

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA
Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE ENSENADA



PROGRAMA DE POSGRADO EN
CIENCIAS EN ECOLOGÍA MARINA

**“DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DEL GASTERÓPODO
PARÁSITO, *Sabinella shaskyi* Warén (EULIMIDAE) EN EL ERIZO DE
MAR, *Eucidaris galapagensis* (Doderlein) EN LAS ISLAS DEL CENTRO
DEL ARCHIPIÉLAGO DE GALÁPAGOS,
ECUADOR”**

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
MAESTRO EN CIENCIAS

Presenta:

JORGE IGNACIO SONNENHOLZNER VARAS

Ensenada, Baja California. Octubre del 2004.

RESUMEN de la tesis que presenta **JORGE IGNACIO SONNENHOLZNER VARAS**, como requisito parcial para la obtención del grado de **MAESTRO EN CIENCIAS** en **ECOLOGÍA MARINA**. Ensenada, Baja California, México. Octubre del 2004.

“DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DEL GASTERÓPODO PARÁSITO, *Sabinella shaskyi* Warén (EULIMIDAE) EN EL ERIZO DE MAR, *Eucidaris galapagensis* (Doderlein) EN LAS ISLAS DEL CENTRO DEL ARCHIPIÉLAGO DE GALÁPAGOS, ECUADOR”

Resumen aprobado por:

Dra. Lydia B. Ladah
Directora de Tesis

El erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* mantiene una asociación simbiótica (parasitismo) con el gasterópodo, *Sabinella shaskyi* (Eulimidae) en la región centro del archipiélago de Galápagos (Ecuador). Para cuantificar sus efectos, se muestrearon las comunidades del hospedero en veinte sitios con hábitat rocoso y rocoso arenoso en costas protegidas, diez con pesca intensiva (CPI) donde se extraen los depredadores del erizo de mar (e.g., langostas y peces) y diez sin pesca intensiva (SPi) durante los meses de octubre y noviembre del 2003. Mediante buceo autónomo, la densidad y el patrón de distribución de los erizos de mar fueron medidos entre los 2 y 8 metros de profundidad. Con fines comparativos, el sitio de Punta Estrada (Isla Santa Cruz) fue muestreado durante siete meses durante las dos estaciones del año: seca (de octubre a noviembre del 2003) y húmeda (de febrero a abril del 2004) correspondiente al verano e invierno ecuatorial, respectivamente. Se realizaron dos estudios preliminares: (i) distribución batimétrica y (ii) desprendimiento de parásitos (día vs. noche). El modelo conceptual propuesto menciona que por efecto de la pesca intensiva de los depredadores del erizo de mar, la densidad de los erizos aumenta y también el número de parásitos. Se hipotetizó que los sitios CPI presentarían una alta densidad de erizos con elevado grado de afectación por parásitos de modo denso-dependiente y que la UE-Sur (con temperaturas cálidas) concentraría altas densidades de erizos, debido a que la superficie de hábitat rocoso es mayor que en la UE-Norte (con temperaturas frías). No se encontraron diferencias significativas entre sitios CPI versus SPi con respecto a densidad y talla promedio de erizos, ni en concentración de parásitos. La infestación por parásitos varió entre 0% y 86%. El número máximo de parásitos en un mismo huésped fue de 63 (entre parásitos adultos y juveniles) y de siete en una misma espina. Entre el 25% y 42% de las espinas de un huésped (preferentemente espinas nuevas) fueron afectadas. En los sitios SPi, los valores promedio de prevalencia de infección por parásitos fueron significativamente más altos que los encontrados para los sitios CPI, pero no se encontró diferencias significativas en la intensidad media de infección. En los sitios CPI, los valores promedio de prevalencia e intensidad media de infección por cangrejos (depredador de *S. shaskyi*) fueron significativamente más altos que

los encontrados para los sitios SPi. La alta ocurrencia de *S. shaskyi* en sitios SPi, conjuntamente con una alta densidad de depredadores potenciales del parásito (e.g., los cangrejos asociados al erizo) en sitios CPi y altas densidades del erizo de mar, *E. galapagensis* en sitios CPi, sugieren que: (1) existe un efecto positivo de la pesquería de los depredadores del erizo (e.g., langostas y peces) sobre las densidades del erizo de mar (*E. galapagensis*), (2) existe un patrón en la distribución y abundancia de los organismos móviles competitivamente inferiores al erizo de mar (e.g., parásitos y los depredadores del parásito, como son los cangrejos) y (3) existe indirectamente una disminución en la ocurrencia de parásitos tras la remoción de los depredadores del cangrejo (e.g., viejas) de tal manera que las densidades de los cangrejos incrementan y generan control en el número de parásitos. El nuevo modelo conceptual propuesto menciona que la parasitosis de *E. galapagensis* es denso-independiente y el parásito, *S. shaskyi* mantiene interacciones íntra e interespecíficas reguladas por sus depredadores.

Palabras clave: *Eucidaris galapagensis*, *Sabinella shaskyi*, prevalencia de infección, intensidad media de infección, ectoparásito, cangrejos, depredadores, Islas Galápagos, Ecuador.

ABSTRACT of the thesis presented by **JORGE IGNACIO SONNENHOLZNER VARAS** as a partial requirement to obtain the **MASTER OF SCIENCE** degree in **MARINE ECOLOGY**. Ensenada, Baja California, Mexico. October 2004.

**DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF THE PARASITIC GASTROPOD,
Sabinella shaskyi Warén (EULIMIDAE) IN THE SEA URCHIN, *Eucidaris
galapagensis* (Doderlein) IN THE ISLANDS OF THE CENTER OF THE
ARCHIPELAGO OF GALAPAGOS, ECUADOR**

Abstract approved by:

Dra. Lydia B. Ladah
Thesis Director

The sea urchin, *Eucidaris galapagensis* maintains a symbiotic association (parasitism) with the gastropod, *Sabinella shaskyi* (Eulimidae) in the central region of the Galapagos archipelago (Ecuador). In order to quantify their effects, the host communities were sampled in twenty sites with sandy rocky and rocky habitat along protected coasts, ten with intensive fishing (CPi), where urchin predators (e.g., lobsters and fish) are fished and ten without intensive fishing (SPi), during the months of October and November, 2003. Using Scuba diving, the density and the distribution pattern of the sea urchin were measured between 2 and 8 meters depth. The site of Punta Estrada (Santa Cruz Island) was also sampled for seven months during the two seasons of the year: dry (October to November, 2003) and humid (February to April, 2004) corresponding to equatorial summer and winter, respectively. Two preliminary studies were done: (i) bathymetric distribution and (ii) parasite detachment (day vs. night). The conceptual model proposed mentions that because of the intensive fishing of the sea urchin predators, the density of the sea urchin increases and so does the number of parasites. It was hypothesized that the CPi sites would present a high density of sea urchins with a high degree of parasites (denso-dependent) and the UE-South (with warm temperatures) would concentrate high densities of sea urchins because there is a more surface of rocky habitat than in the UE-North (with cold temperatures). There were no significant differences between CPi sites versus SPi with respect to density and urchin sizes, nor in concentration of parasites. The parasite infestation varied between 0% and 86%. The maximum number of parasites in the same host was 63 (between adult and juveniles parasites) and seven in the same spine. Between 25% and 42% of the host spines were affected. In the SPi sites, the average values of prevalence of infection by parasites were significantly higher than CPi sites, but there was not significant difference in the average intensity of infection. In the CPi sites, the average values of prevalence and average intensity of infection by crabs (predator of *S. shaskyi*) were significantly higher than SPi sites. The high occurrence of *S. shaskyi* in SPi sites,

linked with a high densities of potential predators of the parasite (e.g., the crabs associated to the urchin spines) in CPi sites and high density of the sea urchin, *E. galapagensis* in CPi sites, suggest: (1) there is a positive effect of fisheries of the sea urchin predators (e.g., lobsters and fish) on the densities of the sea urchin (*E. galapagensis*), (2) there is a pattern in the distribution and abundance of competitively inferior mobile organisms to the sea urchin (e.g., parasites and the predators of the parasite, crabs) and (3) there indirectly exists a reduction in the occurrence of parasites after the removal of the predators of the crab (e.g., fish) in such a way that the densities of the crabs increase and generate control in the number of parasites. The new proposed conceptual model mentions that the *E. galapagensis* and parasitism are denso-independent and the parasite, *S. shaskyi* maintains inter-specific interactions and is regulated by its predators.

Keywords: *Eucidaris galapagensis*, *Sabinella shaskyi*, prevalence of infection, intensity of infection, ectoparasitic, crabs, predators, Galapagos Islands, Ecuador.

DEDICATORIA

Creo que una hoja de hierba es tan perfecta como la jornada sideral de las estrellas y que una hormiga, un grano de arena y los huevos del abadejo son perfectos también. El sapo es una obra maestra de [Jehová] Dios y las zarzamoras podrían adornar los salones de la gloria. El tendón más pequeño de mis manos, avergüenza a toda maquinaria moderna, una vaca pastando con la cabeza doblada supera en belleza a todas las estatuas y, un ratón es un milagro de vida suficiente para convertir a seis mil trillones de infieles”.

Walt Whitman,
Poeta E.U.A.

A mis adorados Padres,
a mis hermanos queridos
y a mi mejor amigo.

AGRADECIMIENTOS

Expreso mi más profundo agradecimiento a mis Padres, de quienes me siento muy orgulloso, Dr. Jorge Ignacio Sonnenholzner Villegas y Gladys Beatriz Varas Murillo, por haber sabido encausar mi vida por la senda del bien y superación invirtiendo el tiempo necesario para mi formación espiritual y esfuerzo para mi educación. Muchas gracias por toda su confianza y apoyo que me supieron dar durante la realización de este trabajo. A mis tres hermanos, Rommy Erika Elizabeth, Carlos Alberto y Andrés Hernán, les agradezco por el amor sublime siempre brindado. A mi mejor amigo, Sergio Gómez Pelayo “cheKo” por haberme apoyado en todo momento con su valioso tiempo ya que fueron interminables las horas de trabajo de laboratorio y en los buceos en las Islas Galápagos.

De manera especial agradezco a las siguientes instituciones y personas por el apoyo brindado:

- A la Organización de Estados Americanos a través de su agencia ejecutora, Programas Académicos y Profesionales para Las Américas (OEA–LASPAU) por la beca otorgada para realizar estudios de maestría (2002–2004) y a mis coordinadores, los señores Andy Elrick y Michael Lisman.

- Al Centro de Investigaciones Científicas y de Educación Superior de Ensenada (CICESE) en persona de mi directora de tesis, Dra. Lydia Betty Ladah, quién con su visión integral en las interacciones físicas y en los patrones y procesos ecológicos que ocurren en el mar, se pueden ver reflejados en este trabajo de investigación. Mil gracias por su ayuda constante y enseñanza. Agradezco a los miembros del comité de tesis conformado por el Dr. Oscar Sosa (CICESE), Dr. Fernando Bückle (CICESE) y el Dr. Kevin Lafferty (Universidad de Santa Bárbara, California, E.U.A.) por sus revisiones y valiosos comentarios al estudio.
- Al proyecto AMELIS CONACYT (J37689 / Dra. Lydia B. Ladah) por la compra de los boletos aéreos (ida y vuelta) desde México a Ecuador, con el propósito de realizar el trabajo de campo en las Islas Galápagos por ocho meses.
- Al Servicio del Parque Nacional Galápagos (SPNG) en persona del Director técnico, M.Sc. Washington Tapia, al brindarme todas las facilidades logísticas y de movilización al interior del Parque Nacional Galápagos y de la Reserva Marina de Galápagos, para realizar el trabajo de campo y de laboratorio. Agradezco a todo el personal del SPNG por su valiosa ayuda durante el tiempo que permanecí como voluntario en el Parque Nacional Galápagos, pero en especial a Jenny Ávila, Susana Ávila, Cristián Cáceres (buzo), Jenny Constante, Leonardo Figueroa, René Freire, Wilson Fuertes (buzo), Gonzalo Jarrín (buzo), Miguel Jiménez, Schubert Lombeida, Francisco Martínez, Segundo Mina, Edgar Muñoz, Fernando Ortiz, Jules Paredes (buzo), Mario Piu, Patricia Puebla, Miriam Ramos, Carlos Ramos, Gina Revelo, Harry Reyes (buzo), Jorge Velasco, Juan Velásquez y Jorge Villamar.
- A la Fundación Charles Darwin (FCD) en persona del Jefe del Área de Biología Marina, Ph.D. Eva Danulat, por facilitarme el uso de tanques de buceo. Agradezco de modo

especial a las siguientes personas que laboran como investigadores y técnicos: al biólogo Luis Molina, por su excelente trabajo en la toma de fotografías de los parásitos y apoyo en los buceos, a la bióloga Alizon Llerena, al Médico Veterinario Gustavo Jiménez y Mayela Rueda, por el apoyo con materiales y reactivos de laboratorio, al Dr. Lazaro Roque y a la bióloga Germania Estévez por facilitarme el uso del laboratorio y equipos para tomar fotografías. A Roberto Pépolas y Julio Delgado por el apoyo técnico en los tanques de buceo y buceos.

- A la división de Oceanología Biológica por la beca administrada por DEP #7894 (dos meses) para la Elaboración de Artículos Maestría. Particularmente, al Dr. Juan Carlos Herguera y a la Dra. Lydia B. Ladah.
- A quienes tuve la fortuna de conocer y me demostraron su amistad en el CICESE, a Karina Ramírez y a Flor Colombo.
- Muchas gracias a la familia Gómez Pelayo, en persona de la señora Consuelo Pelayo (mamá de cheKo) y la familia Novelo Gómez, en persona de Sergio, Lupita y el “chico gorrón” (= Ivancito).

CONTENIDO

	Página
I. INTRODUCCIÓN.....	1
<i>I.1. El parasitismo en las comunidades marinas.....</i>	<i>1</i>
<i>I.2. Problemática en la Reserva Marina de Galápagos (R.M.G.).....</i>	<i>2</i>
<i>I.3. Hipótesis de trabajo y modelo conceptual.....</i>	<i>3</i>
<i>I.4. Objetivos.....</i>	<i>9</i>
I.4.1. Objetivo general.....	9
I.4.2. Objetivos particulares.....	9
I.4.2.2. <i>Eucidaris galapagensis</i> (Huésped).....	9
I.4.2.3. <i>Sabinella shaskyi</i> (Parásito)	
 II. MATERIALES Y MÉTODOS.....	 11
<i>II.1. Área de estudio.....</i>	<i>11</i>
II.1.1 Selección de los sitios de estudio.....	12
<i>II.2. Estudios preliminares (Fase 1).....</i>	<i>18</i>
II.2.1. Distribución batimétrica.....	18
II.2.2. Desprendimiento de los parásitos (día vs. noche).....	18
<i>II.3. Estudios en detalle (Fases 2 y 3).....</i>	<i>19</i>
II.3.1. <i>Eucidaris galapagensis</i> (Huésped).....	19
II.3.1.1. Densidad poblacional.....	19
II.3.1.2. Dispersión poblacional.....	20
II.3.1.3. Estructura de tallas.....	20
II.3.1.4. Tamaño de la mandíbula (Linterna de Aristóteles).....	21
II.3.1.5. Restos de exoesqueletos de erizos (evidencia de depredación).....	21
II.3.2. <i>Sabinella shaskyi</i> (Parásito).....	21
II.3.2.1. Extracción de parásitos y organismos epibiontes	21
II.3.2.2. Coeficiente de dispersión.....	22
II.3.2.3. Estructura de tallas.....	22
II.3.2.4. Localización y posición de los parásitos.....	23
II.3.2.5. Afectación de las espinas (Daño subletal).....	24
II.3.2.6. Prevalencia e intensidad media de infección	25

II.3.3. Parámetro físico: temperatura.....	26
II.3.4. Análisis e interpretación de datos.....	26
II.3.4.1. Análisis de Varianza (ANOVA).....	26
II.3.4.2. Prueba χ^2	27
II.3.4.3. Coeficiente de correlación Spearman r_s	27

CONTENIDO (Continuación)

III. RESULTADOS.....	27
<i>III.1. Estudios preliminares (Fase 1).....</i>	<i>27</i>
III.1.1. Distribución batimétrica.....	27
III.1.2. Desprendimiento de los parásitos (día vs. noche).....	31
<i>III.2. Estudios en detalle (Fase 2)</i>	
III.2.1. <i>Eucidaris galapagensis</i> (Huésped).....	31
III.2.1.1. Distribución y abundancia.....	31
III.2.1.2. Densidad poblacional.....	32
III.2.1.3. Estructura de tallas.....	34
III.2.1.4. Tamaño de la mandíbulas (Linterna de Aristóteles).....	36
III.2.2. <i>Sabinella shaskyi</i> (Parásito).....	37
III.2.2.1. Distribución y abundancia.....	37
III.2.2.2. Localización y posición de los parásitos.....	38
III.2.2.3. Prevalencia de infección	38
III.2.2.4. Intensidad media de infección.....	41
III.2.2.5. Afectación de las espinas (Daño subletal).....	42
III.2.3. Epifauna asociada a <i>Eucidaris galapagensis</i>	49
III.2.3.1. Abundancia de cangrejos	50
III.2.3.2. Prevalencia de cangrejos	50
III.2.3.3. Intensidad media de cangrejos	52
III.2.3.4. Abundancia de parásitos y cangrejos.....	53
<i>III.3. Estudio de prospección temporal (Punta Estrada, Isla Santa Cruz).....</i>	<i>53</i>
III.3.1. Estructura de tallas (<i>S. shaskyi</i>).....	53
III.3.2. Prevalencia de infección de parásitos vs. intensidad de cangrejos..	54
<i>III.4. Restos de exoesqueletos de erizos (evidencia de depredación).....</i>	<i>55</i>
<i>III.5. La temperatura.....</i>	<i>56</i>
IV. DISCUSIÓN.....	57
V. CONCLUSIONES.....	79
LITERATURA CITADA.....	80

LISTA DE FIGURAS

Figura

- 1 Modelo conceptual propuesto que considera la intensidad por pesca y factores abientales en función de la temperatura y supeficie de hábitat rocoso. 1(a) El lado izquierdo de la gráfica indica los sitios con pesca intensiva (CPi) y el derecho, sitios sin pesca intensiva (SPi). En los sitios CPi, los depredadores del erizo (e.g., langostas y peces) son removidos del sistema bentónico (flecha gruesa en negrilla) incrementándose la densidad del erizo (flecha roja hacia arriba) con elevada infestación por parásitos de modo denso-dependiente (flecha naranja hacia arriba). En los sitios SPi, los depredadores del erizo continúan presentes en el sistema interactuando con sus presas, regulando las poblaciones del erizo con una baja infestación por parásitos (flechas hacia abajo). 1(b) El lado izquierdo de la gráfica corresponde a los sitios con pesca intensiva y sin pesca intensiva de la UE-Norte (recuadro pequeño) la cual posee una temperatura promedio del mar más frío que la UE-Sur, que es más grande y más caliente. En ambas UE´s los depredadores del erizo son removidos del sistema bentónico (flechas gruesas). 8

- 2 Vista lateral del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* (Doderlein) que anteriormente había sido descrito como *Eucidaris thouarsii* Velenciennes. El erizo se encuentra preferentemente sobre fondo rocoso y sus espinas primarias se recubren de algas y organismos encrustantes para protegerse de sus depredadores. 10

- 3 Vista de las conchas del gasterópodo, *Sabinella shaskyi*. Los especímenes fueron encontrados en tres fases: (a) adulto, (b) juvenil y (c) nuevos reclutas y fueron recolectados del erizo de

mar, *E. galapagensis* en la región sur-este del archipiélago de Galápagos desde octubre del 2003 hasta abril del 2004. 10

4 Las cinco regiones biogeográficas marinas identificadas en el archipiélago de Galápagos, según Edgar *et al.* (2002). 14

5 Mapa esquemático que muestra la región sur-este del archipiélago de Galápagos (Edgar *et al.*, 2002) con los principales sistemas de corrientes marinas que influyen en las temperaturas superficiales del mar de la Reserva Marina de Galápagos. Las flechas azules indican aguas frías y la flecha roja, indica aguas calientes. Los polígonos verdes señalan las zonas de afloramientos de aguas

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

frías y ricas en nutrientes. 15

6 Mapas esquemáticos que muestran la localización de los veinte sitios de muestreo (asteriscos de color rojo) en la región biogeográfica sur-este de Galápagos comprendidos en las dos unidades de estudio (UE's). Se incluye información del tipo de hábitats más representativos. 6(a) UE-Norte: Isla Santiago y 6(b) UE-Sur: Islas Santa Cruz, Baltra y Seymour. Mapa elaborado por J. Velasco (P.N.G.). 17

7 Esquema de la posición (Aboral, Oral y Lateral) y cuadrantes (1 al 5) de la testa del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* (Tomado de Smith, 2004). 24

8 Distribución batimétrica en tres sitios y en cuatro profundidades. 8(a) Densidad promedio del erizo de mar, *E. galapagensis* y 8(b) Número de parásitos, *S. shaskyi* recolectados del erizo de mar. Los muestreos fueron realizados en septiembre del 2003 en la región sur-este del archipiélago de Galápagos. Letras refieren al agrupamiento de los resultados de comparaciones multiples posthoc de LSD utlizando una alfa de 0.05. Barras indican el Error Estándar (± 1 E.E.). 28

9 Abundancia del parásito, *S. shaskyi* en el erizo de mar, *E. galapagensis*. Los muestreos se realizaron en tres sitios y en dos horarios, día y noche. Los muestreos fueron realizados en septiembre del 2003 en la región sur-este del archipiélago de Galápagos. Barras indican la Desviación Estándar (± 1 D.E.). 30

- 10 Abundancia promedio de las cuatro especies de erizos de mar más representativas de la región sur-este del archipiélago de Galápagos, durante los meses de octubre a noviembre del 2003. Barras indican Desviación Estándar (± 1 D.E.).
- 11 Densidad promedio poblacional ($\text{ind.} \cdot \text{m}^{-2}$) del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* en 20 sitios de muestreo en la región sur-este del archipiélago de Galápagos, durante los meses de octubre a noviembre del 2003. 11(a) Intensidad por pesca (CPi y SPi) y 11(b) UE's (UE-Norte y UE-Sur). Las barras indican el Error Estándar (± 1 E.E.). 33
- 12 Distribución de frecuencia de tallas del erizo de mar, *Eucidaris*

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

- galapagensis*: 12(a) sitios SPi y 12(b) sitios CPi. (N = 925). 34
- 13 Talla promedio del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago, durante los meses de octubre – noviembre del 2003. Barras indican intervalos de confianza del 95%. (N = 925). 35
- 14 Tamaño promedio de la mandíbula (Linterna de Aristóteles) del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago, durante los meses de octubre – noviembre del 2003. Barras indican intervalos de confianza al 95%. (N = 925). 36
- 15 Prevalencia de la infección del gasterópodo parásito, *Sabinella shaskyi* en el erizo, *E. galapagensis*, durante los meses de octubre a noviembre del 2003: 15(a) CPi y SPi y 15(b) UE-Norte y UE-Sur. 39
- 16 Prevalencia de infección en el erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago, durante los meses de octubre – noviembre del 2003. Barras indican intervalos de confianza al 95%. 40
- 17 Intensidad media de infección del gasterópodo parásito, *Sabinella shaskyi* en el erizo, *E. galapagensis*, durante los meses de octubre a noviembre del 2003: 17(a) CPi y SPi y 17(b) UE-Norte y UE-Sur. 41
44

- 18 Procesos degenerativos e inflamatorios en las espinas primarias y secundarias del erizo de mar, *E. galapagensis* afectadas por el parásito, *S. shaskyi*: 18(a) perforación en la parte media de la espina hasta alcanzar el ecuador de la espina y la corteza pierde su ornamentación granular y cambia de color, existe adelgazamiento, 18(b) existen fracturas y las perforaciones generan un hinchazón en la parte media de la espina y 18(c) cavernas profundas y expuestas.
- 19 Número de espinas dañadas (expresado en porcentaje) en el erizo de mar, *E. galapagensis* por el gasterópodo ectoparásito, *S. shaskyi*. (N = 1549). 45

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

- 20 Espinas secundarias de la región oral del erizo de mar, *E. galapagensis*. Se observa afectación reciente por parásitos: 20(a) extremo apical con seis parásitos, cuadrante 3 y 20(b) cara lateral con cinco parásitos, cuadrante 4. 45
- 21 Espinas primarias del erizo *E. galapagensis* completamente inflamadas (Nivel de daño IV) de la región lateral del cuadrante 3 con afectación reciente por parásitos con cápsulas de huevos a su interior: 21(a) espina perforada en el extremo apical sin presencia de parásitos y 21(b) espina perforada en la cara lateral interior con seis parásitos en su interior. 47
- 22 Espinas de *Eucidaris galapagensis*. Las flechas señalan: a,b) espinas nuevas (recubiertas de epidermis) perforadas en sus extremos apicales, c) espinas viejas recubiertas de algas crustosas y d,e) espinas viejas recubiertas de organismos incrustantes. 47
- 23 Detalle de parásitos, *Sabinella shaskyi* sobre dos espinas de dos hospederos distintos (*E. galapagensis*): (a) producción de secreción a manera de moco de color transparente alrededor del área afectada, (b) huella circular producto de la actividad de los parásitos con una coloración ligeramente más clara que la espina, (c) epidermis severamente inflamada, evidenciando un cambio de coloración en las espinas de marrón (condición normal) a rojo magenta (condición inflamada), (d) desgaste del lado interno de la punta de una espina (proceso de adelgazamiento) por la actividad de los parásitos, y (e) las bandas circulares producidas por el pie

- del parásito evidencian movimientos de rotación para alimentarse. 48
- 24 Producción de moco producto de la irritación de la epidermis de una espina del erizo, *E. galapagensis*. La flecha señala el moco generado alrededor del parásito (*S. shaskyi*) donde el parásito se encontraba raspando la corteza de la espina. 48
- 25 Al interior de las paredes de una espina fracturada de la región aboral (cuadrante 3) del huésped (*Eucidaris galapagensis*) se encuentran dos gasterópodos, *Sabinella shaskyi* y dos cápsulas de huevos (flechas de color blanco). La flecha de color negro indica la secuencia de cicatrices formadas en una hilera de pliegues epidérmicos formados por el huésped que recubrían la parte distal

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

- del hocico de *S. shaskyi*. 49
- 26 Cangrejo epibionte asociado a las espinas del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* en la región sur-este del archipiélago de Galápagos, desde los meses de septiembre del 2003 hasta abril del 2004. 50
- 27 Prevalencia de cangrejos epibiontes en el erizo de mar, *E. galapagensis*, durante los meses de octubre a noviembre del 2003. Barras indican intervalos de confianza al 95%. 51
- 28 Intensidad media de cangrejos epibiontes en el erizo de mar, *E. galapagensis* durante los meses de octubre a noviembre del 2003. Barras indican intervalos de confianza al 95%. 52
- 29 Abundancia de parásitos versus abundancia de cangrejos epibiontes en el erizo de mar, *E. galapagensis* en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago, durante los meses de octubre a noviembre del 2003. 53
- 30 Talla promedio del gasterópodo, *S. shaskyi* que fueron recolectados durante un periodo de seis meses en el sitio de muestreo Punta Estrada (Isla Santa Cruz). Barras indican el Error Estándar (± 1 E.E.). (N = 288). 54

- 31 Estudio comparativo estacional entre la prevalencia de infección del gasterópodo parásito, *S. shaskyi* y la intensidad media de cangrejos epibiontes asociados al erizo de mar, *E. galapagensis*, en Punta Estrada (Isla Santa Cruz). (N = 663). 55
- 32 Evidencia de depredación (restos de exoesqueletos) del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* encontrada alrededor de la región sur-este del archipiélago de Galápagos. Se muestran restos de testas que se mantienen intactos y se pueden observar sus regiones: 32(a) aboral y 32(b) aboral y lateral, cuadrantes 3, 4 y 5. Los caparazones fueron recolectados durante los meses de octubre y noviembre del 2003. 56
- 33 Nuevo modelo conceptual propuesto. El modelo muestra que no

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

sólo los depredadores del erizo de mar, *E. galapagensis* deben que ser considerados (e.g., langostas y peces) en la relación con el parásito, *S. shaskyi*; sino también la relación que existe entre los depredadores del parásito, *S. shaskyi* (e.g., cangrejos y peces) en sitios con y sin pesca intensiva. Las flechas indican la relación denso-independiente entre el erizo de mar y el parásito, pero denso-dependiente entre el parásito y los cangrejos y entre los peces depredadores del cangrejo.

LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
1	La selección de veinte sitios de muestreo con pesca intensiva (+) y sin pesca intensiva (-). La UE-Sur y la UE-Norte, conforman la zona biogeográfica de mezcla de la región sur-este del archipiélago de Galápagos (ver figura 5).	12
3	Densidad de <i>Eucidaris galapagensis</i> . Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto de la profundidad en el Islote Plaza (ver figura 8a). $\alpha = 0.05$.	29
4	Densidad de <i>Eucidaris galapagensis</i> . Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto de la profundidad en el Canal Itabaca (ver figura 8a). $\alpha = 0.05$.	29
5	Número de parásitos, <i>Sabinella shaskyi</i> . Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto de la profundidad en Punta Estrada (ver figura 8b). $\alpha = 0.05$.	29
6	Número de parásitos, <i>Sabinella shaskyi</i> . Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto de la profundidad en el Islote Plaza (ver figura 8b). $\alpha = 0.05$.	29
7	Número de parásitos, <i>Sabinella shaskyi</i> . Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto de la profundidad en el Canal Itabaca (ver figura 8b). $\alpha = 0.05$.	30

8	Número de parásitos, <i>Sabinella shaskyi</i> . Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto día versus noche en Punta Estrada (ver figura 9). $\alpha = 0.05$.	30
9	Número de parásitos, <i>Sabinella shaskyi</i> . Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto día versus noche en el Islote Plaza (ver figura 9). $\alpha = 0.05$.	31
10	Número de parásitos, <i>Sabinella shaskyi</i> . Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto día versus noche en el Canal Itabaca (ver figura 9). $\alpha = 0.05$.	31
11	Densidad de <i>Eucidaris galapagensis</i> . Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de la intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor	

LISTA DE TABLAS (Continuación)

	de la región sur-este del Archipiélago (ver figuras 11a, b). $\alpha = 0.05$.	34
12	Talla promedio del erizo de mar, <i>Eucidaris galapagensis</i> . Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de la intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago (ver figura 13) $\alpha = 0.05$.	35
13	Tamaño de las mandíbulas (Linternas de Aristóteles) del erizo de mar, <i>Eucidaris galapagensis</i> . Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de la intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago (ver figura 14) $\alpha = 0.05$.	37
14	Número de parásitos, <i>Sabinella shaskyi</i> sobre el erizo, <i>E. galapagensis</i> . Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de la intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago, $\alpha = 0.05$.	38
15	Prevalencia de la infección en el erizo de mar, <i>E. galapagensis</i> por el parásito, <i>S. shaskyi</i> . Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de la intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago (ver figura 16). $\alpha = 0.05$.	40

- 16 Intensidad media de la infección en el erizo de mar, *E. galapagensis* por el parásito, *S. shaskyi*. Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de la intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago (ver figuras 17a, b). $\alpha = 0.05$. 42
- 17 Síntesis de los niveles de daño (Nivel I a Nivel IV) y de afectación subletal (Nulo a Alto) en el erizo de mar, *E. galapagensis* (N = 1549) por el gasterópodo parásito, *Sabinella shaskyi* durante los meses de octubre a noviembre del 2003. La designación de 'Alto' implica que el promedio de erizos afectados por el parásito resultó alto para las características aquí descritas. 43
- LISTA DE TABLAS (Continuación)**
- 18 Número total de espinas afectadas en el erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* considerando las tres regiones de la testa (aboral, lateral y oral) y los cinco cuadrantes (1 – 5). Las letras V y N indican que las espinas fueron viejas y nuevas, respectivamente. Los datos corresponden a los 20 sitios de muestreo, alrededor de la región sur-este del Archipiélago, durante los meses de octubre a noviembre del 2003 (N = 1913). 46
- 19 Prevalencia de cangrejos en el erizo de mar, *E. galapagensis*. Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago (ver figura 27). $\alpha = 0.05$. 51
- 20 Intensidad media de cangrejos en el erizo de mar, *E. galapagensis*. Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago (ver figura 28). $\alpha = 0.05$. 52
- 21 La temperatura promedio en grados Celsius (°C). Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago, $\alpha = 0.05$. 57

DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DEL GASTERÓPODO PARÁSITO, *Sabinella shaskyi* Warén (EULIMIDAE) EN EL ERIZO DE MAR, *Eucidaris galapagensis* (Doderlein) EN ISLAS DE LA REGIÓN SUR-ESTE DEL ARCHIPIÉLAGO DE GALÁPAGOS, ECUADOR

I. INTRODUCCIÓN

I.1. El parasitismo en las comunidades marinas

El término simbiosis (Gr. *syn* = *sym*, juntos; Gr. *bios*, vida) cubre diversas formas íntimas de interacción entre los organismos, de ellas el parasitismo (G. *para*, junto a o, a lado de; G. *sitos*, alimento). Esta es la relación que dos organismos establecen entre sí en beneficio exclusivo de uno de ellos y se trata de un factor ínter-específico muy generalizado en las comunidades (Granovitch, 1999). El atacante o parásito obtiene del hospedador (la víctima) un provecho permanente, por ello, aunque considerándolo como una depredación (Mackenzie *et al.*, 1998) en realidad no le conviene acabar con su vida. De todas formas, si el parasitismo se realiza de forma masiva concluye con la muerte del hospedador y por dependencia, también con los propios parásitos (Combes, 2001). En las comunidades marinas bentónicas, los parásitos son bastante comunes (Kinne, 1980; Sindermann, 1990a, b; Sousa, 1991; Kuris *et al.*, 2002). Estos imponen efectos directos sobre sus hospederos, tales como fisiológicos, reproductivos, de crecimiento y comportamiento (Ruiz, 1991; Lafferty, 1993; Lafferty y Morris, 1996; Finley y Forrester, 2003).

En ambientes marinos poco profundos, los equinodermos poseen una elevada dominancia e importancia en la biomasa del bentos, pero se encuentran altamente expuestos a diversos tipos de agentes infecciosos (Hyman, 1955; Birkeland, 1989; Jangoux, 1990). De ellos, los erizos de mar son afectados por más de cien agentes patógenos y parásitos

(Jangoux, 1987a, b, c, d; Pearse y Cameron, 1991). Entre los parásitos que afectan a los erizos de mar se encuentran los gasterópodos de la familia Eulimidae (Habe, 1952; Berry, 1956; Warén, 1983; Jangoux, 1990) que principalmente en el área de las Islas Galápagos afectan al erizo, *Eucidaris galapagensis* (Skoglund, 2002).

I.2. Problemática en la Reserva Marina de Galápagos (R.M.G.)

La R.M.G. (Ecuador) es una de las Reservas Marinas más grandes del mundo, que tiene zonas diseñadas para el manejo sustentable y conservación de la biodiversidad marina (Pippa y Bensted-Smith, 2002). Sin embargo, la situación pesquera es caótica (Merlen, 1995; Bustamante *et al.*, 2002a) porque el control y la vigilancia para evitar la presión pesquera en zonas prohibidas para la pesca son limitados (G. Edgar[†], comunicación personal). A pesar de ello, el archipiélago de Galápagos es uno de los sitios con menor alteración, particularmente en la región sur-este del Pacífico Este (G. Edgar, comunicación personal).

Mediante el estudio de línea base^{*} de la R.M.G. se evaluó el estado, dinámica y tendencia de las comunidades de fondos rocosos en ambientes poco profundos y los datos sugieren que las comunidades se encuentran alteradas (Edgar *et al.*, 2002; Bustamante *et al.*, 2002b). A pesar de ello, hay poca información disponible que explique la variación espacial y temporal de la estructura de las comunidades de los equinodermos en todo el Archipiélago (Lawrence y Sonnenholzner, 2003; Witman y Smith, 2003). Ruttenberg

[†] Graham Edgar, *Ph.D.* Tasmanian Aquaculture and Fisheries Institute, School of Zoology. University of Tasmania, GPO Box. 252 - 05 Hobart, Tas 7001. Australia (g.edgar@utas.edu.au).

^{*} El estudio línea base fue conducido por la Fundación Charles Darwin (F.C.D.) y el Parque Nacional Galápagos (P.N.G.) en las Islas Galápagos. El propósito del estudio fue establecer información base de la Reserva Marina de Galápagos (R.M.G.) para evaluar la zonificación provisional y determinar su utilidad para la conservación de la biodiversidad marina en el Archipiélago.

(2001) reconoció que en la R.M.G. la magnitud y la severidad de los cambios observados en zonas donde se practica con mayor intensidad la pesca, aún continúan indeterminados.

Altas densidades del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* fueron encontradas en sitios donde ocurría una mayor presión pesquera versus aquellos sitios donde la presión pesquera era menor (Ruttenberg, 2001). A su vez, los peces herbívoros presentaron una tendencia inversa en función del número de erizos. Dos especies de peces, *Bodianus diplotaenia* y *Arothron meleagris* (principales depredadores del erizo) fueron menos abundantes en las áreas con una mayor presión pesquera. Los resultados sugieren claramente que la remoción de los depredadores del erizo genera un “efecto cascada” en la estructura de la comunidad, tal como ha sido reportado extensamente en la literatura en diferentes ecosistemas marinos alrededor del mundo (Dayton *et al.*, 1995; Babcock *et al.*, 1999; Lafferty y Kushner, 2000; Jackson *et al.*, 2001; Shears y Babcock, 2003).

Existen varias especies de gasterópodos *Sabinella* (e.g., *Sabinella shaskyi*) que parasitan frecuentemente a erizos de mar de la familia Cidaridae (e.g., *Eucidaris galapagensis*) (Warén, 1983; Bouchet y Warén, 1986; Warén y Moolenbeek, 1989; Warén y Mifsud, 1990; Warén, 1992). Hasta la fecha, en la R.M.G. no hay información que anteceda el presente estudio de investigación y que considere la relación simbiótica entre el erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* (huésped) y el gasterópodo parásito, *Sabinella shaskyi*. *E. galapagensis* (Döderlein) [= *Eucidaris thouarsii* Valenciennes] (Lessios *et al.*, 1999) es un erizo de mar regular, forrajero, adaptado particularmente a vivir en ambientes rocosos y de coral (McPherson, 1968; Caso, 1978; Hickman, 1998) y que no posee interés comercial. *S. shaskyi* es un gasterópodo ectoparásito de la familia Eulimidae con concha

cónica y probóscide retráctil, que genera severas lesiones a las espinas de *E. galapagensis*, sin ocasionarle la muerte (Warén, 1992).

El propósito de esta investigación es estudiar la distribución y abundancia del gasterópodo, *S. shaskyi* que parasita al erizo de mar, *E. galapagensis*. De modo que la asociación que mantienen ambos organismos (parásito-huésped) se pretende correlacionar mediante algunos parámetros biológicos, como la densidad del erizo, número de parásitos y afectación subletal en el hospedero (i.e., espinas del erizo) en sitios con pesca y sin pesca intensiva de dos unidades de estudio de la región sur-este del archipiélago de Galápagos.

La intensidad con la que se pesca a los depredadores del erizo de mar (i.e., langostas y peces) puede afectar la densidad del erizo y su posible relación denso-dependiente con los parásitos. Se hipotetizó que en los sitios donde se pesca con mayor intensidad las langostas y peces, tienen altas densidades de erizos (*E. galapagensis*) con elevados niveles de afectación por parásitos. Esta hipótesis se basa en el principio epidemiológico propuesto por Anderson y May (1979, 1981) y Lafferty y Kuris (1999) que dice: “La rápida transmisión de una infección ocurre en función de la densidad, donde son más susceptibles de ser contagiados aquellos organismos más proximos a individuos infectados y en ambientes perturbados por la actividad antropogénica (i.e., pesquerías desordenadas)”. Por su parte, Anderson y May (1981) mencionaron que la prevalencia e intensidad de la infección parasitaria incrementa con la densidad de la población y Kuris y Lafferty (2000) expusieron que la tasa de infección de los parásitos sobre sus huéspedes fluctúa con el tiempo.

El área marina del archipiélago de Galápagos se caracteriza por tener una elevada mezcla de la biota procedente de ambientes de agua cálida y fría, producto de las fuertes

variaciones en las temperaturas en y entre las diferentes regiones biogeográficas (i.e., región sur-este) en escalas de tiempo bastante cortas (Abbott, 1966; Witman y Smith, 2003). En este estudio se seleccionaron cuatro islas, las mismas que fueron delimitadas en dos grandes unidades de estudio (UE's). La Isla Santiago correspondió a la unidad de estudio norte (UE-Norte), y la unidad de estudio sur (UE-Sur) fue resultado del conjunto de tres islas: Santa Cruz, Baltra y Seymour. Esta delimitación implementada obedece a que no se puede tratar a la entera región de estudio como una sola, ya que las dos UE's poseen distintas extensiones de hábitat rocoso (Briones *et al.*, 2002) y cada UE posee un régimen de temperaturas distinto, por la influencia de fuertes pulsos de afloramientos de agua fría (algunos a manera de filamentos) (Banks, 1999) y ricos en nutrientes (Houvenaghel, 1978; Lukas, 1986).

I.3. Hipótesis de trabajo y modelo conceptual

Se hipotetiza que por efecto de la pesquería de los depredadores del erizo de mar (e.g., langostas y peces) los sitios con pesca intensiva de la UE-Sur tienen una alta densidad de erizos con un elevado grado de afectación por parásitos de modo denso-dependiente, debido a una fácil transferencia de parásitos de huésped a huésped y porque la UE-Sur tiene una mayor superficie de hábitat rocoso que la UE-Norte.

La figura 1a, esquematiza y explica el modelo conceptual propuesto en este estudio referente a la asociación simbiótica que mantienen el erizo de mar, *E. galapagensis* y el parásito, *Sabinella shaskyi* en la región sur-este del archipiélago de Galápagos. El lado izquierdo de la figura (color gris oscuro) corresponde a los sitios de uso extractivo, los cuales se encuentran sometidos a pesca intensiva. En el lado opuesto de la figura (color

blanco) se encuentran los sitios de uso no extractivo, los cuales en algunos casos han sido asignados de estricta conservación y en otros, para el turismo, recreación y educación. En estos sitios, a pesar de no estar permitido realizar ninguna actividad relacionada con la pesca, la pesca furtiva ocurre, pero con menor intensidad (comparado con los sitios de uso extractivo) debido a los limitados operativos de control y vigilancia que realizan las autoridades de manejo en Galápagos. Por consiguiente, se propone que en los sitios con pesca intensiva (CPI) los depredadores del erizo, *E. galapagensis* (e.g., langostas y peces) al ser removidos del sistema bentónico (flecha gruesa en negrilla) hace que aumente la densidad del erizo de mar (flecha de color rojo en dirección hacia arriba) y el número de parásitos (por efecto de proximidad entre individuos, ocurre un elevado nivel de infestación) de modo denso-dependiente (flecha de color naranja en dirección hacia arriba). Por el contrario, se propone que en los sitios sin pesca intensiva (SPi) los depredadores del erizo continúan presentes en el sistema interactuando con sus presas, regulando las poblaciones del erizo (flecha de color rojo en dirección hacia abajo) de modo que el número de parásitos se mantiene bajo (con bajo nivel de infestación) de modo denso-dependiente (flecha de color naranja en dirección hacia abajo).

La figura 1b, esquematiza y explica un segundo modelo conceptual que se relaciona al anteriormente mencionado. Se propone que la asociación que mantiene *E. galapagensis* con *S. shaskyi* se encuentran inmersas bajo dos factores físicos ambientales preponderantes: (i) superficie de hábitat rocoso y (ii) temperatura del mar. El lado izquierdo de la figura (recuadro pequeño, borde con puntos y líneas en negrilla) comprende los sitios con y sin pesca intensiva (ver figura 1a) de la unidad de estudio norte (UE-Norte). El lado derecho de la figura (recuadro grande, borde con puntos en negrilla) comprende los sitios con y sin

pesca intensiva (ver figura 1a) de la unidad de estudio sur (UE-Sur). Nótese que los recuadros de ambas UE's son de diferentes tamaños, lo cual indica que la UE-Norte tiene una menor superficie de hábitat rocoso que la UE-Sur, que es más grande. Además, los sitios de estudio alrededor de la UE-Norte están expuestos a una baja temperatura promedio del mar, particularmente durante los meses del verano ecuatorial, que los sitios de estudio que se encuentran alrededor de la UE-Sur, donde la temperatura promedio del mar es más alta. En los sitios CPi, los depredadores del erizo son removidos lo cual hace que incrementen las densidades del erizo (flecha de color rojo en dirección hacia arriba) y el número de parásitos de modo denso-dependiente (flecha de color naranja en dirección hacia arriba) y en los sitios SPi, los depredadores del erizo continúan presentes en el sistema interactuando con sus presas, regulando las poblaciones del erizo manteniéndolas bajas (flecha de color rojo en dirección hacia abajo) y con un bajo número de parásitos de modo denso-dependiente (flecha de color naranja en dirección hacia abajo). A pesar que la pesca de los depredadores del erizo de mar ocurre en ambas UE's, se propone que el efecto de la pesca sea mayor en la UE-Norte (región fría con menor superficie de hábitat rocoso) que en la UE-Sur. Esto sugiere que la densidad del erizo y el nivel de afectación por parásitos se encuentran condicionados por la interacción del factor físico (e.g., disponibilidad de hábitat y temperaturas) y la intensidad por pesca (e.g., SPi vs. CPi).

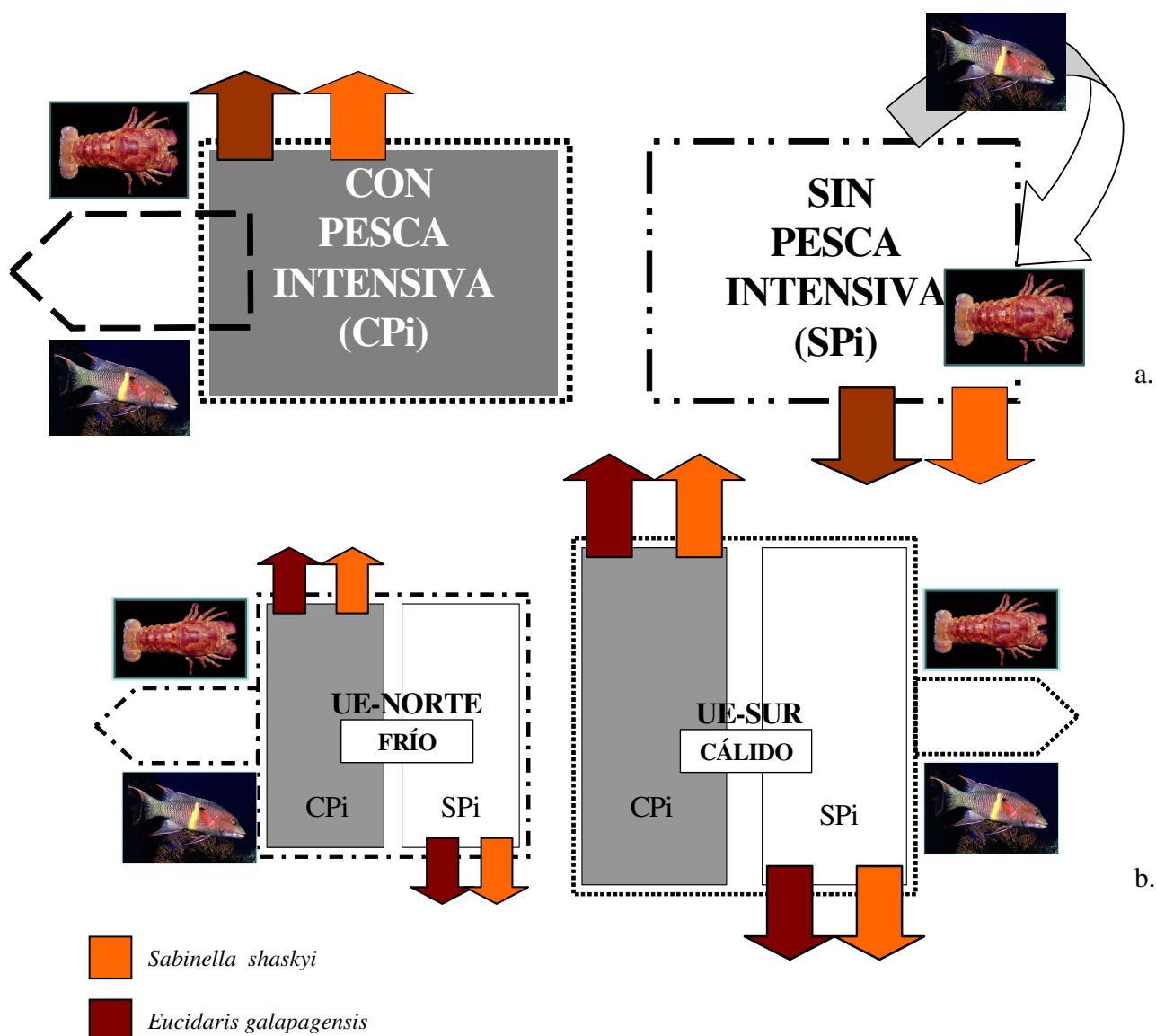


Figura 1. Modelo conceptual propuesto que considera la intensidad por pesca y factores abientales en función de la temperatura y supeficie de hábitat rocoso. 1(a) El lado izquierdo de la gráfica indica los sitios con pesca intensiva (CPi) y el derecho, sitios sin pesca intensiva (SPi). En los sitios CPi, los depredadores del erizo (e.g., langostas y peces) son removidos del sistema bentónico (flecha gruesa en negrilla) incrementándose la densidad del erizo (flecha roja hacia arriba) con elevada infestación por parásitos de modo denso-dependiente (flecha naranja hacia arriba). En los sitios SPi, los depredadores del erizo continúan presentes en el sistema interactuando con sus presas, regulando las poblaciones del erizo con una baja infestación por parásitos (flechas hacia abajo). 1(b) El lado izquierdo de la gráfica corresponde a los sitios con pesca intensiva y sin pesca intensiva de la UE-Norte (recuadro pequeño) la cual posee una temperatura promedio del mar más frío que la UE-Sur, que es más grande y más caliente. En ambas UE's los depredadores del erizo son removidos del sistema bentónico (flechas gruesas).

I.4. Objetivos

I.4.1. Objetivo general

Caracterizar la asociación simbiótica entre *Eucidaris galapagensis* y *Sabinella shaskyi*, a través de parámetros poblacionales en sitios con pesca intensiva versus sitios sin pesca intensiva y en dos unidades de estudio, una al norte (UE-Norte) y otra al sur (UE-Sur) en la región biogeográfica sur-este del archipiélago de Galápagos, Ecuador.

I.4.2. Objetivos particulares

I.4.2.1. *Eucidaris galapagensis* (Huésped)

Determinar los parámetros poblacionales y mediciones morfométricas del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* (Fig. 2) tales como distribución, densidad, tallas (diámetro de la testa), tamaño de la mandíbula (salud poblacional) y espinas (longitud y ancho de las espinas afectadas y no afectadas por parásitos).

I.4.2.2. *Sabinella shaskyi* (Parásito)

Determinar los valores de prevalencia e intensidad media de infección y el daño subletal que ocasiona el parásito, *Sabinella shaskyi* (Fig. 3) en las espinas del erizo, *E. galapagensis*.



Figura 2. Vista lateral del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* (Doderlein) que anteriormente había sido descrito como *Eucidaris thouarsii* Velenciennes. El erizo se encuentra preferentemente sobre fondo rocoso y sus espinas primarias se recubren de algas y organismos encrustantes para protegerse de sus depredadores.

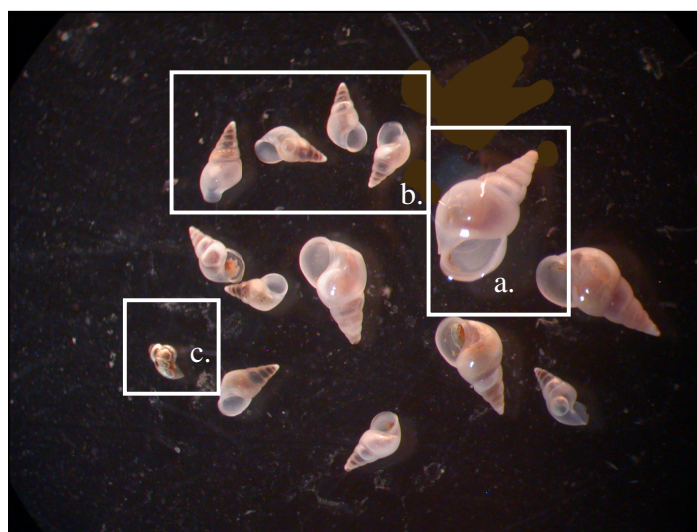


Figura 3. Vista de las conchas del gasterópodo, *Sabinella shaskyi*. Los especímenes fueron encontrados en tres fases: (a) adulto, (b) juvenil y (c) nuevos reclutas y fueron recolectados del erizo de mar, *E. galapagensis* en la región sur-este del archipiélago de Galápagos desde octubre del 2003 hasta abril del 2004.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

II. 1. Área de estudio

El archipiélago de Galápagos se encuentra del lado este ecuatorial en el Océano Pacífico, a casi 1000 km de distancia de la costa continental de Ecuador, Sud-América (entre 01°40' N-01°25' S y 89°15' O-92°00' O). El Archipiélago consiste de 13 islas mayores que varían en tamaño entre 14.1 km² y 4588 km², cuyos volcanes emergentes son geológicamente jóvenes (Cox, 1983; Christie *et al.*, 1992) y más de 115 pequeñas islas, islotes y rocas (Snell *et al.*, 1996).

La R.M.G. posee un área marina dentro de una franja de 40 millas náuticas medidas a partir de una 'Línea Base' que rodea el Archipiélago y las aguas interiores poseen una superficie protegida de aproximadamente 137000 km², siendo la primera Reserva Marina de Ecuador y una de las más grandes del mundo (Kenchington, 1990; Pippa y Bensted-Smith, 2002).

El Plan de Manejo¹ de la R.M.G.², incluye cuatro tipos de sub-zonas para las áreas costeras y adyacentes de la Reserva, que son: (i) de estricta conservación, donde no se puede realizar actividad alguna excepto la científica, (ii) no extractivas, usadas especialmente por el turismo, la recreación y la educación, (iii) de uso extractivo, las cuales operan bajo reglas tradicionales de pesca sustentable y (iv) áreas de manejo especial, localizadas cerca de los centros poblados y éstas a su vez están subdivididas en micro-zonas para permitir una variedad de usos locales, entre ellos la pesca.

¹ Dirección del Parque Nacional Galápagos. Plan de manejo de conservación y uso sustentable para la Reserva Marina de Galápagos. Publicado en el Registro Oficial n. 173, el 20 de abril de 1999.

² La R.M.G. fue creada por el Gobierno del Ecuador el 18 de marzo de 1998 a través de Ley de Régimen Especial para la Conservación y el Desarrollo Sustentable de la Provincia de Galápagos.

II.1.1. Selección de los sitios de estudio

Un total de 20 sitios de muestreo fueron seleccionados con base en los siguientes dos factores: (i) nivel de intensidad por pesca y (ii) regionalización biogeográfica. Ambos factores poseen sus correspondientes hipótesis de trabajo. La ubicación de los sitios, conjuntamente con el nivel de intensidad por pesca y la región biogeográfica a la que corresponden se detalla en la tabla 1.

Tabla 1. La selección de veinte sitios de muestreo con pesca intensiva (+) y sin pesca intensiva (-). La UE-Sur y la UE-Norte, conforman la zona biogeográfica de mezcla de la región sur-este del archipiélago de Galápagos (ver figura 5).

No.	Islas / (UE's)	Sitios de muestreo	Intensidad por pesca	Localización	
				Latitud (S)	Longitud (O)
1	Santa Cruz / (UE-Sur)	Islote El Edén	-	0°33'42.19"	90°32'05.01"
2		Islote Plaza Norte	+	0°34'52.53"	90°09'42.72"
3		Islote Caamaño	+	0°45'29.05"	90°16'46.54"
4		Islote Venecia	-	0°31'13.04"	90°28'38.19"
5		Punta Estrada	+	0°45'32.81"	90°18'23.32"
6	Baltra / (UE-Sur)	Laguna PNG/FCD	+	0°44'39.65"	90°18'13.92"
7		Base Naval (rada)	+	0°26'39.74"	90°17'02.90"
8		Canal Itabaca	+	0°28'59.50"	90°16'33.81"
9	Seymour / (UE-Sur)	Islote Mosquera	-	0°24'18.38"	90°16'45.47"
10		Lado sur de Seymour	-	0°23'58.78"	90°17'04.47"
11	Santiago / (UE-Norte)	Isla Bartolomé	-	0°16'56.32"	90°33'13.68"
12		Islote Albany (N)	-	0°10'15.19"	90°50'46.66"
13		Islote Albany (S)	-	0°10'28.64"	90°50'46.50"
14		Rocas Beagle (S)	-	0°25'00.24"	90°37'52.91"
15		Puerto Nuevo	+	0°17'19.86"	90°50'45.91"
16		Rocas Cousins	-	0°14'10.62"	90°34'31.97"
17		Poza de los Azules	+	0°21'12.81"	90°40'37.74"
18		Isla Sombrero Chino	-	0°22'03.95"	90°35'09.53"
19		Puerto Egas	+	0°14'27.65"	90°51'36.96"
20		Islote El Sartén	+	0°12'48.76"	90°36'18.84"

(i) *Nivel de intensidad por pesca*— Este primer factor fue determinado en dos niveles de información, uno a través de la realización de encuestas de información cuantificable hechas a los pescadores que trabajan activamente en la temporada de pesca de langosta en los muelles de la Isla Santa Cruz y la otra, mediante la consulta de la base de datos de la Dirección del Parque Nacional Galápagos y de la Fundación Charles Darwin para el recurso langosta, pesca blanca y otros recursos bentónicos con interés comercial (i.e., pepinos de mar, caracoles, pulpos). De esta base de datos se obtuvo información dependiente a la pesquería (i.e., captura por unidad de esfuerzo y frecuencia de viajes por sitios) e independiente (i.e., abundancia de langostas marcadas y recapturas). Se seleccionaron 10 sitios con pesca intensiva (CPi) y 10 sitios sin pesca intensiva (SPi).

