

Escuela Superior Politécnica del Litoral

Facultad de Ciencias de la Vida

Competencia interespecífica entre macroinvertebrados sésiles del sustrato
rocoso intermareal de la playa “El Pelado”

VIDA-420

Proyecto Integrador

Previo la obtención del Título de:

Bióloga

Presentado por:

Liz Emily Alcívar Astudillo

Guayaquil - Ecuador

Año: 2025

Dedicatoria

A mi mami, por ser tan incondicional, y a mi papi por su ejemplo de dedicación. Gracias por darme todo lo necesario para convertirme en lo que soy ahora.

A mis hermanas, Jeimy y Valentina, por estar siempre presentes, apoyarme y compartir conmigo este proceso.

A toda mi familia, que con su amor y cariño hicieron posible que llegara hasta aquí; en especial, a mis tíos Rómulo y Ángela, quienes me brindaron un hogar durante mi vida universitaria.

A mis amigas de toda la vida, Gabriela, Belén, Evelyn y Mirka, quienes creyeron en mí incluso cuando yo dudaba.

A mis amigos de la carrera, que me inspiraron con su pasión y por todos los momentos vividos.

A mi perrito, Peluche, mi fiel compañero de vida que me acompañó en mis noches de desvelo.

Finalmente, a mí misma, por no rendirme y por demostrarme que soy capaz de lograrlo.

Agradecimientos

En primer lugar, al Dr. Félix Morales, quien me ha acompañado y enseñado más allá del rol de tutor; su guía constante durante más de dos años como ayudante de investigación y colaboradora en distintos proyectos ha marcado profundamente mi formación. Gracias por su confianza, por enseñarme con paciencia y por impulsarme siempre a ir más allá.

A todos mis profesores de la carrera, por ser ejemplos de excelencia académica y humana. Su dedicación ha sido una inspiración constante.

A mis compañeros y compañeras de campo y de laboratorio, por su compañerismo y apoyo en cada salida.

A Gyuliana, por las incontables horas compartidas en el laboratorio y la biblioteca. Gracias por tu amistad, por el trabajo en equipo, y por todo lo que hemos aprendido juntas.

Por último, a la Escuela Superior Politécnica del Litoral (ESPOL), por brindarme una educación de calidad, por sus espacios de formación académica y científica, y por ser un entorno donde pude crecer tanto personal como profesionalmente.

Declaración Expresa

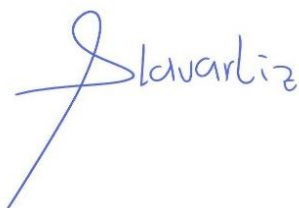
Yo Liz Emily Alcivar Astudillo acuerdo y reconozco que:

La titularidad de los derechos patrimoniales de autor (derechos de autor) del proyecto de graduación corresponderá al autor sin perjuicio de lo cual la ESPOL recibe en este acto una licencia gratuita de plazo indefinido para el uso no comercial y comercial de la obra con facultad de sublicenciar, incluyendo la autorización para su divulgación, así como para la creación y uso de obras derivadas. En el caso de usos comerciales se respetará el porcentaje de participación en beneficios que corresponda a favor del autor o autores.

La titularidad total y exclusiva sobre los derechos patrimoniales de patente de invención, modelo de utilidad, diseño industrial, secreto industrial, software o información no divulgada que corresponda o pueda corresponder respecto de cualquier investigación, desarrollo tecnológico o invención realizada por mí durante el desarrollo del proyecto de graduación, pertenecerán de forma total, exclusiva e indivisible a la ESPOL, sin perjuicio del porcentaje que me/nos corresponda de los beneficios económicos que la ESPOL reciba por la explotación de mi/nuestra innovación, de ser el caso.

En los casos donde la Oficina de Transferencia de Resultados de Investigación (OTRI) de la ESPOL comunique al autor es que existe una innovación potencialmente patentable sobre los resultados del proyecto de graduación, no se realizará publicación o divulgación alguna, sin la autorización expresa y previa de la ESPOL.

Guayaquil, 20 de mayo del 2025.



Liz Emily Alcivar Astudillo

Evaluadores

Luis Lenin Galarza Romero

Profesor de Materia

Félix Enrique Morales Ramos

Tutor de proyecto

Resumen

Este estudio evalúa las interacciones entre balanos y mejillones, dos especies sésiles de la zona intermareal rocosa, con el objetivo de analizar la competencia por espacio y sus efectos en la cobertura, crecimiento y supervivencia. Se plantea la hipótesis de que las proporciones iniciales de cobertura condicionan el resultado de sus interacciones competitivas, favoreciendo escenarios de dominancia, coexistencia o exclusión. Esta investigación busca aportar evidencia empírica sobre una dinámica poco explorada experimentalmente en ecosistemas costeros del Ecuador. Para ello, se establecieron cuadrantes de 25×25 cm con diferentes combinaciones de cobertura entre ambas especies en la playa El Pelado, Ecuador. Se realizaron 3 réplicas por tratamiento en la zona alta y baja del intermareal y un análisis visual de imágenes con el software ImageJ, además de pruebas estadísticas con InfoStat. Los resultados mostraron que la cobertura se mantuvo estable en la mayoría de los tratamientos; el ANOVA detectó efectos significativos del tratamiento y la interacción con la zona. No se observaron cambios estadísticamente significativos en crecimiento. Se concluye que la competencia interespecífica no generó desplazamiento evidente entre especies en el corto plazo, pero sí permitió identificar escenarios donde se conservaron las proporciones iniciales o coexistencia estable en condiciones naturales.

Palabras clave: organismos sésiles, cobertura, diseño experimental, interacciones ecológicas, zona intermareal.

Abstract

This study evaluates the interactions between barnacles and mussels, two sessile species from the rocky intertidal zone, with the aim of analyzing space competition and its effects on coverage, growth, and survival. The hypothesis proposes that initial coverage proportions condition the outcome of competitive interactions, favoring scenarios of coexistence, exclusion, or proportional maintenance. The research seeks to provide empirical evidence on dynamic rarely tested under natural intertidal conditions in Ecuador. To achieve this, 25×25 cm quadrats were established with different coverage combinations between both species at El Pelado beach, Ecuador. Three replicates per treatment were installed across the upper and lower intertidal zones, and image-based coverage analyses were performed using ImageJ software, along with statistical tests carried out in InfoStat. Results showed that coverage remained stable in most treatments; ANOVA detected significant effects of treatment and its interaction with zone. No statistically significant changes in growth were observed. It is concluded that interspecific competition did not produce evident displacement between species in the short term, but did allow identification of scenarios where initial proportions were maintained or stable coexistence occurred under natural conditions.

Keywords: sessile organisms, coverage, experimental design, ecological interactions, intertidal zone

Índice general

Resumen.....	I
Abstract	II
Índice general.....	III
Abreviaturas.....	V
Índice de figuras.....	VI
Índice de tablas	VI
Capítulo 1.....	1
1.1 Introducción.....	2
1.2 Descripción del Problema.....	3
1.3 Justificación del Problema.....	5
1.4 Objetivos.....	6
1.4.1 Objetivo general	6
1.4.2 Objetivos específicos	7
1.5 Marco teórico.....	7
1.5.1 Ecosistemas intermareales rocosos	7
1.5.2 Organización y estructura de las comunidades sésiles.....	8
1.5.3 Interacciones ecológicas en comunidades sésiles	9

1.5.4 Competencia por espacio en balanos y mejillones.....	10
Capítulo 2.....	15
2.1 Metodología.....	16
2.1.1 Diseño experimental.....	16
2.1.2. Diseño conceptual y estructura del experimento	17
2.1.3 Recursos, materiales y metodología de análisis	19
2.1.4 Justificación técnica	21
2.1.5 Consideraciones éticas y legales	22
Capítulo 3.....	23
3.1 Resultados y análisis	24
3.2 Crecimiento y supervivencia	26
3.3 Diferencias de cobertura entre tratamientos zonas	30
Capítulo 4.....	36
4.1 Conclusiones y recomendaciones	37
4.1.1 Conclusiones	37
4.1.2 Recomendaciones.....	38

Abreviaturas

ANOVA Análisis de varianzas

EE Error estándar

ESPOL Escuela Superior Politécnica del Litoral

Índice de figuras

Figura 1. <i>Ciclo de vida del percebe</i>	11
Figura 2. <i>Ciclo de vida del mejillón</i>	12
Figura 3. <i>Pasos para elaborar un cuadrante</i>	19
Figura 4. <i>Metodología aplicada</i>	21
Figura 5. <i>Cobertura final promedio de mejillones por tratamiento</i>	25
Figura 6. <i>Cobertura final promedio de balanos por tratamiento</i>	25
Figura 7. <i>Gráficos de tendencia de crecimiento en la zona alta y baja para balanos y mejillones</i>	29

Índice de tablas

Tabla 1 <i>Tratamientos experimentales y distribución de cobertura</i>	18
Tabla 2 Resultados para Mejillón de la prueba T (muestras apareadas) para Tratamiento	26
Tabla 3 Resultados para Mejillón de la prueba T (muestras apareadas) de Zona.....	27
Tabla 4 <i>Resultados para Balano de la prueba T (muestras apareadas) de Tratamiento</i> .	27
Tabla 5 Resultados para Balano de la prueba T (muestras apareadas) de Zona	28
Tabla 6 Resultados del ANOVA para cobertura de mejillones	32

Tabla 7 Resultados del ANOVA para cobertura de balanos.....	33
---	----

Capítulo 1

1.1 Introducción

La zona intermareal rocosa es un ecosistema altamente dinámico y un hábitat esencial para una gran diversidad de macroinvertebrados, que utilizan las grietas y microambientes del sustrato rocoso para refugio, alimentación y colonización (Britton & Morton, 1989; Bertness et al., 2002).

