



ESCUELA SUPERIOR POLITÉCNICA DEL LITORAL

Facultad de Ingeniería Marítima y Ciencias del Mar

**INCIDENCIA DE LA TEMPERATURA DEL MAR EN LAS
COMUNIDADES ROCOSAS SUBMAREALES DE LA
RESERVA MARINA DE GALÁPAGOS**

TESIS DE GRADO

Previa a la obtención del Título de:

OCEANÓGRAFA

Presentado por:

ANGELA M. KUHN CÓRDOVA

Guayaquil – Ecuador

2010

AGRADECIMIENTO

El presente trabajo fue posible gracias a la beca proporcionada por la Fundación Charles Darwin (FCD) y financiada por la empresa Galápagos Travel. Mi agradecimiento por tanto al Programa de Voluntarios y Becarios y al Departamento de Investigaciones Marino Costeras de la FCD por su acogida.

Mi inmensa gratitud a M.C. Stuart Banks, por su confianza, apoyo y motivación en todo momento; a M.C. Verónica Ruiz por su ayuda y tiempo dedicado desinteresadamente y al Dr. José Luis Santos por su solícito apoyo en resolver los requerimientos de mi tesis.

A todos quienes aportaron en mi formación académica y personal: Ing. Héctor Ayón, Dr. Fernando Arcos, M.C. Jerry Landívar, M.C. José Chang, Dr. David Matamoras, Dr. Marco Velarde, Dra. Pilar Cornejo, Ing. Enrique Sanchez.

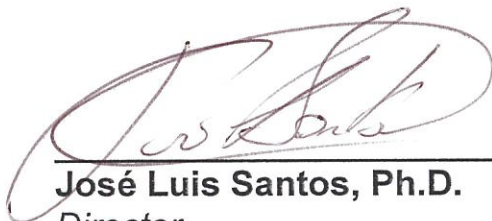
A mis compañeros del cardumen en "BIOMAR" por los gratos momentos compartidos, especialmente a los Blgos. Diego Ruiz por su ayuda en el manejo de la base de datos bióticos, César Peñaherrera y Natalia Tirado por las pláticas, las risas y los consejos. A los amigos, por la sonrisa, el ánimo y el pañuelo, Lucía Leygue, Dolma Alonso, Verenitze Valencia, Mauricio Castrejón y Cristian Cavicchiolo.

A mis padres y hermanos siempre pendientes de una llamadita, una cartita o alguna cosita para que siga adelante. Entre todas sinuosidades de la vida, este es el camino de sus antorchas.

TRIBUNAL DE GRADUACIÓN



Jerry Landívar, M.Sc.
Presidente del tribunal



José Luis Santos, Ph.D.
Director



Stuart Alan Banks, M.Sc.
Co-Director



Fernando Arcos, Ph.D.
Evaluador



Paola Calle, Ph.D.
Evaluadora

DECLARACIÓN EXPRESA

"La responsabilidad del contenido de esta Tesis de Grado, me corresponde exclusivamente; y el patrimonio intelectual de la misma a la Fundación Charles Darwin y a la Escuela Superior Politécnica del Litoral".

(Reglamento de Exámenes y Títulos Profesionales de la ESPOL modificado mediante convenio con la FCD)

A handwritten signature in dark ink, appearing to read 'Angela M. Kuhn', is written over a horizontal line.

Angela M. Kuhn Córdova

RESUMEN

Mediante técnicas multivariadas se analizó la relación entre temperatura del mar *in situ* y diferencias en abundancias de macro-invertebrados móviles, peces y cobertura sésil en registros de la estación fría y cálida (2004 – 2005) en sitios de la región oeste de Galápagos. Las relaciones significativas describieron dos límites termales: uno vertical, relacionado con el gradiente latitudinal de temperatura y observado en el sitio más al norte; y uno horizontal, correspondiente a la termoclina. Existieron además diferencias en los parámetros de relación para cada tipo de organismo: sésiles y macro-invertebrados se encontraron relacionados con la temperatura mínima y promedio 30 días previos a la observación. La abundancia de peces estuvo explicada por la variable de cambio de temperatura entre 30 y 60 días. Adicionalmente se presentan detalladas las especies que mostraron patrones más claros de diferenciación con replicaciones en años posteriores (2004 – 2008) relacionadas empíricamente a fluctuaciones termales estacionales e inter-anales observadas en registros satelitales para la región.

ABSTRACT

With the use of multivariate techniques I analyzed the relationship between *in situ* sea temperature and differences in abundance of mobile macro-invertebrates, fish and sessile species coverage. The biotic records were taken during the cold and warm seasons (2004 – 2005) in sites across the western region of Galapagos. Significant relationships were evident as two thermal boundaries: one vertical, related to the latitudinal gradient of temperature and observed in the northern monitoring site and one horizontal, corresponding to the thermocline. There were also differences in the relationship of each type of organism with certain temperature parameters. Sessile and macro-invertebrates were associated with minimum and average temperature 30 days previous to the monitoring and fish abundance was best explained by the rate of temperature change 30-60 days prior the monitoring survey. Details of the species with clearest patterns and their replications in time are presented and related empirically to seasonal and inter-annual thermal fluctuations observed in remote-sensed records for the region.

ÍNDICE DE CONTENIDO

RESUMEN.....	V
ABSTRACT	VI
ÍNDICE DE CONTENIDO	VII
ABREVIATURAS	X
ÍNDICE DE FIGURAS.....	XI
ÍNDICE DE TABLAS.....	XIII
INTRODUCCIÓN.....	1
1. MARCO TEÓRICO.....	4
1.1. Área de estudio	4
1.1.1. Climatología	4
1.1.2. Condiciones oceanográficas.....	5
1.1.2.1. Corrientes Oceánicas.....	5
1.1.2.2. Masas de Agua	6
1.1.2.3. Frentes Oceánicos.....	7
1.1.2.4. Afloramientos	7
1.1.2.5. Productividad	8
1.1.3. Biogeografía	8
1.2. Dinámica y variabilidad oceánica.....	10
1.2.1. Ondas Internas y variabilidad intra-estacional	11
1.2.2. Variabilidad Estacional	12
1.2.3. El Niño Oscilación del Sur	13
1.2.4. Oscilación Decadal del Pacífico.....	14
1.3. Consideraciones de Manejo Ambiental.....	15

1.3.1.	Factores climáticos	15
1.3.2.	Factores antropogénicos	16
2.	METODOLOGÍA	18
2.1.	Sitio de estudio	18
2.2.	Bases de datos	19
2.2.1.	Variables Físicas	20
2.2.2.	Variables Biológicas	22
2.3.	Técnicas del Análisis Multi-variado	24
2.3.1.	Análisis de Componentes Principales	24
2.3.2.	Diagramas de Escalamiento Multidimensional	24
2.3.3.	Análisis de Similaridades y Contribución de Especies	25
2.3.4.	Relación entre ensambles bióticos y datos ambientales	25
3.	RESULTADOS	27
3.1.	Variabilidad Física	27
3.2.	Diferenciación Biótica	32
3.2.1.	Punta Vicente Roca y Punta Moreno	32
3.2.2.	Canal Bolívar	38
3.3.	Relación entre ensambles bióticos y temperatura	44
3.4.	Patrones de diferenciación	47
3.4.1.	Diferencias entre sitios	47
3.4.2.	Diferencias con profundidad	47
3.4.3.	Diferencias entre estaciones	49
4.	DISCUSIÓN	51
4.1.	Patrón Latitudinal	51
4.2.	Variabilidad Estacional e Interanual	53
4.3.	Diferencias entre profundidades	57

4.4.	Diferencias entre tipos de organismos.....	57
4.4.1.	Organismos sésiles	58
4.4.2.	Macro-invertebrados móviles.....	58
4.4.3.	Peces demersales	60
4.5.	Factores no analizados.....	61
4.6.	Implicaciones y alcance.....	63
5.	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	67
6.	ANEXOS.....	70
	BIBLIOGRAFÍA.....	82

ABREVIATURAS

ANOSIM	Análisis de Similaridades (Analysis of Similarities)
AVHRR	Radiómetro Avanzado de Muy Alta Resolución ((Advanced Very High Resolution Radiometer)
CEN	Corriente Ecuatorial del Norte
CES	Corriente Ecuatorial del Sur
CP	Corriente de Perú
ENOS	El Niño Oscillación Sur
FCD	Fundación Charles Darwin
FE	Frente Ecuatorial
LBB	Línea Base de la Biodiversidad
MDS	Escalamiento Multidimensional (Multidimensional scaling)
ODP	Oscilación Decadal del Pacífico
RMG	Reserva Marina de Galápagos
SCE	Sub-Corriente Ecuatorial
SIMPER	Porcentajes de similaridad (Similarity Percentages)
TSM	Temperatura Superficial del Mar
ZCIT	Zona de Convergencia Inter-Tropical

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1 Diagrama de corrientes oceánicas en el Archipiélago de Galápagos	6
Fig. 2 Regiones bio-geográficas de la RMG.....	9
Fig. 3 Escalas de la variabilidad oceánica y de la respuesta biótica a disturbios ambientales	10
Fig. 4 Efectos potenciales del cambio climático sobre el sistema océano-atmosférico en el área del Pacífico Ecuatorial.....	16
Fig. 5 Mapa los sitios de ubicación de los sensores de temperatura HOBO® y puntos de monitoreo analizados.	18
Fig. 6 Disponibilidad de registro <i>in situ</i> por sensor de temperatura.	20
Fig. 7 Correlación de las temperaturas medias mensuales según la distancia meridional entre los sitios de la región oeste	27
Fig. 8 Análisis de conglomerados sobre la matriz de temperaturas.	28
Fig. 9 Series de tiempo de temperatura de la región oeste a 10 y 20 metros de profundidad, filtradas a 30 días.....	30
Fig. 10 Periodogramas para de las series de temperatura <i>in situ</i> a 20 metros de profundidad y propagación de la variabilidad de temperatura.	31
Fig. 11 Diagrama MDS de registros de monitoreo submareal en todos los sitios de estudio.....	32
Fig. 12 Ordenación en escala logarítmica de grupos funcionales sésiles por porcentaje de cobertura y frecuencia de observación en Punta Vicente Roca y Punta Moreno.....	34

Fig. 13 Ordenación en escala logarítmica de especies de macro-invertebrados móviles por abundancia relativa y frecuencia de observación en Punta Vicente Roca y Punta Moreno.	34
Fig. 14 Ordenación en escala logarítmica de la abundancia de especies de peces demersales y su frecuencia de observación en Punta Vicente Roca y Punta Moreno..	35
Fig. 15 Diagramas de escalamiento multidimensional de las comunidades de grupos funcionales sésiles, macro-invertebrados móviles y peces demersales en Punta Vicente Roca y Punta Moreno.	37
Fig. 16 Ordenación en escala logarítmica del porcentaje de cobertura de grupos funcionales sésiles y su frecuencia de observación en los sitios del Canal Bolívar.	39
Fig. 17 Ordenación en escala logarítmica de la abundancia relativa de especies de macro-invertebrados móviles y su frecuencia de observación en sitios del Canal Bolívar.	40
Fig. 18 Ordenación en escala logarítmica de la abundancia de especies de peces demersales y su frecuencia de observación en los sitios del Canal Bolívar. ...	41
Fig. 19 Diagrama de escalamiento multidimensional sobre las matrices de abundancia de los sitios en el Canal Bolívar.	44
Fig. 20 Gráfica del análisis de componentes principales (PCA) sobre la matriz de temperaturas para todos los sitios de estudio.	45
Fig. 21 Diferencias de abundancia relativa promedio en cada sitio de estudio por fecha de monitoreo.	48
Fig. 22 Temperatura superficial del mar (AVHRR) Punta Vicente Roca, Punta Moreno y el área del Canal Bolívar promediada; anomalía de temperatura (Reynolds/NCEP) para la región oeste.	50

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I Características de las principales masas de agua de la región.	7
Tabla II Códigos y nombres de los sitios de estudio correspondientes a la ubicación de sensores de temperatura.	19
Tabla III Número de sitios y transectos (a dos profundidades) de cada tipo de organismos utilizados en el análisis.	23
Tabla IV Número de especies de organismos sésiles, peces y macro – invertebrados compartida en ambos sitios y registradas únicamente en uno ellos.	33
Tabla V Valores de R estadístico y porcentaje de significancia (p), de la prueba ANOSIM de una vía sobre los factores especificados en los sitios P. Vicente Roca y P. Moreno.	36
Tabla VI Número de especies de organismos sésiles, peces y macro – invertebrados compartida por los cuatro sitios del Canal Bolívar y presente únicamente en tres y dos sitios.	38
Tabla VII Valores de R estadístico y porcentaje de significancia (p) en resultados pareados del ANOSIM de una vía para diferencias entre sitios del Canal Bolívar.	43
Tabla VIII Valores de R estadístico y porcentaje de significancia (p) en resultados pareados del ANOSIM de una vía para diferencias entre fechas y profundidades en sitios del Canal Bolívar.	43
Tabla IX Resultados del análisis BEST para P. Vicente Roca y P. Moreno.	46
Tabla X Resultados del análisis BEST para el Canal Bolívar.	46

“Nous vivons dans l’oubli de nos métamorphoses”¹

Paul Éluard (*Le Dur Désir de durer*)

¹ “Vivimos en el olvido de nuestras metamorfosis” Paul Éluard (*El duro deseo de durar*).

INTRODUCCIÓN

El relativo aislamiento geográfico de la Reserva Marina de Galápagos (RMG) es reconocido como rector de los procesos evolutivos y endemismo que la caracterizan; sin embargo las corrientes marinas proporcionan conectividad con otras áreas del Pacífico y han permitido la colonización y convivencia de especies con diferentes rangos ambientales [1]. La distribución de las comunidades costeras de peces y macro-invertebrados submareales es congruente con el patrón oceanográfico espacial del área [2, 3]. En el ámbito físico, este patrón no es fijo, sino que está sometido a modificaciones periódicas caracterizadas por eventos termales que varían en velocidad de desarrollo, frecuencia, magnitud y duración, cuyos mayores impactos sobre las especies y el equilibrio trófico han sido evidenciados en los eventos fuertes de El Niño [4-6]. Sin embargo, fluctuaciones inter e intra-estacionales también pueden afectar la composición de las especies en las diferentes bioregiones. El presente estudio se enfoca al oeste de las islas Fernandina e Isabela, área que bajo la influencia del afloramiento de la Sub-Corriente Ecuatorial, presenta particularidades físico-químicas que podrían aumentar su vulnerabilidad a la variabilidad climática.

La Base de Datos de Monitoreos Submareales [7] de la Fundación Charles Darwin (FCD) y registros de temperatura *in situ* permitieron establecer la correlación de las abundancias bióticas observadas en sitios de la región oeste con las características termales específicas en épocas frías y cálidas mediante técnicas estadísticas multivariadas. El análisis presentado plantea responder las siguientes preguntas:

1. ¿Existen variaciones significativas en la distribución de organismos submareales de la región, relacionadas con las fluctuaciones intra e inter-estacionales de la temperatura del mar?
2. ¿Qué factores de la variabilidad de temperatura (promedio, mínima, máxima, tasa de cambio) tienen mejor correlación con la distribución biótica observada?
3. ¿Existen organismos que por su estrecha relación con las variaciones de temperatura puedan ser usados como bio-indicadores de cambios de regímenes termales?
4. ¿Qué otros factores pueden ser teóricamente causales de las diferencias en comunidades submareales costeras no explicadas por la variabilidad de temperatura?

Un esquema fijo de distribución implica una fuerte adaptación de las especies a rangos ambientales e interacciones ecológicas específicas. Cuando la variabilidad ambiental excede estos rangos, se presenta un conjunto de limitaciones y oportunidades donde algunas especies se favorecen y otras son afectadas. Tradicionalmente se ha evaluado el efecto de las características ambientales promedio sobre los procesos biológicos; sin embargo, distintas configuraciones de variables intrínsecas en un parámetro ambiental pueden también imponer modificaciones en la respuesta biótica observada. En este estudio, se utilizan las variables de temperatura promedio, mínima, máxima y tasa de cambio a 30, 60 y 90 días para la caracterización termal de las aguas cercanas a los puntos de monitoreo costero submareal analizados. El estrés de las variaciones en el marco de tiempo revisado en este estudio, no iguala la magnitud de eventos críticos (El Niño 82-83 y

97-98); pero proporciona cierta medida de los efectos típicos observados en la comunidad submareal. Considerando las posibles tendencias de cambios climáticos, se subraya la importancia de ahondar los estudios sobre los organismos que muestran una correlación significativa con parámetros de este tipo. La temperatura del mar es uno de los parámetros más comunes de la caracterización física oceánica y climatológica, otros parámetros de igual importancia y posiblemente determinantes, como la concentración de nutrientes y productividad primaria en zonas de afloramiento [8, 9] quedan fuera de este análisis; no obstante, su interconexión e importancia se señalan dentro del marco teórico del estudio.

Los cambios ambientales son inevitables, pero la comprensión del funcionamiento del ecosistema brinda cierta facultad de fortalecer la capacidad de recuperación natural ejecutando medidas que tiendan a aumentar la resiliencia de los ecosistemas vulnerables en tiempo y espacio, como la redistribución de la presión antropogénica ejercida actualmente sobre los mismos. El estudio resalta la importancia de investigaciones de carácter multidisciplinario, que combinen a largo plazo los conocimientos físicos y ecológicos del sistema marino de Galápagos, tanto para validar los resultados de las investigaciones realizadas, como para crear capacidad de detectar tendencias y cambios que puedan afectar a la reserva y los servicios ecosistémicos que proporciona.

1. MARCO TEÓRICO

1.1. Área de estudio

El Archipiélago de Galápagos está localizado en el Océano Pacífico Ecuatorial Oriental, a 1000 km de la costa continental del Ecuador, entre las coordenadas geográficas 3°N - 4°S latitud y 87° - 94°O longitud. Sus islas e islotes suman aproximadamente 1800 km de línea costera y 8000 km² de superficie. Las islas más jóvenes se encuentran al oeste y se mantienen volcánicamente activas [10]. Las más recientes erupciones volcánicas en Isabela y Fernandina se dieron en 2005 y 2009, respectivamente. Las cordilleras submarinas de Cocos y Carnegie coinciden al este del archipiélago; el gradiente batimétrico es gradual donde se fusionan las cordilleras; mientras que los lados oeste y sur de la plataforma muestran pendientes pronunciadas [11].

1.1.1. Climatología

El rasgo meteorológico con mayor influencia sobre la climatología de Galápagos es la posición de la Zona de Convergencia Inter-Tropical (ZCIT) [12]. La magnitud, estacionalmente variable, de los vientos del sureste permite la migración de la ZCIT hacia latitudes más cercanas al ecuador, determinando las dos estaciones del clima insular. Entre mayo y noviembre, la ZCIT alcanza su posición más al norte y se distingue una estación fría [13]. Durante la estación cálida, de enero a abril, el decrecimiento de los vientos permite el desplazamiento de la ZCIT hacia el sur y se presentan fuertes precipitaciones.

1.1.2. Condiciones oceanográficas

La temperatura del mar influye en las tasas metabólicas de los organismos marinos y determina la distribución de especies según sus rangos de tolerancia y de desarrollo óptimo [14]. Sin embargo, no es el único limitante. Las especies pueden alejarse de uno o varios rangos bio-físicos óptimos para satisfacer requerimientos de mayor importancia o necesidades alimenticias. Sitios de interface, como frentes oceánicos y zonas de afloramiento, donde varias características ideales se conjugan, son reconocidos como áreas de alta productividad. Así, el conocimiento de los diferentes rasgos físicos que regulan el sistema oceánico es necesario para interpretar la distribución y comportamiento de los organismos marinos.

1.1.2.1. Corrientes Oceánicas

El flujo dominante en Galápagos (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**) es hacia el oeste, dado por la Corriente Sur-Ecuatorial (CSE), la Corriente Nor-Ecuatorial (CNE) y la Corriente de Perú (CP) [15]. La CNE acarrea desde Centro-América, aguas templadas y menos salinas; mientras que la CP provee aguas frías de los afloramientos en la costa de Sudamérica al sur del archipiélago.

La Sub-Corriente Ecuatorial (SCE) se origina en el Pacífico oeste, en respuesta compensatoria al flujo de la CSE y viaja a lo largo de la termoclina [16, 17]. Corre hacia el este a 250 m de profundidad, con salinidades de ~35 psu y temperaturas de 12 - 14°C [15, 18, 19].

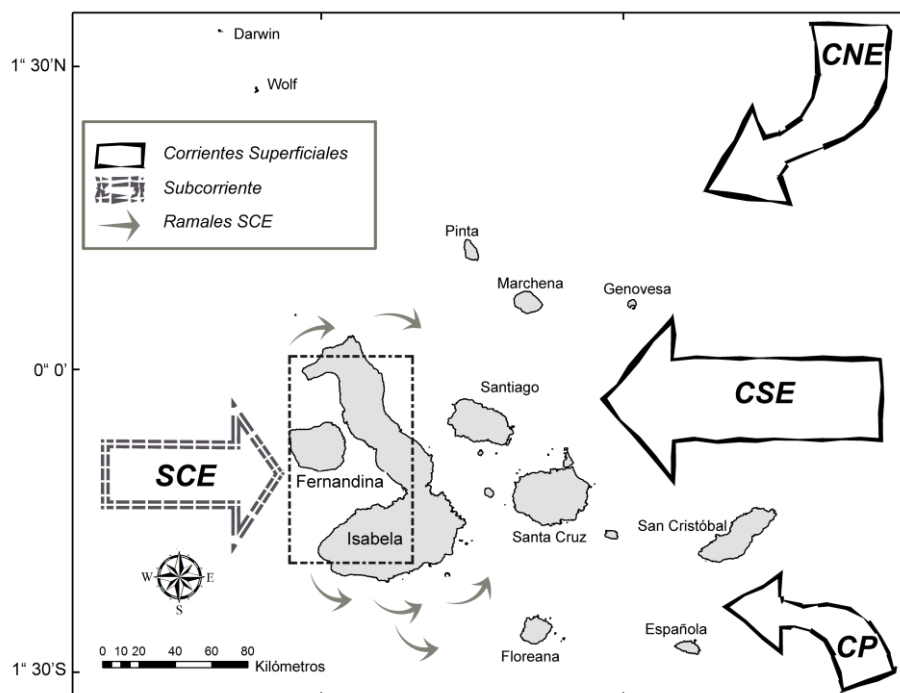


Fig. 1 Diagrama de corrientes oceánicas en el Archipiélago de Galápagos, el recuadro punteado delimita el área de estudio.

En las cercanías del archipiélago, la SCE se hace superficial ($\approx 100\text{-}80\text{m}$) y el pronunciado gradiente batimétrico al oeste provoca su ascenso, generando la más importante zona de afloramiento [20]. El afloramiento de la SCE rompe en ramales que varían en magnitud estacionalmente hacia el norte y sur de Isabela e ingresan dentro del archipiélago por procesos de advección. Los ramales se reunifican al este y su volumen es integrado a la CSE, fluyendo de regreso hacia el oeste [18-20].

1.1.2.2. Masas de Agua

Las masas de agua superficiales para el Pacífico ecuatorial fueron descritas tempranamente por Wirtky [18], considerando sus propiedades únicas de temperatura y salinidad (Tabla I).

Tabla I Características de las principales masas de agua de la región [18].

<i>Masa de agua</i>		<i>Temperatura (°C)</i>	<i>Salinidad (psu)</i>	<i>Condiciones de Origen</i>	<i>Área</i>
<i>Aguas Superficiales Tropicales</i>	<i>AST</i>	>25	<34	Alta precipitación bajo influencia de la ZCIT.	Hacia el norte de 4°N.
<i>Aguas Ecuatoriales Superficiales</i>	<i>AES</i>	17 - 24	≈35	Mezcla de AST, ASS, CP y afloramientos.	Entre 4°N y 5°S.
<i>Aguas Superficiales Subtropicales</i>	<i>ASS</i>	15- 28	>36	Evaporación mayor que la precipitación.	Desde 5°S continental, sur de Galápagos, hacia 0°.
<i>Aguas Ecuatoriales del Pacífico Sur</i>	<i>AEP</i>	5 - 15	34.5 – 35	≈900m de profundidad, llevadas a superficie por afloramientos.	Aguas ecuatoriales centrales.

1.1.2.3. Frentes Oceánicos

La división entre las masas de aguas tropicales y sub-tropicales es conocida como Frente Ecuatorial (FE). Este se traza desde la costa de Ecuador en 4°S, secciona el archipiélago desde el norte de San Cristóbal y cruza la línea ecuatorial hacia el norte de Isabela [15, 21]. Prevalece al oeste de Galápagos entre 1°N - 3°N, debilitándose por procesos de mezcla. Su posición depende de los vientos, apegándose a la estacionalidad del área. Contrastes meridionales fuertes de temperatura y salinidad (5° - 6° C; 1psu) se observan en la estación fría; mientras que durante la estación cálida la temperatura del mar es homogénea, manteniéndose la diferencia de salinidad y nutrientes [18].

1.1.2.4. Afloramientos

Como se ha mencionado anteriormente, el afloramiento de la SCE es el mayor proceso de surgencia dentro del área de Galápagos. Los ramales derivados de éste, generan otras zonas de afloramiento casi permanente al noroeste de Santiago y Santa Cruz, suroeste de Floreana y sureste de Santa Cruz y

San Cristóbal [22]. Mecanismos de divergencia de Ekman mantienen, por otra parte, el afloramiento a lo largo de la línea ecuatorial. Este se manifiesta como una “lengua fría” que se extiende dentro del flujo de la CSE, alimentada también por advección de aguas frías de la Corriente de Perú [18].