(ii) *Regionalización biogeográfica*— Debido a la localización geográfica del archipiélago de Galápagos y a la confluencia de corrientes oceánicas, conjuntamente con la presencia de sistemas de afloramientos de agua fría (aguas ricas en nutrientes) se genera al interior de la R.M.G. un ecosistema marino altamente complejo, que aún es poco estudiado (Wellington, 1975, 1984). Entre tres y cinco unidades biogeográficas han sido propuestas para el entero Archipiélago; sin embargo, el número de unidades y sus límites aún continúan siendo tema de discusión (Abbott, 1966; Harris, 1969; Jennings *et al.*, 1994; Banks, 1999, 2002). La regionalización propuesta por Edgar *et al.* (2002) para la R.M.G., se basa en los resultados obtenidos de la distribución, composición y abundancia de especies de peces demersales e invertebrados bentónicos, encontrados a lo largo de transectos experimentales a dos profundidades (Bustamante *et al.*, 2002b; Edgar *et al.*, 2002). Las islas de la región sureste comparten comunidades de peces e invertebrados en su composición y en su

abundancia (Bustamante *et al.*, 2002b; Edgar *et al.*, 2002) pero a pesar que existe conexión entre ellas, a una menor escala existen áreas y sitios que tienen composiciones comunitarias distintas (Bustamante *et al.*, 2002b) producto de los cambios en la temperatura superficial del mar (Harris, 1969; Wellington, 1975) la misma que actúa en escalas de tiempo bastante cortas (Witman y Smith, 2003). Con base en la regionalización propuesta por Edgar *et al.* (2002) y porque la región sur-este (particularmente, el centro del archipiélago) (Figs. 4, 5) concentra la más grande diversidad de especies (Edgar *et al.*, 2002) este estudio consideró cuatro de las diez islas que conforman la región sur-este del Archipiélago (Fig. 4).

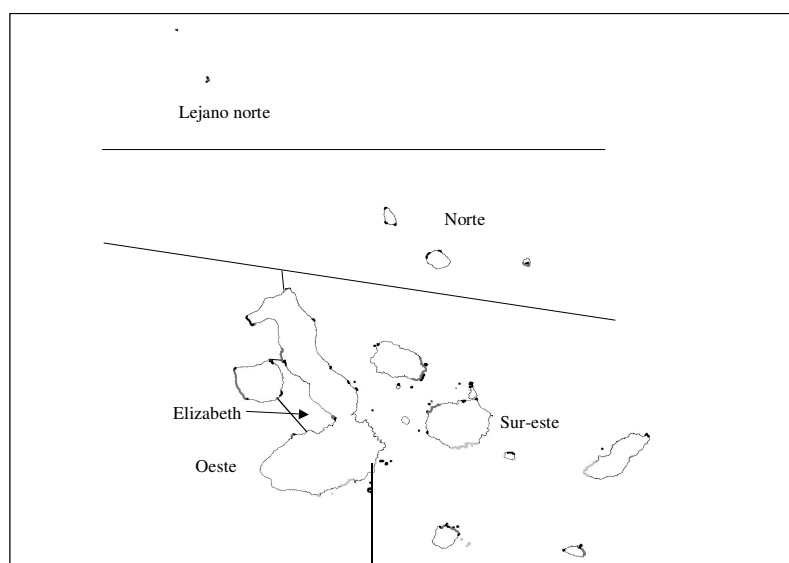


Figura 4. Las cinco regiones biogeográficas marinas identificadas en el archipiélago de Galápagos, según Edgar *et al.* (2002).

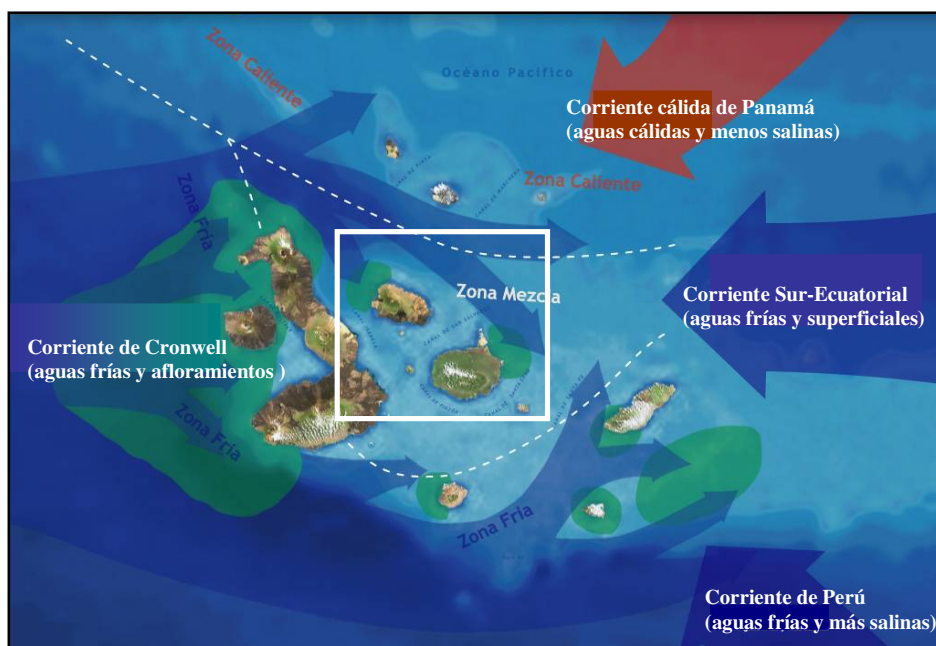


Figura 5. Mapa esquemático que muestra la región sur-este del archipiélago de Galápagos (Edgar *et al.*, 2002) con los principales sistemas de corrientes marinas que influyen en las temperaturas superficiales del mar de la Reserva Marina de Galápagos. Las flechas azules indican aguas frías y la flecha roja, indica aguas calientes. Los polígonos verdes señalan las zonas de afloramientos de aguas frías y ricas en nutrientes.

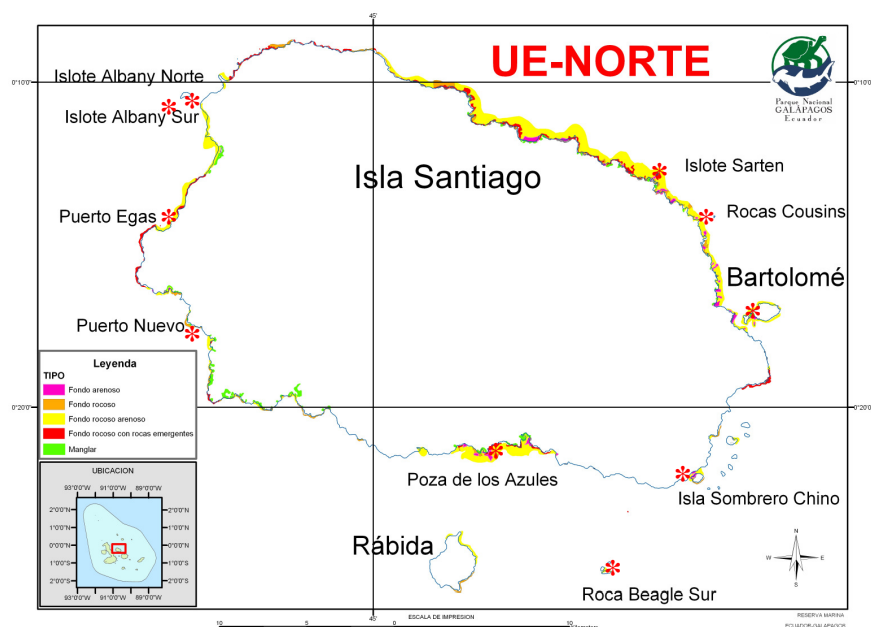
Las dos UE's poseen variaciones intrínsecas en lo que concierne a las temperaturas superficiales del mar, siendo la UE-Norte más fría que la UE-Sur durante el verano ecuatorial (Wellington, 1975; Chávez y Brusca, 1991; Wellington *et al.*, 2001) pero para contrastar estas diferencias, se suman otros factores físicos (de carácter geomorfológico y estructural) que hacen que ambas UE's sean bastante similares; como por ejemplo, el tamaño promedio de las islas, la proximidad entre las islas y la extensión del hábitat rocoso. En función de las diferencias y similitudes que existen entre las dos UE's, se hipotetizó que la asociación simbiótica que mantiene el erizo, *E. galapagensis* con el parásito, *S. shaskyi*

no sería significativamente diferente si sólo se considera el efecto de las temperaturas, ya que pudieran existir fuertes interacciones entre los factores intensidad por pesca y el ambiental (e.g., temperaturas) ya que las temperaturas estarían actuando en escalas de tiempo cortas (hasta de minutos) (Witman y Smith, 2003).

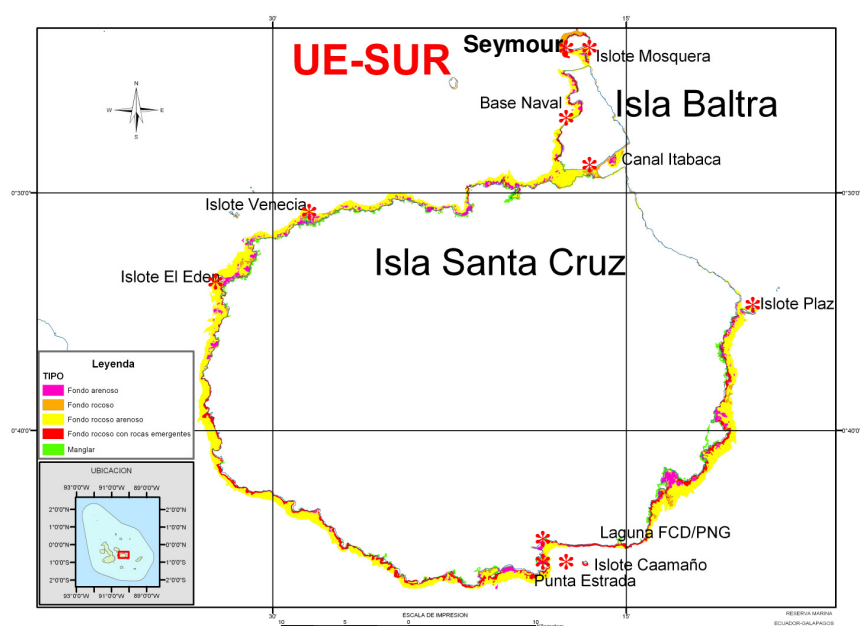
A continuación se hace una breve descripción de los rasgos fisiográficos y topográficos más sobresalientes de cada una de las UE's de estudio en la región sur-este del Archipiélago:

Unidad de Estudio Norte (UE-Norte)— Esta unidad de estudio corresponde a la Isla Santiago (Fig. 6a) la cual tiene extensas áreas interrumpidas por puntas rocosas y acantilados moderadamente altos y bajos próximos a curvas batimétricas abiertas y cerradas, revelando una plataforma submarina discontinua con numerosas geoformas 'satelitales' en forma de islotes (e.g., Sombrero Chino, Bartolomé, Albany) y rocas emergentes (e.g., Rocas Cousins, Rocas Gordon). En relación con el grado de exposición al oleaje, la isla tiene lados que se encuentran entre moderadamente expuestas y protegidas y expuestas (Tabla 1).

Unidad de Estudio Sur (UE-Sur)— Esta unidad de estudio se conforma por tres islas que se encuentran próximas entre si, formando un gran bloque de islas: (i) Santa Cruz con una superficie de 985.5 km², (ii) Baltra con 26.8 km² y (iii) Seymour con 1.9 km² (Fig. 6b). El flanco oriental de la UE expone numerosas áreas poco profundas, expuestas a distintos grados de exposición al oleaje (Tabla 1).



a.



b.

Figura 6. Mapas esquemáticos que muestran la localización de los veinte sitios de muestreo (asteriscos de color rojo) en la región biogeográfica sur-este de Galápagos comprendidos en las dos unidades de estudio (UE's). Se incluye información del tipo de hábitats más representativos. 6(a) UE-Norte: Isla Santiago y 6(b) UE-Sur: Islas Santa Cruz, Baltra y Seymour. Mapa elaborado por J. Velasco (P.N.G.).

II.2. Estudios preliminares (Fase 1)

La primera fase del muestreo se comprendió de dos estudios preliminares. En el primer estudio se determinó el patrón de distribución del parásito (*S. shaskyi*) y del erizo de mar (*E. galapagensis*) respecto a la profundidad y en el segundo estudio, se comparó el día con la noche para determinar cuando hay un mayor número de parásitos sobre las espinas de los erizos, ya que los parásitos tienen el comportamiento de desprenderse de sus huéspedes. Ambos estudios fueron conducidos en sitios CPi y los resultados alcanzados en esta primera fase de muestreo, fueron considerados como criterios para las siguientes fases de muestreo. En todas las fases de muestreo se utilizaron transectos submarinos de banda con una longitud de 10 m x 2 m (Holme y McIntyre, 1971).

II.2.1. Distribución batimétrica

Se instalaron dos transectos por profundidad (cuatro profundidades fueron consideradas: 2, 6, 10 y 15 metros) en tres sitios de muestreo (Punta Estrada, Islote Plaza y Canal Itabaca). En cada sitio de muestreo se recolectaron (aleatoriamente) un total aproximado de 160 animales con 20 animales por transecto.

II.2.2. Desprendimiento de los parásitos (día vs. noche)

Se instalaron dos transectos a una misma profundidad (≈ 5 metros) en tres sitios de muestreo (Punta Estrada, Islote Plaza y Canal Itabaca). En cada sitio de muestreo se recolectaron (aleatoriamente) un total aproximado de 60 animales con 30 animales por transecto. Se realizaron inmersiones submarinas en dos horarios, por la mañana y por la noche, a las 09h00 y 19h00, respectivamente.

II.3. Estudios en detalle (Fases 2 y 3)

La segunda fase del muestreo correspondió a la prospección submarina en veinte sitios alrededor de la región sur-este del Archipiélago en los meses de octubre y noviembre del 2003. Se estimó la densidad de erizos por metro cuadrado, el patrón de distribución, la estructura de tallas, el tamaño de la mandíbula y el largo y grosor de las espinas afectadas y no afectadas por parásitos. Los erizos fueron preservados en solución de Formaldehído al 40% y en el laboratorio a cada animal se le extrajo la mandíbula y las espinas. La tercera fase del muestreo se realizó desde octubre del 2003 hasta abril del 2004 en un solo sitio (Punta Estrada). Los muestreos fueron realizados con fines comparativos a nivel estacional, comprendiéndose las dos estaciones del año con regimen ecuatorial, verano e invierno. Los meses de diciembre y enero son meses de transición.

II.3.1. *Eucidaris galapagensis* (Huésped)

II.3.1.1 Densidad poblacional

Se instalaron tres transectos paralelos a línea de costa a una misma profundidad (entre los 2 y 8 metros) en veinte sitios de muestreo protegidos del oleaje (ver tabla 1). Cada transecto fue recorrido por dos buzos (uno a cada lado, izquierdo y derecho, respectivamente) utilizando equipos de buceo autónomo y los transectos estuvieron separados entre si a una distancia aproximada de 10 metros. Los animales fueron contados y recolectados con la mano (sólo aquellos que estuvieron adheridos al sustrato rocoso dentro del transecto). En cada sitio de muestreo se recolectaron (aleatoriamente) un total de 30 animales por transecto, con un total de 90 animales por sitio. La captura de especímenes

por localidad dependió del número de individuos encontrados y de la accesibilidad de la zona.

Para calcular la densidad poblacional del erizo de mar se utilizó la siguiente ecuación:

$$D = Nt_i / AT \quad [1]$$

Dónde D es la densidad poblacional, Nt_i es el número total de erizos encontrados en el sitio de estudio y AT es el área total en metros cuadrados censados en el mismo sitio. El resultado es expresado como número de individuos por metro cuadrado (ind. * m⁻²).

II.3.1.2. Dispersión poblacional

Para estimar el patrón de dispersión poblacional del erizo de mar, se utilizó el índice de dispersión de Morisita ($I\delta$) (Elliot, 1977):

$$I\delta = n * [\Sigma (x_i^2) - \Sigma (x_i) / (\Sigma x_i)^2 - \Sigma (x_i)] \quad [2]$$

Dónde n es el número total de erizos recolectados y x_i es un individuo dentro de una misma categoría. De modo que si el valor a obtener es igual a 1, indicará que el patrón de dispersión de los organismos en esa población es aleatorio, pero si el valor es >1, su dispersión será agregado y si el valor es <1, será regular.

II.3.1.3. Estructura de tallas

A los erizos de mar recolectados se les midió el diámetro de la testa. Las mediciones se realizaron con un vernier de 0.1 milímetros de precisión.

II.3.1.4. Tamaño de la mandíbula (Linternas de Aristóteles)

A cada erizo de mar recolectado se le extrajo la mandíbula (Linterna de Aristóteles) (Lawrence, 2001) y fue medida en longitud con el propósito de encontrar posibles diferencias en sus tamaños respecto a la oferta de alimento del ambiente entre sitios CPi y SPi y en ambas UE's.

II.3.1.5. Restos de exoesqueletos de erizos (evidencia de depredación)

A lo largo de cada transecto y en los veinte sitios de muestreo, se recolectaron restos de exoesqueletos del erizo, *E. galapagensis* con el propósito de relacionar las partes de la testa que son dañadas por el depredador y la posición de los parásitos sobre las espinas.

II.3.2. *Sabinella shaskyi* (Parásito)

II.3.2.1. Extracción de parásitos y organismos epibiontes

La recolección de los gasterópodos ectoparásitos en *E. galapagensis*, se realizó de dos maneras: (i) Después que los erizos fueron recolectados, se realizó una exhaustiva inspección visual a las espinas de cada animal (tres veces, por 5 minutos) y (ii) después de una hora, se realizó una segunda revisión visual (esta vez por menos tiempo) con el propósito de continuar recolectando parásitos que no fueron vistos.

Los organismos epibiontes asociados al erizo (e.g., cangrejos, estrellas de mar, anfípodos, entre otros) y parásitos en fase de reclutas (ver figura 3c) fueron recolectados en bolsas plásticas con cierre hermético. Al interior de cada bolsa se introdujo un erizo y se añadió un volumen de 250 ml de agua de mar y dulce (2:1) previamente filtrada. Durante treinta segundos las bolsas fueron agitadas para que se desprendieran los organismos entre

las espinas y recolectar a todos los organismos que no pudieron extraerse de modo manual (A. Warén^o, comunicación personal). Los organismos fueron transferidos a frascos plásticos (capacidad de 250 ml) con solución preservante de alcohol etílico al 70%. Se realizaron observaciones en el estereoscopio y se utilizaron cartillas a fin de reconocer los principales grupos, niveles de organización y características morfológicas de los organismos recolectados.

II.3.2.2. Coeficiente de dispersión

El coeficiente de dispersión es un valor que permite determinar el patrón de dispersión de los parásitos en una población de huéspedes:

$$CD = S^2 / \hat{I} \quad [3]$$

Dónde S^2 es la varianza de la muestra y $\hat{I}$ es la intensidad media de infección. De modo que si el valor a obtener es igual a 1, indicará que el patrón de dispersión de los organismos en esa población es aleatorio, pero si el valor es >1 , su dispersión será agregado y si el valor es <1 , será regular.

II.3.2.3. Estructura de talla

Las conchas de los parásitos se midieron con un vernier de 0.1 milímetros de precisión. Las tomas fotográficas de los parásitos se realizaron en el microscopio estereoscópico Marca Olympus (Modelo B061) con una cámara digital Marca Sony y un ocular calibrado con una precisión de 0.001 milímetros.

^o Anders H. Warén, Department of Zoology, University of Göteborg, Box 25059, S-40031, Göteborg, Sweden.

II.3.2.4. Localización y posición de los parásitos

La figura 7 muestra la configuración normal de la testa de un erizo de mar de la familia Cidaridae (Hyman, 1955; Dafni, 1986). La localización y posición de los parásitos en la testa de *E. galapagensis*, se basó utilizando las claves taxonómicas disponibles para erizos de mar del Museo de Historia Natural de Londres (Smith, 2004). De acuerdo a Hyman (1955) los erizos de mar regulares tienen una testa pentaradiada y simétrica, integrada por diez columnas dobles de placas, cinco zonas íter-ambulacrales y cinco zonas ambulacrales. En la superficie aboral de la testa se encuentra el disco apical conformado por un anillo de diez placas enumeradas del 1 al 5 y una de estas placas, es la número dos que es más grande y está perforada por un conjunto de pequeños agujeros (visibles debajo de un microscopio) denominada madrepora (Dafni, 1986; Smith, 2004) (Fig. 7).

Según Hyman (1955) las espinas dorsales primarias en los cidáridos son grandes y poseen una masa de espinas dorsales secundarias más pequeñas alrededor, las cuales poseen una capa externa de carbonato de calcio y de magnesio, denominada corteza (Colin, 1967). Tanto las espinas dorsales nuevas y la testa se encuentran recubiertas por un tejido fino de epidermis (Lawrence, 1987).

Las espinas primarias y secundarias de *E. galapagensis* fueron analizadas cuidadosamente y extraídas de sus bases sin fracturarlas o romperlas y todos los animales que tuvieron espinas rotas o fracturadas por el efecto del proceso de extracción y manipulación, no fueron considerados para el estudio. A cada espina se le registró su posición y el cuadrante al que correspondían en la testa. Las tres posiciones analizadas fueron: (i) Aboral (ii) Oral y (iii) Lateral. Por otro lado, los cuadrantes de la testa fueron enumerados con números naturales del 1 al 5, en sentido contrario a las manecillas del

reloj. El cuadrante 2 coincide con el vértice (placa madreporita) del disco apical en la región aboral (Fig. 7).

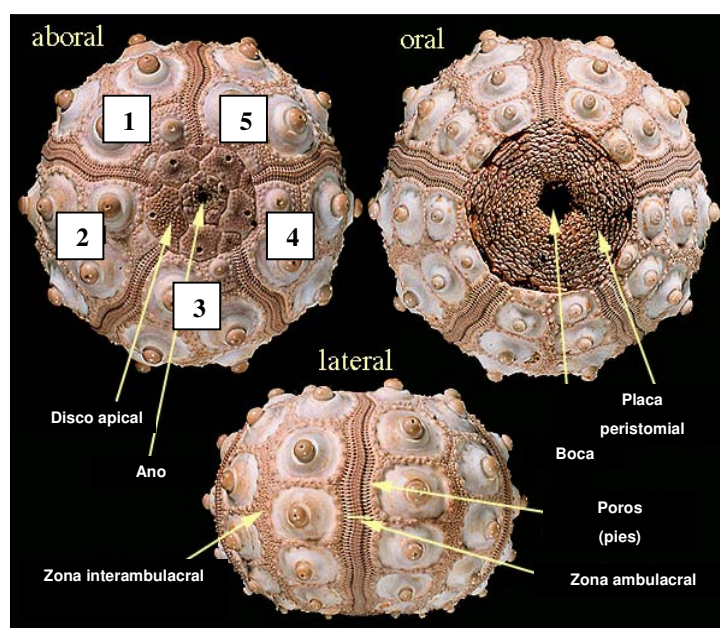


Figura 7. Esquema de la posición (Aboral, Oral y Lateral) y cuadrantes (1 al 5) de la testa del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* (Tomado de Smith, 2004).

II.3.2.5. Afectación de las espinas (Daño subletal)

La afectación parasitaria del erizo, *E. galapagensis* por el parásito, *S. shaskyi* se investigó en las espinas nuevas y viejas que mostraron perforaciones, ya sea en la cara lateral o en el extremo apical. Se denominó espina nueva a toda aquella espina que estuvo recubierta de tejido epidérmico (Lawrence 1987) y no presentó organismos incrustantes (Álvarez-Tinajero 2000). Las espinas viejas fueron aquellas que estuvieron recubiertas por

organismos incrustantes (e.g., gusanos tubícolas) y algas foliosas (e.g., *Ulva lactuca*) y no presentaron epidermis.

El estudio realizado en Punta Estrada por siete meses, permitió comparar los resultados que se obtuvieron en los veinte sitios de muestreo alrededor de la región. De modo que permite saber si la infestación de parásitos en el erizo de mar, *E. galapagensis* es un evento que ocurre alrededor del Archipiélago de modo: (i) casual, (ii) continuo en el año o (iii) marcadamente estacional.

II.3.2.6. Prevalencia e intensidad media de infección

La caracterización de cada una de las infecciones registradas por los parásitos se obtuvo utilizando los atributos propuestos por Margolis *et al.* (1982): (i) Prevalencia de infección e (ii) Intensidad media de infección.

Prevalencia de infección (P_r) es una medida de proporción numérica del número total de hospederos infectados en relación al número total de hospederos de la población, expresado en porcentaje (%):

$$P_r = N_i \times 100 / (N_i + N_u) \quad [4]$$

Dónde N_i es el número total de animales infectados y N_u es el número total de animales no infectados dentro de la población.

La Intensidad media de infección ($\hat{I}$) es una medida promedio del número de parásitos encontrados por huésped:

$$\hat{I} = N_i / (P_r \times N_p / 100) \quad [5]$$

Dónde N_i es el número total de parásitos contados, P_r es el valor de prevalencia de infección y N_p incluye, el número total de huéspedes analizados (tanto infectados como lo que no lo están).

II.3.3. Parámetro físico: temperatura

La medición de la temperatura del agua de mar se realizó a dos niveles, superficial (0.5 m) y en el fondo (entre 2 y 8 m) en ocho ocasiones: (i) al inicio de la inmersión, (ii) al inicio y al final del recorrido de los tres transectos y (iii) al final de la inmersión. Se utilizó una computadora de buceo (Modelo ZANTU) y la temperatura promedio se expresa en grados Celsius (°C).

II.3.4. Análisis e interpretación de datos

II.3.4.1. Análisis de Varianza (ANOVA)

Con el propósito de determinar si existían diferencias significativas entre las cinco variables: densidad, talla, tamaño de mandíbula, prevalencia de infección e intensidad media de infección, respecto a los dos factores: (i) intensidad por pesca (sitios CPi vs. SPi) y (ii) Unidades de Estudio (UE's: UE-Norte vs. UE-Sur) se utilizó la prueba Análisis de Varianza (ANOVA) de dos vías. En los estudios preliminares se empleó la prueba ANOVA de una vía para comprobar si existían diferencias entre las medias de las variables: profundidad y desprendimiento (día vs. noche) en cada uno de los tres sitios de estudio seleccionados. Antes de realizar el análisis de varianza de dos vías se realizó la valoración de homogeneidad de las varianzas con un alfa de 0.05. En las pruebas donde se encontraron diferencias significativas se realizaron comparaciones múltiples posthoc de LSD

utilizando una alfa de 0.05. Todos los promedios escritos en el texto se encuentran con un error de Desviación Estándar (± 1 D.E.). Para el cálculo de las pruebas estadísticas, se utilizó el paquete estadístico STATISTICA 6.0 para Windows 2000.

II.3.4.2. Prueba χ^2

La prueba χ^2 con tablas de contingencia permitió comprobar el nivel de dependencia que existía entre la posición (Aboral, Lateral y Oral), localización (1 – 5) y las espinas (Nuevas o Viejas) en las que se encontraron infectando los parásitos sobre *E. galapagensis*.

II.3.4.3. Coeficiente de correlación de Spearman (r_s)

El coeficiente de correlación de Spearman relacionó el número de parásitos recolectados en cada sitio de muestreo con el tamaño de la muestra, con el propósito de saber si hubo indicaciones que se cometió sesgos en el muestreo.

III. RESULTADOS

III.1. Estudios preliminares (Fase 1)

III.1.1. Distribución batimétrica

El erizo de mar, *E. galapagensis* (Fig. 8a) al igual que parásito, *Sabinella shaskyi* (Fig. 8b) fueron encontrados desde los 2 metros hasta los 15 metros de profundidad.

