

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Determinación de las relaciones tróficas del alga *Caulerpa racemosa* en la Isla Santa Cruz,
Galápagos, y análisis de posibles agentes de biocontrol

Disertación previa a la obtención del título de Licenciado en Ciencias Biológicas

FRANKLIN ESTEBAN TERÁN SUÁREZ

Quito, 2020

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del candidato Franklin Esteban Terán Suárez ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Verónica', is centered on the page. The signature is fluid and cursive, with a large initial 'V'.

Dra. Verónica Crespo Pérez
Directora de la Disertación
Quito, 19 de octubre de 2020

“En la superficie de los océanos, los hombres hacen la guerra y se destruyen unos a otros; pero aquí debajo, a unos pocos pies de la superficie, hay una calma y paz no molestadas por el hombre.”

Jules Gabriel Verne (1869)

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todas las personas que contribuyeron para que este trabajo sea posible: a mis padres y mi hermana, por todo su apoyo; a la Dra. Inti Keith, por haberme dado la confianza y la oportunidad de colaborar en el proyecto de Especies Marinas Invasoras; al mejor equipo de trabajo que pude haber tenido: Wilson Iñiguez, Sofía Green, Rosita Calderón; a todos los voluntarios y *staff* de la Fundación Charles Darwin, Juan Manuel García y Ana Moya. A mi directora de tesis, Dra. Verónica Crespo y a los lectores Dra. Diana Astorga y Dr. Rafael Cárdenas, cuyas sugerencias fueron cruciales para la elaboración de este manuscrito.

Esta publicación tiene el número de contribución 2346 correspondiente a la Fundación Charles Darwin para las Islas Galápagos.

TABLA DE CONTENIDOS

LISTA DE FIGURAS.....	IX
LISTA DE TABLAS.....	X
LISTA DE ANEXOS.....	XI
1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT.....	3
3. INTRODUCCIÓN.....	4
4 OBJETIVOS.....	9
4.1 OBJETIVO GENERAL.....	9
4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	9
5. MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
5.1 ÁREA DE ESTUDIO Y MUESTREO.....	9
5.2 DIVERSIDAD Y PORCENTAJE DE COBERTURA DE ORGANISMOS	
SÉSILES.....	10
5.3 RECOLECCIÓN DE MOLUSCOS SACOGLOSOS.....	10
5.4 TASA DE CONSUMO DE <i>Caulerpa racemosa</i> POR PARTE DE	
MOLUSCOS SACOGLOSOS.....	11
5.5 SOBREVIVENCIA DE <i>Caulerpa racemosa</i> DESPUÉS DE RECIBIR	
INCISIONES POR HERBIVORÍA.....	11

5.6 REPRODUCCIÓN DE MOLUSCOS SACOGLOSOS.....	12
5.7 ANÁLISIS DE VIDEOS EN BÚSQUEDA DE ESPECIES MARINAS CONSUMIDORAS DE <i>Caulerpa racemosa</i>	12
5.8 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	13
6. RESULTADOS.....	14
6.1 DIVERSIDAD Y PORCENTAJE DE COBERTURA DE ORGANISMOS SÉSILES.....	14
6.2 RECOLECCIÓN DE MOLUSCOS SACOGLOSOS.....	15
6.3 TASA DE CONSUMO DE <i>Caulerpa racemosa</i> POR PARTE DE MOLUSCOS SACOGLOSOS.....	16
6.4 SOBREVIVENCIA DE <i>Caulerpa racemosa</i> DESPUÉS DE RECIBIR INCISIONES POR HERBIVORÍA.....	16
6.5 REPRODUCCIÓN DE MOLUSCOS SACOGLOSOS.....	17
6.6 ANÁLISIS DE VIDEOS EN BÚSQUEDA DE ESPECIES MARINAS CONSUMIDORAS DE <i>Caulerpa racemosa</i>	18
7. DISCUSIÓN.....	18
7.1 DIVERSIDAD Y PORCENTAJE DE COBERTURA DE ORGANISMOS SÉSILES.....	18

7.2 DIVERSIDAD DE ESPECIES QUE SE ALIMENTAN DE <i>Caulerpa racemosa</i>	20
7.3 POTENCIAL BIOCONTROLADOR DEL CRECIMIENTO DE <i>Caulerpa racemosa</i> POR PARTE DE MOLUSCOS SACOGLOSOS.....	23
8.CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	25
7. LITERATURA CITADA.....	27
8.FIGURAS.....	32
9.TABLAS.....	38
10. ANEXOS.....	43

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa de estudio en la Isla Santa Cruz, Galápagos.
- Figura 2.** Foto de uno de los cuadrantes de 84 cm x 84 cm analizado con el programa Image J.
- Figura 3.** Sitios con mayores porcentajes de cobertura de *C. racemosa* donde se colocaron las cámaras en Tortuga Bay.
- Figura 4.** Mapa del porcentaje de cobertura de *C. racemosa* en Tortuga Bay (octubre-noviembre de 2018).
- Figura 5.** Mapa del porcentaje de cobertura de *C. racemosa* en El Garrapatero en febrero de 2018.
- Figura 6.** Variación del peso de los frondes de *C. racemosa* después de dos días de exposición a moluscos sacoglosos y después de 15 días de recuperación.
- Figura 7.** Gráfica de la tasa de consumo de *C. racemosa* por parte de los moluscos sacoglosos a cuatro diferentes temperaturas.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Porcentaje de cobertura de las morfoespecies sésiles en los tres sitios de estudio

Tabla 2. Índices de diversidad y equitabilidad en los tres sitios de estudio.

Tabla 3. Análisis de porcentaje de similaridad (SIMPER) de las comunidades de morfoespecies sésiles en Tortuga Bay, El Garrapatero y La Ratonera y contribución de los taxones a las diferencias entre los sitios (se incluyen solo los taxones que juntos contribuyeron con más del 65 por ciento a las diferencias).

Tabla 4. Especies identificadas en los videos grabados en Tortuga Bay en octubre de 2017.

Tabla 5. Número de frondes clasificados, dependiendo de su condición, 15 días después de haber sido expuestos a herbivoría.

Tabla 6. Características reproductivas de las especies de moluscos sacoglosos colectados en Tortuga Bay.

LISTA DE ANEXOS

- Anexo 1.** Frondes de *Caulerpa racemosa*. a) Morfología de *Caulerpa*, b) Frondes de *C. racemosa* 48 horas después de haber sido expuesta a herbivoría por el molusco *O. aliciae*. Los círculos señalan las zonas donde el sacogloso realizó incisiones y succionó el contenido celular.
- Anexo 2.** Morfoespecies sésiles encontradas en los tres sitios de estudio.
- Anexo 3.** Mapas del porcentaje de cobertura de las morfoespecies sésiles encontradas en Tortuga Bay (octubre – noviembre de 2018). a) Alga verde, b) *Asparagopsis taxiformis*, c) Alga parda, d) *Gracilaria* sp., e) *Palythoa mutuki*, f) *Palythoa tuberculosa*.
- Anexo 4.** Mapas del porcentaje de cobertura de las morfoespecies sésiles encontradas en El Garrapatero en febrero de 2018.
- Anexo 5.** Mapas del porcentaje de cobertura de las morfoespecies sésiles encontradas en La Ratonera en enero de 2018.
- Anexo 6.** Imágenes de *Berthelinia chloris*. a) Individuo adulto, b) Concha, c) Masa de huevos depositada en las paredes del acuario, d) Huevos.
- Anexo 7.** Imágenes de *Oxynoe aliciae*. a) Individuo adulto, b) Concha, c) Masa de huevos en acuario, d) Huevos.
- Anexo 8.** Imágenes de *Lobiger sagamiensis*. a) Individuo adulto, b) Concha, c) Masa de huevos sobre alga, d) Huevos.
- Anexo 9.** Número de individuos de sacoglosos colectados por mes en Tortuga Bay.
- Anexo 10.** Fauna asociada a *C. racemosa*.
- Anexo 11.** Frondes de *C. racemosa* durante el experimento tasa de consumo. Todos los frondes expuestos a herbivoría terminan en necrosis del tejido (Condición 3).
- Anexo 12.** Ciclo de vida de *O. aliciae*. a) Adulto, b) Huevo, c) Larva veliger, d) Larva veliger eclosionada, e) Larva pos metamórfica.

Anexo 13. Especies observadas alimentándose en los campos de *C. racemosa* (Tortuga Bay). a) *Scarus ghobban*, b) *Mugil cephalus*, c) *Gerres simillimus*, d) *Orthopristis fobesi*, e) *Haemulon scudder*, f) *Gnatodon speciosus*, g) *Chelonia mydas*, Especie territorial, h) *Stegastes arcifrons*.

1. RESUMEN

La introducción de especies invasoras constituye una de las principales amenazas a la biodiversidad en todo el mundo. El alga *Caulerpa racemosa*, nativa de Australia, forma parte de una lista de 53 especies marinas introducidas en la Región Marina de Galápagos. En otras partes del mundo, como en el Mar Mediterráneo, el alga ha demostrado ser altamente invasiva, desplazando a las especies de algas nativas. La acumulación de sedimentos provocada por *C. racemosa* sofoca a otras especies e impide su crecimiento. Por esta razón, es necesario monitorear constantemente esta especie, estudiar su ecología y a futuro, desarrollar planes de control biológico. En este estudio, se evaluó la cobertura del alga, se determinó el potencial de moluscos del superorden Sacoglossa como agentes de biocontrol y se identificaron especies que se alimentan de ella. En tres sitios de la isla Santa Cruz: Tortuga Bay, El Garrapatero y La Ratonera, se generaron mapas de cobertura del alga y de otros organismos sésiles. El alga presentó un alto porcentaje de cobertura en Tortuga Bay y el Garrapatero, mientras que estuvo ausente en la Ratonera. En Tortuga Bay, se recolectaron individuos de tres especies de moluscos sacoglossos para ser probados como agentes de control biológico de *C. racemosa*. Esas especies fueron *Berthelinia chloris*, *Lobiger sagamiensis* y *Oxynoe aliciae*. Sus tasas de consumo del alga fueron bajas (*B. chloris* = 0,15 g/d, *L. sagamiensis* = 0,21 g/d y *O. aliciae* = 0,47 g/d) y dependientes de la temperatura del agua. La frecuencia de ovoposición fue alta para dos de las tres especies (*B. chloris* y *O. aliciae*, ambas con 0,57 puestas/d), y la cantidad de huevos depositados en cada puesta por las tres especies fue numerosa (*B. chloris* = 11.714,12 huevos/puesta, *L. sagamiensis* = 21.762,57 huevos/puesta y *O. aliciae* = 13.579,68 huevos/puesta). Sin embargo, no se obtuvieron individuos juveniles, pues la tasa de reclutamiento de las larvas pelágicas planctotróficas fue baja. El uso de estos invertebrados como agentes de control biológico para el alga *C. racemosa* sería posible si se cultivaran grandes cantidades de larvas y se liberaran los adultos al final de la estación caliente, cuando el porcentaje de cobertura promedio del alga disminuye debido al efecto del aumento de la temperatura del agua en el deterioro de los procesos enzimáticos de esta especie invasiva. Las condiciones ambientales que más favorecen a esta alga fueron temperaturas del agua entre 18°C y 25°C, poca exposición al oleaje y poca profundidad (0–5 m). Mediante videos tomados en Tortuga Bay, se identificaron seis especies de peces (*Gerres simillimus*, *Haemulon scuderii*,

Mugil cephalus, *Orthopristis forbesi*, *Scarus ghobban*) y una tortuga (*Chelonia mydas*) alimentándose en las praderas de *C. racemosa*. Los resultados de este estudio aportan información valiosa para futuros planes de manejo y control de esta especie invasiva, con el fin de asegurar la conservación de especies nativas y de ecosistemas de Galápagos.

Palabras clave: Alga uva, Áreas marinas protegidas, conservación, especies introducidas, Sacoglossa.

2. ABSTRACT

Invasive species introduction constitutes one of the main threats to biodiversity throughout the world. The algae *Caulerpa racemosa* is one of 53 marine species introduced to the Galapagos Islands. In other parts of the world, such as the Mediterranean Sea, *C. racemosa* is highly invasive, displacing native algae species. Sediment accumulation caused by *C. racemosa* suffocates the other species and prevents their growth. Therefore, it is urgent to study the algae's ecology and develop biological control plans. In this study the coverage of the algae and the potential use of mollusks from the Sacoglossa superorder as biocontrol agents were evaluated, and the species that feed on it were identified. At three sites on Santa Cruz Island in the Galapagos archipelago: Tortuga Bay, El Garrapatero and La Ratonera, maps of coverage of *C. racemosa* and other sessile organisms were generated. In Tortuga Bay and El Garrapatero, a high coverage of *C. racemosa* was found but it was absent from La Ratonera. In Tortuga Bay, three species of sacoglossan molluscs were collected and tested as potential biological control agents. Those species were *Bethelinia chloris*, *Lobiger sagamiensis* and *Oxynoe aliciae*, all of which presented low grazing rates (*B. chloris* = 0,15 g/d, *L. sagamiensis* = 0,21 g/d and *O. aliciae* = 0,47 g/d), which were dependent on water temperature. Results also showed high spawning frequencies for two of the three species (*B. chloris* and *O. aliciae*, both with 0,57 egg mass/d) and large number of eggs per spawning event for the three species (*B. chloris* = 11.714,12 eggs/spawning, *L. sagamiensis* = 21.762,57 eggs/spawning and *O. aliciae* = 13.579,68 eggs/spawning). However, juvenile individuals were not obtained due to the low recruitment rate of planctotrophic pelagic larvae. The use of these invertebrates as biocontrol agents against *C. racemosa* appears to be possible only through the cultivation of large numbers of larvae and release of adults at the end of the warm season, when coverage of the alga decreases, due to the deterioration of enzymatic processes with high water temperature. The most favorable environmental characteristics for the algae were temperatures between 18°C–25°C, low swell exposure and shallow waters (0-5m). Using underwater video footage taken at Tortuga Bay, six fish species (*Gerres simillimus*, *Haemulon scuderii*, *Mugil cephalus*, *Orthopristis forbesi*, *Scarus ghobban*) and one turtle species (*Chelonia mydas*) were found feeding on the grasslands of *C. racemosa*. The results of this study provide valuable information

for future management and control plans for this invasive species, in order to ensure the conservation of native species and ecosystems of Galapagos.

Key words: Grape algae, Marine protected area, conservation, introduced species, Sacoglossa.

3. INTRODUCCIÓN

Una especie introducida es cualquiera que se encuentra fuera de su rango nativo (Naylor *et al.*, 2001), mientras que una invasora es aquella especie introducida que adquiere una ventaja competitiva sobre las nativas. Tras la desaparición de los obstáculos naturales contra su proliferación, las especies invasivas se propagan rápidamente y conquistan nuevas áreas dentro del ecosistema invadido, en el que se convierten en la población dominante, pudiendo, además, causar alteraciones en el ecosistema (Valéry *et al.*, 2008). De hecho, la introducción de especies invasoras es la segunda causa más importante de pérdida de biodiversidad en el mundo, detrás de la destrucción del hábitat, y la primera en el caso de las islas oceánicas (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza [UICN] 2017). En los últimos 50 años, se ha producido un aumento en la tasa de invasiones biológicas a nivel mundial, debido, principalmente, al transporte marítimo y aéreo, el turismo y el rompimiento de barreras naturales, como corrientes marinas, gradientes de temperatura y masas de tierra que limitan la dispersión de las especies (Seebens, 2013).

Las islas oceánicas, como las Galápagos, se diferencian de las islas continentales (p. ej., la mayoría de las islas del Caribe) en que a lo largo de su historia geológica nunca estuvieron unidas al continente (Jackson, 1993). A diferencia de las islas continentales, las islas oceánicas empezaron su existencia como lugares estériles y su biota fue aumentando a lo largo del tiempo por dispersión a larga distancia (Carlquist, 1981). Insectos voladores, aves (voladoras y nadadoras) y mamíferos nadadores llegaron a las islas por sus propios medios, mientras que especies con dispersión pasiva, probablemente llegaron arrastradas por corrientes de aire o marinas. Reptiles, algunos insectos y pequeños mamíferos no voladores llegaron a bordo de balsas hechas de vegetación transportadas por las corrientes marinas y el viento. En cambio, otros grupos de animales, como anfibios y mamíferos grandes, no fueron capaces de llegar, al

no poder sobrevivir a este viaje, lo cual generó muchos nichos ecológicos disponibles en el archipiélago (Jackson, 1993). Esta disponibilidad de nichos, más la escasez de competidores y de depredadores naturales son factores que aumentan la probabilidad de invasiones biológicas exitosas (Loope *et al.*, 1998). Lo mismo sucede en los ecosistemas marinos, en donde las corrientes oceánicas, la temperatura del agua, la profundidad, la geología (islas oceánicas, cordilleras y montes submarinos) limitan la capacidad de dispersión de las especies en los océanos del mundo (Tyberghein *et al.*, 2011). Todo esto, sumado al aumento en la afluencia de embarcaciones asociadas al turismo, al calentamiento global y a otros eventos climáticos extremos, como el fenómeno de El Niño (ENSO, por las siglas en inglés de *El Niño Southern Oscillation*), hacen de la Reserva Marina de Galápagos (RMG) un escenario especialmente sensible a invasiones de especies marinas (Keith *et al.*, 2016).

Caulerpa racemosa es una de las 53 especies no nativas reportadas para la Reserva Marina de Galápagos (Carlton *et al.*, 2019). Esta especie, comúnmente conocida como el alga uva, es una macroalga perteneciente a la familia Caulerpaceae de la clase Ulvophyceae. Se caracteriza por tener un tallo dividido en varios estolones de los que brotan frondes que pueden llegar a medir hasta 30 cm de largo. Los estolones se ramifican en estructuras con forma de uvas, conocidos como ramuli, y se sujetan al sustrato a través de rizoides (Anexo 1) (Klein y Verlaque, 2008). Es un alga nativa del suroeste de Australia (entre Perth y Hopetoun), mientras que está catalogada como introducida en la costa sur del mismo país en la localidad de Adelaida (Klein y Verlaque, 2008). Se encuentra ampliamente distribuida en mares templados y tropicales de todo el mundo (Womersley, 2003). En el mediterráneo ha sido altamente invasiva, colonizando 12 países en 17 años (Klein y Verlaque, 2008).