Este ecosistema se caracteriza por su heterogeneidad ambiental, resultado de cambios drásticos como el movimiento de las mareas (Lam et al., 2005). Las fluctuaciones de temperatura, humedad, pH, luz y salinidad son algunas de las características del ecosistema intermareal que crean condiciones desafiantes que influyen en las estrategias ecológicas, como las de adaptación fisiológica de las especies que allí habitan (Leeuwis & Gamperl, 2022).

Por otra parte, la estructura y composición de las comunidades sésiles del intermareal rocoso se ven afectadas por la heterogeneidad del hábitat, el estrés físico (incluido el oleaje) y la diversidad funcional de las especies (Zhang et al., 2016).

En estos ambientes, la coexistencia de múltiples especies depende en gran medida de procesos ecológicos como la competencia interespecífica, la dispersión, la partición de recursos y la selección de hábitats (Chesson, 2000; Mouquet & Loreau, 2003). De manera particular, la competencia interespecífica es un elemento determinante en el ecosistema intermareal rocoso que puede afectar las tasas de distribución, supervivencia y crecimiento de los organismos (Caro et al., 2011).

1.2 Descripción del Problema

Los ecosistemas intermareales rocosos en la costa del Ecuador son considerados zonas con una gran diversidad de especies que por la presencia de macroinvertebrados bentónicos juegan un papel importante en la estructura y funcionamiento de estos (Cruz et al., 2003); entre ellos se encuentran los moluscos (Mollusca), equinodermos (Echinodermata) y crustáceos (Arthropoda) (León & Salvador. 2019). Sin embargo, hasta la fecha, hay escasa información sobre la biodiversidad y las interacciones ecológicas en estas zonas, especialmente respecto a organismos sésiles como balanos y mejillones.

Como mencionan Soledispa & Ramos (2023), existen vacíos en el monitoreo, identificación y comprensión ecológica de las comunidades sésiles de la costa del Ecuador, a pesar de que se han realizado estudios sobre diversidad de grupos como los poliquetos bentónicos y otros invertebrados marinos. Un caso representativo es la Playa Punta El Pelado, conocida popularmente como Playa El Pelado se encuentra ubicada en el cantón General Villamil (Playas) y es una zona rica en biodiversidad. Según (Herrera, Piedrahita & Calle, 2018), se han identificado 8 grupos taxonómicos en esta playa en los cuales se incluyen Gasterópodos, Poliquetos, Sipuncúlidos, Echiuridos, Crustáceos e Insectos. Sin embargo, se carece de información sobre las interacciones ecológicas de estos organismos aquí presentes.

Aunque hay investigaciones que han explorado el estudio de la biodiversidad de macroinvertebrados de distintas localidades como las playas rocosas de la provincia de Santa Elena y Manabí (León & Salvador, 2019; Martínez, 2021), generalmente estos estudios se han

enfocado en inventarios taxonómicos o evaluaciones de abundancia y riqueza, sin entrar en detalle en las interacciones ecológicas que estructuran comunidades sésiles.

En especial, organismos sésiles como los balanos (Crustacea, Cirripedia) y los mejillones (Mollusca, Bivalvia) aparentemente compiten de manera directa por el espacio en el sustrato rocoso (Connell, 1961; Navarrete & Castilla, 1990). Esta competencia por espacio determina patrones de distribución, abundancia y dominancia en las comunidades bentónicas marinas (Caro et al., 2011; Manning & Scrosati, 2023). Sin embargo, en ambientes rocosos de la costa central del Ecuador, como la Playa El Pelado, aún se carece de estudios experimentales que permitan analizar de manera cuantitativa las interacciones competitivas entre estas especies.

Además, el desconocimiento sobre la dinámica de estos organismos sésiles tiene implicaciones socioeconómicas. En la Playa El Pelado, los pescadores locales dependen de la recolección de organismos bentónicos, como percebes y ostras de roca, para su sustento. La falta de información sobre la ocupación y competencia por espacio entre estas especies dificulta prever cómo las poblaciones podrían cambiar y, por lo tanto, cómo se podría afectar la disponibilidad de recursos para la comunidad local.

En definitiva, esta brecha de conocimiento limita entender cómo los procesos ecológicos determinan los patrones de ocupación del espacio y la coexistencia de las especies sésiles del intermareal rocoso en la playa El Pelado. Es así como, el problema es actual y relevante, teniendo en cuenta que la costa ecuatoriana enfrenta presiones crecientes por el turismo, las actividades extractivas y el cambio climático (Cruz et al., 2003), inclusive el aumento de

urbanismo. La falta de información ecológica dificulta la toma de decisiones en materia de manejo y conservación de estos ecosistemas.

El presente estudio abarca esta problemática mediante de un experimento de campo, que permitirá estimar la cobertura de balanos y mejillones en las áreas delimitadas, para analizar los patrones de competencia interespecífica y la respuesta competitiva que se pueda observar a lo largo del experimento. Se consideran como variables de interés la cobertura superficial de cada especie y los cambios en la ocupación del espacio, medibles mediante el análisis de imágenes y observaciones directas. Esto permitirá aportar información novedosa y local sobre los mecanismos que estructuran las comunidades sésiles de la Playa El Pelado.

1.3 Justificación del Problema

El estudio de las interacciones interespecíficas, como la competencia por espacio en ecosistemas intermareales aporta una visión profunda de los procesos ecológicos que sustentan la biodiversidad. Particularmente, la competencia interespecífica, como en el caso de balanos y mejillones, es un proceso fundamental que define los patrones de distribución, abundancia y coexistencia de las especies en un entorno con recursos son limitados y condiciones físicas son variables (Connell, 1961; Navarrete & Castilla, 1990).

Dada la sensibilidad de los ecosistemas intermareales a factores externos como el cambio climático, el turismo y otras perturbaciones antropogénicas, es importante generar información científica que permita comprender las dinámicas competitivas.

La Playa El Pelado representa un ecosistema poco estudiado desde el punto de vista de las interacciones entre organismos sésiles, a pesar de ser el hogar para una gran diversidad macroinvertebrados. El monitoreo de las interacciones competitivas que ocurren en este ecosistema permitirá no solo aumentar el conocimiento sobre su dinámica ecológica, sino que también proporcionaría una base para futuros programas de manejo costero y conservación de la biodiversidad marina.

Por otra parte, también tiene un valor práctico y social. Aunque el experimento no evalúa directamente los efectos sobre la disponibilidad de organismos recolectables, los resultados pueden ser relevantes para la conservación de las comunidades bentónicas y servir de referencia para la gestión sostenible de los recursos marinos de la zona, como percebes y ostras de roca, que constituyen un sustento importante para los pescadores locales.

Además, esta investigación está basado en un diseño experimental que es viable y replicable, lo que permitirá reunir datos locales relevantes para completar vacíos de información en la costa de Ecuador y ser un punto de referencia para futuras investigaciones en sistemas intermareales similares.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Evaluar, in situ, la competencia interespecífica entre cirrípedos y moluscos, en el sustrato rocoso intermareal, para la comprensión de sus patrones de coexistencia y respuesta a gradientes ambientales.

1.4.2 Objetivos específicos

1. Diseñar un experimento para el estudio de la competencia entre balanos y mejillones en el sustrato intermareal rocoso.
2. Estimar el crecimiento, cobertura y supervivencia de cada especie en estudio.
3. Comparar los patrones de crecimiento, cobertura y supervivencia observados entre especies, considerando la influencia del gradiente intermareal.

1.5 Marco teórico

1.5.1 Ecosistemas intermareales rocosos

Los ecosistemas intermareales rocosos son bien conocidos por ser sitios altamente dinámicos y complejos, lo que los convierte en lugares ideales para estudios ecológicos (Menge et al., 2021). Están ubicados entre la línea de marea alta y baja (pleamar y bajamar) y de manera general, se dividen en tres zonas principales como la supramareal (por encima de la marea más alta), la zona media (que experimenta inmersión y exposición) y la zona submareal (por debajo de la línea de marea baja). La zona intermareal es la zona media, objeto central de este estudio, se subdivide verticalmente en tres subzonas: alta, media y baja, definidas por condiciones físicas específicas como la frecuencia de inmersión y exposición (Connell, 1972; Gaines & Roughgarden, 1985).

La heterogeneidad ambiental del intermareal rocoso, tanto en composición como en estructura, se reconoce como un factor clave que determina la distribución y la abundancia de especies, incluidos los macroinvertebrados (Archambault & Bourget, 1996). Según Thompson et

al. (2002), estos hábitats muestran gradientes ambientales diferenciados y una alta biodiversidad asociada.

Se encuentran una diversidad de organismos incluyendo las algas e invertebrados como moluscos, equinodermos, cnidarios y crustáceos. Los invertebrados intermareales son organismos ectotermos que alternan emersión e inmersión, enfrentando fuertes variaciones térmicas y muchos inician su ciclo de vida como larvas plantónicas (Mieszkowska, 2009). En este contexto, los organismos sésiles son aquellos cuyos adultos permanecen fijos al sustrato rocoso, después de haber pasado por una fase larvaria para luego asentarse y hacer su metamorfosis en la roca (Pechenik, 1999).