1.1.2.5. Productividad

El crecimiento fitoplanctónico se encuentra limitado por la concentración de hierro en las aguas [23]. Circundando el archipiélago persisten condiciones generales de alta concentración de nutrientes pero baja clorofila, siendo el afloramiento de SCE el principal aporte de hierro a la zona eufótica [9]. Las condiciones productivas del afloramiento de la SCE se extienden en una pluma cientos de kilómetros fuera de la costa bajo el influjo hacia el oeste de la CSE [8]. Su extensión es directamente proporcional a la fuerza de la SCE, siendo comunes cambios drásticos en la producción primaria que pasan de 3 mg.m^{-3} a 0.47 mg.m^{-3} en pocos días [20, 22]. Otras zonas de alta producción se encuentran vinculadas con áreas de afloramiento al norte y sur del Frente Ecuatorial [8, 24, 25]. Aunque no existe un claro patrón estacional entre la biomasa fitoplanctónica y la temperatura superficial del mar (TSM) [8, 15], se ha identificado que la producción primaria repunta al norte del Frente Ecuatorial en mayo, y al sur durante agosto [22, 25].

1.1.3. Biogeografía

El equivalente faunístico de los patrones oceanográficos espaciales está dado por la biogeografía. Ésta describe la distribución de especies y permite elucidar los factores causales de las diferencias. En términos de manejo, ayuda evaluar y predecir cambios en las comunidades, para determinar la vulnerabilidad y representatividad de las áreas protegidas. La actual zonificación de la RMG fue

establecida bajo la biogeografía de Harris [3], que mantiene un sesgo hacia el patrón ambiental puesto que los datos biológicos eran limitados. Una extensa caracterización de las comunidades de peces e invertebrados móviles del hábitat submareal permitió la identificación de cinco bio – regiones, con claras diferencias biológicas y físicas (Fig. 2) [2]. Aunque la medida de la relación biológica con los parámetros físicos es poco clara, las divisiones regionales reflejan las condiciones ambientales locales y la conectividad con propágulos larvarios de fuentes externas.

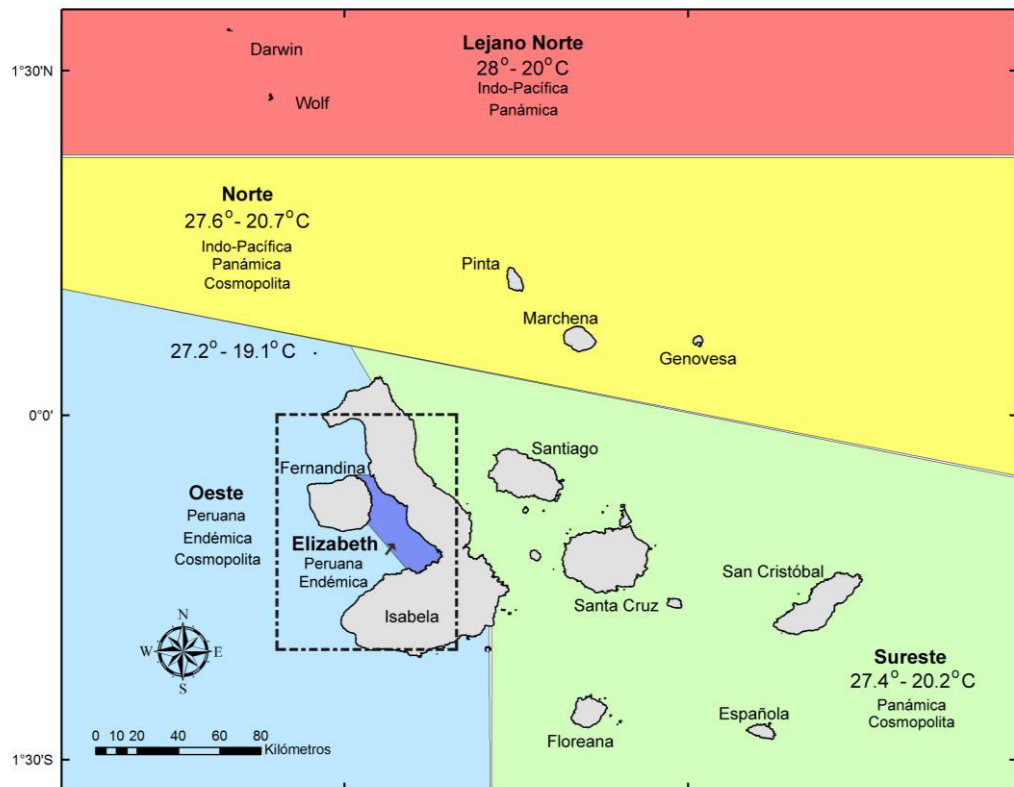


Fig. 2 Regiones bio-geográficas de la RMG, comunidades de peces y macro-invertebrados correspondientes a [2]. Se muestran aproximaciones de las temperaturas superficiales máxima y mínima para cada región [26], el rango del Lejano Norte fue aproximado de registros *in situ* a 10 metros de profundidad.

1.2. Dinámica y variabilidad oceánica

La temperatura del mar, como una medida que refleja las condiciones oceánicas, se relaciona con variaciones climáticas en función de escalas temporales. Proyectos globales de monitoreo de parámetros oceanográficos han permitido identificar diferentes ondas que propagan la variabilidad oceánica (Fig. 3) [27] y modelos acoplados océano-atmósfera proporcionan cierta comprensión realística del sistema natural físico.

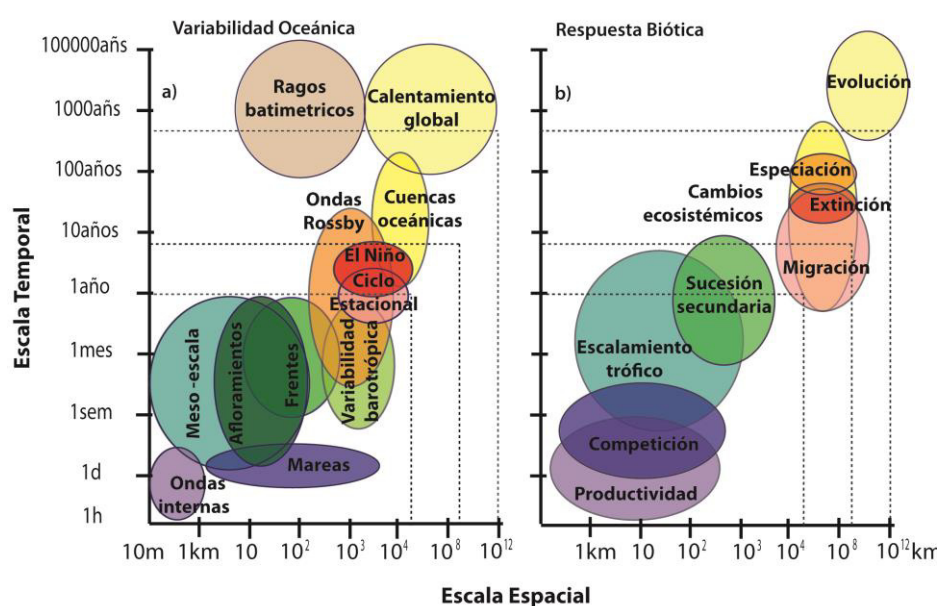


Fig. 3 Escalas de la variabilidad oceánica y de la respuesta biótica a disturbios ambientales, en el contexto de cuatro dominios espacio – tiempo: micro, meso, macro y mega escala [28]. Modificado de a) [27] b)[28].

Traducido en términos ecológicos, es de esperar un reflejo de estas variaciones sobre el esquema de biogeografía. Los mecanismos específicos de esta respuesta son difusos debido a las interacciones de las variables físicas y a la

resilencia y adaptabilidad intrínseca de los ecosistemas. Si bien no existe un reflejo exacto, las conocidas fluctuaciones de la temperatura del mar permiten una aproximación de la imagen buscada [29], dada su relación con otros parámetros de importancia biológica y la disponibilidad de registro.

1.2.1. Ondas Internas y variabilidad intra-estacional

Las principales fuentes de variabilidad de alta frecuencia en el área de estudio están dadas por las denominadas Ondas Ecuatoriales Atrapadas [30]. Esta familia de ondas incluye ondas de inercia – gravedad, ondas mezcladas Rossby – gravedad, ondas Kelvin y ondas Rossby. Se generan por variaciones en la presión atmosférica, o relacionadas con transferencia no lineal de las ondas superficiales. Afectan la profundidad de la termoclina y propagan anomalías térmicas a lo largo de la cuenca del Pacífico. Así, los periodos más largos de este grupo, en las señales de ondas Kelvin y Rossby (30 – 90 días), están vinculados a los eventos de El Niño y regulación climática de mayor escala [31]. En aguas más cercanas al archipiélago, estas ondas son ligeramente modificadas por el flujo de la SCE [32, 33].

Pocos grados al norte de la línea ecuatorial, se observan las llamadas Ondas Tropicales de Inestabilidad, que corresponden a ondas Rossby o Rossby – gravedad con fase de propagación hacia el oeste y periodos dominantes de 20 – 40 días [34, 35]. Asociadas con variaciones en los afloramientos causados por forzamiento de Ekman, inciden en cierta medida en los aportes de nutrientes hacia la zona eufótica e impactan, por ende, en distribuciones y procesos biológicos dependientes de este sistema [36].

1.2.2. Variabilidad Estacional

Las variaciones zonales de las corrientes del área ecuatorial están conectadas a los cambios estacionales de los vientos alisios. Los vientos afectan las aguas superficiales por procesos de fricción y con el establecimiento del gradiente de presión entre el Pacífico Oeste y el Este [16]. La estación fría en Galápagos – de mayo a noviembre – está caracterizada por el fortalecimiento de los alisios, que aumenta los aportes de aguas frías (18° - 20° C), salinas (>35) y productivas de la Corriente de Perú y de la Sub-Corriente a la CSE; siendo el flujo dominante hacia el oeste. De enero a abril (estación cálida) el debilitamiento de los vientos permite la advección de las aguas cálidas ($>25^{\circ}$ C) hacia el sur, menos salinas (<34 psu) y menos productivas de la CNE, con el consecuente aumento de temperatura del mar en todo el archipiélago [15].

Las aguas más frías se mantienen en la región oeste del archipiélago en ambas estaciones, sin embargo, la SCE sufre desplazamientos meridionales que, estacionalmente, intensifican sus ramales norte o sur. Durante la estación fría el flujo de la SCE se encuentra definido principalmente al norte, con un pequeño ramal al sur [20]; y durante la estación cálida, hacia el sur del ecuador, pero con un fuerte ramal también al norte de Galápagos [13, 20]. Verticalmente, el ciclo estacional de la SCE es suave pero bien definido; se hace superficial durante marzo en 95° O, la onda de ascenso se propaga paulatinamente hacia el oeste, y la SCE superficial se registra en 165° E durante agosto [16].

1.2.3. El Niño Oscilación del Sur

El Niño Oscilación del Sur (ENOS) es una oscilación del sistema climático en el Océano Pacífico con periodicidad irregular, que se manifiesta en una fase cálida (El Niño) y una fría (La Niña) [37]. La denominación ENOS hace referencia a los episodios de debilitamiento de los vientos y al desplazamiento de masas de agua cálidas del Pacífico Ecuatorial Occidental hacia el Pacífico Central y Oriental (El Niño) y a la oscilación conjunta del sistema de presión del Pacífico (Oscilación del Sur) [38].

La fase cálida o El Niño suele coincidir con el calentamiento estacional de las aguas ecuatoriales, prolonga la duración de las anomalías termales positivas e impacta particularmente el ecosistema marino por los acelerados cambios de temperatura durante su evolución y caída [39, 40]. En condiciones normales, la termoclina es más profunda en el Pacífico Occidental que en el Oriental; así, la temperatura superficial del mar y contenido de calor oceánico son menores en el este [41]. Durante los eventos El Niño, con el debilitamiento de los alisios, se desestabiliza esta asimetría del nivel del mar en la cuenca del Pacífico y las aguas cálidas del oeste fluyen hacia el este [37, 39, 42, 43]. Las anomalías de presión y vientos excitan ondas oceánicas Rossby a lo largo del ecuador y su reflexión, en ondas Kelvin, transfiere la energía hacia el Pacífico Oriental [37-39]. Las anomalías causan cambios significativos en la profundidad de la termoclina al propagarse, modificando los valores regionales de temperatura.

Al invertirse la pendiente zonal de la termoclina, su profundización en el Pacífico Oriental inhibe el afloramiento ecuatorial [16]. El ascenso de las aguas

se mantiene, pero sin atravesar la termoclina y la lengua fría ecuatorial desaparece. Cuando la SCE se debilita su núcleo, también reduce el afloramiento batimétrico [1, 8, 17]. La reducción de los nutrientes disponibles en la zona eufótica restringe la productividad fitoplanctónica y la cadena trófica se ve impactada [5, 6, 8]. En un proceso opuesto, La Niña se presenta como una intensificación y prolongamiento de la estación fría en el área, cuyos efectos biológicos son aún poco conocidos. Los años que no presentan anomalías positivas ni negativas ENOS, son considerados años neutrales. Estudios en paleoclimatología sugieren que ciclos de El Niño – La Niña han regulado el clima del Pacífico tropical durante los pasados 30000 años [44, 45]. Las aproximaciones de las condiciones oceánicas previas a 1950 sólo permiten la identificación de los eventos extremos, pero implican una continua incidencia de esta variabilidad sobre los ecosistemas insulares [45].

1.2.4. Oscilación Decadal del Pacífico

Corresponde a una onda inter-decadal, que se sucede en ciclos de prolongada ocurrencia e intensificación de los eventos El Niño (fase positiva ODP) o La Niña (fase negativa ODP), referidos como “cambios de régimen”. El cambio de régimen más claro se da en registros de 1977, hacia condiciones cálidas dominantes en las décadas 80 y 90. Las condiciones de ese periodo son reminiscentes de aquellas entre 1925 – 1942 [46].

Luego de El Niño fuerte del 97 – 98 el Pacífico ecuatorial se mantuvo más frío de lo usual [39] hasta el evento débil del 2002. Esto pudo marcar el final del régimen iniciado en 1976 y el punto inicial de un periodo en que los eventos El Niño han sido débiles [47]. Los eventos 2002, 2004 y 2006 tuvieron poca repercusión en

la región del archipiélago y Ecuador continental; por el contrario, se ha observado una aparente prevalencia de condiciones frías en los registros de los últimos años, con incidencia de un evento mayor de La Niña durante el 2008 [48].

1.3. Consideraciones de Manejo Ambiental

La biodiversidad y vulnerabilidad de los ecosistemas producto de esta compleja configuración y dinámica física, otorgan a las aguas del archipiélago importancia global en términos de investigación y conservación. Los objetivos de la reserva marina son conciliados con el subsecuente desarrollo humano en las islas mediante su zonificación y planes de manejo. No obstante, en la elaboración de los mismos, se ha guardado poca consideración respecto a la presión que ejercen las fluctuaciones naturales del sistema y la conectividad externa que estas generan. Comprendiendo los efectos de la variabilidad de la temperatura es posible identificar áreas, temporadas y organismos más sensibles los cuales constituyen prioridades en las medidas de manejo.

1.3.1. Factores climáticos

Según modelos climáticos se evidencia un aumento global de la temperatura del mar, cuyo más alto riesgo local es exacerbar la incidencia de los eventos extremos ENOS y PDO [49, 50] u originar desplazamientos horizontales o verticales de las corrientes y masas de agua (Fig. 4). La modificación de los patrones de variabilidad, conectividad y disposición de nutrientes afectaría tanto la directa supervivencia como el éxito reproductivo de la especies marinas [revisado en 51, 52].

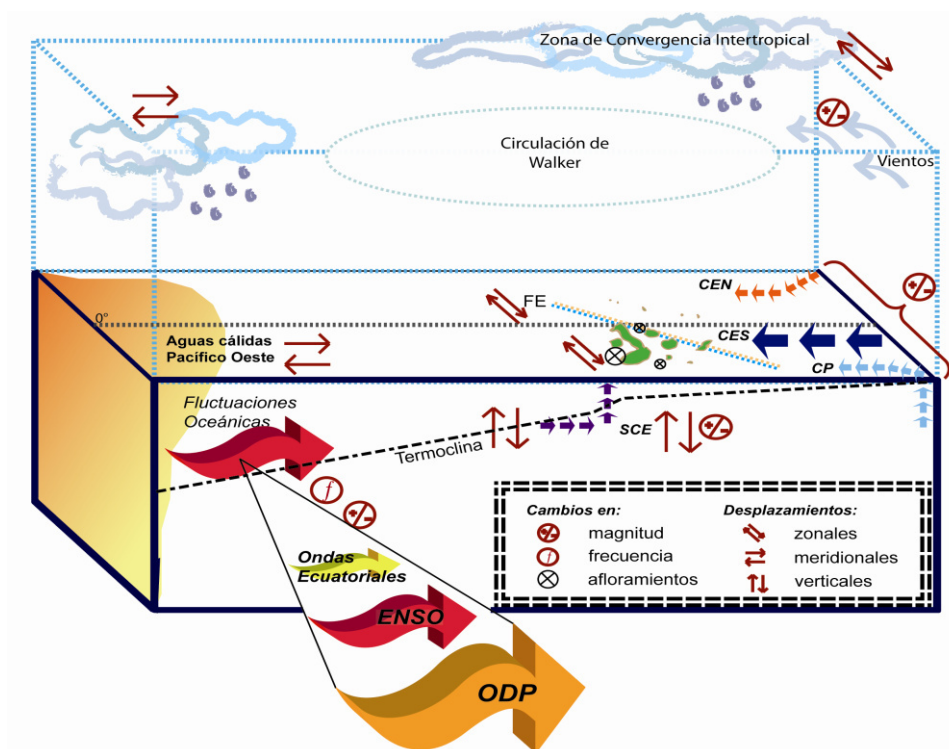


Fig. 4 Efectos potenciales del cambio climático sobre el sistema océano-atmosférico en el área del Pacífico Ecuatorial, condensado de [49] y del Taller Análisis de Vulnerabilidad frente al Cambio Climático [53].

1.3.2. Factores antropogénicos

La ejecución poco ordenada de actividades comerciales como pesca y turismo puede exacerbar la presión natural. La sobrepesca y capturas incidentales se extienden de un impacto focal hacia impactos tróficos y de hábitat dependiendo del rol del organismo capturado en el ecosistema marino [54, 55]. Análogamente, el transporte marítimo ha favorecido el ingreso de especies foráneas y, por otra parte, aumentado los riesgos de contaminación por descarga de sólidos o derrames de combustible [56].

En un ambiente altamente variable como Galápagos, es posible que se presente un efecto sinérgico que disminuya drásticamente la capacidad de

recuperación del ecosistema. La medida en que las comunidades responden a las variaciones de temperatura en distintas escalas espaciales y temporales nos da una idea de los sitios, temporadas y especies sobre los cuales debe reducirse la presión humana, con el fin de mantener su resiliencia.

2. METODOLOGÍA

2.1. Sitio de estudio

Se analizaron 26 puntos de monitoreo adyacentes a 6 sitios de ubicación de sensores de temperatura entre las islas Fernandina e Isabela (Fig. 5), abarcando a las regiones bio-geográficas oeste y Elizabeth del archipiélago.

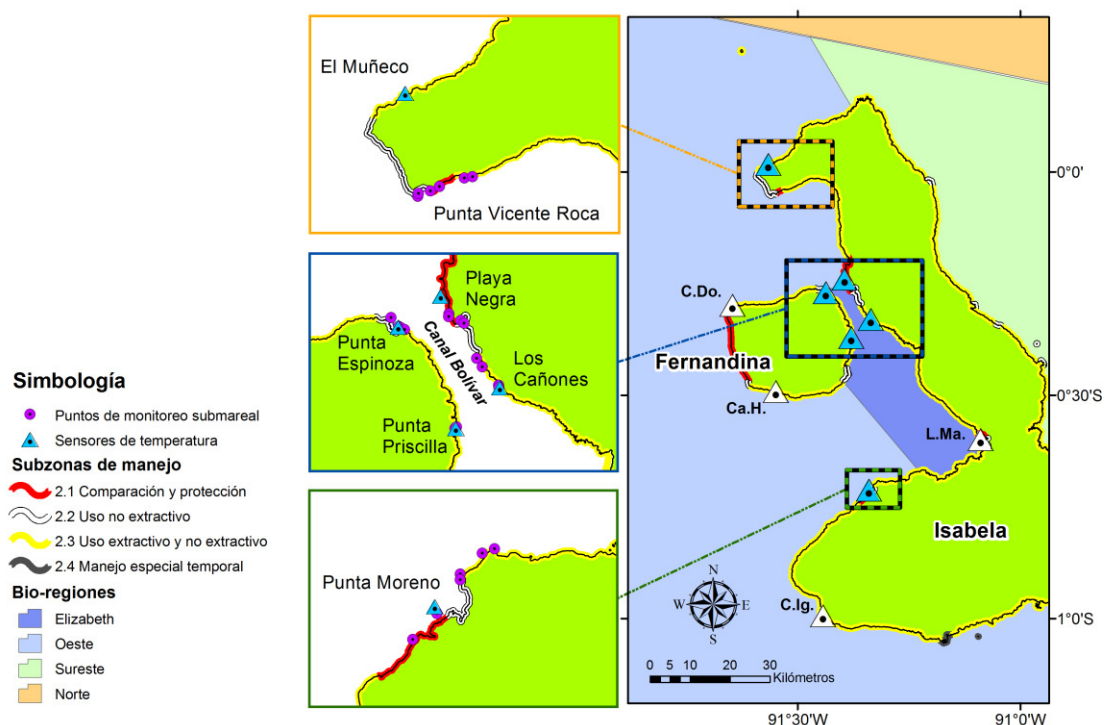


Fig. 5 Mapa los sitios de ubicación de los sensores de temperatura HOBOb® y puntos de monitoreo analizados. Se delimitan además las regiones bio-geográficas del área y la sub-zonificación costera.

La isla Isabela, la mayor en superficie, ocupa de norte a sur aproximadamente un tercio de la longitud meridional total del archipiélago. Zonalmente ubicada a nivel de las islas de la región sur-este, su flanco oeste se

encuentra diferenciado por el impacto de la Sub-Corriente Ecuatorial (SCE). El Canal Bolívar, entre Fernandina e Isabela, y la bahía - Bahía Elizabeth - directamente al sur del mismo, hasta ≈ 14 km de costa antes de Punta Moreno componen la región Elizabeth, caracterizada por su mayor componente de peces endémicos. Los puntos de monitoreo submareal de Punta Vicente Roca y Punta Moreno se encuentran dentro de la región oeste.

En la Tabla II se presentan los códigos utilizados para designar los puntos de ubicación de los sensores de temperatura.

Tabla II Códigos y nombres de los sitios de estudio correspondientes a la ubicación de sensores de temperatura.

Código	Sitio	Código	Sitio
E.Mu.	El Muñeco	C.Do.	Cabo Douglas
P.Es.	Punta Espinoza	Ca.H.	Cabo Hammond
Pl.N.	Playa Negra	L.Ma.	Las Marielas
P.Pr.	Punta Priscilla	C.Ig.	Caleta Iguana
L.Ca.	Los Cañones	L.Bo.	La Botella
P.Mo.	Punta Moreno	Cha.	Champion

2.2. Bases de datos

Se manejan dos tipos de datos: ambientales, correspondientes a sensores de temperatura *in situ* y datos bióticos de abundancia relativa de especies.

Los registros bióticos se encontraron en puntos de monitoreo diferentes al sitio de ubicación del sensor, por lo que los puntos de monitoreo cercanos a cada sensor fueron agrupados entre sí. Se considera que estos comparten un régimen de temperatura similar. Los puntos de monitoreo cuyas fechas no tenían registros en la serie de temperatura o viceversa, fueron eliminados del análisis.

2.2.1. Variables Físicas

Un total de 34 sensores HOBO® Water Temp Logger fueron colocados a 10 y 20 m de profundidad en diferentes sitios del archipiélago como parte del Programa de Investigación y Monitoreo Costero (2002-2007). De los sensores, con resolución de 0.02 °C y precisión de 0.2°C, se obtuvieron registros entre 1996 y 2005. Sin embargo la información más robusta y comparable consiste en las series de tiempo de los sensores ubicados en 9 sitios dentro del área de estudio delimitada (Fig. 6)

Fig. 6).

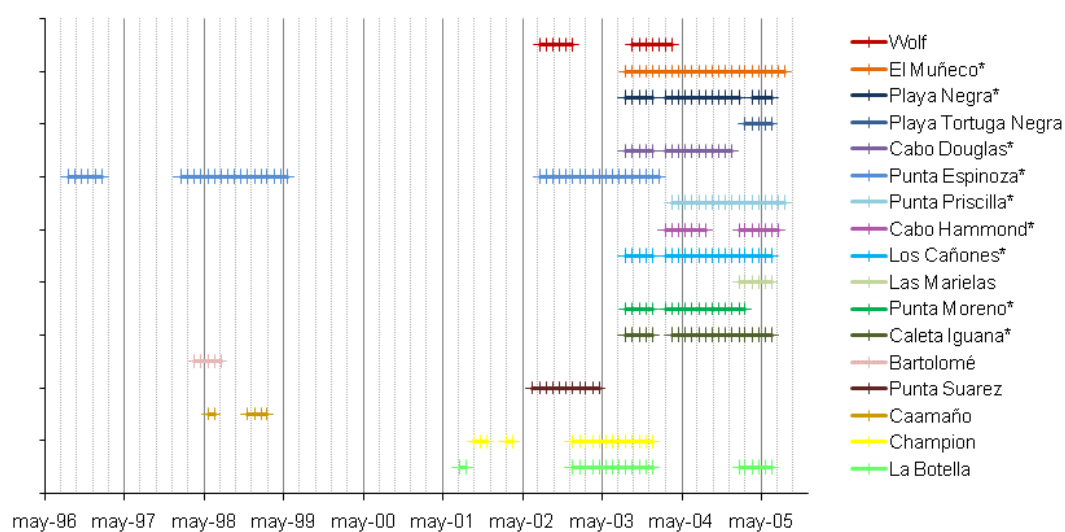


Fig. 6 Disponibilidad de registro *in situ* por sensor de temperatura. *Sitios dentro del área de estudio.