Las posibles consecuencias de un evento invasivo a cargo de *Caulerpa racemosa* incluyen alteraciones en el movimiento del agua, y la acumulación de sedimentos. Esto causa que otras especies queden enterradas y se sofocan e impide que especies sésiles nativas se asienten en el lecho marino (Richardson, 2000). *C. racemosa* fue reportada por primera vez en Galápagos, en la Isla Isabela, en 1899 (Keith *et al.*, 2016). No se conoce con certeza si llegó por dispersión natural o debido al tráfico marino, que es el vector antropogénico más significativo en el transporte de especies invasivas hacia la RMG (Keith *et al.*, 2015). Se ha descrito que el

territorio ocupado por el alga puede expandirse o contraerse debido a la temperatura del agua, lo que sugiere que eventos previos del fenómeno de El Niño podrían haber influido en su presencia y distribución en las Galápagos (Keith *et al.*, 2016). Además, se ha observado que el porcentaje de cobertura promedio de *C. racemosa* es de 31.65% durante la estación fría (octubre-noviembre) y de 14.92% durante la estación caliente (febrero-abril), debido al efecto de la temperatura del agua (Fundación Charles Darwin [FCD], datos no publicados). La especie ha sido registrada por personal del Parque Nacional Galápagos en sitios turísticos donde no se la encontraba hace 10 años, como por ejemplo, en Los Túneles en la isla Isabela. Se han registrado un total de diez sitios, entre manglares y bahías protegidas, donde está presente el alga; dos se encuentran en Fernandina, seis en Isabela y dos en Santa Cruz (Keith *et al.*, 2016). En colaboración con la Universidad de Málaga de España, la Fundación Charles Darwin (FCD) se encuentra examinando las características fisiológicas del alga en el Archipiélago. La FCD está evaluando y cuantificando posibles efectos negativos sobre las especies nativas. Al mismo tiempo está trabajando en potenciales métodos de control biológico, por petición de las autoridades del Parque Nacional Galápagos. Las algas del género *Ulva* son especies nativas que podrían verse afectadas por la presencia de *C. racemosa* y representan la principal fuente de alimento de la iguana marina, *Amblyrhynchus cristatus*, herbívoro endémico e icónico de Galápagos (Tompkins y Wolff, 2017).

En España y otros países del Mediterráneo el éxito invasivo de *C. racemosa* ha sido ampliamente estudiado. En primer lugar, esta alga posee una gran resistencia al estrés ambiental (térmico y de radiación ultravioleta). Sus células tienen un sistema de enzimas antioxidantes como la superóxido dismutasa, la catalasa y la glutatión peroxidasa, que le permiten evitar daños a nivel celular producidos por la acumulación de radicales libres en situaciones de estrés (Cavas y Yurdakoc, 2005). Además, tiene la capacidad de adaptarse a diferentes niveles de radiación solar y, así, extender su rango de distribución a diferentes profundidades (Raniello *et al.*, 2006). Se la ha observado en un rango de temperaturas entre 11°C y 22,5°C (Ruitton *et al.*, 2005). Adicionalmente, puede producir metabolitos secundarios (Caulerpina y Caulerpinina) como mecanismo de defensa contra herbívoros y competidores (Klein y Verlaque, 2008).

A pesar de poseer un armamento de defensas químicas, existen varias especies de diferentes grupos de organismos herbívoros que se alimentan del alga. Tal es el caso de los peces (*Boops boops*, *Diplodus sargus*, *Pagellus acarne*, *Sarpa salpa*, *Siganus luridus* y *Spondyllosoma cantharus*), erizos de mar (*Paracentrotus lividus* y *Sphaerequinus granularis*) y los moluscos (*Aplysia* sp., *Ascobulla fragilis*, *Bittium latreillei*, *Bittium reticulatum*, *Elysia tomentosa*, *Lobiger serradifalci* y *Oxynoe olivacea*) en el mar Mediterráneo, y la tortuga verde (*Chelonia mydas*) en las Islas Galápagos (Ruitton *et al.*, 2006; Carrión *et al.*, 2010). Sin embargo, el alga es capaz de recuperarse rápidamente tras un corte o mordida. En cuestión de segundos, retrae el citoplasma lejos de la herida y deposita un tapón proteico (Vásquez *et al.*, 2012). Otras características importantes son su alta tasa de crecimiento, un estolón puede crecer 13,5 mm por día (Ruitton *et al.*, 2005), y sus dos tipos de reproducción: sexual y vegetativa, que le confieren una marcada capacidad de crecimiento poblacional y dispersión. Un trozo de alga arrancado por acción del hombre o por cualquier otra causa natural puede viajar con la corriente y fijarse al sustrato, duplicando su biomasa en tan solo 15 días (Ruitton *et al.*, 2006).

En el Mar Mediterráneo, por ejemplo, se ha intentado erradicar el alga *C. racemosa* desde 1992. Los métodos físicos y químicos han resultado poco eficaces (Barcelo, 2013), por lo que se han buscado métodos de biocontrol. El control biológico consiste en la disminución del daño ocasionado por plagas, enfermedades y malezas mediante el uso de enemigos naturales (predadores, patógenos, parásitos, parasitoides) (Laffery y Kuris, 1996). Para desarrollar un protocolo de control biológico enfocado a una plaga, primero, es necesario considerar con precisión lo que califica como control. Por lo general, se acepta que el control ha sido efectivo cuando la población de la especie objetivo decrece lo suficiente para no causar impactos negativos significativos en especies nativas (Carlton *et al.*, 1997). Esta disminución puede ser solo temporal y aun así considerarse como un control altamente efectivo, dependiendo del tiempo que le tome a la plaga recuperar su población (Carlton *et al.*, 1997).

Uno de los principales requerimientos para un control biológico efectivo es la especificidad de los agentes de control, es decir, que afecten únicamente a la especie objetivo (Carlton *et al.*, 1997). En ese sentido, los moluscos de las familias Volvatellidae, Juliidae y Oxynoidae del superorden Sacoglossa se alimentan, precisamente, de algas del género *Caulerpa*

(Jensen, 1994). Por ello, en el Mediterráneo, dos especies de estas familias fueron analizadas como agentes de control de *Caulerpa taxifolia*. Sin embargo, los moluscos *Oxynoe olivacea* y *Lobiger serradifalci* mostraron una baja tasa de alimentación y de supervivencia de su fase de larva pelágica (Thibaut y Meinesz, 2000). Consecuentemente, se concluyó que se obtendrían mejores resultados con moluscos que presentaran larva bentónica, alta tasa de alimentación y alto nivel de reclutamiento (Thibaut *et al.*, 2001).

El superorden Sacoglossa es un taxón de moluscos perteneciente a la subclase Heterobranchia que agrupa aproximadamente a 300 especies. Son animales pequeños (1-5 cm), aunque se han reportado individuos de *Elysia crispata* que llegan a medir 15 cm. Son organismos bentónicos que habitan desde el intermareal hasta varios metros de profundidad. Su reproducción es sexual y son hermafroditas. Normalmente, presentan el mismo color del alga hospedera de la que se alimentan (homocromía nutricional), por lo que no es fácil encontrarlos en el campo, incluso conociendo su hábitat y dieta. Muchas de estas especies se encuentran en poblaciones extremadamente reducidas. Por ejemplo, en el puerto La Darse, Francia, se recolectaron 40 individuos de *Oxynoe olivaceae* y solo uno de *Lobiger serradifalci* por metro cuadrado durante un mes de muestreo (Thibaut y Meinesz, 2000). Se alimentan de algas verdes sifonales de la clase Ulvophyceae, mediante una perforación de las paredes celulares del alga con la rádula y succión del contenido celular (Anexo 1, b). La rádula está compuesta por una fila de dientes que, después de ser usados, se mantienen durante toda la vida del molusco en una estructura anatómica formada por un epitelio, el *ascus* o *sacus*, que da el nombre a este grupo de invertebrados (Händeler, 2010).

La evolución de los moluscos sacoglosos está estrechamente relacionada a sus hábitos herbívoros succionales especializados. En 2010, el estudio de Händeler sugirió que si se compara la filogenia del superorden Sacoglossa con la de la clase Ulvophyceae, a la que pertenece *C. racemosa*, se puede apreciar en los nodos basales que pudo existir una coespeciación planta-hospedero. Los moluscos sacoglosos presentan tolerancia a los metabolitos secundarios de las algas de las que se alimentan. Algunos tienen la capacidad de secuestrar, concentrar o modificar estos metabolitos secundarios y usarlos como mecanismos de defensa. Existen sacoglosos con concha y sin concha. Todos los sacoglosos con concha (20% de todas las especies) se alimenta

únicamente de algas del género *Caulerpa* y tienen métodos de alimentación extremadamente especializados: tubos orales reversibles, bolsas faríngeas grandes, denticulas laterales finas y dientes radulares con puntas bífidas.

En Galápagos, existen siete especies de moluscos del superorden Sacoglossa: *Berthelinia chloris* y *Julia thecaphora* de la familia Juliidae, *Lobiger sagamiensis* de la familia Oxynoidae, *Elysia jaramilloi* de la familia Plakobranchidae, *Placida brookae* de la familia Limapontiidae y *Polybranchia mexicana* de la familia Hermaeidae. *B. chloris* y *L. sagamiensis* se alimentan de *Caulerpa racemosa* (Ortea *et al.*, 2017; CDF, 2017; WoRMS, 2019). Se conoce que el desarrollo larvario de *L. sagamiensis* es planctotrófico (Jensen, 2001), pero no existe información publicada sobre el ciclo de vida de las demás especies.

4. OBJETIVOS

4.1 OBJETIVO GENERAL

- Determinar el porcentaje de cobertura de *C. racemosa*, sus relaciones tróficas y posibles agentes de control biológico en la Reserva Marina de Galápagos.

4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Evaluar posibles efectos de *C. racemosa* en la estructura de las comunidades bentónicas mediante el análisis de las diferencias en la diversidad de especies sésiles entre tres sitios de estudio: Tortuga Bay, El Garrapatero y La Ratonera.

- Analizar la tasa de consumo, frecuencia de reproducción, cantidad de huevos y tipo de desarrollo larvario de moluscos sacoglossos que proliferen en Tortuga Bay, así como las especies de vertebrados consumidores del alga, como potenciales biocontroladores de *C. racemosa*.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Área de estudio y muestreo

El presente estudio se llevó a cabo en tres sitios de la isla Santa Cruz, Galápagos, desde septiembre de 2017 hasta marzo de 2019. Las zonas de estudio fueron las playas la Ratonera (0°44'39.8" S, 90°18'17.3" O), Tortuga Bay (Playa mansa) (0°45'47.823" S, 90°20'29.093" O) y El Garrapatero (0°41'42.705" S, 90°13'14.132" O) (Figura 1). Tortuga Bay y El Garrapatero son bahías protegidas rodeadas de manglar, con arena blanca y fina. En La Ratonera el oleaje es más intenso y la arena es más gruesa (Masaquiza, 2017). En cada zona de estudio, se tomaron datos de temperatura y salinidad del agua con un equipo YSI Pro 30 CTD (Estados Unidos, Yellow Springs) y de profundidad con un profundímetro laser *Speedtech* (Estados Unidos, Great Falls).

5.2 Diversidad y porcentaje de cobertura de organismos sésiles

Para analizar la diversidad y crear mapas de cobertura de las especies sésiles en los tres sitios de estudio, se realizaron fotocuadrantes de 84 cm × 84 cm en el fondo marino (Figura 2). En cada uno, se tomaron fotos con una cámara GoPro 4 (Estados Unidos, California, San Mateo) colocada en uno de los extremos de un tubo PVC de 50 cm de largo, cuyo extremo alterno era colocado sobre el fondo. Los fotocuadrantes se realizaron cada 15 m a lo largo de 25 transectos de 300 m en Tortuga Bay (octubre - noviembre de 2017), 20 transectos en la Ratonera (enero de 2018) y 23 transectos en El Garrapatero (febrero de 2018). El muestreo se realizó con equipo de *snorkeling* y se tomaron las coordenadas GPS para cada una de las fotos. Posteriormente, cada foto fue analizada para la identificación de todas las especies sésiles para determinar su porcentaje de cobertura, así como el tipo y porcentaje de sustrato expuesto, utilizando el programa Image J (Software de procesamiento y análisis de imágenes). Con esta información, se generaron mapas usando el programa ArcGis con la herramienta de interpolación Inverse Distance Weighting (IDW).

5.3 Recolección de moluscos sacoglosos

Los moluscos sacoglosos fueron recolectados en Tortuga Bay entre mayo y agosto de 2018 y febrero y agosto de 2019. Una vez a la semana, se tomaron cinco muestras de *C. racemosa* con un cuadrante de 30 cm × 30 cm en sitios al azar con alto porcentaje de cobertura. En total, se recolectaron 180 muestras. Las muestras fueron pesadas y luego colocadas en

bandejas plásticas con una solución de mentol y agua de mar durante varios minutos. Esta solución permite que los moluscos sujetos al alga se suelten y caigan al fondo de la bandeja para su recolección. Este método de muestreo indirecto es muy efectivo para el caso de organismos difíciles de percibir en el campo, por su camuflaje o por su tamaño reducido (Camacho-García, 2005). Los individuos recolectados fueron colocados en acuarios de acrílico de 24 cm × 15 cm × 18 cm con agua de mar oxigenada mediante bombas de aire.

5.4 Tasa de consumo de *C. racemosa* por parte de moluscos sacoglosos

Siguiendo la metodología descrita por Thibaut y Meinesz (2000) y Thibaut *et al.* (2001), se realizaron experimentos para determinar el potencial de los moluscos sacoglosos como agentes de biocontrol. Los experimentos de alimentación se realizaron con las tres especies de moluscos encontrados (*B. chloris*, *L. sagamiensis* y *O. aliciae*). Para esto, se colocaron seis frondes de alga y un individuo de cada especie, por separado, en cada uno de 10 acuarios por temperatura de ensayo más un control. Se utilizaron 20 individuos de *B. chloris* y *O. aliciae*, mientras que con *L. sagamiensis* se usaron 9 individuos, debido a que ese fue el total de individuos encontrados para esta especie. Los experimentos fueron realizados en acuarios de acrílico (24 cm × 15 cm × 18 cm) con agua de mar, oxigenada mediante bombas de aire y con luz artificial fluorescente con Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR, por sus siglas en inglés) de 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y fotoperiodo de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad. Para determinar la influencia de la temperatura en la tasa de consumo, se probaron cuatro temperaturas diferentes: 13, 18, 25 y 30°C, con 10 repeticiones para cada una. Para cada temperatura, se incluyó también un tratamiento control que consistía en seis frondes de *C. racemosa* sin moluscos, con 10 repeticiones. Se pesaron los frondes antes de colocarlos en cada acuario y luego de 48 horas de estar expuestos a herbivoría. La tasa de consumo se calculó en función del cambio de peso después de los dos días (g/día). Antes de pesarlos, los frondes eran colocados sobre papel absorbente durante dos minutos, tiempo después del cual quedaban completamente secos. Se llevó un registro fotográfico para determinar el apareamiento de nuevos brotes de *C. racemosa* o la necrosis del tejido vegetal. Las fotografías fueron analizadas usando el programa Image J.

5.5 Supervivencia de *C. racemosa* después de sufrir incisiones por herbivoría

Este experimento se basó en la metodología descrita por Thibaut y Meinesz (2000) y Thibaut *et al.* (2001). Al finalizar los experimentos de tasa de consumo, se utilizaron los mismos frondes para evaluar la supervivencia de *C. racemosa*. Los frondes fueron colocados en nuevos acuarios a la misma temperatura a la que estuvieron expuestos durante el experimento previo. Se observó el proceso de recuperación del alga durante 15 días y se pesó nuevamente la muestra. Al final, se analizaron la supervivencia y el desarrollo de nuevos brotes, clasificando a los frondes en tres categorías:

- **Condición 1:** Persistente con desarrollo de brotes
- **Condición 2:** Persistente sin desarrollo de brotes
- **Condición 3:** Necrosis

5.6 Reproducción de moluscos sacoglosos alimentados con *C. racemosa*

Los experimentos de reproducción se realizaron para cada especie de molusco por separado, siguiendo en la metodología descrita por Thibaut y Meinesz (2000) y Thibaut *et al.* (2001). Para esto, se colocaron dos individuos de cada especie en acuarios con suficiente comida para toda la semana. Los acuarios tuvieron las mismas condiciones de oxígeno, luz y temperatura utilizadas para el experimento de tasa de consumo. Se realizaron 10 repeticiones para cada especie y temperatura. Se determinó la frecuencia de desove y la cantidad de huevos depositados diariamente, durante una semana. Con la ayuda de un microscopio y una cámara, se tomaron diariamente fotografías de las diferentes etapas de desarrollo de los huevos y las larvas. El conteo de huevos se realizó mediante análisis de imágenes con el programa Image J.

5.7 Análisis de videos

Para determinar si había vertebrados alimentándose de *C. racemosa* en Tortuga Bay, se colocaron dos cámaras GoPro 4 en los sitios donde se encontraron altos porcentajes de cobertura del alga, usando los mapas de cobertura como guía (ver sección 5.2, Figura 4). Cada vez, se colocaban las cámaras en un sitio diferente (Figura 3). Las cámaras permanecieron en el agua

filmando durante una hora diaria en la mañana, cuatro veces a la semana, por tres semanas en octubre de 2017. Los videos fueron analizados con el programa Behavioral Observation Research Interactive Software, que permite crear una base de datos con información de diversidad, eventos de alimentación e interacciones ecológicas. Todas las especies observadas fueron identificadas, con especial atención sobre aquellas que mostraban una relación trófica con el alga.

5.8 Análisis estadísticos

Para analizar la diversidad de las comunidades de organismos sésiles, se usaron los índices diversidad de Shannon-Weiner, equitabilidad de Pielou y de dominancia de Simpson. Estos índices han sido ampliamente utilizados para evaluar los efectos de invasiones biológicas sobre la biodiversidad en estudios donde se usa el porcentaje de cobertura como medida de abundancia (Gabbard y Fowler, 2006; Hedja *et al.*, 2009; Espinoza *et al.*, 2010; Santoro *et al.*, 2012, Juárez *et al.*, 2016). Adicionalmente, utilizando los datos de porcentaje de cobertura de especies sésiles por transecto, se evaluaron las diferencias en la composición de especies entre los tres sitios mediante un Análisis de Similitud (ANOSIM de una vía), utilizando el índice de disimilitud de Bray-Curtis con 9999 permutaciones. El ANOSIM prueba la hipótesis nula que mantiene que la similitud dentro de los grupos (en este caso, las tres playas) es igual a la similitud entre los grupos. El resultado del análisis es un valor estadístico R, que indica el grado de separación entre los grupos y varía entre cero y uno. Un valor de 0 indica que no hay diferencias entre los grupos, mientras que un valor de 1 indica total separación entre los grupos (Creque y Czesny, 2012). Utilizando un análisis de porcentaje de similaridad (SIMPER), se determinó qué especies contribuyen en mayor medida a las diferencias entre los grupos. Para estos análisis, se empleó el software PAST (*Paleontological Statistics*), versión 3.25.

Las diferencias en la tasa de consumo, sobrevivencia y reproducción entre las cuatro temperaturas y entre las tres especies de moluscos se analizaron mediante un Diseño Completamente al Azar (DCA) factorial y una prueba de Tukey, utilizando el programa Minitab 19.

6. RESULTADOS

6.1 Diversidad y porcentaje de cobertura de organismos sésiles

La temperatura superficial promedio del agua en Tortuga Bay y La Ratonera fue de 24,7°C y en El Garrapatero de 25.8°C. La salinidad del agua en los tres sitios fue de $3,15 \times 10^{-5}$ ppm. El sustrato en La Ratonera estaba compuesto de roca volcánica y arena gruesa, en las otras dos playas, el sustrato estaba compuesto de arena fina y, en menor medida, de roca. La profundidad en El Garrapatero varió de 0 a 4 m, en Tortuga Bay de 0 a 6 m y en La Ratonera de 0 a 8 m.