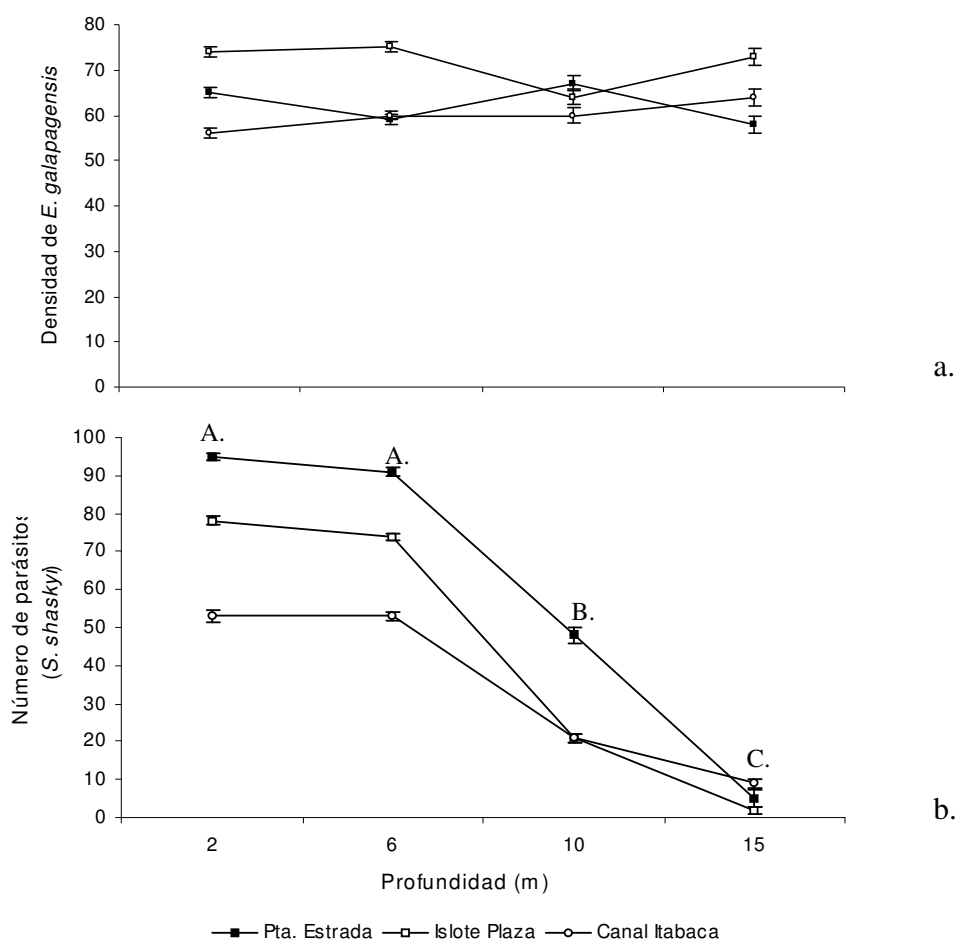


Figura 8. Distribución batimétrica en tres sitios y en cuatro profundidades. 8(a) Densidad promedio del erizo de mar, *E. galapagensis* y 8(b) Número de parásitos, *S. shaskyi* recolectados del erizo de mar. Los muestreos fueron realizados en septiembre del 2003 en la región sur-este del archipiélago de Galápagos. Letras refieren al agrupamiento de los resultados de comparaciones múltiples posthoc de LSD utilizando una alfa de 0.05. Barras indican el Error Estándar (± 1 E.E.).

Las densidades del erizo en los tres sitios de estudio y en las cuatro profundidades fueron relativamente constantes y no se encontraron diferencias significativas (Tablas 2, 3, 4) pero en lo que respecta a los parásitos, estos mostraron un patrón inverso con respecto a la profundidad, ya que el número de parásitos disminuyó a medida que aumentaba la

profundidad. El mayor número de parásitos estuvo entre los 2 y 6 metros de profundidad y el número de parásitos fue significativamente menor entre los 10 y 15 metros de profundidad (Fig. 8b). Se encontraron diferencias significativas en el número de parásitos por profundidad en los tres sitios de estudio (Fig. 8b, Tablas 5, 6, 7).

Tabla 2. Densidad de *Eucidaris galapagensis*. Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto de la profundidad en Punta Estrada (ver figura 8a). $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Profundidad (2, 6, 10, 15 m)	3	38.33	2.044	0.250
Error	4	18.75		

Tabla 3. Densidad de *Eucidaris galapagensis*. Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto de la profundidad en el Islote Plaza (ver figura 8a). $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Profundidad (2, 6, 10, 15 m)	3	51.33	0.3919	0.7662
Error	4	131.0		

Tabla 4. Densidad de *Eucidaris galapagensis*. Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto de la profundidad en el Canal Itabaca (ver figura 8a). $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Profundidad (2, 6, 10, 15 m)	3	21.46	0.6288	0.6336
Error	4	34.13		

Tabla 5. Número de parásitos, *Sabinella shaskyi*. Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto de la profundidad en Punta Estrada (ver figura 8b). $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Profundidad (2, 6, 10, 15 m)	3	3569.83	475.978	0.000015*
Error	4	7.50		

Tabla 6. Número de parásitos, *Sabinella shaskyi*. Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto de la profundidad en el Islote Plaza (ver figura 8b). $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Profundidad (2, 6, 10, 15 m)	3	2812.46	978.246	0.000003*
Error	4	2.870		

Tabla 7. Número de parásitos, *Sabinella shaskyi*. Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto de la profundidad en el Canal Itabaca (ver figura 8b). $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Profundidad (2, 6, 10, 15 m)	3	1019.45	143.082	0.000159*
Error	4	7.125		

III.1.2. Desprendimiento de los parásitos (día vs. noche)

Se analizaron 2047 erizos de mar y se recolectaron 830 parásitos. El 93% de los parásitos fueron recolectados en horas de la mañana. Las concentraciones del ectoparásito fueron significativamente más bajas por la noche que en el día (Fig. 9, Tablas 8, 9, 10).

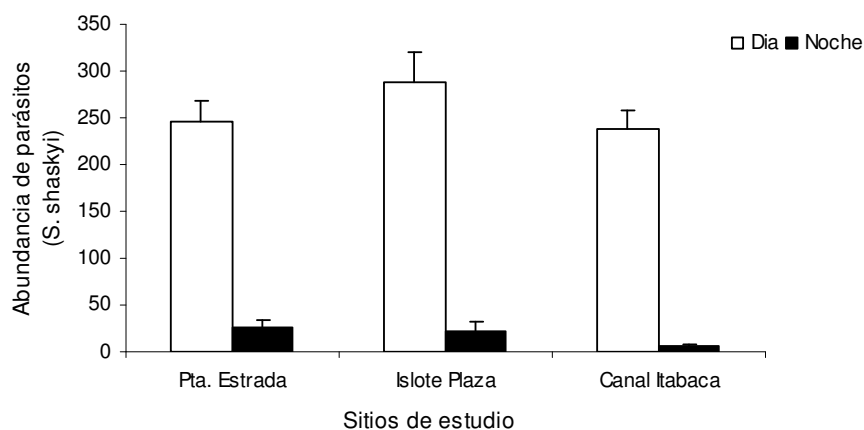


Figura 9. Abundancia del parásito, *S. shaskyi* en el erizo de mar, *E. galapagensis*. Los muestreos se realizaron en tres sitios y en dos horarios, día y noche. Los muestreos fueron realizados en septiembre del 2003 en la región sur-este del archipiélago de Galápagos. Barras indican la Desviación Estándar (± 1 D.E.).

Tabla 8. Número de parásitos, *Sabinella shaskyi*. Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto día versus noche en Punta Estrada (ver figura 9). $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Día vs. Noche	1	8140.17	76.9150	0.000932*
Error	4	105.83		

Tabla 9. Número de parásitos, *Sabinella shaskyi*. Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto día versus noche en el Islote Plaza (ver figura 9). $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Día vs. Noche	1	11881.50	79.8309	0.000868*
Error	4	148.83		

Tabla 10. Número de parásitos, *Sabinella shaskyi*. Análisis de varianza (ANOVA) de un factor considerando el efecto día versus noche en el Canal Itabaca (ver figura 9). $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Día vs. Noche	1	8970.67	80.57485	0.000852*
Error	4	111.33		

III.2. Estudios en detalle (Fase 2)

III.2.1. *Eucidaris galapagensis* (Huésped)

III.2.1.1. Distribución y abundancia

Un total de 24818 erizos de mar (*E. galapagensis*) fueron contados en los 20 sitios de muestreo y se observó una amplia distribución alrededor de la región sur-este del Archipiélago. En orden de abundancia, encontramos que *E. galapagensis* fue la especie más abundante, seguida por las especies *Lytechinus semituberculatus*, *Tripnesutes depressus* y *Diadema mexicanum* (Fig. 10). Los valores del índice de dispersión encontrados para sitios con distintos niveles de intensidad por pesca, fueron: $I\delta = 1.29$ (CPi) y $I\delta = 1.71$ (SPi) y los valores para las dos unidades de estudio, UE-Norte y UE-Sur,

fueron: $I\delta = 1.33$ y $I\delta = 1.30$, respectivamente. El 63% de los erizos de mar, *E. galapagensis* estuvo concentrado en sitios CPi.

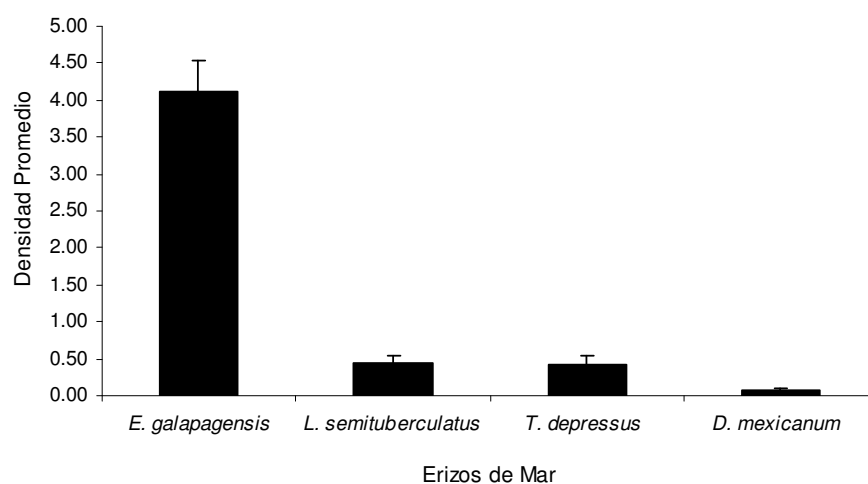


Figura 10. Abundancia promedio de las cuatro especies de erizos de mar más representativas de la región sur-este del archipiélago de Galápagos, durante los meses de octubre a noviembre del 2003. Barras indican Desviación Estándar (± 1 D.E.).

III.2.1.2. Densidad poblacional

No se encontraron diferencias significativas en las densidades de erizos entre los sitios con distintos niveles de intensidad por pesca (CPi vs. SPi) y entre ambas unidades de estudio (UE's) (Tabla 11). Se observó que existe un patrón de altas densidades en los sitios CPi (Fig. 11a) y UE-Sur (Fig. 11b).

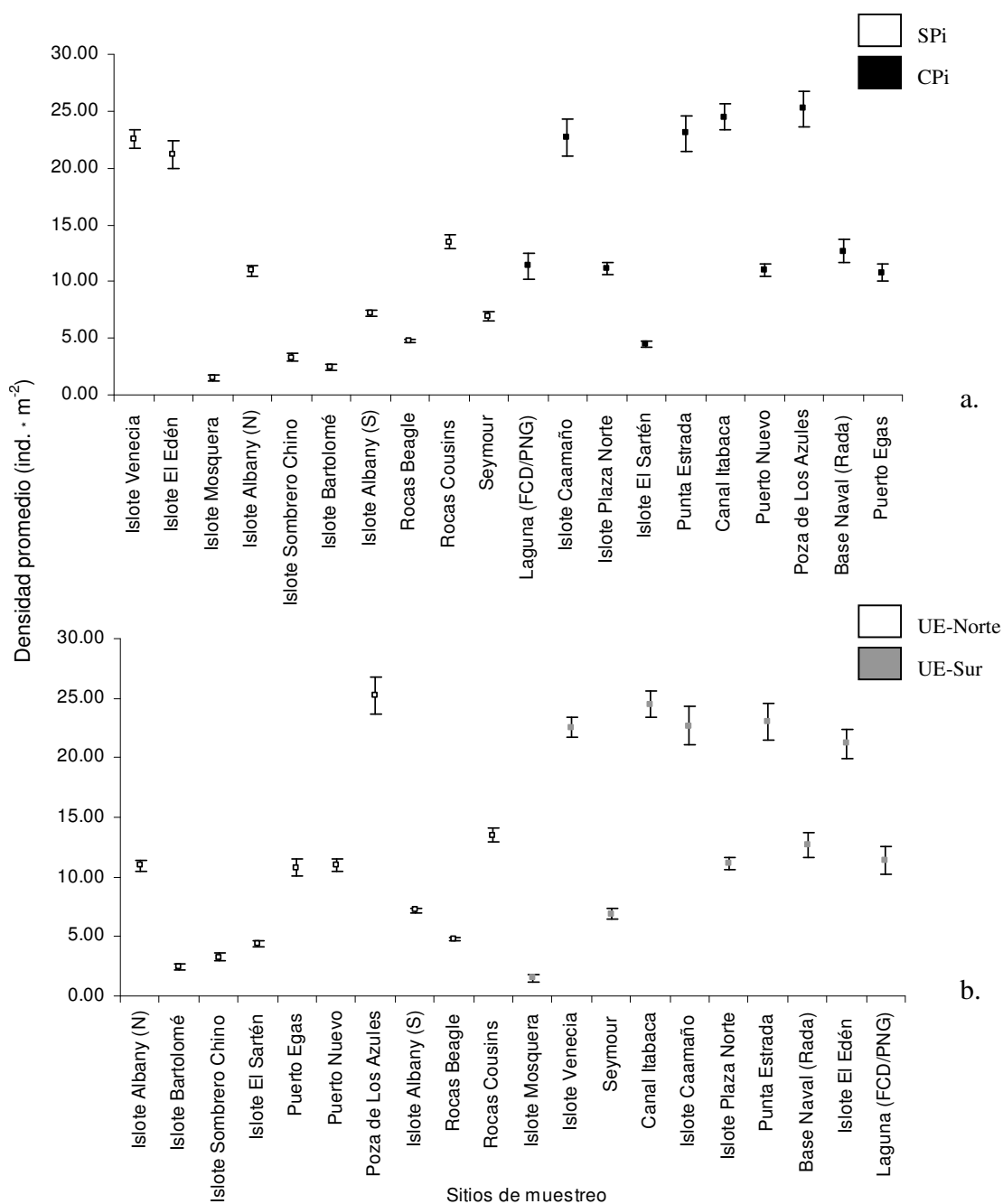


Figura 11. Densidad promedio poblacional (ind. · m⁻²) del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* en 20 sitios de muestreo en la región sur-este del archipiélago de Galápagos, durante los meses de octubre a noviembre del 2003. 11(a) Intensidad por pesca (CPi y SPi) y 11(b) UE's (UE-Norte y UE-Sur). Las barras indican el Error Estándar (± 1 E.E.).

Tabla 11. Densidad de *Eucidaris galapagensis*. Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de la intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago (ver figuras 11a, b). $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Intensidad de pesca	1	127.7	2.374	0.143
UE's	1	137.8	2.562	0.129
Intensidad * UE's	1	1.97	0.036	0.850
Error	16	53.796		

III.2.1.3. Estructura de tallas

El tamaño promedio del diámetro de la testa del erizo de mar, *E. galapagensis* fue 4.2 ± 1.1 cm. Los tamaños mínimo y máximo fueron 0.6 cm y 6.6 cm, respectivamente. Las figuras 12a y 12b, muestran la distribución de frecuencias de tallas en sitios de muestreo SPi y CPi, respectivamente. En los sitios SPi hubo una disminución en el número de erizos con tallas comprendidas entre 3.0 cm y 4.5 cm (Fig. 12).

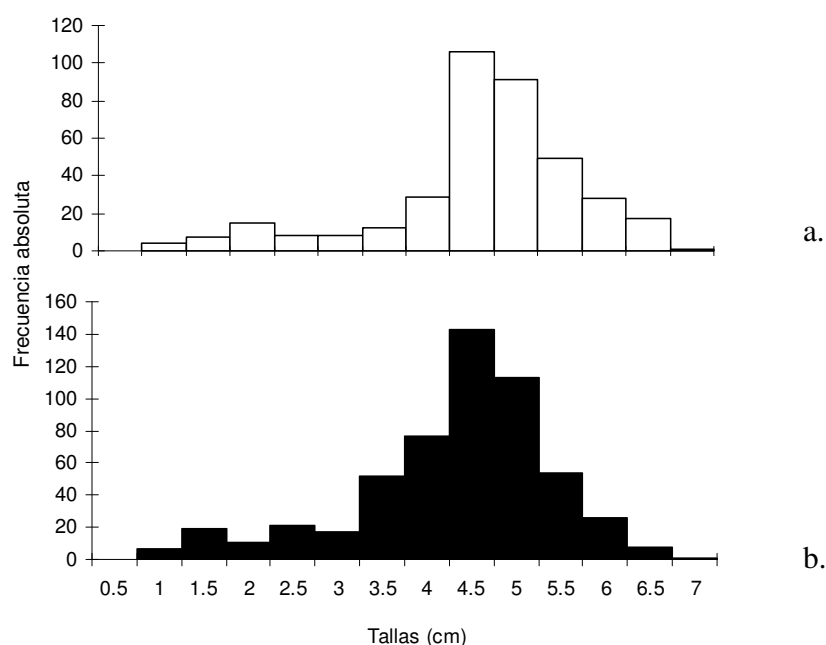


Figura 12. Distribución de frecuencia de tallas del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis*: 12(a) sitios SPi y 12(b) sitios CPi. (N = 925).

Los animales más pequeños (talla promedio = 3.9 ± 0.75 cm) fueron encontrados en los sitios CPi de la UE-Sur y los animales más grandes (talla promedio = 4.7 ± 1.1 cm) estuvieron en los sitios SPi de la UE-Norte (Fig. 13). Se encontró una interacción significativa en las talla promedio de los erizos sólo en la UE-Norte respecto al efecto por pesca (Fig. 13, Tabla 12). Las tallas mínima y máxima de los erizos de mar que tuvieron sus espinas infectadas por parásitos fueron 1.4 cm y 6.4 cm, respectivamente.

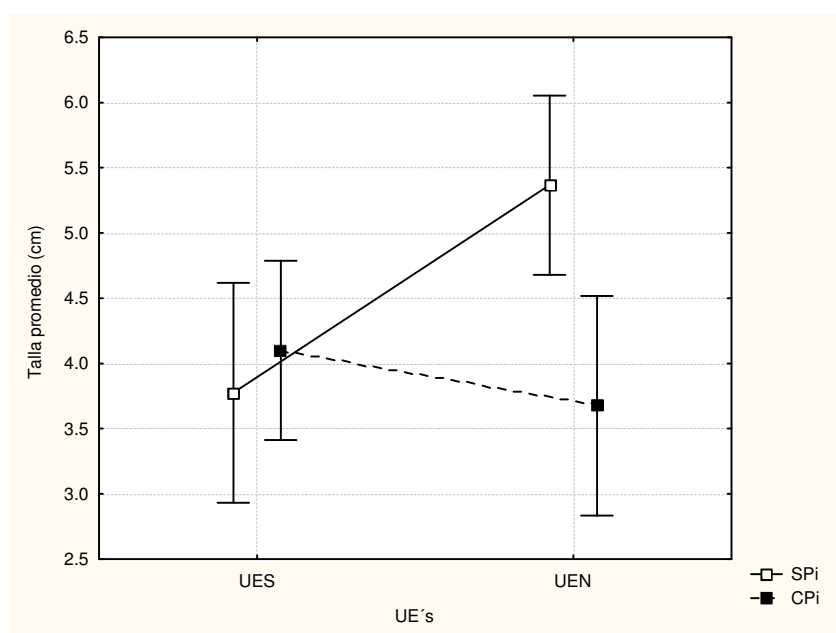


Figura 13. Talla promedio del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago, durante los meses de octubre – noviembre del 2003. Barras indican intervalos de confianza del 95%. (N = 925).

Tabla 12. Talla promedio del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis*. Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de la intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago (ver figura 13) $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Intensidad por pesca	1	2.241	3.555	0.077
UE's	1	1.633	2.590	0.127
Intensidad * UE's	1	4.880	7.740	0.0133*
Error	16	0.6305		

III.2.1.4. Tamaño de la mandíbula (Linterna de Aristóteles)

El tamaño de la mandíbula (Linterna de Aristóteles) del erizo de mar, *E. galapagensis* fue bastante variable. La mandíbula más grande fue de 3.4 cm y la más pequeña de 1.1 cm. Los animales que tuvieron mandíbulas más pequeñas (tamaño promedio = 2.29 ± 0.08 cm) fueron encontrados en los sitios CPi de la UE-Sur (Fig. 14) y los animales con mandíbulas más grandes (tamaño promedio = 2.55 ± 0.09 cm) estuvieron en los sitios SPi de la UE-Norte (Fig. 14).

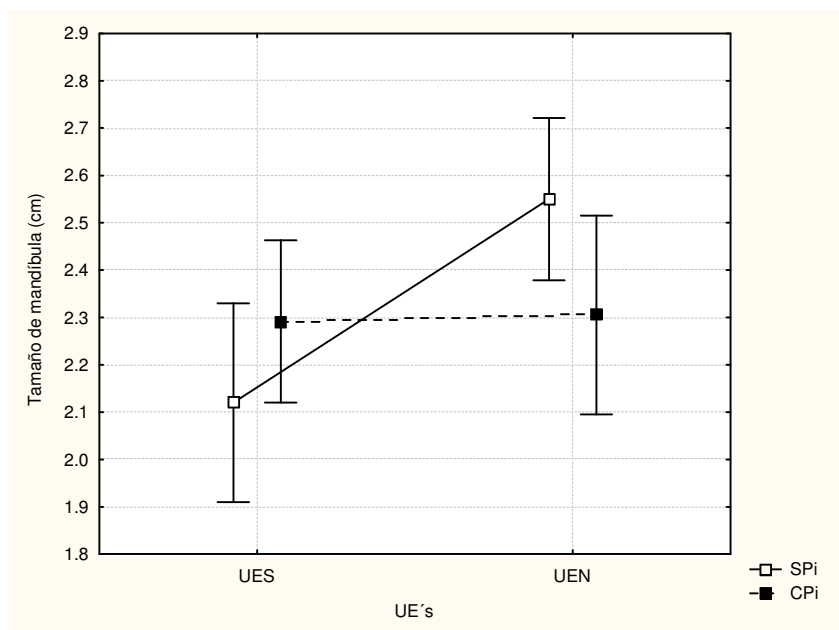


Figura 14. Tamaño promedio de la mandíbula (Linterna de Aristóteles) del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago, durante los meses de octubre – noviembre del 2003. Barras indican intervalos de confianza al 95%. (N = 925).

No hubo diferencia significativa en el tamaño promedio de la mandíbula de los individuos en los sitios CPi versus SPi (Tabla 13) pero si hubo diferencias significativas en los sitios de las dos UE's (Tabla 13). Se encontró una interacción significativa en el

tamaño de la mandíbula de los erizos sólo en la UE-Norte respecto al efecto por pesca (Fig. 14, Tabla 13).

Tabla 13. Tamaño de las mandíbulas (Linternas de Aristóteles) del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis*. Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de la intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago (ver figura 14) $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Intensidad por pesca	1	0.0065	0.165	0.690
UE's	1	0.2359	6.017	0.026*
Intensidad * UE's	1	0.2083	5.315	0.034*
Error	16	0.0392		

III.2.2. *Sabinella shaskyi* (Parásito)

III.2.2.1. Distribución y abundancia

Un total de 3915 parásitos fueron recolectados en los 20 sitios de muestreo. *S. shaskyi* al igual que su huésped (*E. galapagensis*) tuvieron una amplia distribución alrededor de la región de estudio. En orden de abundancia, *S. shaskyi* fue la especie de ectoparásito perteneciente a la familia Eulimidae más dominante encontrada en la región sur-este del Archipiélago. *S. shaskyi* mostró un patrón de dispersión agregado, correspondiente a un coeficiente de dispersión de 8.05. El 75% de los parásitos estuvieron concentrados en los sitios SPi, pero no se encontraron diferencias significativas en las concentraciones de parásitos en los sitios con distintos niveles de intensidad por pesca (Cpi vs. SPi) ni en las dos UE's (UE-Norte vs. UE-Sur) (Tabla 14).

Tabla 14. Número de parásitos, *Sabinella shaskyi* sobre el erizo, *E. galapagensis*. Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de la intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago, $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Intensidad por pesca	1	192E3	3.725	0.072
UE's	1	5,057	0.098	0.758
Intensidad * UE's	1	2,755	0.054	0.820
Error	16	51,439		

III.2.2.2. Localización y posición de los parásitos

De los 1549 erizos de mar revisados, se evidenció que el parásito tuvo preferencias en la localización y posición sobre el huésped en relación con su desarrollo ontogénico: (i) caminando libremente sobre las espinas en la fase de juveniles y adultos, (ii) al interior de las espinas en la fase de adultos reproductivos y (iii) entre las espinas más pequeñas del exoesqueleto como nuevos reclutas.

III.2.2.3. Prevalencia de la infección

Del total de sitios muestreados con distintos niveles de intensidad por pesca, el treinta y cinco por ciento de ellos alcanzaron elevados valores de prevalencia de infección (entre el 57% y 86%). Los sitios SPi alcanzaron el valor promedio de prevalencia de infección más alto (57.63%) comparado con el bajo valor promedio de los sitios CPi (20.94%) (Fig. 15a, b). En la UE-Sur, particularmente en un solo sitio (sitio CPi) se registró el valor de 0% (Fig. 15a, b).

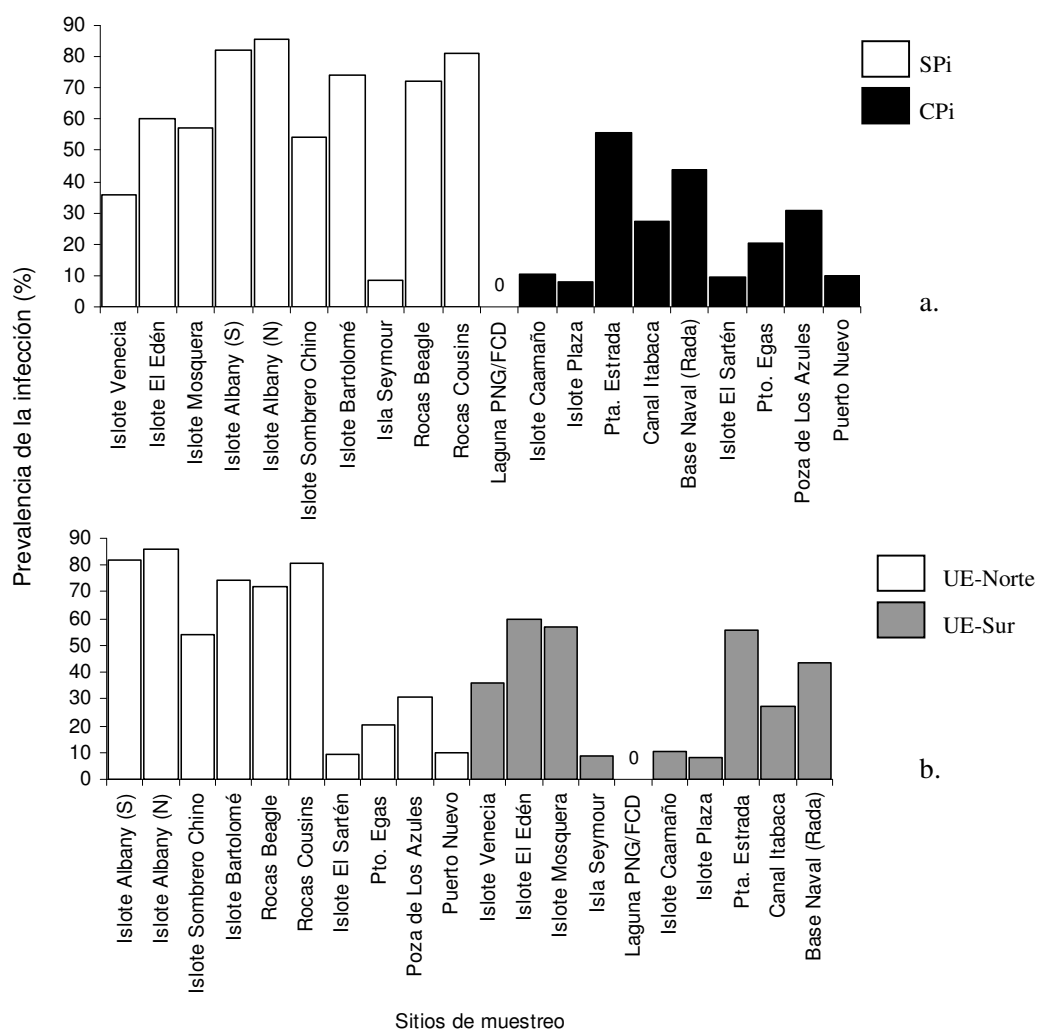


Figura 15. Prevalencia de la infección del gasterópodo parásito, *Sabinella shaskyi* en el erizo, *E. galapagensis*, durante los meses de octubre a noviembre del 2003: 15(a) CPi y SPi y 15(b) UE-Norte y UE-Sur.

