

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

Patrones de composición comunitaria durante media década en los ecosistemas intermareales rocosos del Ecuador continental

Carlos Saúl Picho Paucar

Biología

Trabajo de fin de carrera presentado como requisito
para la obtención del título de
BIÓLOGO

Quito, 19 de diciembre de 2021

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

HOJA DE CALIFICACIÓN DE TRABAJO DE FIN DE CARRERA

**Patrones de composición comunitaria durante media década en
los ecosistemas intermareales rocosos del Ecuador continental**

Carlos Saúl Picho Paucar

Nombre del profesor, Título académico

Margarita Brandt, PhD

Quito, 19 de diciembre de 2021

© DERECHOS DE AUTOR

Por medio del presente documento certifico que he leído todas las Políticas y Manuales de la Universidad San Francisco de Quito USFQ, incluyendo la Política de Propiedad Intelectual USFQ, y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo quedan sujetos a lo dispuesto en esas Políticas.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en la Ley Orgánica de Educación Superior del Ecuador.

Nombres y apellidos: Carlos Saúl Picho Paucar

Código: 00204058

Cédula de identidad: 1727412072

Lugar y fecha: Quito, 19 de diciembre de 2021

ACLARACIÓN PARA PUBLICACIÓN

Nota: El presente trabajo, en su totalidad o cualquiera de sus partes, no debe ser considerado como una publicación, incluso a pesar de estar disponible sin restricciones a través de un repositorio institucional. Esta declaración se alinea con las prácticas y recomendaciones presentadas por el Committee on Publication Ethics COPE descritas por Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing, disponible en <http://bit.ly/COPETHeses>.

UNPUBLISHED DOCUMENT

Note: The following capstone project is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this project – in whole or in part – should not be considered a publication. This statement follows the recommendations presented by the Committee on Publication Ethics COPE described by Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing available on <http://bit.ly/COPETHeses>.

AGRADECIMIENTOS

A mi directora de tesis Margarita Brandt, PhD por su apoyo, guía, enseñanza, paciencia, colaboración y tutoría durante mi proyecto de titulación.

A mis padres, Rosa María Ervira Paucar Gavilanes y Juan Carlos Picho Sacancela por apoyarme durante toda la carrera a pesar de los momentos buenos y malos, ya que sin ellos esto no podría ser posible.

A mis hermanos Josué y Genesis, los cuales son clave en mi desarrollo como ser humano, y en el caso de Josué mi motivación principal, empuje y ejemplo a ser un excelente Biólogo.

A toda mi familia, principalmente a mis abuelos paternos Juan Cruz Picho y Josefina Sacancela y maternos Nicolas Paucar y Zoila Gavilanes por ser parte de mi crecimiento y desarrollo, y ser quienes desde niño me forjaron en valores y saberes que van más allá de un aula de estudio.

A mis amigos de toda la vida: Daniel, Danny, Jonathan P., Jonathan U., Johny, Mario Ch., Mario C., Maricela, Samy, Majo, Katherine, Jessi, Fanny y Lindsey; por ser parte de mi vida, tanto profesional como social. Siendo en su totalidad hermanos/as que han sabido apoyarme, entenderme y a pesar de las peleas seguir a mi lado.

Adicionalmente a todos los amigos, compañeros y colegas que hice a lo largo de estos cinco años de universidad. Principalmente a Belén Amán, Fernando Cisneros, Mateo Zambonino, Henry Rojas, Esleiter Cadena, Akihito Tadashima. Así como también a Nantar y Sebastián.

A todos los profesores del COCIBA de la USFQ que fueron parte de mi vida universitaria, que más allá de ser educadores puedo ahora llamarlos amigos y colegas. Principalmente a David Romo, Diego Cisneros, Nelson Miranda, Jaime Guerra, Gunther Reck, Alex Hearn y Hugo Valdebenito, quien me dio la oportunidad de trabajar junto a él.

A la vez que agradezco a David Romo, quiero agradecer también a todo el Programa de Diversidad Étnica, quienes me abrieron las puertas de la USFQ y que hasta mi último día aquí me apoyaron siempre incondicionalmente.

Finalmente, aunque igual de importantes que los primeros, quiero agradecer a todos los estudiantes de la clase Techniques of Marine Research 1, estudiantes que no tomaron esta clase pero que participaron, y personas externas que fueron parte de la toma de datos a lo largo de esta última media década sin los cuales mi trabajo de titulación no hubiera sido posible. A ellos les debo gratitud y agradecimientos totales por recopilar los datos que mi trabajo de titulación presenta. A Luis Vinueza, Pablo Andrade y The Rufford Foundation. Al MAE (actualmente MAATE) por otorgar los permisos 009-2018-IC-FLO-FAU-DPE-MA, 007-18 IC-FLO-FAU-DPSE-MA, 012-2018-VZZ-DPAM-MAE, y, 012-19 IC-FLO-FAU-DPSE-MA.

RESUMEN

Las zonas intermareales rocosas son uno de los ecosistemas menos estudiados de nuestro país, a pesar de su importancia ecológica y a su accesibilidad para realizar estudios entre organismos y su medio ambiente. La influencia de la oceanografía y la zonación a su vez dentro de estos ecosistemas proveen un sinfín de patrones de composición comunitaria que aún no se conocen en estudios a mediano o largo plazo. Nuestro estudio se realizó a lo largo de media década en seis localidades del Ecuador continental como parte del curso Techniques of Marine Research 1 de la Universidad San Francisco de Quito, donde participaron estudiantes internacionales y nacionales en la toma de información *in situ*, que fue recopilada, seleccionada y analizada de forma descriptiva arrojando patrones generales que nos proveen una perspectiva de la estructura comunitaria de los ecosistemas intermareales. Se encontró que 1) la zonación juega un papel primordial en la distribución de organismos a lo largo de los tres niveles de elevación y 2) que no existen patrones generales de abundancia de Algas, Invertebrados Sésiles y Móviles entre las diferentes localidades a lo largo del tiempo. Los resultados aportan información básica acerca de estos ecosistemas en las costas ecuatorianas para poder utilizarla como línea base en futuros monitoreos, y, contribuye con los pocos estudios previos realizados para el Ecuador continental.

Palabras clave: Ecosistemas Intermareales Rocosos, Ecuador, Composición, Zonación, Abundancia, Temporalidad, Algas, Invertebrados.

ABSTRACT

The rocky intertidal zones are one of the least studied ecosystems in our country, despite their ecological importance and their accessibility to carry out studies between organisms and the environment. The influence of oceanography and zoning in turn within these ecosystems provide clear patterns of community composition that are not yet known in mid or long-term studies. Our study was carried out over half a decade in six locations in continental Ecuador as part of the Techniques of Marine Research 1 course at the San Francisco de Quito University, where international and national students participated in collecting information in situ, which was compiled, selected, and analyzed in a descriptive way, yielding general patterns that provide us with a perspective of the community structure of these intertidal ecosystems. It was found that 1) zonation plays a key role in the distribution of organisms along the three elevation levels and 2) that there are no general patterns of abundance of Algae, Sessile Invertebrates and Mobiles among the different localities or through time. Our results provide basic information about these ecosystems on the Ecuadorian coasts to be used as a baseline in future monitoring and contribute to the few previous studies carried out for continental Ecuador.

Keywords: Rocky Intertidal Ecosystems, Ecuador, Composition, Zoning, Abundance, Temporality, Algae, Invertebrates.

TABLA DE CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	9
MÉTODOS	13
Área de estudio	13
Sitios de estudio.....	14
Recolección de datos	15
Análisis de Datos – Organismos Sésiles	17
Análisis de Datos – Organismos Móviles	18
RESULTADOS.....	19
Organismos Sésiles – Zona Intermareal Baja.....	19
Organismos Sésiles – Zona Intermareal Media.....	21
Organismos Sésiles – Zona Intermareal Alta	23
Organismos Móviles – Zona Intermareal Baja.....	23
Organismos Móviles – Zona Intermareal Media.....	24
Organismos Móviles – Zona Intermareal Alta	26
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	27
Patrones de Zonación Vertical.....	27
Patrones entre Localidades	28
Patrones entre Temporadas.....	31
Conclusiones.....	32
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	33
TABLAS Y FIGURAS.....	39
Anexo 1: LISTA DE ESPECIES REGISTRADAS DURANTE LOS CINCO AÑOS DE ESTUDIO EN LAS SEIS LOCALIDADES DEL ECUADOR CONTINENTAL JUNTO CON SUS RESPECTIVAS CLASIFICACIONES EN TIPOS DE SUSTRATO, GRUPOS FUNCIONALES DE ALGAS Y CATEGORÍAS TAXONÓMICAS.....	51

INTRODUCCIÓN

Se conoce como ecosistemas intermareales a las zonas litorales influenciadas por las mareas mínimas y máximas, sirviendo como refugio para diversos organismos (Ishida et al. 2021, Thompson et al. 2002). Gracias a que son fácilmente accesibles (Sagarin et al. 1999), los ecosistemas intermareales son escenarios ideales para estudiar las relaciones intra e interespecíficas (Thompson et al. 2002), así como también para el análisis de composición, diversidad y distribución de sus organismos (Martínez et al. 2015). Los estudios de estos ecosistemas por lo tanto se enfocan en el análisis de las interacciones entre organismo-entorno y organismo-organismo (Benedetti-Cecchi 2001). Los ecosistemas intermareales han sido catalogados como uno de los entornos más extremos del planeta, ya que se encuentran en la interfaz entre la tierra y el mar (Cruz-Motta 2007). Se caracterizan por ser ecosistemas abiertos y con pendientes topográficas pronunciadas. La pendiente topográfica también es conocida como zonación vertical, ya que divide al ecosistema en zonas verticales de especies que ascienden por la costa, y que según el nivel de elevación poseen la capacidad para hacer frente al estrés por desecación e inmersión (Sarà et al. 2014, Wang & Fiedler 2006). Esto es clave para determinar los límites fisiológicos de cada especie, así como para influir en los factores ecológicos como la competencia, la herbivoría y la depredación (Petraitis 1987). Factores como la depredación y la competencia intraespecífica han sido reportados desde Connell (1961), quien planteó el entendimiento de estos factores en ecosistemas intermareales en base a experimentos con gasterópodos, los mismos que hasta el día de hoy son un pilar de la ecología costera y de la zonación vertical.

Los factores ambientales y biológicos varían según el tipo de comunidad, es decir si se tratan de fondos blandos o de costas rocosas (Sessa, Estanislao & Martínez 2013). Los

ecosistemas intermareales rocosos se caracterizan por tener fondos duros y una mayor acción de las olas sobre ellos, por lo cual los organismos que ahí habitan han desarrollado adaptaciones para hacer frente a los constantes cambios y así utilizar estas condiciones a su favor (Weitzman et al. 2021). Una de las adaptaciones más importantes a estas condiciones es la capacidad de aferrarse al sustrato, por lo cual la mayoría de estos organismos son sésiles (Osorio, Ramírez & Vega 2002). Otras interacciones incluyen la competencia por el espacio, el suministro de nutrientes, la salinidad, los tiempos de alimentación y/o reproducción, así como el impacto de las actividades antropogénicas (McQuaid & Branch 1984, Tomanek 2002). Otros organismos que conforman las comunidades intermareales son especies de peces e invertebrados móviles. En su gran mayoría son organismos de tamaño pequeño con periodos cortos de vida y que comúnmente se encuentran distribuidos a pequeñas distancias sobre la pendiente (Cruz 2013).

Los principales beneficios que otorgan los ecosistemas intermareales a las zonas costeras son acoger a organismos que reciclan nutrientes y los limpian de residuos industriales contaminantes, ser zonas de amortiguamiento al oleaje, y ser sitios indispensables para el refugio y la supervivencia de larvas de diferentes especies de peces costeros, así como también ser zonas de alimentación, descanso y reproducción de aves migratorias (Blanchette et al. 2008). Mientras que para los seres humanos son importantes debido a su valor espiritual, estético, educativo, recreativo, económico, deportivo, ecoturístico, artesanal y de investigación, lo que convierte a los ecosistemas intermareales en zonas de alta importancia ecológica y social (Høgslund et al. 2014).

Hoy en día se conoce que los ecosistemas intermareales rocosos se encuentran en peligro a nivel global debido al aumento de factores climáticos que generan condiciones extremas de forma más frecuente, lo que altera las relaciones entre los organismos (Gilman et al. 2010). Por ejemplo, Kersting (2016) reportó en varios puntos del Atlántico Peninsular Español un aumento parcial en la mortalidad de organismos, cambios en su distribución y

abundancia, pérdida de biodiversidad, además de efectos de acidificación provocados por el cambio climático (Kersting 2016). Motivados por razones similares, varios países de Sudamérica, (Argentina, Chile y Colombia), han planteado medidas de conservación (Miloslavich et al. 2016), para aumentar la valorización del área costera acorde a su relevancia ecológica, así como para impulsar el desarrollo de actividades ecoturísticas, aumentar la participación ciudadana en diferentes instancias, aumentar la investigación científica y desarrollar programas de educación ambiental en los asentamientos humanos cercanos (Sessa, Estanislao & Martínez 2013). A pesar de ello, las zonas intermareales siguen expuestas a la sobreexplotación de especies comerciales, a la introducción de especies invasoras y al cambio climático (Sagarin et al. 1999, Sanford 2002, Szathmary et al. 2009).

Las comunidades intermareales rocosas en el Ecuador están influenciadas por los patrones oceanográficos característicos de la región. La misma se encuentra en una zona de mezcla de dos corrientes principales: las Corriente Ecuatorial del Norte (CEN) y la corriente Ecuatorial del Sur (CES) (Franco 2012), las cuales se encuentran influenciadas, respectivamente, por aguas tropicales provenientes de la corriente cálida de Panamá en el norte, con baja salinidad y poco nivel de nutrientes; y, por aguas frías provenientes de la corriente de Humboldt en el sur, con una alta cantidad de nutrientes (Montecino & Lange, 2009). Esto es importante debido a que estas corrientes marinas se relacionan con la estacionalidad, la cual influye en el desarrollo de las comunidades con diferentes afinidades climáticas (Cruz et al. 2003) lo que repercute en la biomasa, la producción primaria y la diversidad de los organismos (Lamb 2011). En Ecuador la temporada cálida se presenta entre los meses de diciembre a mayo, con altas temperaturas y abundantes lluvias, mientras que la temporada fría se presenta entre junio a noviembre, con bajas temperaturas y escasas lluvias (Varela & Ron 2018).

