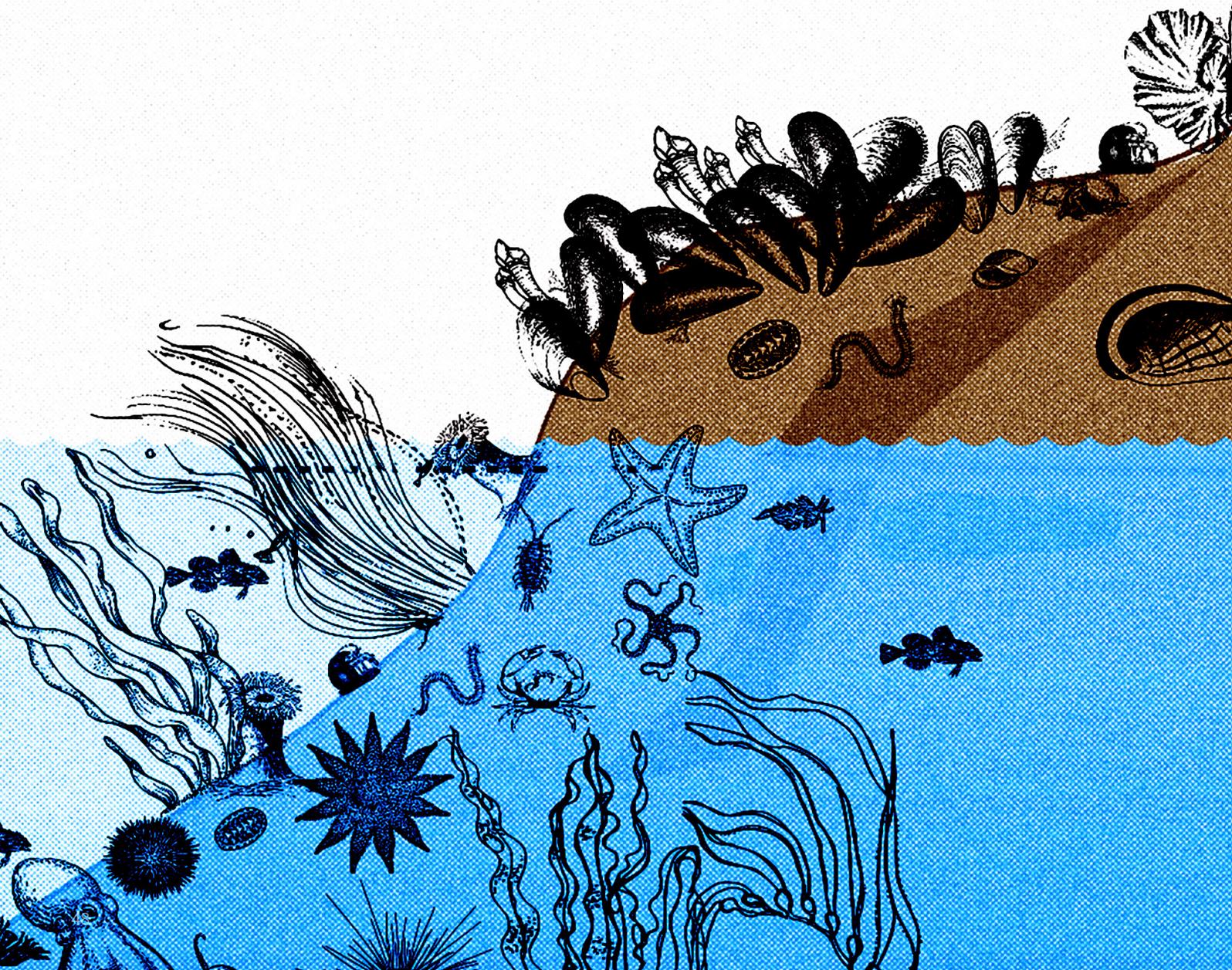
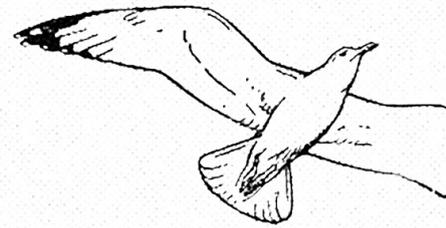


"LA VIDA EN LA ZONA INTERMAREAL:

ADAPTACIONES EN UN ECOSISTEMA CAMBIANTE"

OSMAR R. ARAUJO-LEYVA¹, JULIO LORDA
SOLÓRZANO¹, MARCO ANTONIO MORIEL SÁENZ²,
SEBASTIÁN RUIZ MEJÍA¹, ALEJANDRO GONZALEZ
ROJAS¹, LUCÍA TONALLI DURAZO SANDOVAL¹





¹Universidad Autónoma de Baja California, Facultad de Ciencias, Baja California, México. Carretera Transpeninsular 3917, 22860, Ensenada.

