming, coral mortality and reef framework destruction by echinoid bioerosion in the eastern Pacific. *Galaxea* **7**: 129-160.
- Guarderas, P. 2002. Dinámica poblacional y ecología trófica del erizo blanco *Tripneustes depressus* (Echinodermata: Echinoidea) en Santa Cruz, Galápagos. Tesis de Licenciatura de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, 113 pp.
- Harris, M.P. 1969. Breeding season of sea-birds in the Galápagos islands. *Journal of Zoology* **159**: 145-165.
- Harrold, C. & D.C. Reed. 1985. Food availability, sea urchin grazing, and kelp forest community structure. *Ecology* **66**(4): 1160-1169.
- Hay, M. 1981. The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology* **62**(3): 739-150.
- Hay, M.E. 1984. Patterns of Fish and Urchin Grazing on Caribbean Coral Reefs: Are Previous Results Typical? *Ecology* **65**(2): 446-454.
- Hickman, C. 1998. Guía de campo sobre estrellas de mar y otros equinodermos de Galápagos. Sugar Spring Press, Lexington, Virginia, USA, 83 pp.
- Hickman, C., Roberts, L. & A. Larson. 2001. Principios integrales de Zoología, Undécima Edición. McGraw Hill Interamericana, Madrid, 895 pp.
- Hughes, T.R. 1994. Catastrophes, Phase Shifts and Large - Scale Degradation of a Caribbean Coral - Reef. *Science* **265**: 1547-1551.
- James, M.J. (ed.). 1991. Galápagos Marine Invertebrates - Taxonomy. Biogeography and Evolution in Darwin's islands. Plenum Press, New York.

- Kitching, J.A. & F.J. Ebling. 1961. The ecology of Lough Ine. XI. The control of algae by Paracentrotus lividus (Echinoidea). *Journal of Animal Ecology* **30**: 373-383.
- Klump, D.W. & N.V.C. Polunin. 1989. Partitioning among grazers of food resources within damselfish territories on a coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **125**: 145-169.
- Lawrence, J.M. 1975. On the relationship between marine plants and sea urchins. *Oceanography Marine Biology Annual Review* **13**: 213-286.
- Levitan, D.R. 1992. Community structure in times past: influence of human fishing pressure on algal-urchin interactions. *Ecology* **73**: 1597-1605.
- Lewis, S.M. 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs* **56**(3): 183-200.
- Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *The American Naturalist* **112**: 23-39.
- Luna, S. 1997. Ecología poblacional y reproductiva del erizo blanco Tripneustes depressus en el Archipiélago de Galápagos. *En: Informe final del proyecto de biodiversidad de equinodermos, Galápagos. Estación Científica Charles Darwin.*
- McClanahan, T.R. & B. Kaunda-Arara. 1996. Fishery recovery in a coral-reef marine park and its effect on the adjacent fishery. *Conservation Biology* **10**: 1187-1199.
- McClanahan, T.R., Kamukuru, A.T., Muthiga, N.A., Gilagabher Yebio, M & D. Obura. 1996. Effect of Sea Urchin Reductions on Algae, Coral and Fish Populations. *Conservation Biology* **10**(1): 136-154.
- Navarrete, S.A & B.A. Menge. 1996. Keystone predation and interaction strength: interactive effects on predators on their main prey. *Ecological Monographs* **66**(4): 409-429.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* **100**: 65-76.
- Paine, R.T, & R.L. Vadas. 1969. The effects of grazing by sea urchins, Strongylocentrotus spp., on benthic algal populations. *Limnology and Oceanography* **14**: 710-719.
- Robles, C.D. 1997. Changing recruitment in constant species assemblages: implications for predation theory in intertidal communities. *Ecology* **78**(5): 1400-1414.

- Ruttenberg, B.I. 2001. Effects of Artisanal Fishing on Marine Communities in the Galápagos Islands. *Conservation Biology* **15**: 1691-1699.
- Sala, E., Boudouresque, C.F. & M. Harmelin - Vivien. 1998a. Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *OIKOS* **82**: 425-439.
- Sala, E., Ribes, M., Hereu, B., Zabala, M., Alvà, V., Coma, R. & J. Garrabou. 1998b. Temporal variability in abundance of the sea urchin Paracentrotus lividus and Arbacia lixula in the western Mediterranean: comparison between a marine reserve and a non protected zone. *Marine Ecology Progress Series* 168: 135-145.
- Snell, H.M., Stone, P.A. & H.L. Snell. 1996. A summary of geographical characteristics of the Galápagos Islands. *Journal of Biogeography* **23**: 619-624.
- Steneck, R.S. 1986. The ecology of coralline algal crusts: Convergent Patterns and Adaptative Strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 273-303.
- Steneck, R.S & M. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal - dominated communities. *OIKOS* **69**: 476-498.
- Steneck, R.S., McNaught, D. & S. Zimsen. 1995. Spatial and temporal patterns in sea urchin populations, herbivory and algal community structure in the Gulf of Maine: Evidence for Impacts of Harvesting. Department of Oceanography, Darling Marine Center, University of Maine.
- Tegner, M.J. & L.A. Levin. 1983. Spiny lobsters and sea urchins: analysis of a predator-prey interaction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **73**: 125-150.
- Vance, R.R. 1979. Effects of grazing by the sea urchin, Centrostephanus coronatus, on prey community composition. *Ecology* **60**(3): 537-546.
- Wellington, G.M. 1975. Medio Ambientes Marinos Costeros de Galápagos.
- Witman, J.D. & P.K. Dayton. 2001. Rocky Subtidal Communities. *En* M.D. Bertness S.D. Gaines & M.E. Hay (eds.) 2001, *Marine Community Ecology*, pp 339–366. Sinauer Associates, Inc, USA.

TABLAS

Tabla 1. Media de la densidad (ind./m²), y desviación estándar (DE) del erizo lapicero por cuadrante (C= control, D= duplicación y R= remoción) y a lo largo de las 12 semanas de estudio.

Semanas	Cuadrante	Media	DE
0	C	42	8
2		41	9
6		34	7
8		44	5
10		34	11
12		33	6
0	D	23	11
2		40	10
6		35	11
8		33	13
10		34	8
12		30	8
0	R	31	16

Tabla 2. Media de la cobertura (%) de los grupos funcionales de las algas y los organismos sésiles más representativos por cuadrante (C= control, D= duplicación y R= remoción) y a lo largo de las 12 semanas de estudio.