Series menores a 6 meses fueron eliminadas del análisis, y se estandarizaron los registros a intervalos de 1 hora para su posterior filtrado. Se realizaron análisis de regresión temporal de la temperatura, anomalías, y análisis de

serie de tiempo mediante transformación de Fourier, a más de evaluarse relaciones simples entre los sitios y distancias geográficas. En un análisis preliminar se comprobó la distinción ambiental mediante análisis de conglomerados (CLUSTER) sobre los datos de temperatura utilizando únicamente el promedio de temperatura mensual para cada sitio; este análisis construye dendogramas que agrupan las muestras conforme su nivel de similaridad.

Para la comprobación estadística de la relación entre temperatura y composición biótica submareal se requirió la construcción de la matriz de datos abióticos. En esta matriz se utilizaron 6 de las series de las series de tiempo para las cuales se poseían datos de abundancias bióticas comparables (anexo B.), incluyéndose variables el promedio de temperatura (T_{av}), la temperatura máxima (T_{max}), temperatura mínima (T_{min}) y la tasa de cambio de temperatura ($\Delta T = (T_{max} - T_{min}) / \tau$); donde τ es el número de días transcurridos entre la ocurrencia de las temperaturas máxima y mínima. Cada variable fue calculada para periodos fijos (P) de 30, 60 y 90 días previos a la fecha de monitoreo biológico, sobre la serie de tiempo correspondiente previamente filtrada a $P/2$; dando un total de 12 variables.

Previo a la ejecución de las rutinas estadísticas y para alcanzar normalidad en los datos, se aplicó una transformación logarítmica ($\log(x)$) en todas las variables, exceptuando el tasa de cambio, y luego se aplicó el método “normalizar variables” (estandarización estadística) de PRIMER v6 [57]. La matriz de semejanzas, requerida por algunas de las rutinas, se construyó sobre distancias euclidianas, método para análisis de datos ambientales.

Adicionalmente se presentan las series de registros satelitales de temperatura superficial del mar (TSM) provenientes del sensor AVHRR en un promedio espacial de $0.1 \times 0.1^\circ$ de la ubicación de Punta Vicente Roca, Punta Moreno y un promedio del área del Canal Bolívar, y las anomalías de TSM derivadas de Reynolds para las regiones oeste y Elizabeth, abarcando todos los sitios de estudio. La serie satelital cubre registros a partir de agosto de 2004 hasta septiembre 2008.

2.2.2. Variables Biológicas

Los registros de monitoreo biológico submareal de la FCD se encuentran recopilados en la Base de Datos Ecológicos Submarinos [7]. Incluye monitoreos en tres grupos organismos: peces demersales, macro-invertebrados móviles y sésiles. La información, a lo largo del tiempo, ha sido recopilada por diferentes buzos entre estos años, lo que adiciona errores aleatorios en la observación y registro de los datos.

Para cada punto de monitoreo, se buscaron las fechas de registro incluidas en la serie temporal de temperatura (Tabla III). Consecuentemente, se analizó las diferencias en composición de octubre de 2004 y abril de 2005. Cada registro incluyó observaciones a profundidades de 6 y 15 metros ejecutadas mediante la técnica estandarizada de monitoreo submareal, derivada de los procedimientos utilizados en la creación de la Línea Base de Biodiversidad [58]. Una técnica estandarizada reduce los errores humanos, aumentando la confiabilidad del análisis multivariado [59].

En esta técnica, transectos de 50m de longitud son evaluados visualmente mediante buceo autónomo. Cada grupo de organismos es registrado por un buzo distinto; los macro-invertebrados se registran dentro de un rango de 1m a cada lado del transecto ($50\text{m}^2 \times 2$) y los peces dentro de 5m ($250\text{m}^2 \times 2$). El porcentaje de cobertura de organismos sésiles es evaluado mediante el uso de un cuadrante de 0.25m^2 con 81 puntos de retícula a cada 5m de transecto (en total 810 puntos de retícula). Las densidades a cada lado del transecto fueron promediadas para el presente análisis, y finalmente expresadas en unidades de densidad de ind/m^2 (peces y macro-invertebrados) y porcentaje de cobertura (grupos funcionales de organismos sésiles).

Tabla III Número de sitios y transectos (a dos profundidades) de cada tipo de organismos utilizados en el análisis. El número de transectos corresponde a réplicas en el tiempo para PD: peces demersales; MI: macro-invertebrados y OS: organismos sésiles. *Los puntos de monitoreo más cercanos a El Muñeco se encuentran en Punta Vicente Roca, y son utilizados en el análisis.

Sitio	Código	Puntos de monitoreo	Transectos		
			PD ($\text{ind}/500\text{m}^2$)	MI ($\text{ind}/100\text{m}^2$)	OS (%)
Punta Vicente Roca*	P.V.R	6	12	12	12
Playa Negra	PI.N.	4	8	8	8
Punta Espinoza	P.Es.	4	8	8	8
Los Cañones	L.Ca.	4	8	8	8
Punta Priscilla	P.Pr.	2	4	4	4
Punta Moreno	P.Mo.	6	12	12	12
Total		26	52	52	52

La reducción de datos biológicos fue recomendable con la finalidad de eliminar especies raras que sólo aparecen una vez en el análisis y cuya co-ocurrencia puede ser agrupada como distribuciones idénticas [60]. Especies con frecuencia de observación igual a 1 en cada agrupación por sitio, fueron eliminadas

de la matriz biótica, independientemente de su densidad. Una transformación de raíz cuadrada ($\sqrt{x}$) sobre la matriz de densidades original y el uso del método Bray-Curtis, en la construcción de la matriz de similaridades bióticas, otorga mayor peso a las especies más abundantes que a las raras. En la matriz de organismos sésiles, se trabajó con un promedio de cobertura por grupo funcional debido a la diversidad de especies registradas, los grupos funcionales se encontraban pre-clasificados en la base de datos.

Se incluye además la revisión de los promedios de abundancias en monitoreos en el periodo 2004-2008 de las especies destacadas en el análisis multi-variado para su comparación empírica con el registro de temperatura satelital.

2.3. Técnicas del Análisis Multi-variado

Las rutinas de análisis bio-estadístico se realizaron mediante el software PRIMER v6 [57], incluyendo la transformación de datos y construcción de matrices de similaridades y análisis de conglomerados.

2.3.1. Análisis de Componentes Principales

La rutina PCA (por sus siglas en inglés, Principal Components Analysis) se realiza sobre la matriz normalizada de variables de temperatura para observar los factores que dominan la variabilidad ambiental y la distribución general de las muestras en relación con los mismos.

2.3.2. Diagramas de Escalamiento Multidimensional

La rutina MDS (no métrico) se corre sobre la matriz de similaridades bióticas, creando una configuración espacial óptima de puntos cuya distancia

representa el nivel de similaridad entre las muestras. La confiabilidad de esta solución gráfica está dada por la medida estadística del “stress” del diagrama, que puede definirse como la distorsión generada al comprimir las distancias entre muestras en dos dimensiones [60]. Diagramas con “stress” < 0.2 son considerados una buena representación de las similaridades.

2.3.3. Análisis de Similaridades y Contribución de Especies

El análisis de similaridades o ANOSIM (por sus siglas en inglés, Analysis Of SIMilarities) es semejante a un análisis de varianza, y se utilizó para probar la hipótesis nula de que no existen diferencias entre grupos definidos *a priori* por un factor determinado. La hipótesis nula es probada por el valor de R estadístico pudiendo ser rechazada a $p < 0.005$. El ANOSIM fue aplicado sobre las matrices de similaridades bióticas para los factores de: “punto de monitoreo” (de cada sitio por separado), “sitio”, “profundidad” (6 - 15 metros) y “fecha” (octubre - abril).

La rutina SIMPER (Similarity Percentages) se utilizó adicionalmente para encontrar las especies (o grupos funcionales) que caracterizan las diferencias entre factores. Este método descompone el similaridad promedio de Bray-Curtis entre todos los pares de muestras dentro de una agrupación determinada por los factores especificados, y devuelve los porcentajes de contribución de cada especie en orden descendente [57].

2.3.4. Relación entre ensambles bióticos y datos ambientales

Las matrices bióticas y de temperatura son relacionadas mediante la rutina BEST de PRIMER [57], la cual evalúa las combinaciones de variables que optimizan la relación entre composición biótica y aspectos ambientales. Los

resultados presentan las variables que proporcionan la “mejor explicación” de la relación observada y su significancia se prueba con 99 permutaciones, donde $Rho=0$ representa la hipótesis nula (de que no existe relación entre parámetros bióticos y abióticos) rechazada a $p<0.005$.

3. RESULTADOS

3.1. Variabilidad Física

Una distancia latitudinal de 112.5 km separa los sitios de estudio más septentrional y austral de registro in situ de temperatura en la isla Isabela. Ambos y los sitios ubicados entre ellos, se encuentran bien correlacionados en términos de temperatura ($r=-0.80$ a 10m; $r=-0.63$ a 20m). La correlación entre cada sitio (Fig. 7), sin embargo, mantiene cierta relación inversamente proporcional a la distancia meridional entre ellos ($r=-0.86$; $r=-0.69$). En las series de tiempo (Fig. 9) se aprecia que en general los sitios más al norte poseen temperaturas más altas que los del sur, este gradiente meridional mantiene diferencias promedio de 2.4°C a 10 metros de profundidad y 1.2°C a 20m. Este rasgo es incluso observable entre sitios con mínima separación geográfica.

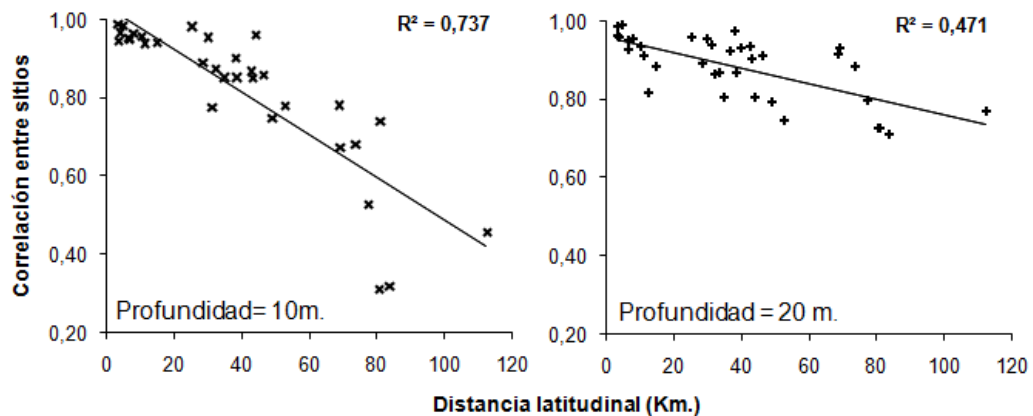


Fig. 7 Correlación de las temperaturas medias mensuales según la distancia meridional entre los sitios de la región oeste, a 10 y 20 metros de profundidad.

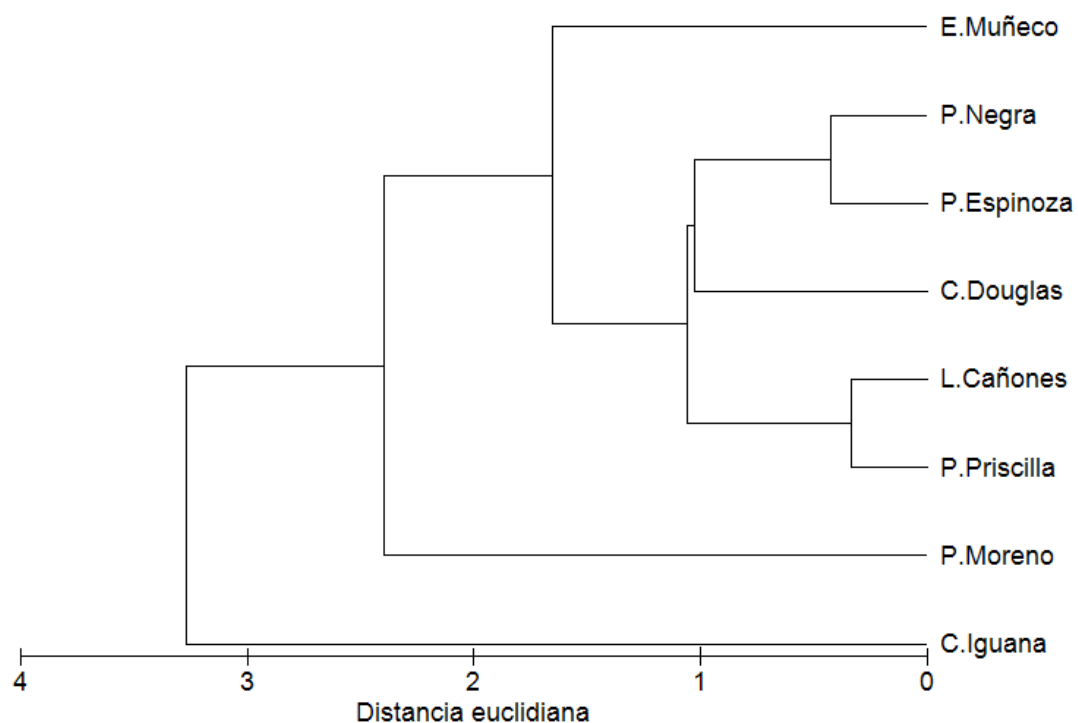


Fig. 8 Análisis de conglomerados sobre la matriz de temperaturas (septiembre 03 – diciembre 2004), muestra la distancia euclidiana entre los sitios.

El gradiente es claro entre los meses de junio a diciembre, tiempo en que las temperaturas son más diferenciadas entre los sitios. De enero a mayo la desviación estándar se reduce considerablemente y se observan variaciones del patrón espacial latitudinal. De abril a mayo 2004 existe una inversión de las magnitudes máximas y mínimas del grupo; los valores más altos de este periodo se registran en Caleta Iguana (sur), en aproximadamente 20°C, mientras que la temperatura de El Muñeco (norte) desciende temporalmente a 18°C. En escenarios similares de enero 2004 y marzo – abril 2005, la temperatura de C. Iguana se encuentra por encima de otros sitios. En estos casos, la menor temperatura se registra en Punta Moreno, que a su vez mantiene el menor promedio de temperatura

de las series. P. Moreno se encuentra 31.3 km al norte de C. Iguana y cae fuera de la región Elizabeth. Estos sitios, extremos al norte y sur de Isabela, poseen también la mayor variabilidad en magnitud a lo largo del periodo.

Los sitios expuestos de El Muñeco y Caleta Iguana (extremos norte y sur) presentan mayor desviación estándar que los sitios del Canal Bolívar tanto a 10 metros ($\sigma_{emu}=1.6$; $\sigma_{cig}=2.3$), como a 20 metros de profundidad ($\sigma_{emu}=1.5$; $\sigma_{cig}=1.7$). Durante el periodo registrado la diferencia entre temperatura máxima y temperatura mínima promedio en todos los sitios fue de $6.1 \pm 1.6^{\circ}\text{C}$ a 10 metros y $6.6 \pm 0.9^{\circ}\text{C}$ a 20 metros de profundidad.

El patrón de gradiente latitudinal a 20 metros mantiene diferencias menos marcadas entre sitios, mientras el patrón de variabilidad temporal se mantiene. Las series guardan menor desviación estándar y se observa más evidentemente una variabilidad intra-estacional de entre 60 – 90 días. A esta profundidad, las temperaturas más bajas predominan en Punta Moreno y exceptuando los meses típicamente más cálidos, todas las series registran temperaturas iguales o inferiores a 20°C .

En Cabo Hammond, en ambas profundidades, se presenta un pico abrupto mayor a 24°C casi un mes después de la máxima estacional, luego del cual las temperaturas se mantienen entre 2° a 4°C por encima de las otros sitios. Aproximadamente luego de un mes, en mayo 2005, el resto de series presenta un incremento de magnitud similar, pero con rápido descenso hacia temperaturas comunes de la época, por debajo de 20°C . Dada la insuficiente cantidad de datos de esta serie, su correlación en magnitud y distancia con otros sitios se ve afecta, presentándose valores con poca confiabilidad para la descripción.

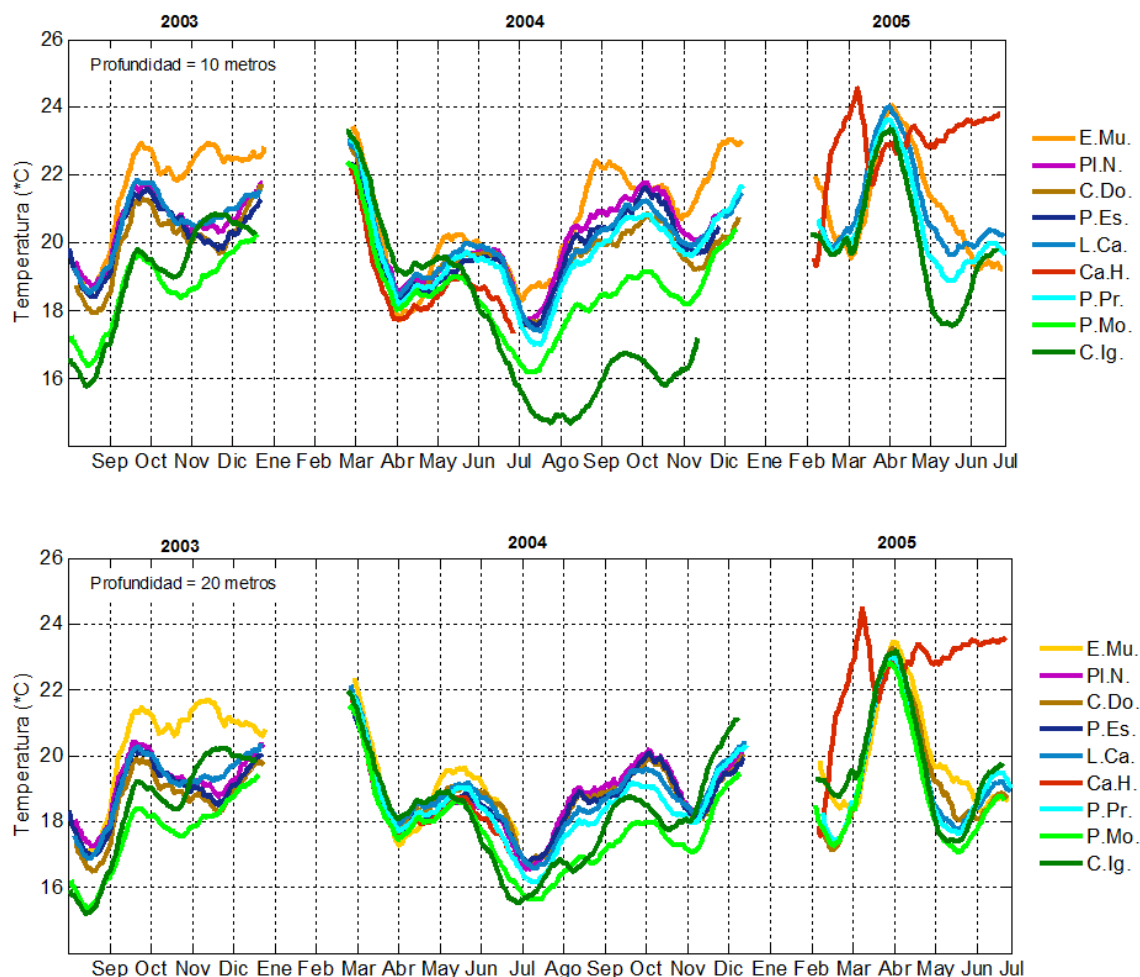


Fig. 9 Series de tiempo de temperatura de la región oeste a 10 y 20 metros de profundidad, filtradas a 30 días.

La variabilidad estacional es principalmente de carácter meridional. Comparando los sitios extremos norte y sur, las épocas de transición de cálida a fría (marzo-mayo), fría (junio – septiembre) y transición hacia cálida (nov- dic) dibujan un ciclo con periodos de 30-70 días diferenciables entre los mayores cambios estacionales (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). De marzo a mayo la temperatura desciende uniformemente a lo largo de las latitudes. Cuando ambas

series alcanzan su mínimo, entre agosto y septiembre, el subsiguiente aumento de temperatura inicia en el norte, propagándose luego hacia el sur.

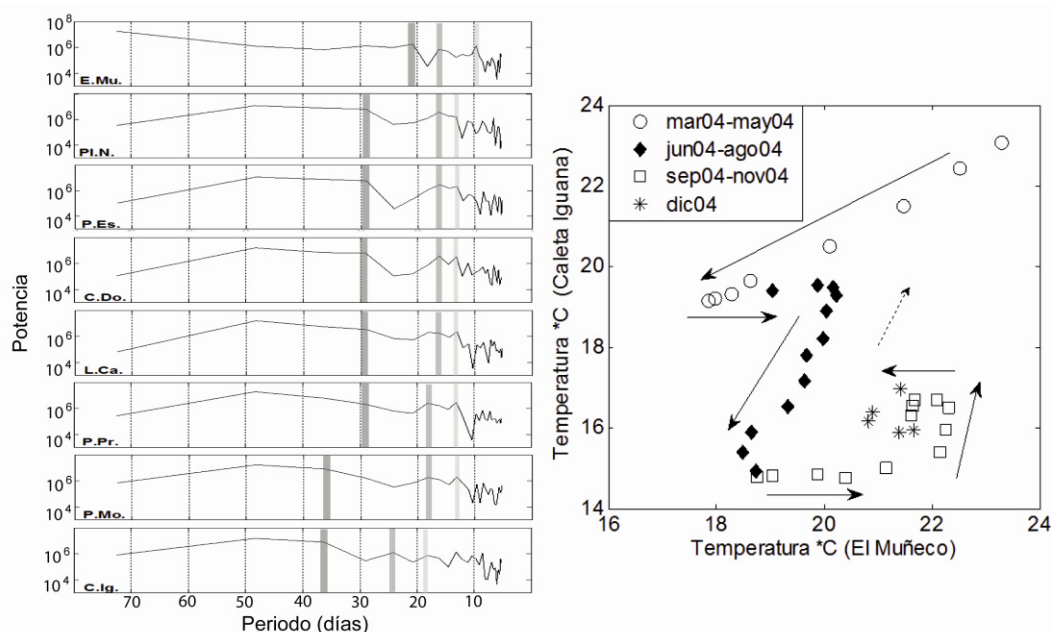


Fig. 10 Periodogramas para de las series de temperatura *in situ* a 20 metros de profundidad y propagación de la variabilidad de temperatura (10m) entre los sitios extremo norte (E. Muñeco) y sur (C. Iguana) de la región oeste.

Cuatro sitios con sensores de temperatura cuasi-delimitan el Canal Bolívar; con una distancia de 5.8 km entre los sitios de su boca norte, 12.4 km de longitud y 6.6 km entre los sitios de la boca sur. La correlación entre las series de temperatura es alta ($r=0.97$), disminuyendo ligeramente según su distancia latitudinal. En todos los casos, los sitios registran diferencias máximas de 0.5°C , evidentes durante los meses de la estación fría. A 20 metros no existen diferencias entre los sitios de la boca norte, entre P. Priscilla y L. Cañones se registran menos de 0.5°C de diferencia durante la estación fría, y casi 1°C diferencia a P. Espinoza de P. Priscilla durante la misma época. Cierta desfase temporal es observable en las series de los sitios del

Canal Bolívar con respecto a los sitios más expuestos (Fig. 9 y **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). La diferencia de temperatura con profundidad es igualmente mayor cuando las temperaturas son más bajas, no obstante P. Negra y L. Cañones presentan menor amplitud de esta variación.

3.2. Diferenciación Biótica

Diagramas MDS sobre los registros submareales de todos los sitios de estudio (Fig. 11) permiten visualizar la principal diferenciación biótica para grupos funcionales sésiles, macro-invertebrados móviles y un gradiente de diferenciación en peces demersales entre los registros de sitios de la región oeste (P. Vicente Roca y P. Moreno) y de la región Elizabeth (sitios del Canal Bolívar). Dada esta diferenciación ambas agrupaciones son analizadas por separado.

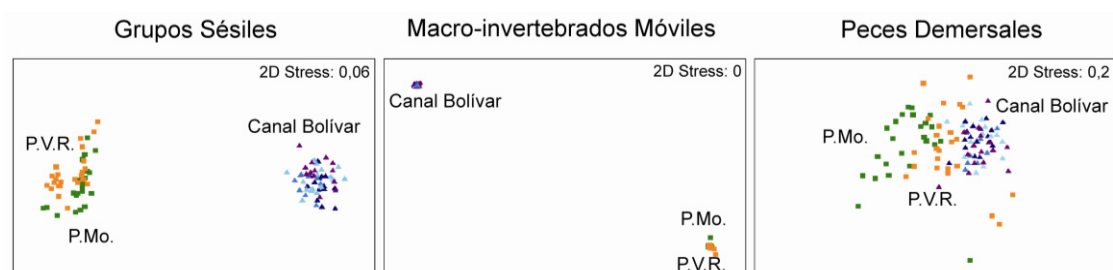


Fig. 11 Diagrama MDS de registros de monitoreo submareal en todos los sitios de estudio.

3.2.1. Punta Vicente Roca y Punta Moreno

Al compararse los puntos de monitoreo de Punta Vicente Roca ($\approx 9,3$ km. al sur de El Muñeco) y P. Moreno, una agrupación de 83 especies de organismos sésiles, 51 especies de peces y 20 de macro-invertebrados caracterizaron en conjunto estos dos sitios, durante las fechas de estudio.