En Ecuador, la información de las comunidades intermareales rocosas es muy escasa. A pesar de que el país está localizado en una de las mayores zonas de biodiversidad en la

región, no existe información detallada sobre las dinámicas comunitarias de estos ecosistemas. Los estudios de Lamb (2011), Franco (2012), Chico (2015) y Cárdenas-Calle et al. (2020) nos proporcionan información básica. Lamb (2011) reportó que existe mayor diversidad, equitatividad, biomasa de algas, riqueza de especies y abundancia de meso-consumidores en la parte sur del Ecuador, en comparación con la parte norte. Franco (2012) por otra parte reportó que las diferencias en los patrones de temperatura entre la parte norte y sur del país influyen en la riqueza de especies de forma significativa, siendo la parte sur mucho más diversa que la norte. También reportó un aumento de riqueza de especies en la temporada fría (Franco 2012). Adicionalmente Chico (2015) reportó que la herbivoría en la zona intermareal alta, tanto al norte y sur del país, no es un factor influyente en la estructura de las comunidades y destacó que en esta zona de elevación los factores físicos como el estrés ambiental, son mucho más importantes que los factores biológicos. Finalmente, el estudio de Cárdenas-Calle et al. (2020) consistió de una descripción de la composición de organismos, registrando 479 especies macroinvertebrados y 133 especies de algas a lo largo de 83 sitios de las zonas intermareales y submareales del Ecuador continental.

Debido a que la mayoría de los estudios en las zonas intermareales rocosas del Ecuador se han realizado en periodos de tiempo relativamente cortos (un año), el objetivo de nuestro estudio fue de determinar si la estructura de las comunidades intermareales rocosas del Ecuador cambia entre temporadas y a lo largo de un período de tiempo mayor. Para lograr esto, usamos la información de monitoreos de diversidad y abundancia a lo largo de cinco años en seis localidades ubicadas en tres provincias del país. Específicamente buscamos responder las siguientes preguntas: 1) ¿Existe algún patrón de distribución de algas y de invertebrados según la elevación de la zona intermareal? 2) ¿Cómo varían las abundancias de las algas y de los invertebrados a lo largo de la costa ecuatoriana continental y entre temporadas?

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en seis localidades intermareales rocosas del Ecuador continental (Figura 1, Tabla 1). Ecuador está situado en el Pacífico Oriental (0°; 75°W), posee un perfil costanero de aproximadamente 950 km (Lasso 1996) y las condiciones oceanográficas impactan fuertemente sus comunidades costeras (Lamb 2011). Las influencias de la CEN y la CES, cuyas fuerzas y extensiones varían durante el año (Franco 2012), generan una temporada cálida que va de diciembre a mayo, y una fría que va de junio a noviembre.

La CEN es producto de la corriente cálida de Panamá, la cual produce una estación húmeda en la zona costera debido a la convergencia de la corriente cálida de Panamá y de la Zona de Convergencia Intertropical, lo que resulta en bajos niveles de salinidad y nutrientes (Varela & Ron 2018). Esta corriente recibe impulso de los vientos del este y noreste, provenientes de aguas centroamericanas. Por otro lado, la CES es producto de la corriente de Humboldt, la cual produce una estación seca en la zona costera debido al surgimiento de aguas frías, las mismas que resultan en altos niveles de nutrientes (Varela & Ron 2018). Esto a su vez se relaciona con aumentos de productividad primaria (Ramírez et al. 2006), así como también en la fuerza del oleaje (Franco 2012).

Durante los eventos de “El Niño” el nivel de estrés aumenta en toda la región debido al incremento de la temperatura, así como a la reducción de los niveles de nutrientes (Zhang et al. 2017). Estos eventos, que ocurren cada 3-7 años (aunque cada vez son menos predecibles), alteran las dinámicas comunitarias a lo largo de la costa del Ecuador, principalmente por aumento de las tasas metabólicas de los organismos, lo cual a su vez genera más biomasa de algas y desechos de organismos (Lamb 2011). Adicionalmente, durante los eventos cálidos de “El Niño” las interacciones entre especies son más fuertes, existe una mayor estratificación de

la columna del agua y un menor suministro de nutrientes en la zona fótica. Esto a su vez genera un gradiente de productividad entre la zona norte y sur del país, siendo la zona sur la menos afectada y por lo tanto más productiva (Franco 2012).

Sitios de estudio

Los seis sitios de estudio se ubicaron en las provincias de Esmeraldas, Manabí y Santa Elena (Figura 1, Tabla 1); estos se describen a continuación.

Esmeraldas. Playa Escondida (PE) se ubica en el norte de la provincia (Figura 1), dentro del Refugio Ecológico que lleva su nombre. Se caracteriza por encontrarse alejada de cualquier centro poblado, tener alta exposición al oleaje, poca sedimentación y alta cobertura de arena en ciertas zonas (Chico 2015). La playa consiste en lajas de piedra continuas de limo, con piedras sueltas y algunas entradas de arena que rompen la continuidad de la placa de piedra (Franco 2012). Estero del Plátano (EP), por otro lado, se ubica un poco más al sur (Figura 1) y pertenece a la Reserva Marina Galera San Francisco. Se caracteriza por encontrarse cerca del centro poblado que lleva su mismo nombre, tener alta exposición al oleaje y poca sedimentación (Chico 2015). La playa consiste en una de placa continua de piedra con varias piedras grandes que sobresalen, algunas sueltas. Aquí el tipo de piedra también es de limo, similar a PE, sin embargo, no existen tantos bancos de arena (Franco 2012).

Manabí. Ciriales Sur (CS) se ubica en el sur de la provincia (Figura 1), en el límite norte del Parque Nacional Machalilla. Se encuentra aproximadamente a unos 300 m del pueblo de Machalilla, y sus playas consisten de pocas piedras sueltas, baja exposición al oleaje, aguas no muy profundas en la orilla y sedimentación moderada (Franco 2012). La Playita (LP) por otro lado, se encuentra un poco más al sur, también dentro del Parque Nacional Machalilla (Figura 1) y aunque se encuentra a 1 km del centro poblado de Salango, puede considerarse una localidad lejana a cualquier asentamiento humano, ya que su acceso desde ese pueblo solo

puede darse durante mareas bajas, debido a la poca extensión intermareal de la zona. Por esta misma razón tiene una alta exposición al oleaje y poca sedimentación (Chico 2015). Existen piedras de varios tamaños que le dan un relieve heterogéneo y de bastante rugosidad (Franco 2012).

Santa Elena. La Rinconada (LR) se ubica en el norte de la provincia (Figura 1) en la parroquia Manglar Alto. Sus playas rocosas se encuentran entre los centros poblados de La Rinconada y de La Entrada; se caracterizan por ser muy extensas, ya que la inclinación en esta zona es muy leve (Brandt et al., *obs. pers.*). La Chocolatera (CH), por otro lado, se ubica en el extremo más oeste de la provincia (Figura 1) y pertenece a la Reserva de Producción de Fauna Marino-Costera Puntilla de Santa Elena. Esta reserva se encuentra en la Península de Santa Elena, al final de Salinas, uno de los destinos turísticos más importantes del país. La Chocolatera se caracteriza por ser un intermareal muy angosto, ya que se encuentra alado de un acantilado (MAE 2014). Por esta razón tiene la más alta exposición al oleaje de todos nuestros sitios de estudio y consiste en piedras de limo.

Recolección de datos

Las seis localidades fueron censadas durante un periodo de cinco años, desde el 2015 hasta el 2020, donde cada localidad fue visitada dos veces al año con la finalidad de realizar comparaciones entre las temporadas cálidas (enero) y frías (agosto); en total se muestrearon 11 temporadas (Tabla 2). La mayoría de la recolección de datos se realizó como parte de la clase “Techniques of Marine Research 1, TMR1” de la Universidad San Francisco de Quito (USFQ). Durante un periodo de ocho días, hasta 27 estudiantes participaron en cada salida de campo para levantar la información. Una vez que se llegaba a cada localidad, la mitad del grupo de estudiantes se dirigía al norte de la playa y la otra mitad al sur. A cada lado de cada localidad se desplegaron 3 transectos de 50-60 m paralelos a la costa, a diferentes niveles de elevación

(zona intermareal baja, media y alta). A lo largo de cada transecto se colocó un cuadrante de 50x50 cm (0.25 m²) cada 6 m de distancia, para estimar la cobertura de algas e invertebrados sésiles, así como para determinar la abundancia de invertebrados móviles. Cada cuadrante fue etiquetado previo a la toma de datos, con la abreviatura de la localidad, fecha, zona y número de cuadrante. Posterior a esto se tomó una fotografía de cada cuadrante, con la finalidad de mantener un registro fotográfico, sin embargo, las estimaciones de las coberturas y abundancias de los organismos se realizaron *in situ*.

El esfuerzo de muestreo fue variable a lo largo del tiempo (Tabla 2). Se empezó con cinco cuadrantes (n=5) para el norte y cinco (n=5) para el sur, a cada nivel de elevación (baja, media y alta) y por localidad (i.e. n=10 por zona de elevación por localidad) entre enero del 2015 a enero del 2017. Sin embargo, para recopilar una mayor cantidad de información, se aumentó a un n=16 o a un n=20 por zona de elevación por localidad para el resto de los años (agosto 2017 - agosto 2020); sin embargo, el esfuerzo de muestreo varió debido a la diferencia del número de estudiantes disponibles para la recolección de datos.

Algunas localidades y/o zonas de elevación no fueron muestreadas: PE y EP no fueron visitadas durante el 2016 debido a derrumbes (enero) en la región por fuertes inviernos, así como por falta de acceso (agosto) debido al terremoto que ocurrió en el país en abril del 2016. Durante el 2019 la visita a Esmeraldas con estudiantes internacionales fue prohibida (TMR1 se trata de un curso con el 90% de sus estudiantes internacionales), por lo que los sitios de esta provincia (PE y EP) no fueron muestreados en enero del 2019 ni en enero del 2020. Para no perder información valiosa en esta provincia, se realizó un viaje con cuatro estudiantes nacionales fuera del contexto de la clase de TMR1 en agosto del 2018 y agosto del 2019. Se muestreó únicamente el norte de los sitios PE y EP, ya que el tiempo fue muy limitado con solo cuatro personas. Esto dio como resultado un n=8 por zona de elevación por localidad (Tabla 2). Por otro lado, algunas zonas intermareales bajas durante el 2018 y 2019 no fueron

muestreadas debido la falta de mareas lo suficientemente amplias como para acceder a esta elevación (INOCAR 2018, INOCAR 2019). Finalmente, la localidad La Chocolatera (CH) fue incorporada al monitoreo de la clase TMR1 recién en agosto de 2018, por lo que no contamos con información previa (Tabla 2).

Análisis de Datos – Organismos Sésiles

Se clasificaron (Anexo 1) las especies de algas en grupos funcionales según Steneck & Dethier (2004). Por otro lado, todas las especies de invertebrados sésiles fueron agrupadas en una sola categoría llamada “Invertebrados Sésiles” ya que sus coberturas fueron mínimas en relación a las coberturas de las algas. Finalmente, las coberturas del material inerte como roca desnuda, arena y polución fueron agrupadas en la categoría “Sustratos”. Para poder tener un entendimiento general de la abundancia de estos grupos por localidad y zona de elevación, se calcularon sus coberturas promedio entre las temporadas para las cuales existieron datos (mínimo tres, máximo 11 temporadas, Tabla 2). Por otro lado, para poder contrastar los patrones de abundancia entre localidades de los diferentes grupos funcionales de algas, de los invertebrados sésiles y del material inerte, se calcularon sus coberturas promedio dentro de cada una de las 3-11 temporadas para cada zona de elevación. Finalmente, para poder apreciar la variación de las abundancias de los organismos sésiles entre temporadas, se promediaron sus porcentajes de cobertura entre las temporadas cálidas (datos de enero de los cinco años) y las frías (datos de agosto de los cinco años), por localidad y por zona de elevación. No reportamos estos promedios para los sitios de Esmeraldas (PE y EP), debido a la escasez de datos (ver arriba, Tabla 2).

Análisis de Datos – Organismos Móviles

Las especies de invertebrados móviles fueron agrupadas taxonómicamente a nivel de Clase (Anexo 1). Debido a que ciertos Gasterópodos, principalmente en la Zona Intermareal Media y Alta, alcanzaron densidades de hasta 2,375 individuos por 0.25 m², y otros organismos por el contrario alcanzaron densidades muy bajas (1 individuo por 0.25 m²), calculamos la abundancia relativa de cada clase en 0.25 m² mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Abundancia relativa (\%)} = (n/N) * 100$$

donde, n = número de individuos de cada clase; N = número total de individuos de todas las clases de organismos móviles.

De igual manera, para poder tener un entendimiento general de sus abundancias relativas por localidad y zona de elevación, se promediaron los datos de las Clases Gastropoda, Malacostraca y Echinoidea entre las temporadas para las cuales existieron datos (mínimo tres y máximo 11 temporadas, Tabla 2). Solo se consideraron estas clases ya que fueron las más representativas. Por otro lado, para contrastar los patrones entre localidades de todas las clases de invertebrados móviles, se promediaron sus abundancias relativas dentro de cada una de las 3-11 temporadas para cada zona de elevación. Finalmente, para poder apreciar la variación de las abundancias relativas de las clases de los organismos móviles más comunes entre temporadas, se promediaron sus porcentajes de cobertura entre las temporadas cálidas (datos de enero de los cinco años) y las frías (datos de agosto de los cinco años), por localidad y por zona de elevación. De igual manera no reportamos estos promedios para los sitios de Esmeraldas (PE y EP), debido a la escasez de datos (ver arriba, Tabla 2). Toda la información (organismos sésiles y móviles) de los datos promediados entre las 3-11 temporadas o entre las temporadas cálidas y frías se reportaron en tablas, mientras que aquellos promediados dentro de cada una de las 3-11 temporadas fueron graficados en columnas apiladas. Ambas rutinas fueron corridas en Excel (Microsoft 2019).

RESULTADOS

En los seis sitios de estudio, durante las 11 temporadas, y en los tres niveles de elevación se registraron cinco tipos de sustratos, 22 especies de algas (nivel género o especie), 13 morfotipos de algas no identificadas, 23 especies de Invertebrados Sésiles (nivel de familia, género o especie), 10 Invertebrados Sésiles no identificados, 72 especies de Invertebrados Móviles (nivel género o especie), 15 Invertebrados Móviles no identificados y una especie de pez no identificado (Anexo 1). Los patrones generales de zonación para los Organismos Sésiles fueron que, a mayor elevación existe mayor cantidad de roca desnuda y arena, así como una menor cobertura de algas, con la excepción de las algas filamentosas verdes, que parecen ser más abundantes en las Zonas Intermareales Medias y Altas (Figuras 2-4). Con respecto a los Organismos Móviles (invertebrados en su mayoría), las clases más comunes fueron los Gasterópodos, los Malacostracos y los Equinoideos. La Zona Intermareal Baja se caracteriza por poseer una mayor diversidad de clases de Invertebrados Móviles (Figuras 5-7), mientras que a mayor elevación existe una mayor dominancia de Gasterópodos. De todos los sitios de estudio, LR se destaca por ser la localidad que posee una mayor diversidad y representatividad de clases de invertebrados móviles a lo largo de las tres zonas de elevación (Figuras 5-7). A continuación, se describe la estructura de la comunidad, primero de los Organismos Sésiles, seguidos por los Móviles, dentro de cada zona de elevación por localidad; luego se relatan los patrones temporales para los principales grupos funcionales o taxonómicos.