Grupo Funcional	Semana	C	D	R
Algas calcáreas articuladas	0	0.00	6.17	0.12
	2	0.00	0.00	13.33
	6	0.00	0.12	1.48
	8	0.00	0.00	10.86
	10	0.00	0.49	1.48
	12	0.00	0.12	15.68
Algas filamentosas rojas	0	16.17	45.06	7.78
	2	8.27	2.22	43.46
	6	1.11	1.60	50.99
	8	12.84	1.36	26.05
	10	0.99	0.12	13.46
	12	9.63	1.11	32.72
Algas foliosas corticadas	0	0.37	0.00	0.62
	2	0.25	0.00	0.62
	6	0.25	0.25	0.37
	8	0.00	0.37	1.11
	10	0.00	0.00	1.85
	12	0.00	0.00	1.36
Algas foliosas verdes	0	13.58	6.54	13.09
	2	8.40	10.25	22.84
	6	2.47	13.09	38.02
	8	12.59	9.51	55.68
	10	1.48	10.00	68.15
	12	0.49	7.41	39.63
Algas incrustantes	0	56.42	37.16	69.63
	2	70.62	62.35	12.72
	6	75.56	74.69	3.33
	8	60.86	61.98	2.47
	10	59.88	76.42	9.51
	12	73.95	70.74	2.35
Filtradores	0	2.96	1.73	3.21
	2	2.96	2.84	1.36
	6	0.00	0.25	2.59
	8	3.21	1.73	3.70
	10	7.28	2.72	4.44
	12	5.56	1.11	4.94
<u>Hipponix</u> sp1	0	6.05	1.23	5.56
	2	8.52	3.33	0.12
	6	11.85	4.81	0.00
	8	9.14	12.22	0.00
	10	12.72	5.93	0.49
	12	5.06	8.64	0.12
Roca desnuda	0	0.00	0.99	0.00
	2	0.74	18.27	0.00
	6	1.73	1.60	0.00
	8	0.62	11.98	0.00
	10	16.91	5.06	0.00
	12	5.31	9.51	0.00

Tabla 3. Media de los índices de diversidad de las especies de algas y organismos sésiles por cuadrantes (C= control, D= duplicación y R= remoción) y a lo largo de las 12 semanas de estudio.

Semanas	Cuadrante	S	d	H'	J'
0	C	5	0.89	0.69	1.10
	D	6	1.15	0.47	0.86
	R	6	1.06	0.65	1.13
2	C	7	1.35	0.51	0.97
	D	6	1.11	0.35	0.63
	R	8	1.41	0.46	0.89
6	C	7	1.26	0.54	1.03
	D	6	1.09	0.46	0.81
	R	6	1.06	0.46	0.79
8	C	6	1.13	0.54	0.98
	D	7	1.37	0.50	0.99
	R	8	1.56	0.40	0.85
10	C	8	1.48	0.72	1.41
	D	7	1.19	0.45	0.83
	R	10	1.91	0.42	0.96
12	C	6	1.02	0.47	0.80
	D	6	1.13	0.60	1.07
	R	10	1.85	0.63	1.34

Tabla 4. Análisis de varianza (Kruskal Wallis) para los efectos de los cuadrantes (C= control, D= duplicación y R= remoción) y el tiempo en los índices de diversidad (S= riqueza de especies, d= índice de Margalef, H'= índice de Shannon y J'= índice de equitatividad) de las especies de algas y organismos sésiles, luego de la manipulación de la densidad de los erizos.

Fuente de variación	gl	H	P
S			
tiempo	4	8.585	0.0723
tratamiento	2	8.708	0.0129
d			
tiempo	4	8.305	0.0810
tratamiento	2	8.808	0.0122
H'			
tiempo	4	13.362	0.0096
tratamiento	2	5.820	0.0545
J'			
tiempo	4	12.294	0.0153
tratamiento	2	9.323	0.0099

Tabla 5. Media (mm) de las alturas de las algas filamentosas y foliosas más abundantes por cuadrantes y a lo largo de las 12 semanas de estudio.

Semana	Cuadrante	Filamento rojo	Foliosa café	Foliosa verde
0		4.50	2.60	4.19
2		1.73	2.50	1.33
6		2.80	3.40	2.76
8	C	1.20	0.00	1.38
10		1.00	0.00	1.00
12		1.12	0.00	1.00
0		1.74	0.00	2.14
2		1.72	0.00	1.89
6		2.43	2.40	1.00
8	D	1.27	0.75	1.00
10		1.00	0.00	1.00
12		2.67	0.00	1.00
0		5.15	4.33	6.80
2		2.60	17.93	6.31
6		2.40	3.20	10.27
8	R	3.87	6.48	5.67
10		2.55	3.79	6.64
12		2.12	2.87	13.83

Tabla 6. Análisis de semejanzas (SIMPER) para clasificar a los grupos funcionales más representativos que contribuyeron a las semejanzas en cada cuadrante (C= control, D= duplicación y R= remoción). Se muestra el porcentaje promedio de semejanzas de cada tratamiento; el porcentaje medio (\bar{X}), la contribución de semejanzas (Si) y el porcentaje total de contribución (%) de cada grupo funcional por tratamiento.

C			
Promedio semejanzas: 78.80%			
Grupo Funcional	\bar{X}	Si	%
Algas incrustantes	24.88	14.38	31.58
Herbívoros	14.38	10.80	18.24
Algas filamentosas rojas	11.57	3.83	14.68
Algas foliosas verdes	10.37	4.10	13.17
Filtradores	7.88	1.35	9.99
Roca desnuda	6.22	1.27	7.89
D			
Promedio semejanzas 81.93%			
Grupo Funcional	\bar{X}	Si	%
Algas incrustantes	21.84	11.31	26.66
Algas foliosas verdes	13.50	17.18	16.47
Herbívoros	10.70	5.61	13.07
Roca desnuda	10.39	3.93	12.68
Filtradores	7.84	4.70	9.58
Algas filamentosas rojas	7.36	3.85	8.98
R			
Promedio semejanzas 79.35%			
Grupo Funcional	\bar{X}	Si	%
Algas foliosas verdes	18.45	6.82	23.25
Algas filamentosas rojas	16.52	7.33	20.81
Algas incrustantes	11.35	6.24	14.30
Filtradores	10.38	6.27	13.09
Algas coralinas articuladas	8.81	2.55	11.10
Algas foliosas corticadas	7.30	7.74	9.20

Tabla 7. Contribución de los grupos funcionales a la desemejanza entre cuadrantes (C = control, D= duplicación y R= remoción). Se muestra el porcentaje promedio de disimilaridad entre tratamientos, el promedio (\bar{X}) del porcentaje de cobertura de cada grupo funcional por tratamiento; el promedio de disimilaridad (Dis) y el porcentaje de disimilaridad (%) de cada grupo funcional entre tratamientos.