²Universidad Autónoma de Baja California, Facultad de Ciencias Marinas, Baja California, México. Carretera Transpeninsular 3917, 22860, Ensenada.

RESUMEN

El ecosistema intermareal es una zona costera que se encuentra entre las mareas alta y baja. Esta zona es extremadamente importante, debido a que es el hogar de una gran cantidad de organismos marinos que dependen de las condiciones específicas de esta área para sobrevivir.

Las características de las zonas intermareales son tan distintas que es difícil comparar un acantilado rocoso con una marisma lodosa o incluso una pradera de pastos estuarinos. ¿Pero qué tienen en común estos ecosistemas a lo largo del mundo? La zona intermareal es la franja de tierra que se encuentra entre la línea de marea alta y la marea baja en la costa, y es un hábitat importante para muchas especies de plantas y animales, estos organismos que viven allí deben ser capaces de adaptarse a cambios extremos en las condiciones ambientales y dado la interacción del ser humano con estas áreas, hoy en día es uno de los hábitats más perturbados y amenazados del planeta.

La importancia de la zona intermareal radica en su papel como zona de transición entre los ecosistemas terrestres y marinos, y en su contribución a la biodiversidad global. En la zona intermareal se pueden encontrar una gran variedad de especies, como algas, crustáceos, moluscos, gusanos, aves costeras y migratorias, entre otras. Estas especies son importantes para la cadena alimentaria y contribuyen a la pesca y la acuicultura local de cada región. Además, la zona intermareal desempeña un papel crucial en la protección de la costa, ya que ayuda a prevenir la erosión costera y reduce la energía de las olas. Las plantas y animales que viven en la zona intermareal también son importantes para la purificación del agua y la absorción de nutrientes. El ecosistema intermareal es un área increíblemente importante que tiene un impacto significativo en el medio ambiente y en la vida de las personas. Es fundamental que se proteja y conserve para garantizar su supervivencia y su papel crítico en el ecosistema global.

ABSTRACT

The intertidal ecosystem is a coastal zone that is found between the high and low tides. This zone is extremely important because it is home to a large quantity of marine organisms that depend on the specific conditions of this area to survive.

The characteristics of the intertidal zones are so different that it is difficult to compare a rocky cliff with a mudflat, or even a seagrass meadow. But what do these ecosystems have in common across the world? The intertidal zone is a strip of land that is found between the high and low tide coast, and it is an important habitat for many species of plants and animals. The organisms that live there must be capable of adapting to extreme changes in the environmental conditions. Given the interactions of humans in these environments, nowadays these habitats are one of the most disturbed and threatened habitats on the planet.

The importance of the intertidal zone lies in its role as a transition zone between the terrestrial and marine ecosystems, and to their contribution to the global biodiversity. In the intertidal zone, it is possible to find a great variety of species, from algae, crustaceans, mollusks, worms and fish to coastal and migratory birds. These species are important to the trophic chain and contribute to the local fisheries and aquaculture of each region. Further, the intertidal zone performs a crucial role in the protection of the coast since it prevents coastal erosion and reduces the energy of the upcoming waves. The plants and animals that live in the intertidal zone are also important in the purification of water and nutrient absorption. The intertidal ecosystem is an incredibly important area that has a significant impact on the environment and the lives of people. It is fundamental to protect and conserve these areas to guarantee their survival and their critical role in the global ecosystem.



Palabras clave: Intermareal, ecología, biodiversidad

Keywords: intertidal, ecology, biodiversity

Introducción

El océano es un ecosistema caracterizado por su magnitud de hábitats, organismos y características físicas, tales como las mareas, las costas rocosas y las costas lodosas/arenosas. Dentro de la variedad de ecosistemas marinos que existen, el intermareal es uno de los más interesantes, puesto que cambia sus características según el área geográfica donde se ubique, lo que permite que se puedan catalogar como un intermareal que presenta desde llanas planicies de arena, hasta alzados precipicios junto a la costa (Raffaelli y Hawkins, 1995). Este ecosistema es considerado la última barrera que existe entre el mar y la vida terrestre, por ello, no es extraño encontrar una gran cantidad de especies. Estos singulares organismos han desarrollado sofisticadas adaptaciones para poder sobrevivir allí, debido a que la compleja dinámica del intermareal se caracteriza por poseer períodos oscilantes de mareas, uno de ellos se encuentra totalmente cubierto de agua durante algunas horas del día, mientras poco a poco la marea va disminuyendo paulatinamente hasta descubrir por completo decenas de metros mar costa. Por lo tanto, las criaturas que lo habitan han sobrevivido adaptándose a condiciones tanto del medio acuático, como habilidades para resistir periodos largos de sequedad o periodos semiacuáticos, así como a los cambios en el reacondo del sedimento (Airoidi y Cinelli, 1997).