En este estudio, si bien no en todos los casos se llegó a la definición hasta nivel de género y/o especie, se identificaron 15 morfoespecies de organismos sésiles (Anexo 2): 12 se encontraron en Tortuga Bay, ocho en La Ratonera y siete en El Garrapatero (Tabla 1). Los sitios con menor diversidad y mayores índices de dominancia de Simpson fueron Tortuga Bay y el Garrapatero, mientras que el índice de equitabilidad de Pielou fue mayor en la Ratonera (Tabla 2). Además, se detectaron diferencias significativas en la composición de las comunidades entre los tres sitios (ANOSIM, $R = 0,78$; $P < 0,001$).

La Ratonera fue el sitio que registró la mayor diferencia frente a los demás, con porcentajes de disimilitud (Bray-Curtis) total con Tortuga Bay de 84,53% y con El Garrapatero de 90,94%. La disimilitud entre Tortuga Bay y El Garrapatero fue de 32,25%. La especie que más contribuyó a diferenciar entre los sitios de estudio fue *C. racemosa* (Tabla 3), que fue la más abundante en Tortuga Bay y en El Garrapatero, con un porcentaje de cobertura de 31,65% y 45,91%, respectivamente (Figura 4), pero que estuvo ausente en La Ratonera.

En Tortuga Bay, el alga fue observada máximo hasta 5 m de profundidad y en El Garrapatero, máximo hasta 2 m de profundidad. La especie con mayor porcentaje de cobertura en La Ratonera fue el alga roja *Asparagopsis taxiformis* (familia: Bonnemaisoniaceae), actualmente catalogada como criptogénica (no se conoce si es nativa o introducida) con un 24,26% de cobertura, mientras que en Tortuga Bay alcanzó solo 3.05% y en El Garrapatero 1,51%. La segunda especie más representativa en la Ratonera fue el alga nativa *Ulva lactuca*,

con un 22,39% de cobertura promedio, la cual estuvo ausente en Tortuga Bay y El Garrapatero. Los mapas de la distribución de las morfoespecies sésiles en cada sitio se observan en los Anexos 3 a 5.

6.2 Recolección de moluscos sacoglosos

Tras revisar las 180 muestras de los cuadrantes de 30×30 cm de *C. racemosa*, se encontraron tres especies de moluscos pertenecientes al superorden Sacoglossa: *Bethelinia chloris*, *Oxynoe aliciae* y *Lobiger sagamiensis*. La especie que se encontró con mayor frecuencia fue *B. chloris* (Anexo 6) con un total de 127 individuos, la mayoría recolectados durante el mes de febrero de 2019 (52 individuos). *B. chloris* fue la especie más pequeña, con una longitud total promedio (distancia de la cabeza al extremo caudal) de 0,9 cm (desviación estándar, ds = 0,21 cm) y una longitud promedio de la concha de 0,6 cm (ds = 0,11 cm).

Se recolectaron 72 individuos de *O. aliciae* (Anexo 7), especie que no había sido reportada previamente para las Islas Galápagos. Se recolectaron tres individuos en junio y 22 en agosto de 2018. En abril 2019, se encontró un individuo, mientras que se encontraron 26 en junio, cuatro en julio y 17 en agosto. Su longitud total promedio fue de 3 cm (ds = 0,43 cm) y el tamaño promedio de la concha de 0,9 cm (ds = 0,16 cm).

L. sagamiensis (Anexo 8) fue especialmente difícil de observar. Durante nueve meses de muestreo solo se encontraron nueve individuos, uno en junio de 2018, cuatro en junio, uno en julio y tres en agosto de 2019 (Anexo 9). La longitud total promedio de los individuos fue 2,29 cm (ds = 0,60 cm) y el tamaño promedio de la concha fue de 1,2 cm (ds = 0,54 cm).

Durante la recolección de los sacoglosos también se pudo observar la presencia de varias especies de micro y macroinvertebrados que utilizan esta alga como planta hospedera. Se encontraron crustáceos, hidrozooos, poliquetos, equinodermos y moluscos (Anexo 10). Solamente el molusco *Dolabrifera dolabrifera* de la familia Aplysiidae fue observado alimentándose de *C. racemosa* durante la revisión de las muestras.

6.3 Tasa de consumo de *C. racemosa* por parte de moluscos sacoglosos

Las tres especies de moluscos sacoglosos colectadas, *B. chloris*, *O. aliciae* y *L. sagamiensis* se alimentaron activamente de *C. racemosa* durante los dos días que duró el experimento de herbivoría (Anexo 11). Los resultados del DCA mostraron diferencias significativas en el peso de los frondes entre el inicio y el segundo día para *O. aliciae* a 18°C ($F = 20,21$; $P \leq 0,001$), 25°C ($F = 43,62$; $P \leq 0,001$) y 30°C ($F = 7,12$; $P = 0,016$), para *B. chloris* a 13°C ($F = 11,79$; $p = 0,003$) y 18°C ($F = 10,37$; $P = 0,005$), mientras que para *L. sagamiensis* no se observaron diferencias significativas (Figura 6). En los tratamientos control, el peso no varió significativamente en dos días.

Por otra parte, se encontraron diferencias significativas en la tasa de consumo entre temperaturas (DCA, $F = 57,66$; $P \leq 0,001$) y entre especies (DCA, $F = 76,25$; $P \leq 0,001$). El sacogloso *O. aliciae* mostró la tasa de consumo más alta de todas a 18°C (0,47 g/d) y también la más baja a 13°C (0,05 g/d). *L. sagamiensis* obtuvo su mayor tasa de consumo a 25°C (0,21 g/d) y la menor a 13°C (0,12 g/d), mientras que *B. chloris* obtuvo su mayor tasa a 25°C (0,15 g/d) y la menor a 30°C (0,07 g/d) (Figura 7).

6.4 Sobrevivencia de *C. racemosa* después de sufrir incisiones por herbivoría

Transcurridos los 15 días de observación a la que se sometieron a las 10 réplicas de los seis frondes de *C. racemosa* sujetos previamente al experimento de herbivoría con cada una de las tres especies de moluscos sacoglosos, el 92,5% de los frondes de los que se alimentaron *B. chloris* y *O. aliciae* y el 77,5% de los frondes que fueron consumidos por *L. sagamiensis* terminaron en necrosis del tejido vegetal (Condición 3). Ninguno de los frondes que recibieron incisiones desarrolló brotes nuevos (Condición 1). A 13°C, 25°C y 30°C, la mayoría de los frondes terminaron en la Condición 3 (Tabla 5). En los tratamientos control, el 26,26% desarrolló brotes nuevos, la temperatura más favorable fue 18°C y las menos favorables 13°C y 30°C.

Por otra parte, con el DCA se observaron diferencias significativas en la variación del peso a los 15 días entre temperaturas ($F = 2,39$; $P = 0,01$) y entre especies ($F = 5,09$; $P = 0,02$).

El peso de los frondes varió significativamente en aquellos que recibieron incisiones de *O. aliciae* ($F = 6,10$; $P = 0,024$) y *B. chloris* ($F = 5,75$; $P = 0,028$) a 13°C al final de los 15 días. Únicamente en los tratamientos control, el peso de los frondes aumentó de manera significativa a 18°C ($F = 7,69$; $P = 0,013$) y 25°C ($F = 36$; $P = 0$) (Figura 6).

6.5 Reproducción de moluscos sacoglosos

B. chloris, *L. sagamiensis* y *O. aliciae* se reprodujeron exitosamente en el laboratorio. Las tres especies colocaron huevos sobre las paredes de los acuarios y sobre los frondes del alga. El DCA mostró diferencias significativas en la frecuencia de puestas de huevos por día entre temperaturas ($F = 9$; $P = 0,01$) y entre especies ($F = 3$; $P = 0,02$).

El sacogloso *B. chloris* realizó cuatro puestas de huevos durante una semana, en promedio 0,57 puestas por día ($ds = 0,07$) a 18°C y 25°C . No se observaron puestas a 13°C ni a 30°C . Las masas de huevos eran de color blanco y medían en promedio 1,55 cm de largo y 0,21 cm de ancho (Anexo 6, c). En promedio se contabilizaron 11.714 huevos con un diámetro de 91,3 μm cada uno (Tabla 6). Su desarrollo larvario fue planctotrófico y se lo pudo observar hasta los 5 días en promedio, tiempo después del cual todas las larvas murieron. No se contabilizó el número de huevos eclosionados.

L. sagamiensis registró una puesta de huevos por semana a 18°C y 25°C , que equivale a un promedio de 0,14 puestas por día ($ds = 0,07$). No se observaron puestas a 13°C ni a 30°C . La masa de huevos era de color blanco y se asemejaba a un cordón dispuesto en forma espiral (Anexo 8c), con una longitud de 7,4 cm de largo y 0,1 cm de ancho. Se contabilizaron 21.763 huevos por puesta, con un diámetro de 101 μm . El desarrollo larvario fue planctotrófico y solamente se pudo observar la larva hasta los 12 días, posteriormente murieron.

O. aliciae colocó cuatro puestas de huevos en una semana tanto a 18°C como a 25°C , es decir 0,57 puestas por día ($ds = 0,01$). A 13°C y 30°C no se observaron puestas. La masa de huevos de esta especie era de color amarillo y con forma de cinta espiralada irregular, medía en promedio 8,29 cm de largo y 0,14 cm de ancho (Anexo 7, c). Se contabilizaron 13.580 huevos

por puesta (Tabla 6). El diámetro de los huevos fue de 163 μm . La eclosión ocurrió entre los días 5–10, su desarrollo fue planctotrófico y la larva veliger (estadio de vida libre propia de moluscos con desarrollo planctotrófico) midió 139 μm de largo. Fue posible observar su desarrollo hasta la etapa de larva posmetamórfica (Anexo 12e) a los 24 días, transcurridos los cuales todas las larvas perecieron.

6.6 Análisis de videos en busca de especies marinas consumidoras de *C. racemosa*

Se revisaron 24 horas y 34 minutos de videos obtenidos de las cámaras colocadas en Tortuga Bay. En la Tabla 4, se muestran las 34 especies, pertenecientes a 20 familias, que fueron observadas en el área de estudio a lo largo de las filmaciones. De entre ellas, solo siete especies fueron captadas alimentándose en las praderas de *C. racemosa*, la tortuga verde, *Chelonia mydas*, y los peces: *Scarus ghobban*, *Haemulon scudderii*, *Gerres simillimus*, *Mugil cephalus*, *Orthopristis forbesi* y *Gnathonodon speciosus* (Anexo 13). Una de las especies más recurrentes en los videos fue el pez loro barba azul (*S. ghobban*). Todos los individuos de este pez eran juveniles y se encontraban en grupos de cinco a diez individuos.

7. DISCUSIÓN

7.1 Diversidad y porcentaje de cobertura de organismos sésiles

Los resultados mostraron que las comunidades sésiles de Tortuga Bay y El Garrapatero se parecen más entre sí que a las de La Ratonera. Solo en los dos primeros sitios, se encontró *C. racemosa* a una profundidad de entre cero y cinco metros y con un porcentaje de cobertura promedio superior al 30%. La presencia del alga en Tortuga Bay y El Garrapatero puede deberse a que ambos hábitats presentan características similares, se encuentran menos expuestos al oleaje, tienen poca profundidad y el sustrato está compuesto principalmente de arena y en menor medida roca volcánica. En cambio, La Ratonera está más expuesto al oleaje y se caracteriza por mayor profundidad y un sustrato principalmente rocoso. Las condiciones en las que se encontró a *C. racemosa* en la isla Santa Cruz son similares a las observadas en su área de distribución nativa, al suroeste de Australia, donde el alga crece desde el intermareal hasta solo seis metros

de profundidad en arrecifes y pozas intermareales con sustratos rocosos y de arena (Womersley, 1984). En contraste, en el mar Mediterráneo, el alga prospera bajo una gran variedad de condiciones ambientales, en sustratos blandos y duros, pozas intermareales, sobre rocas, guijarros, praderas de *Posidonia oceánica* (planta acuática) muerta, arena, barro, detritos y ensamblajes coralinos. Se la ha detectado a profundidades de entre 0 a 70 m, con mayor abundancia entre 0 y 30 m. El efecto del movimiento del agua sobre *C. racemosa* no está claro, pues ha sido encontrada tanto en costas expuestas como en áreas protegidas al oleaje (Klein y Verlaque, 2008).

En estudios realizados en Italia y Francia, se ha visto una disminución en el número de especies y en el porcentaje de cobertura de macrófitas en presencia de *C. racemosa* (Piazzini y Ceccherelli, 2006). En el presente estudio no se observó esa relación negativa entre número de morfoespecies y la presencia del alga. En los sitios donde estuvo presente *C. racemosa* se identificaron tanto el mayor como el menor número de morfoespecies sésiles. En El Garrapatero, se encontraron siete morfoespecies, sólo una menos que en La Ratonera, único hábitat en que no se registró la presencia de *C. racemosa*, mientras que en Tortuga Bay se encontró la mayor riqueza, con 12 morfoespecies. Sin embargo, sí se pudo evidenciar una disminución en la diversidad (Shannon-Wiener) en Tortuga Bay y, especialmente, en El Garrapatero, atribuidos al alto porcentaje de cobertura y dominancia de *C. racemosa* en estos dos sitios. De igual manera, la distribución de las abundancias (porcentajes de cobertura) de las morfoespecies fue menos equitativa en los sitios donde estaba presente el alga (índice de Pielou). Algunas de las morfoespecies registradas en este estudio son de gran importancia ecológica; por ejemplo, el alga nativa *U. lactuca*, la segunda más abundante en La Ratonera, pero ausente en las otras dos playas, representa una de las principales fuentes de alimento de la iguana marina (*Amblyrhynchus cristatus*) (Vinueza *et al.*, 2006). Las poblaciones de este reptil, icónico para las Islas Galápagos, se han visto mermadas debido a fluctuaciones de la abundancia de *U. lactuca*, como sucedió durante los eventos del Fenómeno del Niño en 1982-1983 y 1997-1998, cuando las algas foliosas, como las del género *Ulva*, disminuyeron por efecto del aumento de la temperatura del agua (Tompkins y Wolff, 2017). Esta alga nativa juega un papel importante en la estructuración de las cadenas alimentarias costeras de Galápagos, como productora primaria,

por lo que es importante mantener un monitoreo constante de las zonas donde crece y analizar posibles impactos de la especie invasiva *C. racemosa*.

7.2 Diversidad de especies que se alimentan de *C. racemosa*

La tortuga verde, *C. mydas*, es la única de las especies identificadas en los videos de Tortuga Bay de la que se conocía, con anterioridad, que se alimenta de *C. racemosa* en las Islas Galápagos (Carrión *et al.*, 2010). Los peces hallados, que parecerían consumir el alga en las imágenes, probablemente están alimentándose de la gran variedad de invertebrados que se encuentran en ella. De hecho, la dieta de estos peces se compone, principalmente, de crustáceos, gastrópodos, bivalvos, gusanos móviles bentónicos, micro algas, huevos de peces y detritos (Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, 2019), mas no de macro algas. Sin embargo, los peces podrían también estar ingiriendo trozos de frondes mientras se alimentan de invertebrados. El consumo del alga podría tener efectos negativos en la salud de los peces, como se ha observado en la especie *Diplodus sargus* del Mediterráneo, que mostró un aumento del tamaño del hígado y una disminución del tamaño de las gónadas, atribuidos a los altos niveles de caulerpina en sus tejidos (Klein y Verlaque, 2008). La información generada en este trabajo de investigación permite enfocar los esfuerzos de futuros estudios hacia estos peces, en particular, para confirmar el consumo de *C. racemosa*, mediante análisis de isótopos, de contenido estomacal y de extracción de caulerpina, (Felline *et al.*, 2012). Por otro lado, para comprobar posibles efectos negativos del consumo del alga en la fisiología de los peces, se podría comparar el índice hepatosomático y el tamaño de las gónadas entre individuos que consuman el alga y otros que no.

En Tortuga Bay, se recolectaron tres especies de moluscos del superorden Sacoglossa: *Berthelinia chloris*, *Lobiger sagamiensis* y *Oxynoe aliciae*, en principio, susceptibles de alimentarse de *C. racemosa*. Según la base de datos de la Fundación Charles Darwin, el molusco *L. sagamiensis* está catalogado como especie criptogénica. Por su parte, *B. chloris* consta como especie nativa y, en el caso de *O. aliciae*, se trata el primer reporte de para las Islas Galápagos. Estos moluscos, al igual que otros invertebrados marinos, han sido pobremente estudiados en el archipiélago. *L. sagamiensis* había sido descrita previamente como *L. souverbii* (Sphon y

Mulliner, 1972), que es una especie del Caribe, pero *L. sagamiensis* tiene la concha más aplanada y se caracteriza por tener pocas o ninguna línea negra sobre ella (Ortea *et al.*, 2017). *B. chloris* es la única especie descrita en la guía de campo “*A field guide to marine molluscs of Galápagos*” (Hickman y Finet, 1999), que es el manual más detallado de moluscos en el archipiélago.

O. aliciae y *L. sagamiensis* fueron observados en mayor número durante los meses de junio, julio y agosto del 2018 (época fría y de transición fría - caliente), mientras que *B. chloris* durante febrero, mayo y julio del 2019 (época caliente y transición caliente - fría). En 1990 y 1991, el Museo de Ciencias Naturales de Tenerife organizó dos expediciones científicas a las Islas Galápagos, cuya duración ni esfuerzo de muestreo se especifican en la publicación. Durante estas expediciones, se recolectaron tres especímenes de *L. sagamiensis* en marzo de 1990 y un espécimen de *B. chloris* en marzo de 1991, ambas en Puerto Villamil, en la isla Isabela (Ortea *et al.*, 2017). Por tanto, no resulta fácil encontrar moluscos sacoglosos en el campo, incluso conociendo su hábitat y su dieta. Esto se debe a que presentan un color similar al del alga de la que se alimentan (homocromía nutricional) y, además, muchas de estas especies se encuentran en poblaciones extremadamente reducidas (Händeler, 2011).

Durante la recolección de los moluscos, se pudo observar una gran diversidad de fauna asociada a *C. racemosa*. Al igual que con otras macroalgas, esto se debe a que la vegetación ofrece mayor número de microhábitats o mayor complejidad estructural. Además, *C. racemosa* brinda protección frente a depredadores, permite la estabilización del sedimento y reduce las fuerzas hidrodinámicas (Sánchez, 1996). En algunos casos, podría incluso representar el principal recurso alimenticio de los moluscos asociados, aunque la mayoría de los invertebrados registrados se alimenta de detritos y de otros moluscos (WoRMS, 2019).