Organismos Sésiles – Zona Intermareal Baja

Para las algas se registraron porcentajes de cobertura entre 31.4 y 86.2% a lo largo de los cinco años de estudio (Tabla 3), donde EP y LR, fueron los sitios con mayores coberturas. Para los Invertebrados Sésiles se registraron porcentajes entre 0.9 y 37.6%, donde PE y LP,

fueron los sitios con mayores coberturas. Finalmente, para los sustratos se registraron porcentajes entre 8.6 y 50.7%, donde PE y CH, fueron los sitios con mayores coberturas. En general, se observó la tendencia de que las abundancias de los sustratos se redujeron a medida que se alejaban del norte y del sur del país, mientras que las coberturas de las algas aumentaron (Tabla 3).

A lo largo de las 3-11 temporadas del estudio (Figura 2), PE se caracterizó por tener alta cobertura de arena (27.5-72.5%) e Invertebrados Sésiles (2.8-36.0%). Las algas macrófitas corticadas y las filamentosas rojas fueron los dos grupos más representativos con coberturas de 1.3-29.1% y 1.3-26.5%, respectivamente. EP se caracterizó por tener baja cobertura de arena (1.1-32.2%) e Invertebrados Sésiles (0.1-8.0%), pero una mayor diversidad y representación de algas, siendo las algas foliosas corticadas, las calcáreas articuladas, las filamentosas verdes y rojas, así como las crustosas, los grupos más representativos con coberturas de 0.3-75.0%, 3.8-49.6%, 0.4-36.8%, 2.3-20.1% y 1.5-27.8%, respectivamente. CS se caracterizó por tener baja cobertura de arena (3.4-17.8%) e Invertebrados Sésiles (1.4-19.5%), parecido a EP, pero con una mayor cobertura de roca desnuda (0.8-27.7%). Las algas foliosas corticadas, calcáreas articuladas, y las filamentosas verdes, pardas y rojas fueron los grupos más representativos con coberturas de 0.3-53.5%, 0.4-32.9%, 11.0-60.9%, 0.4-35.2% y 0.03-40.4%, respectivamente. LP se caracterizó por tener baja cobertura de roca desnuda (0.5-23.2%), similar a CS y una muy alta cobertura de Invertebrados Sésiles (20.9-53.5%). Las algas crustosas, calcáreas articuladas y las filamentosas verdes, pardas y rojas fueron los grupos más representativos con coberturas de 0.2-23.8%, 0.1-35.7%, 1.2-41.2%, 0.2-21.8% y 2.8-37.3%, respectivamente. LR se caracterizó por tener una baja cobertura de roca desnuda (0.6-19.2%) similar a CS y LP y una casi inexistente cobertura de Invertebrados Sésiles (0.2-1.9%). Las algas calcáreas articuladas, crustosas, y filamentosas verdes, pardas y rojas, fueron los grupos más representativos con coberturas de 1.9-71.5%, 2.2-47.8%, 3.7-40.1%, 0.1-36.0% y 0.3-22.5%,

respectivamente. Finalmente, CH se caracterizó por tener alta cobertura de roca desnuda (38.3-58.3%) y una baja cobertura de Invertebrados Sésiles (2.3-4.5%). Las algas corticadas macrófitas fueron el grupo más representativo con coberturas de 5.8-27.4% (Figura 2).

Finalmente, se pudo observar una variación entre temporadas (Tabla 9A). Para los sitios CS, LR y CH las algas fueron más abundantes durante las temporadas frías, mientras que en LP lo fueron durante las temporadas cálidas. Por otra parte, los Invertebrados Sésiles, mostraron mayores coberturas durante las temporadas frías en los sitios LP, LR y CH, mientras que CS lo hizo para las cálidas. Finalmente, los sustratos fueron más abundantes en CS y LR durante las temporadas cálidas, mientras que para LP y CH lo fueron durante las temporadas frías (Tabla 9A).

Organismos Sésiles – Zona Intermareal Media

Para las algas se registraron porcentajes de cobertura entre 29.3 y 76.5% a lo largo de los cinco años de estudio (Tabla 4), donde LR fue el sitio con mayor cobertura. Para los Invertebrados Sésiles se registraron porcentajes entre 1.2 y 16.3%, donde EP y LP, fueron los sitios con mayores coberturas. Finalmente, para los sustratos se registraron coberturas de entre 15.2 y 67.0%, donde CH, fue el sitio con mayor cobertura. En general, se observó la tendencia de que las abundancias de los sustratos se redujeron a medida que se alejaban del norte y el sur del país, mientras que las coberturas de las algas aumentaron.

A lo largo de las 3-11 temporadas del estudio (Figura 3), PE se caracterizó por tener alta cobertura de arena (2.4-51.7%), roca desnuda (0.1-42.2%) e Invertebrados Sésiles (1.3-31.6%). Las algas crustosas, calcáreas articuladas y las filamentosas rojas y verdes fueron los grupos más representativos con coberturas de 0.2-57.1%, 0.1-30.8%, 1.6-21.9% y 0.2-18.0%, respectivamente. EP se caracterizó por tener una alta cobertura de arena (6.1-61.4%) e

Invertebrados Sésiles (2.3-48.3%). Las algas crustosas y filamentosas rojas y verdes fueron los grupos más representativos con coberturas de 3.5-42.7%, 0.1-46.9% y 0.2-43.4%, respectivamente. CS se caracterizó por tener una baja cobertura de arena (2.3-35.3%) e Invertebrados Sésiles (0.1-13.6%) en comparación a PE y EP, pero con una mayor cobertura de roca desnuda (0.8-23.5%). Las algas crustosas, las filamentosas verdes y pardas, así como las microalgas fueron los grupos más representativos con coberturas de 0.1-36.6%, 7.6-69.4%, 1.4-28.3%, y 0.1-38.9%, respectivamente. LP se caracterizó por tener baja cobertura de roca desnuda (0.1-28.1%) y alta cobertura de Invertebrados Sésiles (5.2-27.8%). Las algas crustosas y las filamentosas verdes, pardas y rojas fueron los grupos más representativos con coberturas de 8.8-26.1%, 1.1-40.6%, 0.4-41.6% y 7.1-51.7%, respectivamente. LR se caracterizó por tener una alta cobertura de roca desnuda (0.1-60.4%) similar a CS y una casi inexistente cobertura de Invertebrados Sésiles (0.2-2.6%). Las algas crustosas, corticadas macrófitas, filamentosas verdes y pardas, fueron los grupos más representativos con coberturas de 14.2-66.6%, 0.1-24.3%, 8.2-46.7%, y 0.6-28.3%, respectivamente. Finalmente, CH se caracterizó por tener una muy alta cobertura de roca desnuda (38.6-88.6%) y baja de Invertebrados Sésiles (0.8-7.7%). Las algas filamentosas pardas, crustosas y foliosas fueron los grupos más representativos con coberturas de 0.1-20.3%, 5.8-13.7% y 2.9-14.8%, respectivamente (Figura 3).

Finalmente, se pudo observar una variación entre temporadas (Tabla 9B). Para los sitios CS, LP y LR las algas fueron más abundantes durante las temporadas frías, contrario a CH que lo fueron durante las temporadas cálidas. Por otra parte, para los Invertebrados Sésiles, estos fueron más abundantes durante las temporadas cálidas únicamente para LP, mientras que para CS, LR y CH lo fueron ligeramente en temporadas frías. Finalmente, para los sustratos, estos fueron más abundantes durante las temporadas cálidas para los cuatro sitios (Tabla 9B).

Organismos Sésiles – Zona Intermareal Alta

Para las algas se registraron porcentajes de cobertura entre 2.2 y 32.8%, a lo largo de los cinco años de estudio (Tabla 5), donde CS y LP, fueron los sitios con mayores coberturas. Para los Invertebrados Sésiles se registraron porcentajes entre 0.2 y 9.9%, donde CS y LP, fueron los sitios con mayores coberturas. Finalmente, para los sustratos se registraron porcentajes entre 58.9 y 97.6%, donde PE y CH, fueron los sitios con mayores coberturas. En general, se observó la tendencia de que las abundancias de los sustratos se redujeron a medida que se alejaban del norte y del sur del país, mientras que las coberturas de las algas aumentaron.

A lo largo de las 11 temporadas del estudio (Figura 4), todas las localidades se caracterizaron por tener un alto porcentaje de roca desnuda (PE: 65.4-99.3%, EP: 39.5-96.9%, CS: 17.2-83.2%, LP: 26.5-80.0%, LR: 22.6-97.6% y CH: 96.1-99.1%). Adicional a esto CS también se caracterizó por tener un alto porcentaje de arena (8.8-48.7%), PE y LR también presentaron porcentajes de arena en ciertas temporadas. Para los Invertebrados Sésiles PE, CS y LP se caracterizaron por tener los mayores porcentajes de cobertura: 0.1-12.2%, 0.9-21.1% y 0.3-35.4%, respectivamente. Por último, las algas más representativas, fueron las filamentosas verdes (EP: 0.5-17.2%, CS: 1.5-64.6%, LP: 0.6-26.7% y LR: 0.6-45.2%) y las crustosas (EP: 2.0-29.8%, LP: 1.4-30.0% y LR: 0.2-36.8%) (Figura 4).

Finalmente, se pudo observar una variación entre temporadas. Para los cuatro sitios las algas e Invertebrados Sésiles fueron más abundantes durante las temporadas frías, mientras que los sustratos lo fueron durante las temporadas cálidas (Tabla 9C).

Organismos Móviles – Zona Intermareal Baja

Para los Gasterópodos se registraron abundancias relativas entre 23.9 y 98.9% a lo largo de los cinco años de estudio (Tabla 6), donde CH fue el sitio con mayor abundancia. Para los

Malacostracos se registraron abundancias entre 0.5 y 37.7%, donde PE fue el sitio con mayor abundancia. Finalmente, para los Equinoideos se registraron abundancias entre 0.2 y 50.2%, donde LR fue el sitio con mayor abundancia. En general, no se observó que las abundancias de estas clases de Invertebrados Móviles sigan algún patrón de norte a sur. El sitio CH se destaca por presentar en su casi total mayoría Gasterópodos.

A lo largo de las 11 temporadas del estudio (Figura 5), PE y CS se caracterizaron por tener altas abundancias relativas de Gasterópodos (33.3-94.8% y 46.3-90.8%, respectivamente) y Malacostracos (5.17-66.7% y 9.2-50.5%, respectivamente), pero con una baja abundancia de Equinoideos (0 y 1.1-24.6%, respectivamente). Por otro lado, EP, LP y LR se caracterizaron por tener una alta abundancia de Equinoideos (14.3-71.4%, 1.7-81.6% y 9.0-75.9%, respectivamente) y menores abundancias de Gasterópodos (14.3-66.7%, 15.1-93.3% y 1.3-89.6% respectivamente) y Malacostracos (6.5-33.3%, 3.1-17.2% y 0.5-33.3% respectivamente). La localidad CH se caracterizó por tener casi total abundancia de Gasterópodos (98.4-99.3%). Por otro lado, EP y LR presentaron una mayor diversidad de clases de invertebrados móviles, incluyendo Poliquetos, Asteroideas y Ofiuras (Figura 5).

Finalmente, se pudo observar una variación entre temporadas (Tabla 10A). Para los sitios CS, LR y CH los Gasterópodos fueron más abundantes durante las temporadas frías, contrario a LP donde lo fueron durante las temporadas cálidas. Por otra parte, los Malacostracos para los cuatro sitios fueron más abundantes durante las temporadas cálidas, mientras que los Equinoideos fueron más abundantes en CS y LR durante las temporadas cálidas, y en LP durante las temporadas frías (Tabla 10A).

Organismos Móviles – Zona Intermareal Media

Para los Gasterópodos se registraron abundancias relativas entre 36.3 y 96.4% a lo largo de los cinco años de estudio (Tabla 7), donde CH fue el sitio con mayor abundancia. Para los

Malacostracos se registraron abundancias entre 0.8 y 57.9%, donde EP fue el sitio con mayor abundancia. Finalmente, para los Equinoideos se registraron abundancias entre 0.0 y 13.9%, donde LR fue el sitio mayor abundancia. En general, no se observó que las abundancias de estas clases de Invertebrados Móviles sigan algún patrón de norte a sur. El sitio CH se vuelve a destacar por presentar en su casi total mayoría Gasterópodos.

A lo largo de las 11 temporadas del estudio (Figura 6), PE y EP se caracterizaron por tener altas abundancias relativas de Gasterópodos (26.6-100.0% y 23.8-54.5%, respectivamente) y Malacostracos (11.7-73.3% y 36.4-76.2%, respectivamente) y unas muy bajas abundancias de Equinoideos (0.0% y 3.8-5.1%, respectivamente). CS y LP se caracterizaron por tener altas abundancias de Gasterópodos (33.3-100% y 41.3-100.0%, respectivamente), una menor abundancia de Equinoideos (1.6-6.7% y 0.6-25.4% respectivamente) y una aún menor abundancia de Malacostracos (0.7-31.8% y 0.4-14.3% respectivamente). LR se caracterizó por tener una moderada abundancia de varias clases de invertebrados, incluyendo Gasterópodos (24.1-85.0%), Malacostracos (3.0-47.5%), Equinoideos (12-31.8%), Ofiuras (0.6-9.1%), Poliquetos (0.6-4.5%), y Poliplacóforos (0-6.1.0%). Finalmente, CH se caracterizó por tener una casi total abundancia de Gasterópodos (85.7-100.0%), siendo la temporada cálida del 2019 una excepción, ya que se registraron otras clases como Ofiuras, Malacostracos, Poliquetos y Asteroideas, aunque en muy bajas cantidades (Figura 6).

Finalmente, se pudo observar una variación entre temporadas (Tabla 10B). Para los sitios CS, LP y LR los Gasterópodos fueron más abundantes durante las temporadas cálidas, contrario a CH donde lo fueron durante las temporadas frías. Los Malacostracos fueron más abundantes en CS y CH durante las temporadas cálidas y en LP y LR durante las temporadas

frías. Finalmente, los Equinoideos fueron más abundantes durante las temporadas frías en los sitios donde ocurrieron (Tabla 10B).

Organismos Móviles – Zona Intermareal Alta

Para los Gasterópodos se registraron abundancias relativas entre 94.8 y 100.0% a lo largo de los cinco años de estudio (Tabla 8), donde CH estuvo completamente dominado por esta clase. Para los Malacostracos se registraron abundancias entre 0.0 y 4.1%, donde PE fue el sitio con mayor abundancia. Finalmente, para los Equinoideos se registraron abundancias entre 0.1 y 1.1%, donde PE, fue el sitio con mayor abundancia. En general, se observó que las abundancias de los Gasterópodos en esta zona de elevación aumentaron hacia el sur del país, mientras que los Malacostracos variaron según la localidad. La Clase Echinoidea, por otro lado, perdió representatividad (Tabla 8).