C & D				
Promedio disimilaridad 22.12%				
Grupo Funcional	C \bar{X}	D \bar{X}	Dis	%
Arena	0.19	0.84	3.06	13.82
Roca desnuda	4.22	7.90	2.85	12.89
Algas filamentosas rojas	8.17	8.58	2.83	12.81
Algas coralinas articuladas	0.00	1.15	2.53	11.44
Filtradores	3.66	1.73	1.96	8.85
Microcarnívoros filtradores	0.72	0.14	1.76	7.97
C & R				
Promedio disimilaridad 38.66%				
Grupo Funcional	C \bar{X}	R \bar{X}	Dis	%
Algas coralinas articuladas	0.00	7.16	6.02	15.56
Algas incrustantes	66.21	16.67	4.90	12.66
Herbívoros	8.29	1.05	4.81	12.43
Roca desnuda	4.22	0.00	4.75	12.30
Algas foliosas verdes	6.50	39.57	4.35	11.26
Algas filamentosas rojas	8.17	29.07	3.11	8.05
D & R				
Promedio disimilaridad 38.41%				
Grupo Funcional	D \bar{X}	R \bar{X}	Dis	%
Roca desnuda	7.90	0.00	6.33	16.47
Algas incrustantes	63.89	16.67	4.53	11.80
Algas filamentosas rojas	8.58	29.07	4.45	11.59
Herbívoros	6.03	1.05	3.87	10.08
Algas coralinas articuladas	1.15	7.16	3.78	9.85
Arena	0.84	0.00	3.31	8.63

Tabla 8. Media (\bar{X}), mínimo y máximo de las tallas (mm) de las diferentes especies de gasterópodos encontrados en los cuadrantes (C= control, D= duplicación y R= remoción).

Especies de	C			D			R		
	\bar{X}	mín.	máx.	\bar{X}	mín.	máx.	\bar{X}	mín.	máx.
	-	-	-	-	-	-	31.1	28.8	35.7
<u>Conus diadema</u>									
<u>Conus gladiator</u>	-	-	-	-	-	-	31.0	31.0	31.0
<u>Engina pyrostama</u>	-	-	-	10.1	10.1	10.1	10.0	10.0	10.0
<u>Leucozonia tuberculata</u>	13.4	13.0	13.7	12.9	12.5	13.3	18.4	11.4	23.8
<u>Muricopsis zeteki</u>	15.8	15.8	15.8	-	-	-	-	-	-

Tabla 9. Abundancia relativa (ind/m²) de los peces por cuadrante (C= control, D= duplicación y R= remoción), sobre la base de dos censos realizados a los 77 días del inicio del experimento de remoción/duplicación de las densidades de E. thourarsi. Se muestra la Media (\bar{X}), el Error Estándar (ES) y el porcentaje de contribución (%) de cada especie al total de especies encontradas en cada cuadrante.

Especies de peces	C		D		R	
	\bar{X} (ES)	%	\bar{X} (ES)	%	\bar{X} (ES)	%
Herbívoros						
<u>Microspathodon dorsalis</u>	0.79 (0.27)	6.09	0.04 (0.04)	1.32	0.38 (0.13)	4.76
<u>Ophioblennius steindachneri</u>	0.08 (0.06)	0.64	0.12 (0.07)	3.95	0.17 (0.08)	2.12
<u>Stegastes arcifrons</u>	2.21 (0.34)	16.99	0.50 (0.14)	15.79	1.50 (0.23)	19.05
<u>Stegastes leucurus beebei</u>	1.17 (0.35)	8.97	1.36 (0.22)	43.42	1.17 (0.21)	14.81
Total (%) contribución de los peces herbívoros		32.69		64.48		40.74
Omnívoros						
<u>Labrisomus dendriticus</u>	-	-	0.12 (0.07)	3.95	0.25 (0.09)	3.17
<u>Lepidonectes corallicola</u>	0.83 (0.21)	6.41	0.29 (0.11)	9.21	0.75 (0.21)	9.52
<u>Plagiotremus azaleus</u>	0.33 (0.17)	2.56	0.04 (0.04)	1.32	0.33 (0.13)	4.23
Total (%) contribución de los peces omnívoros		8.97		14.48		16.92
Depredadores						
<u>Apogon atradorsatus</u>	6.79 (1.58)	52.24	0.29 (0.13)	9.21	2.79 (0.87)	35.45
<u>Bodianus diplotaenia</u>	0.17 (0.08)	1.28	0.04 (0.04)	1.32	0.33 (0.87)	4.23
<u>Epinephelus labriformis</u>	0.08 (0.06)	0.64	0.08 (0.06)	2.63	0.04 (0.04)	0.53
<u>Halichoeres dispipulus</u>	0.08 (0.08)	0.64	0.12 (0.07)	3.95	-	-
<u>Johnrandallia nigrirostris</u>	0.04 (0.04)	0.32	-	-	-	-
<u>Thalassoma lucasanum</u>	0.42 (0.23)	3.21	0.13 (0.09)	3.95	0.17 (0.09)	2.12
Total (%) contribución de los peces depredadores		58.33		21.06		42.33

Tabla 10. Índices de diversidad de las especies de peces encontradas en los cuadrantes (C= control, D= duplicación y R= remoción).

	S	Índice de Margalef (d)	Shannon-Wiener (H')	Índice de equitatividad (J')
C	12	11.12	1.75	0.70
D	12	10.32	1.05	0.42
R	11	9.94	1.78	0.74

FIGURAS

Figura 1. Mapa de las Islas Galápagos con la ubicación del área de estudio en la Isla Santa Cruz, en el Islote de Caamaño.