1.5.2 Organización y estructura de las comunidades sésiles

Las comunidades sésiles de la zona intermareal son un grupo de organismos que permanecen adheridos al sustrato rocoso (Ishida et al., 2021). Entre ellas, se destacan las algas incrustantes y foliosas, los cirrípedos y bivalvos, entre otros. (Menge et al, 1985). Como señalan Gaines & Roughgarden (1985) y Connell (1985), estos organismos desempeñan funciones fundamentales al estructurar los ecosistemas, modificar la disponibilidad de hábitats y promueven el establecimiento de otras especies.

La estructura del ensamble de comunidades sésiles es un aspecto característico que depende de factores bióticos y abióticos. Los más relevantes son las perturbaciones físicas como el oleaje y la desecación; la sucesión ecológica; y las interacciones biológicas (Connell, 1985; Menge et al., 1997; Doak & Marvier 2003, Spiecker & Menge, 2024).

Las comunidades del intermareal rocoso y las dinámicas poblacionales de los organismos sésiles también están influenciadas por factores como la variabilidad ambiental (Mieszkowska, 2008). Entre estos factores se encuentran los ciclos de las mareas, las fluctuaciones estacionales de la temperatura, salinidad y la disponibilidad de nutrientes. A su vez, estos factores afectan el tipo de rasgos fisiológicos, morfológicos y de comportamiento, que incluso pueden determinar la distribución y abundancia de las especies (Mieszkowska, 2008).

1.5.3 Interacciones ecológicas en comunidades sésiles

La estructura, composición y abundancia de las comunidades de la zona intermareal está influenciada por las interacciones ecológicas que ocurren entre los organismos y su entorno (Loureiro, Peters & Robinson, 2021). Según Oricchio & Dias (2020) se establecen como factores clave el pastoreo, la depredación y la competencia, siendo esta última determinante en organismos sésiles.

En este contexto, la competencia constituye un factor central que modula la biodiversidad y la configuración de las comunidades bentónicas (Konar & Iken, 2005). De forma más precisa, la competencia por espacio resulta crucial ya que como lo menciona Stebbing (1973) define su ecología, patrones de crecimiento y supervivencia.

Dentro de las interacciones ecológicas, la competencia interespecífica se refiere a la competencia entre diferentes especies por recursos limitados (Tomanek & Helmuth, 2002). Existe evidencia desde investigaciones clásicas (Connell, 1975) de que esta competencia repercute en la distribución y la abundancia de las comunidades. Asimismo, según Paijmans & Wong (2017, como se citó en Dawkins y Krebs 1979) la competencia interespecífica se destaca

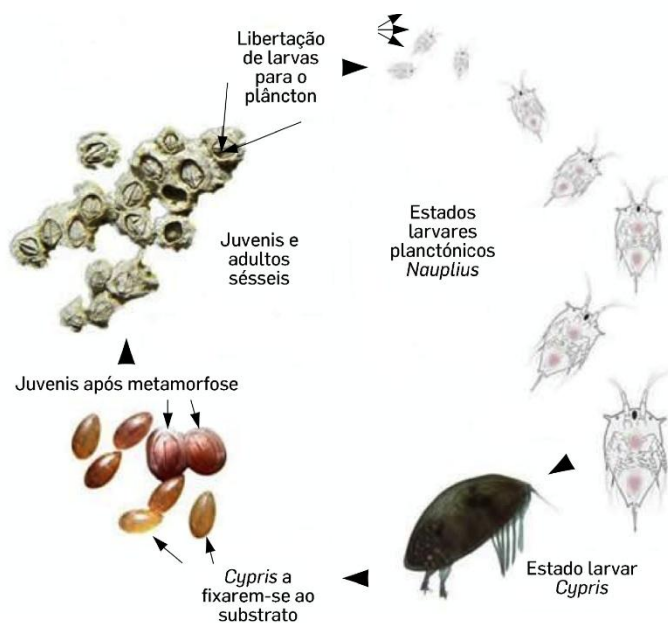
como un mecanismo importante ya que impulsa la coexistencia de las especies y la biodiversidad al favorecer la partición del nicho, de manera particular por la diferenciación en el uso de recursos limitantes.

1.5.4 Competencia por espacio en balanos y mejillones

1.5.4.1 Ciclo de vida de balanos y mejillones. Los balanos (cirrípedos) y los mejillones (bivalvos) presentan ciclos de vida complejos. Con una etapa larval pelágica seguida de un asentamiento sésil definitivo, lo que influye directamente en sus patrones de distribución y competencia en el intermareal rocoso.

Los balanos liberan larvas nauplios, las cuales pasan por varias etapas de desarrollo hasta transformarse en larvas cypris, no alimenticias, encargadas de buscar un sustrato adecuado para su asentamiento. Esta etapa es clave, ya que la larva selecciona superficies limpias o biológicamente activas, y una vez fijada, hace su metamorfosis en un adulto sésil y construye una placa calcárea adherida al sustrato (Figura 1) (Anderson, 1994).

Figura 1. *Ciclo de vida del percebe*

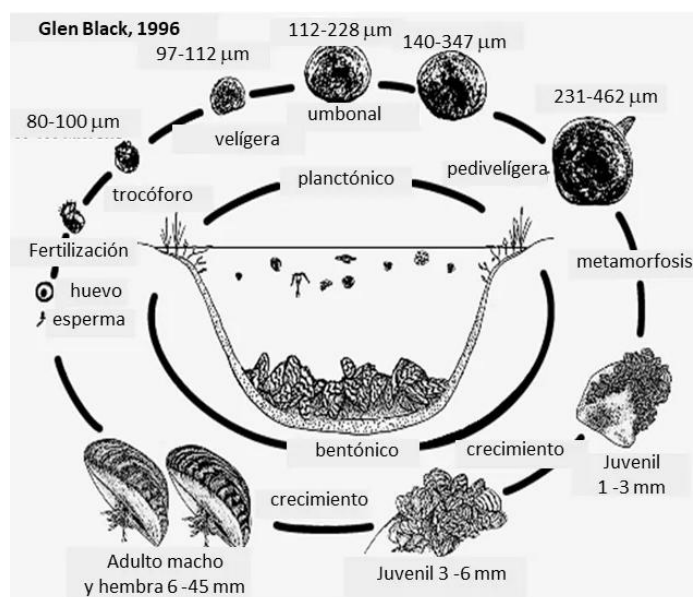


Nota. Etapas de desarrollo no representadas a escala (longitud total de una larva de ciprés = 0,5 mm). Reproducida de Castro, J. J., Cruz, T., Jacinto, D., & Silva, T. (2021). *Revista de Ciência Elementar*, 9(3), 053. <https://doi.org/10.24927/rce2021.053>

En los mejillones, el ciclo de vida también pasan por un periodo larval planctónico llamada “veliger”, el cual puede permanecer en la columna de agua por varios días o semanas antes de asentarse. Posteriormente, los juveniles utilizan los filamentos del biso para adherirse al sustrato rocoso (Figura 2) (Bennet-Clark, 1976). Aunque pueden recolonizar áreas, su capacidad de movilidad disminuye rápidamente, por lo que la elección del lugar de asentamiento condiciona su supervivencia y desarrollo. Además, se ha observado que los mejillones suelen asentarse inicialmente sobre algas filamentosas, antes de pasar a su lugar de unión definitivo, lo

que demuestra una secuencia de reclutamiento desde las larvas planctónicas hasta los plantígrados tempranos y tardíos (Bayne, 1964).

Figura 2. *Ciclo de vida del mejillón*



Nota. Se representa el ciclo de vida de un mejillón, desde la fertilización y el desarrollo larval planctónico (trocóforo, velígera, pedivelígera) hasta las etapas bentónicas juveniles y adultas. Adaptado de Black (1996).

1.5.4.2 Estudios previos internacionales. Los sistemas marino-bentónicos son fundamentales para la comprensión de estudios de competencia, de hecho, algunos de los más destacados han sido con macroinvertebrados sésiles marinos (Connell, 1961; Sutherland, 1974; Russ, 1982; Keough, 1984a).

Sin embargo, en el estudio de Laihonon y Furman (1986) se cuestiona el paradigma de competencia, que señala que las interacciones entre organismos sésiles como balanos y

mejillones están basadas en competencias específicamente por espacio. Si no que, sugiere que las interacciones interespecíficas podrían favorecer el acceso a recursos en lugar de limitarlo, es decir, las interacciones no siempre son negativas.

1.5.4.3 Exclusión, sobrecrecimiento y facilitación. La competencia entre balanos y mejillones no se debe a cuál competidor es el mejor, si no que va a depender del contexto espacial, el tamaño del parche y la disponibilidad del sustrato adecuado para asentarse (Navarrete & Castilla, 1990).

Como sugieren Navarrete & Castilla (1990) en parches grandes (mayores a 35.5cm^2), los mejillones no pueden asentarse si no hay superficies que le faciliten el reclutamiento, por lo que, los balanos reclutan de forma masiva sobre la roca desnuda y terminan excluyéndolos. Mientras que, en parches más pequeños, ocurre lo contrario, los mejillones tienen ventaja porque pueden reclutar en las paredes laterales de balanos adultos que delimitan el parche, formando los llamados “micro-beds” y eventualmente los sobrecubren y excluyen.