A lo largo de las 11 temporadas del estudio (Figura 7), todos los sitios de estudio presentaron altas abundancias relativas de Gasterópodos (PE: 73.0-100.0%, EP: 96.4-100.0%, CS: 91.9-100.0%, LP: 96.9-100.0%, LR: 98.9-100%, y CH:99.9-100.0%). Además, se pudo observar una baja representación de Malacostracos, Poliplacóforos, Equinoideos y Ofiuras en PE, CS, LP y LR, aunque inferior a las Zonas Baja y Media.

Finalmente, la casi total dominancia de Gasterópodos (98.1-100%) a lo largo de todos los sitios se mantuvo entre temporadas, al igual que la poca o baja representatividad de Malacostracos y Equinoideos (Tabla 10C).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Patrones de Zonación Vertical

En relación a la distribución de los diferentes grupos funcionales de algas entre zonas de elevación, se pudo observar una mayor dominancia de algas en la Zona Baja y Media en las seis localidades principalmente gracias a la cantidad de nutrientes (Franco 2012) y las condiciones adecuadas de humedad (Reichert, Buchholz & Giménez 2008) que hacen que abunden en las zonas con dichas particularidades y reduzcan su distribución hacia la Zona Alta (Benedetti-Cecchi 2001). Por otra parte, la Zona Alta se caracterizó por únicamente estar representada por algas crustosas y filamentosas. Esta zona posee mayores niveles de desecación y altas temperaturas a las cuales solo ciertos organismos, como las algas crustosas pueden sobrevivir (García y Díaz 2006). Nuestros resultados en relación a la distribución de algas filamentosas se contradicen con estudios previos como Cruz (2013), ya que no encontró altas abundancias de algas filamentosas en la Zona Alta.

En relación a los Invertebrados Sésiles, se vio un patrón parecido a las algas, debido a que poseen características fisiológicas similares, como la necesidad a la inmersión para su supervivencia (Reichert, Buchholz & Giménez 2008), además de que en general este tipo de organismos se distribuyen de mayor forma en las zonas submareales debido a una menor exposición a altas temperaturas debido a la presencia del agua (Franco 2012) y se distribuyen de menor forma en las zonas intermareales debido a sus bajos límites de tolerancia a la desecación y falta de recursos (Hooper 2012).

En relación a los Invertebrados Móviles, la Zona Baja y Media estuvieron dominadas por Malacostracos y Equinoideos principalmente por su necesidad a la inmersión y la disponibilidad de recursos (Dean & Connell 1987). Por otra parte, la Zona Alta estuvo dominada principalmente por Gasterópodos (Tejada et al. 2018). La dominancia de estos

organismos se debe principalmente a su capacidad para prevenir la desecación, variabilidad en el nicho que ocupan, su alimentación y a la presencia de una concha que los aísla del medio y evita la deshidratación (Reichert, Buchholz & Giménez 2008). En relación a esto Tejada et al. (2018) reportaron que existen diferencias entre la Zona Intermareal Baja, Media y Alta en Islay (Perú), donde se planteó a los Moluscos como organismos indicadores de zonación vertical basados en su tolerancia a la desecación, con mayor abundancia de estos invertebrados en la Zona Alta, similar a nuestro estudio.

Finalmente, la polución (macro-plásticos) no se reportó como una problemática mayor guiada por sus bajos registros: en la Zona Baja no se registró, para la Zona Media se registró un promedio de 5.3% en 2019 en La Playita y para la Zona Alta un promedio de 0.4% en 2019 en La Chocolatera. Esto sugiere que la polución tiene un bajo impacto en las localidades estudiadas. Sin embargo, vale la pena recalcar que el hecho de no haber encontrado una alta cantidad de polución no significa que nuestros ecosistemas intermareales estén extentos de ella, pues la acumulación de basura, plástico y otros desechos depende del patrón de corrientes y oleaje (de la Huz et al. 2005); es posible que nuestras localidades hayan coincidido con ser sitios fuera de la influencia de estos factores. De hecho, al final de la playa de Salango, justo en el límite sur de La Playita, la cantidad de basura es importante (Brandt, *datos sin publicar*).

Patrones entre localidades

Las comparaciones a lo largo de las 11 temporadas permitieron ver patrones generales. Ciriales Sur, La Playita y La Rinconada tuvieron una alta cobertura y diversidad de grupos funcionales de algas, principalmente para las Zona Media y Baja, aunque no se encontraron estudios relacionados que explicaran este patrón. Otros grupos funcionales de algas de nuestro estudio tampoco mostraron un patrón claro de dominancia entre el norte y el sur del país. En la zona norte y debido a la presencia de corrientes cálidas provocadas por la CEN y una menor

cantidad de nutrientes (Varela & Ron 2018), se hubiera esperado encontrar una mayor dominancia de algas incrustantes (Broitman et al. 2001); contrario a la zona sur que debido a la presencia de corrientes frías provocadas por la CES y a una mayor cantidad de nutrientes (Varela & Ron 2018) se hubiera esperado encontrar una mayor dominancia de algas no incrustantes (Broitman et al. 2001). La falta de este patrón de dominancia en nuestras localidades del norte y del sur podría deberse a la influencia de factores propios de cada localidad, como la rugosidad del sustrato y la topografía (Escasos, Schlacher & Green 2011, Sweeney et al. 2020).

En relación a los Invertebrados Sésiles se encontró que estos tuvieron una mayor representatividad en Playa Escondida, Ciriales Sur, La Playita y la Rinconada principalmente para la Zona Baja y Media. Estos organismos tampoco presentaron un patrón claro de dominancia entre la parte norte y sur del país, posiblemente por las razones expuestas arriba, u otras condiciones que hayan influenciado su distribución a lo largo de las 11 temporadas. La alta abundancia de algas e Invertebrados Sésiles en las mismas tres localidades podría estar relacionada de forma directa con fuertes relaciones interespecíficas (Ishida et al. 2021) de estos organismos, siendo ambos más o menos abundantes en relación al otro grupo biológico (Scrosati et al. 2010). Aunque esto contradice lo encontrado por Chico (2015) para la Playita, quien destacó que los factores físicos-ambientales, son mucho más importantes que las relaciones biológicas, planteando que la influencia de los factores ambientales altera su estructura *in situ*, principalmente en la Zona Intermareal Alta, aunque para el resto de las localidades no se encontraron estudios.

En relación a los sustratos, las localidades del norte (Playa Escondida y Estero del Plátano), estuvieron especialmente cubiertas por arena, lo cual podría estar influenciado por su alta exposición al oleaje (Chico 2015) en a la zona intermareal o por la erosión debido al viento

(Ramos et al. 2020), a pesar de los pocos sedimentos reportados (Chico 2015). Por otra parte, La Chocolatera estuvo mayormente caracterizada por roca desnuda. Esto pudo deberse al fuerte impacto del oleaje (MAE 2014), lo cual dificulta el establecimiento de organismos y sedimentos en la zona.

Los Organismos Móviles entre localidades presentaron un patrón poco claro para las tres Clases más representativas (Gasterópodos, Malacostracos y Equinoideos). Al igual que las algas, Ciriales Sur, La Playita y La Rinconada fueron localidades que en su mayoría estuvieron dominadas por Malacostracos y Equinoideos. Esto podría mostrar que no solo existe una relación interespecífica con los Invertebrados Sésiles, sino también con los Móviles generada como una respuesta a la alta abundancias de algas en dichas localidades que forman parte de su alimentación (Scrosati et al. 2010), por lo cual, al existir más recursos, se sugeriría que se relaciona con la mayor abundancia de consumidores. Para el caso los Gasterópodos, su alta representatividad registrada en La Chocolatera podría estar influenciada por su resistencia al oleaje en esta zona (MAE 2014), gracias a su capacidad para aferrarse a la roca desnuda (Cruz 2013) que abunda en esta localidad. La mayor ocurrencia en general de Gasterópodos, Malacostracos y Equinoideos coincide de cierta manera con otros estudios de la región: Paredes, Cardoso y Tarazona (1999) reportaron que la mayoría de los organismos encontrados fueron Moluscos, Crustáceos y Poliquetos, y a Londoño et al. (2014) quienes reportaron el mismo patrón de dominancia de los Gasterópodos para la Isla Gorgona (Colombia).

La Rinconada dentro de nuestro estudio se caracterizó por ser la localidad que abarcó la mayor diversidad de Clases de Organismos Móviles. Esto puede deberse a que recibe una alta cantidad de nutrientes provenientes de la CES (Franco 2012). Sin embargo, otros sitios de nuestro estudio también están influenciados por esta corriente, por lo cual no se podría explicar el porqué de esta mayor diversidad en La Rinconada. Estos resultados también llaman la

atención, debido a que La Rinconada está muy cercana a dos asentamientos humanos (La Rinconada y La Entrada) y se ha encontrado que los intermareales rocosos cercanos a centros poblados se caracterizan por poseer baja diversidad (Azmedia, Kasa y Yusup 2018, Wickramasinghe, Sudarshani y Wegiriva 2021).

Patrones entre temporadas

Si bien las Algas y los Invertebrados Sésiles en general fueron un poco más abundantes durante la temporada fría, las diferencias no fueron tan marcadas. Esto contradice a lo reportado por Franco (2012), quien encontró que la abundancia de algas variaba entre temporadas y localidades, con mayores abundancias durante la temporada fría y en la zona sur del país. Por otra parte, la alta abundancia de roca desnuda y arena durante la temporada cálida podría estar provocada por el efecto aumentado de los consumidores (Camus, Arancibia & Ávila-Thieme 2013), que generan biomasa y desechos en relación a su alimentación, que a largo plazo se convierten en partículas caracterizadas como arena (Vasquez, Camus & Ojeda 1998). Además, Chico (2015) reportó que el oleaje en las costas ecuatorianas es mayor durante la temporada cálida, lo cual podría haber generado un aumento de roca desnuda y arena en las zonas intermareales de nuestro estudio.

Finalmente, la mayor ocurrencia de Equinoideos durante las temporadas frías podría haberse dado por el cambio en la productividad entre temporadas, ya que aumentan los recursos disponibles para los organismos herbívoros (Cárdenas-Calle et al. 2020). Esto también apoyaría la hipótesis de las relaciones interespecíficas entre algas y consumidores (Scrosati et al. 2010).

Conclusiones

Las principales conclusiones de nuestro estudio muestran que: 1) la zonación define principalmente la composición comunitaria intermareal, por lo cual se plantea como la base del entendimiento de los ecosistemas intermareales en el Ecuador; 2) los atributos locales (y no regionales como los oceanográficos) como la sedimentación, el oleaje y la inclinación, son probablemente los principales factores que alteran la composición de las comunidades intermareales en nuestros sitios de estudio; y 3) los patrones entre temporadas no presentaron un patrón claro, lo cual sugiere que las estaciones no son una influencia primordial en la composición de nuestros sitios de estudio.

Cabe notar que este trabajo se podría ver limitado por los análisis estadísticos únicamente descriptivos; análisis más avanzados podrían arrojar otros resultados. Consecuentemente, se sugiere 1) realizar análisis estadísticos inferenciales o multivariados para corroborar los patrones aquí observados y 2) realizar más estudios enfocados en registros de temperatura y salinidad para determinar cómo estos factores abióticos influyen en la abundancia, diversidad y dinámica de las comunidades intermareales rocosas del Ecuador continental.

Nuestro estudio provee sin embargo, un entendimiento general de los patrones de composición comunitaria, aportando con información básica sobre los ecosistemas intermareales rocosos para futuros estudios que busquen entender de forma más específica cómo cambian y cuáles son los factores que generan este cambio en nuestro país. Estudiar las dinámicas comunitarias son importantes para entender como el calentamiento global, la acidificación de los océanos y las actividades antropogénicas alteran los ecosistemas intermareales, lo cual desembocaría en un desequilibrio de los procesos biológicos (Franco 2012).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Azmedia B., Wayan I. & Suhernawan D. (2018). nvertebrates Diversity of Merta Segara and Nyangnyang Beach: Comparison Study of Two Beaches with Different Characteristics. 10.24843/ATBES.2018.v02.i02.p01

Benedetti-Cecchi, L. (2001). Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky seashores. *Marine Ecology Progress Series*, 215, 79-92. <https://doi.org/10.3354/meps215079>

Blanchette, C. A., Melissa Miner, C., Raimondi, P. T., Lohse, D., Heady, K. E. K., & Broitman, B. R. (2008). Biogeographical patterns of rocky intertidal communities along the Pacific coast of North America. *Journal of Biogeography*, 35(9), 1593-1607. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01913.x>

Broitman B., Navarrete S., Smith F. & Gaines S. (2001). Geographic variation of southeastern Pacific intertidal communities. 10.3354/meps224021

Camus P., Arancibia P. & Ávila-Thieme I. (2013). A trophic characterization of intertidal consumers on Chilean rocky shores. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572013000300003>

Cárdenas-Calle, M., Mora, E., Torres, G., Pérez-Correa, J., Bigatti, G., Signorelli, J., & Coronel, J. (2020). Marine invertebrate and seaweed biodiversity of continental coastal Ecuador. *Biodiversity Data Journal*, 8, e53818. <https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e53818>

Chico, N. (2015). Influencia de la herbivoría en la zona intermareal alta al norte y al sur de la costa del Ecuador. <https://repositorio.usfq.edu.ec/bitstream/23000/4883/1/120888.pdf>

Connell, J. (1961). The Influence of Interspecific Competition and Other Factors on the Distribution of the Barnacle *Chthamalus Stellatus*. <https://www.jstor.org/stable/1933500>

Cruz, M. (2013). *ESPECIES DE MOLUSCOS SUBMAREALES E INTERMAREALES Y MACROFAUNA BENTÓNICA DE LA BAHÍA DE MANTA, ECUADOR*. 18, 15.