Dentro de estas adaptaciones podemos encontrarnos a caracoles que pueden conservar la humedad durante las mareas bajas; almejas y mejillones que de la misma forma se cierran hasta que el agua aumente lo suficiente y les permita respirar y obtener alimento; además de algunas más complejas como la de algunos cangrejos que logran producir burbujas con su boca cuando están en tierra, esto con la intención de aérear sus branquias y obtener el oxígeno suficiente para sobrevivir durante los periodos que la marea se encuentra baja. De esta forma se puede comprender que el intermareal es un ecosistema complejo, pero aun con la cercanía y la interacción que los seres humanos tenemos con las costas, desconocemos muchas de sus características, formas, fauna y los cambios que estamos generando ante la misma presión que provocamos al habitar la costa, como la constante contaminación, el cambio de uso al construir y otras como suma de nuestras

actividades como el constante incremento de la temperatura debido al cambio climático. Por ende, este artículo tiene el objetivo de describir de manera sencilla las principales características de la zona intermareal, los organismos más comunes que habitan ahí y los retos a los que nos enfrentamos para poder conservar estas áreas tan ricas en nichos y biodiversidad, esto tomando como ejemplo las costas de Baja California, México.

¿QUÉ ES EL INTERMAREAL Y POR QUÉ ES TAN IMPORTANTE?

La zona intermareal representa la línea entre el mar y la tierra, esta zona es tan compleja debido a que su forma y dinámica cambia drásticamente según el área donde se observe, sin embargo a pesar de que una zona llena de rocas, cientos de metros de arena y lodos cubiertos de pastos no parecen compartir características similares, todas ellas tienen puntos medios o de "transición" en donde podemos encontrar plantas y animales con adaptaciones y funciones similares para habitar allí, por ende a continuación se enlistan algunas de las características más importantes que poseen de manera similar todos los tipos de zonas intermareal:

- 1. Biodiversidad:** Es uno de los ecosistemas más biodiversos del mundo, ya que es el hogar de una gran variedad de plantas y animales, muchos de los cuales son únicos y no se encuentran en ningún otro lugar.
- 2. Alimentación:** El ecosistema intermareal es una fuente importante de alimento para muchos animales, incluyendo aves, peces y otros organismos marinos.
- 3. Ciclos de nutrientes:** Los sedimentos de la zona intermareal contienen una gran cantidad de nutrientes que son esenciales para el crecimiento de las plantas y los animales. Los procesos de descomposición y reciclaje de nutrientes en la zona intermareal son cruciales para mantener la productividad del ecosistema costero.
- 4. Protección de la costa:** Las plantas y los animales que habitan en el ecosistema intermareal ayudan a proteger la costa contra la erosión y las tormentas, ya que sus raíces y hábitos de alimentación contribuyen a la estabilidad de la tierra y la absorción de agua.

5. Investigación científica: El ecosistema intermareal es un área de gran interés para los científicos y los investigadores, puesto que es un lugar único para estudiar cómo los organismos marinos interactúan entre sí y con su entorno.
6. Recreación: Las personas también pueden disfrutar del ecosistema intermareal mediante actividades recreativas como la observación de aves, la pesca y el senderismo.

LA MAREA, EL OLEAJE Y LA ZONACIÓN: ARQUITECTOS DE LA ZONA INTERMAREAL

A lo que llamamos “marea” es el ascenso y descenso periódico del nivel del mar en nuestras costas. Este ciclo incesante afecta no solo a los océanos, sino también a los ecosistemas costeros y a la vida que habita en ellos. Imaginen las costas rocosas, donde las poderosas olas del mar chocan constantemente contra las rocas. Estas playas son como un lienzo natural esculpido por la fuerza del tiempo y la marea. Desde pequeñas gravillas hasta grandes piedras rodadas, las rocas aquí varían en tamaño y forma, y esta diversidad es el resultado del constante embate de las olas. Este fenómeno, llamado zonación, es clave en el mundo de la ecología costera. Las especies que habitan en estas áreas son moldeadas por la intensidad y duración de la exposición al oleaje. La zonación se manifiesta en dos dimensiones: horizontal y vertical (McNeill, 2010).