Por otra parte, Manning y Scrosati (2023), mencionan un caso de sucesión ecológica por sobrecrecimiento, donde se propone una relación inicial de facilitación por parte de los balanos. Estos brindan a los mejillones condiciones microambientales favorables, tales como “mayor retención de humedad durante la marea baja y protección contra el oleaje durante la marea alta” (p.1). No obstante, conforme progresa el reclutamiento de mejillones y nuevos individuos se agrupan alrededor de los primeros, estos alcanzan altas densidades y eventualmente sobrecrecen y desplazan a los balanos (Manning & Scrosati, 2023).

1.5.4.4 Variables ecológicas comúnmente utilizadas para evaluar competencia. En algunos estudios de interacciones competitivas entre balanos y mejillones en la zona intermareal rocosa midieron variables como cobertura, abundancia y biomasa. Fuentes & Brante (2014) compararon estos parámetros bajo distintos escenarios ambientales. De manera similar, Kawai & Tokeshi (2004) demostraron que los balanos pueden facilitar el reclutamiento de mejillones, usando la cobertura superficial como un indicador clave. A su vez, otros estudios mostraron que las cantidades registradas de abundancia de balanos y mejillones podrían estar mediados por la exposición al oleaje y presencia de consumidores, estimando la competencia usando la cobertura y tasa de reclutamiento (McQuaid & Lindsay, 2007; Christofolletti et al., 2011).

Los ecosistemas intermareales rocosos ofrecen un escenario complejo donde las condiciones físicas, la estructura del sustrato y las interacciones biológicas moldean la distribución y coexistencia de los organismos sésiles. En este contexto, especies como balanos y mejillones presentan estrategias ecológicas particulares que se reflejan en sus ciclos de vida, modos de asentamiento y respuestas al gradiente ambiental. La competencia por espacio, determinada tanto por características individuales como por dinámicas comunitarias, representa un mecanismo clave que regula la composición y persistencia de estas comunidades. La revisión de los distintos factores que influyen en estas interacciones permite contextualizar el estudio experimental y sustentar la necesidad de analizar empíricamente los patrones de ocupación y coexistencia en condiciones naturales.

Capítulo 2

2.1 Metodología.

2.1.1 Diseño experimental

El presente estudio se diseñó para examinar la competencia interespecífica entre dos grupos de invertebrados sésiles que coexisten en la zona intermareal rocosa, los cirrípedos (balanos) y moluscos bivalvos (mejillones), en la Playa El Pelado en el cantón General Villamil, Ecuador. El objetivo de este experimento era obtener información sobre la respuesta de estas especies a los gradientes ambientales y comprender cómo sus interacciones competitivas determinan los patrones de coexistencia.

Para lograr esto, se diseñó un experimento in situ que combinó la manipulación controlada en algunos casos y la selección de parches naturales que ya representaban las coberturas deseadas para cada tratamiento. Este enfoque metodológico fue inspirado por otros estudios previos sobre la competencia entre organismos sésiles del intermareal, como el de Fuentes & Brante (2014) y Caro et al., (2011), que evaluaron las interacciones competitivas en mejillones por medio de la selección de parches con cobertura natural cercana a los valores de los tratamientos del estudio.

Dado que ambos organismos son sésiles, la competencia por espacio superficial es una interacción ecológica importante que puede ser observada mediante la instauración de unidades experimentales con cobertura controlada. Esto consistió en la delimitación superficial de unidades experimentales sin estructuras físicas permanentes, utilizando marcas delimitadas en cada esquina con pintura resistente al agua para establecer un cuadrante de 25x25cm (625cm^2)

en cada tratamiento. Esta estrategia permitió adaptar el diseño experimental a las características estructurales del sustrato rocoso, evitando intervenciones invasivas y garantizando una delimitación precisa de las unidades sin comprometer la integridad del ecosistema.

Además, metodologías similares han sido aplicadas exitosamente en estudios experimentales del intermareal rocoso, dirigidas al análisis de interacciones ecológicas en condiciones naturales (Aguilera et al., 2018).

2.1.2. Diseño conceptual y estructura del experimento

Las unidades experimentales fueron cuadrantes no permanentes de 25x25cm (625cm^2), que tenían como objetivo mantener una densidad estandarizada entre ellos, ocupando solo el 75% del área total (468.75cm^2) con el 25% no colonizado. Este método permitió controlar la densidad de organismos por unidad de área, evitando sesgos por sobrepoblación y limitaciones del sustrato, asegurando que las diferencias observadas en los valores entre tratamientos fueran el resultado de la competencia interespecífica.

No obstante, debido a las características morfológicas de ambos organismos, y a la heterogeneidad del sustrato, no siempre fue posible alcanzar valores teóricos en términos de cobertura. Por lo tanto, se utilizó una estrategia mixta que consistía en la selección de parches naturales que ya presentaban coberturas cercanas a los porcentajes requeridos por cada tratamiento. Y, una manipulación mínima y controlada de los parches, es decir retirando o reubicando organismos no objetivo y ajustando la proporción de cobertura cuando fuera imprescindible.

Se definieron seis tratamientos, basados según la proporción de cobertura de balanos y mejillones dentro del área teóricamente ocupada (Tabla 1).

Tabla 1

Tratamientos experimentales y distribución de cobertura

Tratamientos	Descripción	% Mejillones	Área (cm ²)	% Balanos	Área (cm ²)
T1	Solo mejillones (control)	75	468,75	0	0
T2	Solo balanos (control)	0	0	75	468.75
T3	Igualdad de cobertura 50/50 (50/50)	37,5	234,38	37,5	234,38
T4	Dominancia de mejillones (75/25)	56,25	351,56	18,75	117,19
T5	Dominancia de balanos (25/75)	18,75	117,19	56,25	351,56
T6	Sin organismos (control)	0	0	0	0

Nota. La tabla muestra los tratamientos experimentales con su descripción, porcentaje de cobertura de mejillones y balanos (considerando el máximo de cobertura del 75%), y área ocupada por cada especie.

La selección de estos tratamientos permitió realizar comparaciones monoespecíficas (T1 y T2), tratamientos mixtos con la misma abundancia (T3) y mixtos asimétricos (T4 y T5) (Tabla

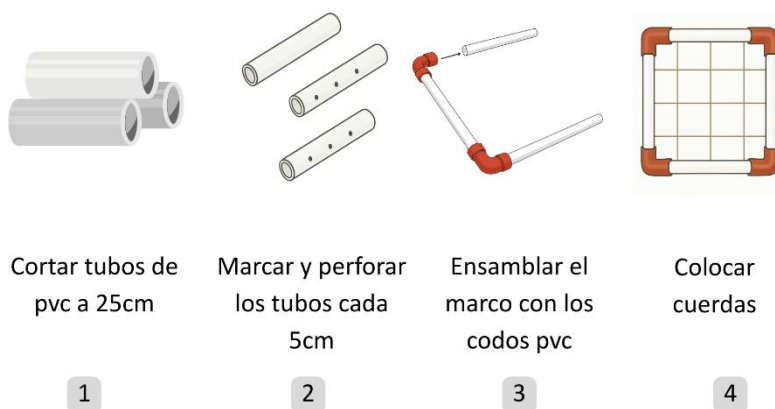
1). Además, se incluyó un control vacío (T6) para monitorear posibles procesos de asentamiento, colonización natural o cualquier otra dinámica no afectada por los organismos instalados.

Se realizaron 3 réplicas de cada tratamiento, que se distribuyeron en dos zonas a lo largo del gradiente intermareal de acuerdo con el límite de zonación de las especies. Generalmente, se dividieron en la zona media-alta y la zona media-baja. Las unidades se ubicaron a alturas comparables en las zonas entre sí y se mantuvo una distancia de al menos ~ 1 metro de distancia entre unidades, para asegurar que fueran independientes entre sí en el espacio y evitando grandes diferencias en exposición al oleaje o desecación entre réplicas del mismo grupo.

2.1.3 Recursos, materiales y metodología de análisis

Los materiales utilizados fueron pintura resistente al agua para marcaje; flexómetro para mediciones de campo; cuadrantes de 25x25cm con subdivisiones de 5x5cm (Figura 3), una cámara fotográfica y el *software* ImageJ para el análisis visual de cobertura.

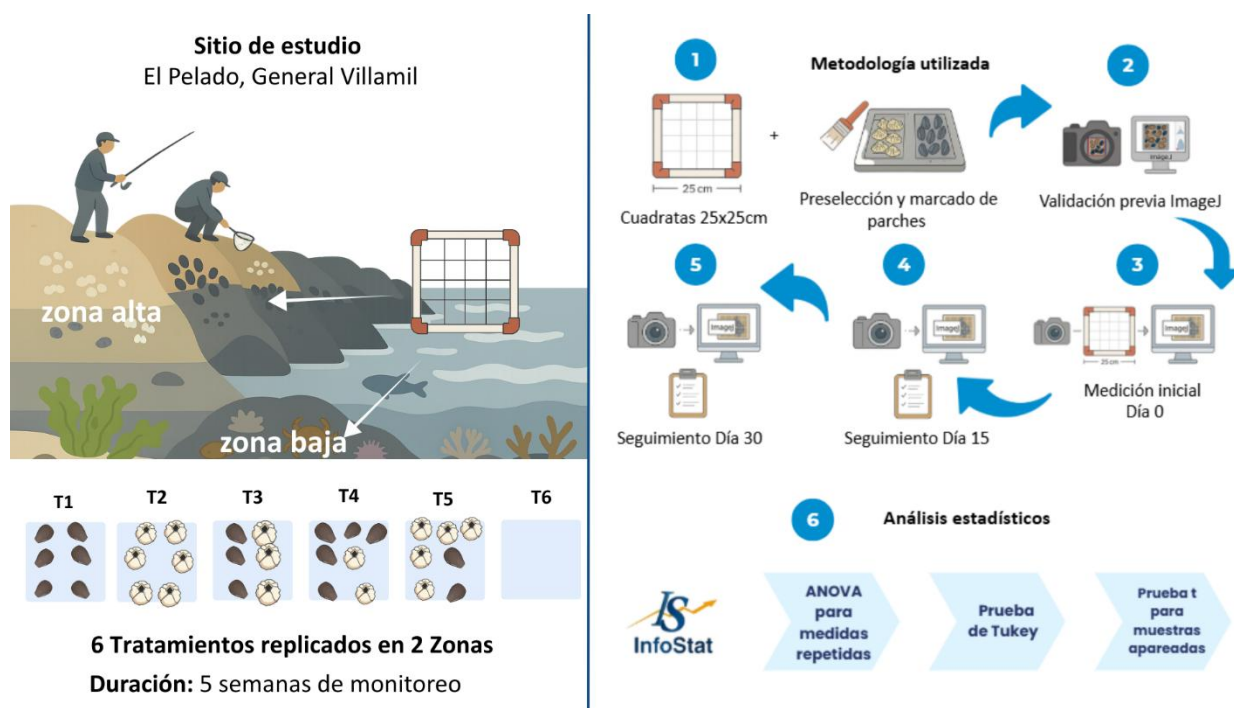
Figura 3. Pasos para elaborar un cuadrante