Cruz, M., Gabor, N., Mora, E., Jiménez, R., & Mair, J. (2003). The known and unknown about Marine Biodiversity in Ecuador (Continental and Insular). *Gayana (Concepción)*, 67(2). <https://doi.org/10.4067/S0717-65382003000200010>

Cruz-Motta, J. (2007). Análisis espacial de las comunidades tropicales intermareales asociadas a los litorales rocosos de Venezuela Spatial analysis of intertidal tropical assemblages associated with rocky shores in Venezuela. *Ciencias Marinas*, 33(2), 16.

de la Huz, R., Lastra M., Junoy J., Castellanos, C. & Viéitez J. (2005). Biological impacts of oil pollution and cleaning in the intertidal zone of exposed sandy beaches: Preliminary study of the “Prestige” oil spill. 10.1016/j.ecss.2005.03.024

Dean R. & Connell J. (1987). Marine invertebrates in an algal succession. III. Mechanisms linking habitat complexity with diversity. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(87\)90057-8](https://doi.org/10.1016/0022-0981(87)90057-8)

Franco A. (2012). Caracterización ecológica de las comunidades intermareales rocosas a lo largo de una gradiente de productividad en las costas del Ecuador. Recuperado de: <http://repositorio.puce.edu.ec/bitstream/handle/22000/10760/4.5.000324.pdf?sequence=4>

García C. & Díaz G. (2006). Dynamics of a Macroalgal rocky intertidal community in the Colombian Caribbean. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0122-97612006000100001

Gilman, S. E., Urban, M. C., Tewksbury, J., Gilchrist, G. W., & Holt, R. D. (2010). A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 325-331. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.03.002>

Hooper J. (2012). Biodiversity of marine invertebrates, the benefits from their 'biodiscovery' and how much do we still not know?. 0.1055/s-0032-1320190

Høgslund, S., Sejr, M. K., Wiktor, J., Blicher, M. E., & Wegeberg, S. (2014). Intertidal community composition along rocky shores in South-west Greenland: A quantitative approach. *Polar Biology*, 37(11), 1549-1561. <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1541-7>

Kersting D. (2016). Cambio climático en el medio marino español: impactos, vulnerabilidad y adaptación. https://www.miteco.gob.es/es/cambio-climatico/temas/impactos-vulnerabilidad-y-adaptacion/kersting_2016_cambio_climatico_medio_marino_tcm30-70535.pdf

INOCAR (2018). Condiciones de oleaje desde el 21 hasta el 23 de agosto de 2018. <https://www.inocar.mil.ec/web/index.php/boletines/oleaje-y-aguaje/1048-condiciones-de-oleaje-desde-el-21-hasta-el-23-de-agosto-de-2018>

INOCAR (2019). Condiciones de oleaje desde el 23 hasta el 26 de agosto de 2019. <https://www.inocar.mil.ec/web/index.php/boletines/oleaje-y-aguaje/1247-condiciones-de-oleaje-desde-el-23-hasta-el-26-de-agosto-de-2019>

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*(1), 16073. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-95348-1>

Lamb R. (2011). Diferencias Estacionales y Latitudinales de Comunidades Intermareales Rocosas en Ecuador. Quito: Ecuador.

Lasso D. (1996). Algas Marinas del Ecuador. Instituto Nacional de Pesca (CAAM). Primera Edición: Comisión Asesora Ambiental. Ecuador

Londoño E., López L., Arias F., Herrera D., Prado A., Cuellar L. & Cantera (2014). Distribution of macroinvertebrates on intertidal rocky shores in Gorgona Island, Colombia (Tropical Eastern Pacific). <https://hdl.handle.net/10669/25554>

MAE (2014). La Chocolatera, la punta más saliente de la costa ecuatoriana. <https://www.ambiente.gob.ec/la-chocolatera-la-punta-mas-saliente-de-la-costa-ecuatoriana/>

McNeill M. (2010). Vertical Zonation: Studying Ecological Patterns in the Rocky Intertidal Zone. 10.1080/00368120903280735

Martínez, E., Annia Alba, J. S., & Vazquez, A. A. (2015). Changes in Structure and Composition of Two Communities of Rocky Shores Molluscs Exposed to Different Human Impact in Playa Jibacoa, Cuba. *Journal of Ecosystem & Ecography*, *05*(02). <https://doi.org/10.4172/2157-7625.1000162>

McQuaid, C., & Branch, G. (1984). Influence of sea temperature, substratum and wave exposure on rocky intertidal communities: An analysis of faunal and floral biomass. *Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER*, *19*, 145-151. <https://doi.org/10.3354/meps019145>

Meager J., Schlacher T. & Green M. (2011). Topography complexity and landscape temperature patterns create a dynamic habitat structure on a rocky intertidal shore. 10.3354/meps09124

Menge, B. A., Daley, B. A., Wheeler, P. A., & Strub, P. T. (1997). Rocky intertidal oceanography: An association between community structure and nearshore phytoplankton

concentration. *Limnology and Oceanography*, 42(1), 57-66.
<https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.1.0057>

Miloslavich, P., Cruz-Motta, J. J., Hernández, A., Herrera, C., Klein, E., Barros, F., Bigatti, G., Cárdenas, M., Carranza, A., Flores, A., Gil, P., Gobin, J., Gutiérrez, J., Krull, M., Lazarus, J. F., Londoño, E., Lotufo, T., Macaya, E., Mora, E., ... Soria, S. (s. f.). *BENTHIC ASSEMBLAGES IN SOUTH AMERICAN INTERTIDAL ROCKY SHORES: BIODIVERSITY, SERVICES, AND THREATS*. 57.

Montecino, V., & Lange, C. B. (2009). The Humboldt Current System: Ecosystem components and processes, fisheries, and sediment studies. *Progress in Oceanography*, 83(1-4), 65-79. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.041>

Osorio C., Ramírez M. & Vega M. (2002). Distribución y abundancia de macroorganismos del intermareal de isla Traiguén, (45°S 73°W) Estero Elefantes, Región de Aisén, Chile. https://publicaciones.mnhn.gob.cl/668/articles-64482_archivo_01.pdf

Paredes C., Cardoso F. & Tarazona J. (1999). The rocky shore invertebrates from lima department, Peru: A commented list of species. <https://siis.unmsm.edu.pe/en/publications/the-rocky-shore-invertebrates-from-lima-department-peru-a-comment>

Petraitis, P. S. (1987). Factors organizing rocky intertidal communities of New England: Herbivory and predation in sheltered bays. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 109(2), 117-136. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(87\)90011-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(87)90011-6)

Puentestar W. (2015). La Problemática Ambiental y el Deterioro de los Recursos Naturales en el Ecuador. una perspectiva desde la Geografía. Recuperado de: <http://repositorio.puce.edu.ec/bitstream/handle/22000/8665/LA%20PROBLEMA%20C3%81TICA%20AMBIENTAL%20Y%20EL%20DETERIORO%20DE%20R.N.%20EN%20EL%20ECUADOR.%20UNA%20PERSPECTIVA%20DESDE%20LA%20GEOGRAFIA.pdf?sequence=1&isAllowed=y>

Ramírez, D. G., Giraldo, A., & Tovar, J. (2006). Producción primaria, biomasa y composición taxonómica del fitoplancton costero y oceánico en el Pacífico colombiano (septiembre-octubre 2004). *Investigaciones marinas*, 34(2). <https://doi.org/10.4067/S0717-71782006000200023>

Ramos M., Gómez J., Monterroso A., Uribe M., Villar B., Ruiz P. & Asencio C. (2020). Factors that influence soil hydric erosion. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v11i59.673>

Reichert, K., Buchholz, F., & Giménez, L. (2008). Community composition of the rocky intertidal at Helgoland (German Bight, North Sea). *Helgoland Marine Research*, 62(4), 357-366. <https://doi.org/10.1007/s10152-008-0123-x>

Sagarin, R. D., Barry, J. P., Gilman, S. E., & Baxter, C. H. (1999). CLIMATE-RELATED CHANGE IN AN INTERTIDAL COMMUNITY OVER SHORT AND LONG TIME SCALES. *Ecological Monographs*, 69(4), 465-490. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1999\)069\[0465:CRCIAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0465:CRCIAI]2.0.CO;2)

Sanford, E. (2002). Water Temperature, Predation, and the Neglected Role of Physiological Rate Effects in Rocky Intertidal Communities. *Integrative and Comparative Biology*, 42(4), 881-891. <https://doi.org/10.1093/icb/42.4.881>

Sarà, G., Milanese, M., Prusina, I., Sarà, A., Angel, D. L., Glamuzina, B., Nitzan, T., Freeman, S., Rinaldi, A., Palmeri, V., Montalto, V., Lo Martire, M., Gianguzza, P., Arizza, V., Lo Brutto, S., De Pirro, M., Helmuth, B., Murray, J., De Cantis, S., & Williams, G. A. (2014). The impact of climate change on mediterranean intertidal communities: Losses in coastal ecosystem integrity and services. *Regional Environmental Change*, 14(S1), 5-17. <https://doi.org/10.1007/s10113-012-0360-z>

Scrosati R., Knox A., Valdivia N. & Molis M. (2010). Species richness and diversity across rocky intertidal elevation gradients in Helgoland: testing predictions from an environmental stress model. <https://hmr.biomedcentral.com/articles/10.1007/s10152-010-0205-4>

Sessa G., Estanislao V. & Martínez S. (2013). El ambiente intermareal y sus especies. <https://www.sib.gob.ar/portal/wp-content/uploads/2020/02/cuadernillo-el-ambiente-intermareal-y-sus-especies.pdf>

Steneck & Dethier (2004). A FUNCTIONAL GROUP APPROACH TO THE STRUCTURE OF ALGAL-DOMINATED COMMUNITIES. https://www.aoml.noaa.gov/general/lib/CREWS/Cleo/St.%20Croix/salt_river84.pdf

Sweeney K., Prestholdt T., Crosby, N., Nirmaier A. & Toogood C. (2020). Setting the scale of intertidal habitat: Links between topographic roughness and biodiversity on the rocky coasts of Oregon, USA. <https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2020AGUFMEP055..06S/abstract>

Szathmary, P., Helmuth, B., & Wethey, D. (2009). Climate change in the rocky intertidal zone: Predicting and measuring the body temperature of a keystone predator. *Marine Ecology Progress Series*, 374, 43-56. <https://doi.org/10.3354/meps07682>

Tejada C., Villasante F., Luque C. & Tejada-Begazo C. (2018). Mollusk richness and vertical distribution along the rocky shore of Islay, Arequipa, Southern Peru. <https://www.revistas.una.ac.cr/index.php/revmar/article/view/10463>

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. (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>

Varela, L., & Ron, S. (2018). *Geografía y clima*. <https://bioweb.bio/faunaweb/amphibiaweb/GeografiaClima/>

Vasquez J., Camus P. & Ojeda P. (1998). Diversidad, estructura y funcionamiento de ecosistemas costeros rocosos del norte de Chile. http://rchn.biologiachile.cl/pdfs/1998/4/Vasquez_et_al_1998.pdf

Wang, C., & Fiedler, P. C. (2006). ENSO variability and the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 239-266. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.004>

Weitzman, B., Konar, B., Iken, K., Coletti, H., Monson, D., Suryan, R., Dean, T., Hondolero, D., & Lindeberg, M. (2021). Changes in Rocky Intertidal Community Structure During a Marine Heatwave in the Northern Gulf of Alaska. *Frontiers in Marine Science*, 8, 556820. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.556820>

Wickramasinghe M., Sudashani K. & Wegiriva H. (2021). The diversity of marine invertebrate macrofauna in selected rocky intertidal zones of Matara, Sri Lanka. [10.53562/ajcb.OZDK5526](https://doi.org/10.53562/ajcb.OZDK5526)

Zhang L., Wang F., Wang Q., Shijian H., Wang F., Hu D. (2017). Structure and Variability of the North Equatorial Current/Undercurrent from Mooring Measurements at 130°E in the Western Pacific. <https://www.nature.com/articles/srep46310>

TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Ubicación geográfica de los seis sitios de estudio, ordenados de norte a sur, a lo largo de la costa ecuatoriana continental.

Código	Localidad	Provincia	Coordenadas	Zona de país
PE	Playa Escondida	Esmeraldas	0° 49' 07.17" N; 80° 00' 13.46" O	Sur de Esmeraldas
EP	Estero del Plátano	Esmeraldas	0° 46' 32.19" N; 80° 05' 32.60" O	Sur de Esmeraldas
CS	Ciriales Sur	Manabí	1° 28' 53.07" S; 80° 47' 05.64" O	Sur de Manabí
LP	La Playita	Manabí	1° 33' 58.39" S; 80° 50' 29.36" O	Sur de Manabí
LR	La Rinconada	Santa Elena	1° 43' 38.46" S; 80° 47' 15.57" O	Norte de Santa Elena
CH	La Chocolatera	Santa Elena	2° 11' 11.97" S; 81° 00' 20.98" O	Sur de Santa Elena

Tabla 2. Número de cuadrantes muestreados en cada temporada (ene: enero (cálida), ago: agosto (fría)) desde el 2015 hasta el 2020 para las tres zonas de elevación (B: baja, M: media, A: alta) a lo largo de los seis sitios de estudio, ordenados de norte a sur.

SITIO	ZONA	2015 ene	2015 ago	2016 ene	2016 ago	2017 ene	2017 ago	2018 ene	2018 ago	2019 ene	2019 ago	2020 ene
PE	B	10	10	-	-	10	16	-	8	-	8	-
	M	10	10	-	-	10	16	16	8	-	8	-
	A	10	10	-	-	10	16	16	8	-	8	-
EP	B	10	10	-	-	10	16	-	8	-	8	-
	M	10	10	-	-	10	16	16	8	-	8	-
	A	10	10	-	-	10	16	16	8	-	8	-
CS	B	10	10	10	-	10	16	-	16	20	16	18
	M	10	10	10	10	10	16	16	16	20	16	18
	A	9	10	10	10	10	16	16	16	20	16	18
LP	B	10	10	10	-	10	16	-	-	20	16	16
	M	10	10	10	10	10	16	16	16	20	16	16
	A	10	10	10	10	10	16	16	16	20	16	16
LR	B	10	10	10	-	10	16	-	-	20	16	20
	M	10	10	10	10	10	16	16	16	20	16	18
	A	10	10	10	10	10	16	16	16	20	16	20
CH	B	-	-	-	-	-	-	-	16	20	-	16
	M	-	-	-	-	-	-	-	16	20	16	16
	A	-	-	-	-	-	-	-	16	20	18	16

Abreviaturas: PE: Playa Escondida, EP: Estero del Plátano, CS: Ciriales Sur, LP: La Playita, LR: La Rinconada y CH: La Chocolatera. Los guiones (-) representan sitios o zonas que no fueron muestreados (ver Métodos).

Tabla 3: Zona Intermareal Baja. Porcentajes de cobertura en 0.25 m² de organismos sésiles y sustratos, promediados a lo largo de las temporadas con datos, por localidad ordenados de norte a sur.

Localidad	Algas (%)	Invertebrados Sésiles (%)	Sustratos (%)
PE	31.4	17.9	50.7
EP	83.2	1.9	14.9
CS	76.8	5.9	17.3
LP	53.8	37.6	8.6
LR	86.2	0.9	12.9
CH	50.0	3.8	46.2

Tabla 4: Zona Intermareal Media. Porcentajes de cobertura en 0.25 m² de organismos sésiles y sustratos, promediados a lo largo de las temporadas con datos, por localidad ordenados de norte a sur.