Comparten el 75% del total de especies registradas, con 43 especies observadas sólo en el norte y 8 registradas sólo en el sur (Tabla IV). El porcentaje de cobertura sésil dominante (>20%) fue del género *Lithothamnium* para ambos sitios.

Tabla IV Número de especies de organismos sésiles, peces y macro – invertebrados compartida en ambos sitios y registradas únicamente en uno ellos.

	<i>Taxa compartida</i>	<i>Punta Vicente Roca</i>	<i>Punta Moreno</i>
Organismos sésiles	57	22	4
Peces	39	8	4
Macro-invertebrados	17	3	-
Total	113	43	8

Organismos filtradores, micro omnívoros y micro carnívoros fueron más comunes en P. Vicente Roca (*Aplidium spp*, *Cystodytes dellechiaiei*, *Haliclona spp*, *Eudistoma spp*, *Phyllangia consagensis*) y diferentes grupos de algas caracterizaron P. Moreno (*Ulva spp*, *Kallymenia spp*, *Gelidium spp*, *Hildenbrandia spp*, *Corallina spp*, *Asparagopsis svedelii*). El erizo lapicero (*Eucidaris galapagensis*; 2.310 ± 0.33 ind/m²) fue el de mayor abundancia y frecuencia de observación (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.). En P. Vicente Roca el erizo coronado (*Centrostephanus coronatus*; 0.485 ind/m²) y el churo (*Hexaplex princeps*; 0.047 ind/m²) fueron más frecuentes y se presentó una mayor abundancia de erizo morado (*Echinometra vanbrunti*; 0.142 ind/m²) y el pepino de mar (*Holothuria kefersteini*; 0.022 ind/m²). P. Moreno se caracterizó por la abundancia de camarón de roca (*Rhynchocinetes typus*; 3.914 ind/m²) y erizo verde (*Lytechinus semituberculatus*; 0.619 ind/m²) (Fig. 12 y Fig. 13).

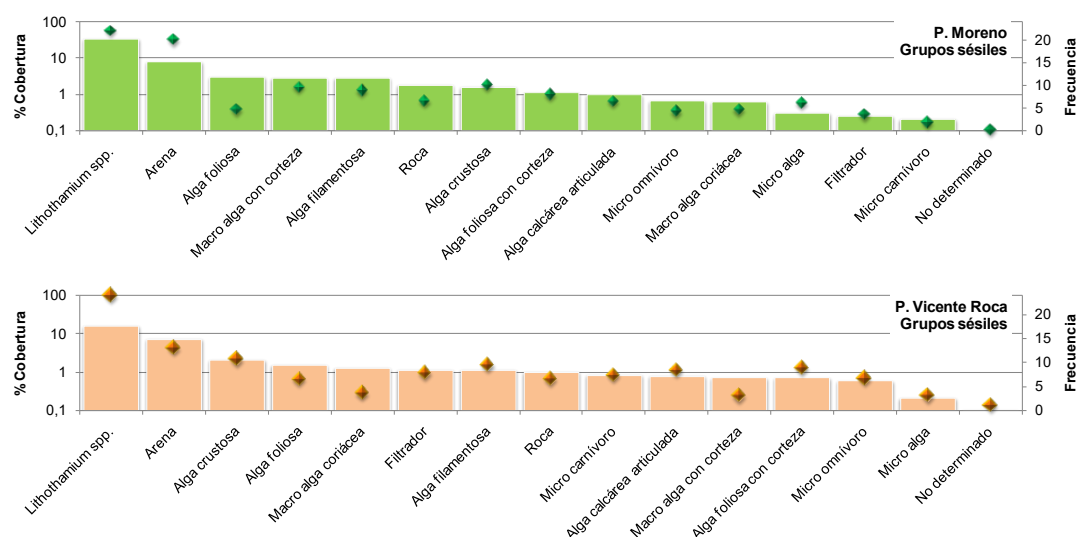


Fig. 12 Ordenación en escala logarítmica de grupos funcionales sésiles por porcentaje de cobertura y frecuencia de observación (♦) en Punta Vicente Roca y Punta Moreno.

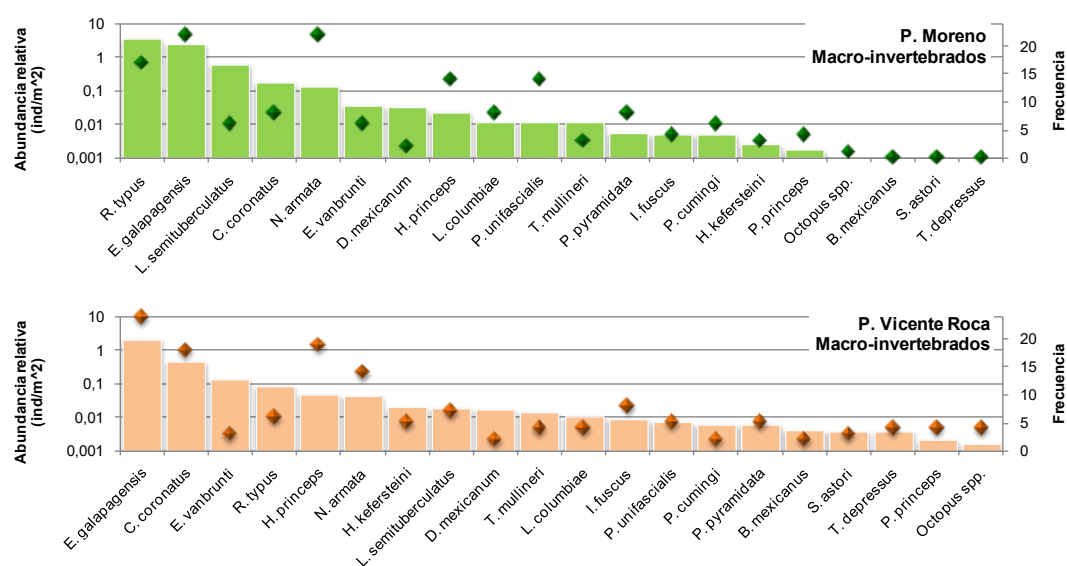


Fig. 13 Ordenación en escala logarítmica de especies de macro-invertebrados móviles por abundancia relativa y frecuencia de observación (♦) en Punta Vicente Roca y Punta Moreno.

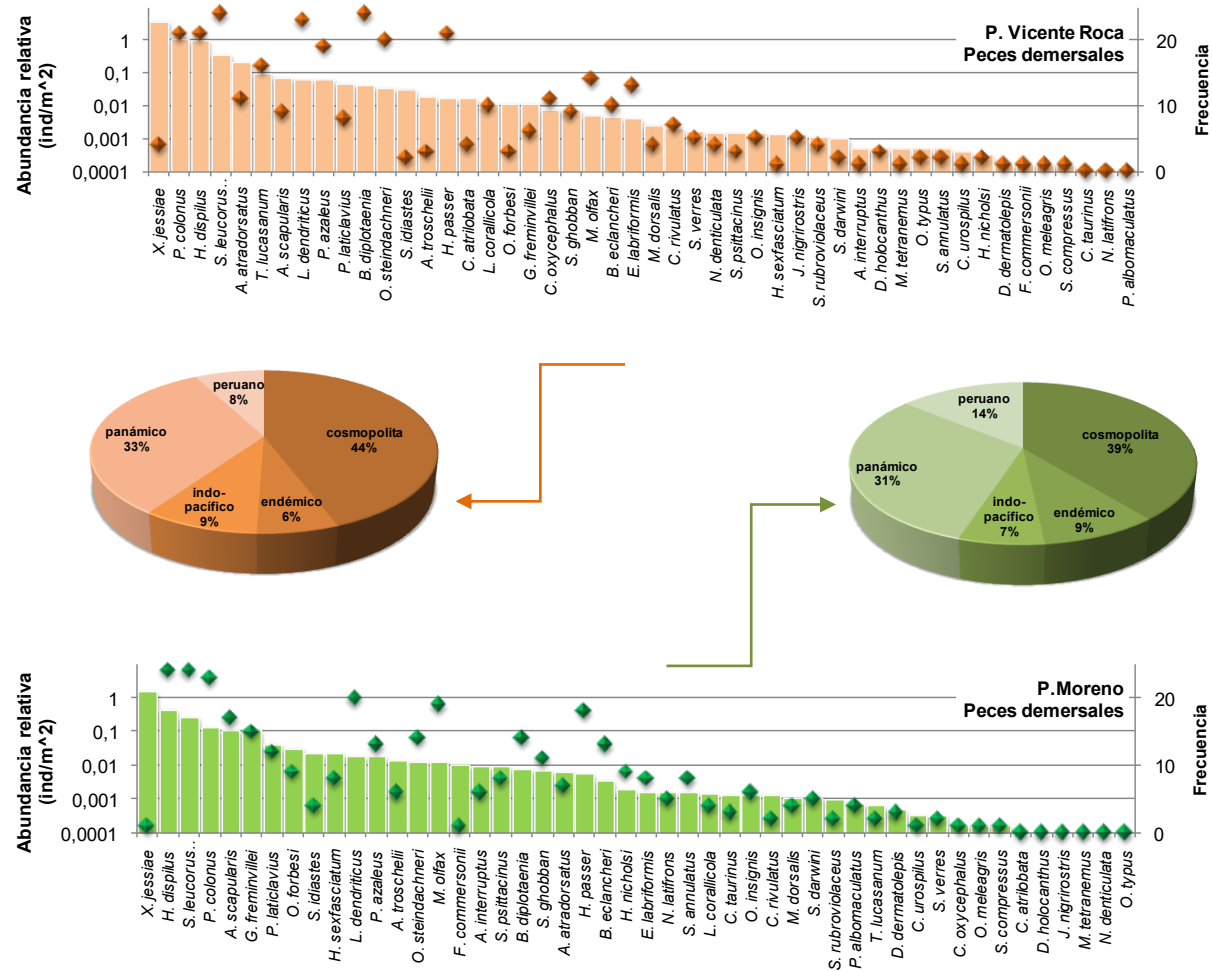


Fig. 14 Ordenación en escala logarítmica de la abundancia de especies de peces demersales y su frecuencia de observación en Punta Vicente Roca y Punta Moreno. Las gráficas del pie presentan porcentaje de especies clasificadas según su distribución.

Las especies de peces con mayor abundancia y frecuencia de observación (Fig. 14) fueron *Halichoeres dispilus* (vieja camaleón; 0.705 ± 0.35 ind/m²), *Stegastes leucurus beebei* (damisela de cola blanca; 0.317 ± 0.06 ind/m²) y *Paranthias colonus* (gringo; 0.644 ± 0.72 ind/m²). Algunas diferencias observables fueron la mayor abundancia de cardenal punta negra (*Apogon atradorsatus*; 0.226 ind/m²) y vieja arcoíris (*Thalassoma lucasanum*; 0.095 ind/m²) en P. Vicente Roca y de las especies endémicas chopo penumbra (*Girella freminvillei*; 0.115 ind/m²) y roncadador (*Orthopristis forbesi*; 0.032 ind/m²) en P. Moreno.

Tabla V Valores de R estadístico y porcentaje de significancia (p), de la prueba ANOSIM de una vía sobre los factores especificados en los sitios P. Vicente Roca y P. Moreno.

*Diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.005$).

Factor	Sitio	Organismos Sésiles		Peces Demersales		Macro-invertebrados	
		R	p	R	p	R	p
Puntos de Monitoreo	P.V.R.	0.23	0.022	0.14	0.061	0.17	0.040
Fechas	P.V.R.	0.01	0.396	0.33	0.001*	0.19	0.007
Profundidad	P.V.R.	0.04	0.773	0.11	0.034	0.10	0.049
Puntos de Monitoreo	P.Mo.	0.31	0.001	0.06	0.207	0.05	0.244
Fechas	P.Mo.	0.04	0.728	0.13	0.026	0.00	0.423
Profundidad	P.Mo.	0.42	0.001*	0.42	0.001*	0.43	0.001*
Sitios	-	0.16	0.001	0.26	0.001	0.10	0.004

La diferencia comunitaria entre fechas y profundidades fue comprobada con los resultados del ANOSIM, a $p < 0.005$ (Tabla V), para todos los tipos de organismos. Al analizar los sitios por separado, se encontró que las comunidades de P. Moreno se encuentran más diferenciadas por el factor de

profundidad. Contrariamente, P. Vicente Roca demostró una diferenciación entre ambas fechas de monitoreo para ensambles de peces. Dichos rasgos son observables en los diagramas de escalamiento multidimensional (Fig. 15).

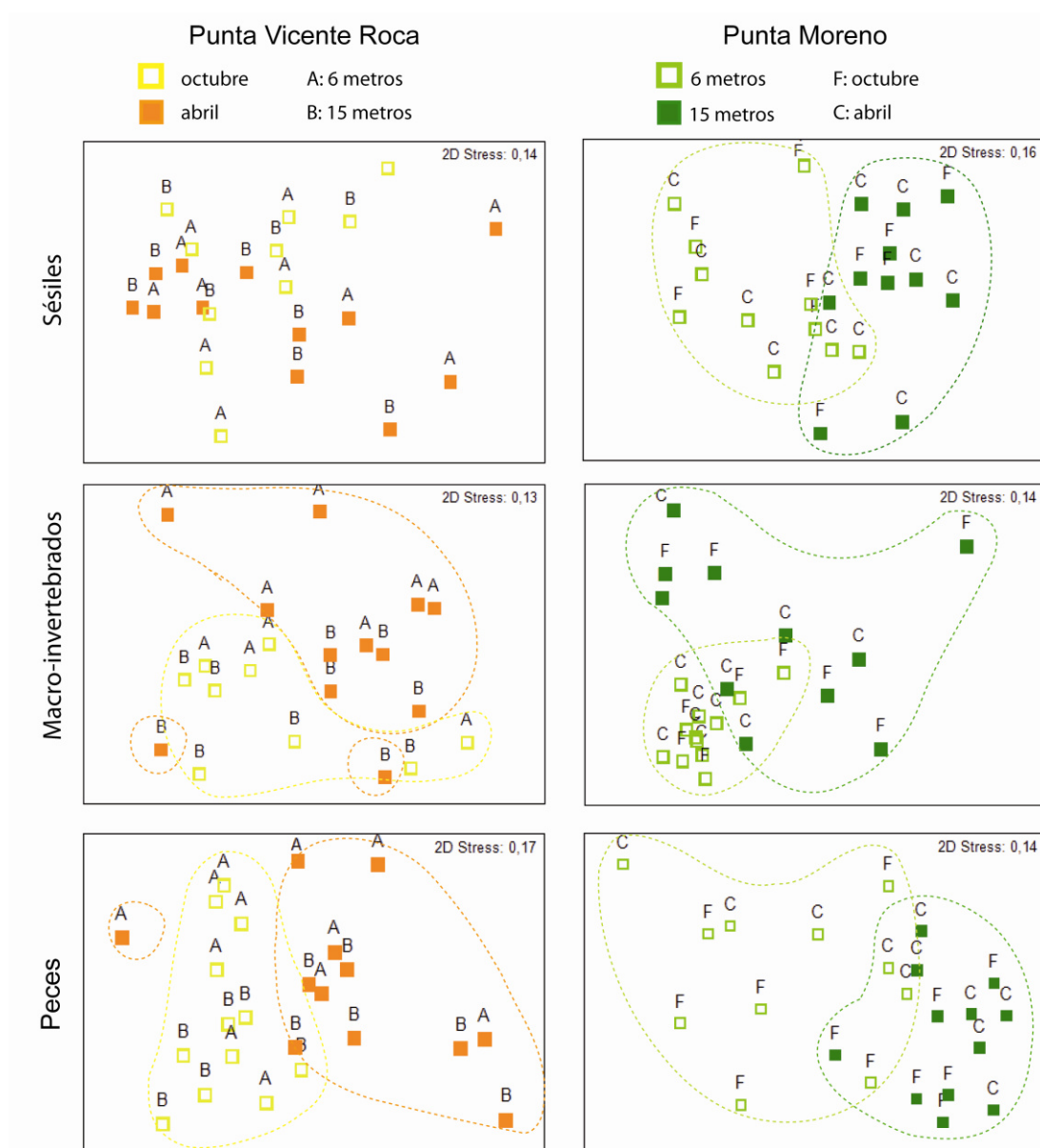


Fig. 15 Diagramas de escalamiento multidimensional de las comunidades de grupos funcionales sésiles, macro-invertebrados móviles y peces demersales. Las líneas punteadas separan con propósitos visuales las diferencias entre fechas en Punta Vicente Roca y entre profundidades en Punta Moreno.

Las comunidades de peces e invertebrados entre los sitios se encontraron más diferenciadas en octubre a 6 metros de profundidad (no mostrado), en el análisis de sésiles la mayor diferenciación ocurrió a 15 metros. Las especies de peces y grupos funcionales sésiles establecen mejores agrupaciones de los puntos por sitio. Se observó además que separación entre puntos de monitoreo de P. Moreno, aumentó con la profundidad excepto para invertebrados donde el caso fue inverso.

3.2.2. Canal Bolívar

Los sitios del Canal Bolívar comparten en conjunto el 43% de las especies registradas (54 especies de peces, 23 de invertebrados y 57 especies de sésiles) (Tabla VI); el 26% se halla en tres de los sitios y el 31% se encuentra en sólo dos de los sitios.

Tabla VI Número de especies de organismos sésiles, peces y macro – invertebrados compartida por los cuatro sitios del Canal Bolívar y presente únicamente en tres y dos sitios.

	<i>Taxa compartida</i>	<i>3 sitios</i>	<i>2 sitios</i>
Organismos sésiles	21	19	17
Peces	25	12	17
Macro-invertebrados	11	4	8
Total	57	35	42

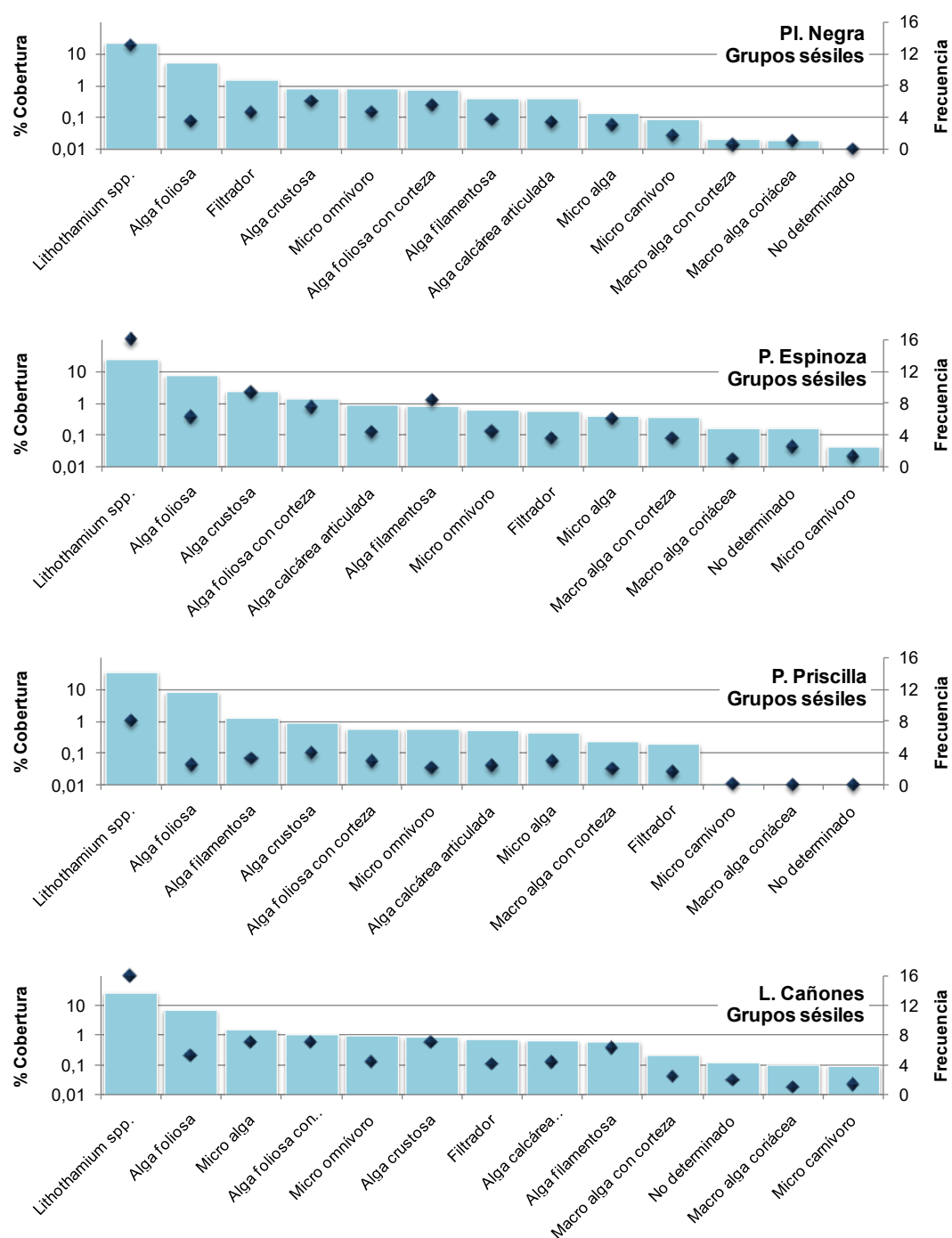


Fig. 16 Ordenación en escala logarítmica del porcentaje de cobertura de grupos funcionales sésiles y su frecuencia de observación (♦) en los sitios del Canal Bolívar.

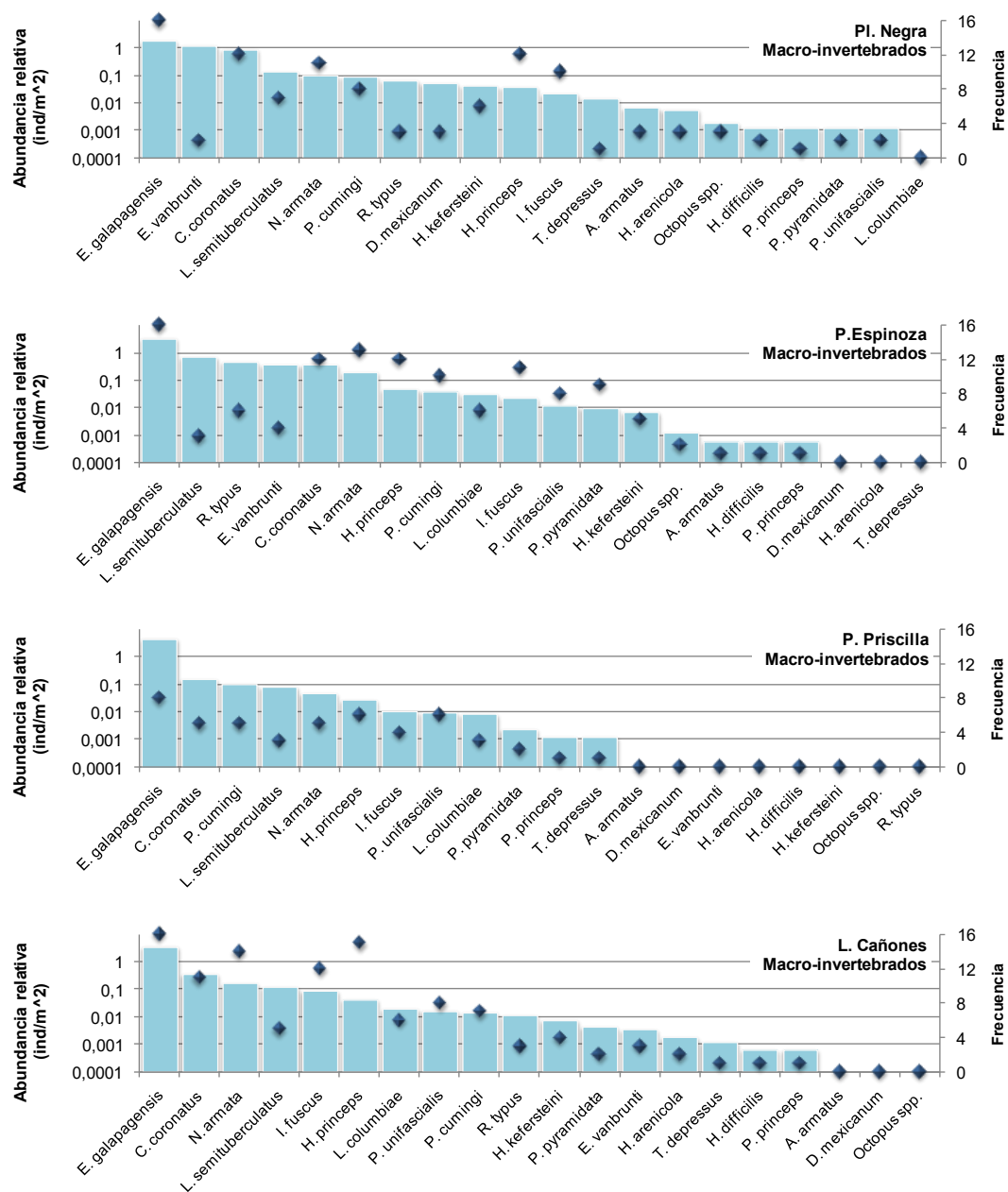


Fig. 17 Ordenación en escala logarítmica de la abundancia relativa de especies de macro-invertebrados móviles y su frecuencia de observación (♦) en sitios del Canal Bolívar.