Con el experimento de herbivoría, se comprobó la capacidad de consumo de *C. racemosa* por parte de los moluscos sacoglosos recolectados y sometidos a los diferentes tratamientos térmicos. El factor temperatura tuvo un efecto significativo sobre las tasas de consumo de las tres especies. En el año 2000, Thibaut y Meinesz realizaron un experimento similar, en el que utilizaron el alga *C. taxifolia* y dos sacoglosos del Mediterráneo: *Oxyno*

olivaceae y *Lobiger serradifalci*, con cuatro temperaturas: 13, 16, 19, 22 y 25°C. Estos autores también encontraron diferencias significativas en la tasa de consumo entre temperaturas y entre las dos especies. En esa investigación, *O. olivaceae* obtuvo la tasa de consumo más alta a 25°C (29,92 incisiones/48 horas) y *L. serradifalci* a 19°C (9,96 incisiones/48 horas). En el presente estudio, *O. aliciae* tuvo la tasa más alta a 18°C y *L. sagamiensis* a 25°C. Estas diferencias se deben a las distintas adaptaciones de los moluscos sacoglosos a la temperatura en aguas tropicales y templadas (Thibaut *et al.*, 2001). Sin embargo, las tasas de consumo de las especies del Mediterráneo y las encontradas en Galápagos fueron bajas. Esto se explica por el hecho de que los sacoglosos con concha poseen una glándula digestiva central de gran tamaño, por lo que asimilan su alimento de manera lenta (Thibaut y Meinesz, 2000). Si bien se pudo comparar las temperaturas más favorables para las tasas de consumo obtenidas en el presente estudio con las del trabajo de Thibaut y Meinesz (2000), no fue posible comparar las tasas directamente, debido a que los autores usaron el número de incisiones en lugar del peso para calcular esta variable. Estos autores no utilizaron el peso como unidad de medida, pues *C. taxifolia* se descomponía demasiado rápido (en 48 horas), mientras que, en nuestro caso, *C. racemosa* no se descomponía, lo que nos permitió pesar las muestras. Adicionalmente, no pudimos medir las incisiones realizadas por *B. chloris*, pues eran muy pequeñas y difíciles de observar debido al reducido tamaño de esta especie, por lo que no fue posible realizar comparaciones con las otras especies examinadas. El protocolo de extracción del exceso de agua fue sugerido y supervisado por nuestros colaboradores del Departamento de botánica y fisiología vegetal marina de la Universidad de Málaga, quienes tienen experiencia trabajado con esta especie. Además, el uso del peso como unidad de medida permitió calcular el tiempo en el que se podría eliminar el alga de los sitios estudiados.

La tasa de consumo de *C. racemosa* por parte de *O. aliciae* fue la más alta, más del doble que las otras especies. Un solo individuo de esta especie consumió hasta 0,47 gramos de alga por día. Esto significaría que a 1000 individuos les tomaría 12 días acabar con 5,55 kg del alga, que es lo que pesa en promedio una muestra de 1 m² de *C. racemosa*. Entonces, si se liberaran cinco millones de individuos adultos en Tortuga Bay, estos podrían consumir 26.925 m² de alga en 64 días. La misma cantidad de individuos consumirían toda el alga de El Garrapatero (15.351 m²) en solo 36 días.

Potencial biocontrolador del crecimiento de *C. racemosa* por parte de moluscos sacoglosos

Si bien las tasas de consumo de las especies de moluscos sacoglosos analizadas fueron bajas, debe destacar que los frondes de *C. racemosa* no fueron capaces de recuperarse después ser sujetos a herbivoría. A pesar de la capacidad de recuperación del alga, el nivel de daño recibido tras 48 de exposición a los moluscos fue suficiente para impedir la producción de nuevos brotes. Thibaut y Meinesz (2000), observaron que el 45% de los frondes del alga *Caulerpa taxifolia* del Mediterráneo fueron capaces de generar nuevos brotes después de recibir incisiones. Esto parece indicar que el daño producido por los moluscos en los experimentos realizados en el presente trabajo fue mayor al de las especies del Mediterráneo, en especial, si se toma en cuenta que la capacidad de propagación, dispersión y crecimiento de los estolones en *C. racemosa* son mayores que los de *C. taxifolia* (Klein y Verlaque, 2008). Las temperaturas menos favorables para el crecimiento y generación de nuevos brotes de *C. racemosa* fueron 13°C y 30°C. La temperatura óptima para el alga estuvo entre 18°C y 25°C, lo cual concuerda con lo que se ha observado en Francia e Italia, donde el alga crece más en el verano, con una temperatura promedio de la superficie del mar de 22,8°C (Klein y Verlaque, 2008). Estos resultados se podrían atribuir al deterioro de los procesos enzimáticos por las altas temperaturas, como lo describe Gattuso (1985). En su experimento realizado en Francia, Gattuso midió la tasa de respiración y la tasa fotosintética neta de *C. racemosa* a 20°C, 25°C, 30°C y 35°C. Observó que los valores permanecieron constantes a las dos primeras temperaturas y aumentaron al llegar a 30°C, pero pasada esta temperatura las tasas disminuyeron de manera significativa. Por otro lado, temperaturas muy bajas disminuyen la capacidad de fijación del carbono y de transporte de electrones en los cloroplastos, lo que reduce su habilidad para usar la luz solar (Davidson, 1991). El exceso de luz, por su parte, puede causar la inhibición de la fotosíntesis (fotoinhibición), debido a un daño en el Fotosistema II, que es un complejo de proteínas y pigmentos encargados de la absorción de la luz. Sin producción de energía el alga no puede crecer ni sobrevivir por mucho tiempo (Herbert, 1990).

La tasa de reclutamiento de larvas de los moluscos sacoglosos examinados podría también proporcionar indicios para considerar o no a estos moluscos como biocontroladores del crecimiento del alga. Tanto a 18°C como a 25°C, precisamente el rango de temperatura más

favorable para el desarrollo de *C. racemosa*, las tres especies moluscos sacoglosos, *B. chloris*, *L. sagamiensis* y *O. aliciae* fueron observados copulando y depositando huevos. No se observaron cópulas ni desoves a 13°C ni a 30°C. En realidad, las temperaturas bajas no favorecen al metabolismo de estos invertebrados marinos (Newell y Branch, 1980), lo que explica la poca actividad reproductiva a 13°C. Debido al estrés térmico que experimentaron los moluscos, no se reprodujeron a 30°C (Newell y Branch, 1980). Se ha observado que a una temperatura de 31°C la tasa de desarrollo embrionario del molusco opistobranquio *Stylocheilus striatus* disminuye significativamente, de igual manera, el porcentaje de larvas eclosionadas disminuye en un 70% y el tamaño de la concha de la larva veliger también se ve reducida significativamente a causa de la temperatura (Trevor, 2012).

Otros indicativos importantes para determinar si estos moluscos son elegibles para un programa de control biológico son la cantidad de huevos y la frecuencia a la cual los depositan. Una mayor cantidad de huevos colocados con mayor frecuencia se traducen en la posibilidad de obtener un mayor número de individuos en menos tiempo. Para conocer el número de huevos se determinó su tamaño, así como la longitud y el ancho de las puestas. *O. aliciae* no solo registró las puestas de huevos más largas con un promedio de 8,29 cm sino también los huevos de mayor tamaño, que en promedio median 163 μm . Hasta lo que se conoce, no existe información publicada sobre la reproducción de *O. aliciae* y *B. chloris*. La mayor cantidad de huevos por puesta la registró *L. sagamiensis* con un promedio de 21.763. La longitud y grosor de la puesta concuerdan con lo encontrado en la literatura, aunque la cantidad de huevos observados en el presente trabajo de investigación fue de un 25% más que la encontrada por Krug *et al.* (2018).

La frecuencia de puesta de huevos de *O. aliciae* (0,57; ds = 0,01 puestas/día) fue significativamente mayor a la de *L. sagamiensis* (0,14; ds = 0,07 puestas/día) e igual a la de *B. chloris* (0,57; ds = 0,07 puestas/día). Si se comparan estos resultados con los del experimento donde utilizaron las especies del Mediterráneo, *O. viridis* y *L. serradifalci*, que coloraron 0,25 puestas/día, podemos concluir que *O. aliciae* es la especie con mayor potencial de producir una mayor cantidad individuos adultos en el menor tiempo posible, lo que significa que su población

puede aumentar de manera más acelerada que la de las otras especies. Por tanto, esta especie sería la más idónea para controlar *C. racemosa*.

La supervivencia de las larvas está relacionada con la estrategia reproductiva. Las tres especies de moluscos sacoglosos estudiadas presentaron desarrollo planctónico, donde el éxito del reclutamiento es bajo y depende de la longitud de la etapa pelágica (Clark, 1994). Las larvas de sacoglosos con desarrollo bentónico tendrían mayor probabilidad de sobrevivir (Thibaut y Meinesz, 2000). En el caso de *Elysia subornata* (familia Plakobranchidae), por ejemplo, que posee desarrollo bentónico, el porcentaje de supervivencia de las larvas después de la eclosión es del 50% (Thibaut *et al.*, 2001). En un plan de control biológico, la supervivencia de las larvas es importante porque permite obtener un mayor número de individuos adultos, lo que resulta en un ahorro de tiempo y recursos. El uso de *O. aliciae* como agente de biocontrol sería posible, entonces, solo si se cultivan grandes cantidades de larvas, en acuarios con filtros especiales que les permitan aumentar su probabilidad de supervivencia y completar su desarrollo hasta convertirse en individuos adultos. El efecto sobre el alga sería mayor si los individuos adultos fueran liberados al final de la estación cálida (mayo). Durante esta época disminuye la cobertura del alga en Tortuga Bay y la temperatura del agua es de aproximadamente 22°C, cercana a la óptima para la alimentación de los moluscos.

8. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

C. racemosa fue claramente la especie dominante en Tortuga Bay y El Garrapatero. Las características de estos sitios parecen ser las más favorables para su establecimiento. Una temperatura entre 18°C–25°C, poca exposición al oleaje y poca profundidad (0–5 m) son factores importantes que favorecen el crecimiento y distribución de esta alga. Estas características son semejantes a las de las zonas donde habita *C. racemosa* en Australia. No se observó un efecto en la riqueza de morfoespecies por la presencia del alga, pero sí en su equitabilidad.

Mediante un análisis de contenido estomacal y la detección caulerpina en los tejidos de las seis especies de peces observadas en los videos se podría comprobar el consumo de *C.*

racemosa (Felline *et al.*, 2012). De comprobarse el consumo del alga, estudios fisiológicos permitirían detectar posibles efectos negativos sobre la supervivencia y reproducción de los peces.

Los moluscos sacoglosos, al igual que otros grupos de invertebrados marinos, han sido escasamente estudiados en las Islas Galápagos. En este trabajo de investigación se reporta por primera vez la presencia del molusco sacogloso *Oxynoe aliciae*, colectado de muestras de *C. racemosa* en Tortuga Bay.

Los resultados de los experimentos sugieren que *O. aliciae* es el mejor candidato para un programa de control biológico. La especie mostró la tasa de consumo más alta y se reprodujo exitosamente en el laboratorio, aunque no logró superar la etapa post-larval. Para aumentar las probabilidades de supervivencia de las larvas se podrían suministrar ciertas cantidades de plancton para asegurarse que las larvas tengan suficiente alimento e inclusive se podrían utilizar piscinas con un flujo constante de agua de mar, donde el alimento sería suficiente. Al final se liberarían los individuos adultos que completen su desarrollo.

9. LITERATURA CITADA

- Barcelo, A. 2008. Application de la stratégie de lutte contre l'espèce *Caulerpa taxifolia* de 2005 à 2007 à Port-Cros et à Porquerolles. Rapport Parc national de Port-Cros, Hyères, 1-19.
- Bustamante, R., Vinueza, L., Smith, F., Banks, S., Calvopiña, M., Francisco, V., Chiriboga, A. y Harris, J. 2002. Comunidades submareales rocosas I: Organismos sésiles y mesoinvertebrados móviles. En: Reserva Marina de Galápagos. Línea Base de la Biodiversidad, 38-56.
- Carlquist, S. 1981. Chance Dispersal: Long-distance dispersal of organisms, widely accepted as a major cause of distribution patterns, poses challenging problems of analysis. *American Scientist*, 69 (5), 509-516.
- Carlton, J., Keith, I. y Ruiz, G. 2019. Assessing marine bioinvasions in the Galápagos Islands: implications for conservation biology and marine protected areas. *Aquatic Invasions*, 14, 1-20.
- Carrión-Cortez, J., Zárate, P. y Seminoff, J. 2010. Feeding ecology of the green sea turtle (*Chelonia mydas*) in the Galapagos Islands. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90(5), 1005-1013.
- Carlton, J., Campbell, M., Grizel, H., Leppakoski, E., Minchin, D., Utting, S., Wallentinus, I. y Tresher, R. 1997. Study group on marine biocontrol of invasive species. Advisory Committee on the Marine Environment. ICES.
- Cavas, L. y Yurdakoc, K. 2004. A comparative study: Assessment of the antioxidant system in the invasive green alga *Caulerpa racemosa* and some macrophytes from the Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 321, 35-41.
- Charles Darwin Foundation. 2017. CDF Mollusca species checklist. <http://darwinfoundation.org/datazone/checklists/marine-invertebrates/mollusca/>. Revisado 27 de junio 2017.
- Clark, K. 1994. Ascoglossan (Sacoglossa) Molluscs in the Florida Keys: rare marine invertebrates at special risk. *Bulletin of marine science*, 54, 900-916.
- Creque, S. y Czesny, S. 2012. Diet overlap of non-native Alewife with native yellow perch and spottail shiner in nearshore waters of southwestern Lake Michigan, 2000-2007. *Ecology of Freshwater Fish*, 21, 207-221.
- Davidson, R. 1991. Environmental effects on algal photosynthesis: Temperature. *Journal of Phycology*, 27, 2-8.
- Espinoza, V., Hernandez, J., Perez, G., Castillo, O. 2010. Structure and diversity of arboreal vegetation in the Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. Recuperado de www.ujat.mx/publicaciones/uciencia 26(1):1-17

- Felline, S., Caricato, R., Cutignano, A., Gorbi, S., Lionetto, M., Mollo, E., Regoli, F. y Terlizzi, A. 2012. Subtle Effects of Biological Invasions: Cellular and Physiological Responses of Fish Eating the Exotic Pest *Caulerpa racemosa*. PLoS ONE 7.
- Gabbard, B. y Fowler, N. 2007. Wide ecological amplitude of a diversity-reducing invasive grass. *Biological Invasions*, 9:149–160.
- Gattuso, J y Jaubert, J.1985. Photosynthesis and Respiration of *Caulerpa racemosa* (Chlorophyceae, Caulerpales) Grown in Aquaria: Effects of Light and Temperature). *Botánica marina*, 28, 327-332.
- Grove, J. 1986. Distribución y ecología de la familia Pomacentridae (Pisces) en las Islas Galápagos. *Revista de Biología Tropical*, 34, 127-140.
- Gaines, S. D. y Lafferty, K.D. 1995. Modeling the dynamics of marine species: the importance of incorporating larval dispersal, 389-412.
- Hedja, M., Pisek, P. y Jarosik, V. 2009. Blackwell Publishing Ltd Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology*, 97, 393–403.
- Herbert, S. 1990. Photoinhibition resistance in the red alga *Porphyra perforate*. *Plant Physiology*, 92, 480-514.
- Hickman, C. y Finet, Y. 1999. *Moluscos Marinos de Galápagos*. Sugar Spring Press, 150.
- Händler, K. 2010. Evolution of Sacoglossa (Opisthobranchia) with emphasis on their food (Ulvophyceae) and the ability to incorporate kleptoplasts (Tesis doctoral). Rheinische Friedrich-Wilhelms-University. Bonn, Alemania.
- Instituto Smithsonian de investigaciones tropicales. <https://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/es/thefishes/species/1632>. Revisado el 25 de marzo del 2019.
- IUCN. 2017. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017. <http://www.iucnredlist.org>. Revisado 20 de febrero 2017.
- Jensen, K.R. 1994. Behavioural adaptations and diet specificity of sacoglossan opisthobranchs, *Ethology Ecology & Evolution*, 6, 87-101.
- Jensen, K.R. 2001. Distribution, diet and reproduction of Hong Kong Sacoglossa (Mollusca: Opisthobranchia), a summary of data. Perspectives in marine environment change in Hong Kong and southern China. Recuperado de <https://books.google.com.ec/books?id=IPgdfT3k2doC&pg>
- Juárez, A., Herrera, N., Martínez, J., Reyes, M. 2016. Diversidad y estructura de la selva mediana subperennifolia de Acapulco, Gro., México. *Revista Iberoamericana de las Ciencias Biológicas y Agropecuarias*, 5.
- Jackson, M. 1993. *Galapagos: A natural history*. University of Calgary Press.

- Keith, I., Dawson, T., Collins, K. y Banks, S. 2015. Especies marinas invasoras en la Reserva Marina de Galápagos: Un caso para investigación adicional, mejoramiento del manejo y revisión de políticas, 83-88.
- Keith, I., Dawson, T., Collins, K. y Campbell, M. 2016. Marine invasive species: establishing pathways, their presence and potential threats in the Galapagos Marine Reserve. *Pacific Conservation Biology*.
- Klein, J. y Verlaque, M. 2008. The *Caulerpa racemosa* invasion: A critical review. *Marine Pollution Bulletin*, 56, 205-225.
- Krug, P., Berriman, J. y Valdes, A. 2018. Phylogenetic systematics of the shelled sea slug genus *Oxynoe* Rafinesque, 1814 (Heterobranchia: Sacoglossa), with integrative descriptions of seven new species. *Invertebrate Systematics*, 32, 950-1003.
- Kumar, S y Mathur, M. 2014. Impact of invasion by *Prosopis juliflora* on plant communities in arid grazing lands. *Tropical Ecology* 55(1): 33-47.
- Lafferty, K. y Kuris, A., 1996. Biological control of marine pests. Department of Biological Sciences and Marine Science Institute, 1989-2000.
- Leite, F., Tambourgi, M y Cunha, C. 2009. Gastropods associated with the green seaweed *Caulerpa racemosa*, on two beaches of the Northern coast of the State of São Paulo, Brazil. *Strombus*, 16, 1-10
- Loope, L., Hamann, L. y Stone, O. 1988. Comparative conservation biology of oceanic archipelagoes: Hawaii and the Galapagos. *Bioscience*, 38, 272-282.
- Magurran, A y McGill, B. 2011. *Biological Diversity: Frontiers in measurement and assessment*. New York: Oxford University Press.
- Masaquiza, M. 2017. Situación actual de la interpretación ambiental no personalizada en las playas Tortuga bay y El Garrapatero en la isla Santa Cruz, Galápagos, y su impacto en el aprendizaje de la naturaleza por parte del visitante (Tesis de licenciatura). Universidad Central del Ecuador. Santa Cruz, Galápagos.
- Naylor, R., Williams, S. y Strong, D. 2001. Aquaculture a gateway for exotic species. *Science*, 294, 1655-56.
- Newell, R. y Branch, G. 1980. The influence of temperature on the maintenance of metabolic energy balance in marine invertebrates. *Advances in Marine Biology*, 17, 329-396.
- Ortea, J., Moro, L. y Bacallado, J. 2017. Sobre algunas babosas marinas (Sacoglossa y Cephalaspidea) colectadas en las expediciones del proyecto Galápagos, Patrimonio de la Humanidad (1990-91). *Avicennia*, 21, 35-41.
- Piazzzi, L., Balata, D., Ceccherelli, G. y Cinelli, F. 2005. Interactive effect of sedimentation and *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* invasion on macroalgal assemblages in the Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64, 467-474.