Localidad	Algas (%)	Invertebrados Sésiles (%)	Sustratos (%)
PE	41.7	15.6	42.7
EP	64.2	16.0	19.8
CS	66.2	3.9	29.9
LP	68.5	16.3	15.2
LR	76.5	1.2	22.3
CH	29.3	3.7	67.0

Tabla 5: Zona Intermareal Alta. Porcentajes de cobertura en 0.25 m² de organismos sésiles y sustratos, promediados a lo largo de las temporadas con datos, por localidad ordenados de norte a sur.

Localidad	Algas (%)	Invertebrados Sésiles (%)	Sustratos (%)
PE	6.3	3.4	90.4
EP	19.7	2.1	78.2
CS	32.8	7.5	59.7
LP	31.2	9.9	58.9
LR	27.9	2.1	70.0
CH	2.2	0.2	97.6

Tabla 6. Zona Intermareal Baja. Abundancias relativas en 0.25 m² de las clases más dominantes de organismos móviles, promediadas a lo largo de las temporadas con datos, por localidad ordenados de norte a sur.

Localidad	Gastropoda (%)	Malacostraca (%)	Echinoidea (%)
PE	62.3	37.7	0.0
EP	40.5	10.8	41.8
CS	59.1	34.0	5.6
LP	44.9	6.4	47.1
LR	23.9	14.7	50.2
CH	98.9	0.5	0.2

Tabla 7. Zona Intermareal Media. Abundancias relativas en 0.25 m² de las clases más dominantes de organismos móviles, promediadas a lo largo de las temporadas con datos, por localidad ordenados de norte a sur.

Localidad	Gastropoda (%)	Malacostraca (%)	Echinoidea (%)
PE	70.5	28.8	0.0
EP	36.3	57.9	1.5
CS	80.9	7.8	9.7
LP	88.9	3.6	5.5
LR	58.1	24.0	13.9
CH	96.4	0.8	0.0

Tabla 8. Zona Intermareal Alta. Abundancias relativas en 0.25 m² de las clases más dominantes de organismos móviles, promediadas a lo largo de las temporadas con datos, por localidad ordenados de norte a sur.

Localidad	Gastropoda (%)	Malacostraca (%)	Echinoidea (%)
PE	94.8	4.1	1.1
EP	99.3	0.3	0.0
CS	99.1	0.2	0.0
LP	99.3	0.3	0.1
LR	99.7	0.2	0.0
CH	100.0	0.0	0.0

Tabla 9. Porcentajes de cobertura en 0.25 m² de organismos sésiles y sustratos, para los tres niveles de elevación, promediados según las temporadas de los cinco años por localidad ordenados de norte a sur.

Elevación	Temporadas	Localidad	Algas (%)	Invertebrados Sésiles (%)	Sustratos (%)
A) Zona Intermareal Baja	Enero: cálidas	PE	-	-	-
		EP	-	-	-
		CS	71.8	6.6	21.6
		LP	57.1	35.5	7.4
		LR	84.4	0.7	14.9
		CH	46.4	3.4	5.2
	Agosto: frías	PE	-	-	-
		EP	-	-	-
		CS	83.0	5.0	12.0
		LP	48.2	41.1	10.7
		LR	89.1	1.1	9.8
		CH	57.3	4.4	38.3
B) Zona Intermareal Media	Enero: cálidas	PE	-	-	-
		EP	-	-	-
		CS	60.2	3.6	36.2
		LP	63.7	17.1	19.2
		LR	69.7	0.9	29.4
		CH	30.7	0.9	68.4
	Agosto: frías	PE	-	-	-
		EP	-	-	-
		CS	73.4	4.3	22.3
		LP	74.3	15.3	10.4
		LR	84.8	1.5	13.7
		CH	27.9	6.5	65.6
C) Zona Intermareal Alta	Enero: cálidas	PE	-	-	-
		EP	-	-	-
		CS	27.7	4.7	67.6
		LP	30.5	3.7	65.8
		LR	27.7	0.9	71.4
		CH	0.3	0.0	99.7
	Agosto: frías	PE	-	-	-
		EP	-	-	-
		CS	39.0	10.9	50.1
		LP	32.1	17.2	50.7
		LR	28.1	3.5	68.4
		CH	4.0	0.5	95.5

Tabla 10. Abundancias relativas en 0.25 m² de organismos móviles, para los tres niveles de elevación, promediadas según las temporadas de los cinco años por localidad ordenados de norte a sur.

Elevación	Temporadas	Localidad	Gastropoda (%)	Malacostraca (%)	Echinoidea (%)
A) Zona Intermareal Baja	Enero: cálidas	PE	-	-	-
		EP	-	-	-
		CS	54.6	36.2	8.1
		LP	53.9	8.0	36.2
		LR	14.2	15.9	57.7
		CH	98.8	0.6	0.2
	Agosto: frías	PE	-	-	-
		EP	-	-	-
		CS	63.6	31.8	6.3
		LP	29.9	3.7	65.4
		LR	40.0	12.7	37.9
		CH	99.3	0.3	0.2
B) Zona Intermareal Media	Enero: cálidas	PE	-	-	-
		EP	-	-	-
		CS	84.0	9.9	5.3
		LP	92.8	2.5	4.6
		LR	63.8	22.1	11.9
		CH	92.9	1.6	0.0
	Agosto: frías	PE	-	-	-
		EP	-	-	-
		CS	77.2	5.2	15.1
		LP	84.3	5.0	6.6
		LR	51.2	26.4	16.2
		CH	99.9	0.0	0.0
C) Zona Intermareal Alta	Enero: cálidas	PE	-	-	-
		EP	-	-	-
		CS	99.9	0.1	0.0
		LP	98.8	0.4	0.1
		LR	99.8	0.2	0.0
		CH	99.9	0.0	0.0
	Agosto: frías	PE	-	-	-
		EP	-	-	-
		CS	98.1	0.3	0.0
		LP	99.8	0.2	0.0
		LR	99.6	0.2	0.0
		CH	100.0	0.0	0.0

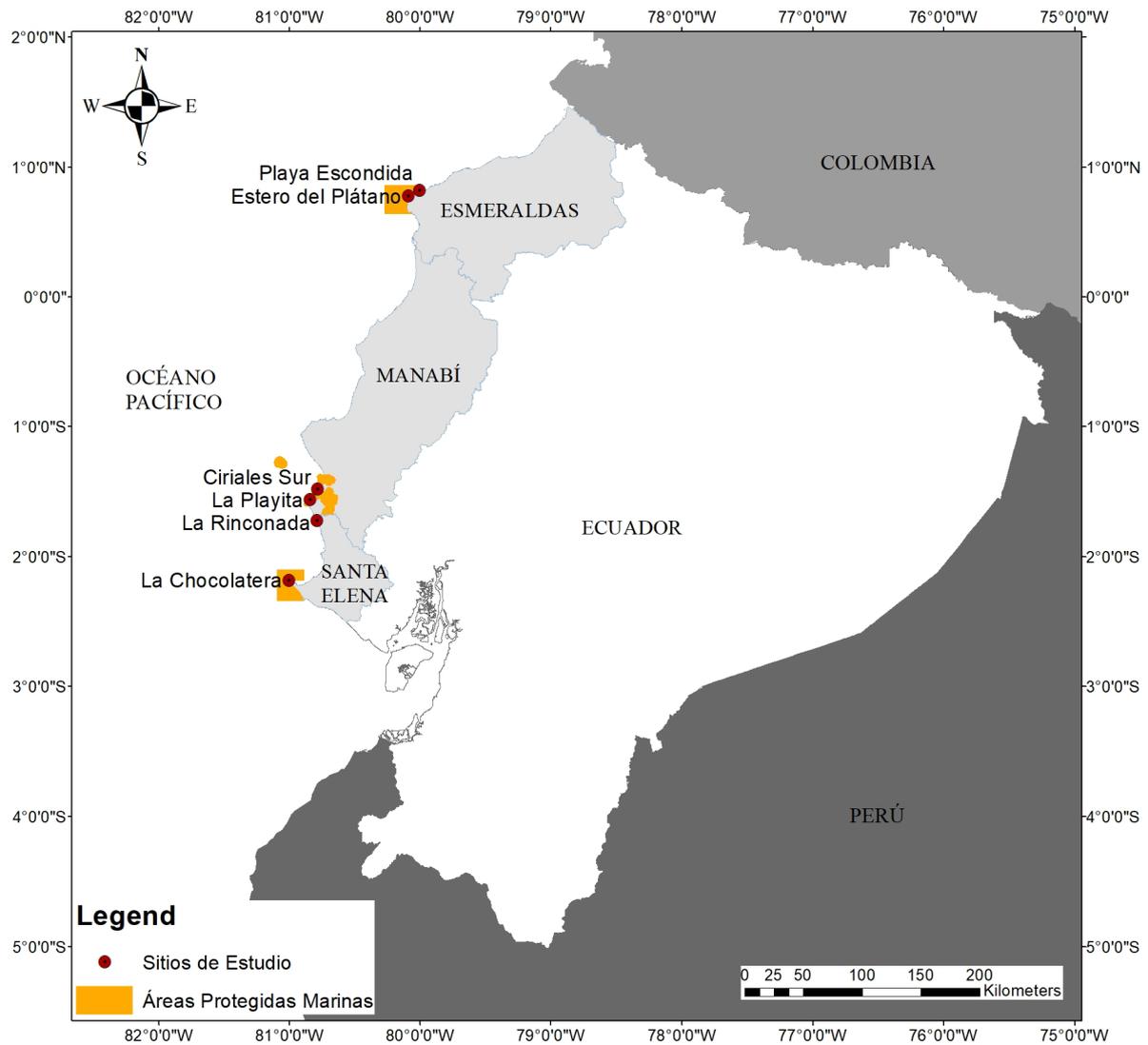


Figura 1. Mapa con la ubicación de los seis sitios de estudio (rojo) a lo largo de la costa ecuatoriana continental. Las zonas costeras sombreadas corresponden a las tres provincias donde se ubicaron nuestros sitios de estudio, mientras que los recuadros amarillos corresponden a las Áreas Protegidas Marinas cercanas: Reserva Marina Galera San Francisco en Esmeraldas, Parque Nacional Machalilla en Manabí, y Reserva de Producción de Fauna Marino-Costera Puntilla de Santa Elena en Santa Elena.

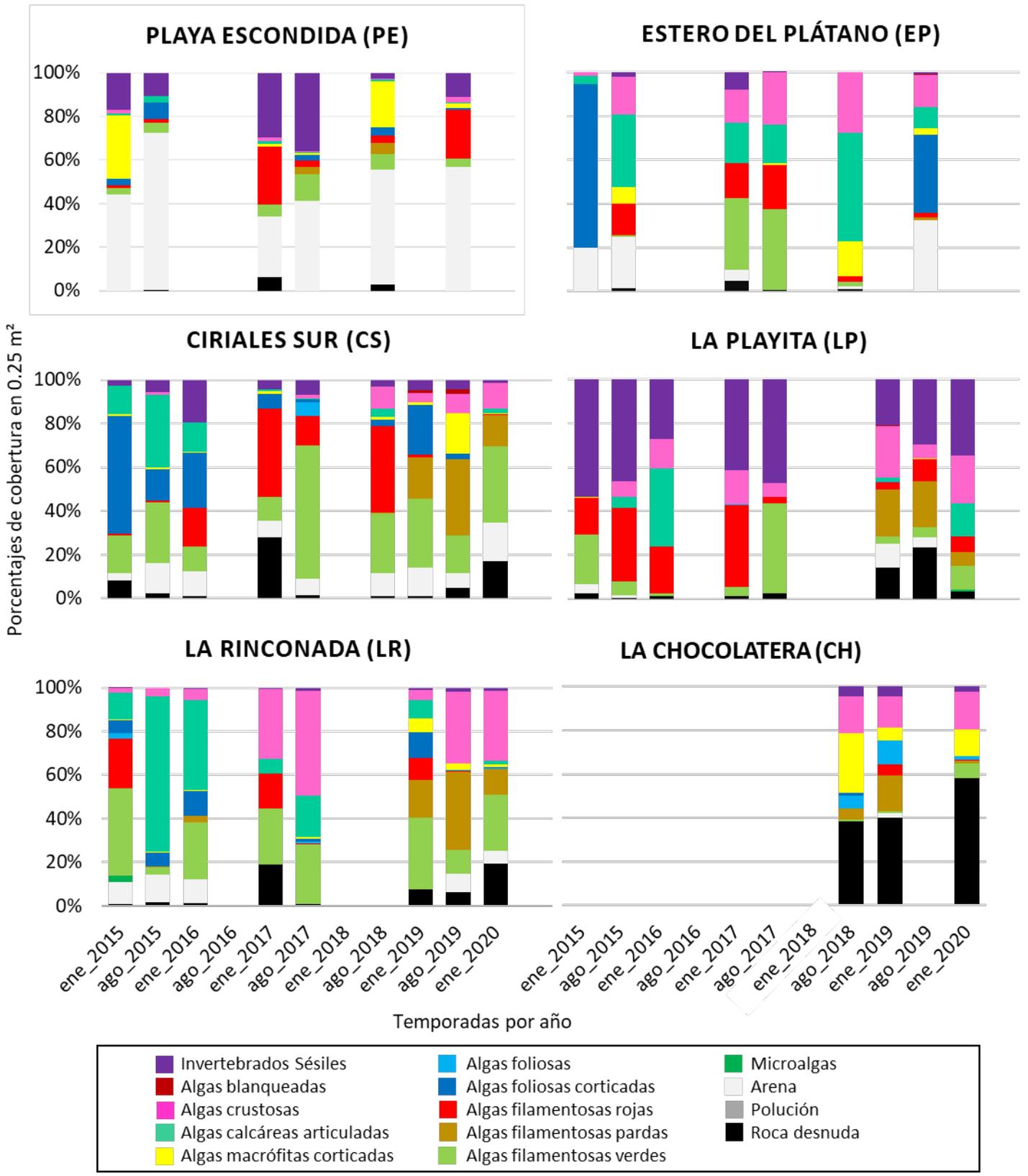


Figura 2. Zona Intermareal Baja. Porcentajes de cobertura promedio de los grupos funcionales de algas, invertebrados sésiles y tipo de sustrato en las 11 temporadas de estudio y por localidad.