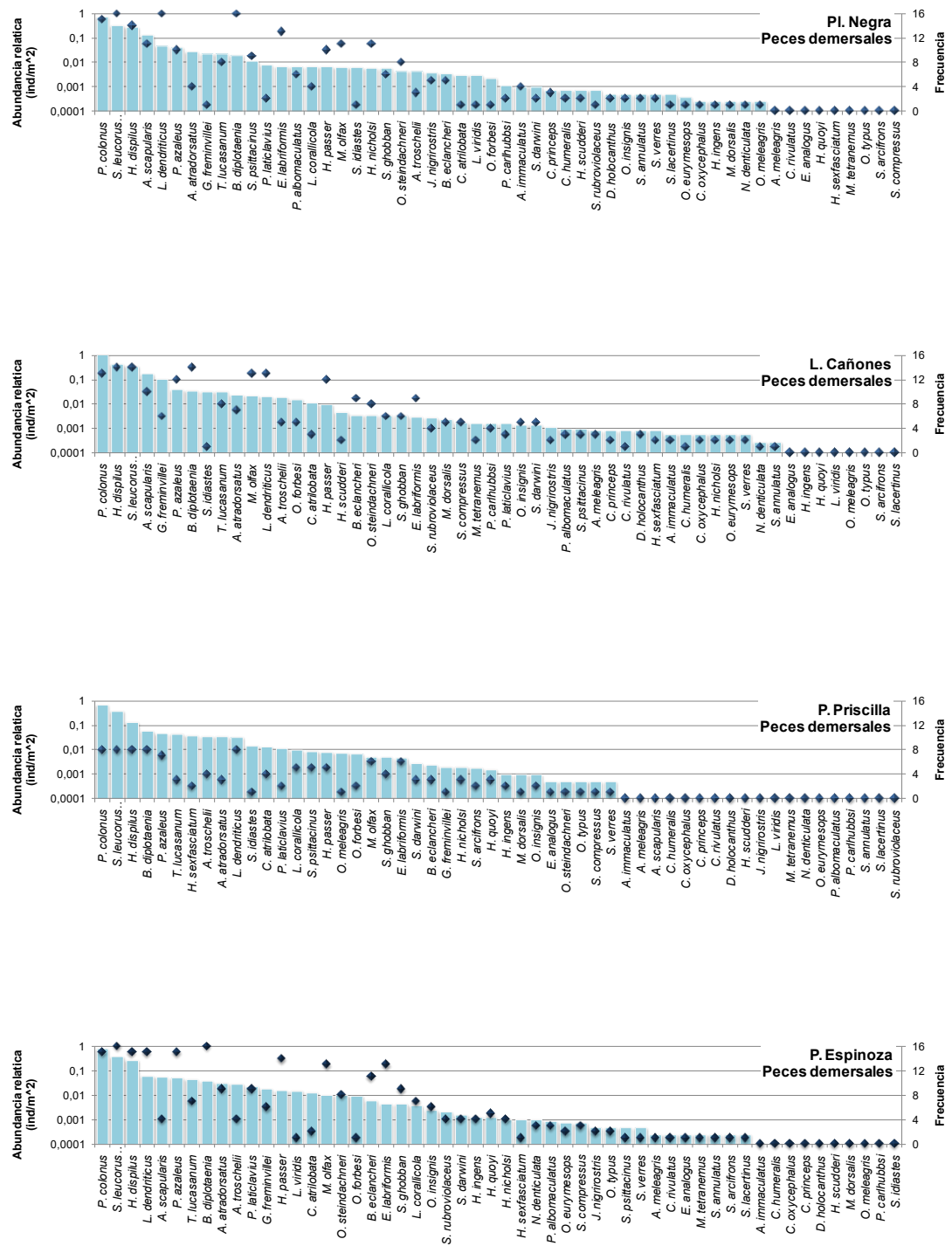


Fig. 18 Ordenación en escala logarítmica de la abundancia de especies de peces demersales y su frecuencia de observación (◆) en los sitios del Canal Bolívar.

El mayor porcentaje de cobertura en todos los sitios fue *Lithothamnium* spp (28.15% $\pm$ 5.33) y algas foliosas (*Ulva* spp.; 7.28% $\pm$ 1.39). Diferentes especies de organismos filtradores (*Aplidium* spp., *Cystodytes dellechiaiei*, *Eudistoma* spp.; 1.51%) ocuparon el tercer lugar de abundancia en Playa Negra (Fig. 16). La especie de invertebrado más abundante fue *E. galapaguensis* (3.328 $\pm$ 1.06 ind/m²), seguido en frecuencia y abundancia de *C. coronatus* (0.452 $\pm$ 0.32 ind/m²). El erizo morado (*E. vanbrunti*; 0.213 $\pm$ 0.589 ind/m²) ocurrió más generalmente en los sitios norte del canal. *Linckia columbiae* (estrella variable; 0.015 $\pm$ 0.01 ind/m²) fue la única especie de invertebrado ausente Pl. Negra, mientras el erizo aguja (*Diadema mexicanum*; 0.014 $\pm$ 0.03 ind/m²) sólo se registró en este sitio (Fig. 17).

La mayor parte de especies de peces ocurrieron en rangos de abundancia y frecuencias similares para los cuatro sitios (Fig. 18), con la diferencias principales de la presencia de *E. analogus* (mero orillero), *H. quoyi* (tiburón gato), *O. typus* (halcón nariz puntuda) y *S. arcifrons* (damisela cola amarilla) sólo en Fernandina; mientras que *A. immaculatus* (guaseta del pacífico), *C. humeralis* (mariposa de tres bandas), *C. oxycephalus* (halcón de coral), *C. princeps* (blanquillo), *D. holocanthus* (pez erizo balón), *H. scudderi* (burro pecoso), *P. carlhubbsi* (mariposa guadaña) se registraron sólo en Isabela. *L. viridis* (pargo rayado), *S. lacertinus* (chile lagarto) sólo se observaron en los sitios al norte.

A pesar de estas observaciones exploratorias, el ANOSIM pareado definió que los sitios no tenían diferencias entre sus comunidades (Tabla VII), con excepción de las diferencias significativas encontradas en la composición de macro-invertebrados de Playa Negra.

Tabla VII Valores de R estadístico y porcentaje de significancia (p) en resultados pareados del ANOSIM de una vía para diferencias entre sitios del Canal Bolívar. *Diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.005$).

	<i>Organismos Sésiles</i>		<i>Peces</i>		<i>Macro-invertebrados</i>	
	R	p	R	p	R	p
P.Es. – Pl.N.	0.083	0.068	0.19	0.001	0.497	0.002*
P.Es. – P.Pr.	0.094	0.129	0.14	0.052	0.266	0.012
P.Es. – L.Ca.	0.032	0.802	0.129	0.014	0.038	0.293
Pl.N. – P.Pr.	0.034	0.290	0.205	0.025	0.702	0.002*
Pl.N. – L.Ca.	0.024	0.642	0.164	0.006	0.614	0.003*
P.Pr. – L.Ca.	0.049	0.693	0.218	0.010	0.052	0.247

Diferencias entre profundidades, en ambas fechas de observación, fueron significativas para los grupos de sésiles y macro-invertebrados móviles. Diferencias entre las fechas sólo se observaron a 15m en grupos sésiles y de peces (Tabla VIII).

Tabla VIII Valores de R estadístico y porcentaje de significancia (p) en resultados pareados del ANOSIM de una vía para diferencias entre fechas y profundidades en sitios del Canal Bolívar. *Diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.005$).

	<i>Organismos Sésiles</i>		<i>Peces</i>		<i>Macro-invertebrados</i>	
	R	p	R	p	R	p
Octubre – Abril (6 metros)	0.050	0.124	0.137	0.003	0.184	0.002
Octubre – Abril (15 metros)	0.257	0.001*	0.272	0.001*	0.138	0.004
Profundidades (Octubre)	0.656	0.001*	0.137	0.009	0.399	0.001*
Profundidades (Abril)	0.298	0.002*	0.203	0.001	0.426	0.001*

Los diagramas MDS (Fig. 19) reflejan los resultados de las pruebas ANOSIM, observándose diferencias en la ordenación de los tres tipos de organismos. La división entre profundidades es clara en los tres grupos; mientras

las relaciones por fechas varían. La distancia entre sitios en relación con sésiles es menor en octubre a 15 metros; para macro-invertebrados en abril y en ensambles de peces en abril a 6 metros.

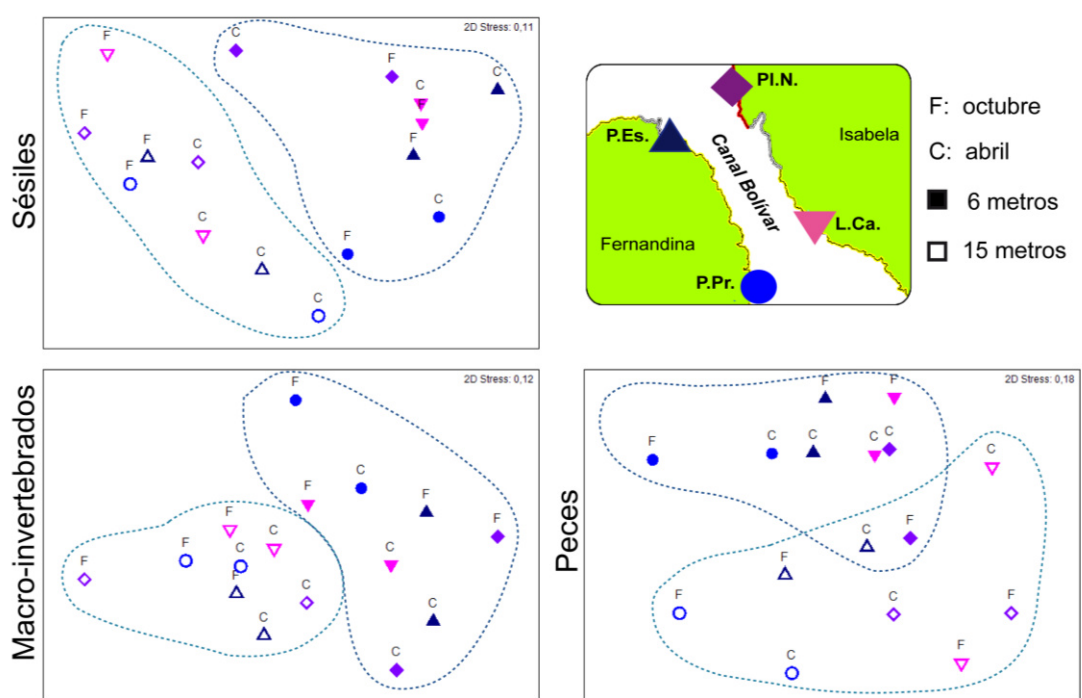


Fig. 19 Diagrama de escalamiento multidimensional sobre las matrices de abundancia de los sitios en el Canal Bolívar. Simbología de cada sitio detallada en el mapa, los símbolos llenos representan registros a 6 metros y los vacíos a 15m. La línea punteada divide con propósitos visuales las agrupaciones entre profundidades.

3.3. Relación entre ensambles bióticos y temperatura

El análisis de componentes principales (PCA) mostró que las variables de temperatura analizadas definen diferencias entre fechas y profundidades para todos los sitios. El primer y segundo componente de este análisis explicaron el 93.4% de la variabilidad ambiental (PC1: 73.4%; PC2: 20%), conformándose principalmente

por las variables de temperatura mínima ($T_{\min}$), temperatura media (T_{av}) y la tasa de cambio de temperatura (ΔT) en periodos de 30 y 60 días (Fig. 20).

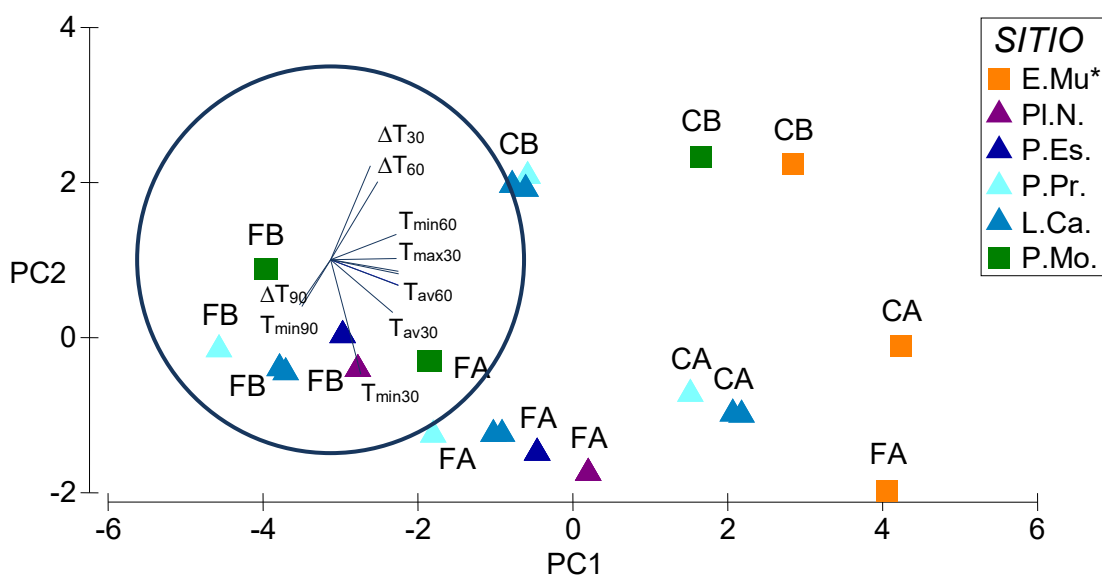


Fig. 20 Gráfica del análisis de componentes principales (PCA) sobre la matriz de temperaturas para todos los sitios de estudio. F: oct – 04; C: abr – 05; A: 10 metros; B: 20 metros. *La serie de temperatura de El Muñeco (E.Mu.) se utiliza para la comparación con registros bióticos de Punta Vicente Roca (P.V.R.)

Por otra parte, el análisis BEST de los sitios de la región oeste (Punta Vicente Roca y Punta Moreno) determinó que combinaciones de temperaturas mínimas ($T_{\min}$) a 30 y 60 días representan la mejor relación con los ensambles bióticos submareales de grupos funcionales sésiles y macro-invertebrados móviles (Tabla IX), sin embargo la relación con grupos sésiles es poco significativa. En los sitios del Canal Bolívar la variable que explica la relación para ambos tipos de organismos es el promedio de temperatura (T_{av}) a 30 días (Tabla X). En las combinaciones relacionadas con ensambles de peces de los sitios de las dos

regiones mencionadas se presenta además la variable de tasa de cambio de temperatura (ΔT) entre 30 y 60 días.

Tabla IX Resultados del análisis BEST para P. Vicente Roca y P. Moreno, muestra combinaciones de variables que maximizan el coeficiente de correlación (R) entre matrices bióticas y abióticas y su respectivo porcentaje de significancia (p). $T_{\min}$: temperatura mínima; T_{av} : temperatura media; ΔT : tasa de cambio de temperatura.

<i>Variables</i>	<i>R</i>	<i>p</i>
Organismos Sésiles	0.164	0.009
$T_{\min 60}$	0.164	
$T_{\min 60}, T_{\min 90}$	0.164	
$T_{\min 90},$	0.161	
Peces Demersales	0.347	0.001
$T_{\min 30}, T_{\min 60}, T_{\min 90}, \Delta T_{30}, \Delta T_{60}$	0.347	
$T_{\min 30}, T_{\min 60}, T_{\min 90}, \Delta T_{60}, \Delta T_{90}$	0.342	
$T_{\min 30}, T_{\min 60}, T_{av 90}, \Delta T_{30}, \Delta T_{60},$	0.339	
Macro-Invertebrados	0.352	0.001
$T_{\min 30}$	0.352	
$T_{\min 30}, T_{\min 60}$	0.341	
$T_{\min 30}, T_{\min 90}$	0.331	

Tabla X Resultados del análisis BEST para el Canal Bolívar, muestra combinaciones de variables que maximizan el coeficiente de correlación (R) entre matrices bióticas y abióticas y su respectivo porcentaje de significancia (p). $T_{\min}$: temperatura mínima; T_{av} : temperatura media; ΔT : tasa de cambio de temperatura.

<i>Variables</i>	<i>R</i>	<i>p</i>
Organismos Sésiles	0.486	0.001
$T_{av 30}, T_{\min 30}, T_{\max 60}, T_{\max 90}$	0.486	
$T_{av 30}, T_{\min 30}, T_{\max 60}$	0.486	
$T_{av 30}, T_{\min 30}, T_{av 60}, T_{\max 60}$	0.480	
Peces Demersales	0.275	0.001
$\Delta T_{30}, \Delta T_{60}$	0.275	
$T_{\min 30}, T_{\min 60}, \Delta T_{60}, \Delta T_{30}$	0.258	
$T_{\min 60}, \Delta T_{60}, \Delta T_{30}$	0.256	
Macro-Invertebrados	0.379	0.001
$T_{av 30}$	0.379	
$T_{av 30}, T_{\min 30}, T_{\max 90}$	0.368	
$T_{av 30}, T_{\min 30}, T_{av 60}$	0.354	

3.4. Patrones de diferenciación

El análisis SIMPER (anexo A.) permitió identificar de forma general las especies con mayor aporte a los patrones de diferenciación comunitaria. A continuación se presenta las especies en que se observó individualmente los patrones más claros de diferenciación y que poseen replicas espaciales o temporales.

3.4.1. Diferencias entre sitios

La principal diferencia entre las comunidades de cada sitio se marca entre aquellos pertenecientes a la región oeste (Punta Vicente Roca y Punta Moreno) y los de la región Elizabeth, en el Canal Bolívar. Así, existen diferencias entre los sitios extremos norte y sur y los del Canal Bolívar; algunas especies muestran cierto patrón progresivo (Fig. 21|**Error! No se encuentra el origen de la referencia.**) como el erizo coronado (*Centrostephanus coronatus*), el churo (*Hexaplex princeps*) y el pez trambollo bravo (*Labrisomus dentriticus*).

3.4.2. Diferencias con profundidad

Las diferencias con profundidad más claras se observan en Punta Moreno, caracterizadas por mayor abundancia de algas foliosas y filtradoras en los registros de 6 metros. En abril, la cobertura de algas foliosas disminuyó a esta profundidad y aumentó a 15 metros, mientras la cobertura de algas filamentosas disminuyó en ambas profundidades.

Entre los macro-invertebrados, el churo (*Hexaplex princeps*) y los erizos coronado y morado (*Centrostephanus coronatus*, *Echinometra vanbrunti*) presentaron mayores abundancias a 6 metros, una observación semejante se dio en

las especies de peces *Ophioblennius steindachderi* (borracho mono), *Plagiotremus azaleus* (trambollito diente de sable), *Prionurus laticlavus* (cochinillo barbero), *Stegastes leucurus bebeeii* (damisela cola blanca) y *Thalassoma lucasanum* (vieja arcoíris).

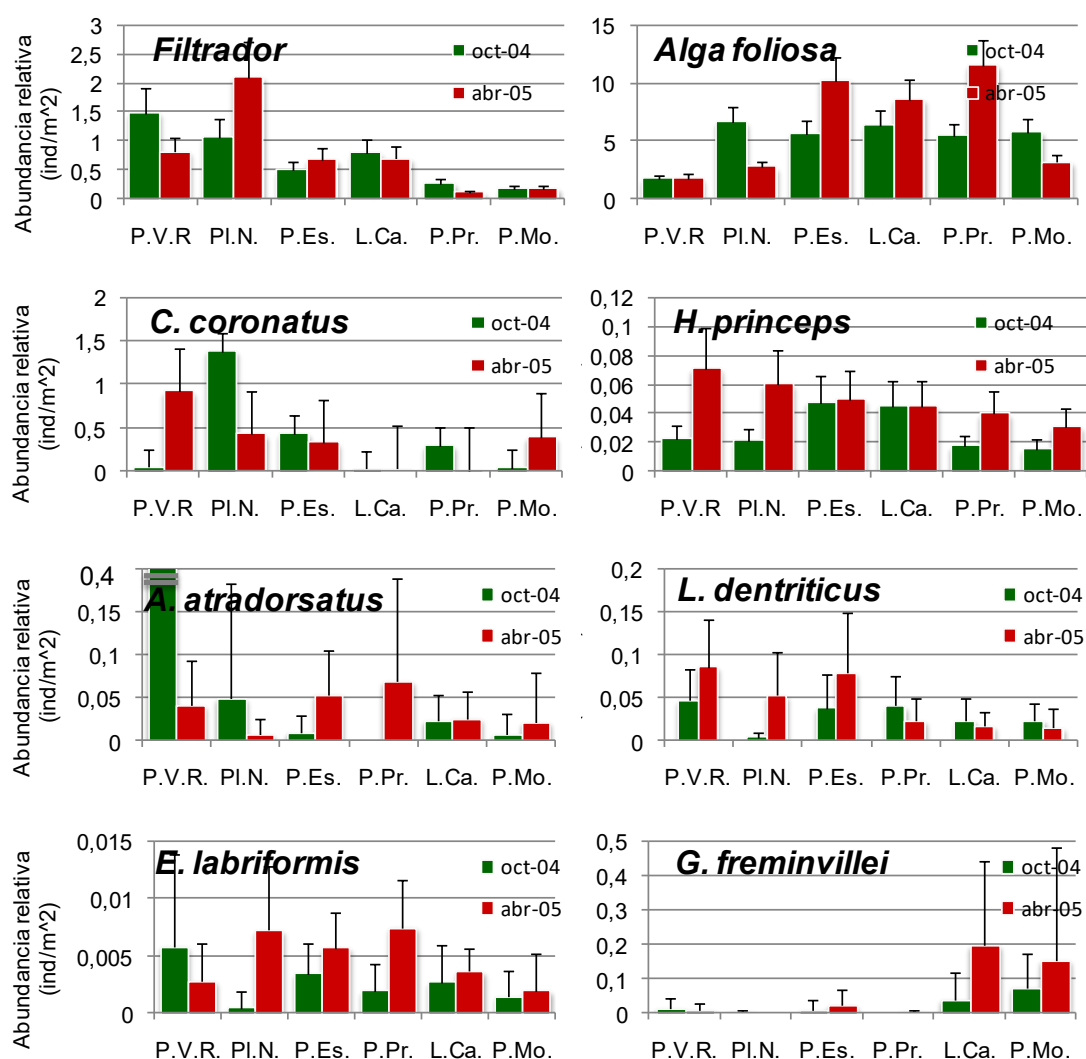


Fig. 21 Diferencias de abundancia relativa promedio en cada sitio de estudio por fecha de monitoreo. Se muestran las especies que presentaron patrones de distribución espacial más claros.

El caso contrario se observó en las estrellas de mar *Nidorellia armata* y *Pentaceraster cumingii* y los peces *Halichoeres dispilus* (vieja camaleón) y *Haemulon sexfaciatum* fue mayor a 15 metros de profundidad en todos los sitios; la vieja arlequín (*Bodianus eclancheri*), el pez bandera (*Holacantus passer*) y el bacalao (*Myctoperax olfax*), presentaron el mismo patrón excepto en P. Moreno. Únicamente en P. Moreno se observó mayor abundancia a 6 metros de *Anisotremus scapularis* (roncador peruano), *Girella freminvillei* (chopa penumbra) y *Orthopristis forbesi* (roncador de Galápagos).

3.4.3. Diferencias entre estaciones

En P. Vicente Roca se caracterizó la mayor diferenciación entre las fechas analizadas estadísticamente. Mayores abundancias en especies de peces y macro-invertebrados se observaron en abril, aunque diferencias poco marcadas se observan en cobertura sésil. En el anexo C. se incluyen las especies que replicaron el patrón de mayor abundancia en otros monitoreos de fechas cálidas (marzo 2006 y abril 2008) y otras como el erizo morado (*E. vanbrunti*), la estrella variable (*P. unifascialis*) y el cardenal punta negra (*A. atradorsatus*) que se encontraron virtualmente ausentes en la mayoría de sitios durante las mismas fechas. Este patrón, sin embargo, no se repite en abril 2007.

El registro satelital de TSM (AVHRR) y anomalías termales de la región oeste, muestran diferencias interanuales que modifican el ciclo estacional. Los años 2004 y 2005 están catalogados como un evento débil El Niño, sin embargo las características termales en el área insular son consideradas cercanas a neutral. En el 2006 – 2007 se presentó un evento El Niño débil (Fig. 22) que mantuvo las

temperaturas superficiales por encima de 21°C. y un evento de La Niña fue subsecuentemente registrado en el 2008. El factor común entre las fechas cálidas que presentaron aumento de abundancia son temperaturas mayores a 23°C y una estación fría previa cuyo mínimo se presentó en agosto con magnitudes por debajo de los 20°C.