- Piazzì, L. y Ceccherelli, G. 2006. Persistence of biological invasion effects: Recovery of macroalgal assemblages after removal of *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 68, 455-461.
- Raniello, R., Lorenti, M., Brunet, C. y Buia, M.C. 2006. Photoacclimation of the invasive alga *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* to depth and daylight patterns and a putative new role for siphonaxanthin. *Marine Ecology*, 27, 20-30.
- Raniello, R., Mollo, E., Lorenti, M., Gavagnin, M. y Buia, M.C. 2007. Phytotoxic activity of caulerpenyne from the Mediterranean invasive variety of *Caulerpa racemosa*: a potential allelochemical. *Biological Invasions*, 9, 361-368.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmanek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D. y West, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distribution*, 6, 93-107.
- Ruitton, S., Verlaque, M. y Boudouresque, C.F. 2005. Seasonal changes of the introduced *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Caulerpales, Chlorophyta) at the northwest limit of its Mediterranean range. *Aquatic Botany* 82,55-70.
- Ruitton, S., Verlaque, M., Aubin, G. y Boudouresque, C.F. 2006. Grazing on *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean Sea by herbivorous fish and sea urchins. *Vie et Milieu*, 56 (1), 33-41.
- Sanchez, J. y Moreno, B. 1990. *Invertebrados marinos de Canarias*, Ediciones del Cabildo Insular de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria.
- Santoro, R., Carboni, M., Carranza, M., Acosta, A. 2012. Focal species diversity patterns can provide diagnostic information on plant invasions. *Journal for Nature Conservation*, 20 (2), 85-91.
- Secord, D. 2003. Biological control of marine invasive species: cautionary tales and land-based lessons. *Biological Invasions*, 5, 117-131.
- Seebens, H., Gastner, M. y Blasius B. 2013. The risk of marine bioinvasion caused by global shipping. *Ecology Letters*, 16, 782-790.
- Sphon, G. S. y Mulliner, D. 1972. A preliminary list of known opisthobranchs from the Galapagos Islands collected by the Ameripagos Expedition. *The Veliger*, 15, 147-152.
- Thibaut, T. y Mesnesz, A. 2000. Are the Mediterranean ascoglossan molluscs *Oxynoe olivaceae* and *Lobiger serradigalci* suitable agents for a biological control against the invading alga *Caulerpa taxifolia*? *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris. Life Sciences*, 323, 477-488.
- Thibaut, T., Meinesz, A., Philippe, A., Charrier, S., De Angelis, K., Ierardi, S., Mangialajo, L., Melnick, J. y Vidal, V. 2001. *Elysia subornata* (Mollusca) a potential control agent of the alga *Caulerpa taxifolia* (Chlorophyta) in the Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association*, 81, 497-504.

- Tompkins, P., Wolff, M. 2017. Galápagos macroalgae: A review of the state of ecological knowledge. *Revista de Biología Tropical*, 65.
- Trevor, A. 2012. The effects of ocean acidification and sea surface warming on the embryonic development of the opisthobranch gastropod *Stylocheilus striatus*. UC Berkeley: UCB Moorea Class: Biology and Geomorphology of Tropical Islands. Recuperado de <https://escholarship.org/uc/item/3977m4tq>
- Trueman, M y Ozouville, N. 2010. Characterizing the Galapagos terrestrial climate in the face of global climate change. *Galapagos research*, 67, 31-32.
- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J.C. y Simberloff, D. (2008). In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*, 10, 1345-1351
- Vásquez, M., Sanchez, P. y Bayle, J. 2012. Does the invasion of *Caulerpa racemose* var. *cylindracea* affect the feeding habits of amphipods (Crustacea: Amphipoda)?, 93, 87-94.
- Vinueza, L., Branch, G., Branch, M., Bustamante, R. 2006. Top-down herbivory and bottom-up El Niño effects on Galápagos rocky-shore communities. *Ecological Monographs*, 76, 111–119.
- Womersley, H.B.S., 1984. *The Marine Benthic Flora of Southern Australia Part I*. Adelaide, S.A. Government Printer, 329.
- Womersley, H.B.S. 2003. *The Marine Benthic Flora of Southern Australia. Part IIID. Ceramiales – Delesseriaceae, Sarcomeniaceae, Rhodomelaceae*. Adelaide, Australian Biological Resources Study and State Herbarium of South Australia, 533.
- WoRMS Editorial Board, 2019. *World Register of Marine Species*. <http://www.marinespecies.org>. Revisado el 26 de junio del 2019.

10. FIGURAS

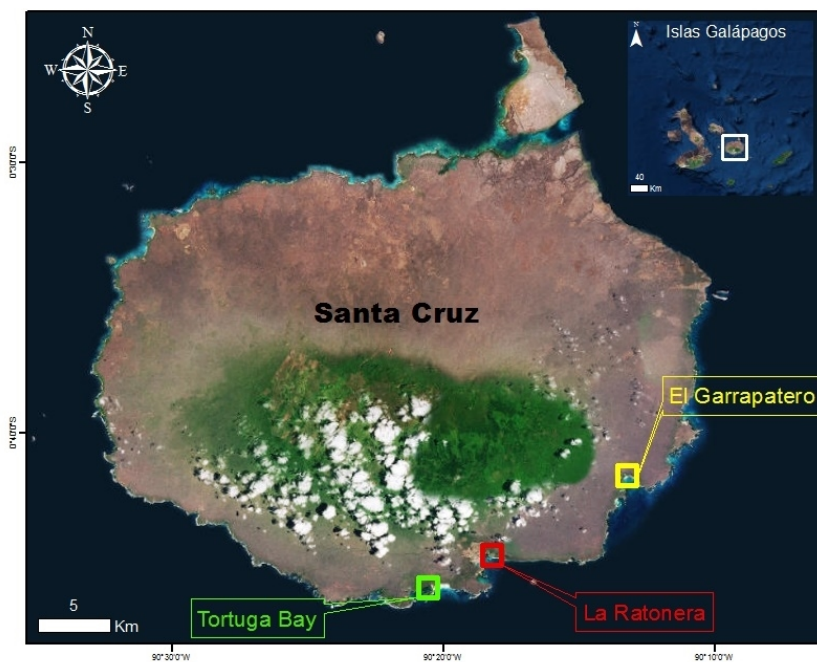


Figura 1. Mapa de los tres sitios de estudio en la isla Santa Cruz, Galápagos.



Figura 2. Foto de uno de los cuadrantes de 84 cm x 84 cm analizado con el programa Image J.

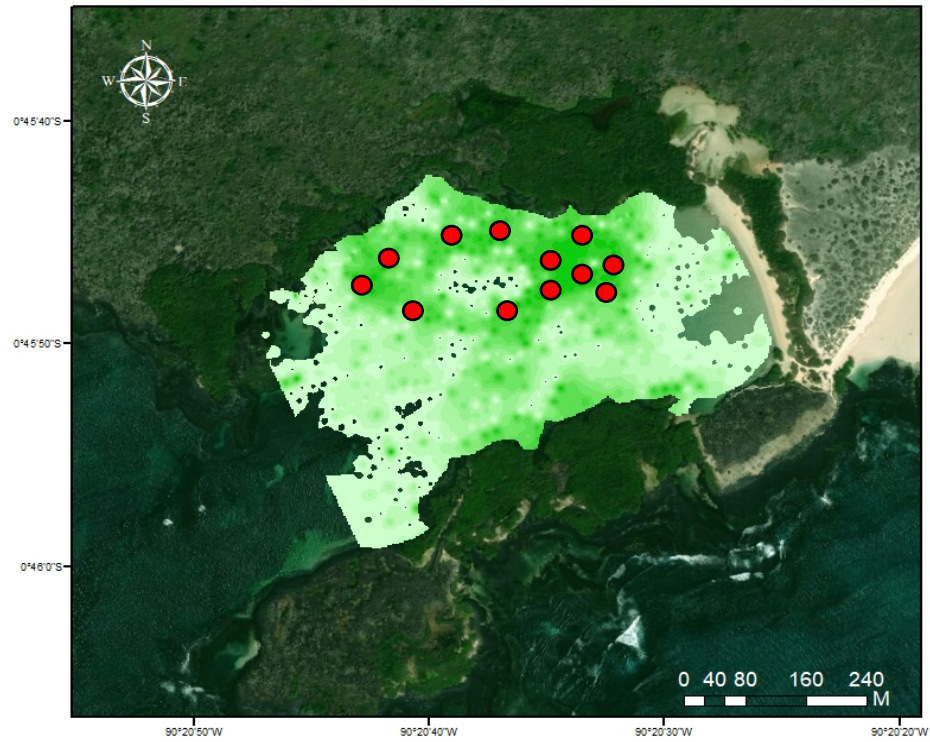


Figura 3. Sitios con mayores porcentajes de cobertura de *C. racemosa* donde se colocaron las cámaras en Tortuga Bay.

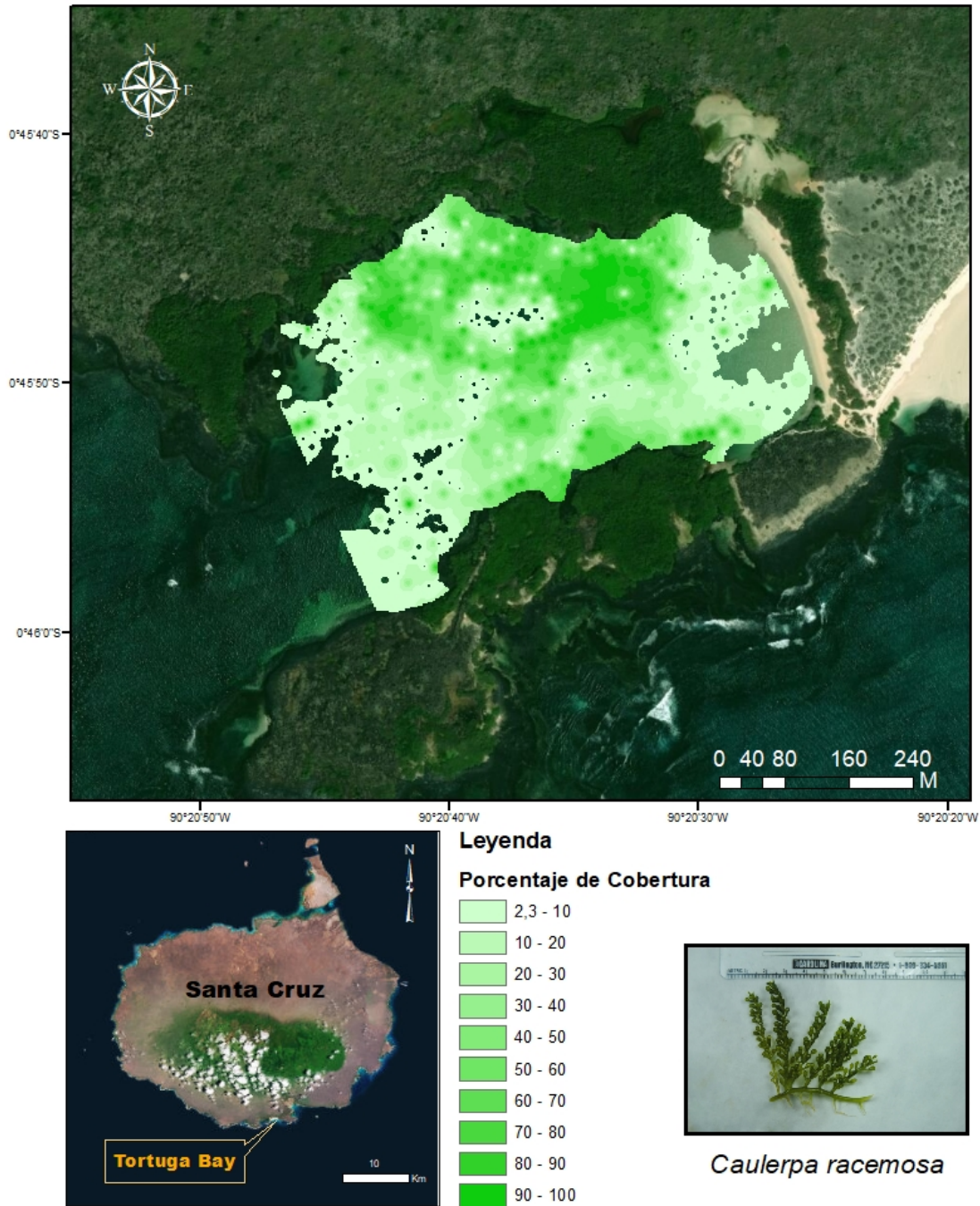


Figura 4. Mapa del porcentaje de cobertura de *C. racemosa* en Tortuga Bay (octubre-noviembre de 2018).

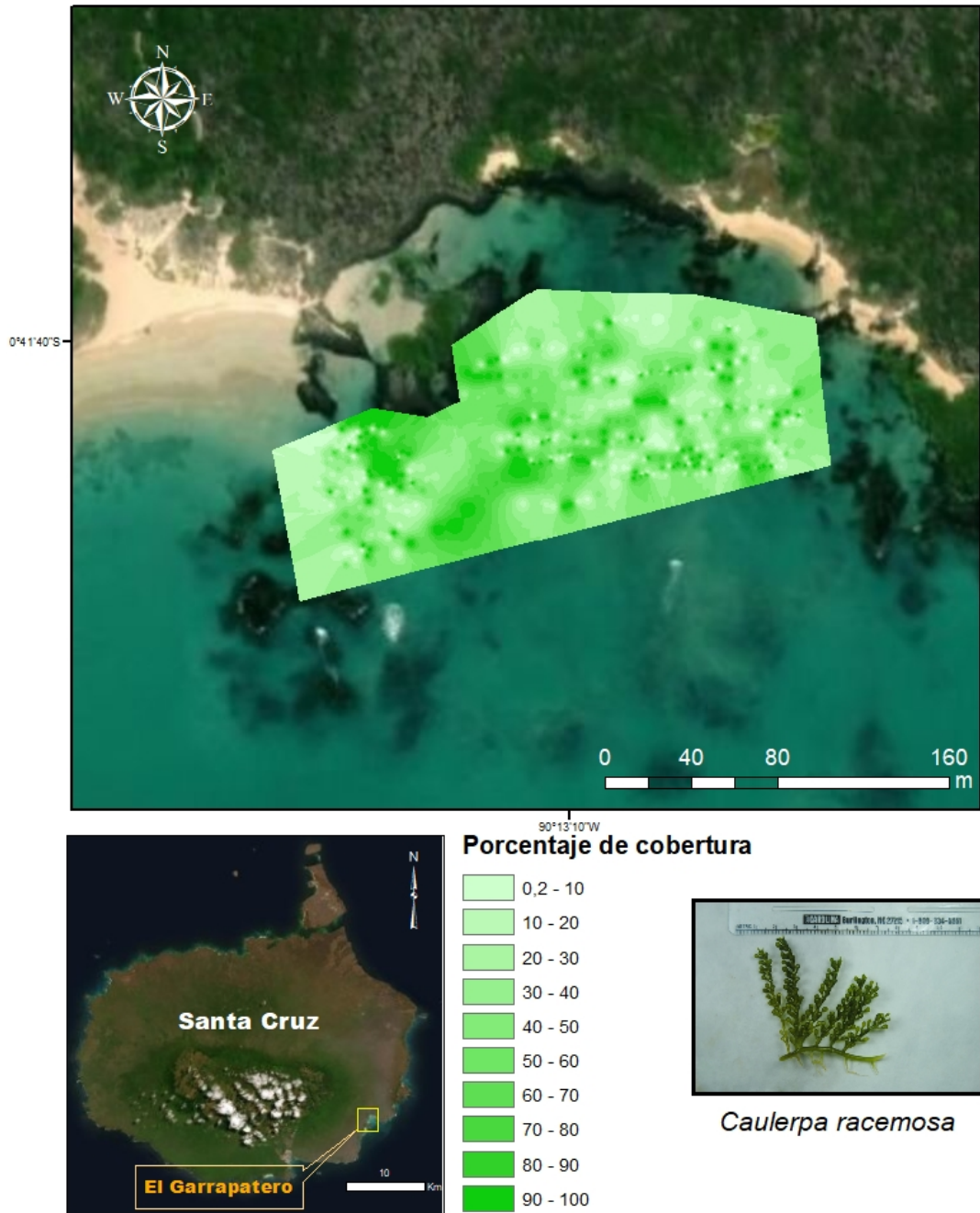


Figura 5. Mapa del porcentaje de cobertura de *C. racemosa* en El Garrapatero (febrero de 2018).

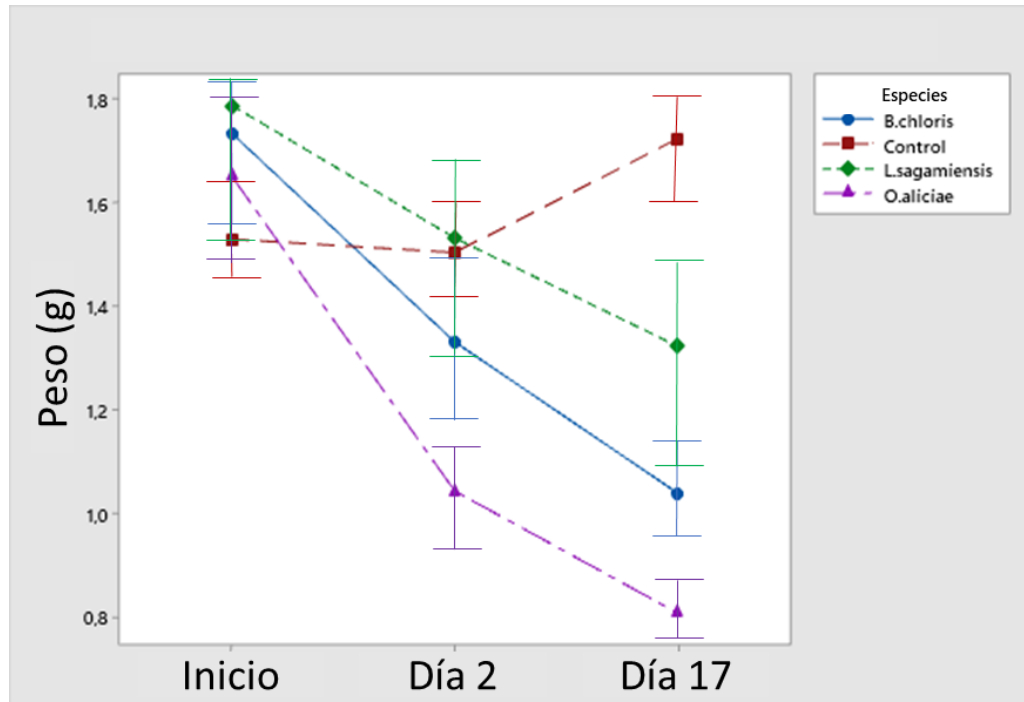


Figura 6. Variación del peso de los frondes de *C. racemosa* después de dos días de exposición a moluscos sacoglosos y después de 15 días de recuperación. La figura muestra la media del peso para todas las temperaturas.