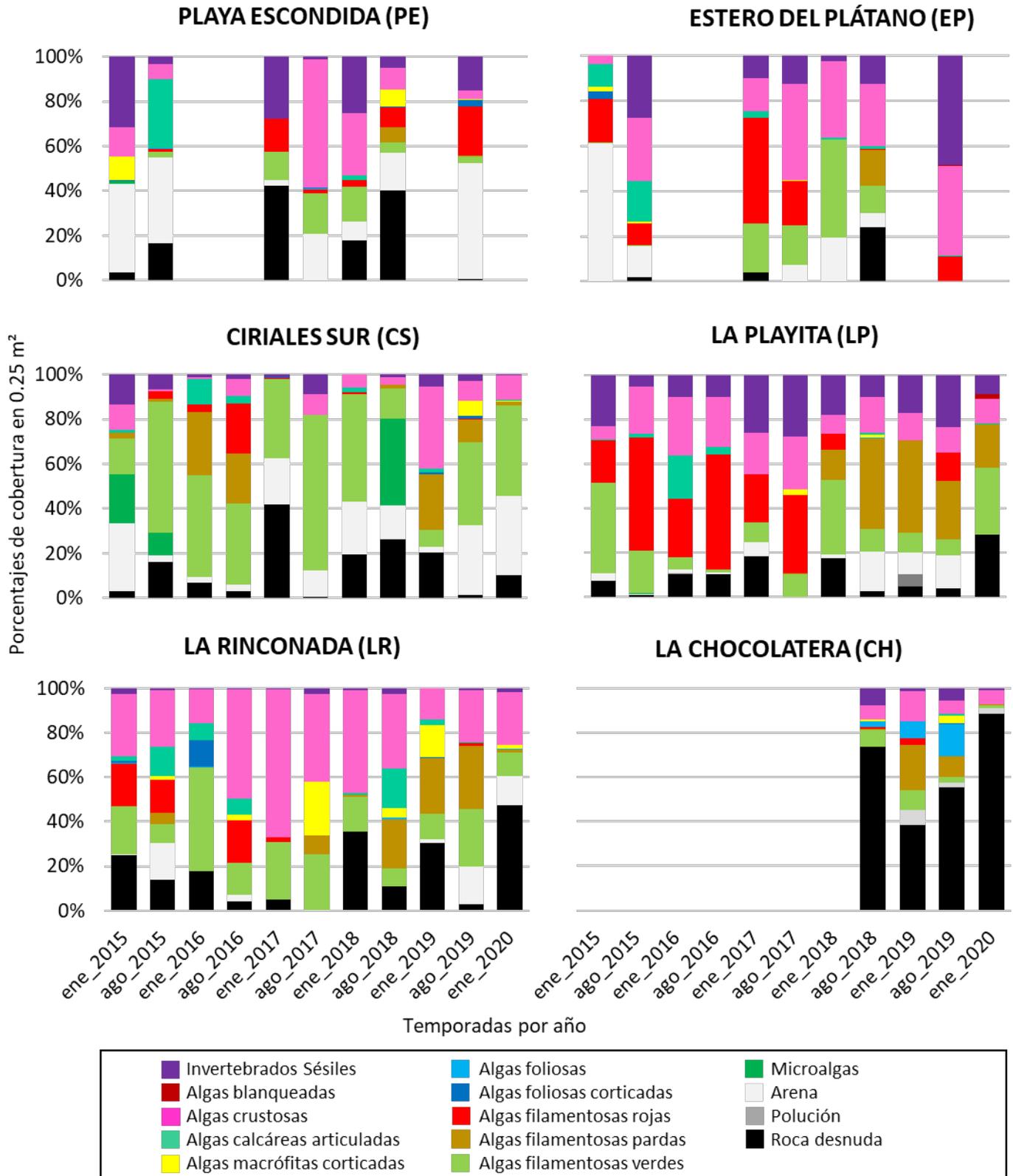


Figura 3. Zona Intermareal Media. Porcentajes de cobertura promedio de los grupos funcionales de algas, invertebrados sésiles y tipo de sustrato en las 11 temporadas de estudio y por localidad.

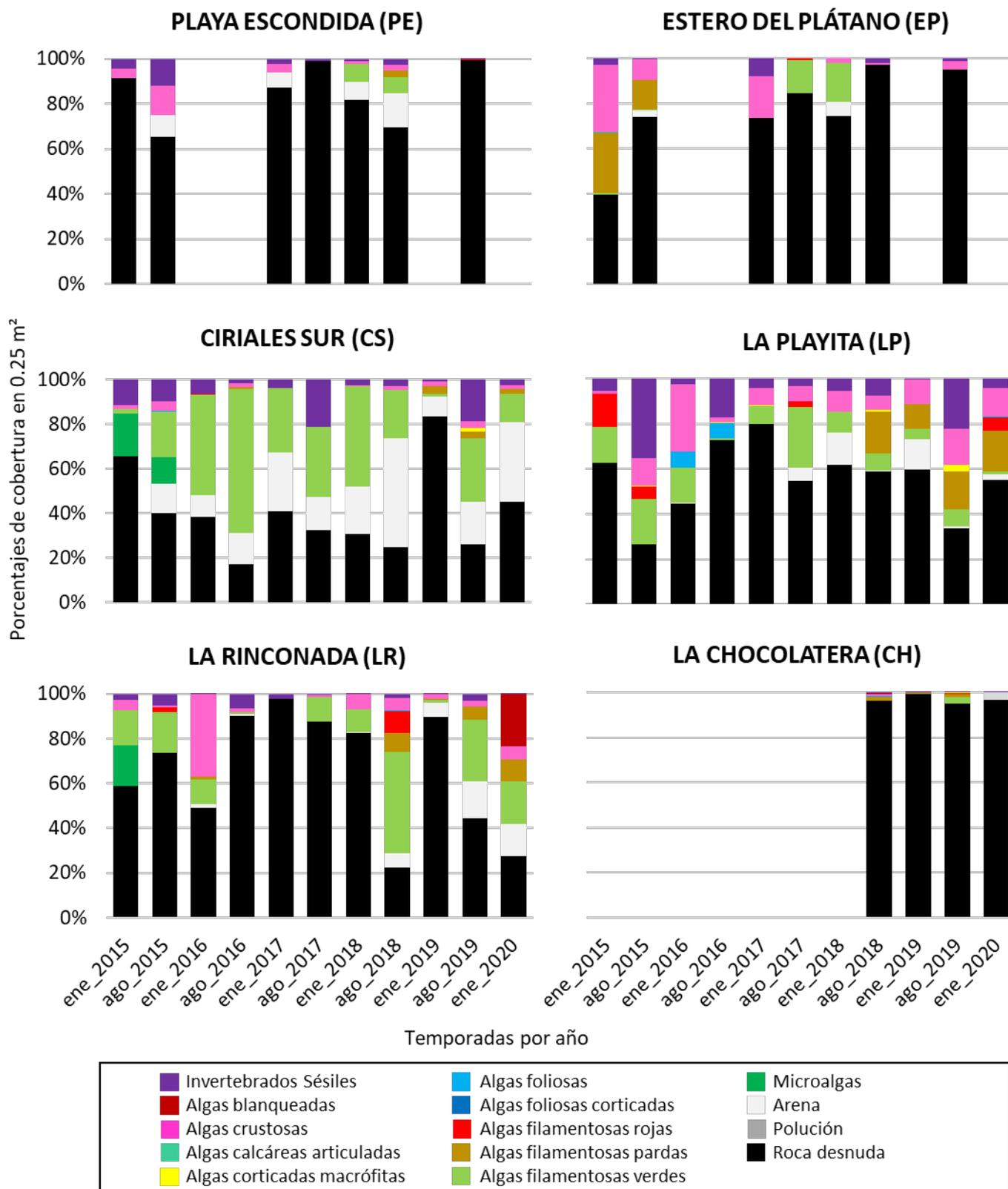


Figura 4. Zona Intermareal Alta. Porcentajes de cobertura promedio de los grupos funcionales de algas, invertebrados sésiles y tipo de sustrato en las 11 temporadas de estudio y por localidad.

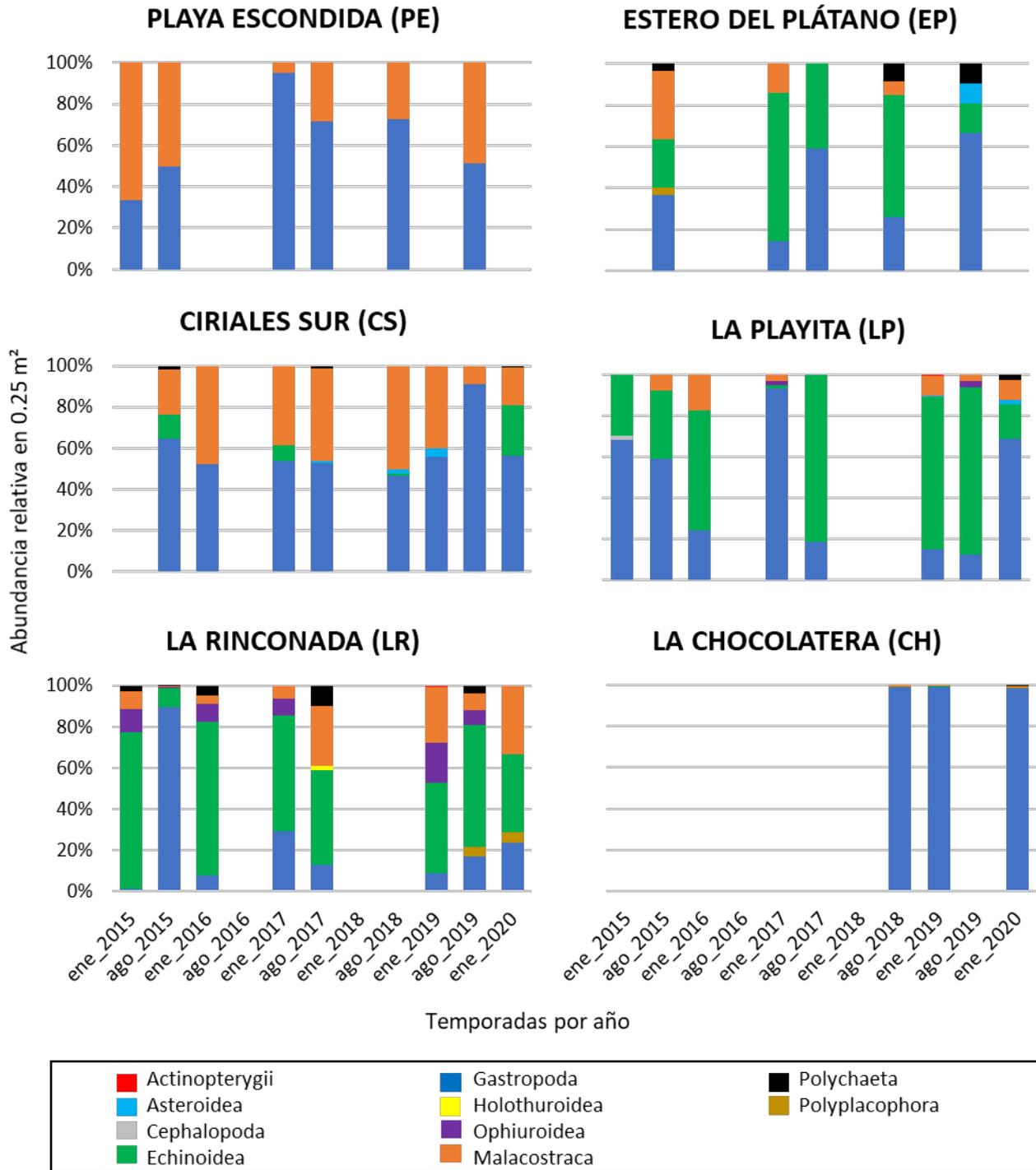


Figura 5. Zona Intermareal Baja. Abundancia relativa (%) en 0.25 m² de las clases de organismos móviles en las 11 temporadas de estudio y por localidad.

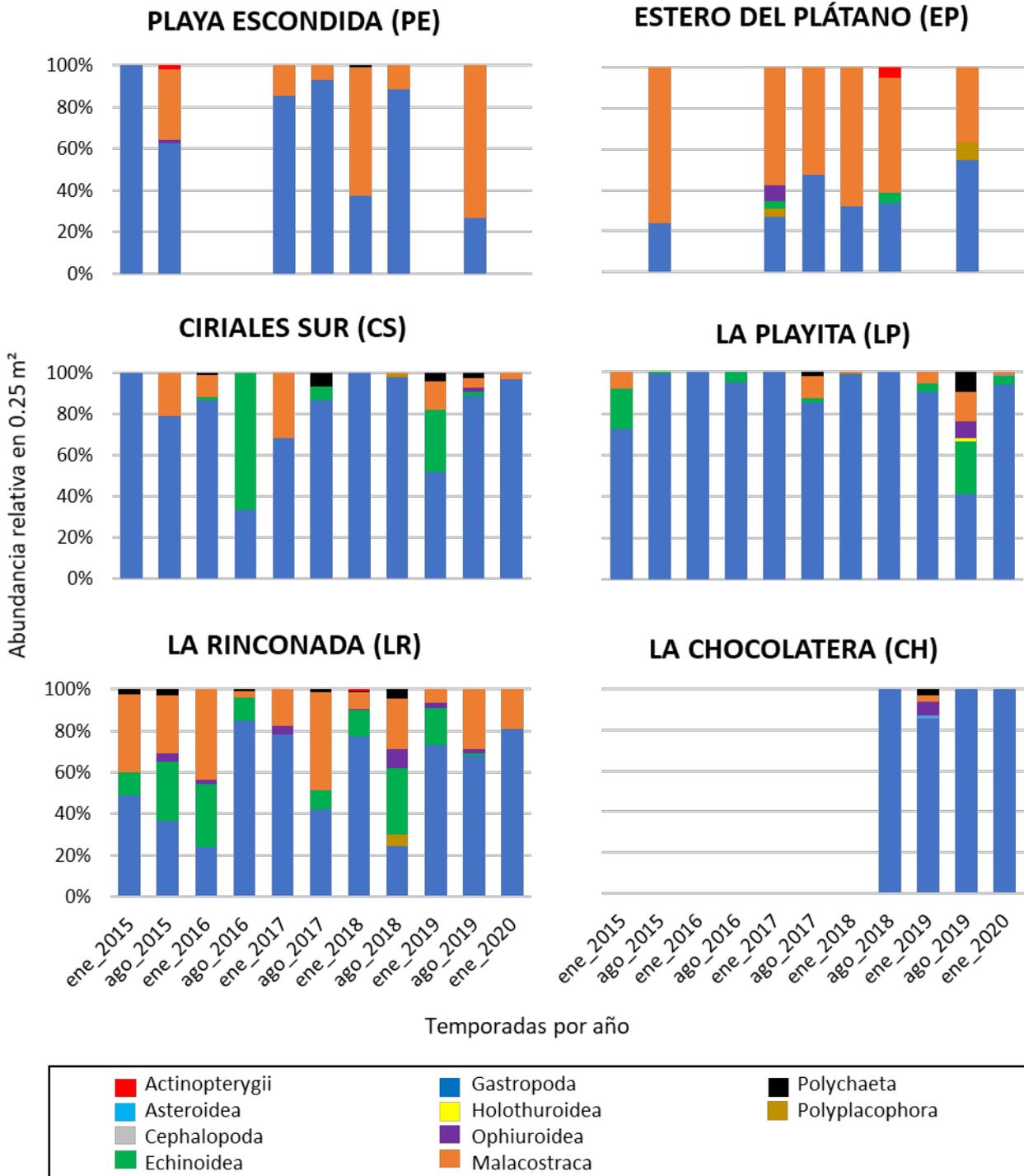


Figura 6. Zona Intermareal Media. Abundancia relativa (%) en 0.25 m² de las clases de organismos móviles en las 11 temporadas de estudio y por localidad.