Horizontalmente, si caminamos a lo largo de la costa durante la marea baja, notaremos parches distintos de vida marina y vegetación. En ambos sentidos, paralelo y perpendicular a la línea de la costa, veremos diferencias notables en la distribución de seres vivos, nivel: inferior, medio y superior) (Fig. 2)

Sin embargo, este asombroso fenómeno no es tan evidente en todos los ecosistemas intermareales. Para observarlo en su máxima expresión, debemos sumergirnos en el mundo de las playas rocosas, donde la zonación se presenta de manera más prominente. Pero no se limita solo a estas costas; podemos encontrar indicios de zonación en otros tipos de intermareal si prestamos suficiente atención (Fig. 6)

Así que, la próxima vez que visiten la costa, miren más allá de las olas y las rocas. Observen a la vida marina que revela el asombroso fenómeno de la zonación en la naturaleza.

ADAPTACIONES EN UN ECOSISTEMA CAMBIANTE

Los animales y plantas en todos los ecosistemas han desarrollado una variedad de características que les permiten sobrevivir en su entorno particular (Molles, 2016). Por ejemplo, algunos han desarrollado una mayor cantidad de grasa y músculo para resistir ambientes fríos (Allen, 1877). Sin embargo, en el ecosistema intermareal, donde las condiciones cambian constantemente, tanto los animales como las plantas requieren adaptaciones específicas para su supervivencia. Estas adaptaciones se pueden categorizar en seis tipos principales: físicas,

defensas químicas, de comportamiento, reproductivas, mutualistas y fisiológicas.

- A. Adaptaciones físicas: Este tipo de adaptaciones se refiere a las características del cuerpo o la construcción de estructuras que permiten a los organismos enfrentar los desafíos físicos de su hábitat, como la fuerza del oleaje o la desecación (Peterson, 1991). Ejemplos de estas adaptaciones incluyen a las numerosas espinas del erizo rojo (*Strongylocentrotus franciscanus*) (Fig. 3I), las cuales cumplen un papel de protección tanto hacia depredadores como a traumas físicos del ambiente, pues al momento en el que una espina del erizo se rompe, esta absorbe cierta fuerza para suavizar el impacto hacia el cuerpo esférico (Strathmann, 1981). De manera parecida, las algas coralinas (*Corallina officinalis*) (Fig. 3C) cuentan con cuerpos calcificados duros que les otorgan resistencia y partes plásticas que les brindan elasticidad, ambas funcionando como un conjunto para evitar que la fuerza de olas las desprenda de las rocas en las que crecen (Graham et al., 2016; Denny y Rey, 2016).
- B. Adaptaciones de defensa química: En este tipo de adaptaciones, los seres vivos pueden emplear diversas sustancias químicas para evadir a sus depredadores o para cazar presas (Pawlik, 1993). Algunos ejemplos notables incluyen las anémonas fluorescentes (*Anthopleura xanthogrammica*) (Fig. 3M), que disponen de células especiales capaces de inyectar veneno en sus presas, permitiéndoles atraparlas y consumirlas (Pechenik, 2015). Por otro lado, los gusanos anillados de fuego (*Amphinomidae*: género *Eurythoe*) (Fig. 3N) producen toxinas tanto para protegerse de depredadores como para liberar espinas alrededor de su cuerpo, aumentando su defensa (Verdes et al, 2018). Además, los pulpos (*Octopus bimaculatus*) (Fig. 3J) han desarrollado la capacidad de expulsar chorros de tinta viscosa, una ingeniosa estrategia para confundir a sus depredadores y ganar el tiempo necesario para escapar y esconderse (Derby, 2014).
- C. Adaptaciones de comportamiento etológico: Estas adaptaciones se refieren a los comportamientos que los organismos exhiben en relación con su ambiente y otros individuos, ya sean de su misma especie o diferentes, y pueden ser tanto positivos como negativos (Quesada et al., 2014). Por ejemplo, las estrellas ocre (*Pisaster ochraceus*) (Fig. 3E), que habitan en áreas de aguas poco profundas y expuestas a una mayor radiación solar, han desarrollado una estrategia inteligente. Cuando desean evitar daños graves, se trasladan hacia regiones sombreadas, buscando refugio debajo de rocas o láminas de algas (Burnaford y Vasquez, 2008). Por otro lado, las colonias de anémonas clonales (*Anthopleura elegantissima*) (Fig. 1) muestran un comportamiento agresivo cuando entran en contacto con una colonia diferente. Esto da inicio a una especie de “guerra lenta” entre ambas colonias, que se manifiesta como un espacio vacío