Se encontró una interacción significativa en la prevalencia de infección por parásitos sólo en la UE-Norte respecto al efecto por pesca (Fig. 16, Tabla 15).

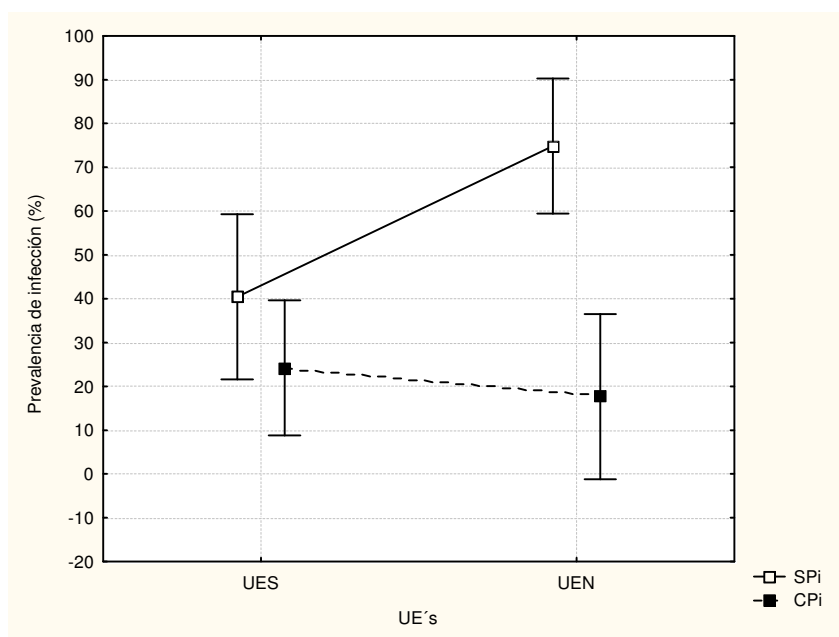


Figura 16. Prevalencia de infección en el erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago, durante los meses de octubre – noviembre del 2003. Barras indican intervalos de confianza al 95%.

Tabla 15. Prevalencia de la infección en el erizo de mar, *E. galapagensis* por el parásito, *S. shaskyi*. Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de la intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago (ver figura 16). $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Intensidad por pesca	1	6,460.9	20.408	0.0003*
UE's	1	934.28	2.951	0.105
Intensidad * UE's	1	2,017.7	6.373	0.0225*
Error	16	316.59		

El número de parásitos encontrado por localidad no estuvo relacionado con el tamaño de la muestra ($r_s = 0.55$, $p > 0.05$, $n = 20$) por lo que no hay indicaciones de que se hayan cometido sesgos al obtener un número variable de organismos por localidad.

III.2.2.4. Intensidad media de infección

La figura 17 muestra la intensidad media de infección en los erizos de los 20 sitios de muestreo, correspondiente a sitios CPi y SPi (Fig. 17a) y UE's (Norte y Sur) (Fig. 17b).

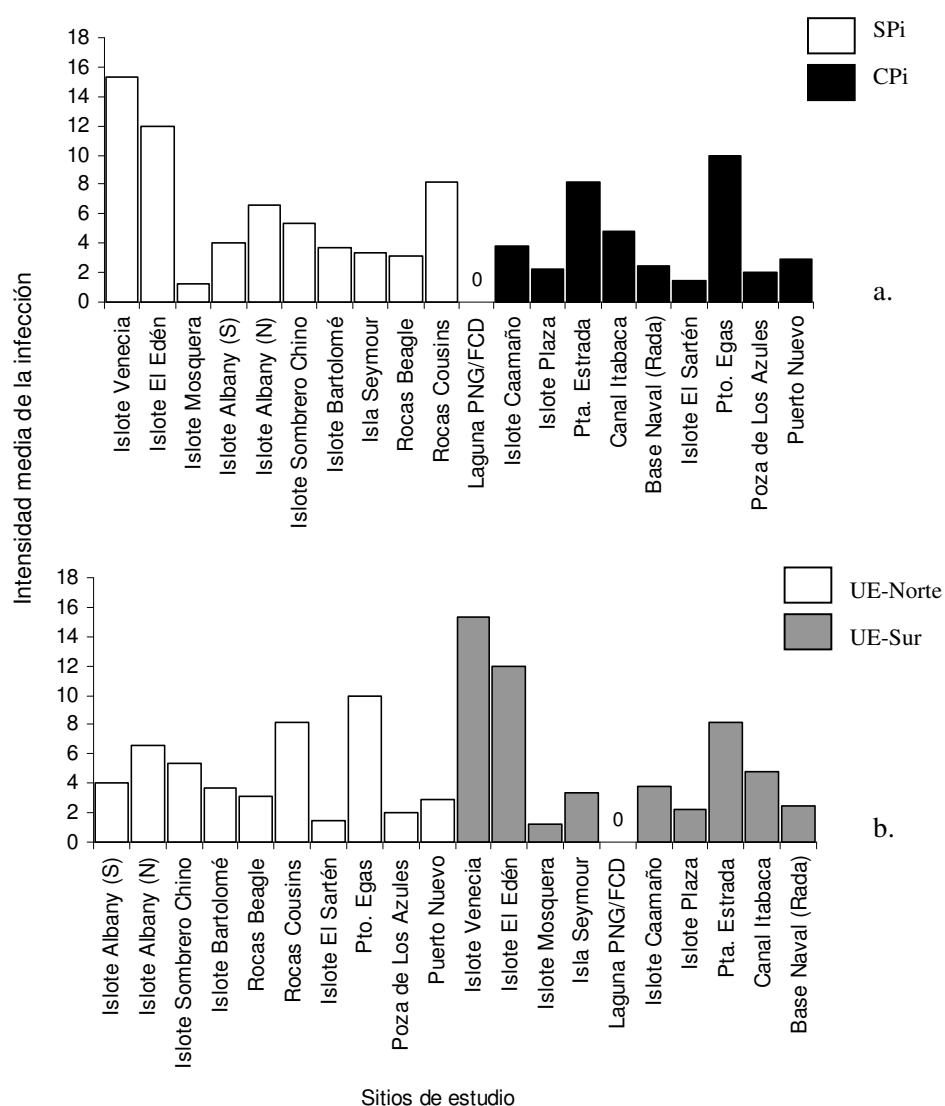


Figura 17. Intensidad media de infección del gasterópodo parásito, *Sabinella shaskyi* en el erizo, *E. galapagensis*, durante los meses de octubre a noviembre del 2003: 17(a) CPi y SPi y 17(b) UE-Norte y UE-Sur.

No se encontraron diferencias significativas entre los sitios con distintos niveles de intensidad por pesca y UE's (Tabla 16). Los valores más altos de intensidad media de infección fueron encontrados en sitios SPi, donde el valor promedio fue 4.72 parásitos*erizo⁻¹ (valores que fluctuaron entre 2.1 parásitos*erizo⁻¹ y 5.9 parásitos*erizo⁻¹) y el valor promedio para sitios CPi fue 3.94 parásitos*erizo⁻¹ (valores que fluctuaron entre 3.0 parásitos*erizo⁻¹ y 5.0 parásitos*erizo⁻¹).

Tabla 16. Intensidad media de la infección en el erizo de mar, *E. galapagensis* por el parásito, *S. shaskyi*. Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de la intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago (ver figuras 17a, b). $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Intensidad por pesca	1	36.616	2.432	0.138
UE's	1	6.379	0.424	0.524
Intensidad * UE's	1	13.438	0.893	0.358
Error	16	15.0546		

III.2.2.5. Afectación de las espinas (Daño subletal)

Con base en la revisión de un total de 2455 espinas, los distintos niveles de daño y afectación que fueron observados en el erizo, *E. galapagensis* son sintetizados en la tabla 17. Un animal adulto con una talla promedio de 4.4 cm puede llegar a tener un promedio de 79 espinas y en casos extremos por la afectación de parásitos, pudieran verse afectadas entre el 25% y el 42% de sus espinas nuevas. Se midieron 1916 espinas, donde la longitud promedio de las espinas de la región oral y aboral y lateral fueron de 0.3 ± 0.1 cm y 5.7 ± 0.91 cm, respectivamente. El ancho de las espinas primarias de las regiones aboral y lateral fue 0.5 ± 0.11 cm. La longitud promedio de las espinas afectadas fue 2.8 ± 0.89 cm y el

ancho de las espinas afectadas varió notablemente considerando que las espinas que mostraron signos de inflamación, pudiéndose registrar medidas del doble del grosor normal (1.7 ± 0.2 cm).

Tabla 17. Síntesis de los niveles de daño (Nivel I a Nivel IV) y de afectación subletal (Nulo a Alto) en el erizo de mar, *E. galapagensis* (N = 1549) por el gasterópodo parásito, *Sabinella shaskyi* durante los meses de octubre a noviembre del 2003. La designación de ‘Alto’ implica que el promedio de erizos afectados por el parásito resultó alto para las características aquí descritas.

Niveles de daño	Afectación subletal	Descriptores e implicaciones
I	Nulo	El 100% de las espinas de los huéspedes no evidencian daño alguno. Casi no hay parásitos sobre la testa y entre las espinas. Espinas completas, bien articuladas, sin cambio de color, sin inflamación. De modo general los ligamentos se encuentran intactos. Abrasión por efecto de la energía del oleaje y fuertes corrientes. Inicio de desgaste en la puntas (bioerosión) debido a procesos corrosivos (e.g., forrajeo). Numerosas espinas nuevas. No hay presencia de organismos incrustantes.
II	Leve a Moderado	Entre el 25% y 50% de las espinas (viejas o nuevas) de los erizos evidenciaron cicatrices producto de intentos fallidos de parasitación. Número promedio de parásitos adultos encontrado por huésped (2) y sin evidencias de adherencia al huésped. Los parásitos se mueven libremente sobre la testa y entre las espinas (primarias y secundarias). No existe deformación de espinas ni cambio de coloración. Escasa producción de nuevas espinas. Presencia de organismos incrustantes, existiendo desgaste en las capas superficiales de las espinas viejas.
III	Moderado a Alto	El 50% y 75% de las espinas nuevas de los hospederos evidencian daños (proceso inicial de inflamación y adelgazamiento de las espinas) con abrasión localizada y perforaciones en los extremos y caras laterales de las espinas primarias y secundarias (regiones aboral, oral y lateral). Fracturas en los extremos de las espinas y adelgazamiento de las bases. Las espinas poseen cápsulas de huevos de parásitos en su interior (cavernas profundas). Número promedio de parásitos adultos por huésped (4). Pocos organismos incrustantes y una alta producción de espinas nuevas.
IV	Alto	Entre el 75% y 100% de las espinas nuevas de los hospederos evidencian daños severos por el efecto de la abrasión, espinas fracturadas. Hay un desgaste bien marcado de las espinas (primarias y secundarias). El número promedio de parásitos por huésped (12). Las espinas poseen cápsulas de huevos de parásitos en su interior. Baja presencia de organismos incrustantes. No hay producción de nuevas espinas.

Los procesos inflamatorios y degenerativos que ocurren en el tejido de la epidermis de las espinas nuevas que fueron afectadas por los parásitos se muestran en las figuras 18a, b, c. En la mayoría de los casos, pero no en todos (cuando las tuvieron presencia de

parásitos) los daños evidenciados sobre las espinas de los huéspedes estuvieron acompañados por la producción de abundante secreción amarillenta transparente. Las espinas produjeron esta secreción con la presencia de parásitos a su interior y cápsulas de huevos recubrieron las paredes internas de las espinas que habían sido perforadas.

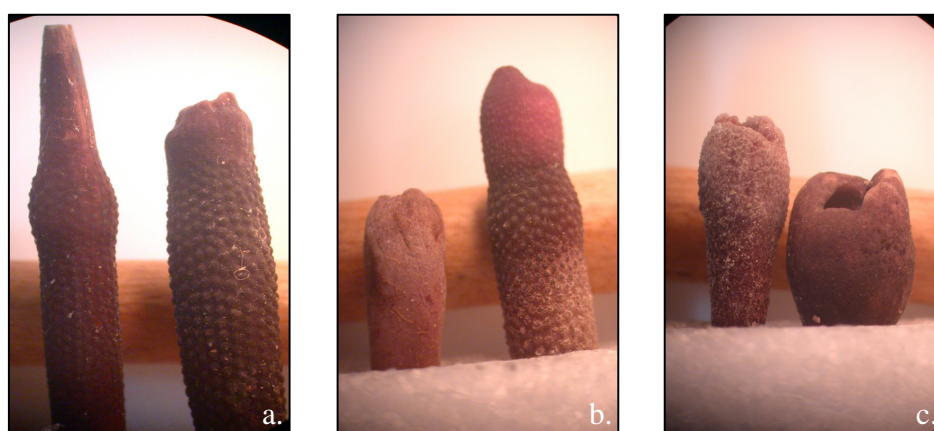


Figura 18. Procesos degenerativos e inflamatorios en las espinas primarias y secundarias del erizo de mar, *E. galapagensis* afectadas por el parásito, *S. shaskyi*: 18(a) perforación en la parte media de la espina hasta alcanzar el ecuador de la espina y la corteza pierde su ornamentación granular y cambia de color, existe adelgazamiento, 18(b) existen fracturas y las perforaciones generan un hinchazón en la parte media de la espina y 18(c) cavernas profundas y expuestas.

La figura 19 muestra el número de espinas dañadas por *S. shaskyi* en sitios CPi vs. SPi. En los sitios SPi, los erizos fueron más afectados hasta con un 83% de afectación en sus espinas (Fig. 19).

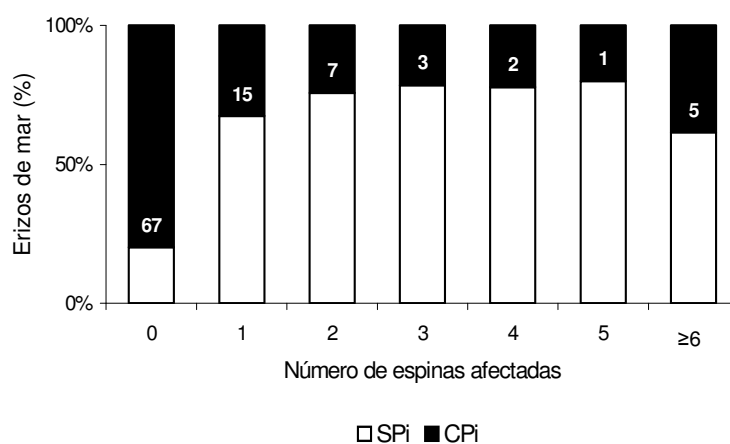


Figura 19. Número de espinas dañadas (expresado en porcentaje) en el erizo de mar, *E. galapagensis* por el gasterópodo ectoparásito, *S. shaskyi*. (N = 1549).

El número máximo de parásitos adheridos sobre una misma espina fue siete (Fig. 20a, b). En casos extremos se recolectaron hasta 17 parásitos de un mismo huésped con cuatro espinas severamente inflamadas. Hubo un caso extraordinario (en un sitio SPi de la UE-Sur) de un erizo de mar (5.1 ± 0.7 cm) con 63 parásitos.

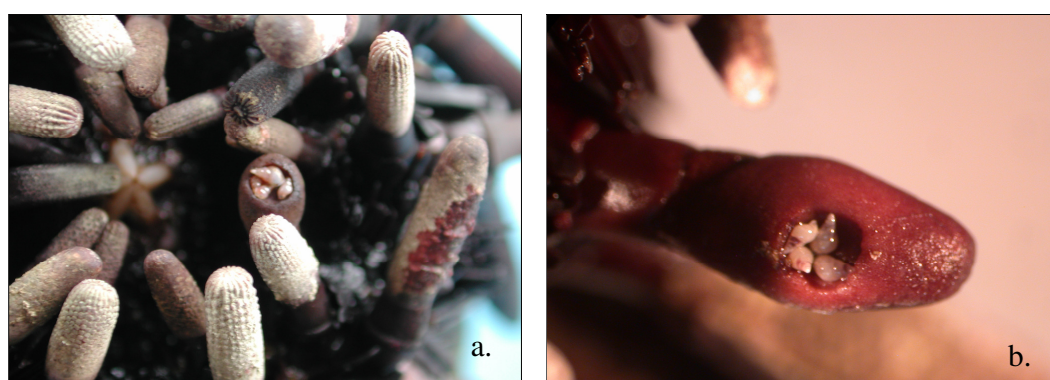


Figura 20. Espinas secundarias de la región oral del erizo de mar, *E. galapagensis*. Se observa afectación reciente por parásitos: 20(a) extremo apical con seis parásitos, cuadrante 3 y 20(b) cara lateral con cinco parásitos, cuadrante 4.

Al considerar la tabla 17, entre los casos registrados con nivel de daño IV y afectación subletal alta, hubo el caso de un hospedero con 17 parásitos en cuatro de sus espinas (4, 5, 3 y 5 parásitos). De modo general, los parásitos preferentemente se asentaron sobre espinas nuevas recubiertas de epidermis (51%) de las regiones aboral (48%) y lateral (36%) en los cuadrantes 3, 4 y 5 (Prueba Ji-Cuadrado, $p < 0.05$) siendo las combinaciones más frecuentes: 3, 4, 5 aboral y lateral (Tabla 18).

Tabla 18. Número total de espinas afectadas en el erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* considerando las tres regiones de la testa (aboral, lateral y oral) y los cinco cuadrantes (1 – 5). Las letras V y N indican que las espinas fueron viejas y nuevas, respectivamente. Los datos corresponden a los 20 sitios de muestreo, alrededor de la región sur-este del Archipiélago, durante los meses de octubre a noviembre del 2003 (N = 1913).

Cuadrantes	Regiones								
	Aboral			Lateral			Oral		
	V	N	T	V	N	T	V	N	T
1	60	90	150	54	94	148	26	31	57
2	37	70	107	32	46	78	24	26	50
3	106	140	246	68	88	156	27	33	60
4	91	111	202	60	83	143	37	37	74
5	76	133	209	66	95	161	36	36	72
Total	370	544	914	280	406	686	150	163	313

Las perforaciones en las espinas se encontraron preferentemente sobre la corona y cara lateral (59% y 40%, respectivamente) con y sin parásitos y con parásitos (Figs. 21a, b y 22a, b). Las espinas viejas estuvieron densamente recubiertas de algas foliosas y crustosas (ver figura 1) y organismos incrustantes (Fig. 22a-d). Las espinas afectadas por parásitos mostraron cicatrices y hubo producción de moco (Fig. 23a-e).



Figura 21. Espinas primarias del erizo *E. galapagensis* completamente inflamadas (Nivel de daño IV) de la región lateral del cuadrante 3 con afectación reciente por parásitos con cápsulas de huevos a su interior: 21(a) espina perforada en el extremo apical sin presencia de parásitos y 21(b) espina perforada en la cara lateral interior con seis parásitos en su interior.

Las espinas dañadas por los parásitos producen moco, lo cual se observa que ocurre de modo inmediato desde cuando el hospedero siente que el parásito ha empezado a raspar la corteza de la espina, aunque de modo aparente no se muestren lesiones ni se observen daños severos sobre la espina (Fig. 25).

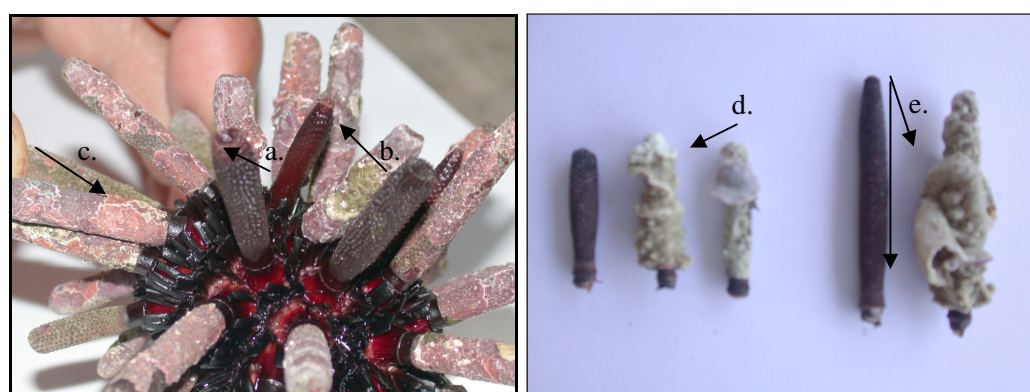


Figura 22. Espinas de *Eucidaris galapagensis*. Las flechas señalan: a,b) espinas nuevas (recubiertas de epidermis) perforadas en sus extremos apicales, c) espinas viejas recubiertas de algas crustosas y d,e) espinas viejas recubiertas de organismos incrustantes.

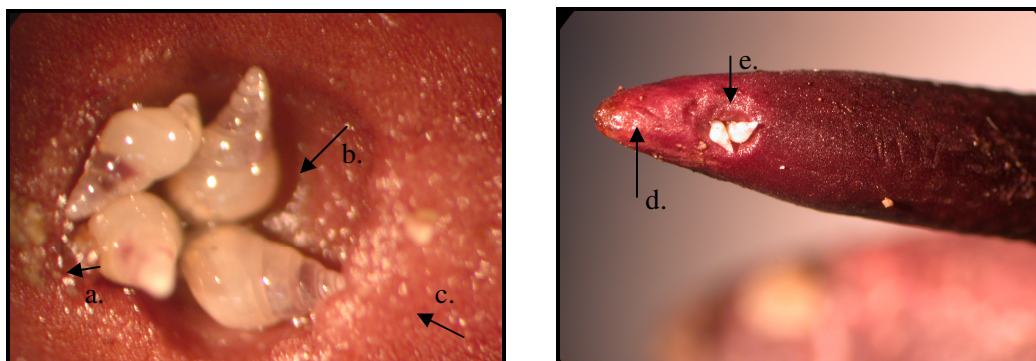


Figura 23. Detalle de parásitos, *Sabinella shaskyi* sobre dos espinas de dos hospederos distintos (*E. galapagensis*): (a) producción de secreción a manera de moco de color transparente alrededor del área afectada, (b) huella circular producto de la actividad de los parásitos con una coloración ligeramente más clara que la espina, (c) epidermis severamente inflamada, evidenciando un cambio de coloración en las espinas de marrón (condición normal) a rojo magenta (condición inflamada), (d) desgaste del lado interno de la punta de una espina (proceso de adelgazamiento) por la actividad de los parásitos, y (e) las bandas circulares producidas por el pie del parásito evidencian movimientos de rotación para alimentarse.



Figura 24. Producción de moco producto de la irritación de la epidermis de una espina del erizo, *E. galapagensis*. La flecha señala el moco generado alrededor del parásito (*S. shaskyi*) donde el parásito se encontraba raspando la corteza de la espina.

Al interior de las espinas infectadas por parásitos tuvieron cápsulas de huevos de color translúcido (Fig. 25). Se contaron un total de hasta ocho cápsulas al interior de una espina.



Figura 25. Al interior de las paredes de una espina fracturada de la región aboral (cuadrante 3) del huésped (*Eucidaris galapagensis*) se encuentran dos gasterópodos, *Sabinella shaskyi* y dos cápsulas de huevos (flechas de color blanco). La flecha de color negro indica la secuencia de cicatrices formadas en una hilera de pliegues epidérmicos formados por el huésped que recubrían la parte distal del hocico de *S. shaskyi*.

III.2.3. Epifauna asociada a *Eucidaris galapagensis*

Un total de 1549 erizos de mar fueron revisados y se encontró que sobre ellos había una epifauna asociada constituida por diferentes taxas, conformada por más de 29 especies. De éstas, las más predominantes en número de especies fueron las taxa Crustacea (34.5%) y Bivalvia (20.7%). Algunas de las especies que fueron encontradas no tuvieron preferencia alguna en cuanto a su posición sobre las espinas del erizo y respecto a la abundancia de espinas cubiertas por algún grupo o especie, no fue constante. Las espinas periproctales de

mayor tamaño estuvieron cubiertas de epibiontes y las espinas peristómicas que son de menor tamaño, no tuvieron ningún epibiónte. En todos los erizos de mar analizados hubo cangrejos braquiuros y se encontró un patrón en la abundancia que fue mayor en los sitios CPi.

III.2.3.1. Abundancia de cangrejos

De un total de 1549 erizos de mar, se recolectaron 1211 cangrejos pequeños. Del total de erizos analizados, el 73% tuvo cangrejos sobre y entre sus espinas (Fig. 26).



Figura 26. Cangrejo epibionte asociado a las espinas del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* en la región sur-este del archipiélago de Galápagos, desde los meses de septiembre del 2003 hasta abril del 2004.

III.2.3.2. Prevalencia de cangrejos

Los valores de prevalencia de cangrejos encontrados en los erizos de mar en sitios CPi y SPi y en las dos UE's, son mostrados en la figura 27. El valor promedio de

prevalencia de cangrejos fue significativamente más alto (72%) en los sitios CPi, que en los sitios SPi (valor promedio = 16%) (Tabla 19). Se encontró una interacción significativa en la prevalencia de cangrejos sólo en la UE-Norte (CPi * UE-Norte = 86.5%) respecto al efecto por pesca (Fig. 27, Tabla 19).

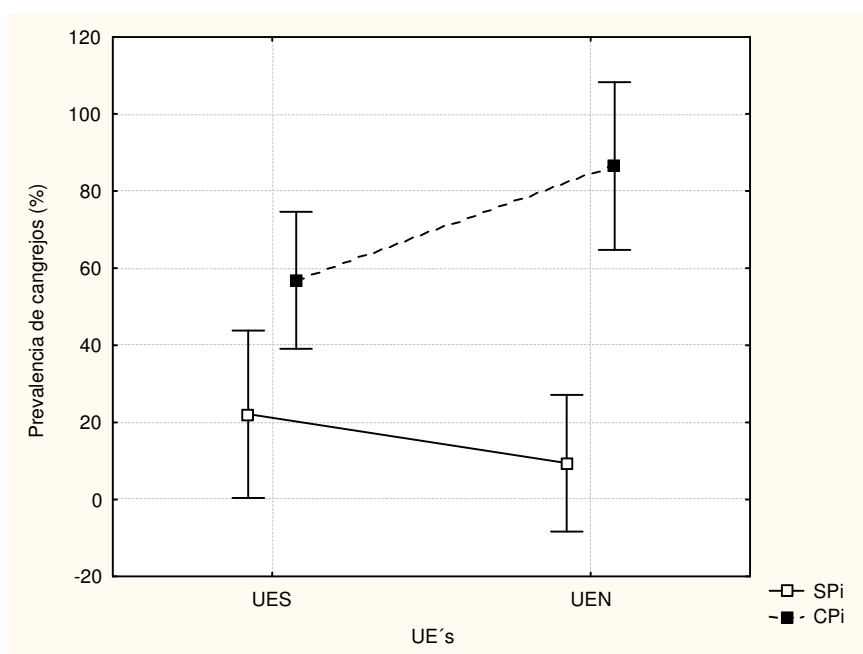


Figura 27. Prevalencia de cangrejos epibiontes en el erizo de mar, *E. galapagensis*, durante los meses de octubre a noviembre del 2003. Barras indican intervalos de confianza al 95%.

Tabla 19. Prevalencia de cangrejos en el erizo de mar, *E. galapagensis*. Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago (ver figura 27). $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Intensidad por pesca	1	14991.91	35.69894	0.000019*
UE's	1	344.17	0.81955	0.3787
Intensidad * UE's	1	2153.20	5.12722	0.037799*
Error	16	419.95		

III.2.3.3. Intensidad media de cangrejos

El valor promedio de la intensidad media de cangrejos asociados al erizo, *E. galapagensis* fue significativamente menor en sitios SPi (1.05 cangrejo*erizo⁻¹) que en los sitios CPi (1.96 cangrejo*erizo⁻¹) (Fig. 28, Tabla 20). No hubo interacción entre ambos factores (Tabla 20).

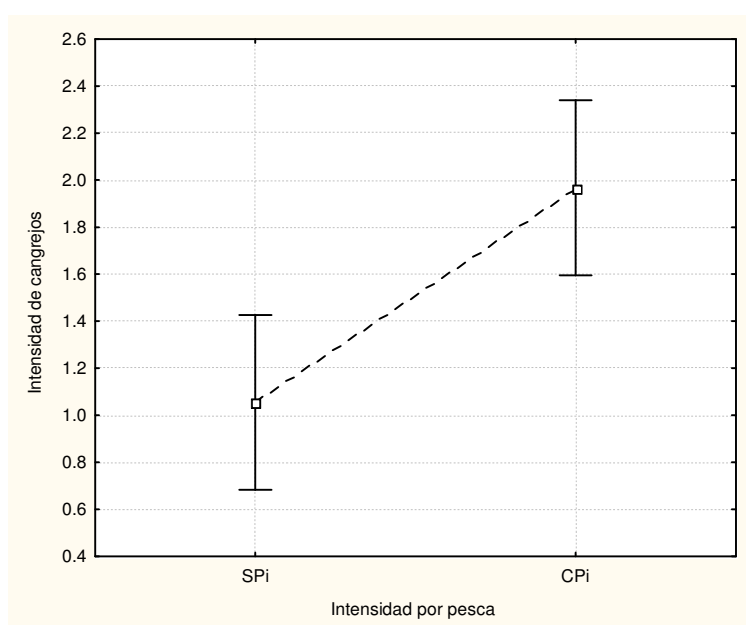


Figura 28. Intensidad media de cangrejos epibiontes en el erizo de mar, *E. galapagensis* durante los meses de octubre a noviembre del 2003. Barras indican intervalos de confianza al 95%.