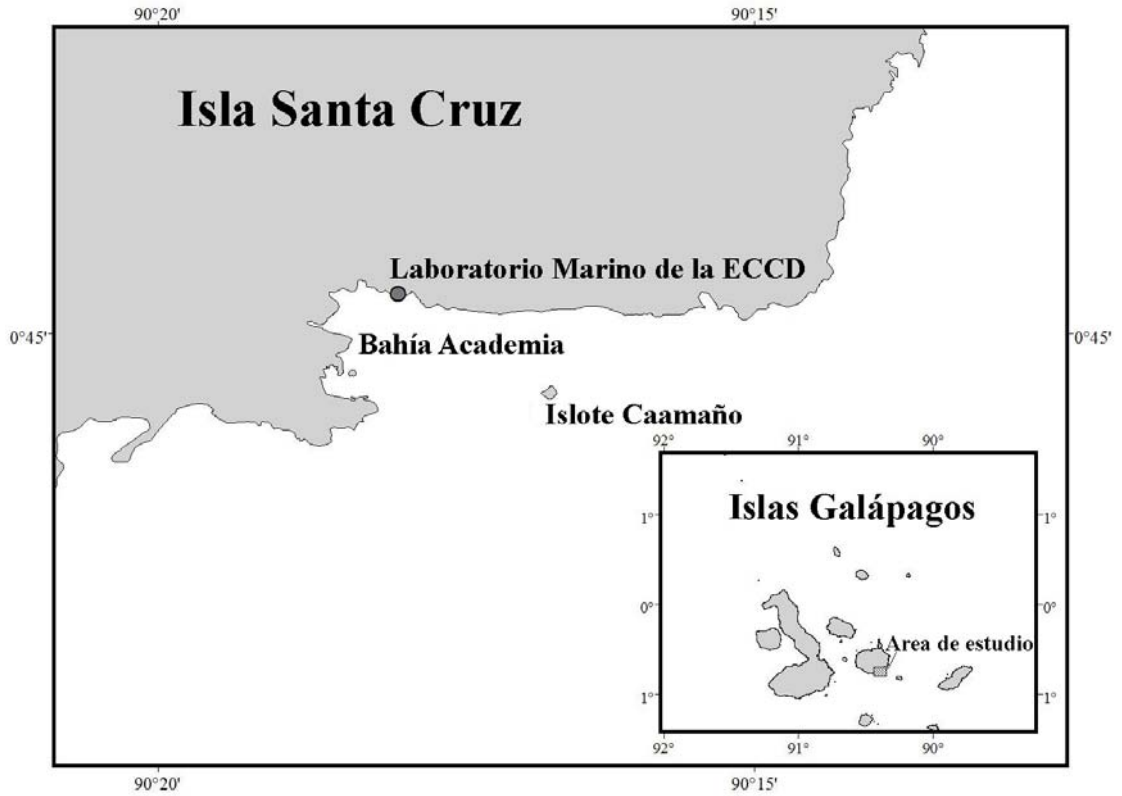


Figura 2. Delimitación de los cuadrantes de A) 36 m², y B) 100 m². Las estrellas representan las boyas.

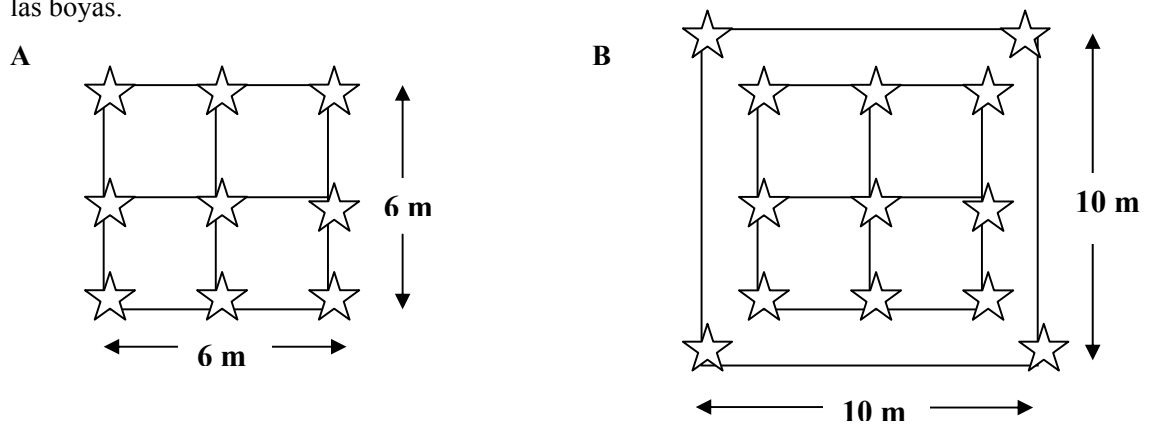


Figura 3. Abundancia relativa (ind./m²) del erizo lapicero por cuadrante (C= control, D= duplicación y R= remoción) y a lo largo de las 12 semanas de estudio.

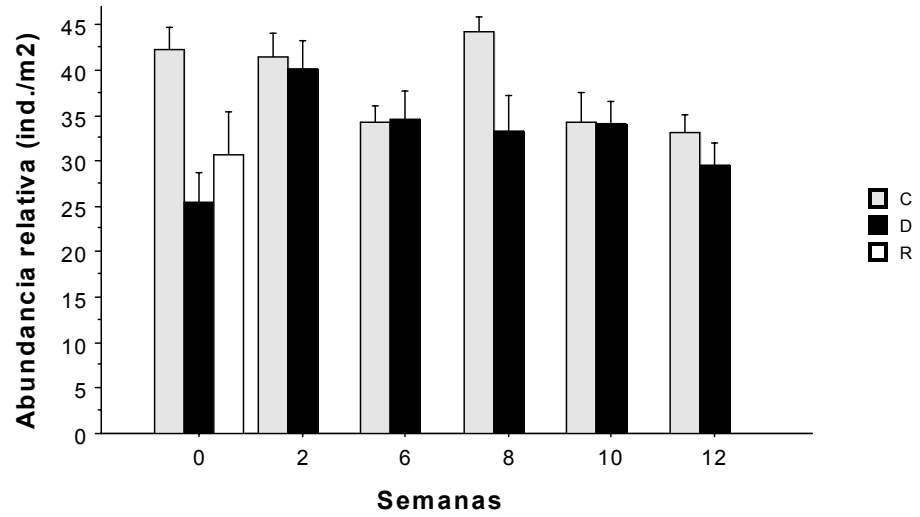


Figura 4. Porcentaje de cambio de la cobertura media entre cada fecha de muestreo y la semana 0 de los grupos funcionales de las algas y los organismos sésiles más representativos, por cuadrante (C= control, D= duplicación y R= remoción). Los valores negativos representan una disminución en relación a la cobertura previa a la manipulación de las densidades de los erizos, mientras que los valores positivos representan un aumento.