- entre ellas donde ninguna puede crecer debido a la presencia de la otra (Ayre y Grosberg, 2005).
- D. Estrategias Reproductivas: Estas estrategias son utilizadas tanto por animales como por plantas para generar descendencia (Wangensteen *et al.*, 2017). Un ejemplo de esto es el cerdo de mar (género *Aplidium*) (Fig. 3Ñ), un organismo colonial con la capacidad de reproducirse de manera asexual, lo que significa que no requiere de otro individuo para engendrar descendencia. Esta reproducción asexual se logra a través de la división de un individuo en dos, resultando en dos nuevos individuos idénticos entre sí, con algunas pequeñas variaciones dependiendo de las condiciones ambientales (Nakauchi, 1982). Los pastos marinos (género *Phyllospadix*) (Fig. 3A) liberan su polen en el agua, aprovechando el movimiento de la marea y el oleaje para dispersarlo y así polinizar a otros pastos, dando lugar a la generación de nuevas semillas (Cox *et al.*, 1992). Por otro lado, los percebes (*Pollicipes polymerus*) (Fig. 3F) son hermafroditas, es decir, poseen órganos reproductivos tanto masculinos como femeninos. Esta característica es ventajosa debido a que, al ser organismos sésiles que no pueden desplazarse, maximizan sus posibilidades de tener descendencia al poder reproducirse con cualquier otro percebe cercano (Yusa *et al.*, 2012). Además, los percebes cuentan con un pene especialmente largo en proporción a su cuerpo, lo que les permite alcanzar a otros percebes vecinos (Plough *et al.*, 2014). Estas adaptaciones, combinadas con el hermafroditismo y su incapacidad para moverse, resultan esenciales para maximizar su supervivencia.
- E. Adaptaciones Mutualistas: A través de la evolución y la adaptación, algunas especies han desarrollado relaciones de cooperación mutua para aumentar sus posibilidades de supervivencia (Bedgood *et al.*, 2020). Por ejemplo, animales como las medusas velero (*Veleva veleva*) y las anémonas (por ejemplo, el género *Anthopleura*) albergan microalgas en sus células, lo que les otorga su característico y llamativo color (Fig. 3L, M). Estas algas proporcionan glucosa, mientras que las anémonas y medusas velero ofrecen un entorno protegido para que las algas puedan sobrevivir (dentro de sus tejidos) (Suggett *et al.*, 2012; Trench, 1988).
- F. Adaptaciones Fisiológicas: Este último tipo de adaptaciones a menudo resulta el más difícil de determinar, ya que involucra cambios en el metabolismo de los organismos para hacer frente a condiciones ambientales cambiantes, como las variaciones en la salinidad, temperatura y niveles de oxígeno (Schubert *et al.*, 2017). Por ejemplo, los cangrejos costeros rayados (*Pachygrapsus crassipes*) (Fig. 3K) tienen la capacidad de ajustar su metabolismo para mantener un equilibrio adecuado de sal en sus cuerpos, lo que evita daños celulares y les permite sobrevivir en entornos con niveles de salinidad inusualmente altos o bajos (Jones, 1941).

En el caso de algunos gusanos cacahuete (clase Sipuncula) (Fig. 5D), enfrentan desafíos relacionados con la baja concentración de oxígeno en su entorno, como en el lodo de los manglares. Estos organismos han desarrollado mecanismos que les permiten sobrevivir durante largos períodos en condiciones de estrés, produciendo ciertas sustancias que respaldan el funcionamiento de sus órganos a pesar de la escasez de oxígeno (Teo *et al.*, 2000).

INTERMAREAL ROCOSO

Las playas rocosas son una zona visualmente dominada por el impacto de las olas sobre las rocas, brindando un espectáculo de agua y espuma saltando en todas direcciones. Están construidas a partir de un conjunto de rocas que pueden variar desde el tamaño de una pelota de golf hasta murallas que alcanzan varios metros de altura. Sin embargo, el intermareal rocoso se encuentra localizado únicamente en la parte en la que la marea alta cubre totalmente la playa con agua marina y donde la marea baja la deja al descubierto del aire, al igual que el resto de zonas intermareales (Smith y Smith, 2007). Cuando la marea baja, salen al descubierto algunas formaciones rocosas que funcionan como charcas o pozas en las que se almacena el agua presente durante la marea alta (Molles, 2016). Dentro de estas pozas se presentan condiciones notablemente diferentes a las que se encuentran las rocas totalmente expuestas al aire y las que tiene el mar abierto, funcionando como un hábitat único a pequeña escala (Smith y Smith, 2007). La gran cantidad de sitios disponibles y sometidos bajo a distintas condiciones ambientales es lo que permite que una gran variedad de animales y plantas puedan vivir en los espacios por encima, debajo y entre las rocas del intermareal, los cuales han evolucionado con diferentes formas de sobrevivir a las condiciones cambiantes de este ecosistema (Fig. 1).