Tabla 20. Intensidad media de cangrejos en el erizo de mar, *E. galapagensis*. Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago (ver figura 28). $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Intensidad por pesca	1	3.997	13.54	0.002*
UE's	1	0.024	0.082	0.778
Intensidad * UE's	1	0.0004	0.001	0.970
Error	16	0.2953		

III.2.3.4. Abundancia de parásitos y cangrejos

Se encontró un efecto directo entre la abundancia del parásito y los cangrejos asociados al erizo de mar (*E. galapagensis*) en los veinte sitios de muestreo, alrededor de la región sur-este del Archipiélago, ya que el número de gasterópodos parásitos (*S. shaskyi*) sobre las espinas del erizo, decreció cuando el número de cangrejos fue alto (Fig. 29).

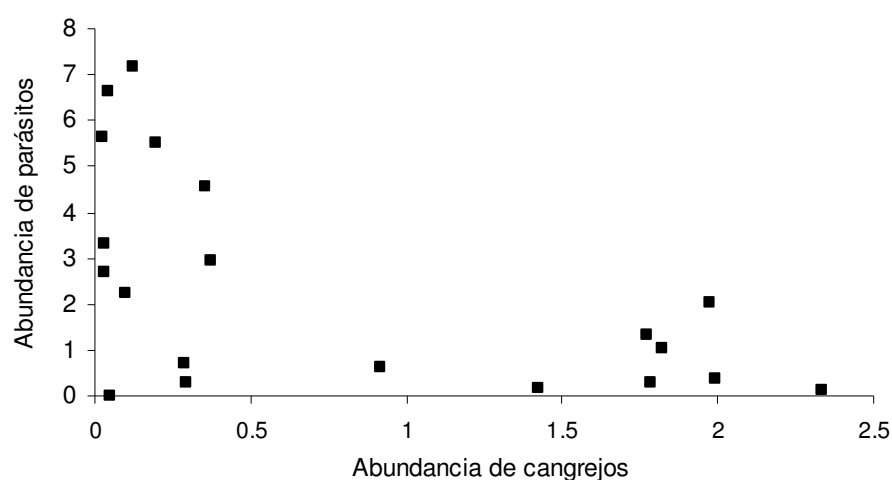


Figura 29. Abundancia de parásitos versus abundancia de cangrejos epibiontes en el erizo de mar, *E. galapagensis* en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago, durante los meses de octubre a noviembre del 2003.

III.3. Estudio de prospección temporal (Punta Estrada, Isla Santa Cruz)

III.3.1. Estructura de tallas (*S. shaskyi*)

La talla promedio del gasterópodo, *S. shaskyi* fue 0.27 ± 0.05 cm y las tallas mínima y máxima fueron 0.1 cm y 0.37 cm, respectivamente. Los animales más grandes fueron recolectados en los meses de febrero y marzo, durante la temporada cálida del invierno;

mientras que los animales más pequeños fueron recolectados en los meses de octubre y noviembre, que corresponde a la temporada fría del verano (Fig. 30).

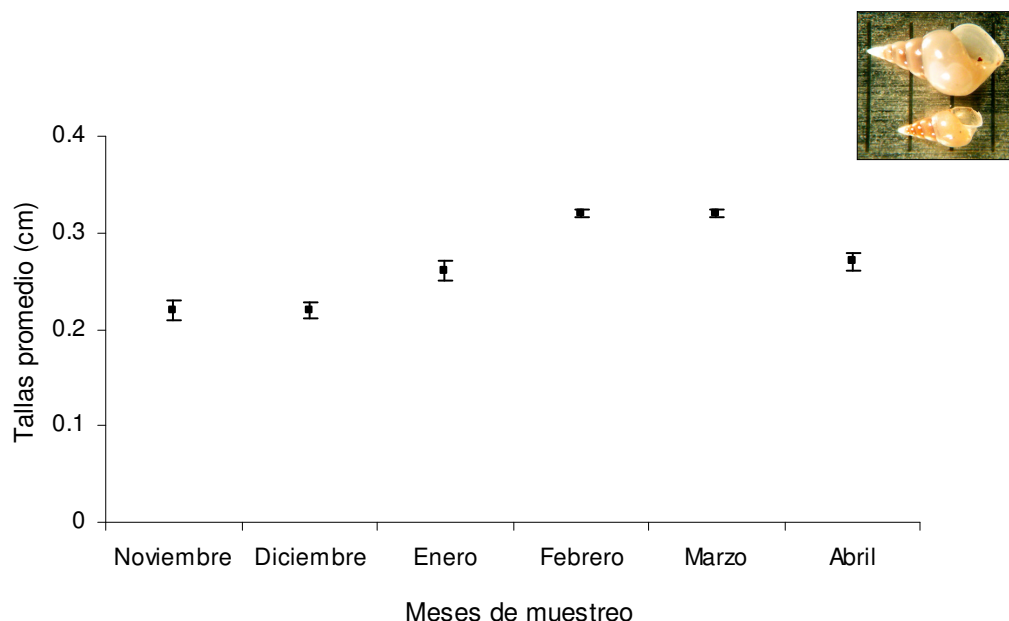


Figura 30. Talla promedio del gasterópodo, *S. shaskyi* que fueron recolectados durante un periodo de seis meses en el sitio de muestreo Punta Estrada (Isla Santa Cruz). Barras indican el Error Estándar (± 1 E.E.). (N = 288).

III.3.2. Prevalencia de infección de parásitos vs. intensidad de cangrejos

En Punta Estrada se recolectó durante siete meses (de octubre del 2003 hasta abril del 2004) un total de 663 erizos de mar (promedio = $95 \text{ animales} \cdot \text{mes}^{-1}$). La figura 31 muestra como los valores de prevalencia de infección del parásito, *S. shaskyi* en el erizo de mar, *E. galapagensis* disminuyen con el transcurso del tiempo, hasta alcanzar bajos valores (23.1%). El patrón observado en los valores de prevalencia de infección de parásitos fue

contrario a los valores de intensidad media de cangrejos, porque cuando empezó a disminuir la prevalencia de infección de parásitos, la intensidad media de cangrejos aumentó (en el mes de febrero) hasta alcanzar su máximo valor en el mes de abril, temporada cálida (Fig. 31).

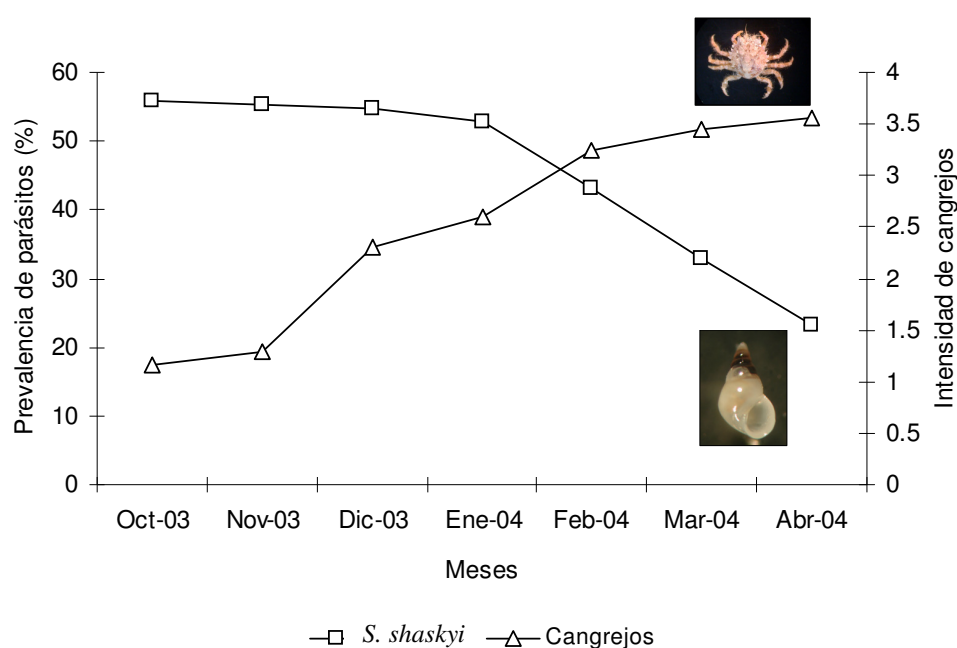


Figura 31. Estudio comparativo estacional entre la prevalencia de infección del gasterópodo parásito, *S. shaskyi* y la intensidad media de cangrejos epibiontes asociados al erizo de mar, *E. galapagensis*, en Punta Estrada (Isla Santa Cruz). (N = 663).

III.4. Restos de exoesqueletos de erizos (evidencia de depredación)

Los restos de exoesqueletos del erizo de mar, *E. galapagensis* (Fig. 32a, b) fueron recolectados en todos los sitios de muestreo, alrededor de la región sur-este del Archipiélago. En lo que respecta al ataque que sufren los erizos de mar por sus depredadores, se observó que el 76% de

los restos de exoesqueletos recolectados no mostraron daños (evidencias de haber sido quebrados) sobre la región aboral y en los cuadrantes 2, 3 y 4. Las muestras recolectadas mostraron haber sido preferentemente quebradas sobre los cuadrantes 1 y 2 (Prueba Ji-cuadrado, $p < 0.05$). En los sitios SPi hubo un mayor número de erizos ($n = 182$, tallas menores a 4.5 cm) cuyas testas fueron quebradas por depredadores del erizo, contrario a lo ocurrido en los sitios CPi, que hubo un menor número de erizos quebrados por depredadores ($n = 41$, tallas mayores a 5.0 cm).

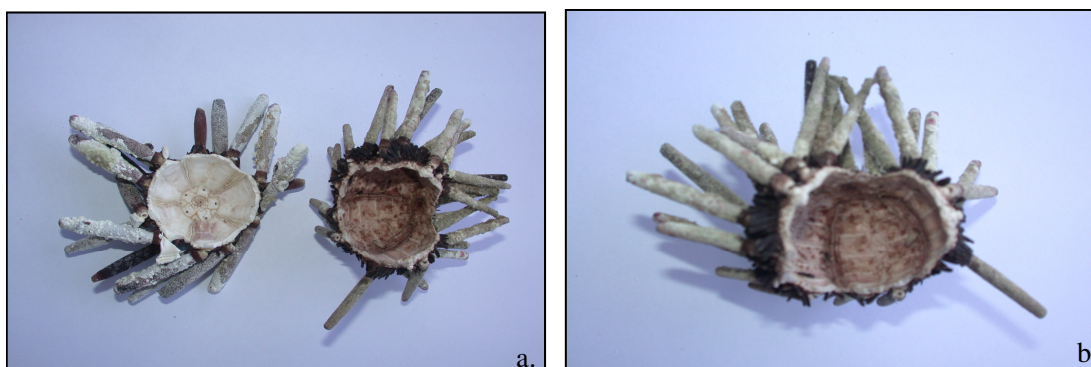


Figura 32. Evidencia de depredación (restos de exoesqueletos) del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* encontrada alrededor de la región sur-este del archipiélago de Galápagos. Se muestran restos de testas que se mantienen intactos y se pueden observar sus regiones: 32(a) aboral y 32(b) aboral y lateral, cuadrantes 3, 4 y 5. Los caparazones fueron recolectados durante los meses de octubre y noviembre del 2003.

III.5. La temperatura

Los valores de temperatura fueron promediados en cada sitio de muestreo. La temperatura promedio en la UE-Sur fue 24.4 °C, con 1.1 °C por encima de la temperatura promedio en la UE-Norte. No se encontraron diferencias significativas en las temperaturas entre los sitios CPi vs. SPi y UE-Norte vs. UE-Sur (Tabla 21). Las temperaturas

registradas en este estudio se enmarcan dentro del promedio normal establecido para la región.

Tabla 21. La temperatura promedio en grados Celsius (°C). Análisis de varianza (ANOVA) de dos factores considerando los efectos de intensidad por pesca y UE's en 20 sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago, $\alpha = 0.05$.

Efecto	Grados de libertad	Promedio de los Cuadrados	F	P
Intensidad por pesca	1	0.000	0.000	0.990
UE's	1	2.804	2.804	0.113
Intensidad * UE's	1	0.194	0.194	0.665
Error	16	2.10		

IV. DISCUSIÓN

El modelo conceptual propuesto en este estudio de investigación a pesar de haberse basado en el principio epidemiológico propuesto por Anderson y May (1979, 1981) y Lafferty y Kuris (1999) no fue apoyado. Esto se debe que en un principio no se consideraron las relaciones ínter e íntra-específicas y entre depredador-presa de aquellos organismos competitivamente inferiores al erizo de mar (i.e., cangrejos y parásito). El modelo suponía que las densidades del erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* serían significativamente diferentes en ambas UE's (UE-Norte y UE-Sur) y mayor en los sitios expuestos a una pesca intensiva (CPi) donde se captura con mayor intensidad a los depredadores del erizo (i.e., langostas y peces) que los sitios donde la pesca de los depredadores de los erizos no es intensa (SPi). La hipótesis suponía una condición denso-dependiente entre la densidad de los erizos y el número de parásitos que facilita la transmisión del agente infeccioso (*Sabinella shaskyi*) entre hospederos (*Eucidaris*

galapagensis) en la misma población (Kermack y McKendrick, 1927) siempre y cuando la densidad del huésped se mantuviera lo suficientemente alta para que ocurra la transmisión de modo exitoso (Esch y Fernández, 1993; Combes, 2001).

En este estudio, las densidades de *E. galapagensis* no fueron significativamente diferentes entre los sitios CPi y SPi. Este resultado es contrario al encontrado en otros estudios, donde claramente la pesca tuvo un efecto en las densidades de otras especies de erizos de mar, por ejemplo en la Reserva Marina de las Islas Catalina, E.U.A. (Lafferty y Kushner, 2000) y en la Reserva Marina Leigh en Nueva Zelanda (Shears y Babcock, 2003). Es por esta razón que se propone más adelante otro modelo conceptual que considera las altas densidades encontradas en otros organismos (e.g., cangrejos) involucrados en la cadena trófica entre sitios CPi versus SPi.

De acuerdo a los estudios realizados por Warén (1992) y Brandt y Guarderas (2002) y considerando la regionalización propuesta por Edgar *et al.* (2002) el erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* y el gasterópodo parásito, *Sabinella shaskyi* tienen un amplio patrón de distribución alrededor del Archipiélago. *E. galapagensis* puede alcanzar profundidades de hasta 150 metros (Clark, 1948; Maluf, 1991; Hickman, 1998) pero preferentemente se ubica entre los 2 y los 20 metros de profundidad (Caso, 1978; Hickman, 1998) y *S. shaskyi* se encuentra desde 1.5 m hasta los 45 m de profundidad (Warén, 1992; Kaiser y Bryce, 2001). De modo que ambos organismos coinciden con un similar patrón de distribución batimétrico en las distintas regiones biogeográficas del Archipiélago.

En este estudio, se determinaron dos aspectos relevantes respecto a la denso-independencia que existe en la relación entre *S. shaskyi* y *E. galapagensis*. (1) La densidad del erizo de mar, *E. galapagensis* se mantuvo constante a distintas profundidades. *E.*

galapagensis cava el sustrato y habita en oquedades profundas, lo cual reduce el riesgo de ser desalojado por el fuerte oleaje durante los meses de tormentas, pudiendo persistir en ambientes poco profundos (Wellington, 1975). Esto explicaría porque las densidades de *E. galapagensis* fueron relativamente constantes a distintas profundidades y no mostraron diferencias significativas. (2) La mayor concentración del parásito, *S. shaskyi* estuvo en los primeros ocho metros de profundidad de ambientes protegidos del oleaje con corrientes suaves, pero tuvo un patrón distinto respecto a la profundidad que alcanzaba su huésped, el erizo de mar, *E. galapagensis*. Esto pudo deberse a que a medida que aumentaba la profundidad, iban disminuyendo los refugios contra depredadores (e.g., gasterópodos carnívoros, estrellas de mar) y aumentaba el número de cangrejos epibiontes en las espinas de los erizos (Hickman, 1998; Hickman y Finet, 1999).

El patrón de distribución batimétrico observado en *S. shaskyi* fue contrario a lo que se esperaba encontrar, pero este no implica contradicción alguna con la especificidad que tiene con su huésped. Esto es similar a lo que ocurre con el gasterópodo parásito, *Hypermastus placenta* que se encuentra restringido a la zona del intermareal y asociado específicamente al erizo de mar irregular, *Arachnoides placenta* y a ninguna otra especie de equinodermo (Crossland *et al.*, 1993). En este estudio, *S. shaskyi* fue encontrado sólo en asociación con *E. galapagensis*, ya que no fue encontrado en ninguna otra especie de equinoideo (i.e., *Lytechinus semituberculatus*, *Tripneustes depressus* y *Diadema mexicanum*) a pesar que estuvieron compartiendo el mismo hábitat y profundidad que *Eucidaris galapagensis*.

Entre las condiciones que *E. galapagensis* impone a *S. shaskyi*, se encuentran las siguientes: (1) la distribución batimétrica y presencia de epifauna asociada a las espinas

(cangrejos depredadores del parásito). A medida que aumenta la profundidad que alcanza el erizo de mar, *E. galapagensis* disminuye el número de parásitos, debiéndose posiblemente a la distribución y a la abundancia del depredador del parásito (e.g., cangrejos) en ambientes donde el parásito está mayormente expuesto al depredador y sin acceso a refugios. Esto es contrario a lo que ocurre con el pepino de mar, *Brandtothuria arenicola* donde el porcentaje de animales infectados por el gasterópodo parásito, *Balcis catalinensis* no se condiciona a la profundidad que se encuentra su huésped (Brandt y Muñoz-Ley, 1980) y (2) el desplazamiento y distancia de recorrido. La disponibilidad de alimento no necesariamente es la razón única que hace que *E. galapagensis* se desplace (Lawrence, 1975; Mattison *et al.*, 1977). Los erizos de mar al igual que sus depredadores las langostas poseen hábitos nocturnos de buscar alimento, pero las langostas regresan nuevamente a ocupar sus mismos escondrijos e inclusive llegan a ocupar nuevos espacios, de modo que este comportamiento entre depredador–presa hace que *E. galapagensis* se desplace y se mantenga en movimiento alejado del depredador (Glynn *et al.*, 1982) lo cual beneficia a los parásitos.

En ambientes rocosos poco profundos, los bancos de algas (i.e., *Ulva lactuca*) son protegidos por peces damiselas (*Stegastes arcifrons* y *S. leucurus bebeei*) y las algas permanecen por más tiempo sin ser comidas, debido a que los peces influyen en el proceso de pastoreo del erizo, *E. galapagensis* al hacerlos retroceder y dispersándolos para que no entren a los bancos y se alimenten de las algas (Brandt, 2003). El recubrimiento de algas a manera de parches sobre el sustrato rocoso permitiría a *S. shaskyi* buscar un refugio al momento que no se encuentre sobre un erizo, pero la superficie y la altura de las algas disminuyen conforme aumenta la profundidad, ya que el porcentaje de arena se va haciendo

cada vez más frecuente y hay menos rocas (Brito *et al.*, 1996) y con ello, disminuyen las posibilidades que los parásitos encuentren nuevos refugios. De modo que el papel que juegan las dos especies de peces damiselas respecto a la prevalencia e intensidad media de infección por parásitos en ambientes pocos profundos es un tema que debe ser explorado con mayor detalle.

En este estudio, se encontró que los gasterópodos parásitos (*Sabinella shaskyi*) se bajan de sus hospederos (*Eucidaris galapagensis*) en la noche. Warén y Moolenbeek (1989) mencionaron que los parásitos se desprenden por poco tiempo de sus huéspedes con el propósito de digerir su alimento, pero en este estudio se infiere que *S. shaskyi* se desprende de su hospedero con el propósito de evadir o esquivar a los depredadores de su hospedero (e.g., langostas) que están más activos por la noche (Reck, 1983; Cruz, 1999; Boles y Lohmann, 2003). En contraste, *Hypermastus placenta* es un gasterópodo que mantiene una relación temporal con su huésped, el erizo de mar, *Arachnoides placenta* (Crossland *et al.*, 1991). La relación que mantiene *S. shaskyi* con *E. galapagensis* es de carácter permanente, todo el año y de alta especificidad, expuesto a las condiciones que impone su huésped.

La distancia que recorre *E. galapagensis* con el propósito de alimentarse son comparativamente extensos, de 1 a 3 m día⁻¹ (Glynn *et al.*, 1982) pero con movimientos limitados durante la noche (Glynn *et al.*, 1982) lo cual hace que aumenten las probabilidades de encontrar otro parásito al momento de toparse con un nuevo huésped. Entonces, parece que los parásitos aprovechan este desplazamiento del huésped para desprenderse de ellos por la noche, justo cuando el erizo se mueve menos (esto les permite bajarse y subirse nuevamente) para ir en busca de nuevos hospederos con propósito de

infectarlos y en busca de otros parásitos con fines reproductivos. Esto hizo que haya un mayor número de parásitos recolectados durante el día (08h00–10h00) comparado con la cantidad de parásitos recolectados por la noche (19h00–20h00). Así, la probabilidad de encontrar un huésped en X intentos es $1/X$ y dos huéspedes en X intentos es $2/X$, ya que el tiempo promedio de búsqueda de un parásito a un huésped decrecerá a medida que la densidad del huésped aumente, porque la distancia promedio de un punto en un área en dirección del huésped, deberá ser inversamente proporcional a la densidad del huésped (Brandt y Muñoz-Ley, 1980) y a esto se podría sumar la posibilidad que pudieran existir señales químicas emitidas por los erizos infectados, permitiendo a los parásitos rastrear a los erizos con parásitos.

Entre las posibles desventajas que pudiera tener *S. shaskyi* en su relación con *E. galapagensis* es que normalmente los parásitos eulímidos se desprenden de sus huéspedes (Warén, 1983). Al ocurrir esto, existen mayores posibilidades que los parásitos mueran o sean depredados por otros animales (i.e., gasterópodos carnívoros, estrellas de mar) y no alcancen de modo exitoso a su próximo huésped (Warén, 1992). Esto puede haber ocurrido en los sitios CPi que a pesar de haber tenido una elevada concentración de erizos (*E. galapagensis*) tuvieron una baja prevalencia e intensidad de la infección por parásitos (*S. shaskyi*) producto de la intensa depredación por cangrejos sobre las espinas y posiblemente por otros depredadores. Brandt y Muñoz-Ley (1980) estudiaron al pepino de mar, *Brandtohuria arenicola* expuesto al parásito, *Balcis catalinensis*. Ellos encontraron que los pepinos de mar eran afectados al azar por el parásito y los parásitos tenían un plazo promedio de hasta dos días para encontrar un huésped y subirse en él, de lo contrario

morirían o serían comidos por otros animales (e.g., peces, cangrejos y otros caracoles) (Warén, 1983).

El erizo de mar, *E. galapagensis* ha sido la especie más abundante y ampliamente distribuida en el archipiélago de Galápagos (Wellington, 1975; Houvenaghel y Houvenaghel, 1982; Glynn *et al.*, 1982; Wellington, 1984; Hickman, 1998) y continua siéndolo de acuerdo a los resultados del estudio de línea base de la R.M.G. (Brandt y Guarderas, 2002). Glynn *et al.* (1979, 1982). Malmquist (1991) indicó que las densidades de *E. galapagensis* alrededor del Archipiélago normalmente fluctuaban entre 2–8 ind. $\cdot$ m⁻² y 34–50 ind. $\cdot$ m⁻². Glynn (1990) mostró que después del evento El Niño Oscilación Sur 1982–1983, hubo un incremento en las densidades del erizo, *E. galapagensis* (en pocos sitios y de modo no uniforme) de 5 ind. $\cdot$ m⁻² a 30 ind. $\cdot$ m⁻² (correspondiente al antes y después de la mortalidad de corales, respectivamente) y este suceso se debió porque hubo una notable redistribución de los bancos de erizos en ambientes profundos (Glynn, 1990). En este estudio, se determinó que la profundidad fue un factor independiente con respecto a los valores de densidad del erizo, *E. galapagensis* alrededor de la región sur-este del Archipiélago, los cuales concuerdan con los que se señalan entre 0.6 ind. $\cdot$ m⁻² y 43.8 ind. $\cdot$ m⁻². Por otro lado, Ruttenberg (2001) mencionó que en los últimos años hubo un dramático incremento en la abundancia del erizo lo cual no se evidencia en este estudio. Malmquist (1991) indicó las densidades de *E. galapagensis* después de ocurrido un disturbio de elevada magnitud al oeste del archipiélago de Galápagos en el año 1954 (levantamiento de plataformas de roca volcánica siete metros sobre el nivel del mar) de hasta 36 erizos por metro cuadrado (media = 19 ind. $\cdot$ m⁻²). De modo que las densidades no

parecen haberse incrementado desde entonces, ya que la densidad promedio obtenida en este estudio fue $12.7 \pm 9.5 \text{ ind. m}^{-2}$.

Las dos unidades de estudio (UE-Norte y UE-Sur) presentan diferencias intrínsecas de temperatura (Banks, 1999, 2002) y desde el punto de vista oceanográfico y ecosistémico es la región más compleja del Archipiélago (S. Banks[§], comunicación personal) porque convergen varias corrientes oceánicas y ocurren fuertes afloramientos de aguas frías, ricas en nutrientes (Chávez y Brusca, 1991; Edgar *et al.*, 2002, Briones *et al.*, 2002). A pesar que en este estudio los datos de temperatura fueron puntuales y no permitieron detectar patrones ni diferencias en las temperaturas, ambas UE's comparten aspectos geomorfológicos y topográficos similares, debido a la elevada representatividad de hábitat con fondo rocoso hasta los 60 metros de profundidad (Briones *et al.*, 2002). Lo cual hace que las poblaciones de *E. galapagensis* en ambas UE's se encuentren influenciadas por la interacción de una serie de procesos físicos y relaciones biológicas, conjuntamente con variaciones en el orden espacial y temporal de reclutamiento, migración, mortalidad, depredación y crecimiento de individuos (Kenelly y Underwood, 1992).

Los resultados obtenidos en este estudio indicaron que la mayor abundancia de erizos estuvo en la UE-Sur, justamente donde existe una mayor superficie de fondo rocoso (5835 ha) en contraste con el área de la UE-Norte, que tiene una superficie menor a 2000 ha (Briones *et al.*, 2002). Los estudios de McClanahan y Shafir (1990), Sala y Zabala (1996) y Lafferty y Kushner (2000) indicaron que altas densidades de erizos de mar ocurren en zonas expuestas a la pesca intensiva. En este estudio, no fueron encontradas diferencias significativas en las densidades del erizo *Eucidaris galapagensis* ni interacción alguna entre

[§] Stuart Banks, *M.Sc.* Área de Biología Marina, Fundación Charles Darwin, Islas Galápagos, Ecuador. sbanks@fcdarwin.org.ec

la intensidad de pesca en ambas UE's. De modo que haber encontrado elevada abundancia de erizos en sitios CPi, sugiere que la sobrepesca de los depredadores del erizo conlleva a un aumento en las poblaciones del erizo. Ahora bien, es cierto que la pesca excesiva ha sido considerada como una de las principales causas que genera cambios en la estructura de los ecosistemas bentónicos marinos alrededor del mundo (Sala *et al.*, 1998a, b; Jackson *et al.*, 2001) pero de acuerdo a los resultados obtenidos en este estudio, éste factor no opera sólo, sino que se suma el estrés a gran escala que genera el ambiente (i.e., disturbios estocásticos y eventos océano-atmosféricos tales como los eventos El Niño Oscilación Sur) permitiendo el desarrollo de interacciones biológicas y enfermedades (i.e., parasitismo) y con ello mortalidades a gran escala (Miahle *et al.*, 1995; Colwell, 1996; Epstein, 1997; Epstein *et al.*, 1988; Harvell *et al.*, 1999) generándose un efecto iniciador en el sistema, como el ocurrido después del evento ENOS 1982–1983 en las Islas Galápagos (Glynn *et al.* 1979, 1982; Glynn 1990).