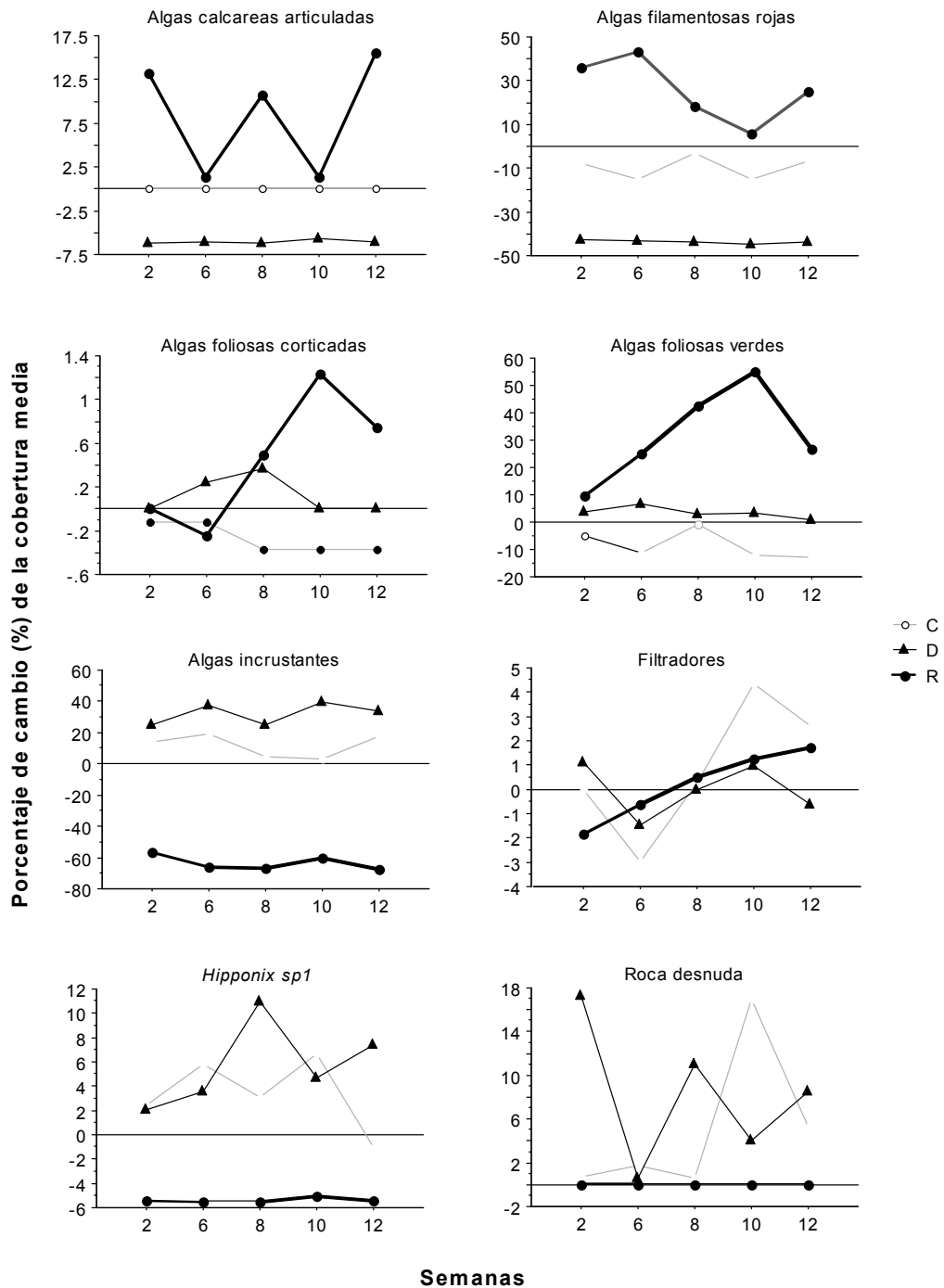


Figura 5. Índices de diversidad (S riqueza de especies, d = índice de Margalef, H'= índice de Shannon y J'= índice de equitatividad) para las especies de las algas y los organismos sésiles por cuadrante (C = control, D = duplicación y R = remoción) y a lo largo de las 12 semanas de estudio.

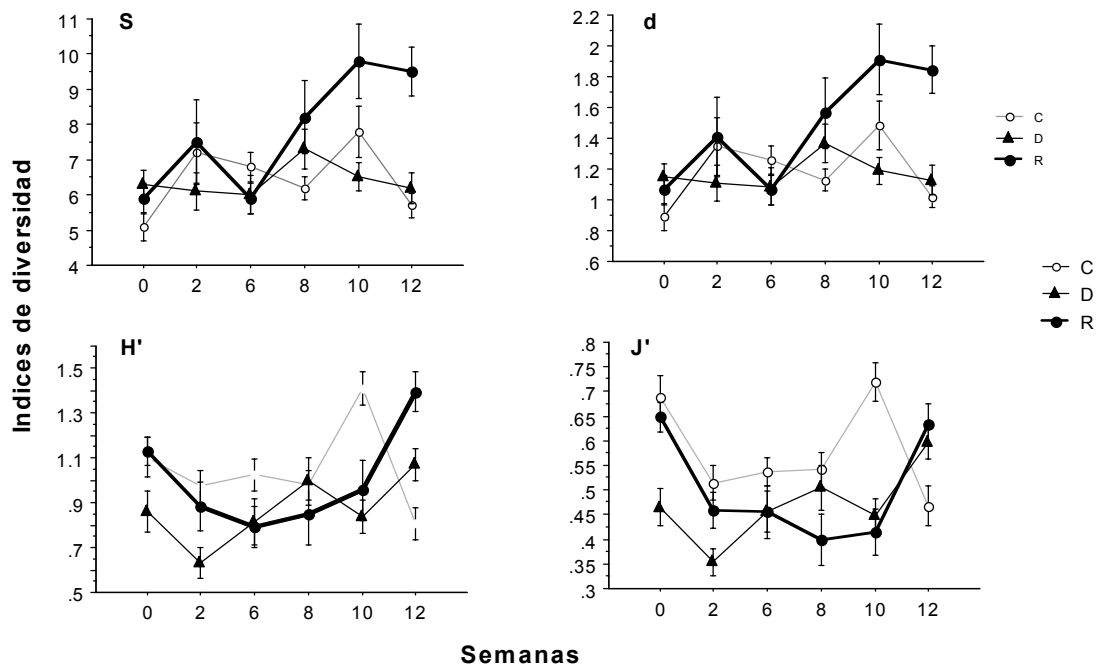


Figura 6. Altura media de las algas filamentosas y foliosas por cuadrante (C= control, D= duplicación y R= remoción) y a lo largo de las 12 semanas de estudio.