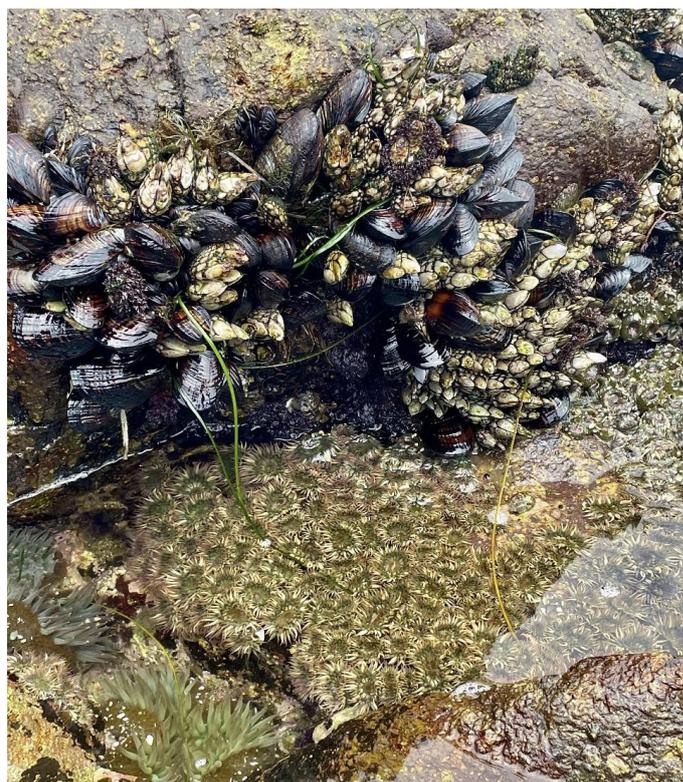


Figura 1. Paisaje típico de una poza de marea en las costas de California durante la marea baja.

CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES DEL INTERMAREAL ROCOSO

En los ecosistemas intermareales, cuando la marea es alta y la mayor parte del intermareal está cubierta por agua, la vida que se establece ahí se encuentra bajo condiciones totalmente marinas. Sin embargo, en los momentos en los que la marea es baja, tanto las rocas como los animales y plantas quedan al descubierto del aire, lo que significa un cambio brusco en todas las características del ambiente. De forma general existen tres grandes retos que enfrentan los animales y plantas en el intermareal rocoso.

El primer gran reto al que se enfrentan los habitantes del intermareal rocoso es la falta de humedad (deseccación). Una vez la marea deja descubierta la zona intermareal, el agua de la superficie rápidamente se comienza a evaporar gracias a la exposición a la luz y la temperatura. Los altos niveles de luz pueden ocasionar desde un mínimo daño, como quemaduras solares a las que sufre el ser humano cuando visitamos la playa, o incluso alcanzar el extremo de provocar la muerte por insolación en los animales y plantas (Molles, 2016). Por otro lado, la temperatura en zonas tropicales, el agua de las pozas se puede calentar por encima de la temperatura del mar. Mientras que en regiones más templadas el ambiente terrestre alcanza temperaturas inferiores que las que tiene el agua del mar (Miller y Spoolman, 2009; Smith y Smith, 2007).

El segundo reto es la salinidad, las pozas de marea al estar expuestas al sol llegan a perder agua en forma de vapor, lo que ocasiona que las cantidades de sal en las pozas aumente por encima de normal, este suceso suele ser fatal para los animales y plantas que no sean resistentes al cambio. De igual forma pueden verse atrapadas en un fenómeno contrario, ya que pueden recibir agua que no proviene del mar, como lo puede

ser agua de la desembocadura de un río o directamente de la lluvia, lo que disminuye la concentración de sal en las pozas (Molles, 2016).

Por último, el tercer reto es la fuerza ejercida por la acción de las olas, este factor es importante, puesto que restringe y/o favorece a los habitantes del intermareal rocoso. Smith y Smith (2007) enlistan varios tipos de efectos que tienen las olas sobre este ambiente, algunos de ellos como: la acumulación de alimento (nutrientes y microalgas) hacia la costa, favoreciendo a las algas y animales filtradores, el movimiento constante de las algas marinas evita que den sombra por tiempos prolongados, aumentando la diversidad de algas que la habitan, además la fuerza de impacto de las olas favorece el arrastre de los habitantes del intermareal, reduciendo la depredación de ciertos animales y aumentando la disponibilidad de espacios vacíos, lo que permite que sean habitados por otras algas o animales.