El análisis visual de imágenes se utilizó principalmente debido a su validez comprobada en estudios de competencia sésil y es no invasivo, compatible con los principios de mínima alteración (Caro et al., 2011; Fuentes & Brante, 2014). Otras metodologías, como el uso de sensores o medición de biomasa in situ, se descartaron por razones prácticas y limitaciones logísticas.

Además, se estimó la cobertura mediante fotografías cenitales estandarizadas de cada unidad experimental, utilizando los cuadrantes como referencia. Posteriormente, las imágenes se analizaron en el software ImageJ, usando herramientas de medición de área para cuantificar cobertura ocupada por cada grupo. Las visitas para mediciones tuvieron lugar cada 7 a 15 días, lo que permitió registrar el avance en la cobertura, el crecimiento y los patrones de ocupación de las especies a lo largo del experimento (Figura 4).

Figura 4. Metodología aplicada



Nota. La figura muestra paso a paso la metodología y diseño experimental utilizado para este estudio, desde el sitio de estudio El Pelado, los 6 tratamientos establecidos, los materiales utilizados y el procesamiento de los datos hasta la última visita. Además, los análisis estadísticos realizados para determinar resultados.

2.1.4 Justificación técnica

El diseño experimental utilizado fue adecuado para alcanzar los objetivos propuestos, ya que permitió evaluar de manera controlada y bajo condiciones naturales la competencia entre balanos y mejillones. Se controló la cobertura superficial, basado en protocolos comúnmente utilizados en estudios de interacción competitiva (Connell, 1961; Caro et al., 2011; Fuentes & Brante, 2014), con el fin de garantizar que las diferencias observadas en los patrones de

ocupación y coexistencia se debieran principalmente a la interacción interespecífica, en lugar de factores externos.

Además, la decisión de trabajar con una selección de parches naturales y manipulación mínima fue la estrategia adoptada para permitir que los experimentos se ajustaran a las condiciones estructurales y ambientales del sustrato rocoso, evitando manipulaciones drásticas e interferir en la integridad del ecosistema o la solidez de los resultados. Esta estrategia es coherente con la logística y las características ecológicas de la Playa El Pelado, un sistema intermareal con gradientes ambientales y alta heterogeneidad natural.

2.1.5 Consideraciones éticas y legales

Este estudio se llevó a cabo cumpliendo con los principios éticos de mínima perturbación del ecosistema y respeto por las comunidades biológicas locales. Solo se manipularon los organismos indispensables para alcanzar los valores de cobertura objetivo, para evitar el muestreo excesivo o la exclusión de especies.

El diseño no involucró especies amenazadas o en peligro, y se desarrolló en un área que no requiere un permiso especial de investigación, al tratarse de un ambiente intermareal de uso público. El estudio obedece los principios de investigación responsable y la normativa ambiental nacional.

Capítulo 3

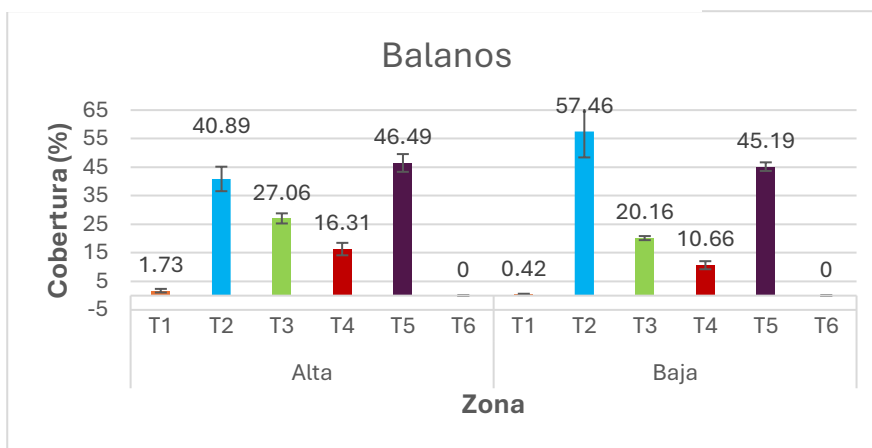
3.1 Resultados y análisis

El experimento se llevó a cabo durante cinco semanas incluyendo la fase de instalación y tres visitas de monitoreo. A partir de la primera semana, se midió la cobertura superficial de balanos y mejillones por medio de análisis visual de imágenes con el software ImageJ. Con base en estos datos, se realizaron análisis estadísticos, como la prueba t student para muestras apareadas, utilizadas para estimar el crecimiento neto de las especies, definido como la diferencia entre cobertura final e inicial, así como ANOVA para medidas repetidas, junto con las pruebas de post hoc (Tukey), tomando como variables los tratamientos establecidos, la respectiva zona del intermareal (alta o baja) y las visitas realizadas, dirigido a evaluar diferencias en la cobertura entre tratamientos y zonas.

El análisis estaba enfocado en detectar posibles cambios en la cobertura de las especies como evidencia de competencia interespecífica, así como evaluar si patrones de coexistencia o competencia se mantenían o variaban en función de la zona intermareal (media-alta o media-baja) o tratamiento aplicado.

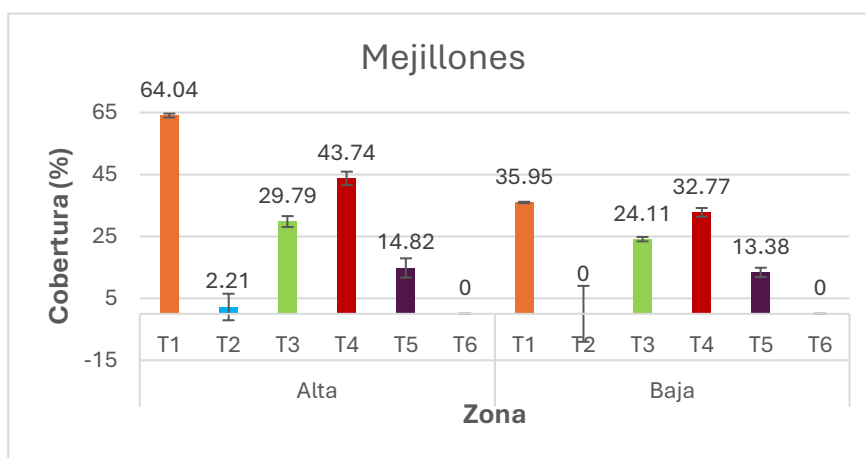
Al finalizar el experimento, se realizaron los respectivos análisis donde se demostraron que los valores promedio de cobertura, en general, las condiciones de ocupación establecidas al inicio del experimento se mantuvieron estables durante todo el monitoreo. Los tratamientos diseñados con dominancia de balanos o mejillones conservaron ese patrón, sin evidencias claras de desplazamiento o sobrecimiento (Figura 5, 6). Como muestra el tratamiento T1 (solo mejillones), la cobertura se mantuvo alta durante las tres visitas, mientras que en T2 (solo balanos), la cobertura de mejillones siguió siendo menor al 5%, como se esperaba.

Figura 6. Cobertura final promedio de balanos por tratamiento



Nota. Las barras de error indican el error estándar (EE) de la media

Figura 5. Cobertura final promedio de mejillones por tratamiento



Nota. Las barras de error indican el error estándar (EE) de la media.

3.2 Crecimiento y supervivencia

Además de la cobertura, se evaluó si alguna de las especies mostró crecimiento a lo largo del experimento. Para esto se aplicó una prueba t de muestras apareadas, que compara la cobertura inicial y final por tratamiento y por zona por separado. En todos los casos, los valores de p fueron mayores a 0.05, demostrando que no se registraron diferencias significativas de crecimiento. Esto significa que el crecimiento neto fue bajo o nulo, y no se evidenciaron patrones de sobrecrecimiento por competencia entre especies (Tablas 2 a 5).