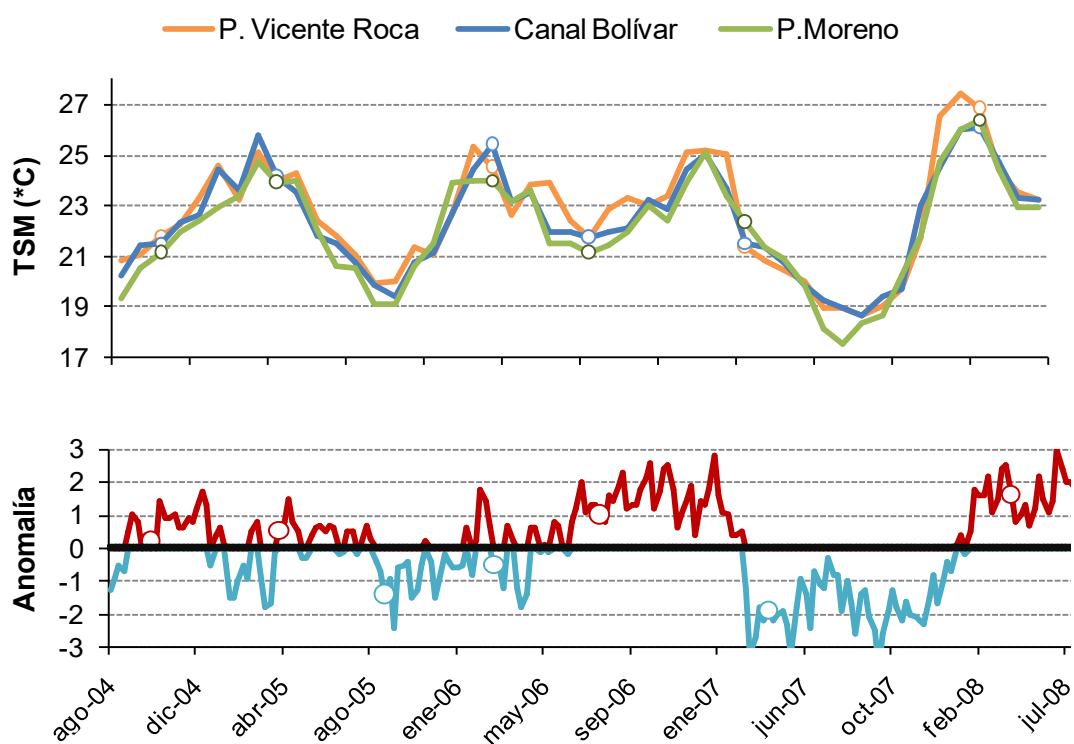


Fig. 22 Temperatura superficial del mar (AVHRR) Punta Vicente Roca, Punta Moreno y el área del Canal Bolívar promediada; anomalía de temperatura (Reynolds/NCEP) para la región oeste.

4. DISCUSIÓN

Dos consideraciones son fundamentales al inferir una relación entre variabilidad climática y cambios de distribución biótica: 1.- la existencia de un gradiente apropiado (latitudinal, por ejemplo) o patrones de diferencias espacio-temporales (como parches discretos) y 2.- una relación con la tolerancia fisiológica de las especies [61]. La temperatura del mar presenta ambas condiciones en el área de estudio y los resultados evidencian que existen diferencias en la composición de comunidades submareales entre fechas frías y cálidas, sin embargo particularidades físicas y ecológicas hacen que la respuesta biótica sea específica de cada sitio.

4.1. Patrón Latitudinal

La Línea Base de la Biodiversidad (LBB) y publicaciones subsecuentes [2, 62, 63] muestran que la distribución de especies en la Reserva Marina de Galápagos (RMG) posee una regionalización que puede ser atribuida a las características oceanográficas. En general, las regiones del norte mantienen temperaturas más cálidas que las del sur, producto de las corrientes y masas de agua que las dominan [26], diferenciadas por la presencia del Frente Ecuatorial (FE). La influencia de este rasgo sobre la biogeografía marina de Galápagos es observable tanto en los resultados de Edgar como en análisis anteriores [3]. En el área de estudio (oeste de la RMG) el afloramiento de la Sub-Corriente Ecuatorial (SCE) origina bio-regiones significativamente distintas a las del sur-este [2]; sin embargo, las series de temperatura *in situ* muestran que el gradiente latitudinal se mantiene, sujeto a su vez a variaciones estacionales. Utilizando series promedio de

TSM satelital, muestra diferencias de $\approx 1^{\circ}\text{C}$ a 2.5°C entre las regiones norte y oeste [26]. En el presente análisis, diferencias equivalentes y hasta mayores fueron encontradas a 10 metros de profundidad, comparando solamente los puntos extremos norte y sur de la región oeste. Este resultado es congruente con la presencia del FE que pasa hacia el norte de Isabela [15, 21] y la alta desviación estándar encontrada en los valores de la región [26].

La comparación biótica no mostró un gradiente generalizado en la distribución de especies, sin embargo algunas observaciones son remarcables. Punta Vicente Roca (norte) presentó mayor riqueza de especies que Punta Moreno (sur), en cierta medida debido a registros realizados en meses cálidos. Especies de peces y macro-invertebrados categorizadas en la LBB como poco comunes en las regiones del oeste son las que mejor muestran estas diferencias inter-estacionales. El cardenal punta negra (*Apogon atradorsatus*), especie panámica, fue significativamente más abundante en P. Vicente Roca. Una distribución opuesta se observó en la chopá penumbra (*Girella freminvillei*), pez endémico. En algunas especies el patrón espacial sólo fue observable en abril 2005, como es el caso del churo (*Hexaplex princeps*) y el erizo coronado (*Centrostephanus coronatus*) que disminuyeron en abundancia hacia el sur. De acuerdo con los resultados, las temperaturas mínimas registradas en cada sitio describen de mejor manera la distribución de abundancias. Estos casos pueden considerarse prueba de que los límites de distribución son variables en relación con parámetros ambientales dentro de la reserva, aunque investigación específica sobre estas especies es necesaria para comprobar y esclarecer los patrones observados. La revisión de las regiones

norte y sur-este, por ejemplo, podría arrojar resultados comparables al encontrarse mayormente expuestas a las variaciones en influencia de las masas de agua.

Este tipo de fluctuaciones espaciales son reconocidas tanto en especies terrestres como marinas, y su sincronía con parámetros climáticos ha recibido amplia atención en las últimas décadas [64-66]. Los desplazamientos espaciales no necesariamente responden solamente a la fisiología de las especies, sino también a la sincronía en tiempo entre presa y predador o disponibilidad de sustrato. Así, la representatividad de un patrón espacial dependerá de la magnitud que imponga la variabilidad temporal, que permite la expansión de especies con rangos cálidos, pero quizá a la vez limita la abundancia de alimento.

4.2. Variabilidad Estacional e Interanual

El registro de las series *in situ* de septiembre 2003 a junio 2005 representan un ciclo estacional típico de la región [15, 16]. La mayor diferencia entre las temperaturas de norte a sur se observó entre agosto y noviembre de 2004, encontrándose las temperaturas mínimas en agosto. Las temperaturas se homogenizan en la estación cálida, cuando el calentamiento iniciado en el norte se propaga hacia el sur, debido a la intrusión de aguas de la Corriente Nor-Ecuatorial (CNE) [13]. Semejantemente, diagramas de escalamiento multivariado comparativos entre los sitios norte y sur mostraron menor distancia relativa entre sus comunidades en los registros de octubre, a 6 metros de profundidad, donde la diferenciación termal es más notable también.

Ciclos de entre 30 – 60 días son diferenciables intra-estacionalmente, las mejores relaciones entre la temperatura y las composiciones bióticas de cada sitio se dan con combinaciones de estos periodos indistintamente. En abril – mayo de 2004 se observa una inversión entre las magnitudes del norte y del sur, que parece replicarse hacia el final de la serie en junio – julio de 2005. Esta inversión podría deberse a un movimiento meridional de la SCE y coincide con los picos de productividad observados entre mayo y abril al norte del FE, y entre agosto y septiembre hacia el sur [22, 24]. Sin embargo, las características del ciclo local de la SCE, así como la intensidad y variabilidad de sus ramales norte y sur, no han sido consensuadas [20, 22]. En general, las series *in situ* permitieron una buena descripción de las características termales submareales del área durante un año neutral y sus relaciones directas con la abundancia de especies.

La variación de las comunidades submareales costeras entre estaciones estuvo mejor representada en Punta Vicente Roca, dada su ubicación más cercana a la interface entre bio-regiones y regímenes oceanográficos. Un aumento en las abundancias de varias especies de peces e invertebrados se observó en abril 2005, la mayor parte de éstas están asociadas negativamente con las regiones del oeste [63], algunas de las cuales (*A. troschelli*, *A. scapularis*) virtualmente sólo fueron registradas en el sitio durante este u otros meses cálidos. La única especie que describió un notable patrón inverso fue el erizo morado (*E. vanbrunti*), con ningún registro anotado en los meses de abril; sin embargo, esta es una especie críptica por lo que se dificulta la estimación de su abundancia.

Aunque la variabilidad temporal está fuertemente influida por el ciclo estacional, fluctuaciones inter-anales modifican la intensidad y otras características

del mismo, haciendo difícil la identificación precisa de patrones bióticos en la pequeña ventana de tiempo analizada. Al extender el análisis hacia registros posteriores al 2005, se observa que el patrón de aumento de abundancias mencionado no se reproduce en abril 2007. Esto puede deberse al desfase en la temperatura máxima estacional producida en febrero de ese año, dejando el mes de abril bajo anomalías negativas de hasta 3°C, a inicios de un evento de La Niña, limitando así los desplazamientos geográficos de las especies. Otra causa puede radicar en el evento débil de El Niño 2006 o ser un efecto conjunto de ambos. En el Océano Atlántico, las fluctuaciones de la Oscilación del Atlántico Norte (OAN; similar a ENOS) han sido relacionadas con la dinámica de especies de zooplancton (*Calanus spp.*), principal alimento de larvas y juveniles de peces, repercutiendo así en su reclutamiento [67]. En Galápagos, un evento El Niño se relaciona con la supresión de los afloramientos del área durante El Niño [8, 20, 22]. La baja magnitud del evento del 2006 pudo no semejar impactos de los eventos de 1982-83 y 1997-98, sin embargo fue suficiente para mostrar efectos en especies más apegadas a un patrón estacional. Las especies tendrían entonces capacidad de tolerar distintos rangos de temperaturas, pero directa o indirectamente su dinámica está sincronizada a fluctuaciones ambientales más o menos fijas.

Si el aumento de las abundancias relacionado con temperaturas cálidas está dado por cambios espaciales o reclutamiento en meses anteriores bajo condiciones óptimas, puede ser comprobable con el análisis de la distribución de tallas registradas en los monitoreos de estas fechas.

Otra particularidad observada fue que los mayores aumentos de abundancia se presentaron en abril 2005 y abril 2008. En la primera fecha se

presentó una anomalía térmica posiblemente generada por una fuente hidrotermal submarina en el área de Cabo Hammond (Isla Fernandina), mientras que la señal de una termoclina superficial es observable en el resto de sitios. Anomalías térmicas provenientes de fuentes hidrotermales son propias de áreas con vulcanismo submareal activo, y han sido relacionadas con blooms de productividad primaria [68, 69]. En condiciones de disponibilidad de nutrientes, este evento pudo actuar como pulso térmico estimulando el metabolismo planctónico y manteniendo mejores condiciones para las comunidades del área. No obstante, errores en la estimación visual y condiciones variables como vientos y oleaje no han sido descartados. La segunda fecha está caracterizada por una pendiente de cambio termal pronunciada.

Los cambios estadísticamente analizados estuvieron dentro del rango de la variabilidad estacional en condiciones neutrales. Cambios de menor frecuencia incentivan los ciclos biológicos, como lo observado en abril de 2005; mientras que la disminución o anulación de la variabilidad, como en un evento ENOS, puede reflejarse en un fallo de los patrones de abundancia. No pudo observarse el efecto de un evento térmico de gran magnitud y rápida velocidad de desarrollo; sin embargo las anomalías cálidas mantenidas en la estación fría del 2006 pudieron haber afectado los límites de tolerancia para la reproducción y crecimiento, causando las menores abundancias observadas en abril 2007. Por otra parte, los límites de mantenimiento metabólico son más amplios; por ejemplo, los límites de tolerancia termal calculados dentro de pocas horas son mayores que los límites reales de tolerancia a largo plazo [14]. Un evento térmico de mediana magnitud, pero no muy largo, permitiría que se mantenga el metabolismo de los organismos y los patrones poblacionales se mantengan en la siguiente temporada.

4.3. Diferencias entre profundidades

La diferenciación comunitaria entre profundidades se relaciona con el límite termal de la termoclina, el cual a su vez se vincula con factores de disponibilidad de nutrientes, penetración lumínica y abundancia de plancton. En Punta Moreno, una termoclina superficial es casi permanente, aunque fluctuaciones temporales afectan su profundidad. Esta variabilidad incide más notoriamente en el aumento o disminución de cobertura de algas. En especies de peces, el patrón vertical en Punta Moreno es inverso al del resto de sitios; aunque con connotaciones sobre rangos de tolerancia a la densidad, esta particularidad podría simplificarse como consecuencia de que la temperatura superficial en P. Moreno es más semejante a la temperatura a mayor profundidad en los sitios del norte. No se pretendió ahondar en el rol de la estratificación de la columna de agua sobre las especies, pero las observaciones son capaces de ejemplificar reacciones en función de la magnitud del parámetro ambiental.

4.4. Diferencias entre tipos de organismos

La vulnerabilidad al estrés ambiental entre distintos tipos de organismos difiere en función de su motricidad, historia y ciclo de vida. Mientras que los cambios en la cobertura sésil pueden ser directamente asociados a los límites de tolerancia de las especies, la capacidad natatoria de los peces les permite “rastrear” condiciones ambientales favorables. Como lo evidencian los resultados, la distribución de peces observada en una determinada fecha guarda relación con la tasa de cambio de temperatura registrada en meses previos; mientras que la

distribución de especies bentónicas de menor o ninguna movilidad está mejor explicada por las temperaturas mínimas y promedios característicos de cada sitio. La temperatura ha mostrado tener diferentes efectos en varias fases de la mitosis, en la tasa de consumo de oxígeno y producción de dióxido de carbono [14]. Esta reacción general en el metabolismo varía entre especies y regímenes de temperatura determinados por la estación y latitud.

4.4.1. Organismos sésiles

Diferencias significativas en la composición de los grupos funcionales sésiles, excepto al comparar Punta Vicente Roca con Punta Moreno, donde la principal diferencia se halla en los porcentajes de organismos filtradores, más abundantes en el primer sitio. Diferencias en el nivel de exposición afectarían la distribución de especies filtradoras que requieren un flujo continuo de alimento en suspensión.

En Punta Moreno, la cobertura de algas está definida por profundidad y varía además estacionalmente, dado el ciclo estacional de las macro-algas en Galápagos descrito tempranamente por Wellington [71]. Cambios en la turbidez pueden causar el efecto de que la variabilidad en la distribución vertical de algas clorófitas submareales; por ejemplo, la disminución de la turbidez provoca que estas sean más notables a mayor profundidad.

4.4.2. Macro-invertebrados móviles

Cinco especies mostraron mejores relaciones con las fluctuaciones climáticas, entre ellas: 3 erizos, 2 estrellas de mar y 1 molusco. La tasa de crecimiento en los invertebrados marinos está estrechamente correlacionada

temperatura [72-74], particularmente durante la etapa larval. Los erizos, por ejemplo, muestran un periodo dependiente de la temperatura después de la fertilización del huevo, donde temperaturas por encima del óptimo aumentan la velocidad de división del embrión [75]. En los resultados presentados, las mayores abundancias de erizos coronado (*Centrostephanus coronatus*) y verde (*Lytechinus semituberculatus*) se observaron durante fechas cálidas precedidas de una estación fría bien definida. Fuera de estas fechas, *C. coronatus* fue más abundante en P. Vicente Roca y Playa Negra, mientras que *L. semituberculatus* dominó los otros sitios. Por otra parte, el erizo morado (*Echinometra vanbrunti*), estuvo ausente en abril, pero altas abundancias se registraron también en marzo de 2006. Para *E. mathaei*, en Kenya, se ha reportado la abundancia de fitoplancton como factor clave en el éxito larvario [76]; mientras que sincronía temporal y diferencias en la duración del desove y abundancia en relación con la latitud se han encontrado para *C. rodgersii*, en Australia [77]. Factores similares pueden ser causas de los patrones observados en este análisis, resaltando su relación directa o indirecta con las fluctuaciones termales.

Variaciones drásticas y sostenidas en la densidad de otros invertebrados son atribuidas a ciclos ENOS [78, 79]. Adicionalmente, reciente evidencia de la expansión geográfica de *C. rodgersii* hacia latitudes más altas al sur de Australia [77] y de moluscos en eras geológicas pasadas [80], ha sido ligada a cambios climáticos de gran escala, presentando a los macro-invertebrados como indicadores locales de los mismos.

4.4.3. Peces demersales

Las especies de peces con distribución panámica *Apogon atradorsatus*, *Thalassoma lucasanum* y de amplia distribución *Bodianus diplotaenia* y *Paranthias colonus* mostraron aumentos significativos durante fechas cálidas, probablemente mejor relacionados con la expansión temporal de sus rangos geográficos por el aumento de temperatura. En Australia, se ha reportado la expansión sostenida de *T. lutescens* *T. purpureum* efecto de la elevación de temperatura en los últimos años [52]. Sin embargo, similar aumento de abundancias se registró para la especie de afinidad peruana *Anisotremus scapularis* en los sitios del norte, y para la especie endémica *Orthopristis forbesi* en los sitios del sur. Esta última, presentó particular abundancia en abril 2007, por lo que podría estar asociada a cambios en el crecimiento y reclutamiento derivados de la variación de temperatura. En general, la temperatura aumenta el desarrollo embrionario, disminuye el periodo de incubación, aumenta el crecimiento larvario, reduce la edad de metamorfosis y aumenta la capacidad natatoria en juveniles [81-84] lo que puede producir éxito reproductivo. Meekan *et al.* [85] reportó fuertes clases anuales de damiselas (*Stegastes acapulcoensis*, *S. arcifrons*) relativas a eventos de El Niño en Galápagos, pero no para *S. leucurus bebeeii*. Para esta especie [86] describe diferencias latitudinales relacionadas con temperatura y disponibilidad de alimento. En este análisis, *S. leucurus bebeeii* presentó diferencias entre octubre 2004 y abril 2005, pero sin establecer réplicas consistentes en otras fechas. En general, como destaca [85, 87], poca atención se ha prestado a la estacionalidad de los peces en la RMG, sin embargo es posible observar diferencias espaciales y temporales en su distribución y abundancias, aunque mayor investigación es necesaria para

establecer las relaciones intrínsecas con la temperatura y otros factores. En Australia, por ejemplo, se ha determinado alta estacionalidad reproductiva en los peces de arrecife, con picos entre octubre y diciembre [52]; el aumento de la temperatura influencia el inicio de esta temporada al menos en algunas especies de peces tropicales [88, 89].

4.5. Factores no analizados

Una variedad de factores físicos interactúan en la variabilidad climática y muchos otros ecológicos son independientes de la misma, por lo que la exclusión de estas importantes consideraciones puede llevar a interpretaciones erróneas [64]. Adaptaciones a la latitud y oceanografía local pueden modificar el efecto de las fluctuaciones termales sobre las comunidades bióticas; por ejemplo, McClanahan *et al.* [70] discute cómo en la costa africana la variabilidad de temperatura estuvo asociada negativamente con mortalidad en corales, mientras que en Madagascar fue observado lo contrario. En particular, la topografía de Galápagos modifica fuertemente los patrones de circulación, originando zonas afloramientos y mezcla en distintas áreas del archipiélago [8, 20, 22]. Los sitios analizados poseen rasgos batimétricos que van desde paredes verticales en Punta Vicente Roca, a pendientes tendidas en Punta Moreno. Esto caracteriza la mayor diferencia en cobertura sésil observada y puede incidir también en el número de invertebrados contados por el buzo. Las diferencias de sustrato pueden limitar a su vez expansiones de rango de algunas especies; por ejemplo, especies asociadas a corales de la región norte pueden encontrar dificultades para establecerse en los hábitats de algas del oeste.

La geometría del Canal Bolívar puede disminuir la velocidad de propagación de ondas internas e inducir un flujo donde vientos locales y el régimen de marea influyen más directamente en los procesos de mezcla y advección de las aguas del afloramiento. La incidencia del afloramiento de la SCE en esta área modifica también los valores de salinidad, existiendo un pronunciado gradiente que separa las aguas salinas del afloramiento ($S > 35$ psu) de aquellas al norte y sur de la isla Isabela ($S > 33$ psu) [13]. Aunque información específica sobre estos procesos físicos es escasa, se ha sugerido su importancia en el mantenimiento de los niveles de hierro en el área [20]. De igual forma, la particularidad del Canal Bolívar ha sido resaltada biológicamente. Valores máximos de clorofila se han encontrado en la apertura sur del canal [9], y en conjunto con la Bahía Elizabeth forman una bio-región bien diferenciada de otras áreas al oeste de Isabela y Fernandina [2]. Esto explica las principales diferencias en abundancia de peces e invertebrados dentro y fuera del canal, así como las variaciones opuestas observadas.

Por otra parte, el sitio Playa Negra resultó significativamente diferente al resto del canal en su composición de invertebrados, el análisis SIMPER señala como principales diferencias del sitio la menor abundancia de erizo lapicero (*E. galapagensis*), y la mayor abundancia de erizos morado y coronado. Los puntos de monitoreo de este sitio están ubicados en zonas costeras delimitadas para uso turístico y de protección, mientras usos extractivos son permitidos en los otros sitios analizados. La influencia antropogénica en procesos de escalamiento trófico puede enmascarar el efecto de la variabilidad climática en los organismos e incluso alterar tendencias evolutivas [51]. De lo observado, el churo (*Hexaplex princeps*) presentó una aparente disminución paulatina de sus abundancias, y el aumento observado en

abril 2005, se replica en otras fechas cálidas sólo en P. Vicente Roca y Playa Negra. Esta es una especie extractiva, categorizada como pesquería de subsistencia, cuya captura por unidad de esfuerzo (CPUE) aumentó alrededor del 50% de 1999 al 2001 [90].

Un factor con escasa información es la limitante de oxígeno disuelto (OD), en el área de afloramiento, por la continua mezcla de aguas, se pueden suponer buenas concentraciones de OD. Un estudio en Puerto Villamil, al sureste de la isla Isabela, reporta aguas bien oxigenadas (4.5 – 5.5 ml/l) hasta los 10 metros de profundidad [91]. Sin embargo, estudios específicos en cada sitio analizado son necesarios para conocer la profundidad de la oxiclina y determinar la existencia de parches anóxicos y cómo estos modifican la composición de la comunidad submareal costera.

Finalmente, la disponibilidad de alimento limita a su vez el éxito reproductivo, ya que al igual que las tasas de crecimiento, los costos metabólicos aumentan con la temperatura [92]. Aunque la abundancia de fitoplancton y zooplancton es considerada el mayor determinante para muchos organismos, Meekan *et al.* [93] encontraron que la temperatura *per se* puede explicar hasta el 30% del crecimiento larvario en peces de arrecife (*Pomacentrus coelestis*), en contraste con la clorofila y el zooplancton que explican el 4.1 y 3.5%, respectivamente.

4.6. Implicaciones y alcance

Los resultados muestran que diferencias detectables y representativas en las abundancias bióticas pueden ser relacionadas con el régimen de temperatura registrado de 1 a 2 meses previo al monitoreo. Este tiempo es relativo a la periodicidad registrada en las series de tiempo (≈ 72 -21 días) producto de variaciones intra-estacionales. La menor relación se observó en organismos sésiles, mientras que los invertebrados móviles mostraron apego a la temperatura promedio y mínima en los 30 días previos y los peces estuvieron determinados por un conjunto de variables incluyendo la tasa de cambio de la temperatura. Poca influencia mostraron las temperaturas máximas, llevando a pensar que es el aumento (o disminución) en las temperaturas mínimas lo que impone presión sobre la biota durante los eventos termales. Los resultados son correspondientes a fechas en condiciones consideradas neutrales en las cercanías del archipiélago, aunque los índices climáticos catalogan al 2004-2005 como un evento débil de El Niño. El análisis exploratorio sobre TSM satelital y abundancias hasta 2008 muestra que si bien los comportamientos son replicables, incluso débiles variaciones interanuales modifican los patrones observados. El estudio carece de una más robusta serie histórica física que permita relacionar la variabilidad interanual, así como la intensidad de los eventos ENOS. Otra limitante en esta relación fue el uso de periodos fijos para estandarizar la matriz abiótica, el rol de la propagación de las anomalías termales no fue cubierto. La importancia de los resultados radica, empero, en la necesidad de tener indicios sobre las condiciones ambientales que determinan una observación biológica.

Los monitoreos submareales recopilan gran cantidad de información sobre la diversidad y abundancia de especies, pero con una capacidad limitada en tiempo

y puntual en espacio, lo que requiere precauciones en la construcción de hipótesis sobre las causas que originaron una observación dada. Por otro lado, las mediciones con sensores *in situ*, como las de temperatura del mar, proporcionan registros históricos continuos, relacionables con otros parámetros físico-químicos y que poseen la resolución espacial requerida para detectar particularidades de la circulación entre islas y de la sub-zonificación costera de la reserva. Sólo mediante el estudio conjunto de ambos tipos de datos (registros biológicos y series históricas continuas), es posible una interpretación más realista del comportamiento del ecosistema frente a distintos eventos y en diferentes escalas.

La escala temporal analizada, en el presente estudio, es capaz de abarcar procesos de disponibilidad de alimento, escalamiento trófico y desplazamientos espaciales. Aunque en la actualidad no se observen tendencias de un cambio climático en Galápagos, el conocimiento de las oscilaciones océano-atmosféricas indica que es una posibilidad latente [49]. Un cambio en el actual régimen de la Oscilación Decadal del Pacífico (ODP) podría llevarnos a experimentar condiciones semejantes a las décadas del 80 y 90, en las que los mayores impactos ENOS fueron registrados [47]. En particular, la región oeste de la RMG, área con la mayor componente endémica y de importantes sitios extractivos, es vulnerable a desplazamientos verticales y meridionales de la SCE. Contando con pocos datos sobre los cambios fuertes experimentados en los eventos ENOS 82, 97, se requiere puntos referenciales de los efectos de la variabilidad estacional sobre las comunidades bióticas. Este conocimiento de la posibilidad de comparar cambios interanuales, determinar umbrales de afectación e identificar bio-indicadores climáticos y su relación con otros factores de presión ambiental y antropogénica

para orientar futuras investigaciones hacia satisfacer necesidades ecológicas y humanas en conjunto.