FLORA Y FAUNA DEL INTERMAREAL ROCOSO

Los animales y plantas (como algas) están adaptados para soportar cambios bruscos del intermareal rocoso, principalmente a los dos de los tres grandes retos en el intermareal: desecación y oleaje. Uno de los efectos vistos debido a la dinámica de la marea (oleaje) es una distribución particular de los animales y algas en sitios específicos del ambiente (Fig. 2). En California los caracoles de mar (Fig. 3H), lapas, algas rojas (Fig. 3C) y verdes (Fig. 3B) son habitantes del intermareal superior, el intermareal medio se encontrará dominado por percebes pequeños (Fig. 3F), mientras que en la inferior mejillones (Fig. 3F), algas pardas (Fig. 3D), percebes grandes y gasterópodos (Fig. 3G). Por último, el intermareal inferior presenta algas pardas en forma de lámina (laminarias) o pastos marinos (Fig. 3A) (Southward, 1958; Miller y Spoolman, 2009).

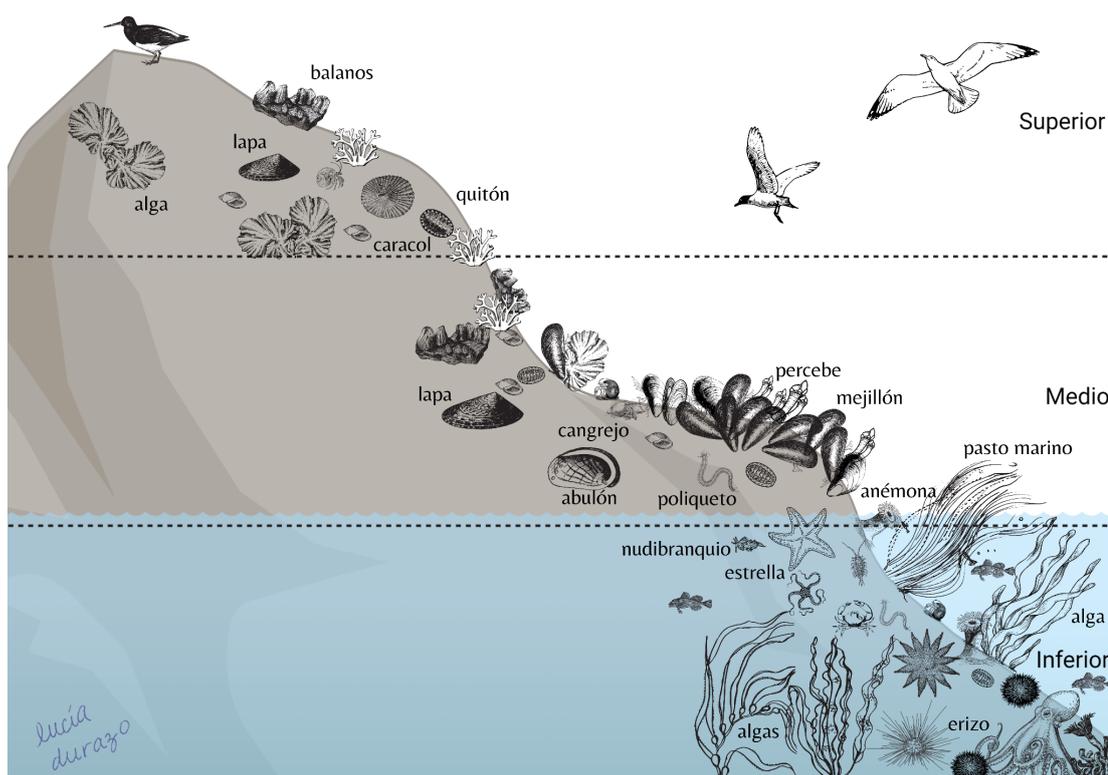


Figura 2. Distribución espacial de la flora y fauna en un intermareal rocoso. Adaptado de "Mountain 2", por BioRender.com (2023).