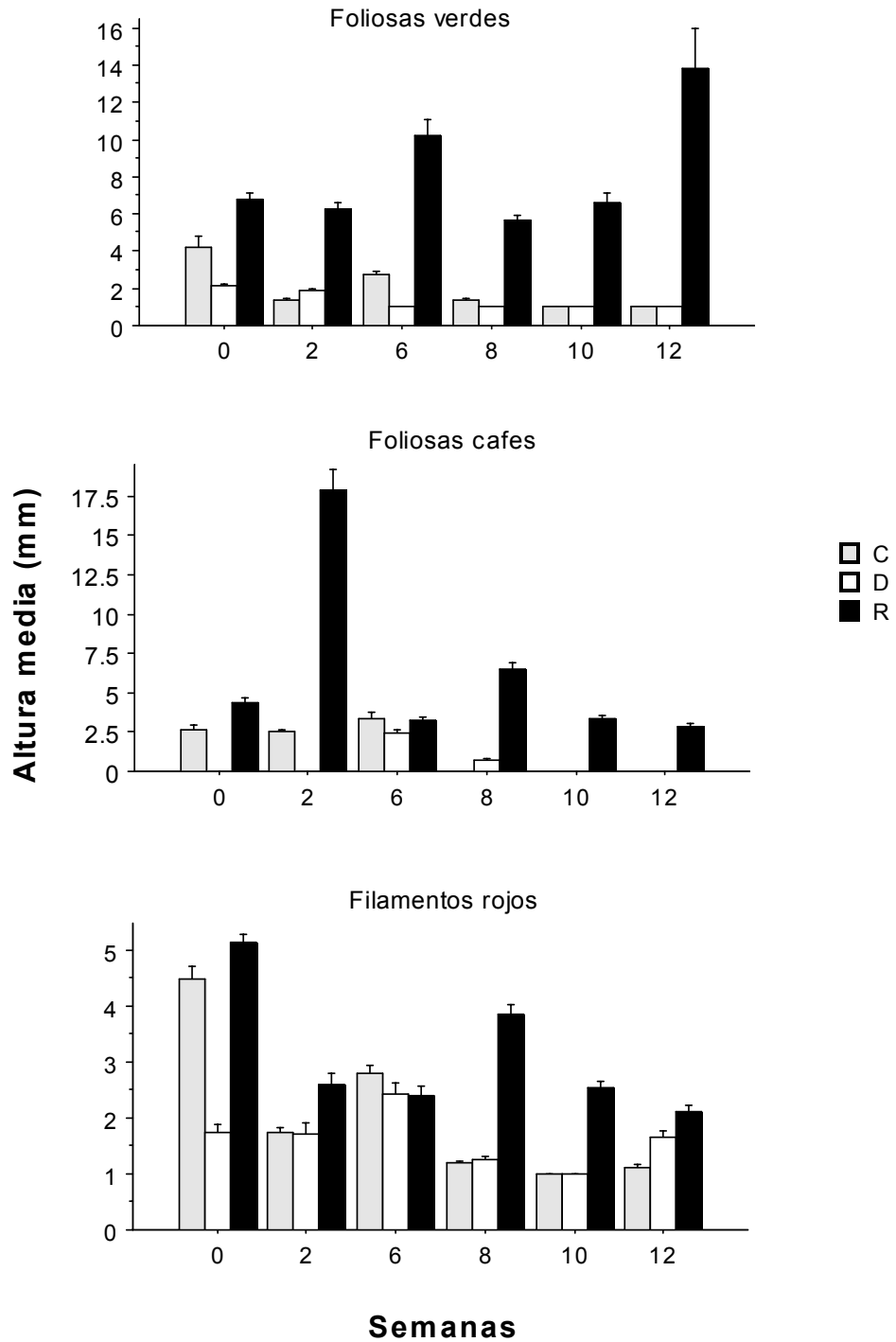
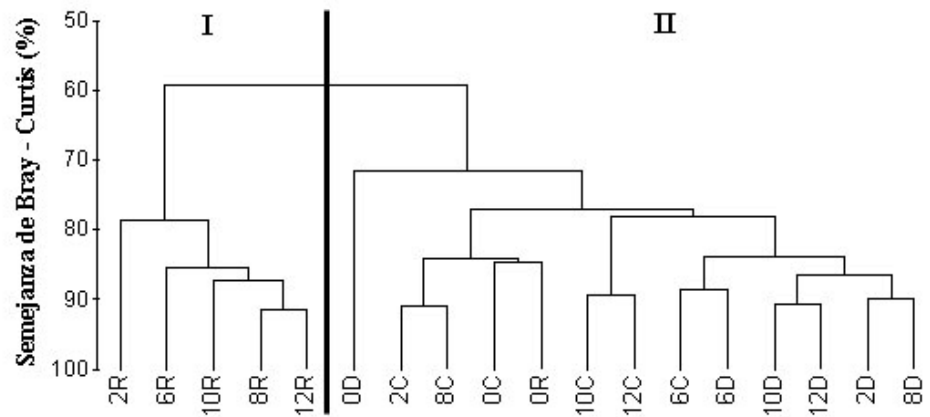


Figura 7. (A) Dendrograma y (B) ordenación multidimensional no métrica (MDS) para los cuadrantes (C= control, D= duplicación y R= remoción) a lo largo de las 12 semanas de estudio.

A



B

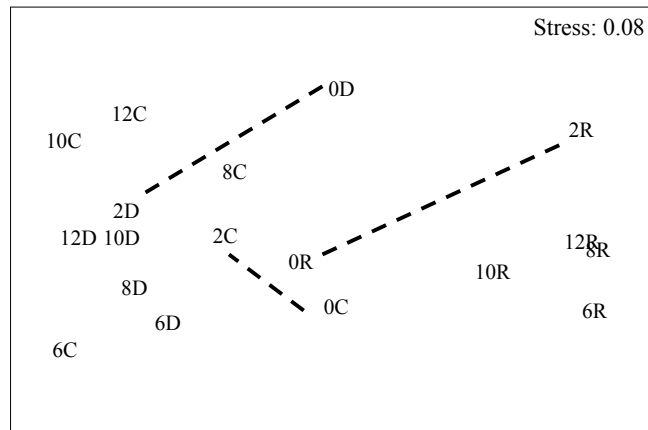
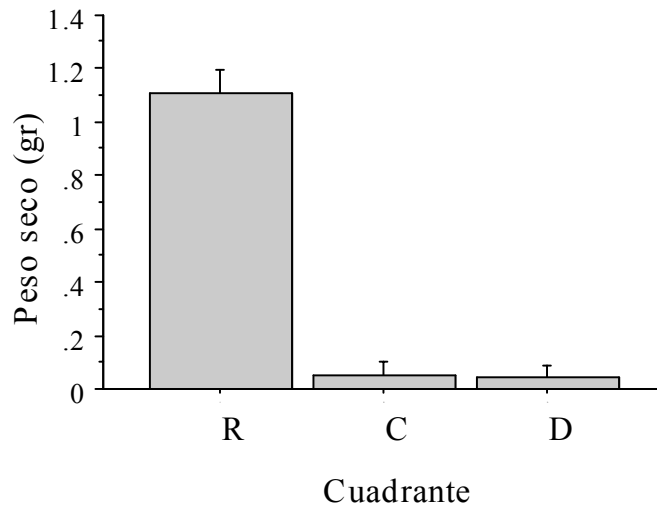


Figura 8. Peso seco de la biomasa (gr) de las algas por cuadrante (C= control, D= duplicación y R= remoción) después de las 12 semanas de estudio.