Tabla 2

Resultados para Mejillón de la prueba T (muestras apareadas) para Tratamiento

Zona	Obs (1)	Obs (2)	N	Media (dif)	Media (1)	Media (2)	DE (dif)	T	Bilateral
T1	InicioM	FinM	6	-0.02	0.49	0.51	0.06	-0.90	0.4092
T2	InicioM	FinM	5	-0.01	0.01	0.02	0.01	-1.00	0.3739
T3	InicioM	FinM	6	0.02	0.28	0.26	0.03	1.50	0.1937
T4	InicioM	FinM	5	0.06	0.40	0.34	0.10	1.35	0.2497
T5	InicioM	FinM	5	-0.03	0.13	0.15	0.05	-1.24	0.2702

Nota. La columna Bilateral corresponde al valor p, se observa valores estadísticamente no significativos ($p > 0.05$)

Tabla 3

Resultados para Mejillón de la prueba T (muestras apareadas) de Zona

Zona	Obs (1)	Obs (2)	N	Media (dif)	Media (1)	Media (2)	DE (dif)	T	Bilateral
Alta	InicioM	FinM	14	-7.6E-0.4	0.30	0.30	0.05	-0.06	0.4092
Baja	InicioM	FinM	14	0.01	0.23	0.23	0.08	0.32	0.7558

Nota. La columna Bilateral corresponde al valor p, se observa valores estadísticamente no significativos ($p > 0.05$)

Tabla 4

Resultados para Balano de la prueba T (muestras apareadas) de Tratamiento

Zona	Obs (1)	Obs (2)	N	Media (dif)	Media (1)	Media (2)	DE (dif)	T	Bilateral
T1	InicioB	FinB	6	-0.01	0.01	0.02	0.01	-1.87	0.1198
T2	InicioB	FinB	5	0.02	0.48	0.46	0.04	0.92	0.4090
T3	InicioB	FinB	6	0.01	0.25	0.25	0.03	0.63	0.5584
T4	InicioB	FinB	5	-0.02	0.13	0.14	0.04	-1.19	0.3000
T5	InicioB	FinB	6	0.09	0.51	0.42	0.11	1.96	0.1067

Nota. La columna Bilateral corresponde al valor p, se observa valores estadísticamente no significativos ($p>0.05$)

Tabla 5

Resultados para Balano de la prueba T (muestras apareadas) de Zona

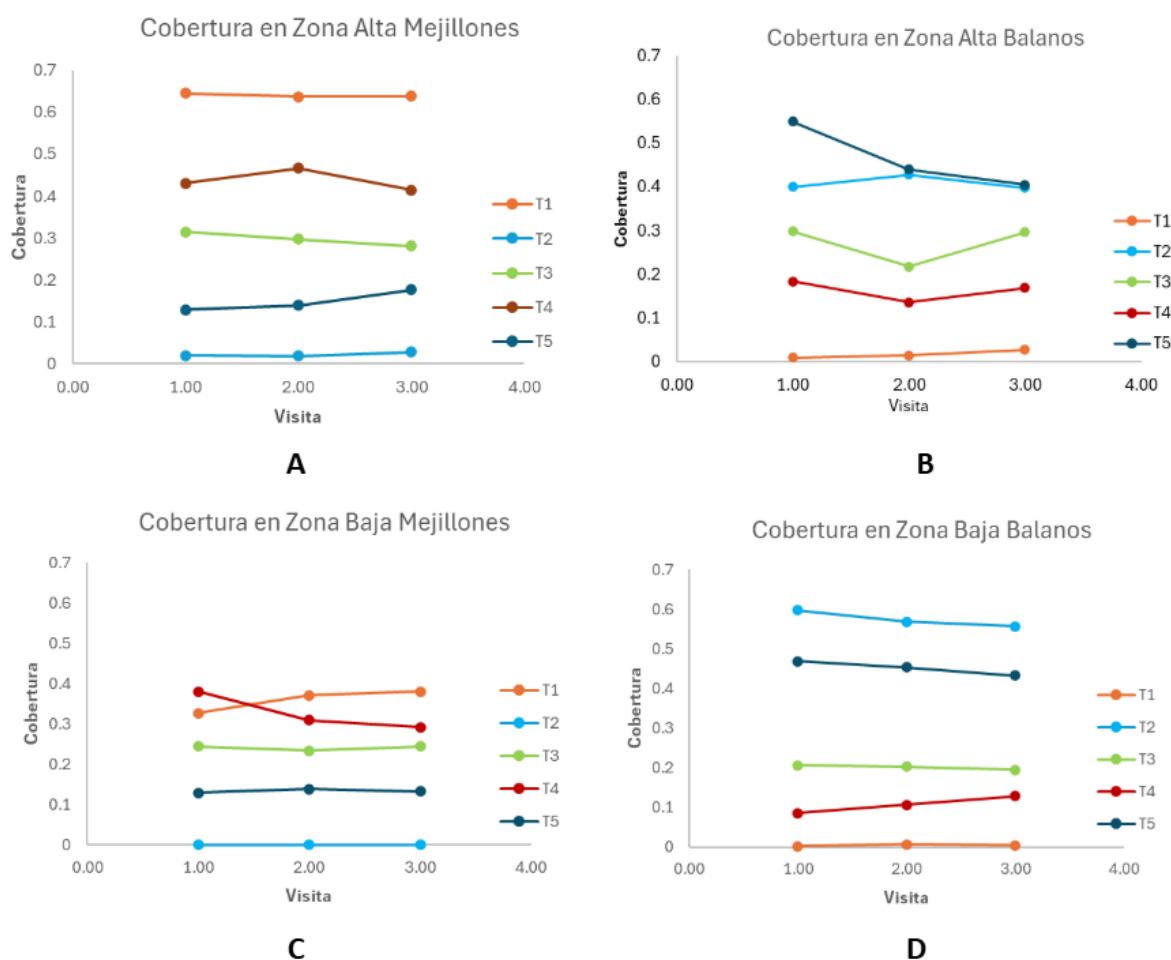
Zona	Obs (1)	Obs (2)	N	Media (dif)	Media (1)	Media (2)	DE (dif)	T	Bilateral
Alta	InicioB	FinB	14	0.03	0.30	0.27	0.09	1.30	0.2176
Baja	InicioB	FinB	14	0.01	0.25	0.24	0.04	0.58	0.5691

Nota. La columna Bilateral corresponde al valor p, se observa valores estadísticamente no significativos ($p>0.05$)

Cabe recalcar que, se tuvo una limitación por la cantidad de datos por tratamiento y al agrupar las réplicas sin discriminar por zona, la prueba t apareada puede no detectar ciertos cambios sutiles que visualmente si pudieran apreciarse. Por ello, se elaboraron gráficos de crecimiento por tratamiento (Figura 7), que muestran a mayor detalle la dirección y la magnitud de los cambios (positivos o negativos) en la cobertura de cada especie. A pesar de que estos

patrones no fueron estadísticamente significativos ($p > 0.05$), aportan evidencia descriptiva que permite evaluar con más precisión la dinámica interna.

Figura 7. Gráficos de tendencia de crecimiento en la zona alta y baja para balanos y mejillones



Nota. A lo largo de las visitas, se observó estabilidad general en los tratamientos dominantes (T1 y T2), y leves aumentos en T4 y T5 para ambas especies (gráficos A y C). En varios casos, cuando la cobertura de mejillones aumentó (como en A: T4, T5), la de balanos disminuyó (B), y viceversa, igual que en el gráfico T4. Estas tendencias visuales, aunque no significativas

estadísticamente, evidencian posibles efectos de exclusión o sobrecrecimiento sutil entre especies en los tratamientos mixtos.

Estos resultados son consistentes con el contexto ecológico del intermareal rocoso, donde el crecimiento de organismos sésiles puede verse limitado por factores físicos (desección, oleaje) y por la baja tasa de reclutamiento durante ciertas épocas del año (Tomanek & Helmuth, 2002; Gaines & Roughgarden, 1985). Es importante señalar que el experimento se desarrolló durante un periodo relativamente corto, y que el intervalo entre visitas puede no haber sido suficiente para detectar cambios significativos en crecimiento superficial.

Respecto a la supervivencia, esta no fue analizada estadísticamente como una variable independiente, ya que al trabajar con datos estandarizados por cuadrante se pierde la posibilidad de rastrear cambios individuales dentro de cada parche. En otras palabras, no se puede afirmar si hubo o no una pérdida de individuos específicos, ya que las unidades de análisis fueron áreas fijas y no organismos. Además, los balanos y mejillones de la zona intermareal rocosa se caracterizan por un tamaño promedio inferior a 3cm, lo que dificulta aún más el análisis visual a una escala individual. Sin embargo, la estabilidad observada en la cobertura en el experimento permite inferir que, en general, la persistencia de las especies fue alta, sin señales de mortalidad ni de colonización significativa.

3.3 Diferencias de cobertura entre tratamientos zonas

A pesar de la estabilidad mencionada anteriormente, el análisis de varianza (ANOVA) reveló diferencias significativas entre tratamientos para ambas especies con un ($p < 0.0001$). Pero,

se debe tomar en cuenta que estas diferencias reflejan las proporciones de cobertura establecidas para el diseño del experimento y no deben interpretarse como resultado de competencia activa. Esto quiere decir, los tratamientos fueron diseñados de esta forma y se espera que presenten diferencias estadísticas entre sí.

Para los mejillones, se observó además un efecto significativo de la zona ($p < 0.0001$) y de la interacción entre zona y tratamiento ($p < 0.0001$) Tabla 6. Lo cual, muestra que el desempeño de los mejillones varió no solo según la condición inicial de la unidad experimental, sino también dependiendo de su ubicación en la zona intermareal. En general, la cobertura fue mayor en la zona alta.