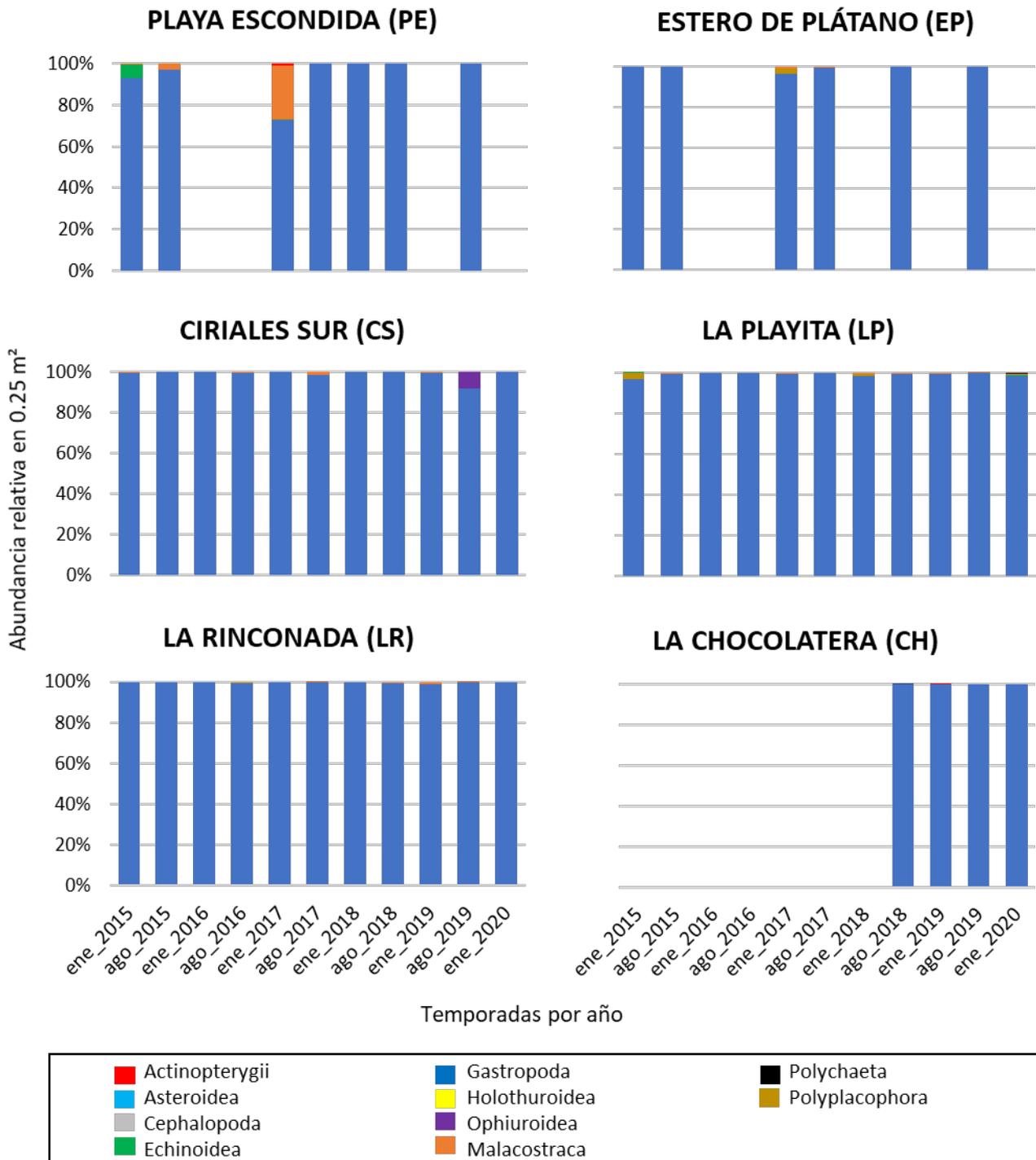


Figura 7. Zona Intermareal Alta. Abundancia relativa (%) en 0.25 m² de las clases de organismos móviles en las 11 temporadas de estudio y por localidad.

ANEXO 1: LISTA DE ESPECIES REGISTRADAS DURANTE LOS CINCO AÑOS DE ESTUDIO EN LAS SEIS LOCALIDADES DEL ECUADOR CONTINENTAL JUNTO CON SUS RESPECTIVAS CLASIFICACIONES EN TIPOS DE SUSTRATO, GRUPOS FUNCIONALES DE ALGAS Y CATEGORÍAS TAXONÓMICAS

CATEGORÍA	TAXÓN/AGRUPACIÓN
SUSTRATOS	TIPO DE SUSTRATO
Arena	Arena
Polución	Polución
Coral muerto	Roca desnuda
Balanos muertos	Roca desnuda
Roca desnuda	Roca desnuda
ALGAS	GRUPO FUNCIONAL
<i>Amphiroa</i> sp.	Algas articuladas calcáreas
<i>Corallina officinalis</i>	Algas articuladas calcáreas
<i>Jania</i> sp.	Algas articuladas calcáreas
Alga filamentosa parda no identificada (blanqueada)	Algas blanqueadas
Alga filamentosa verde no identificada (blanqueada)	Algas blanqueadas
Alga incrustante no identificada (blanqueada)	Algas blanqueadas
<i>Amphiroa</i> sp. (blanqueada)	Algas blanqueadas
<i>Corallina officinalis</i> (blanqueada)	Algas blanqueadas
<i>Jania</i> sp. (blanqueada)	Algas blanqueadas
Alga incrustante parda no identificada (blanqueada)	Algas blanqueadas
Alga incrustante parda no identificada	Algas crustosas
Alga incrustante verde no identificada	Algas crustosas
Alga incrustante roja no identificada	Algas crustosas
Alga incrustante (<i>Lythophyllum</i> sp.)	Algas crustosas
<i>Hildenbrandia</i> sp.	Algas crustosas
<i>Ralfsia</i> sp. (incrustante negra)	Algas crustosas
Alga filamentosa parda no identificada	Algas filamentosas pardas
Alga filamentosa roja no identificada	Algas filamentosas rojas
Alga filamentosa verde no identificada	Algas filamentosas verdes
<i>Ulva</i> sp.	Algas foliosas
<i>Caulerpa racemosa</i>	Algas foliosas corticadas
<i>Caulerpa sertularioides</i>	Algas foliosas corticadas
<i>Dictyota</i> sp.	Algas foliosas corticadas
<i>Padina</i> sp.	Algas foliosas corticadas
<i>Rhodomenia</i> sp.	Algas foliosas corticadas
<i>Ahnfeltia svensonii</i>	Algas macrófitas corticadas
Alga carnosa no identificada	Algas macrófitas corticadas
Alga carnosa parda no identificada	Algas macrófitas corticadas
Alga ramificada no identificada	Algas macrófitas corticadas

<i>Chondrus</i> sp.	Algas macrófitas corticadas
<i>Codium</i> sp.	Algas macrófitas corticadas
<i>Colpomenia sinuosa</i>	Algas macrófitas corticadas
<i>Galaxura</i> sp.	Algas macrófitas corticadas
<i>Gelidium</i> sp.	Algas macrófitas corticadas
<i>Gracilaria salicornia</i>	Algas macrófitas corticadas
<i>Hypnea</i> sp.	Algas macrófitas corticadas
<i>Laurencia</i> sp.	Algas macrófitas corticadas
<i>Sargassum</i> sp.	Algas macrófitas corticadas
Vesículas llenas de gas de <i>Sargassum</i> sp.	Algas macrófitas corticadas
Capa de diatomeas no identificadas	Microalgas
INVERTEBRADOS SÉSILES	FILO
<i>Diopatra</i> sp.	Annelida
Poliqueto individual no identificado	Annelida
Sabellaridae	Annelida
<i>Chthalamus</i> sp.	Arthropoda
<i>Lepas anatifera</i>	Arthropoda
<i>Megabalanus coccopoma</i>	Arthropoda
<i>Megabalanus peninsularis</i>	Arthropoda
<i>Notochthamalus</i> sp.	Arthropoda
Bryozoo blanco	Bryozoa
<i>Actinostella</i> sp.	Cnidaria
<i>Anthopleura mariscalii</i>	Cnidaria
<i>Anthopleura</i> sp.	Cnidaria
<i>Bunodosama</i> sp.	Cnidaria
<i>Carijoa riisei</i>	Cnidaria
<i>Lophogorgia</i> sp.	Cnidaria
<i>Palythoa tuberculosa</i>	Cnidaria
<i>Tubastraea coccinea</i>	Cnidaria
<i>Zoanthus danae</i>	Cnidaria
<i>Zoanthus</i> sp.	Cnidaria
Ascidia blanca no identificada	Chordata
<i>Balanus</i> sp.	Crustacea
<i>Pocillipes elegans</i>	Crustacea
<i>Tetraclita</i> sp.	Crustacea
<i>Brachidontes adamsianus</i>	Mollusca
Huevos de Lapa	Mollusca
Huevos de <i>Nerita</i> sp.	Mollusca
Mejillón grande no identificado	Mollusca
Mejillón pequeño no identificado	Mollusca
Ostra morada no identificada	Mollusca

Ostras diminutas no identificadas	Mollusca
<i>Parapholas</i> sp.	Mollusca
Vermetidae	Mollusca
Esponja blanca no identificada	Porifera
Esponja blanquecina no identificada	Porifera
<i>Haliclona</i> sp.	Porifera
<i>Tedania</i> sp.	Porifera
INVERTEBRADOS MÓVILES	
MOLLUSCA	CLASE
<i>Octopus</i> sp.	Cephalopoda
<i>Acanthais brevidentata</i>	Gastropoda
<i>Anachis fluctuata</i>	Gastropoda
<i>Anachis rugulosa</i>	Gastropoda
Caracol de mar no identificado	Gastropoda
Caracol rayas verdes no identificado	Gastropoda
<i>Cerithium browni</i>	Gastropoda
<i>Cerithium uncinatum</i>	Gastropoda
Churito café delgado no identificado	Gastropoda
Churo café pequeño no identificado	Gastropoda
Churo mediano no identificado	Gastropoda
Churo negro pequeño no identificado	Gastropoda
<i>Columbella fuscata</i>	Gastropoda
<i>Columbella haemastoma</i>	Gastropoda
<i>Columbella major</i>	Gastropoda
<i>Columbella</i> sp.	Gastropoda
<i>Conus chaldaeus</i>	Gastropoda
<i>Conus nux</i>	Gastropoda
<i>Conus</i> sp.	Gastropoda
<i>Crepidula</i> sp.	Gastropoda
<i>Crucibulum</i> sp.	Gastropoda
<i>Dolabrifera dolabrifera</i>	Gastropoda
<i>Doriprismatica sedna</i> (<i>Glossodoris sedna</i>)	Gastropoda
<i>Elysia diomedea</i>	Gastropoda
<i>Fissurella</i> sp.	Gastropoda
<i>Fissurella virescens</i>	Gastropoda
<i>Gemophos gemmatus</i>	Gastropoda
<i>Gemophos sanguinolentus</i> (<i>Cantharus sanguinolentus</i>)	Gastropoda
<i>Glossodoris dalli</i>	Gastropoda
<i>Hexaplex princeps</i>	Gastropoda
<i>Hiponix</i> sp.	Gastropoda
<i>Littorina</i> sp. (<i>Echinolittorina</i> sp.)	Gastropoda

<i>Lottia mímica</i>	Gastropoda
<i>Lottia</i> sp.	Gastropoda
<i>Malea ringens</i>	Gastropoda
<i>Mancinella triangularis (Acanthais triangularis)</i>	Gastropoda
<i>Nassarius</i> sp.	Gastropoda
<i>Navanax aenigmaticus</i>	Gastropoda
<i>Nerita funiculata</i>	Gastropoda
<i>Nerita scabricosta</i>	Gastropoda
<i>Nerita</i> sp.	Gastropoda
<i>Onchidella</i> sp.	Gastropoda
<i>Parvanachis nigricans</i>	Gastropoda
<i>Planaxis planicostatus</i>	Gastropoda
<i>Pleuroploca princeps</i>	Gastropoda
<i>Plicopurpura columellaris</i>	Gastropoda
<i>Siphonaria</i> sp.	Gastropoda
<i>Stramonita biserialis</i>	Gastropoda
<i>Tegula panamensis</i>	Gastropoda
<i>Thais planospira</i>	Gastropoda
<i>Turbo saxosus</i>	Gastropoda
<i>Vasula melones</i>	Gastropoda
<i>Vasula speciosa</i>	Gastropoda
<i>Acanthochitona hirudiniformis</i>	Polyplacophora
<i>Chiton stokesii</i>	Polyplacophora
ECHINODERMATA	CLASE
<i>Heliaster cumingi</i>	Asteroidea
<i>Pharia pyramidata</i>	Asteroidea
<i>Phataria unifascialis</i>	Asteroidea
<i>Echinometra vanbrunti</i>	Echinoidea
Erizo pardo no identificado	Echinoidea
<i>Eucidaris thouarsii</i>	Echinoidea
<i>Lytechinus semituberculatus</i>	Echinoidea
<i>Tripneustes depressus</i>	Echinoidea
<i>Holothuria imitans</i>	Holothuroidea
<i>Isostichopus fuscus</i>	Holothuroidea
<i>Ophiocoma aethiops</i>	Ophiuroidea
CRUSTACEA	CLASE
Ácaro rojo no identificado	Malacostraca
Anfípodos	Malacostraca
<i>Calcinus explorator</i>	Malacostraca
Camarón rubio no identificado	Malacostraca
Cangrejo araña	Malacostraca

<i>Coenobita compressus</i>	Malacostraca
Crustáceo desconocido no identificado	Malacostraca
Crustáceo pequeño no identificado	Malacostraca
<i>Eriphia granulosa</i>	Malacostraca
<i>Eriphides hispida</i>	Malacostraca
<i>Eurypanopeus planus</i>	Malacostraca
<i>Grapsus grapsus</i>	Malacostraca
<i>Ligia</i> sp.	Malacostraca
<i>Ocypode gaudichaudi</i>	Malacostraca
<i>Ozius vereauxii</i>	Malacostraca
<i>Pachygrapsus transversus</i>	Malacostraca
ANNELIDA	CLASE
<i>Eurythoe complanata</i>	Polychaeta
Gusano en tubo no identificado	Polychaeta
Gusano serpenteante no identificado	Polychaeta
<i>Nereis</i> sp.	Polychaeta
<i>Xenoturbellaria</i> sp.	Polychaeta
PECES	CLASE
Sculpin	Actinopterygii