APÉNDICES

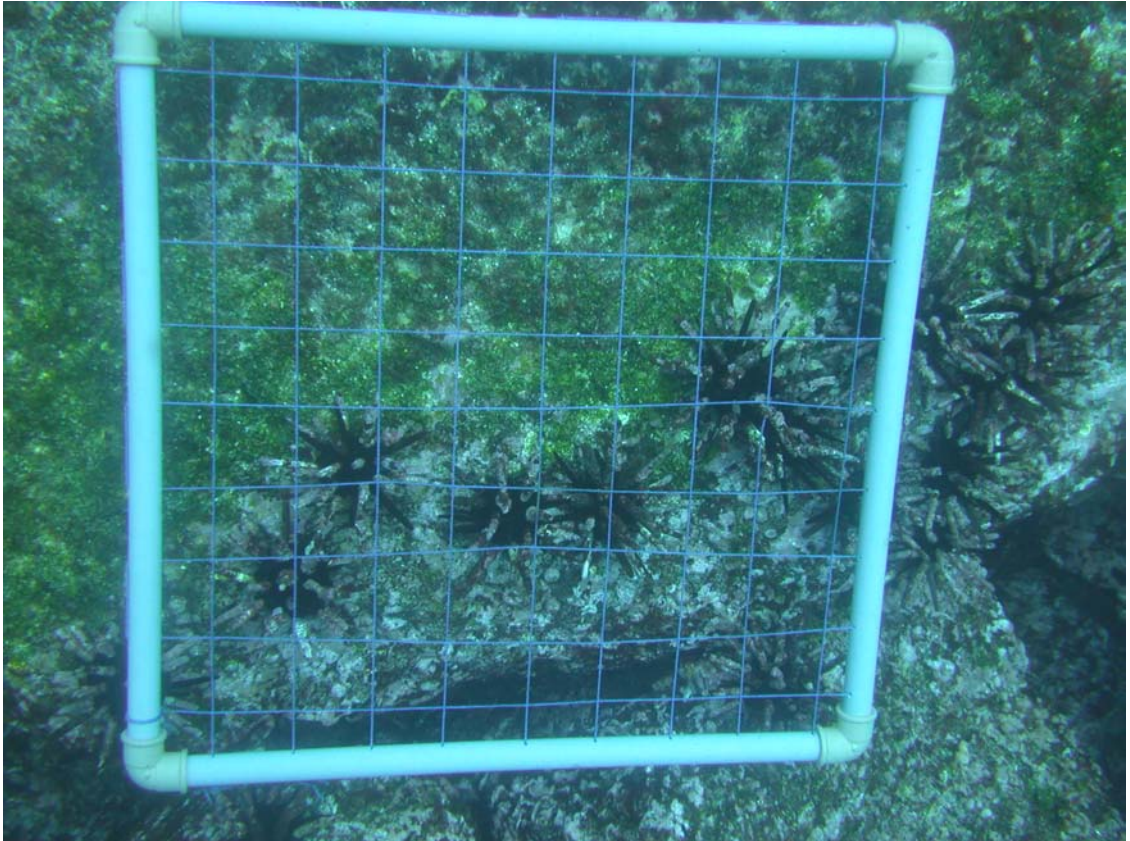
Apéndice I. Clasificación en grupos funcionales de los organismos sésiles según Hickman *et al.* (2001) encontrados en los tres cuadrantes (C= control, D= duplicación y R= remoción) a lo largo de las 12 semanas de estudio.

Grupos Funcionales	C						D						R					
	0	2	6	8	10	12	0	2	6	8	10	12	0	2	6	8	10	12
Filtradores																		
Balano sp1							x			x						x		x
<u>Bugula sp1</u>									x				x	x	x	x	x	x
<u>Didemnum sp1</u>	x						x	x							x	x		x
<u>Didemnum sp2</u>							x											
<u>Didemnum sp3</u>														x				
<u>Didemnum sp4</u>														x				
<u>Didemnum sp5</u>														x				x
Esponja sp1	x	x		x				x	x	x			x	x		x		
<u>Halocynthia hispiola</u>						x												
<u>Membranipora arborescens</u>		x						x						x				x
Poliqueto sp1		x				x		x		x				x				
Poliqueto sp2																x		
Poliqueto sp3			x								x					x	x	x
<u>Pyura cf. haustor</u>	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<u>Serpulorbis sp1</u>	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<u>Spirobranchius giganteus</u>	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Tunicado sp1																x	x	
Tunicado sp2											x						x	
Tunicado sp3																		x
Herbívoros																		
<u>Hipponix sp1</u>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x
Microcarnívoros																		
filtradores																		
<u>Aglaophenia sp1</u>		x						x						x				
Anemona sp1		x													x			x
<u>Bunodosama sp1</u>	x						x											
Hidroide sp1			x															
Hidroide sp2															x			x
<u>Plumularia floridana</u>	x			x				x	x	x	x				x	x	x	x

Apéndice II. Clasificación, según Steneck & Dethier (1994), en grupos funcionales de las algas encontradas en los tres cuadrantes (C= control, D= duplicación y R= remoción) a lo largo del período de muestreo.

Grupos Funcionales	C						D						R					
	0	2	6	8	10	12	0	2	6	8	10	12	0	2	6	8	10	12
Calcáreas articuladas																		
<u>Amphiroa sp1</u>								x								x		x
<u>Jania sp1</u>							x		x			x			x	x	x	x
<u>Jania sp2</u>													x	x			x	
<u>Posiella sp1</u>											x		x			x	x	x
Filamentos café																		
Filamento café sp1				x				x										
Filamentos rojos																		
<u>Ceramium sp1</u>	x	x	x	x	x	x			x	x	x	x	x		x	x	x	x
<u>Ceramium sp2</u>			x					x	x					x		x	x	
Filamento rojo sp1			x									x			x			x
Filamento rojo sp2				x		x		x					x			x		x
<u>Polysiphonia bifurcata</u>	x	x		x				x	x	x			x	x	x	x	x	x
<u>Polysiphonia flacidissima</u>														x		x	x	x
Filamentos verdes																		
<u>Derbesia attenuata</u>										x								
<u>Rhizoclonium sp1</u>	x													x				
Foliosas café																		
Alga foliosa café sp1														x				
Alga foliosa café sp2														x				
Foliosas corticadas																		
<u>Dictyopteris delicatula</u>										x				x				x
<u>Dyctiota divaricata</u>														x		x	x	
<u>Gelidium isabelae</u>			x						x						x	x		x
<u>Gelidium sp1</u>										x				x		x		
<u>Gelidium sp2</u>			x														x	x
<u>Rhodymenia sp1</u>	x													x				
Foliosas rojas																		
Alga foliosa roja sp1														x				
Foliosas verdes																		
<u>Codium setchellii</u>								x		x	x		x			x	x	x
<u>Ulva sp1</u>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Incrustantes																		
Alga incrustante sp1		x	x		x	x			x	x	x					x	x	x
<u>Hildenbrandia sp1</u>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<u>Lithothamnium sp1</u>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Macrófitas corticadas																		
<u>Botryocladia tenuissima</u>																x		
<u>Spatoglossum veleroae</u>														x				

Apéndice III. Foto de los erizos en el borde del cuadrante de remoción. Se observa como buscan alimento en el cuadrante dominado por algas foliosas verdes.