5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

- i. La temperatura del mar imprime un claro gradiente meridional en el área de estudio, semejante al observado a mayor escala en todo el archipiélago y producto del encuentro de dos masas de agua. La incidencia de la Sub-Corriente Ecuatorial (SCE) tiene la capacidad de modificar esta gradiente, invirtiendo las magnitudes de los extremos norte y sur, sin embargo existe poco consenso e información sobre su variabilidad espacio-temporal en el archipiélago.
- ii. Se observa que en condiciones cercanas a neutrales, el gradiente meridional está bien definido de junio a diciembre. Las condiciones termales se homogenizan de enero a mayo, propagándose desde el norte. Análogamente, la mayor similitud entre las composiciones bióticas de los sitios de análisis se dio en abril.
- iii. Los resultados sugieren que pocos organismos describen una gradualidad espacial, semejante a la termal, en sus abundancias. La diferenciación bio-geográfica es la más definida e involucra otros parámetros ambientales. La principal diferencia significativa entre los sitios extremo norte y sur se dio en la composición de peces demersales.
- iv. Es posible describir la respuesta biótica a dos límites termales: uno vertical correspondiente al gradiente meridional; y uno horizontal, determinado por la termoclina:

- Por su ubicación más expuesta en el límite norte, Punta Vicente Roca mostró variabilidad significativa en la composición de peces entre octubre y abril, pero no entre profundidades. Las diferencias en abundancia de macro-invertebrados fueron especie-específicas.
 - Una termoclina (isoterma 20°C) con profundidad menor a 20 metros en los sitios del Canal Bolívar y menor a 10 metros en Punta Moreno, se mantiene durante la mayor parte del año. Estos sitios exhibieron diferencias significativas entre profundidades en todos los tipos de organismos.
- v. La distribución de los invertebrados está limitada en cierta medida por las temperaturas mínimas y promedio de cada sitio, registradas de 1 a 2 meses antes de la observación. La distribución de peces tiene además relación con la tasa de cambio de temperatura registrado en este periodo. Los organismos sésiles presentaron relaciones poco significativas, sugiriendo su adaptación al rango de variabilidad observado en el análisis.
- vi. Los patrones temporales más claros fueron: a) un aumento de abundancia en abril 2005 y otras fechas cálidas; b) aumento de abundancia sólo en abril 2005 y c) abundancia significativa sólo en octubre 2004 y otras fechas frías.
- vii. Existen diferencias en comportamientos entre los sitios del Canal Bolívar y los exteriores. Estas se definen de igual forma en la bio-geografía, posibles causas son la productividad de la zona derivada de aspectos topográficos y de circulación.

- viii. Existen diferencias significativas entre la composición de invertebrados de Playa Negra y el resto de sitios, posiblemente debido a que todos los puntos de monitoreo caen dentro de zonas de protección o turismo.
- ix. Los resultados observados son tentativamente replicables en fechas posteriores pero sensibles a diferencias inter-anales. Pulsos termales dentro el ciclo estacional pueden estimular la productividad y abundancias, mientras que la interrupción del rango de variabilidad estacional normal causa fallos en el patrón.

Se recomienda:

- i. El mantenimiento de series históricas de temperatura en diferentes sitios del archipiélago y estudios comparativos de regímenes de variabilidad y parámetros biológicos en las bio-regiones del archipiélago y sub-zonas de manejo para la evaluación y predicción de comportamientos futuros.
- ii. Investigación sobre la circulación de la SCE y el rol de la topografía y fuentes hidrotermales en el mantenimiento de la alta productividad en el Canal Bolívar y sitios aledaños.
- iii. Investigación de los organismos que mostraron relaciones replicables con la variabilidad climática, en particular aquellos que por su metabolismo o historia de vida son reconocidos como indicadores en otros estudios.

6. ANEXOS

A. Resultados del análisis SIMPER:

Especies características de los sitios P.V.R. y P.Mo. Se muestran valores porcentuales de contribución promedio (CP) y contribución acumulada (CA).

Punta Vicente Roca				Punta Moreno			
	Sim.	% CP	% CA		Sim.	% CP	% CA
Grupos Funcionales							
Organismos Sésiles	51,42				49,61		
Filtrador	8,71	16,94	16,94	Arena	11,66	23,49	23,49
Alga crustosa	7,25	14,10	31,04	Alga crustosa	8,00	16,13	39,62
Alga foliosa con corteza	7,19	13,99	45,02	Alga foliosa con corteza	7,34	14,79	54,42
Micro carnívoro	5,28	10,27	55,29	Alga foliosa	5,04	10,15	64,57
Micro omnívoro	5,09	9,89	65,18	Alga filamentosa	4,45	8,97	73,54
Alga filamentosa	4,98	9,69	74,87	Micro omnívoro	4,32	8,71	82,25
Peces Demersales	49,36				49,67		
<i>Paranthias colonus</i>	9,94	20,13	20,13	<i>Halichoeres dispilus</i>	15,84	31,88	31,88
<i>Stegases leucorus beebei</i>	9,94	20,13	40,26	<i>Stegases leucorus beebei</i>	11,39	22,92	54,80
<i>Halichoeres dispilus</i>	9,86	19,97	60,23	<i>Paranthias colonus</i>	5,53	11,13	65,94
<i>Labrisomus dentriticus</i>	3,56	7,22	67,45	<i>Labrisomus dentriticus</i>	2,30	4,62	70,56
<i>Bodianus diplotaenia</i>	2,83	5,74	73,19	<i>Girella freminvillei</i>	2,22	4,47	75,03
Macro-invertebrados	45,77				52,87		
<i>Eucidaris galapagensis</i>	30,88	67,47	67,47	<i>Eucidaris galapagensis</i>	38,36	72,56	72,56
<i>Centrostephanus coronatus</i>	6,66	14,55	82,02	<i>Nidorellia armata</i>	7,04	13,31	85,87
<i>Hexaplex princeps</i>	3,70	8,09	90,12	<i>Hexaplex princeps</i>	1,73	0,63	89,15

Especies discriminantes entre fechas de P.V.R. y P.Mo. Dis.: disimilitud promedio, %CP: contribución porcentual y %CA: contribución acumulada.

	Octubre 2004	Abril 2005			
	Ab. Relativa	Ab. Relativa	Dis.	%CP	%CA
Grupos Funcionales Sésiles			51,76		
Arena	1,51	2,08	10,05	19,41	19,41
Alga foliosa	0,94	0,98	5,79	11,19	30,60
Alga crustosa	1,23	1,09	4,96	9,59	40,19
Alga calcárea articulada	0,54	0,80	4,00	7,74	47,93
Alga filamentosa	0,78	0,76	3,48	6,72	54,65
Roca	0,24	0,58	3,23	6,24	60,89
Macro alga con corteza	0,30	0,50	3,15	6,09	66,99
Macro - invertebrados			53,80		
<i>Eucidaris galapaguensis</i>	1,17	1,52	17,01	31,62	31,62
<i>Centrostephanus coronatus</i>	0,13	0,55	9,49	17,64	49,26
<i>Lythechinus tuberculatus</i>	0,24	0,15	5,03	9,35	58,62
<i>Nidorellia armata</i>	0,19	0,27	4,34	8,07	66,69
<i>Hexaplex princeps</i>	0,11	0,18	3,02	5,61	72,30
<i>Echinoderma vanbrunti</i>	0,17	0,00	2,74	5,09	77,39
Peces Demersales			55,43		
<i>Xenocys jessiae</i>	0,00	0,95	6,85	12,36	12,36
<i>Paranthias colonus</i>	0,43	0,77	6,70	12,09	24,45
<i>Halichoeres dispilus</i>	0,56	0,90	5,67	10,22	34,67
<i>Anisotremus scapularis</i>	0,17	0,15	2,90	5,23	39,90
<i>Apogon atradorsatus</i>	0,19	0,10	2,66	4,80	44,70
<i>Stegastes leucorus bebeeii</i>	0,51	0,55	2,65	4,79	49,49
<i>Girella freminvillei</i>	0,13	0,14	2,46	4,43	53,92
<i>Prionurus laticlavus</i>	0,13	0,13	2,10	3,79	57,71
<i>Thalassoma lucasanum</i>	0,08	0,15	2,06	3,71	61,42
<i>Plagiotremus azaleus</i>	0,12	0,19	1,97	3,56	64,98
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	0,09	0,15	1,48	2,68	67,66
<i>Labriiformis dentriticus</i>	0,17	0,19	1,48	2,67	70,33
<i>Bodianus diplotaenia</i>	0,09	0,16	1,39	2,51	72,83
<i>Orthopristis forbesi</i>	0,08	0,04	1,14	2,06	74,90
<i>Scarus ghobban</i>	0,03	0,07	0,97	1,75	76,65
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	0,01	0,06	0,95	1,72	78,37

Especies discriminantes entre profundidades en P.V.R. y P.Mo. a cada profundidad. Dis.: disimilitud promedio, %CP: contribución porcentual y %CA: contribución acumulada.

	6 metros	15 metros			
	Ab. Relativa	Ab. Relativa	Dis.	%CP	%CA
Grupos Funcionales Sésiles			53,21		
Arena	1,14	2,47	10,82	20,34	20,34
Alga foliosa	1,42	0,51	6,46	12,14	32,47
Alga crustosa	1,16	1,15	4,90	9,22	41,69
Alga calcárea articulada	0,78	0,57	3,97	7,45	49,14
Alga filamentosa	1,01	0,53	3,76	7,07	56,21
Roca	0,54	0,29	3,19	6,00	62,22
Macro alga con corteza	0,32	0,48	3,13	5,88	68,10
Macro - invertebrados			55,67		
<i>Eucidaris galapaguensis</i>	1,04	1,64	18,07	32,46	32,46
<i>Centrostephanus coronatus</i>	0,54	0,13	9,28	16,68	49,14
<i>Lythechinus semituberculatus</i>	0,36	0,04	5,53	9,93	59,07
<i>Nidorellia armata</i>	0,16	0,29	4,64	8,34	67,41
<i>Echinoderma vanbrunti</i>	0,17	0,01	2,99	5,36	72,77
<i>Hexaplex princeps</i>	0,15	0,13	2,90	5,21	77,99
<i>Linckya columbiae</i>	0,00	0,10	1,77	3,18	81,16
<i>Pharia unifascialis</i>	0,06	0,06	1,57	2,82	83,99
Peces Demersales			56,18		
<i>Paranthias colonus</i>	0,51	0,69	6,35	11,31	11,31
<i>Xenocys jessiae</i>	0,22	0,73	6,19	11,01	22,32
<i>Halichoeres dispilus</i>	0,62	0,84	5,29	9,42	31,74
<i>Anisotremus scapularis</i>	0,30	0,02	3,71	6,60	38,34
<i>Apogon atradorsatus</i>	0,11	0,19	2,82	5,02	43,36
<i>Stegastes leucorus bebeeii</i>	0,59	0,47	2,73	4,86	48,21
<i>Girella freminvillei</i>	0,20	0,07	2,64	4,69	52,91
<i>Prionurus laticlavus</i>	0,21	0,04	2,58	4,59	57,50
<i>Thalassoma lucasanum</i>	0,19	0,05	2,23	3,97	61,46
<i>Plagiotremus azaleus</i>	0,16	0,14	1,87	3,32	64,79
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	0,14	0,10	1,49	2,66	67,44
<i>Labriformis dentriticus</i>	0,17	0,19	1,47	2,61	70,05
<i>Bodianus diplotaenia</i>	0,14	0,12	1,37	2,44	72,49

Especies discriminantes entre P.I.N. y otros sitios del Canal Bolívar. Dis.: disimilitud promedio, %CP: contribución porcentual y %CA: contribución acumulada.

	3 sitios	Playa Negra			
	Ab. Relativa	Ab. Relativa	Dis.	%CP	%CA
Grupos Funcionales Sésiles			29,42		
<i>Alga foliosa</i>	2,58	1,91	8,23	27,97	27,97
<i>Filtrador</i>	0,68	1,23	3,37	11,44	39,41
<i>Micro alga</i>	0,71	0,31	2,99	10,17	49,58
<i>Alga crustosa</i>	1,12	0,89	2,32	7,89	57,47
<i>Alga filamentosa</i>	0,89	0,64	2,12	7,21	64,68
Macro-invertebrados			43,29		
<i>Eucidaris galapaguensis</i>	1,91	1,37	7,39	17,08	17,08
<i>Centrostepahnnus coronatus</i>	0,42	0,81	6,81	15,74	32,82
<i>Echinometra vanbrunti</i>	0,12	0,56	5,95	13,75	46,57
<i>Lytechinus semituberculatus</i>	0,30	0,28	4,04	9,34	55,90
<i>Rynchocinetes typus</i>	0,18	0,16	2,86	6,61	62,52
<i>Nidorellia armata</i>	0,30	0,31	2,38	5,49	68,01
<i>Pentacaster cumingi</i>	0,17	0,29	2,37	5,48	73,49
Peces Demersales			32,81		
<i>Anisotremus scapularis</i>	0,26	0,49	1,88	5,72	5,72
<i>Girella freminvillei</i>	0,24	0,10	1,40	4,26	9,98
<i>Apogon atradorsatus</i>	0,26	0,18	1,36	4,13	14,11
<i>Abudefduf troschelii</i>	0,23	0,10	1,25	3,82	17,94
<i>Serranus psitacinus</i>	0,12	0,23	1,09	3,33	21,27
<i>Thalassoma lucasanum</i>	0,27	0,29	1,04	3,17	24,44
<i>Paralabrax albomaculatus</i>	0,05	0,21	1,01	3,07	27,50
<i>Chromis atrilobata</i>	0,16	0,06	0,98	2,99	30,50
<i>Prionurus laticlavus</i>	0,19	0,12	0,98	2,99	33,49
<i>Lepidonectes corallicola</i>	0,19	0,13	0,94	2,87	36,35
<i>Halichoeres nicholsi</i>	0,10	0,24	0,94	2,86	39,22
<i>Scarus ghoban</i>	0,18	0,14	0,93	2,83	42,05
<i>Paranthias colonus</i>	0,89	0,87	0,91	2,78	44,83
<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	0,04	0,16	0,88	2,67	47,50
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	0,15	0,18	0,83	2,52	50,02
<i>Orthopristis forbesi</i>	0,11	0,05	0,79	2,42	52,44

Especies discriminantes entre profundidades en los sitios del Canal Bolívar. Dis.: disimilitud promedio; %CP: contribución porcentual; %CA: contribución acumulada.

	6 metros	15 metros			
	Ab. Relativa	Ab. Relativa	Dis.	%CP	%CA
Grupos Funcionales Sésiles			27,37		
<i>Lithothamnium spp</i>	4,32	6,01	6,65	24,28	24,28
<i>Alga foliosa</i>	3,31	1,52	6,61	24,14	48,42
<i>Micro alga</i>	0,65	0,56	2,02	7,37	55,79
<i>Macro alga con corteza</i>	0,02	0,55	1,85	6,74	62,53
<i>Alga crustosa</i>	0,84	1,30	1,74	6,35	68,88
<i>Alga calcárea articulada</i>	0,62	0,84	1,43	5,22	74,10
<i>Alga filamentosa</i>	0,77	0,89	1,39	5,09	79,19
Macro-invertebrados			44,58		
<i>Centrostephanus coronatus</i>	0,76	0,28	6,72	15,08	15,08
<i>Lytechinus semituberculatus</i>	0,59	0,01	6,55	14,70	29,78
<i>Eucidaris galapagensis</i>	1,97	1,58	6,46	14,48	44,26
<i>Echinometra vanbrunti</i>	0,45	0,00	4,79	10,75	55,00
<i>Nidorellia armata</i>	0,15	0,46	3,74	8,40	63,40
<i>Rynchocinetes. typus</i>	0,16	0,20	3,05	6,85	70,25
<i>Pentacaster cumingi</i>	0,09	0,31	2,95	6,62	76,87
<i>Linckya columbiae</i>	0,00	0,14	1,66	3,72	80,59
Peces Demersales			47,31		
<i>Paranthias colonus</i>	0,67	0,93	7,61	16,08	16,08
<i>Halichoeres dispilus</i>	0,40	0,55	3,86	8,17	24,24
<i>Stegastes leucurus bebeeii</i>	0,67	0,47	3,59	7,59	31,83
<i>Anisotremus scapularis</i>	0,16	0,22	3,34	7,05	38,88
<i>Thalassoma. lucasanum</i>	0,15	0,05	1,99	4,20	43,08
<i>Girella freminvillei</i>	0,10	0,08	1,86	3,94	47,02
<i>Plagiotremus azaleus</i>	0,21	0,15	1,85	3,91	50,93
<i>Apogon atradorsatus</i>	0,08	0,12	1,80	3,80	54,74
<i>Labrisomus dentriticus</i>	0,19	0,17	1,55	3,27	58,01
<i>Abudefduf troscheiii</i>	0,12	0,01	1,51	3,20	61,20
<i>Blodianus diplotaenia</i>	0,16	0,18	1,15	2,44	63,64
<i>Prionurus laticlavus</i>	0,08	0,03	1,12	2,36	66,00
<i>Ophioblennius steindacneri</i>	0,07	0,02	0,93	1,97	67,98
<i>Myctoperax olfax</i>	0,08	0,10	0,93	1,97	69,95

Especies discriminantes entre fechas en los sitios del Canal Bolívar. Dis.: disimilitud promedio; %CP: contribución porcentual; %CA: contribución acumulada.

	Octubre	Abril			
	Ab. Relativa	Ab. Relativa	Dis.	%CP	%CA
			24,73		
Lithothamnium spp	5,81	4,53	6,06	24,52	24,52
Alga foliosa	2,13	2,70	4,95	20,03	44,56
Micro alga	0,50	0,71	2,05	8,27	52,83
Alga filamentosa	0,59	1,07	1,78	7,20	60,03
Alga crustosa	1,10	1,03	1,49	6,02	66,04
Alga calcárea articulada	0,83	0,63	1,46	5,90	71,95
Filtrador	0,78	0,85	1,42	5,76	77,70
			39,85		
<i>Centrostephanus coronatus</i>	0,28	0,76	7,02	17,63	17,63
<i>Eucidaris galapagensis</i>	1,75	1,80	5,74	14,40	32,02
<i>Lythechinus semituberculatus</i>	0,18	0,42	4,70	11,80	43,83
<i>Echinometra vanbrunti</i>	0,45	0,00	4,29	10,77	54,59
<i>Rhynchocinetes typus</i>	0,03	0,33	3,60	9,02	63,62
<i>Nidorellia armata</i>	0,27	0,33	2,69	6,76	70,38
<i>Pentacaster cumingi</i>	0,24	0,16	2,33	5,84	76,21
<i>Isostichopus fuscus</i>	0,12	0,20	1,48	3,71	79,92
			47,51		
<i>Paranthias colonus</i>	0,63	0,98	8,11	17,06	17,06
<i>Halichoeres dispilus</i>	0,40	0,55	3,87	8,13	25,20
<i>Anisotremus scapularis</i>	0,19	0,18	3,39	7,14	32,34
<i>Stegastes leucurus bebeeii</i>	0,55	0,59	3,18	6,68	39,02
<i>Thalassoma lucasanum</i>	0,06	0,16	2,07	4,35	43,38
<i>Girella freminvillei</i>	0,06	0,11	1,89	3,97	47,35
<i>Plagiotremus azaleus</i>	0,14	0,22	1,88	3,96	51,30
<i>Apogon atradorsatus</i>	0,07	0,13	1,79	3,76	55,06
<i>Labrisomus dentriticus</i>	0,17	0,19	1,54	3,25	58,31
<i>Abudefduf. troschelii</i>	0,04	0,09	1,37	2,88	61,19
<i>Bodianus diplotaenia</i>	0,13	0,21	1,30	2,74	63,92
<i>Prionurus laticlavus</i>	0,05	0,05	1,06	2,22	66,15
<i>Lepidonectes corallicola</i>	0,02	0,07	1,01	2,14	68,28
<i>Scarus ghoban</i>	0,01	0,08	0,96	2,01	70,29

B. Variables abióticas:

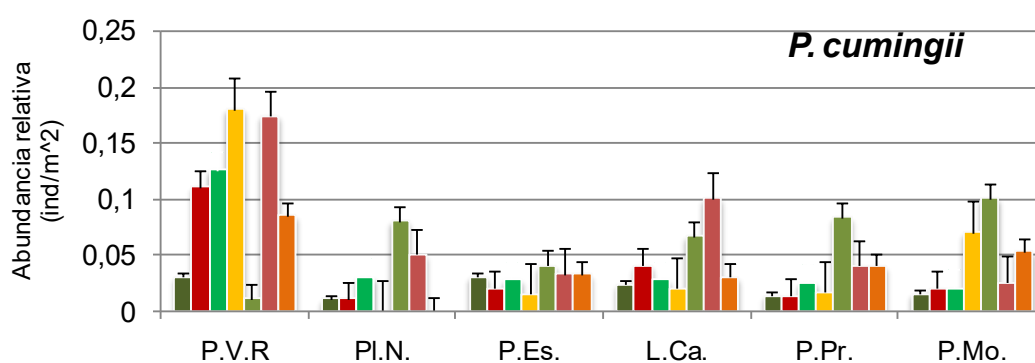
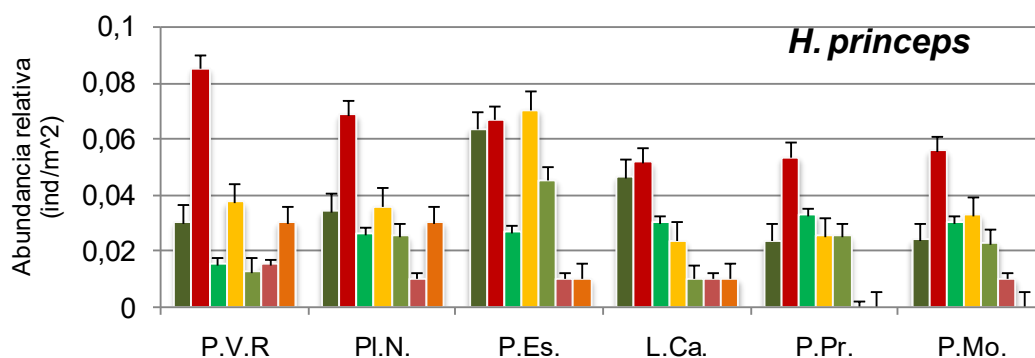
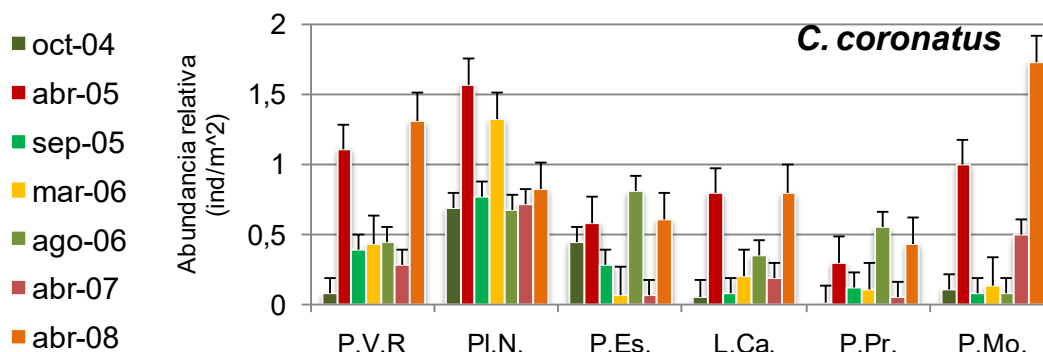
Profundidad= 10 metros.