Tabla 6*Resultados del ANOVA para cobertura de mejillones*

F.V	S.C	g.l	CM	F	P-valor
Modelo	2.81	11	0.26	0.02	<0.0001
Zona	0.19	1	0.19	0.46	<0.0001
Tratamiento	2.40	4	0.60	0.25	<0.0001
Zona*Tratamiento	0.21	4	0.05	0.14	<0.0001
Visita	1.2E-04	2	5.9E-05		0.9903
Error	0.44	72	0.01		
Total	3.25	83			

Nota. Se presentan los resultados del ANOVA para cobertura de mejillones considerando los factores zona, tratamiento, interacción zona*tratamiento y visita. Se encontraron efectos significativos de zona, tratamiento e interacción ($p < 0.0001$), mientras que el efecto de la visita no fue significativo ($p = 0.9903$).

Por otro lado, en los balanos el efecto principal fue el tratamiento ($p < 0.0001$) y la interacción de zona y tratamiento ($p = 0.0021$), pero no se encontró un efecto directo de la zona por sí sola ($p = 0.88$) Tabla 7. Esto sugiere que los balanos fueron menos sensibles al gradiente

intermareal por sí solo, aunque ciertas combinaciones de zona y tipo de “parche” (tratamiento) podrían haber favorecido su mantenimiento, como se observó en el tratamiento T5 en zona baja.

Tabla 7

Resultados del ANOVA para cobertura de balanos

F.V	S.C	g.l	CM	F	P-valor
Modelo	2.93	11	0.27	37.32	<0.0001
Zona	1.6E-0.4	1	1.6E-0.4	0.02	0.8805
Tratamiento	2.84	4	0.71	99.35	<0.0001
Zona*Tratamiento	0.13	4	0.03	4.67	0.0021
Visita	0.01	2	3.8E-0.3	0.54	0.5861
Error	0.51	72	0.01		
Total	3.44	83			

Nota. Se presentan los resultados del ANOVA para cobertura de balanos considerando los factores zona, tratamiento, interacción zona*tratamiento y visita. Se encontraron efectos significativos de tratamiento ($p < 0.0001$), mientras que el efecto de la visita, zona e interacción no fueron significativos.

Finalmente, las comparaciones post hoc (Tukey) permitieron identificar cómo se ordenan los tratamientos según la cobertura promedio observada. Para los mejillones, la cobertura fue mayor en T1, seguida de T4, T3, T5 y finalmente T2. Este gradiente coincide con las proporciones de ocupación iniciales, lo que reafirma que no se produjeron cambios relevantes durante el experimento. En el caso de los balanos, el patrón fue lo contrario, mayor cobertura en T2 y T5, seguida de T3, T4 y finalmente T1. Nuevamente, este orden refleja las configuraciones originales de los tratamientos. Las diferencias detectadas por ANOVA y Tukey confirman que las proporciones de cobertura se mantuvieron en el tiempo, sin evidencia de exclusión o colonización competitiva entre especies.

En resumen, los tratamientos control (T1 y T2), las especies dominantes conservaron su cobertura de forma estable, como se esperaba: los mejillones permanecieron con alta cobertura en T1, particularmente en la zona alta, mientras que los balanos dominaron en T2, con muy baja o nula presencia de mejillones. En el tratamiento T3, que simulaba una cobertura igualitaria (50/50), se esperaba algún tipo de desplazamiento por competencia; sin embargo, ambas especies conservaron proporciones similares, sin evidencia de exclusión. En T4 (dominancia de mejillones), tampoco se observó una reducción significativa en la cobertura de balanos, lo que sugiere que el sobrecrecimiento no ocurrió. Por su parte, en T5 (dominancia de balanos), los mejillones aumentaron ligeramente su cobertura en la zona alta, pero sin alcanzar niveles que indiquen una colonización competitiva activa sobre los balanos.

Durante el monitoreo de las unidades experimentales se registró también la presencia de otros organismos no objetivo dentro de algunos cuadrantes, tales como algas como *Ulva spp.*,

lapas (*Patella* spp.) y pequeños caracoles de la familia Littorinidae. Aunque estos organismos no fueron cuantificados ni considerados dentro del análisis principal, su presencia podría influir en procesos de reclutamiento, provisión de refugio o interferir con otras especies de forma indirecta (Benedetti-Cecchi & Cinelli, 1997).

En conjunto, los patrones observados indican que, bajo las condiciones ecológicas de Playa El Pelado y en el periodo experimental considerado, no se manifestaron procesos competitivos fuertes entre mejillones y balanos. Las coberturas iniciales se conservaron, y no se registraron cambios que evidencien exclusión, sobrecrecimiento ni recolonización activa entre especies.

Capítulo 4

4.1 Conclusiones y recomendaciones

Este estudio aportó evidencia experimental sobre las interacciones entre balanos y mejillones en un ecosistema intermareal rocoso de la costa ecuatoriana, mediante un diseño in situ con unidades experimentales con cobertura controlada. Su importancia se basa en que aporta datos cuantitativos sobre patrones de ocupación espacial entre organismos sésiles en un contexto donde estas interacciones han sido poco documentadas localmente. Entre las que se destaca la validez ecológica del experimento, al haberse desarrollado en condiciones naturales y con un enfoque no invasivo. Asimismo, el uso de imágenes estandarizadas y el análisis con ImageJ permitieron obtener estimaciones sólidas de cobertura superficial.

Entre las principales dificultades, la estimación visual de cobertura, que fue corregida mediante preselección de sitios y validación con software antes de instalar los cuadrantes. También, al estandarizar los datos por cuadrante y no por individuo debido a la limitación del tamaño de cada organismo, no fue posible aplicar un análisis estadístico riguroso para supervivencia. Asimismo, como el periodo experimental fue relativamente corto, puede haber limitado la detección de procesos competitivos lentos, lo que abre oportunidades para estudios de mayor duración o con replicación en otras localidades.

4.1.1 Conclusiones

En función de los objetivos planteados, se destacan las siguientes conclusiones:

- El diseño experimental permitió representar condiciones contrastantes de dominancia, coexistencia y exclusión interespecífica, siendo efectivo para evaluar estas interacciones bajo condiciones naturales.
- La cobertura de balanos y mejillones se mantuvo estable, sin cambios significativos de crecimiento. Sin embargo, los gráficos revelaron patrones visuales sutiles en algunos tratamientos mixtos, donde el aumento de una especie coincidía con la disminución de la otra.
- El análisis estadístico confirmó diferencias significativas entre tratamientos y entre zonas del intermareal, coherentes con las proporciones de cobertura establecidas al inicio. No se detectaron procesos claros de desplazamiento competitivo, aunque algunas tendencias sugieren dinámicas ecológicas sutiles que podrían manifestarse en escalas temporales más amplias.

4.1.2 Recomendaciones

Tras terminar las fases planificadas en esta propuesta, se identifican algunas oportunidades para ampliar y profundizar el estudio de la competencia interespecífica entre organismos sésiles del intermareal.

- Realizar estudios de mayor duración temporal, que permitan evaluar cambios en cobertura o desplazamiento competitivo en escalas más amplias. Esto podría revelar dinámicas que requieren más tiempo para manifestarse, como el sobrecrecimiento o la exclusión progresiva.

- Replicar el experimento en otros sitios del litoral ecuatoriano, considerando variaciones en exposición al oleaje, temperatura o tipo de sustrato. Esto permitiría evaluar la generalidad de los patrones observados y su variabilidad espacial.

- Incorporar metodologías complementarias, como marcaje individual o registros fotográficos más frecuentes, que faciliten un análisis más preciso de crecimiento y supervivencia a nivel de individuo, y no solo por unidad de área.

- Explorar la inclusión de otros organismos comunes del intermareal, como algas, lapas o caracoles, en futuros diseños experimentales. Su rol como posibles facilitadores o competidores indirectos merece mayor atención.

Referencias

- Aguilera, M. A., Dobringer, J., & Petit, I. J. (2018). Heterogeneity of ecological patterns, processes, and funding of marine manipulative field experiments conducted in southeastern Pacific coastal ecosystems. *Ecology and Evolution*, 8(16), 8627–8638. <https://doi.org/10.1002/ece3.4371>
- Anderson, D. T. (1994). *Barnacles: Structure, function, development and evolution* (1st ed.). Chapman & Hall. <http://catdir.loc.gov/catdir/enhancements/fy0822/94180286-t.html>
- Archambault, P., & Bourget, E. (1996). Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Marine Ecology Progress Series*, 136, 111–121. <https://doi.org/10.3354/meps136111>
- Bayne, B. L. (1964). Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca). *Journal of Animal Ecology*, 33(3), 513. <https://doi.org/10.2307/2569>
- Benedetti-Cecchi, L., & Cinelli, F. (1997). Spatial distribution of algae and invertebrates in the rocky intertidal zone of the Strait of Magellan: Are patterns general? *Polar Biology*, 18(5), 337–343. <https://doi.org/10.1007/s0030000050197>
- Bennet-Clark, H. C. (1976). *Marine mussels: Their ecology and physiology* [Reseña del libro editado por B. L. Bayne]. *Experimental Physiology*, 61, 359.
- Bertness, M. D., Trussell, G. C., Ewanchuk, P. J., & Silliman, B. R. (2002). Do alternate stable community states exist in the Gulf of Maine rocky intertidal zone? *Ecology*, 83(12), 3434–3448. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[3434:dascse\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[3434:dascse]2.0.co;2)