Aunque no se encontraron diferencias significativas en las tallas de *E. galapagensis* en los sitios con distintos niveles de intensidad por pesca (CPi y SPi) y UE's (UE-Norte y UE-Sur) hubo una interacción significativa entre ambos factores (intensidad por pesca * UE's). De modo que el patrón observado en las tallas de *E. galapagensis* en los sitios SPi de la UE-Norte (erizos más grandes) y en los sitios CPi de la UE-Sur (erizos más pequeños) permitirían dilucidar que existen cambios morfométricos en esta especie de erizo de mar por la continua exposición a disturbios físicos, eventos de alta frecuencia (e.g., pulsos de surgencia de agua fría) que serían más frecuentes en la UE-Norte que en la UE-Sur. Por consiguiente, en los sitios CPi de la UE-Sur los animales a lo mejor fueron más pequeños con el efecto de la pesca combinado, a esto se suma que la UE-Sur a pesar de poseer una

superficie rocosa mayor que la UE-Norte, hay menos formaciones y bancos algales donde alimentarse porque es un área más cálida con una menor producción de algas.

De acuerdo a los hallazgos de Witman y Smith (2003) quienes mediante un análisis espectral de las temperaturas del mar a distintas profundidades (asociado a paredes verticales) en una región del Archipiélago, encontraron que la estructura de las comunidades de invertebrados marinos bentónicos se encuentran expuestos a pulsos de alta frecuencia (e.g., menos de diez minutos) de afloramientos de agua fría a manera de filamentos (Banks, 1999) conjuntamente con el rompimiento de ondas internas (Winant, 1974; Pineda, 1991) y con ello, a altas cantidades de nutrientes y alimento disponible, comparado con aquellos sitios no expuestos a afloramientos. De modo que podemos especular que la combinación de una elevada presión pesquera (en sitios CPi) genera estrés al sistema bentónico por efecto de la remoción de los depredadores del erizo (i.e., langostas y peces) y el respectivo aumento en las densidades del erizo y a esto se suma el factor temperatura, que aunque es más alta en la UE-Sur con respecto a la UE-Norte (durante los meses fríos del verano ecuatorial). En los invertebrados marinos, los procesos biológicos (e.g., crecimiento) y metabólicos (e.g., flujos de energía) pueden verse afectados por cambios de la temperatura (Kinne, 1970; Ulbricht y Pritchard, 1972; Ulbricht, 1973; Gillooly *et al.*, 2001; Cottingham y Zens, 2004). Esto explicaría porque *E. galapagensis* tuvo las tallas más grandes en los sitios SPi de la UE-Norte y las tallas más pequeñas en los sitios CPi de la UE-Sur.

Existen compensaciones metabólicas en especies aclimatadas en aguas cálidas al tener tasas metabólicas más bajas durante las épocas frías, al contrario de lo que ocurre con aquellas especies que habitan en aguas frías, tal es el caso de las especies tropicales

Eucidaris tribuloides, *Strongylocentrotus purpuratus*, *S. franciscanus* y *Alloccentrotus fragilis* (Farmanfarmaian y Giese, 1963; McPherson, 1968) donde la tasa metabólica podría verse alterada, inclusive llegar a variar inversamente por efecto de la talla del organismo y por diferencias nutricionales (Zeuthen, 1953; Ulbricht y Pritchard, 1972). Levitan (1989) expuso que los erizos de mar, *Diadema antillarum* tienen la capacidad de ajustar su tamaño corporal como respuesta a la disponibilidad de alimento y/o competencia con otros individuos de su misma especie.

Los daños y las lesiones sobre la testa en erizos de mar han sido interpretados como daños subletales, atribuyéndoselas principalmente a sus depredadores (Birkeland y Chia, 1971; Nebelsick, 1992; Nebelsick y Kampfer, 1994) implicando pérdida de biomasa (Lawrence, 1990; Lawrence y Vásquez, 1996) y por otro lado, los parásitos interfieren con los procesos normales de crecimiento del huésped. El parasitismo que ocurre en el erizo, *E. galapagensis* por efecto del gasterópodo parásito, *S. shaskyi* podría generar un retardo o impedimento del normal crecimiento, lo cual también podría explicar las diferencias encontradas en los tamaños de testas de los erizos de mar afectados versus no afectados por parásitos al considerar la prevalencia e intensidad de la infección, en relación con la biomasa perdida (i.e., pérdida de espinas) tal como pudo observarse en el patrón del intenso parasitismo ocurrido en los sitios SPi de la UE-Sur. Esto se ha encontrado en los brazos de la estrella de mar, *Linckia multifora* que al ser infectados por el parásito gasterópodo, *Stylifer linckiae* reducen la tendencia espontánea de la autotomía (Davis, 1967). Esto explicaría lo que ocurre con la frecuencia de pérdida de espinas del erizo de mar, *E. galapagensis* en sitios SPi de la UE-Sur, que en una fase inicial presentan daño histológico, pero no necesariamente de modo inmediato generan la autotomía de la espina dañada, tal

como debería ocurrir justo por encima del área del collar (Swan, 1966). Eso ha sido estudiado en el erizo de mar, *Eucidaris tribuloides* por la acción de los fagocitos (Märkel y Röser, 1983) sino que más bien la espina es retenida con los parásitos en su interior, pero ésta progresivamente se va debilitando y deteriorando por efecto del desgaste que genera el ambiente hasta que se fractura y cae. Parece que los parásitos demoran el proceso natural de autotomía de las espinas dañadas del erizo, hasta que esta sola se fractura por efecto de la acción mecánica del fuerte oleaje y corrientes. De modo que podemos especular que los erizos de mar pequeños (i.e., un año de edad) infectados por parásitos, demandará de ellos una mayor cantidad de energía a diferencia de lo que ocurre con los adultos (i.e., cuatro años de edad) para formar nuevas espinas y si las condiciones ambientales son desfavorables y no se encuentra suficiente alimento disponible, tal como podría estar ocurriendo en la UE-Sur que posee temperaturas más cálidas, haría que el animal retarde su crecimiento en relación a su respectiva edad (Fuji, 1967).

De acuerdo a los estudios realizados en *Echinometra mathaei*, *Strongylocentrotus purpuratus* y *Diadema antillarum*, el incremento en el tamaño relativo de la mandíbula y la disminución en la talla del erizo, ocurre cuando la cantidad de alimento en el ambiente (oferta ambiental) es limitado (Black *et al.*, 1984; Edwards y Ebert, 1991; Levitan, 1991; Ebert, 2001). Sin embargo, a pesar que en este estudio no fue medido el alimento disponible en cada sitio de muestreo, se midió el tamaño de la mandíbula de los erizos. Las tallas (diámetro de testa) y los tamaños de las mandíbulas fueron significativamente más grandes en aquellos individuos recolectados en los sitios SPi de la UE-Norte, en comparación con los animales de los sitios CPi de la UE-Sur, que tuvieron tallas y

mandíbulas más pequeñas. Entonces, el tamaño de las mandíbulas de *E. galapagensis* en las Islas Galápagos fue dependiente del tamaño de las tallas (animales grandes tuvieron mandíbulas grandes).

La UE-Sur a diferencia de la UE-Norte posee una temperatura más cálida, es más grande porque posee una mayor superficie rocosa submarina y presenta altas densidades de erizos de mar por metro cuadrado y posiblemente con una menor disponibilidad de alimento por efecto de los factores ambientales (e.g., aguas cálidas) y biológicos (e.g., competencia interespecífica). De modo que al haber una menor oferta de alimento y elevada competencia entre individuos de la misma especie, las tallas y el tamaño de las mandíbulas de *E. galapagensis* son modificadas, siendo más pequeñas. Esta hipótesis coincide con los resultados expuestos por Black *et al.* (1984), Ebert (1980) y Ebert y Russell (1992). Black *et al.* (1984) diferenciaron los tamaños de la mandíbula del erizo, *Echinometra mathaei* respecto a sus densidades, quienes desde una perspectiva funcional dieron una explicación adaptativa, ya que los erizos con mandíbulas más grandes, comieron más que aquellos que tuvieron mandíbulas más pequeñas. Por su parte, Ebert y Russell (1992) estudiaron la tasa de crecimiento y el tamaño de la mandíbula en dos poblaciones distintas del erizo, *Strongylocentrotus franciscanus*. Se encontró que ambas poblaciones tuvieron diferentes tasas de crecimiento afectadas por factores ambientales, pero el tamaño de la mandíbula (aumento o disminución) no estuvo condicionado a la cantidad de alimento, sino que es una respuesta de la plasticidad fenotípica que posee el animal (Ebert, 1980).

De modo integral se infiere que las tallas y el tamaño de las mandíbulas de los erizos son más pequeños en la UE-Sur que en la UE-Norte y a esto se suma, que los erizos

de la UE-Sur fueron intensamente afectados por los parásitos y con ello hubo una elevada pérdida de biomasa (i.e., espinas). Eso nos lleva a especular que el parásito tiene la capacidad de regular el tamaño del cuerpo de su huésped (actividad metabólica) generando indirectamente un crecimiento negativo en su huésped, más aún en condiciones ambientales inestables y de estrés (e.g. competencia intra e interespecífica). De modo que el tamaño corporal de *E. galapagensis* parecería ser denso-independiente, que cuando aumenta la disponibilidad de alimento favorece el incremento de su talla, siendo ésta una habilidad competitiva importante (Sebens, 1982a, b, 1987).

Existen dos posibles explicaciones acerca del por qué el parásito busca posicionarse sobre las espinas en las regiones de la testa del huésped que se encuentran más expuestas a los depredadores. La primera, se relaciona con la oferta de espinas nuevas en función de la cantidad, disponibilidad y textura de las mismas. De modo que si las espinas nuevas del hospedero se localizan en la región aboral, el parásito buscará asentarse sobre aquellas espinas del potencial huésped, siempre y cuando el erizo de mar no tenga más espinas nuevas disponibles en otra región de la testa menos expuesta a los depredadores. De modo que el parásito tiene la opción entre quedarse en el huésped para alimentarse y reproducirse en él o desmontarse del erizo y encontrar un potencial nuevo huésped que brinde una mayor protección. Sin embargo, el desmontarse del erizo implica nuevamente exponerse a ser depredado por otros organismos que habitan el bentos (e.g., cangrejos, caracoles, estrellas de mar) hasta lograr encontrar un nuevo huésped. La segunda posible explicación se relaciona con lo que menciona Warén (1983) al explicar que *S. shaskyi* es una especie hermafrodita protándrica con determinación en el sexo por efecto del ambiente (el primer espécimen que se asiente sobre el erizo deberá llegar a ser una hembra, luego llegarán

machos, una hembra con hasta tres machos en una misma espina). Así es que si llegase a faltar una hembra entre el grupo de parásitos, un macho tomará la posición de hembra al transformarse, asegurando la presencia de ambos sexos en el huésped y reduciendo el impacto que tiene la depredación en la población de parásitos (en la fase de machos) por efecto de utilizar espinas mayormente expuestas a los depredadores.

El haber encontrado individuos adultos y juveniles de *E. galapagensis* afectados por parásitos, permite comparar casos particulares con otras especies de erizos. Fujioka (1985) y Crossland *et al.* (1993) mencionaron que los individuos adultos de los erizos de mar, *Temnipleurus toreumaticus* y *Arachnoides placenta* eran preferentemente parasitados por los gasterópodos, *Vitreobalcis temnopleuricola* y *Hypermastus placenta*, respectivamente. Ambos estudios permiten comprender la relación y el grado de dependencia que posee *S. shaskyi* con los tejidos de las espinas de *E. galapagensis*. Por lo tanto, *S. shaskyi* no tiene ninguna relación con las gónadas de *E. galapagensis*, ya que si las gónadas fueran un tejido importante (fuente de nutrientes) para el parásito, entonces habría una preferencia exclusiva en afectar solo los adultos, tal como si ocurrió en los casos anteriormente mencionados.

Salazar y Reyes-Bonilla (1998) anotaron la posición de los parásitos en los brazos de la estrella de mar, *Phataria unifascialis* al considerar el cuerpo de la estrella por tercios, siendo el primer tercio, la zona cercana a la boca; el tercero, la porción distal del brazo y el segundo, la zona intermedia. Los ejemplares adultos del gasterópodo ectoparásito, *Thyca callista* estuvieron siempre en la parte aboral de los brazos de *P. unifascialis*. Sin embargo, su posición no fue la misma en cada tercio; por el contrario, la mayoría de los parásitos (76.5%) se encontraron en el primer tercio. Los restantes (23.5%) ocuparon el segundo

tercio y no se localizaron caracoles en el tercio distal de los brazos. En este estudio, *S. shaskyi* se encontró infectando las espinas nuevas de su huésped (*E. galapagensis*) preferentemente en la región aboral (49%). *S. shaskyi* al igual que *T. calista*, no se encontró en la misma región del exoesqueleto. Cantera y Neira (1987) reafirmaron que existe un patrón por parte de los parásitos en localizarse en una región específica del huésped, tal como fue indicado en el caso particular del gasterópodo parásito, *Echineulima* sp., quien mostró una preferencia entre las regiones comprendidas por el ámbitus (región lateral) y el sistema apical (región aboral) del erizo de mar, *Centrostephanus coronatus*. La presencia de *S. shaskyi* en las espinas de regiones específicas de la testa (aboral, cuadrantes 3, 4 y 5) podría deberse a que los gasterópodos seleccionan el sustrato (e.g., espinas) con una textura en particular (e.g., las más lisas) que genere información táctil específica, tal como sucede entre los gasterópodos *Odostomia colombiana* (parásito) y *Trichotropis cancellata* (huésped) (Clark, 1971).

Aunque existe poca información relevante a los depredadores de los eulímidos, Warén (1992) encontró del material recolectado del fondo, que entre un 25% y 75% de las conchas de los eulímidos habían sido atacadas por gasterópodos perforadores de la familia Naticidae y las conchas rotas indicaban que habían sido dañadas por las tenazas de cangrejos pequeños (Vermeij, 1978). Los cangrejos simbioses encontrados en las testas de *E. galapagensis*, corresponderían a cualquiera de las tres familias de cangrejos braquiuros asociados a los equinodermos: Eumedonidae, Portunidae y Pinnotheridae (Hyman, 1955; Ng y Jeng, 1999). Glynn y Wellington (1983) aunque en su estudio no especificaron las especies de los cangrejos simbioses asociados a *E. galapagensis*, hicieron mención que

ocurría una interacción entre ambos, la cual podría ser positiva para el erizo, ya que los cangrejos podrían alertar al erizo de posibles ataques de depredadores, tal como ocurre con los cangrejos simbiontes del género *Trapezia* que viven sobre los corales del género *Pocillopora*, que alertan al coral cuando la estrella de mar, *Acanthaster* que es depredadora de corales se acerca posiblemente para atacar (Glynn, 1976).

La intensidad media de infección de *E. galapagensis* comparado con los valores de la prevalencia de infección, fueron bastante variables. La intensidad media de infección contrastó con los valores de la prevalencia, ya que no se encontró que la cantidad de parásitos fuera significativamente diferente entre los sitios con pesca y sin pesca intensiva, similar para ambas unidades de estudio (UE-Norte y UE-Sur). El comportamiento observado en los valores de intensidad media de infección podría ser atribuido al hábito de desmontarse y de trasladarse del parásito con respecto al huésped que a cualquier otro factor relacionado tan solo con el ambiente, ya que un mismo parásito no necesariamente permanece adherido a su huésped, sino que existe una elevada probabilidad de interactuar con otros huéspedes infectándolos en corto espacio de tiempo. Al comparar los valores de intensidad con los de prevalencia entre los sitios CPi, éstos mostraron el mismo patrón de valores bajos con respecto a los sitios SPi que fueron más altos. Pero al momento de comparar los patrones entre unidades de estudio, éstos no fueron similares entre sí (en el caso de la intensidad de infección) pero si habiendo una interacción entre intensidad por pesca y UE's (en el caso de la prevalencia de infección). Esto sugeriría que el ambiente no necesariamente genera presión directa sobre el número de parásitos por huésped, ya que éstos fueron capturados en una misma época del año (entre los meses de octubre y

noviembre del 2003) pero bajo condiciones ambientales distintas (época seca con temperaturas más frías en la UE-Norte que la UE-Sur). Así, por lo que las diferencias en magnitud del parasitismo sólo dependerían de las interacciones biológicas que ocurren entre la especie del ectoparásito y sus depredadores. Parece que más bien existe una presión directa con la relación denso-dependiente de los depredadores del parásito (cangrejos) y el parásito (*S. shaskyi*) sobre sus huéspedes (*E. galapagensis*) durante ciertos meses del año (principalmente en los meses más cálidos del invierno ecuatorial, entre febrero y abril) tal como fue evidenciado en el estudio realizado en Punta Estrada.

Aunque no existe información previa que anteceda al presente estudio, los estudios realizados por Glynn (1998) y Gagnon *et al.* (2004) permiten explicar el patrón observado en los valores de prevalencia e intensidad de infección en *E. galapagensis* por el gasterópodo parásito, *S. shaskyi* en la región sur-este del Archipiélago mediante las siguientes dos hipótesis. La primera considera el comportamiento de agregarse que posee el hospedero (*E. galapagensis*) formando ‘frentes’ con una mayor o menor actividad territorial y/o contacto con otros de su misma especie durante el proceso de pastoreo y/o reproductivo, pero a su vez existiendo extensas áreas ‘protegidas’ por peces, las damiselas de cola blanca (*Stegastes leucurus bebee*) y de cola amarilla (*S. arcifrons*) los cuales expulsan a los erizos de sus bancos de algas verdes (e.g., *Ulva lactuca*) que les sirven para su consumo (Klump y Polunin, 1989). De modo que podría pensarse que las damiselas debido que son territorialistas (Glynn, 1998) podrían ser las responsables de generar un hábitat resguardado para los gasterópodos parásitos donde encuentran refugio contra depredadores.

Los bajos valores de prevalencia de infección de parásitos encontrados en *E. galapagensis* durante los meses de madurez sexual podría explicarse con base en estudios realizados en otros grupos de animales, igualmente afectados por parásitos. Bursten *et al.* (1997), Fernández (1985) y Rothschild y Ford (1964) señalan que para algunas especies de ectoparásitos (e.g., pulgas) la época reproductiva de sus hospederos estimula y favorece el traspaso de los parásitos entre los hospederos, que para *E. galapagensis* pudiera significar que los parásitos (*S. shaskyi*) empezaran a desmontarse de modo masivo. Deunff y Beaucournu (1981) observaron en murciélagos que durante su período reproductivo los ácaros disminuían en intensidad, pero aumentaba su prevalencia. En el caso particular de *E. galapagensis*, los valores de prevalencia de infección no incrementaron debido a la interacción que ocurrió con sus depredadores, los cangrejos. Se conoce que existen diferencias químicas circulantes y/o morfológicas en los hospederos que hacen que un sexo sea una mejor o peor fuente de alimento para el parásito o un medio para adquirir una ventaja reproductiva (Bursten *et al.*, 1997). De hecho, algunos autores señalan que ciertos ectoparásitos (e.g., pulgas) tienen la capacidad de distinguir el sexo y el estado reproductivo del hospedador (Rothschild y Ford, 1964; Mead-Briggs, 1964) y de igual modo esto pudiera ocurrir en la relación que mantienen *E. galapagensis* y *S. shaskyi*.

El estudio realizado en Punta Estrada señala un claro patrón en la abundancia de los depredadores de parásitos (cangrejos) y la abundancia y tamaño de sus presas (*S. shaskyi*) durante la temporada cálida del invierno ecuatorial (de febrero a abril). La prevalencia de infección de parásitos empezó a disminuir pero aumentó la intensidad de cangrejos y que según Wellington (1975) y Avilés (1984) esta época corresponde al momento que *E. galapagensis* alcanza su máximo desarrollo gonadal por efecto en el incremento de las

temperaturas. El aumento en la talla promedio poblacional de los gasterópodos se pudo deber a una respuesta que tuvo la población por efecto de la presión selectiva que ejerce el depredador sobre su presa. Los individuos (sean machos o hembras) tendrían dos opciones: (1) crecer más rápido destinando recursos energéticos para robustecer el caparazón con lo cual evitarían ser fácilmente depredados con el respectivo desplazamiento de la etapa reproductiva y (2) optar por no crecer, sino reproducirse con lo cual resultan más vulnerables ante el depredador. Por consiguiente, el cambio en la talla en la población de los parásitos podría corresponder a un tipo de respuesta de defensa inductiva típica por efecto de la plasticidad fenotípica que posee *S. shaskyi* y que poseen los gasterópodos en general frente al riesgo de ser depredados (Appleton y Palmer, 1988; Palmer, 1990; Trussell, 1996, 2000; Leonard *et al.*, 1999; Trussell y Smith, 2000; Trussell y Nicklin, 2002).

El patrón temporal observado en este estudio sugiere que la presión que genera el depredador (cangrejos) sobre su presa (*S. shaskyi*) no sólo regula el tamaño de la población sino también la talla media de los individuos, ya que los parásitos más pequeños son los más vulnerables de ser capturados (Warén, 1983). Estos resultados sugieren que son los machos (por ser más pequeños que las hembras) los que serían el principal blanco como presa (a no ser que opten por crecer) del depredador ya que las hembras son más grandes, lo cual hace más difícil su manipulación y de extraerlas del interior de las ‘cavernas’ de las espinas y con ello habría un ahorro en el gasto de energía por parte del depredador en manipular a su presa (Warén, 1983).

El estudio realizado en Punta Estrada, también permitió comprender que detrás de los patrones observados en los valores de prevalencia de infección de parásitos *S. shaskyi*

en el erizo de mar, *E. galapagensis* y la intensidad de cangrejos en los erizos de mar (sobre las espinas del hospedero) en los veinte sitios de muestreo alrededor de la región sur-este del Archipiélago, el factor ambiental regula las poblaciones de los organismos competitivamente inferiores de los erizos de mar (e.g., cangrejos y parásitos) y no es tan solo explicado en función de la problemática pesquera de los sitios CPi y SPi. Por ello, la figura 33 muestra gráficamente la propuesta del nuevo modelo conceptual, donde no sólo los depredadores del erizo deben que ser considerados, sino también los depredadores de los parásitos en sitios permitidos para la pesca (i.e., cangrejos). Se encontró que había más cangrejos en los sitios CPi, donde se extraen langostas y peces. Así que el nuevo modelo conceptual que se propone es que en los sitios CPi, donde se extraen a los depredadores del cangrejo que a su vez es un depredador del parásito, habiendo menos parásitos. En consecuencia la distribución del parásito en este caso no es denso-dependiente con su huésped, el erizo, sino más bien dependiente de la abundancia del depredador del parásito, los cangrejos, que se asocian a las espinas de *E. galapagensis*.

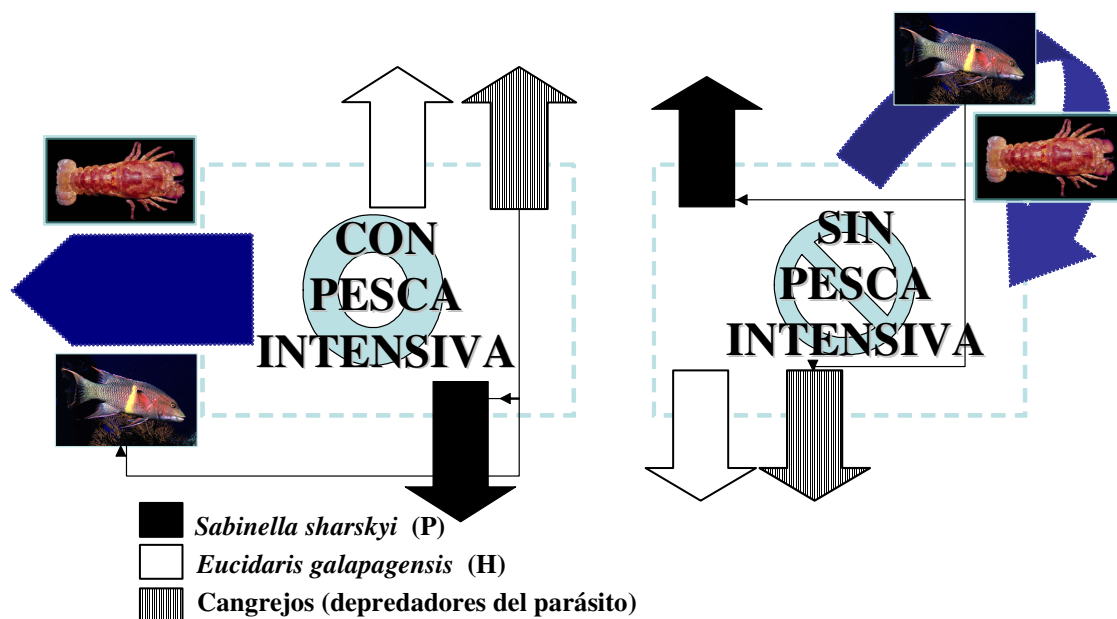


Figura 33. Nuevo modelo conceptual propuesto. El modelo muestra que no sólo los depredadores del erizo de mar, *E. galapagensis* deben que ser considerados (e.g., langostas y peces) en la relación con el parásito, *S. shaskyi*; sino también la relación que existe entre los depredadores del parásito, *S. shaskyi* (e.g., cangrejos y peces) en sitios con y sin pesca intensiva. Las flechas indican la relación denso-independiente entre el erizo de mar y el parásito, pero denso-dependiente entre el parásito y los cangrejos y entre los peces depredadores del cangrejo.

V. CONCLUSIONES

1. El modelo conceptual originalmente propuesto en este estudio no fue apoyado, debido que no fueron consideradas las relaciones ínter e intra-específicas y de depredador-presa de los cangrejos asociados al erizo de mar, *Eucidaris galapagensis* y que son depredadores del parásito, *Sabinella shaskyi*. Detrás de los patrones observados en los valores de prevalencia de infección del parásito, *S. shaskyi* y la intensidad de cangrejos (sobre las espinas de *E. galapagensis*) se concluye que el factor ambiental en suma con la intensidad por pesca, ambos son los que regulan a las poblaciones de los parásitos y no es tan sólo explicado en función de la problemática pesquera de los sitios CPi y SPi.
2. El efecto de la pesca fue mayor en la UE-Norte para la estructura poblacional del erizo, el parásito y el depredador del parásito (i.e., cangrejos).
3. Existen efectos indirectos (i.e., cangrejos) que regulan a la población del parásito.
4. Se concluye que la profundidad puede actuar en el erizo de mar, *E. galapagensis* como refugio contra el parásito, *S. shaskyi*.
5. El cangrejo puede proveer de refugio al erizo de los parásitos de modo estacional, durante el periodo reproductivo del erizo en los meses más cálidos del año (entre febrero y abril).

LITERATURA CITADA

- Abbott, D.P. 1966. Factors influencing the zoogeographic affinities of the Galapagos inshore marine fauna. En: Bowman, R. (Ed.) The Galapagos. Proceedings of the Symposia of the Galapagos International Scientific Project. University of California Press, Los Angeles. Pp. 108-122 p.
- Álvarez-Tinajero, M.C. 2000. Simbiontes de los abalones Amarillo (*Haliotis corrugata*) y azul (*Haliotis fulgens*) de Isla Cedros e Isla San Benito, Baja California, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja, California. 107 pp.
- Anderson, R.M. y R.M. May. 1979. Population biology of infectious diseases: part I (review article). Nature 280:361-367.
- Anderson, R.M. y R.M. May. 1981. The population dynamics of microparasites and their invertebrate hosts. Philosophical Transaction of the Royal Society of London (Biological Sciences). 291:451-524.
- Appleton, R.D. y A.R. Palmer. 1988. Water-borne stimuli released by predatory crabs and damaged prey induce more predator-resistant shells in a marine gastropod. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 85: 4387-4391.
- Avilés, B. 1984. Identificación y distribución de los equinodermos en la provincia del Guayas. Tesis Doctoral, Universidad Estatal de Guayaquil, Ecuador. 75 pp.
- Babcock, R. C., S. Kelly, N. T. Shears, J. W. Walker y T. J. Willis. 1999. Changes in community structure in temperate marine reserves. Marine Ecological Progress Series 189: 125-134.
- Banks, S. 1999. The use of remotely sensed AVHRR data in determining SST variability and zonation across the Galapagos Marine Reserve. M.Sc. thesis in Oceanography at Southampton Oceanography Centre, United Kingdom. 46 pp.
- Banks, S. 2002. Ambiente físico. En: Danulat, E y G.J. Edgar (Eds.) Reserva Marina de Galápagos: Línea Base de la Biodiversidad. Fundación Charles Darwin/Servicio Parque Nacional Galápagos. Santa Cruz, Galápagos, Ecuador. 18-32 p.
- Berry, S.S. 1956. A new West Mexican mollusk parasitic on echinoids. American Midland Naturalist 56:355-357.