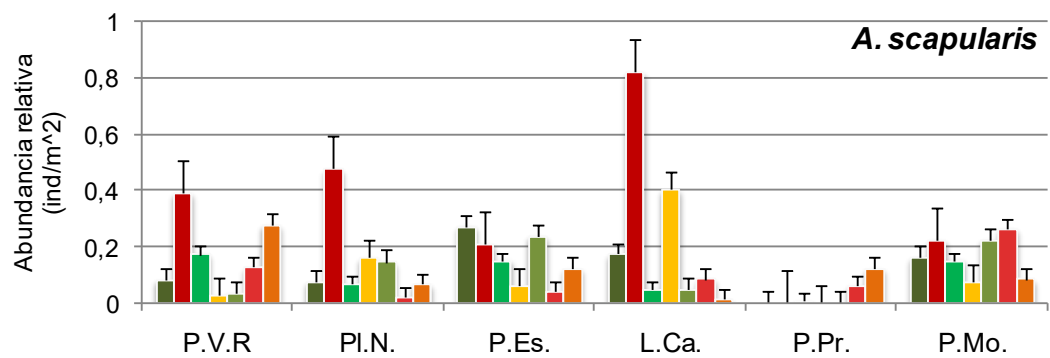
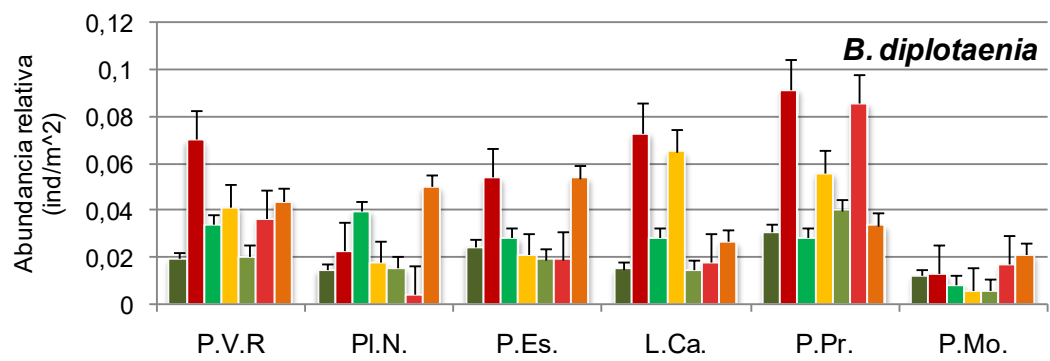
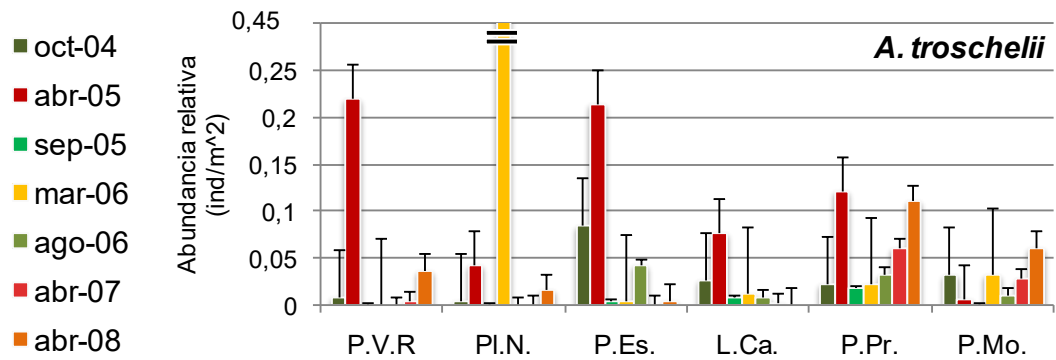
Sitio	Fecha	Tav30	Tmin30	Tmax30	Rad30	Tav60	Tmin60	Tmax60	Rad60	Tav90	Tmin90	Tmax90	Rad90
P.V.R.	octubre	21.89	19.71	22.76	0.14	19.91	18.24	22.42	0.08	19.78	18.72	21.38	0.06
PI.N.	octubre	20.64	19.65	21.53	0.15	19.27	17.65	20.93	0.06	19.27	18.38	20.50	0.06
P.Es.	octubre	20.22	19.42	21.14	0.13	18.93	17.52	20.45	0.07	18.90	18.12	20.11	0.05
L.Ca.	octubre	19.92	19.00	20.55	0.11	18.66	17.39	20.28	0.07	18.64	17.95	19.86	0.06
P.Pr.	octubre	19.54	18.94	19.96	0.07	18.32	16.94	19.91	0.07	18.31	17.61	19.59	0.06
P.Mo.	octubre	18.12	17.65	18.68	0.07	17.18	16.20	18.26	0.05	17.15	16.57	18.09	0.04
P.V.R.	abril	20.09	18.05	23.11	0.23	20.36	19.55	21.62	0.09	20.62	20.37	20.99	0.06
L.Ca.	abril	20.62	18.82	23.37	0.23	20.35	19.86	21.34	0.07	20.51	20.06	21.26	0.07
P.Pr.	abril	20.27	18.36	22.98	0.23	20.12	19.72	20.92	0.06	20.30	19.87	21.01	0.07

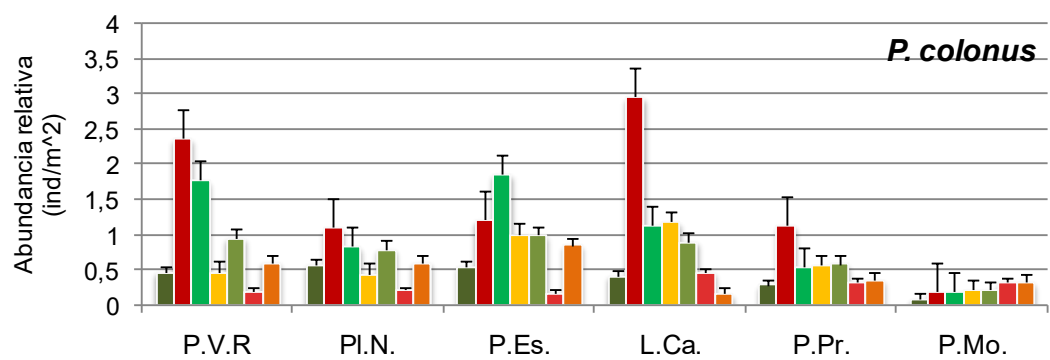
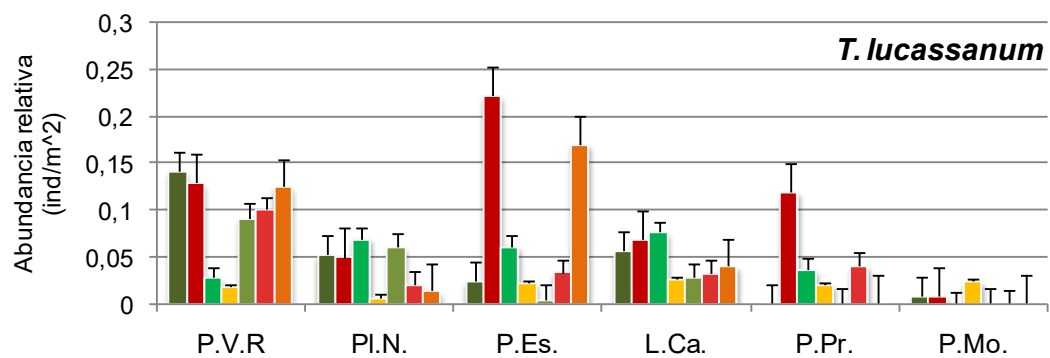
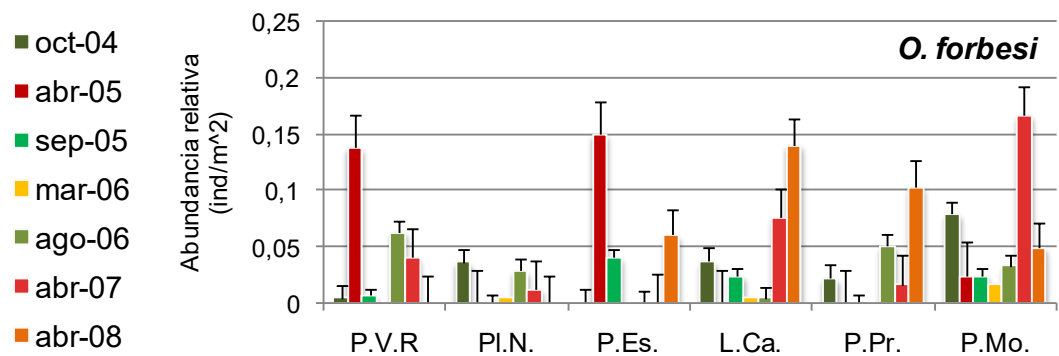
Profundidad=20 metros.

Sitio	Fecha	Tav30	Tmin30	Tmax30	Rad30	Tav60	Tmin60	Tmax60	Rad60	Tav90	Tmin90	Tmax90	Rad90
PI.N.	octubre	18.90	18.06	19.82	0.13	17.95	16.50	19.05	0.05	17.95	17.12	18.81	0.04
P.Es.	octubre	18.66	17.70	19.65	0.13	17.83	16.73	18.90	0.06	17.81	17.15	18.56	0.03
L.Ca.	octubre	18.35	17.85	18.94	0.08	17.50	16.54	18.57	0.04	17.50	16.93	18.34	0.04
P.Pr.	octubre	17.98	17.56	18.43	0.07	17.15	16.14	18.21	0.04	17.16	16.58	18.02	0.04
P.Mo.	octubre	16.83	16.49	17.22	0.08	16.27	15.65	16.91	0.04	16.26	15.90	16.77	0.02
P.V.R.	abril	19.24	16.78	22.68	0.25	18.91	18.41	20.62	0.18	19.20	18.61	19.90	0.07
L.Ca.	abril	18.99	16.51	22.58	0.25	18.24	17.36	20.42	0.12	18.54	17.84	19.49	0.10
P.Pr.	abril	19.08	16.46	22.71	0.26	18.31	17.43	20.55	0.13	18.61	17.93	19.56	0.10
P.Mo.	abril	18.88	16.25	22.77	0.28	18.13	17.28	20.43	0.13	18.31	17.64	19.47	0.09

C. Abundancia relativa de especies:







BIBLIOGRAFÍA

1. Chavez, F. and R.C. Brusca, *The Galapagos Islands and their relation to oceanographic processes in the Tropical Pacific*, in *Galápagos Marine Invertebrates*, M.J. James, Editor. 1991, Plenum Press: New York.
2. Edgar, G., et al., *Regional biogeography of shallow reef fish and macro-invertebrate communities in the Galapagos archipelago*. Journal of Biogeography, 2004: p. 1–18.
3. Harris, M.P., *Breeding seasons of seabirds in the Galápagos islands*. Journal of Zoology of London, 1969. **159**: p. 145-165.
4. Podestá, G.P. and P.W. Glynn, *The 1997-98 El Niño Event in Panamá and Galápagos: an update of thermal stress indices relatives to coral bleaching*. Bulletin of Marine Science, 2001. **69**(1): p. 43-59.
5. Barber, R. and F. Chavez, *Biological consequences of El Niño*. Science, 1983. **222**(4629): p. 1203-1210.
6. Boersma, P.D., *Population Trends of the Galapagos Penguin: Impacts of El Nino and La Nina*. The Condor, 1998. **100**(2): p. 245-253.
7. FCD, *Submarine Ecological Database*. 2009, Fundación Charles Darwin.
8. Feldman, G., *Satellites, seabirds and seals.*, in *El Niño in the Galápagos Islands: the 1982-1983 event*, G. Robinson and E.d. Pino, Editors. 1985, Charles Darwin Foundation: Quito - Ecuador.
9. Palacios, D.M., *Factors influencing the island-mass effect of the Galápagos Archipelago*. Geophysical Reseach Letters, 2002. **29**(23): p. 49-53.

10. Geist, D.J., A.R. McBirney, and R.A. Duncan, *Geology of Santa Fe Island: the oldest Galápagos Volcano*. Journal of Volcanology and Geothermal Research, 1985. **26**: p. 203-121.
11. Geist, D., T. Naumann, and P. Larson, *Evolution of Galápagos Magmas: Mantle and Crustal Fractionation without Assimilation*. Journal of Petrology, 1998. **39**(5): p. 953-971.
12. Philander, S., et al., *Why the ITCZ is mostly north of the equator?* Journal of Climate, 1996.
13. Sweet, W.V., et al., *Water Mass Seasonal Variability in the Galápagos Archipelago*. Deep-Sea Research I, 2007. **54**: p. 2023-2035.
14. Pörtner, H.O., *Climate change and temperature - dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals*. Naturwissenschaften, 2001. **88**: p. 137-146.
15. Houvenaghel, G.T., *Oceanographic setting of the Galápagos Islands*, in *Galápagos*, R. Perry, Editor. 1984, Pergamon Press: Oxford. p. 43-54.
16. Johnson, G.C., et al., *Direct measurements of upper ocean currents and water properties across the tropical Pacific during the 1990's*. Progress in Oceanography, 2002. **52**: p. 31-61.
17. Kessler, W., *The circulation of the eastern tropical Pacific: A review*. Progress in Oceanography, 2006. **69**: p. 181-217.
18. Wirtky, K., *Oceanography of the Eastern Equatorial Pacific Ocean*. Oceanography and Marine Biology Annual Review, 1966. **4**: p. 33-68.
19. Wirtky, K., *An estimate of equatorial upwelling in the Pacific*. Journal of Physical Oceanography, 1981. **11**: p. 1205-1215.

20. Steger, J.M., C.A. Collins, and P.C. Chu, *Circulation in the Archipiélago de Colón (Galápagos Islands)*. Deep-Sea Research II, 1998. **45**(6): p. 1093-1114.
21. Houvenaghel, G.T., *Oceanographic conditions in the Galápagos Archipelago and their relationship with life on the islands.*, in *Upwelling ecosystems*, R. Boje and M. Tomczak, Editors. 1978, Springer-Verlag: New York. p. 181-200.
22. Schaeffer, B.A., et al., *Phytoplankton biomass distribution and identification of productive habitats within the Galapagos Marine Reserve by MODIS, a surface acquisition system and in-situ measurements*. Remote Sensing of Environment, 2008. **112**(6): p. 3044-3054.
23. Martin, J.H., *Iron as a limiting factor in oceanic productivity*, in *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea*, P.G. Falkowsky and A.D. Woodhead, Editors. 1992. p. 123-138.
24. Palacios, D., *Oceanographic Conditions Around the Galápagos Archipelago and their Influence on Cetacean Community Structure.*, in *College of Oceanic and Atmospheric Sciences*. 2003, Oregon State University.
25. Palacios, D.M., *Seasonal patterns of sea-surface temperature and ocean color around the Galapagos: regional and local influences*. Deep-Sea Research II, 2004. **51**: p. 43–57.
26. Banks, S., *The use of AVHRR data in determining sea surface temperature zonation and variability across the Galápagos Marine Reserve*, in *Faculty of Science. School of Ocean and Earth Sciences*. 1999, University of Southampton. p. 46.

27. Chelton, D.B., *Report of the High-Resolution Ocean Topography Science Working Group Meeting*. 2001, College of Oceanic and Atmospheric Sciences: Maryland. p. 232.
28. Delcourt, H.R. and P.A. Delcourt, *Quaternary landscape ecology: Relevant scales in space and time*. Landscape Ecology, 1988. **2**(1): p. 23-44.
29. Miller, A.J. and N. Schneider, *Interdecadal climate regime dynamics in the North Pacific Ocean: theories, observations and ecosystem impacts*. Progress in Oceanography, 2000. **47**: p. 355–379.
30. Ripa, P. and S. Hayes, *Evidence for equatorial trapped waves at the Galapagos Islands*. Journal of Geophysical Research, 1981. **86**(C7): p. 6509-6516.
31. McPhaden, M. and B. Taft, *Dynamics of seasonal and intraseasonal variability in the eastern equatorial Pacific*. Journal of Physical Oceanography, 1988.
32. Philander, S., *Equatorial Waves in the Presence of the Equatorial Undercurrent*. Journal of Physical Oceanography, 1978. **9**: p. 254-262.
33. Proehl, J.A., *Equatorial Wave-Mean Flow Interaction: The Long Rossby Waves*. Journal of Physical Oceanography, 1989. **20**: p. 274-293.
34. Chelton, D.B., et al., *Satellite Microwave SST observations of Transequatorial Tropical Instability Waves*. Geophysical Research Letters, 2000. **27**(9): p. 1239-1242.
35. Polito, P.S., et al., *Oceanic and Atmospheric Anomalies of Tropical Instability Waves*. Geophysical Research Letters, 2001. **28**(11): p. 2233-22366.

36. Barber, R.T. and F.P. Chavez, *Regulation of primary productivity rate in the equatorial Pacific*. Limnology and Oceanography, 1991. **36**(8): p. 1803-1815.
37. McPhaden, M., *Evolution of the 2002/03 El Niño*. Bulletin of the American Meteorological Society, 2004. **85**(5): p. 677-695.
38. Wang, C., *Atmospheric Circulation Cells Associated with the El Niño–Southern Oscillation*. Journal of Climate, 2001. **15**: p. 399-419.
39. McPhaden, M.J., *Genesis and Evolution of the 1997-98 El Niño*. Science, 1999. **283**: p. 950-954.
40. Philander, S., *El Niño and La Niña*. Journal of the Atmospheric Sciences, 1985. **42**(23): p. 2652-1662.
41. Philander, S.G., *The Response of Equatorial Oceans to a Relaxation of the Trade Winds*. Journal of Physical Oceanography, 1981. **11**: p. 176 - 189.
42. Philander, S., *El Niño, La Niña and the Southern Oscillation*. 1990, San Diego, California: Academic Press Inc. 293.
43. Barber, R.T. and J.E. Kogelschatz, *Nutrients and productivity during the 1982/83 El Niño*. Elsevier oceanography series, 1990. **52**(3): p. 21-53.
44. Koutavas, A., et al., *El Nino-like pattern in ice age tropical Pacific sea surface temperature*. Science, 2002. **297**(5579): p. 226-230.
45. Riedinger, M.A., et al., *A ~6100 14C yr record of El Niño activity from the Galápagos Islands*. Journal of Paleolimnology, 2002. **27**: p. 1–7.
46. Zhang, Y., J.M. Wallace, and D.S. Battisti, *ENSO-like Interdecadal Variability: 1900-93*. Journal of Climate, 1996. **10**: p. 1004-1019.
47. Mantua, N. and S. Hare, *The Pacific decadal oscillation*. Journal of Oceanography, 2002. **58**: p. 35-44.

48. Trueman, M., *First pass assessment of climate change impacts for terrestrial biodiversity in Galapagos*, in *Galapagos and Climate Change: Final Technical Report from the Charles Darwin Foundation to CI and WWF Galapagos*. 2009, Charles Darwin Foundation. p. 31-64.
49. Trenberth, K.E., et al., *Observations: Surface and Atmospheric Climate Change.*, in *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, S. Solomon, et al., Editors. 2007, Cambridge University Press: Cambridge, United Kingdom - New York, NY, USA.
50. Cai, W. and P.H. Whetton, *A Time-Varying Greenhouse Warming Pattern and the Tropical–Extratropical Circulation Linkage in the Pacific Ocean*. *Journal of Climate*, 2001. **14**: p. 3337-3355.
51. Hutchings, P., et al., *Part II: Species and species groups. Chapter 11: Vulnerability of benthic invertebrates of the Great Barrier Reef to climate change*, in *Climate Change and the Great Barrier Reef: A Vulnerability Assessment*. 2007. p. 309-356.
52. Munday, P.L., et al., *Part II: Species and species groups. Chapter 12: Vulnerability of fishes of the Great Barrier Reef to climate change*, in *Climate Change and the Great Barrier Reef: A Vulnerability Assessment*. 2007. p. 358-391.
53. WWF and CI. *Vulnerability Assessment to Climate Change Workshop*. 2009.
54. Ruttenberg, B.I., *Effects of artisanal fishing on marine communities in the Galápagos Islands*. *Conservation Biology*, 2001. **15**(6): p. 1691-1699.

55. Sonnenholzner, J.I., L.B. Ladah, and K.D. Lafferty, *Cascading effects of fishing on Galapagos rocky reef communities: reanalysis using corrected data*. Marine Ecology Progress, 2009. **375**: p. 209–218.
56. Carlton, J.T. and J.B. Geller, *Ecological Roulette: The global transport of non-indigenous marine organisms*. Science, 1993. **261**: p. 78-82.
57. Clarke, K. and R. Gorley, *PRIMER v6: User manual/tutorial: PRIMER E*. 2006, Plymouth. 192.
58. Danulat, E. and G. Edgar, *Reserva Marina de Galápagos. Línea Base de la Biodiversidad*. 2002, Santa Cruz, Galápagos, Ecuador. 484.
59. Dufrene, M. and P. Legendre, *Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical*. Ecological monographs, 1997.
60. Field, J., K. Clarke, and R. Warwick, *A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns*. Marine Ecology Progress, 1982. **8**: p. 37-52.
61. Addo-Bediako, A., S.L. Chown, and K.J. Gaston, *Thermal tolerance, climatic variability and latitude*. Proceedings of the Royal Society of London Biology, 2000. **267**: p. 739-745.
62. Bustamante, R.H., et al., *Comunidades Submareales Rocosas I: Organismos Sésiles y Mesoinvertebrados*, in *La Reserva Marina de Galápagos. Línea Base de la Biodiversidad*, E. Danulat and G. Edgar, Editors. 2002, Fundación Charles Darwin/ Parque Nacional Galápagos: Santa Cruz, Galápagos, Ecuador. p. 38-67.
63. Edgar, G., et al., *Comunidades Submareales Rocosas II: Peces y Macroinvertebrados Móviles*, in *La Reserva Marina de Galápagos. Línea Base de la Biodiversidad*, E. Danulat and G. Edgar, Editors. 2002, Fundación

- Charles Darwin/ Parque Nacional Galápagos: Santa Cruz, Galápagos, Ecuador. p. 68-97.
64. Stenseth, N., et al., *Ecological Effects of Climate Fluctuations*. Science, 2002. **297**: p. 1292-1296.
 65. Ranta, E., V. Kaitala, and J. Lindström, *Spatially autocorrelated disturbances and patterns in population synchrony*. Proceedings of the Royal Society B: Biological, 1999. **266**: p. 1851-1856.
 66. Lundberg, P., et al., *Population variability in space and time*. Trends in Ecology & Evolution, 2000. **15**(11): p. 460-464.
 67. Planque, B. and J.M. Formentin, Marine Ecology Progress Series, 1996. **134**: p. 101-110.
 68. Robinson, C., *Plankton gross production and respiration in the shallow water hydrothermal systems of Milos, Aegean Sea*. Journal of Plankton Research, 2000. **22**(5): p. 887-906.
 69. Sorokin, Y.I., P.Y. Sorokin, and O.Y. Zakouskina, *Microplankton and its function in a zone of shallow hydrothermal activity: the Craternaya Bay, Kurile Islands*. Journal of Plankton Research, 2003. **25**(5): p. 495-506.
 70. McClanahan, T.R., et al., *Recent seawater temperature histories, status, and predictions for Madagascar's coral reefs*. Marine Ecology Progress Series, 2009. **380**: p. 117-128.
 71. Wellington, G., *The Galápagos coastal marine environments*. 1975, Department of National Parks and Wildlife: Quito.

72. Fujisawa, H., *Differences in temperature dependence of early development of sea urchins with different growing seasons*. Biological Bulletin, 1989. **176**: p. 96–102.
73. Johnson, L.G. and R.C. Babcock, *Temperature and the larval ecology of the crown-of-thorns starfish, Acanthaster planci*. Biological Bulletin, 1994. **187**: p. 304–308.
74. Reitzel, A.M., B.G. Miner, and L.R. McEdward, *Relationships between spawning date and larval development time for benthic marine invertebrates: a modeling approach*. Marine Ecology Progress, 2004. **280**: p. 13-23.
75. Sewell, M.A. and C.M. Young, *Temperature limits to fertilization and early development in the tropical sea urchin Echinometra lucunter*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1999. **236**: p. 291-305.
76. McClanahan, T.R. and N.A. Muthiga, *Ecology of Echinometra*, in *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology*, J.M. Lawrence, Editor. 2001, Elsevier Science. p. 297-316.
77. Andrew, N. and M. Byrne, *The ecology of Centrostephanus rodgersii*, in *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology*, J.M. Lawrence, Editor. 2001, Elsevier Science BV. p. 149-160.
78. Hickman, C., *Guía de campo sobre estrellas de mar y otros equinodermos de Galápagos*. 1998, Lexington, Virginia, USA: Sugar Spring Press. 83.
79. Vinuela, L.R., et al., *Top-down herbivory and bottom-up El Niño effects on Galápagos Rocky-Shore communities*. Ecological Monographs, 2006. **76**(1): p. 111-131.

80. Aguirre, M.L., S. Richiano, and Y.N. Sirch, *Palaeoenvironments and palaeoclimates of the Quaternary molluscan faunas from the coastal area of Bahía Vera-Camarones (Chubut, Patagonia)*. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 2006.
81. Rombough, P., *The effects of temperature on embryonic and larval development*, in *Global Warming: Implications for Freshwater and Marine Fish*, C. Wood and D. McDonald, Editors. 1997, Cambridge University Press: Cambridge. p. 177–223.
82. Hunt von Herbing, I., *Effects of temperature on larval fish swimming performance: the importance of physics to physiology*. Journal of Fish Biology, 2002. **61**: p. 865-876.
83. McCormick, M. and B. Molony, *Influence of water temperature during the larval stage on size, age and body condition of a tropical reef fish at settlement*. Marine Ecology Progress Series, 1995. **118**: p. 59–68.
84. Pörtner, H.O., et al., *Climate induced temperature effects on growth performance, fecundity and recruitment in marine fish: developing a hypothesis for cause and effect relationships in Atlantic cod (Gadus morhua) and common eelpout (Zoarces viviparus)*. Continental Shelf Research, 2001. **Volume 21**(18-19): p. 1975-1997.
85. Meekan, M., J. Ackerman, and G. Wellington, *Demography and age structures of coral reef damselfishes in the tropical eastern Pacific Ocean*. Marine Ecology Progress Series, 2001. **212**: p. 223–232.

86. Ruttenberg, B.I., et al., *Patterns, causes and consequences of regional variation in the ecology and life history of a reef fish*. *Oecologia*, 2005. **145**: p. 394–403.
87. Meekan, M., G. Wellington, and L. Axe, *El Niño- Southern Oscillation events produce checks in the otoliths of coral reef fishes in the Galapagos Archipelago*. *Bulletin of Marine Science*, 1999. **64**: p. 383–390.
88. Danilowicz, B.S., *The role of temperature in spawning of the damselfish *Dascyllus albisella**. *Bulletin of Marine Science*, 1995. **57**: p. 624–636.
89. Hilder, M.L. and N.W. Pankhurst, *Evidence that temperature changes cues reproductive development in the spiny damselfish, *Acanthochromis polyacanthus**. *Environmental Biology of Fishes*, 2003. **66**: p. 187–196.
90. Chiriboga, A.I., *Churos*, in *Reserva Marina de Galápagos: Línea Base de la Biodiversidad*, E. Danulat and G. Edgar, Editors. 2002, Fundación Charles Darwin - Parque Nacional Galápagos. p. 246-257.
91. Rodríguez, A. and M. Valencia T, *Estudio de la Calidad de las Aguas Costeras Insulares en la Provincia de Galápagos 1999*. *Acta Oceanográfica del Pacífico - INOCAR*, 2000. **10**(1): p. 80-96.
92. Jobling, M., *Temperature and growth: Modulation of growth rate via temperature change*, in *Global Warming: Implications for Freshwater and Marine Fish*, C. Wood and D. McDonald, Editors. 1997, Cambridge University Press: Cambridge. p. 225–253.
93. Meekan, M., et al., *What determines the growth of tropical reef fish larvae in the plankton: food or temperature?* *Marine Ecology Progress Series*, 2003. **256**: p. 193–204.