- Black, G. (1996). Quagga and zebra mussel biology and history of invasion [Presentación de diapositivas no publicada].
- Britton, J. C., & Morton, B. (1989). Shore ecology of the Gulf of Mexico. University of Texas Press.
- Caro, A. U., Guíñez, R., Ortiz, V., & Castilla, J. C. (2011). Competition between a native mussel and a non-indigenous invader for primary space on intertidal rocky shores in Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 428, 177–185. <https://doi.org/10.3354/meps09069>
- Castro, M., Cervera, J., González, V., Hernández, I., Muñoz, G., Ortega, E., Pérez, P., Pérez, J., Ros, M., Sánchez, R., & Vergara, J. (2021). Nueva guía visual de la fauna y flora marina del intermareal de La Caleta y roquedos intermareales asociados. https://www.researchgate.net/publication/353295951_Nueva_guia_visual_de_la_fauna_y_flora_marina_del_intermareal_de_La_Caleta_y_roquedos_intermareales_asociados
- Christofoletti, R. A., Takahashi, C. K., Oliveira, D. N., & Flores, A. A. V. (2011). Abundance of sedentary consumers and sessile organisms along the wave exposure gradient of subtropical rocky shores of the southwest Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91(5), 961–967. <https://doi.org/10.1017/S0025315410001992>
- Connell, J. H. (1961). The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42(4), 710–723.
- Connell, J. H. (1972). Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3, 169–192. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.03.110172.001125>

- Connell, J. H. (1985). The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 93(1–2), 11–45. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(85\)90146-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(85)90146-7)
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Cruz, M., Gabor, N., Mora, E., Jiménez, R., & Mair, J. (2003). The known and unknown about marine biodiversity in Ecuador (continental and insular). <https://doi.org/10.4067/S0717-65382003000200010>
- Raffaelli, D. G., & Hawkins, S. J. (1996). *Intertidal ecology* (1st ed.). Kluwer Academic Publishers.
- Ferguson, N., White, R., & Marshall, D. (2013). Competition in benthic marine invertebrates: The unrecognized role of exploitative competition for oxygen. *Ecology*, 94(1), 126–135. <https://doi.org/10.2307/23435675>
- Forde, S. E., & Doak, D. F. (2004). Multitrophic interactions mediate recruitment variability in a rocky intertidal community. *Marine Ecology Progress Series*, 275, 33–45. <https://doi.org/10.3354/meps275033>
- Fuentes, K., & Brante, A. (2014). Megadisturbances and ecological recovery in the intertidal zone: The role of interspecific competition between bioengineer mussel species. *Marine Ecology Progress Series*, 515, 161–172. <https://doi.org/10.3354/meps10998>

- Gaines, S., & Roughgarden, J. (1985). Larval settlement rate: A leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 82(11), 3707–3711. <https://doi.org/10.1073/pnas.82.11.3707>
- Ishida, K., Tachibana, M., Hori, M., Okuda, T., Yamamoto, T., Nakaoka, M., & Noda, T. (2021). Quantifying the dynamics of rocky intertidal sessile communities along the Pacific coast of Japan: Implications for ecological resilience. *Scientific Reports*, 11, 16073. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-95348-1>
- Kawai, T., & Tokeshi, M. (2004). Variable modes of facilitation in the upper intertidal: Goose barnacles and mussels. *Marine Ecology Progress Series*, 272, 203–213.
- Keough, M. J. (1984a). Dynamics of the epifauna of the bivalve *Pinna bicolor*: Interactions among recruitment, predation, and competition. *Ecology*, 65(3), 677–688. <https://doi.org/10.2307/1938040>
- Konar, B., & Iken, K. (2005). Competitive dominance among sessile marine organisms in a high Arctic boulder community. *Polar Biology*, 29(1), 61–64. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0055-8>
- Laihonen, P., & Furman, E. R. (1986). The site of settlement indicates commensalism between the blue mussel and its epibiont. *Oecologia*, 71, 38–40.
- Lam, K., Tsui, T., Nakano, K., & Randall, D. J. (2005). Physiological adaptations of fishes to tropical intertidal environments. *Fish Physiology*, 21(C), 501–581. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(05\)21011-7](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(05)21011-7)

- Leeuwis, R. H. J., & Gamperl, A. K. (2022). Adaptations and plastic phenotypic responses of marine animals to the environmental challenges of the high intertidal zone. In *Oceanography and marine biology: An annual review* (Vol. 60, pp. 625–679). CRC Press.
<https://doi.org/10.1201/9781003288602-13>
- León Montero, A., & Salvador Brito, M. (2019). Distribución espacial de macroinvertebrados bentónicos móviles en el intermareal rocoso de San Lorenzo, Ecuador. *Revista de las Agrociencias*, 21, 17–29.
- Loureiro, T. G., Peters, K., & Robinson, T. B. (2021). Light, shade and predation: Who wins and who loses in sessile fouling communities? *Marine Biodiversity*, 51(6), 1–11.
<https://doi.org/10.1007/s12526-021-01241-5>
- Manning, A. M., & Scrosati, R. A. (2023). Are pelagic mussel stages chemically attracted to barnacle stands for settlement? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 21(1), 23.
<https://doi.org/10.1002/fee.2601>
- Martínez, P. (2021). Monitoreo de biodiversidad del intermareal rocoso: Reservas Marinas El Pelado y Cantagallo–Machalilla [Informe].
- McQuaid, C. D., & Lindsay, T. L. (2007). Wave exposure effects on population structure and recruitment in the mussel *Perna perna* suggest regulation primarily through availability of recruits and food, not space. *Marine Biology*, 151(6), 2123–2131.
<https://doi.org/10.1007/s00227-007-0645-9>

- Menge, B. A., Daley, B. A., Wheeler, P. A., Dahlhoff, E., Sanford, E., & Strub, P. T. (1997). Benthic–pelagic links and rocky intertidal communities: Bottom-up effects on top-down control? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(26), 14530–14535. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.26.14530>
- Menge, B. A., Gravem, S. A., Johnson, A., Robinson, J. W., & Poirson, B. N. (2021). Increasing instability of a rocky intertidal meta-ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118, e2114257119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2114257119>
- Menge, B. A., Lubchenco, J., Gaines, S., & Ashkenas, L. (1985). A test of the Menge–Sutherland model of community organization in a tropical rocky intertidal food web. *Oecologia*, 71. <https://doi.org/10.1007/bf00377324>
- Mieszkowska, N. (2009). Intertidal indicators of climate and global change. In *Climate change: Observed impacts on planet Earth* (pp. 281–296). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53301-2.00015-4>
- Mouquet, N., & Loreau, M. (2003). Community patterns in source–sink metacommunities. *The American Naturalist*, 162(5), 544–557. <https://doi.org/10.1086/378857>
- Navarrete, S. A., & Castilla, J. C. (1990). Barnacle walls as mediators of intertidal mussel recruitment: Effects of patch size on the utilization of space. *Marine Ecology Progress Series*, 68, 114–119.
- Oricchio, F. T., & Dias, G. M. (2020). Predation and competition interact to determine space monopolization by non-indigenous species in a sessile community from the Southwestern Atlantic Ocean. *Aquatic Invasions*, 15(1), 127–139. <https://doi.org/10.3391/ai.2020.15.1.09>

- Paijmans, K. C., & Wong, M. Y. L. (2017). Linking animal contests and community structure using rockpool fishes as a model system. *Functional Ecology*, 31(8), 1612–1623.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12859>
- Pechenik, J. A. (1999). On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series*, 177, 269–297.
<https://doi.org/10.3354/meps177269>
- Petraitis, P. S., Fisher, J. A. D., & Dudgeon, S. (2008). Rocky intertidal zone. In *Encyclopedia of ecology* (pp. 3107–3113). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00355-4>
- Russ, G. R. (1982). Overgrowth in a marine epifaunal community: Competitive hierarchies and competitive networks. *Oecologia*, 53(1), 12–19. <https://doi.org/10.1007/BF00377130>
- Soledispa Macias, J., & Ramos Veliz, J. (2023). Estado del conocimiento taxonómico de los poliquetos bentónicos de Ecuador continental. *Revista Científica Ciencias Naturales y Ambientales*, 17(1). <https://doi.org/10.53591/cna.v17i1.2153>
- Spiecker, B. J., & Menge, B. A. (2024). Testing effects of bottom-up factors, grazing, and competition on New Zealand rocky intertidal algal communities. *Ecology and Evolution*, 14(3), e10704. <https://doi.org/10.1002/ece3.10704>
- Stebbing, A. R. D. (1973). Competition for space between the epiphytes of *Fucus serratus* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 53(1), 247–259.
<https://doi.org/10.1017/S0025315400022173>
- Sutherland, J. P. (1974). Multiple stable points in natural communities. *The American Naturalist*, 108(964), 859–873. <https://doi.org/10.1086/282961>

Thompson, R. C., Crowe, T. P., & Hawkins, S. J. (2002). Rocky intertidal communities: Past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years.

Environmental Conservation, 29(2), 168–191.

<https://doi.org/10.1017/S0376892902000115>

Tomanek, L., & Helmuth, B. (2002). Physiological ecology of rocky intertidal organisms: A synergy of concepts. Integrative and Comparative Biology, 42(4), 771–775.

<https://doi.org/10.1093/icb/42.4.771>

Zhang, L., Mi, X., & Shao, H. (2016). Phylogenetic relatedness influences plant interspecific interactions across stress levels in coastal ecosystems: A meta-analysis. Estuaries and Coasts, 39(6), 1669–1678. <https://doi.org/10.1007/s12237-016-0104-2>