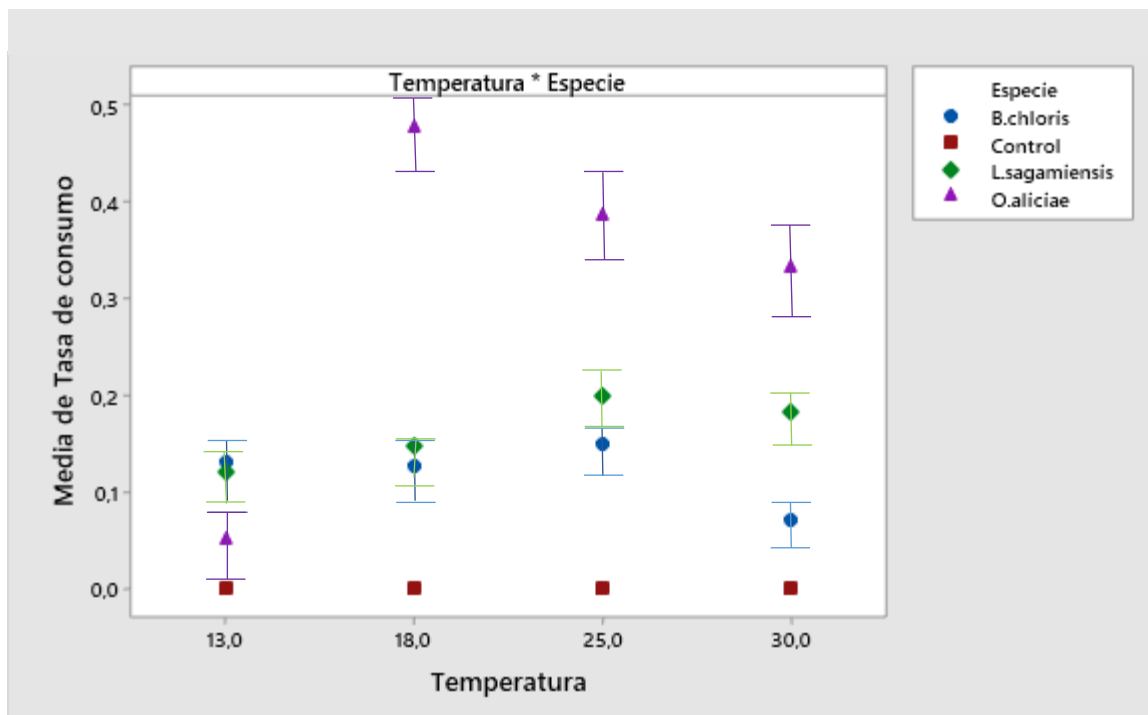


Figura 7. Gráfica de la tasa de consumo de *C. racemosa* por parte de los moluscos sacoglossos a cuatro diferentes temperaturas. La figura muestra la media de la tasa de consumo y su desviación estándar por especie y temperatura.

11. TABLAS

Tabla 1. Porcentaje de cobertura de las morfoespecies sésiles en los tres sitios de estudio. En el Anexo 2 se muestran imágenes de las morfoespecies.

Especie	Sitio de estudio		
	Tortuga Bay	Ratonera	Garrapatero
<i>Alga filamentosa parda</i>	9,30	3,74	2,72
<i>Alga filamentosa roja</i>	2,87	12,4	1,58
<i>Alga verde</i>	0,46	0	0
<i>Gracilaria sp.</i>	2,43	0	0
<i>Asparagopsis taxiformis</i>	3,05	24,2	1,51
<i>Botryllus sp.</i>	0,02	0	0
<i>Briopsis sp.</i>	0	0	8,43
<i>Caulerpa racemosa</i>	31,65	0	45,91
<i>Lithothamnion sp.</i>	0	10,05	0
<i>Padina concrescens</i>	0,03	0,57	0
<i>Palythoa mutuki</i>	0,22	4,76	0,50
<i>Palythoa tuberculosa</i>	0,13	0	0,79
<i>Pennaria disticha</i>	0,02	0	0
<i>Sargasum pacificum</i>	0,01	0,25	0
<i>Ulva lactuca</i>	0	22,39	0
Arena	35,81	5,6	23,8
Roca	14	16,04	11,76

Tabla 2. Índices de diversidad y equitabilidad en los tres sitios de estudio.

	Tortuga Bay	Ratonera	Garrapatero
Morfoespecies	12	8	7
Índice Shannon-Weiner	1,18	1,65	0,91
Índices de Dominancia de Simpson	0,45	0,22	0,58
Índice de Pielou	0,47	0,79	0,46

Tabla 3. Análisis de porcentaje de similaridad (SIMPER) de las comunidades de morfoespecies sésiles en Tortuga Bay, El Garrapatero y La Ratonera y contribución de los taxones a las diferencias entre los sitios (se incluyen solo los taxones que juntos contribuyeron con más del 65 por ciento a las diferencias).

SIMPER	
Tortuga Bay y La Ratonera (84,53%)	
Taxon	Contribución %
<i>Caulerpa racemosa</i>	29,1
<i>Ulva lactuca</i>	20,58
<i>Asparagopsis taxiformis</i>	19,5
Tortuga Bay y El Garrapatero (32,25%)	
<i>Caulerpa racemosa</i>	39,55
<i>Briopsis</i> sp.	23,41
<i>Alga filamentosa parda</i>	18,27
La Ratonera y El Garrapatero (90,94%)	
<i>Caulerpa racemosa</i>	36,08
<i>Asparagopsis taxiformis</i>	17,88
<i>Ulva lactuca</i>	17,6

Tabla 4. Especies identificadas en los videos grabados en Tortuga Bay en octubre del 2017.

Familia	Especie	Nombre común
Carangidae	<i>Gnathanodon speciosus</i>	Pámpano rayado *
	<i>Seriola rivoliana</i>	Palometa
	<i>Caranx caballus</i>	Jurel verde
Carcharhinidae	<i>Carcharhinus limbatus</i>	Tiburón punta negra
	<i>Triaenodon obesus</i>	Tiburón tintorera
Chaetodontidae	<i>Chaetodon humeralis</i>	Mariposa de tres bandas
Chelonidae	<i>Chelonia mydas</i>	Tortuga verde
Elopidae	<i>Elops affinis</i>	Machete
Fistulariidae	<i>Fistularia commersonii</i>	Pez corneta
Gerreidae	<i>Gerres simillimus</i>	Mojarra *
Haemulidae	<i>Haemulon scudderi</i>	Ojón pecoso *
	<i>Xenichthys agassizi</i>	Ojón blanco
	<i>Orthopristis forbesi</i>	Roncador de Galápagos *
Labridae	<i>Bodianus diplotaenia</i>	Vieja mexicana
	<i>Halichoeres nicholsi</i>	Vieja soltera
	<i>Thalassoma lucasanum</i>	Arcoiris de cortes
	<i>Halichoeres dispilus</i>	Vieja camaleón
Lutjanidae	<i>Lutjanus argentiventris</i>	Pargo amarillo
	<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	Pargo prieto
	<i>Hoplopagrus guentherii</i>	Pargo rayado
Mugilidae	<i>Mugil cephalus</i>	Lisa pardete
Myliobatidae	<i>Aetobatus narinari</i>	Raya águila
Pomacentridae	<i>Abudefduf concolor</i>	Pez sargento pardo
	<i>Abudefduf troschelii</i>	Pez sargento
	<i>Stegastes arcifrons</i>	Damisela cola amarilla
	<i>Microspathodon dorsali</i>	Damisela gigante
	<i>Stegastes leucurus beebei</i>	Damisela de anillo blanco
Rhinopteridae	<i>Rhinoptera steindachneri</i>	Raya dorada
Scaridae	<i>Scarus ghobban</i>	Loro barba azul *
Serranidae	<i>Epinephelus labriformis</i>	Cabrilla piedrera
Serranidae	<i>Mycteroperca olfax</i>	Bacalao
Serranidae	<i>Rypticus bicolor</i>	Jabonero moteado
Sparidae	<i>Archosargus pourtalesii</i>	Sargo camiseta
Tetraodontidae	<i>Sphoeroides annulatus</i>	Tambulero

* Especies observadas alimentándose.

Tabla 5. Número de frondes clasificados, dependiendo de su condición, 15 días después de haber sido expuestos a herbivoría.

<i>Berthelinia chloris</i>					
	13°C	18°C	25°C	30°C	Total
Condición 1	0	0	0	0	0
Condición 2	0	0	0	18	18
Condición 3	60	60	60	42	222
Total	60	60	60	60	240
<i>Lobiger sagamiensis</i>					
	13°C	18°C	25°C	30°C	Total
Condición 1	0	0	0	0	0
Condición 2	0	18	0	36	54
Condición 3	60	42	60	24	186
Total	60	60	60	60	240
<i>Oxynoë aliciae</i>					
	13°C	18°C	25°C	30°C	Total
Condición 1	0	0	0	0	0
Condición 2	0	0	0	18	18
Condición 3	60	60	60	42	222
Total	60	60	60	60	240
Control					
	13°C	18°C	25°C	30°C	Total
Condición 1	12	33	18	0	63
Condición 2	48	27	42	42	159
Condición 3	0	0	0	18	18
Total	60	60	60	60	240

Condición 1, Persistente con brotes; **Condición 2**, Persistente sin brotes; **Condición 3**, necrosis, N, 960 frondes.

Tabla 6. Características reproductivas de las especies de moluscos sacoglosos colectados en Tortuga Bay.

	<i>Berthelinia chloris</i>	<i>Lobiger souverbii</i>	<i>Oxynoe aliciae</i>
Tamaño del huevo (μm)	91,3 (ds = 3,5)	101 (ds = 6,32)	163 (ds = 5,2)
Número de huevos	11714,12 (ds = 3250)	21762,57(ds = 4783)	13579,68 (ds = 8327)
Puestas de huevos/día	0,57 (ds = 0,04)	0,14 (ds = 0,02)	0,57 (ds = 0,01)
Longitud de las puestas (cm)	1,55 (ds = 0,56)	7,4 (ds = 0,8)	8,29 (ds = 1,6)
Ancho de las puestas (cm)	0,21 (ds = 0,06)	0,1 (ds = 0,03)	0,14 (ds = 0,02)
Tipo de larva	Planctotrófica	Planctotrófica	Planctotrófica
Tamaño de larva (μm)	-	-	139(ds = 5)

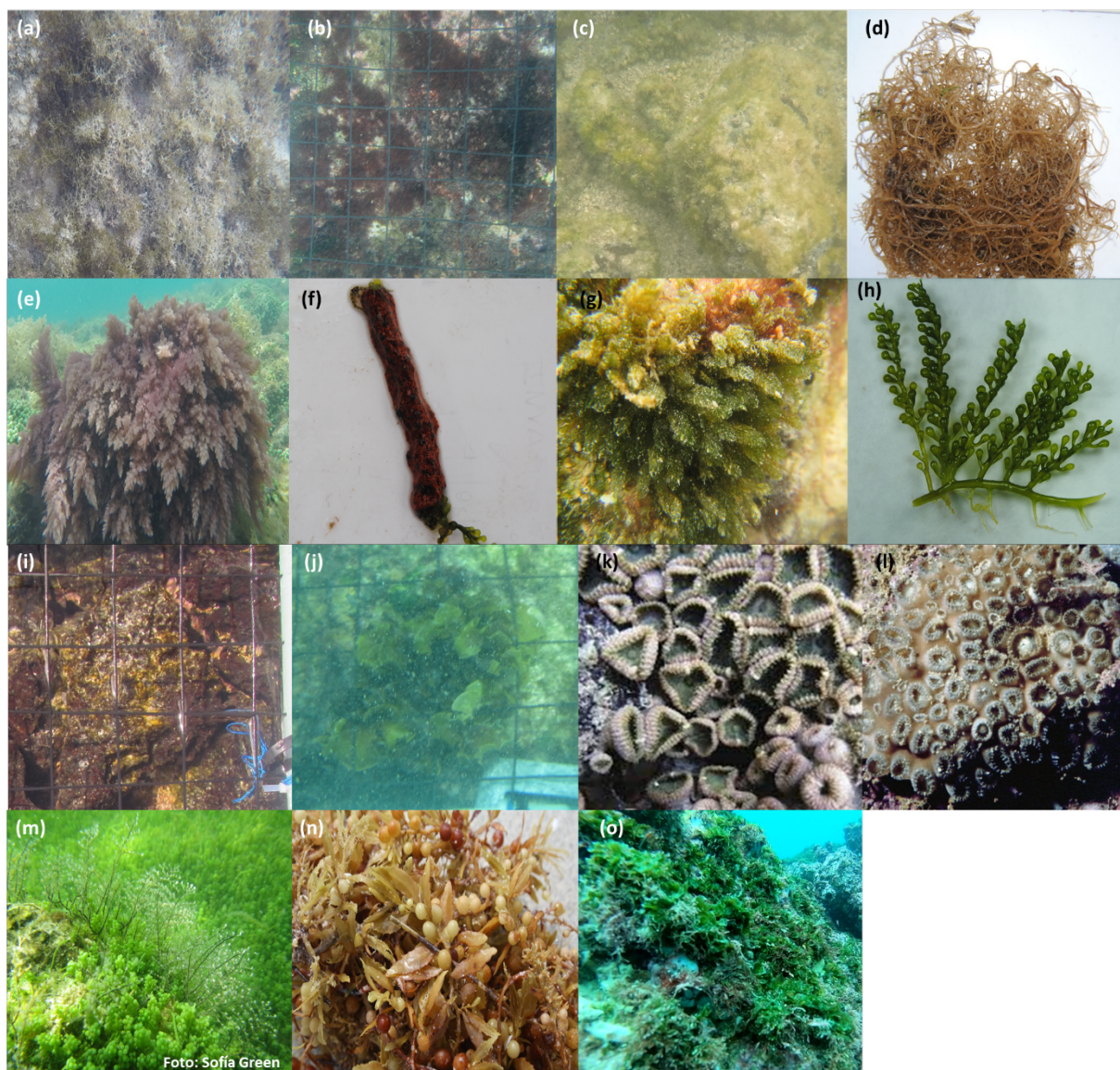
* ds = desviación estándar

12. ANEXOS

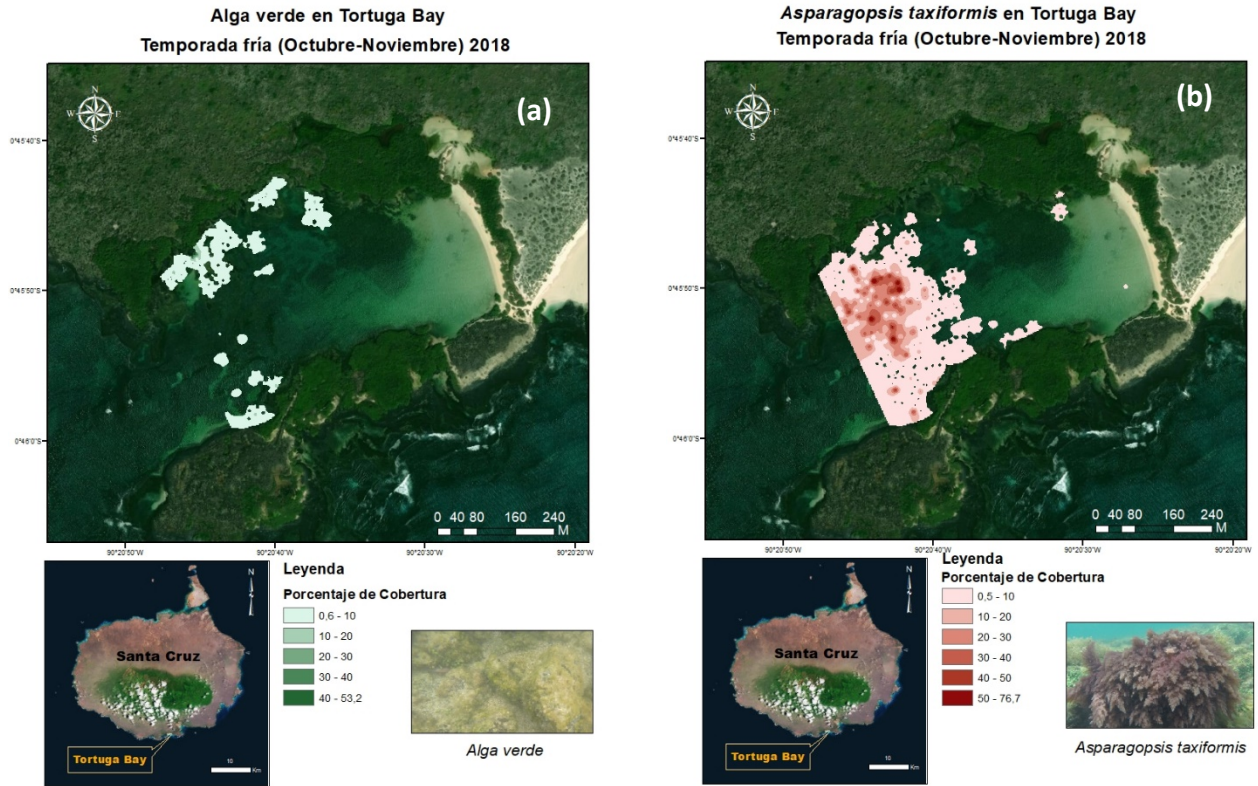
Anexo 1. Frondes de *Caulerpa racemosa*. a), Morfología de *Caulerpa racemosa*; b), Frondes de *C. racemosa* 48 horas después de haber sido expuesta a herbivoría por el molusco *O. aliciae*; Los círculos señalan las zonas donde el sacogloso realizó incisiones y succionó el contenido celular.