CURRICULUM VITAE

Nombre: Margarita Brandt

Lugar y Fecha de nacimiento: Quito, 25 de enero de 1978

Dirección y teléfono: Camino de la Viña, Lote 79, Tumbaco. 099 727 981

Correo electrónico: magola-brandt@excite.com

FORMACIÓN ACADÉMICA

Universidad San Francisco de Quito

Colegio Ciencias de la Vida

1997 - 2003

B.S. en Ecología Aplicada

Colegio Alemán de Quito

1983 - 1996

Título de Bachiller en Físico Matemático

Liceo Scientifico Enriquez, Roma, Italia

Septiembre 1996 - Julio 1997

Deutsch Französisches Gymnasium, Freiburg, Alemania

Septiembre - Noviembre 1994

EXPERIENCIA PROFESIONAL

Edición de la traducción de la Tesis "Estudio de la regeneración del paisaje de la cuenca del Río Nosara (Prov. Guanacaste, Costa Rica), teniendo en cuenta la repercusión de las medidas de la Fundación Pro Reserva Monte Alto". Título Original en alemán "Untersuchungen zur Regeneration der Landschaft im Quellgebiet des Río Nosara (Prov. Guanacaste, Costa Rica) unter besonderer Berücksichtigung der Auswirkungen von Maßnahmen der Fundación Pro Reserva Monte Alto". Autor: Marcus Eichenlaub. Fachhochschule Wiesbaden, Alemania. Diciembre del 2002.

Voluntaria del Área de Investigación y Conservación Marina de la Estación Científica Charles Darwin (ECCD). Participación en el levantamiento de datos de diversos proyectos submarinos alrededor de todo el Archipiélago y elaboración de la tesis "Influencia del erizo lapicero, *Eucidaris thouarsii*, en la estructura de la comunidad submarina de la cara norte del Islote Caamaño, Galápagos". Enero 2002 - Noviembre 2002.

Asistente académica del primer módulo del Curso de Guías naturalistas I de Galápagos. San Cristóbal. Octubre - Noviembre 2001.

Pasantía profesional: Revista Ecuador Terra Incognita. Septiembre - Octubre 2001.

Asistente de campo del proyecto "Comunicación vocal de los leoncillos en la Amazonía Ecuatoriana (*Callithrix pygmae*). San Pablo, Orellana. Universidad de Winsconsin, Universidad San Francisco de Quito (USFQ), Julio - Agosto 2001.

Asistente de Cátedra (Ecología y Recursos del Ecuador, Conservación y Manejo de la Vida Silvestre) del Dr. Günther Reck. Profesor del Colegio de Ciencias de la Vida, USFQ. Enero - Mayo 2001.

Asistente de la logística del Simposio del Ecopath en Galápagos. Quito, diciembre del 2000.

Traducción al español de la Tesis "Möglichkeiten zur nachhaltigen Entwicklung der Comunidad Cotococha" (Posibilidades para un Desarrollo Sustentable en la Comunidad Cotococha). Autora: Jennifer Laier. Fachhochschule Wiesbaden, Alemania. Octubre del 2000.

Coordinadora Encargada del Programa de Capacitación para la Conservación. Ecociencia, agosto del 2000.

Asistente de campo del Proyecto "Estudio Ecológico Rápido en la Región de Tarapoa, Cuyabeno". Fundación Ñanpaz - Fondo Canadiense - CAVES (Compañía Andina de Vinos y Espirituosos) - USFQ. Julio del 2000.

Coordinadora del desarrollo de un Centro de Ventas de Artesanías en la Comunidad de Wayusentsa en la Provincia de Pastaza. Proyecto Kapawi. Agosto - Septiembre 1999.

Asistente de campo en el Proyecto "Estudio de comportamiento de los chichicos de manto dorado (Saguinus tripartitus: CALLITRICHIDAE). Estación de Biodiversidad Tiputini, USFQ - Boston College - Universidad de California. Junio - Julio 1999.

Asistente de la Fundación Herpetológica Gustavo Orcés, USFQ. Enero - Diciembre 1999.

Colaboradora de la Campaña "Autogestión y reciclaje de Papel en la USFQ, en colaboración con el Personal de Limpieza". Octubre 1998 - Mayo del 2000.

CURSOS

Curso de Primeros Auxilios Con Oxígeno en Emergencias de Buceo. DAN, Santa Cruz Galápagos. Mayo del 2002.

Curso de Buceo. Open Water Diver. Exploratur Machalilla. Abril del 2001.

Curso de Fotografía en Blanco y Negro, USFQ. Enero - Mayo del 2001.

ACTIVIDADES EXTRACURRICULARES

Vicepresidente de los Voluntarios y Becarios de la ECCD. Agosto - Noviembre del 2002.

Miembro del grupo de limpieza costera y submarina en Puerto Ayora en el día Internacional de Limpieza del 2002. Project AWARE, PADI. Septiembre del 2002.

Entrenadora de Atletismo de la Primaria del Colegio Menor San Francisco de Quito. Septiembre - Octubre 2001.

Vicepresidente y cofundadora del Grupo Ecológico "Aramacao", USFQ. Enero 1999 - Febrero 2000.

Miembro del grupo de investigación "Medicina Natural y Ayahuasca en la Sede San Francisco de Asís - Mariposas". Fundación Izu Mangallpa Urcu. Noviembre de 1998.

HONORES ACADÉMICOS

Magna Cum Laude, Promedio 3.98/4 - USFQ

POSICIÓN PROFESIONAL

Autora del texto de capacitación para el tema "Vida Marina de Galápagos" y coautora de los temas "Oceanografía básica regional con aplicaciones en Galápagos" y "El Niño y sus causas climáticas y oceanográficas" dentro del Proyecto "Programa de Capacitación y Actualización de Conocimientos para los Guías Naturalistas del Parque Nacional Galápagos". Febrero - Mayo del 2003.

PUBLICACIONES ANTERIORES

Brandt, M. & P. Guarderas. 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.

Margarita Brandt