- Birkeland, C. 1989. The influence of echinoderms on coral reef communities. En: Jangoux, M. y J.M. Lawrence (Eds.) Echinoderm Studies. Balkema: Rotterdam. 1-79 p.
- Birkeland, C. y F.-S. Chia. 1971. Recruitment risk, growth, age and predation in two populations of sand dollars, *Dendraster excentricus* (Eschscholtz). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 6:265-278.
- Black, R., M.S. Johnson y J.T. Trendall. 1982. Relative size of Aristotle's lantern in *Echinometra matthaei* occurring at different densities. Mar. Biol. Ecol. 77:81-97.
- Black, R., C. Codd, D. Hebbert, S. Vink y J. Burt. 1984. The functional significance of the relative size of Aristotle's lantern in the sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 77:81-97.
- Boles, L.C. y K.J. Lohmann. 2003. True navigation and magnetic maps in spiny lobsters. Nature 421:60-63.
- Bouchet, P. y A. Warén. 1986. Revision of the Northeast Atlantic bathyal and abyssal Aclididae, Eulimidae, Epitonidae (Mollusca, Gastropoda). Bollettino Malacologico Supplement 2:299-576.
- Brandt, M. y P. Guarderas. 2002. Erizos de mar. En: Danulat, E. y G.J. Edgar (Eds.) Reserva Marina de Galápagos. Línea Base de la Biodiversidad. Fundación Charles Darwin/Servicio Parque Nacional Galápagos. Santa Cruz, Galápagos, Ecuador. 396-418 p.
- Brandt, M. 2003. Influencia del erizo lapicero (*Eucidaris thouarsii*) en la estructura de la comunidad submarina de la cara norte del Islote Caamaño, Galápagos. Tesis de Baccalaureus Scientiae (B.S.). Universidad San Francisco de Quito. 34 pp.
- Brandt, T. y E. Muñoz-Ley. 1980. On the newly discovered relationship between the parasitic gastropod *Balcis catalinensis* and its holothurian host *Brandothuria arenicola*. The Bulletin of the American Malacological Union, Inc., 5-10 p.
- Briones, E., J. Sonnenholzner y E. Ortiz. 2002. Caracterización de los humedales marino costeros de las Islas Galápagos: tipos de fondo oceánico en profundidades de 0 a 60 metros. Documento interno. Fundación Ecuatoriana de Estudios Ecológicos (EcoCiencia), Banco Mundial y Servicio Parque Nacional Galápagos, Quito, Ecuador. 4-9 pp.
- Brito, A., A. Pérez-Ruzafa y J.J. Bacallado. 1996. Ictiofauna costera de las Islas Galápagos: composición y estructura del poblamiento de los fondos rocosos. Res. Cient. Proy. Galápagos TFMC 5:5-61.

- Bursten, S.N., R.B. Kimsey y D.H. Owing. 1997. Ranging of male *Oropsylla montana* flea via male California ground squirrel (*Spermophilus beecheyi*) juveniles. *Journal of Parasitology* 83:804-809.
- Bustamante, R.H., G.M. Wellington, G.M. Branch, G.J. Edgar, P. Martínez, F. Rivera y J.D. Witman. 2002a. Sobresalientes características marinas del archipiélago de Galápagos. En: Bensted-Smith, R. y E. Dinnerstein (Eds.) *Visión para la biodiversidad de las Islas Galápagos*. Fundación Charles Darwin y Fondo Mundial para la Naturaleza, Santa Cruz, Galápagos, Ecuador. 60-71 pp.
- Bustamante, R.H., L.R. Vinueza, F. Smith, S. Banks, M. Calvopiña, V. Francisco, A. Chiriboga y J. Harris. 2002b. Comunidades submareales rocosas I: Organismos sésiles y mesoinvertebrados móviles. En: Danulat, E. y G.J. Edgar (Eds.) *Reserva Marina de Galápagos: Línea Base de la Biodiversidad*. Fundación Charles Darwin/Servicio Parque Nacional Galápagos. Santa Cruz, Galápagos, Ecuador. 33-62 p.
- Cantera, J.R. y R. Neira. 1987. Primer registro del género *Echineulima* Lutzen y Nielsen (Gastropoda: Eulimidae), moluscos parásitos de erizos de mar en la Isla de Gorgona (Pacífico Colombiano). *An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín* 17:87-93.
- Caso, M.E. 1978. Los equinoideos del Pacífico de México, Parte I. Órdenes Cidaroidea y Aulodonta; Parte II. Órdenes Stiriodonta y Camaradonta. *Centro Cienc. Mar. Limnol. (UNAM), Publ. Esp.*, 1:1-244.
- Chavez, F.P. y R.C. Brusca. 1991. The Galapagos Islands and their relation to oceanographic processes in the tropical Pacific. Pp. 9-33, en: M.J. James (Ed.) *Galapagos Marine Invertebrates*. Plenum Press, New York. 9 - 33 p.
- Christie, D.M., R.A. Duncan, A.R. McBirney, M.A. Richards, W.M. White, K.S. Harpp y C.G. Fox 1992. Drowned islands downstream from the Galapagos hot spot imply extended speciation times. *Nature* 355:246-248.
- Clark, H.L. 1948. A report on the echini of the warmer eastern Pacific, based on the collections of the Velero III. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 8:225-352.
- Colwell, R.R. 1996. Global climate and infectious disease: the cholera paradigm. *Science* 274:2025-2031.
- Clark, K. 1971. Host texture preference of an ectoparasitic opisthobranch, *Odostomia columbiana* Dall & Bartsch, 1909. *The Veliger* 14:54-56.
- Colin, J.A. 1967. Skeletons, shelters and special defences. En: Colin, J.A. (Ed.) *The Biology of Marine Animals*. Sir Isaac Pitman & Sons Ltd. 620-664 p.
- Combes, C. 2001. *Parasitism: The ecology and evolution of intimate interactions*. The University of Chicago Press, Chicago. 728 pp.

- Cottingham, K.L. y M.S. Zens. 2004. Metabolic rate opens a grand vista on ecology. *Ecology* 85:1805-1807
- Cox, A. 1983. Ages of the Galapagos Islands: Patterns of evolution in Galapagos organisms. En: Bowman, R.I., M. Berson y A.E. Leviton (Eds.) *Patterns of Evolution in Galapagos Organisms*. American Association for the Advancement of Science, Pacific Division, San Francisco. 11-24 p.
- Crossland, M.R., R.A. Alford y J.D. Collins. 1991. Population dynamics of an ectoparasitic gastropod, *Hypermastus* sp. (Eulimidae), on the sand dollar, *Arachnoides placenta* (Echinoidea). *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 42:69-76.
- Crossland, M.R. J.D. Collins y R.A. Alford. 1993. Host selection and distribution of *Hypermastus placenta* (Eulimidae), as ectoparasitic gastropod on the sand dollar *Arachnoides placenta* (Echinoidea). *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 44:835-844.
- Cruz, R. 1999. Variabilidad del reclutamiento y pronóstico de la pesquería de langosta (*Panulirus argus*) en Cuba. Tesis de Doctor en Ciencias Biológicas. 125 pp.
- Dafni, J. 1986. A biomechanical model for the morphogenesis of regular echinoid tests. *Paleobiology* 12:143-160.
- Davis, L.V. 1967. The suppression of autotomy in *Linkia multifora* (Lamarck) by a parasitic gastropod, *Stylifer linckiae* Sarasin. *The Veliger* 9:343-346.
- Dayton, P.K., S.F. Thrush, M.T. Agardy y R.J. Hofman. 1995. Environmental effects of marine fishing. *Aquatic Conservation* 5: 205-232.
- Deunff, J. y J.-C. Beaucournu. 1981. Phénologie et variations du dermecos chez quelques espèces de Spinturnicidae (Acarina, Mesostigmata). *Annales de Parasitologie (Paris)* 56:203-224.
- Ebert, T.A. 1980. Relative growth of the sea urchin jaws: an example of plastic resource allocation. *Bull. Mar. Sci.* 30:467-474.
- Ebert, T.A. y M.P. Russell. 1992. Growth and mortality estimates for red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* from San Nicolas Island, California. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 81:31-41.
- Ebert, T.A. 2001. Growth and settlement of post-settlement sea urchins. En: Lawrence, J.M. (Ed.) *The Biology and Ecology of Edible Sea Urchins*. Elsevier Science, Amsterdam. 79-102 p.
- Edgar, G.J., J.M. Fariña, M. Calvopiña, C. Martínez y S. Banks. 2002. Comunidades submareales rocosas II: Peces y macroinvertebrados móviles. En: Danulat, E. y G.J. Edgar (Eds.) *Reserva Marina de Galápagos: Línea Base de la Biodiversidad*. Fundación Charles Darwin/Servicio Parque Nacional Galápagos. Santa Cruz, Galápagos, Ecuador. 63-92 p.

- Edwards, P.B. y T.A. Ebert. 1991. Plastic responses to limited food availability and spine damage in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 145: 205-220.
- Elliot, J.M. 1977. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Freshwater biological association 25:1-157.
- Epstein, P.R. 1997. Climate, ecology and human health. Consequences 39:1-19.
- Epstein, P.R., B. Sherman, E. Spanger-Siegfried, A. Langston, S. Prased y B. Muckay. 1988. Marine ecosystems: emerging diseases as indicator of change. Harvard Medical School: Boston. 85 pp.
- Esch, G.W. y J.C. Fernández. 1993. A functional biology of parasitism: Ecological and evolutionary implications. Chapman & Hall, University Press, Cambridge. 337 pp.
- Farmanfarmaian, A. y C. Giese. 1963. Thermal tolerance and acclimatation in the western purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. Physiol. Zoöl., 36:237-243.
- Fernández, J.B. 1985. Estudio parasitológico de *Merluccius australis* (Hutton, 1872) (Pisces: Merluccidae): aspectos sistemáticos, estadísticos y zoogeográficos. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) 56:31-41.
- Finley, R.J. y G.E. Forrester. 2003. Impact of ectoparasites on the demography of a small reef fish. Mar. Ecol. Prog. Ser. 248:305-309.
- Fuji, A. 1967. Ecological studies on the growth and food consumption of Japanese common littoral sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz). Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 15:83-160.
- Fujioka, Y. 1985. Population ecological aspects of the eulimid gastropod *Vitreobalcis temnopleuricola*. Malacologia 26:153-163.
- Gagnon, P., J.H. Himmelman y L.E. Johnson. 2004. Temporal variation in community interfaces: kelp-bed boundary dynamics adjacent to persistent urchin barrens. Marine Biology 144:1191-1203.
- Gillooly, J.F., J.H. Brown, G.H. West, V.M. Savage y E.L. Charnov. 2001. Effect of size and temperature on metabolic rate. Science 293:2248-2251.
- Glynn, P.W. 1976. Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific. Ecol. Monogr., 46:431-456.
- Glynn, P.W. 1988. El Niño Southern Oscillation 1982-1983: nearshore population, community, and ecosystem responses. Annu. Rev. Ecol. Syst., 19:309-345.

- Glynn, P.W. 1990. Coral mortality and disturbances to coral reefs in the tropical eastern Pacific. En: Glynn, P.W. (Ed.) *Global Ecological Consequences of the 1982-83 El Niño Southern Oscillation*. Elsevier Oceanography Series, 52. Amsterdam. 55-126 p.
- Glynn, P.W. y G.M. Wellington. 1983. *Corals and coral reefs of the Galapagos Islands*. University of California Press, Berkeley.
- Glynn, P.W., G.M. Wellington y C. Birkeland. 1979. Coral reef growth in the Galapagos: limitations by sea urchins. *Science* 203:47-48.
- Glynn, P.W., G.M. Wellington y C. Birkeland. 1982. El crecimiento de arrecifes de coral en las Galápagos: limitación por los erizos marinos. En: Eberhardt, U. (Ed.) *Compendio de Ciencia en Galápagos*. Publicación Especial de la Fundación Charles Darwin. 101-106 p.
- Granovitch, A.I. 1999. Parasitic systems and the structure of parasite populations. *Helgol. Mar. Res.* 53:9-18.
- Habe, T. 1952. Parasitic gastropods found in echinoderms from Japan. *Publs. Seto mar. biol. Lab.*, 2:73-85.
- Harris, M.P. 1969. Breeding season of sea-birds in the Galapagos Islands. *Journal of Zoology (London)* 159: 145-165.
- Harvell, C.D., K. Kim, J.M. Burkholder, R.R. Colwell, P.R. Epstein, D.J. Grimes, E.E. Hofmann, E.K. Lipp, A.D.M.E. Osterhaus, R.M. Overstreet, J.W. Porter, G.W. Smith y G.R. Vasta 1999. Emerging marine diseases—climate links and anthropogenic factors. *Science* 285:1505-1510.
- Heylings, P. y R. Bensted-Smith. 2002. Zonificación e historia de la Reserva Marina de Galápagos. En: Danulat, E. y G.J. Edgar (Eds.) *Reserva Marina de Galápagos: Línea Base de la Biodiversidad*. Fundación Charles Darwin/Servicio Parque Nacional Galápagos. Santa Cruz, Galápagos, Ecuador. 9-17 p.
- Hickman, C.P. 1998. *Guía de campo sobre estrellas de mar y otros equinodermos de Galápagos (Serie vida marina de Galápagos)*. Sugar Spring Press. Virginia, Lexington, USA. 83 pp.
- Hickman, C.P. y Y. Finet. 1999. *A Field Guide to Marine Molluscs of Galapagos*. Sugar Spring Press. 110 pp.
- Holme, N. A. y A. D. McIntyre. 1971. *Methods for the study of marine benthos*. Blackwell Science, Oxford. 334 pp.

- Houvenaghel, G.T. 1978. Oceanographic conditions in the Galapagos Archipelago and their relations with life on the islands. En: Boje, R. y M. Tomczac (Eds.) *Upwelling Ecosystems*. Springer-Verlag, New York. 181-200 p.
- Houvenaghel, G.T. y N. Houvenaghel. 1982. Aspectos ecológicos de la zonificación de entremarea en las costas rocosas de las Islas Galápagos. En: Eberhardt, U. (Ed.) *Compendio de Ciencia en Galápagos*. Publicación Especial de la Fundación Charles Darwin. 79-100 p.
- Hyman, L.H. 1955. *The invertebrates, IV. Echinodermata, The coelomate Bilateria*. McGraw-Hill, viii. 763 pp.
- Jackson, J.B.C., M.X. Kirby, W.H. Berger, K.A. Bjorndal, L.W. Botsford, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, R. Cooke, J. Erlandson, J. A. Estes, T. P. Hughes, S. Kidwell, C.B. Lange, H. S. Lenihan, J. M. Pandolfi, C. H. Peterson, R. S. Steneck, M. J. Tegner y R.R. Warner. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293:629-638.
- Jangoux, M. 1987a. Diseases of Echinodermata. I. Agents of microorganisms and protists. *Dis. Aquat. Org.* 2:147-162.
- Jangoux, M. 1987b. Diseases of Echinodermata. II. Agents metazoans (Mesozoa to Briozoa). *Dis. Aquat. Org.* 2:205-234.
- Jangoux, M. 1987c. Diseases of Echinodermata. III. Agents metazoans (Annelida to Pisces). *Dis. Aquat. Org.* 3:59-83.
- Jangoux, M. 1987d. Diseases of Echinodermata. IV. Structural abnormalities and general considerations on biotic diseases. *Dis. Aquat. Org.* 3:221-229.
- Jangoux, M. 1990. Disease of marine animals. En: Kinne, O. (Ed.). *Diseases of Echinodermata*. Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg, Germany. 439-567 p.
- Jennings, S., A.S. Brierley y J.W. Walker. 1994. The inshore fish assemblages of the Galapagos Archipelago. *Biological Conservation* 70: 49-57.
- Kaiser, K.K. y C.W. Bryce. 2001. The recent molluscan marine fauna of Isla Malpelo, Colombia. *The Festivus* 33:1-147 pp.
- Kenchington, R.A. 1990. *Managing marine environments*. Taylor and Francis. New York.

- Kenelly, S. y A. Underwood. 1992. Fluctuations in the distributions and abundances of species in sublittoral kelp forests in New South Wales. *Australian Journal of Ecology* 17:362-382.
- Kermack, W.O y A.G. McKendrick. 1927. Contributions to the mathematical theory of epidemics, *Proceedings of the Royal Society of London. Series A* 115:700-721.
- Kinne, O. 1970. *Marine Ecology: a comprehensive, integrated treatise on life in oceans and coastal waters* (Volume 1 parts 1-3). Wiley-Interscience, John Wiley & Sons Ltd. New York.
- Kinne, O. 1980. Disease of marine animals: general aspects. En: Kinne, O. (Ed.) *Diseases of Marine Animals* (Volume 1): General aspects, Protozoa to Gastropoda. Wiley, Chichester. 13-73 p.
- Klump, D.W. y N.V.C. Polunin. 1989. Partitioning among grazers of food resources within damselfish territories on a coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 125:145-169.
- Kuris, A.M. y K.D. Lafferty. 2000. Parasite-host modeling meets reality: adaptive peaks and their ecological attributes. En: Poulin, R., S. Morand y A. Skorping (Eds.) *Evolutionary Biology of Host-Parasite Relationships: Theory Meets Reality*. Elsevier Science. 9-26 p.
- Kuris, A.M., M.E. Torchin y K.D. Lafferty. 2002. *Fecampia erythrocephala* rediscovered: prevalence and distribution of a parasitoid of the European shore crab, *Carcinus maenas*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 82:955-960.
- Lafferty, K.D. 1993. Effect of parasitic castration on growth, reproduction and population dynamics of the marine snail *Cerithidea californica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 96:229-237.
- Lafferty, K.D. y K. Morris. 1996. Altered behavior of parasitized killifish increases susceptibility to predation by bird final host. *Ecology* 77:1390-1397.
- Lafferty, K.D. y A.M. Kuris. 1999. How environmental stress affects the impacts of parasites. *Limnol. Oceanogr.* 44:925-931.
- Lafferty, K.D. y D. Kushner. 2000. Population regulation of the purple sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*, at the California Channel Islands. En: Brown, D.R., K.L. Mitchell y H.W. Chang (Eds.) *Proceedings of the Fifth California Islands Symposium*. Minerals Management Service Publication. 379-381 p.

- Lawrence, J.M. 1975. On the relationships between marine plants and sea urchins. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 13:213-286.
- Lawrence, J.M. 1987. A functional biology of echinoderms. Baltimore (The John Hopkins University Press). 340 pp.
- Lawrence, J.M. 1990. The effect of stress and disturbance on echinoderms. *Zool. Sci.* 7:17-28.
- Lawrence, J.M. 2001. Function of eponymous structures in echinoderms: a review. *Can. J. Zool.* 79:1251-1264.
- Lawrence, J.M. y J. Vásquez. 1996. The effect of sublethal predation on the biology of echinoderms. *Oceanol. Acta* 19:431-440.
- Lawrence, J.M. y J. Sonnenholzner. 2003. Distribution and abundance of asteroids, echinoids, and holothuroids in the central Galapagos. Proceedings from the 11th International Echinoderm Conference. The Ludwig-Maximilians-Universität, Munich, Germany, on 6 – 10 October, 2003.
- Leonard, G. H., P. O. Yund y M. D. Bertness. 1999. Crab predation, waterborne cues, and inducible defenses in blue mussels, *Mytilus edulis*. *Ecology* 80:1–14.
- Lessios, H.A., B.D. Kessing, D.R. Robertson y G. Paulay. 1999. Phylogeography of the pantropical sea urchin *Eucidaris* in relation to land barriers and ocean currents. *Evolution* 53: 806-817.
- Levitan, D.R. 1989. Density-dependent size regulation in *Diadema antillarum*: effects on fecundity and survivorship. *Ecology* 70:1414-1424.
- Levitan, D.R. 1991. Skeletal changes in the test and jaws of the sea urchin *Diadema antillarum* in response to food limitation. *Marine Biology* 111:431-435.
- Lukas, R. 1986. The termination of the Equatorial Undercurrent in the eastern Pacific. *Prog. Oceanog.* 16:63-90.
- Mackenzie, A., A.S. Ball y S.R. Virdee. 1998. The nature of parasitism. En: Hames, B.D. (Ed.). *Instant Notes in Ecology*. Bios Scientific publishers. Springer. 116-121 p.
- Malmquist, D.L. 1991. The past as the key to the present: taphonomy and paleoecology of the Urvina Bay Uplift. En: James, M.J. (Ed.) *Galapagos Marine Invertebrates – Taxonomy, Biogeography and Evolution in Darwin's Islands*. Plenum Press, New York. 393-411 p.

- Maluf, L.Y. 1991. Echinoderm fauna of the Galapagos Islands. En: James, M.J. (Ed.). Galapagos Marine Invertebrates: Taxonomy, Biogeography, and Evolution in Darwin's Islands. Plenum Press, New York. 345-376 p.
- Margolis, L., G.W. Esch, J.C. Holmes, A.M. Kuris y G.M. Schad. 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology* 68:131-133.
- Märkel, K. y U. Röser. 1983. Calcite-resorption in the spine of the echinoid *Eucidaris tribuloides*, *Zoomorphology* 103:43-58.
- Mattison, J.E., J.D. Trent, A.L. Shanks, T.B. Akin y J.S. Pearse. 1977. Movement and feeding activity of red sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus*) adjacent to a kelp forest. *Marine Biology* 39:25-30.
- McClanahan, T.R. y S.H. Shafir. 1990. Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoons. *Oecologia* 83:362-370.
- McPherson, B.F. 1968. Contribution to the biology of the sea urchin *Eucidaris tribuloides* (Lamarck). *Bull. Mar. Sci.*, 18:400-443.
- Mead-Briggs, A.R. 1964. The reproductive biology of the rabbit flea *Spilopsyllus cuniculi* Dale and the dependence of the species upon breeding of its host. *Journal of Experimental Biology* 41:371-402.
- Merlen, G. 1995. Use and misuse of the seas around the Galapagos archipelago. *Oryx* 29:99-106.
- Miahle, E., E. Bachere, V. Boulo y J.P. Cadoret. 1995. Strategy for research and international cooperation in marine invertebrate pathology, immunology and genetics. *Aquaculture* 132:33-41.
- Nebelsick, J.H. 1992. Echinoid distribution by fragment identification in the northern Bay of Safage, Red Sea, Egypt. *Palaios* 7:316-328.
- Nebelsick, J.H. y S. Kampf. 1994. Taphonomy of *Clypeaster humilis* and *Echinodiscus auritus* (Echinoidea: Clypeasteroidea) from the Red Sea. En: David, B., A. Guille, J.-P. Féral y M. Roux (Eds.) *Echinoderms Through Time*. Balkema, Rotterdam. 803-808 p.
- Ng, P.K.L. y M.-S. Jeng. 1999. The Brachyuran Crabs (Crustacea: Decapoda: Eumedonidae and Portunidae) Symbiotic with Echinoderms in Taiwan. *Zoological Studies* 38: 268-274.

- Palmer, A. R. 1990. Effect of crab effluent and scent of damaged conspecifics on feeding, growth, and shell morphology of the Atlantic dogwhelk *Nucella lapillus* (L.). *Hydrobiologia* 193:155–182.
- Pearse, J.S. y R.A. Cameron. 1991. Echinodermata: Echinoidea. En: Giese, A.C, J.S. Pearse y V.B. Pearse (Eds.) *Reproduction of Marine Invertebrates (Volume VI): Echinoderms and Lophophorates*. The Boxwood Press, Pacific Grove California. 513-662 p.
- Pineda, J. 1991. Predictable upwelling and the shoreward transport of planktonic larvae by internal tidal bores. *Science* 253:548-551.
- Reck, G.K. 1983. The coastal fisheries in the Galápagos Islands, Ecuador. Description and consequences for management in the context of marine environmental protection and regional development. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel. Kiel, Bremerhaven, Alemania, 233 pp.
- Rothschild, M. y B. Ford. 1964. Breeding of the rabbit flea (*Spilopsyllus cuniculi* (Dale)) controlled by the reproductive hormones of the host. *Nature* 201:103-104.
- Ruiz, G.M. 1991. Consequences of parasitism to marine invertebrates: host evolution?. *Amer. Zool.* 31:831-839.
- Ruttenberg, B. 2001. Effects of artisanal fishing on marine communities in the Galapagos Islands. *Conservation Biology* 15:1691-1699.
- Sala, E., M. Ribes, B. Hereu, M. Zabala, V. Alvà, R. Coma y J. Garrabou. 1998a. Temporal variability in abundance of the sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in the northwestern Mediterranean: comparison between a marine reserve and an unprotected area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 168:135-145.
- Sala, E., C.F. Boudouresque y M. Harmelin-Vivien. 1998b. Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos* 82:425-439.
- Sala, E. y M. Zabala. 1996. Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 140:71-81.
- Salazar, A. y H. Reyes Bonilla. 1998. Parasitismo de *Thyca callista* (Gastropoda: Capulidae) sobre *Phataria unifascialis* (Asteroidea: Ophidiasteridae) en el Golfo de California, México. *Rev. Biol. Trop.* 46:833-836.

- Sebens, K.P. 1982a. Limits to indeterminate growth: an optimal size model applied to passive suspension feeders: *Ecology* 63:209-222.
- Sebens, K.P. 1982b. Asexual reproduction in *Anthopleura elegantissima* (Anthozoa: Actiniaria): seasonality and spatial extent of clones. *Ecology* 63:434-44.
- Sebens, K.P. 1987. The ecology of indeterminate growth in animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:371-407.
- Shears, N.T. y R.C. Babcock. 2003. Continuing trophic cascade effects after 25 years of no-take marine reserve protection. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 246:1-16.
- Sindermann, C.J. 1990a. Principal diseases of marine fish and shellfish. I. Diseases of marine fish. Second edition. Academic Press, San Diego.
- Sindermann, C.J. 1990b. Principal diseases of marine fish and shellfish. II. Diseases of marine shellfish. Second edition. Academic Press, San Diego.
- Skoglund, C. 2002. Panamic province molluscan literature. Additions and changes from 1971 through 2001. Supplement: III Gastropoda. *The Festivus* 33:1-286.
- Snell, H.M., P.A. Stone y H.L. Snell. 1996. A summary of geographic characteristics of the Galapagos Islands. *J. Biog.* 23, 619-624.
- Smith, A.B. 2004. The Echinoid Directory from the Natural History Museum. <http://www.google.com.mx/search?q=cache:d340gRfxUcJ:www.nhm.ac.uk/palaeontology/echinoids/+Natural+history+museum+london+urchins&hl=es>.
- Sousa, W.P. 1991. Can models of soft-sediment community structure be complete without parasites?. *Amer. Zool.* 31:821-830.
- Swann, M.M. 1966. Growth, autotomy, and regeneration. En: Boolootian, R.A. (Ed.) *Physiology of Echinodermata*. Interscience Publishers, New York. 397-434 p.
- Trussell, G.C. 1996. Phenotypic plasticity in an intertidal snail: The role of a common crab predator. *Evolution*, 50: 448-454.
- Trussell, G. C. 2000. Phenotypic clines, plasticity and morphological trade-offs in an intertidal snail. *Evolution* 54: 151-166.
- Trussell, G. C. y L. D. Smith. 2000. Induced defenses in response to an invading crab predator: an explanation of historical and geographic phenotypic change. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 97:2123- 2127.

- Trussell, G.C. y M. Nicklin. 2002. Cue sensitivity, inducible defense, and trade-offs in a marine snail. *Ecology* 83:1635-1647.
- Ulbricht, R.J. 1973. Effect of temperature acclimation on the metabolic rate of sea urchins. *Mar. Biol.*, 19:273-277.
- Ulbricht, R.J. y W. Pritchard. 1972. Effect of temperature on the metabolic rate of the sea urchins. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab, Woods Hole*, 142:178-185.
- Vermeij, G.J. 1978. *Biogeography and adaptation. A pattern of marine life*. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. 332 pp.
- Warén, A. 1983. A generic revision of the family Eulimidae (Gastropoda: Prosobranchia). *Journal of molluscan Studies Supplement* 13:1-95.
- Warén, A. 1992. Comments and descriptions of Eulimid gastropods from Tropical West America. *The Veliger* 35:177-194.
- Warén, A. y R. Moolenbeek. 1989. A new eulimid gastropod, *Trochostilifer eucidaricola*, parasitic on the pencil urchin *Eucidaris tribuloides* from the southern Caribbean. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 102:169-175.
- Warén, A. y C. Mifsud. 1990. *Nanobalcis* a new eulimid genus (Prosobranchia) parasitic on cidaroid sea urchins, with two new species, and comments on *Sabinella bonifaciae* (Nordsieck). *Boll. Malacologico* 26:37-46.
- Wellington, G.M. 1975. The Galapagos coastal and marine environments. A resource report to the Department of National Parks and Wildlife. Quito, Ecuador, 357 pp.
- Wellington, G. 1984. Marine environment and protection. En: Perry, R. (Ed.) *Key Environments, Galapagos*. Pergamon Press, Oxford. 247-263 p.
- Wellington, G.M., Strong, A. E. y G. Merlen. 2001. Sea surface temperature variation in the Galapagos Archipelago: a comparison between AVHRR nighttime satellite data and in-situ instrumentation (1982-1988). *Bull. Mar. Sci.* 69:27-42.
- Winant, C.D. 1974. Internal surges in coastal waters. *Journal of Geophysical Research* 79:4523-4526.
- Witman, J.D. y P.K. Dayton. 2001. Rocky Subtidal Communities. En: Bertness, M.D., S.D. Gaines y M.E. Hay (Eds.) *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates, Inc, USA. 339-366 p.
- Witman, J.D. y F. Smith. 2003. Rapid community change at a tropical upwelling site in the Galapagos Marine Reserve. *Biodiversity and Conservation* 12:25-45.

Zeuthen, E. 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Q. Rev. Biol.*, 28:1-12.