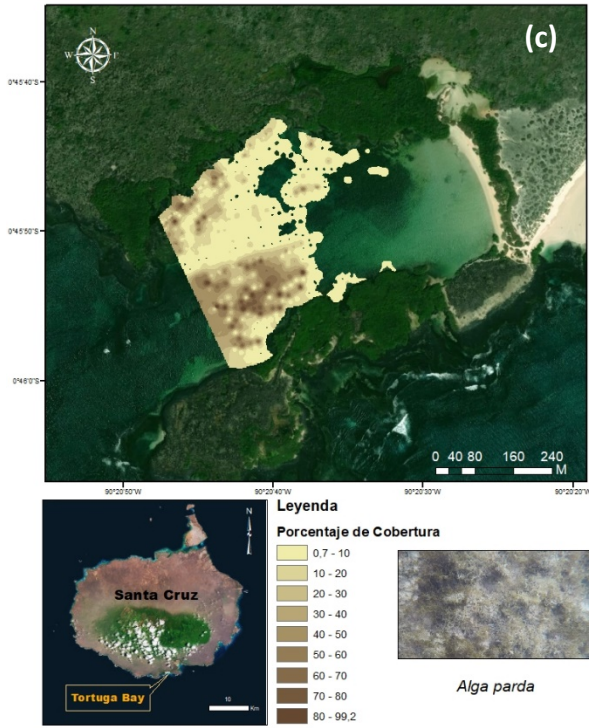
Anexo 2. Morfoespecies sésiles encontradas en los tres sitios de estudio. (a), Alga parda; (b), Alga roja; (c), Alga verde; (d), *Gracilaria sp.*; (e), *Asparagopsis taxiformis*; (f), *Botryllus sp.*; (g), *Briopsis sp.*; (h), *Caulerpa racemosa*; (i) *Lithothamnion sp.*; (j), *Padina concrescens*; (k), *Palythoa mutuki*; (l), *Palythoa tuberculosa*; (m), *Pennaria disticha*; (n), *Sargasum sp.*; (o) *Ulva lactuca*.



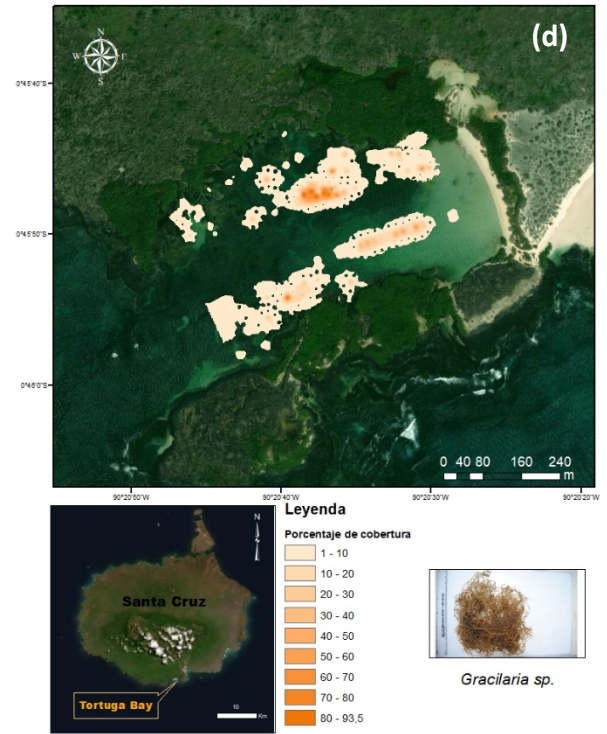
Anexo 3. Mapas del porcentaje de cobertura de las morfoespecies sésiles encontradas en Tortuga Bay (octubre-noviembre de 2018). (a), Alga verde; (b), *Asparagopsis taxiformis*; (c), Alga parda; (d), *Gracilaria* sp.; (e), *Palythoa mutuki*; (f), *Palythoa tuberculosa*.



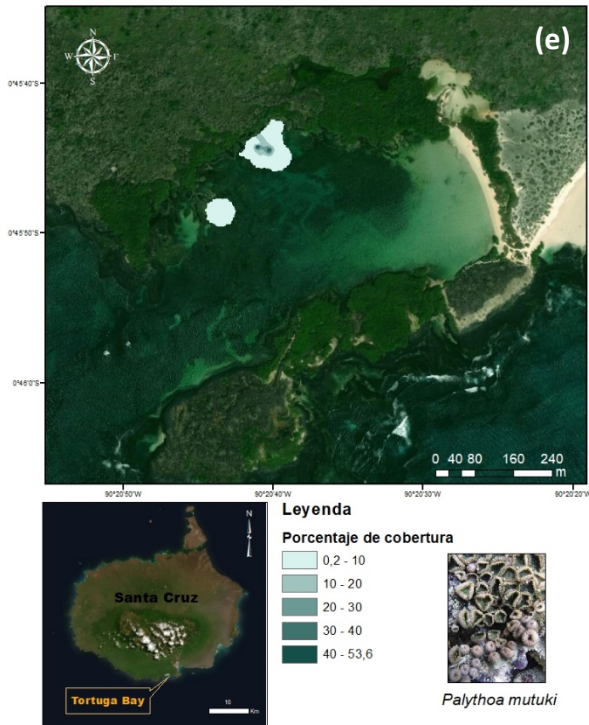
Alga parda en Tortuga Bay
Temporada fría (Octubre-Noviembre) 2018



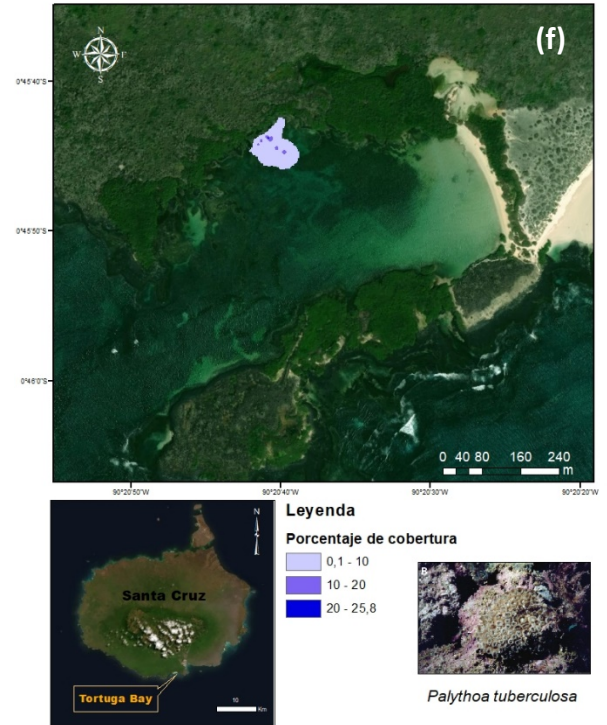
Gracilaria sp. en Tortuga Bay
Temporada fría (Octubre-Noviembre) 2018



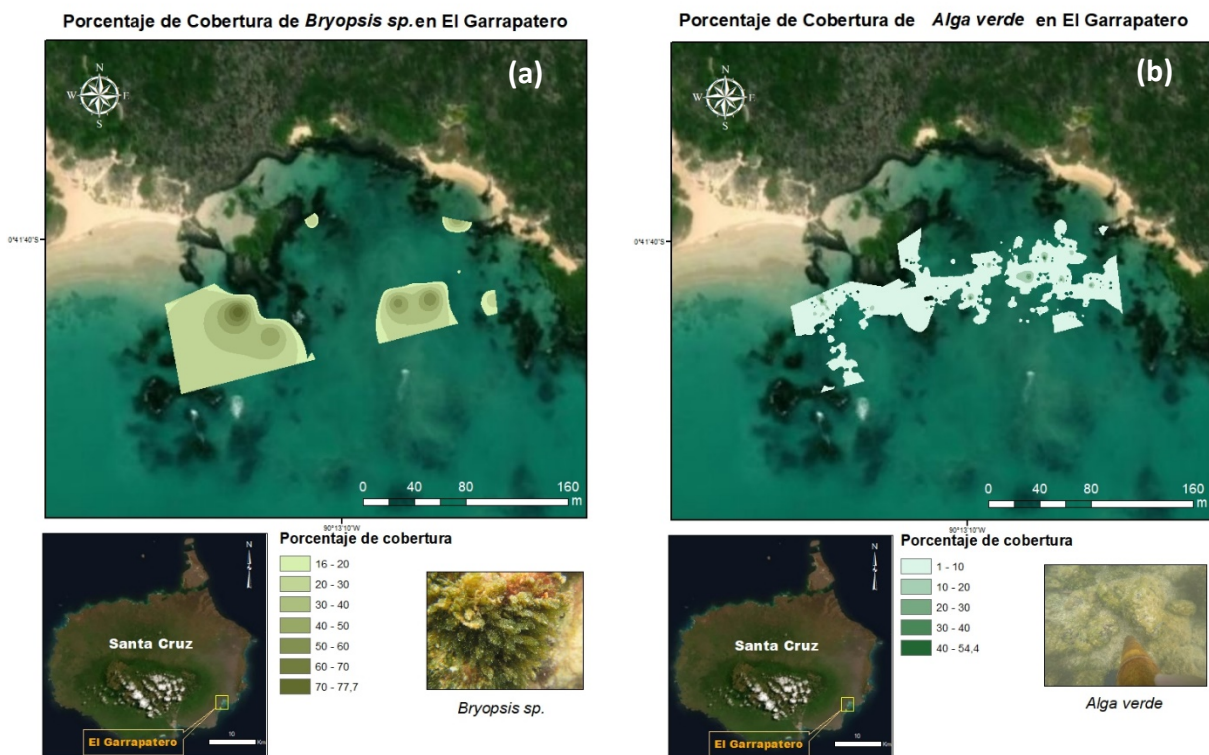
***Palythoa mutuki* en Tortuga Bay**
Temporada fría (Octubre-Noviembre) 2018



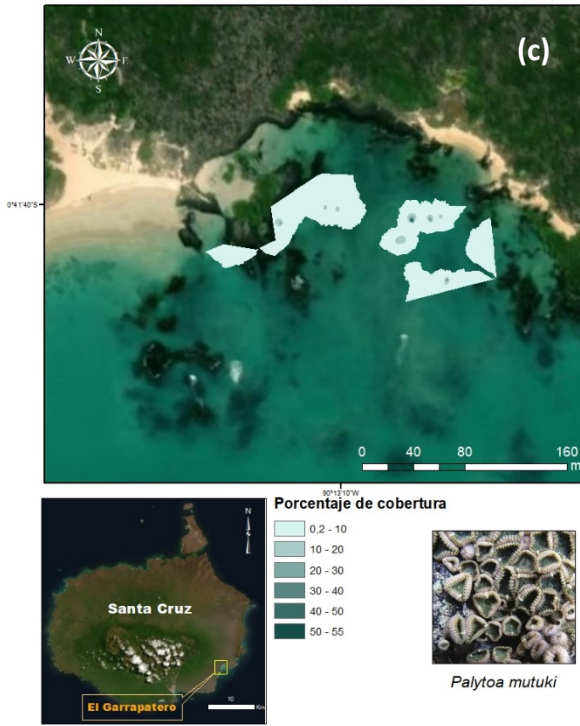
***Palythoa tuberculosa* en Tortuga Bay**
Temporada fría (Octubre-Noviembre) 2018



Anexo 4. Mapas del porcentaje de cobertura de las morfoespecies sésiles encontradas en El Garrapatero en febrero de 2018. a), *Bryopsis sp.*; b), Alga verde; c), *Palythoa mutuki*; d) Alga filamentosa roja; e), Alga parda; f), *Palythoa tuberculosa*.



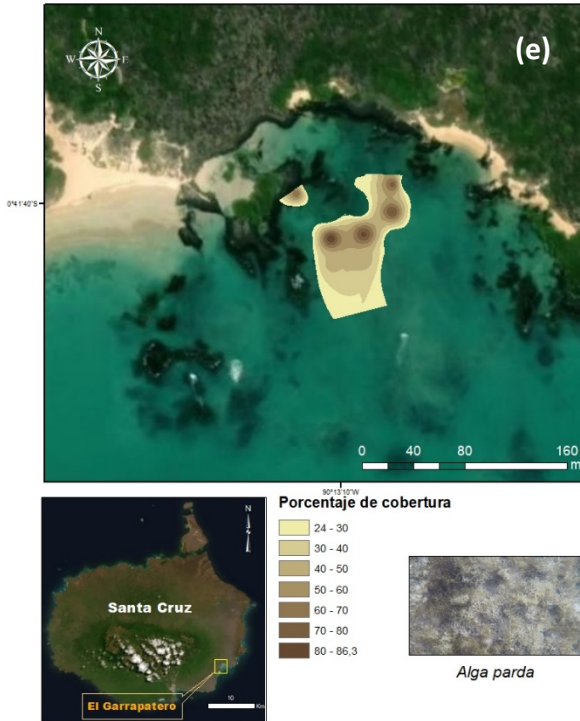
Porcentaje de Cobertura de *Palytoa mutuki* en El Garrapatero



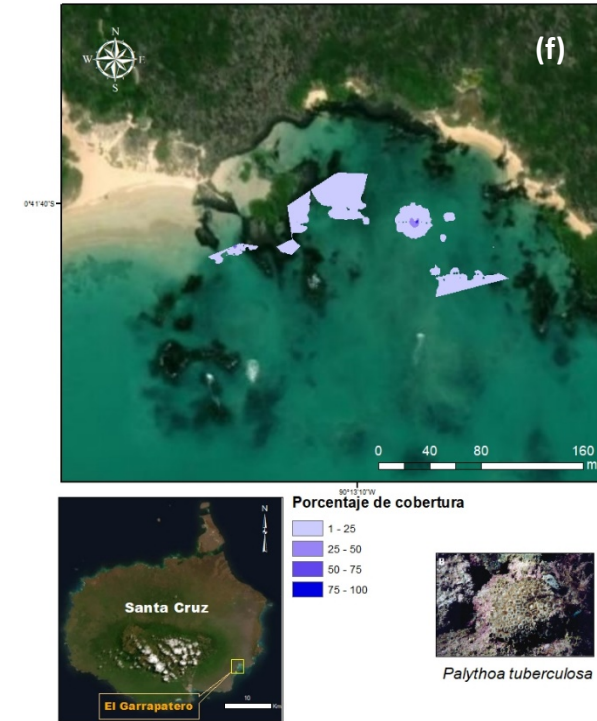
Porcentaje de Cobertura de *Alga filamentosa roja* en El Garrapatero



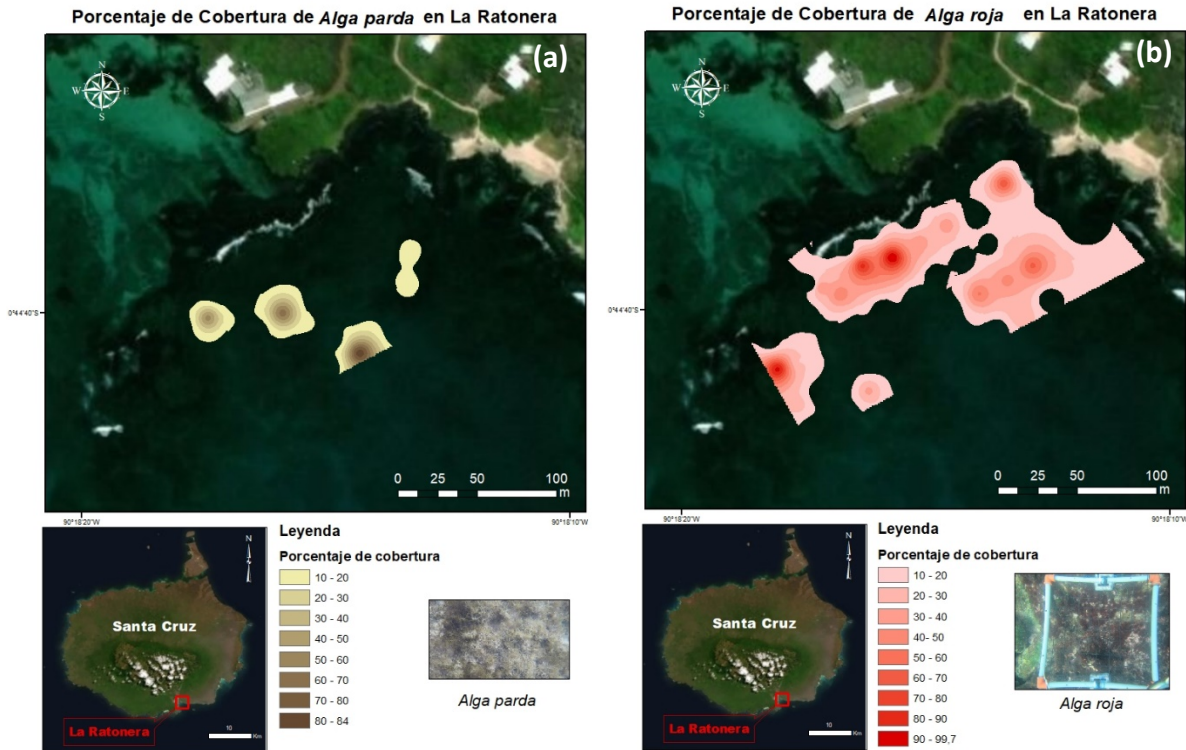
Porcentaje de Cobertura de *Alga parda* en El Garrapatero



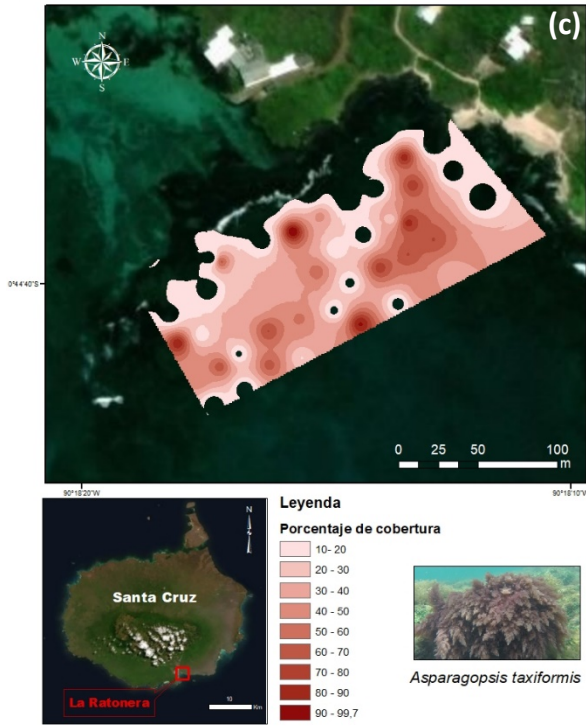
Porcentaje de Cobertura de *Palythoa tuberculosa* en El Garrapatero



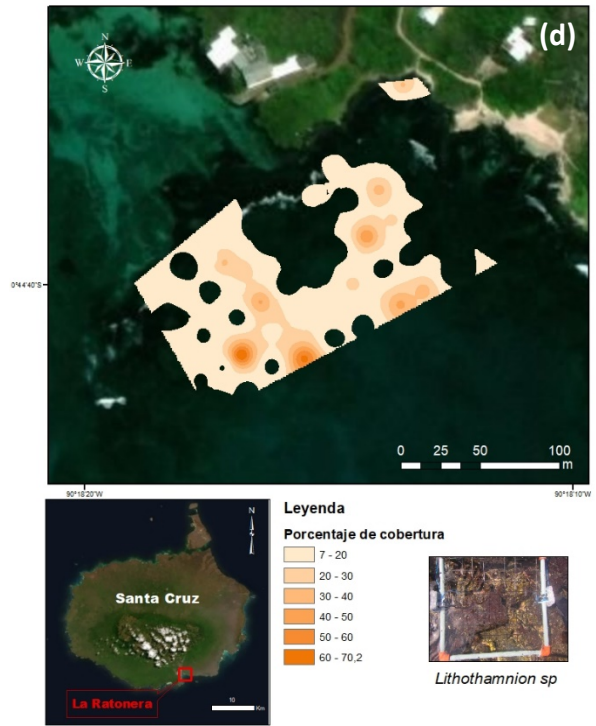
Anexo 5. Mapas del porcentaje de cobertura de las morfoespecies sésiles encontradas en La Ratonera en enero de 2018. (a), Alga parda; (b), Alga roja; (c), *Asparagopsis taxiformis*; (d), *Lithothamnion sp.*; (e), *Padina conrescens*; (f), *Sargasum sp.*; (g), *Ulva lactuca*; (h), *Palythoa mutuki*.



Porcentaje de Cobertura de *Asparagopsis taxiformis* en La Ratonera



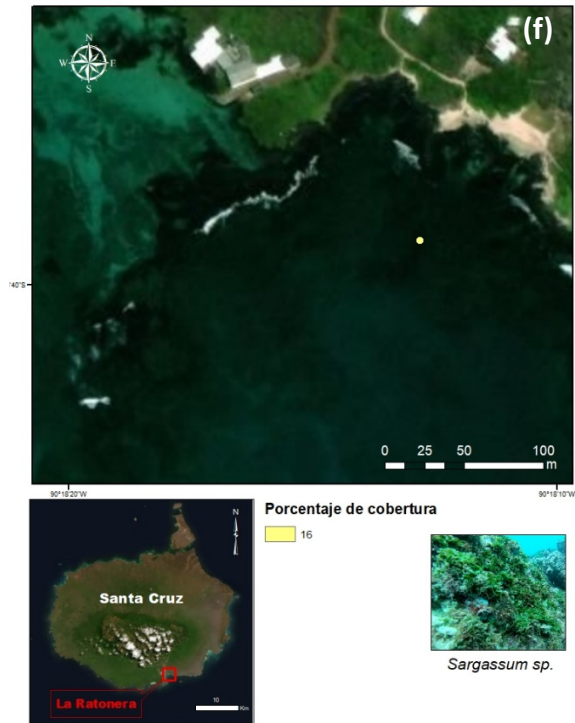
Porcentaje de Cobertura de *Lithothamnion sp.* en La Ratonera

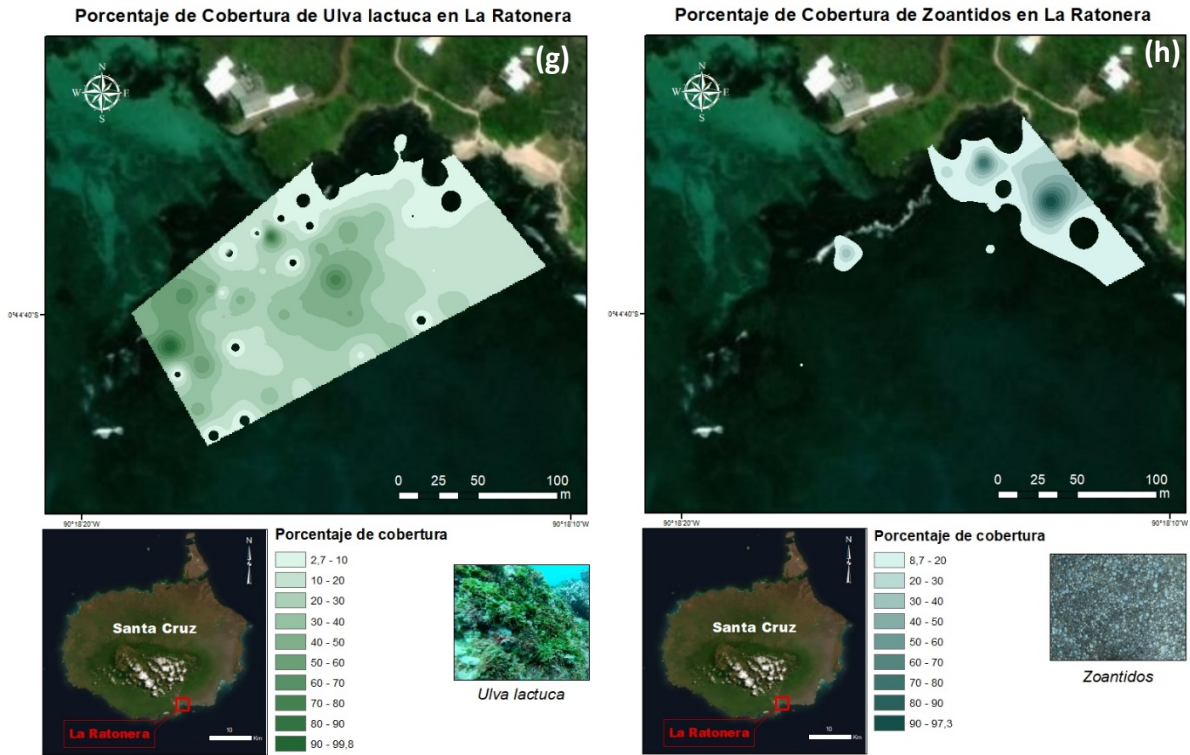


Porcentaje de Cobertura de *Padina concrecens* en La Ratonera

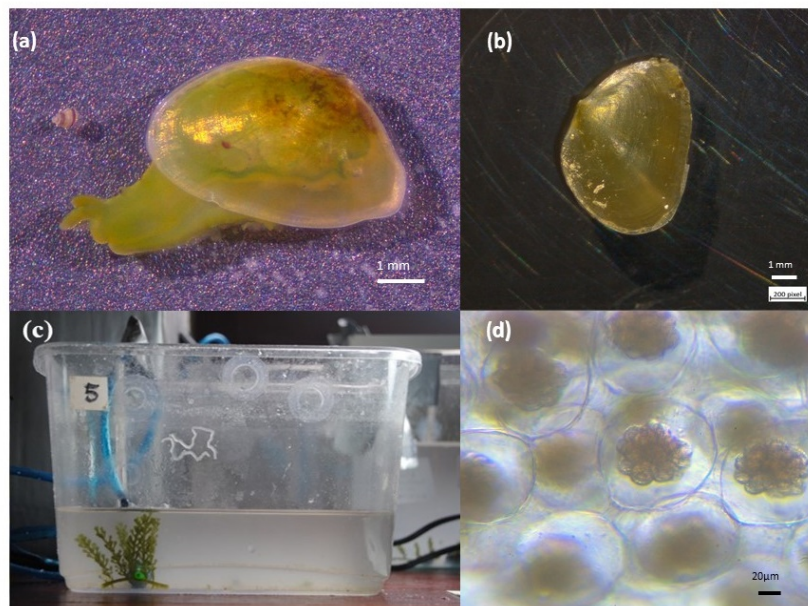


Porcentaje de Cobertura de *Sargassum sp.* en La Ratonera

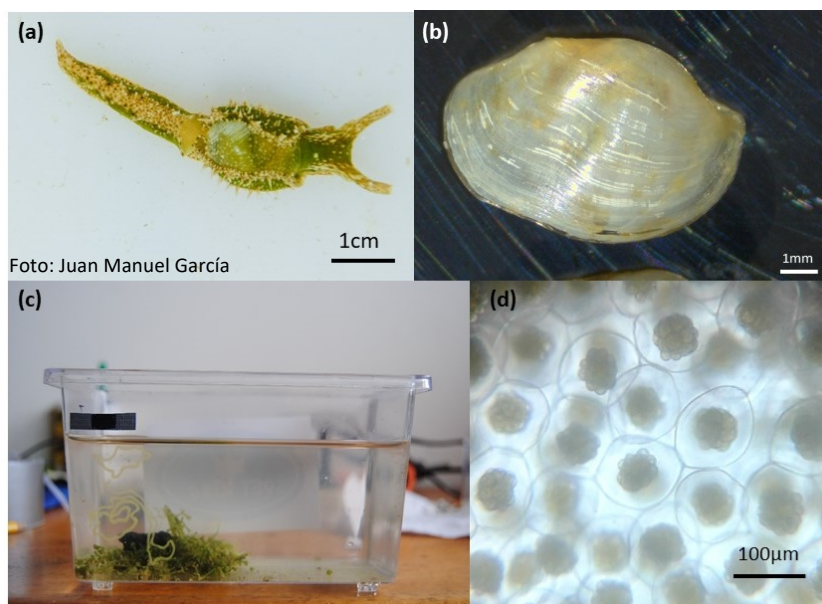




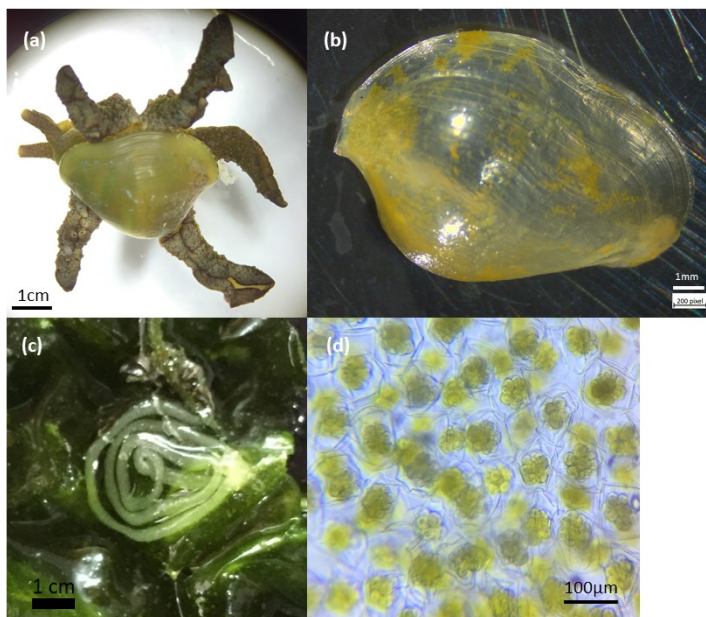
Anexo 6. Imágenes de *Berthelinia chloris*. (a), Individuo adulto; (b), Concha; (c), Masa de huevos depositada en las paredes del acuario; (d), Huevos.



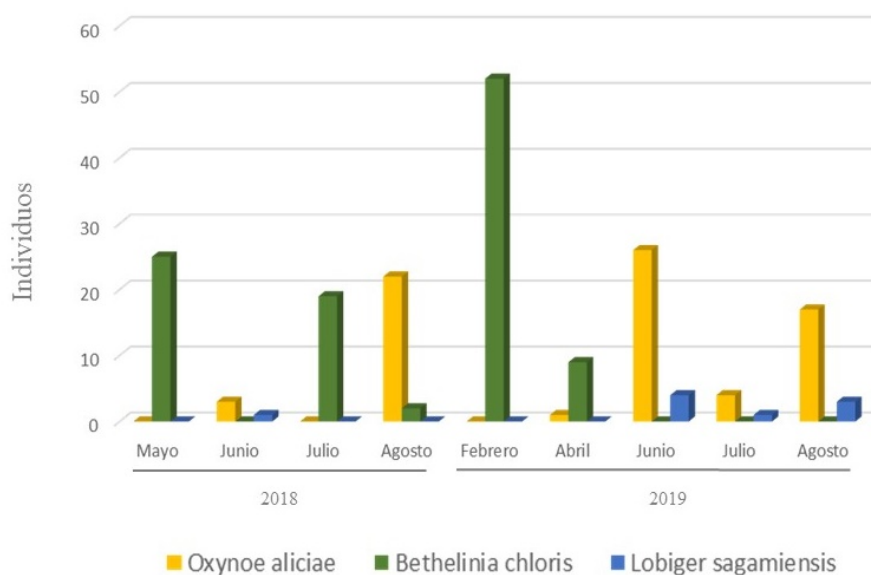
Anexo 7. Imágenes de *Oxynoe aliciae*. (a) Individuo adulto; (b), Concha; (c), Masa de huevos en acuario; (d), Huevos.



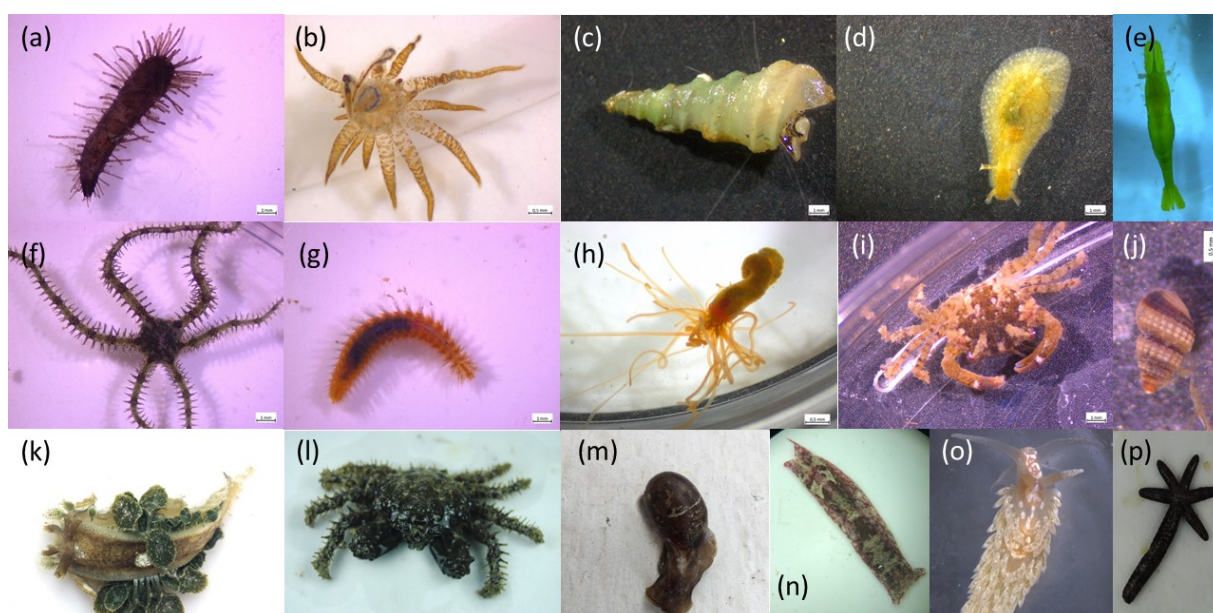
Anexo 8. Imágenes de *Lobiger sagamiensis*. (a), Individuo adulto; (b), Concha; (c), Masa de huevos sobre alga; d), Huevos.



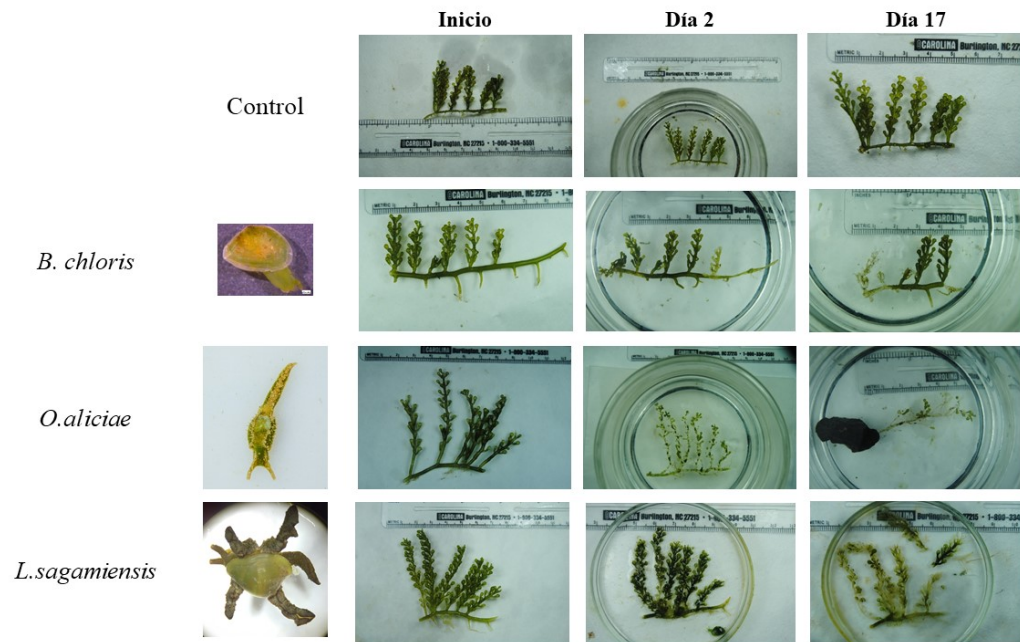
Anexo 9. Número de individuos de sacoglosos colectados por mes en Tortuga Bay.



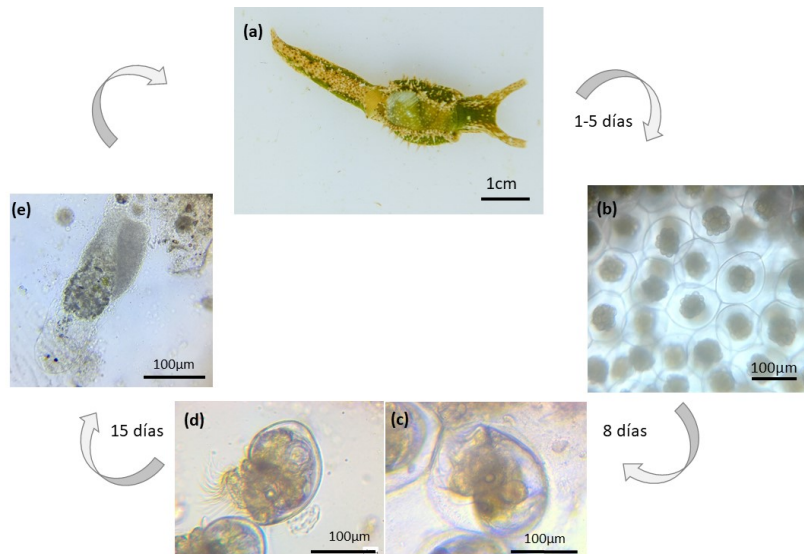
Anexo 10. Fauna asociada a *C. racemosa*. a), *Holoturia* sp.; b), Anthozoa; c), Mollusca; d), *Dolabrifera dolabrifera*; e), Decapoda; f), *Ophicomella schmitti*; g), Polichaeta; h), Sabellidae; i), Decapoda; j), Mollusca; k), Heterobranchia; l), Decapoda; m), *Bulla punctulata*; n), *Navanax aenigmaticus*; o), *Anteaeolidiella chromosoma*; p), *Linkia columbiae*.



Anexo 11. Frondes de *C. racemosa* en tres etapas de los experimentos.



Anexo 12. Ciclo de vida de *O. aliciae*. (a) Adulto; (b) Huevo; (c) Larva veliger; (d) Larva veliger eclosionada; (e) Larva pos metamórfica.



Anexo 13. Especies observadas alimentándose en los campos de *C. racemosa* en Tortuga Bay.

(a), *Scarus ghobban*; (b), *Mugil cephalus*; (c), *Haemulon scudderi*; (d), *Gerres simillimus*; (e), *Orthopristis fobesi*; (f), *Gnatodon speciosus*; (g), *Chelonia mydas*.