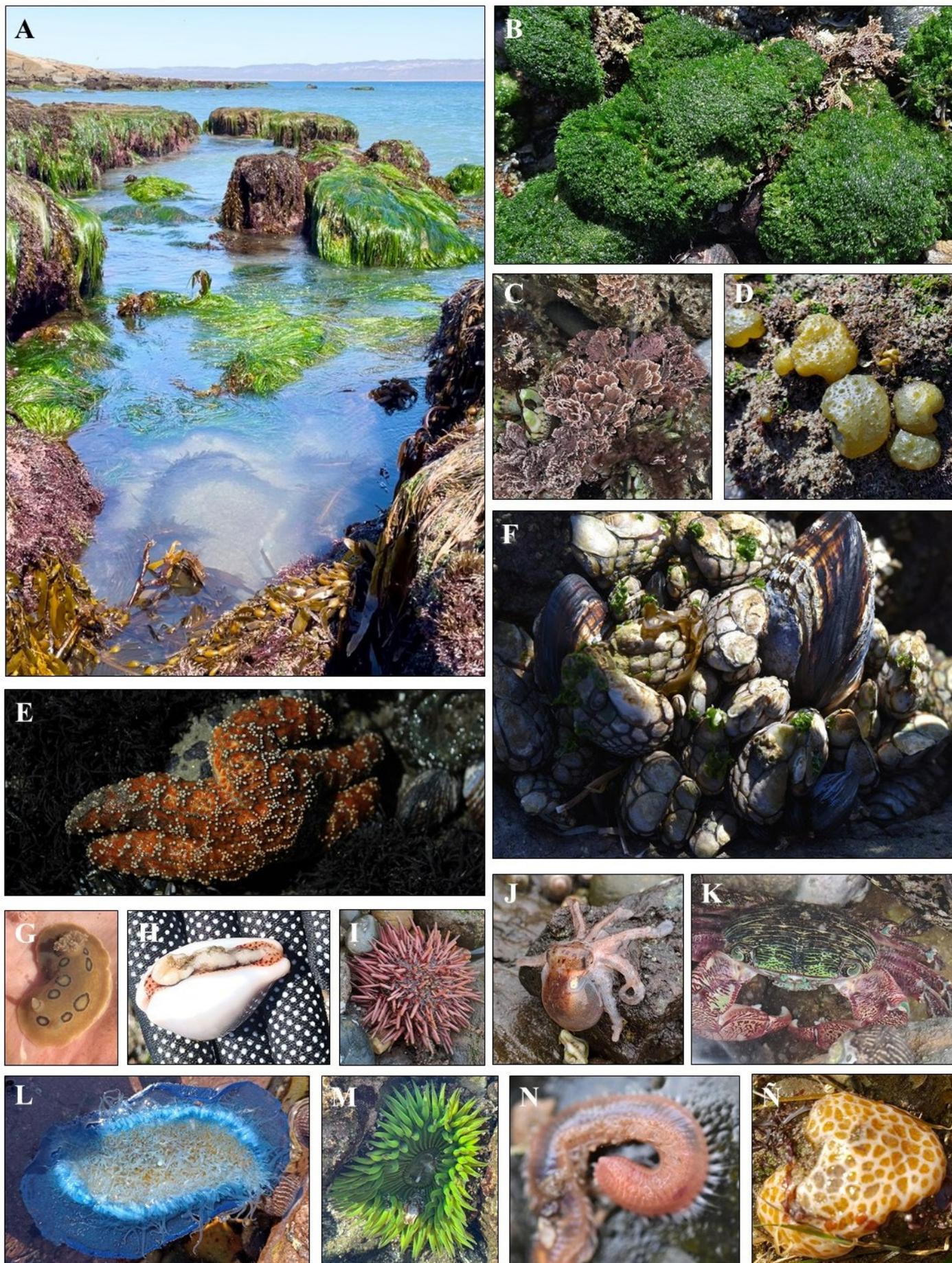


Figura 3. Diferentes algas y animales del intermareal. (A) Diferentes algas pardas, rojas y un pasto marino. (B) Alga verde en tapete (clorófitas). (C) Alga roja calcárea (rodofitas). (D) Alga parda globular (feofíceas). (E) Estrella de mar (asteroideos). (F) Percebes (cirripedos) y mejillones (gasterópodos). (G) Babosa de mar (gasterópodo). (H) Caracol marino (gasterópodo). (I) Erizo de mar (equinoideos). (J) Pulpo (cefalópodo). (K) Cangrejo de costa (decapodo). (L) "Médula" (cnidario) (M) Anémona (cnidario). (N) gusanos anillados (poliquetos). (Ñ) Chorro de mar (ascidia).

Para afrontar los grandes retos del intermareal rocoso, los animales y algas marinas han desarrollado distintas estrategias. Para evitar la desecación, los animales optan por moverse a sitios donde haya pozas de marea o sitios con menor temperatura, como las lapas y caracoles de mar (Fig. 3H).

Para soportar el movimiento de la marea los animales forman un “pegamento” hecho de grasas y proteínas o secretan moco para unirse a las rocas, por ejemplo los percebes y balanos (Fig. 3F) (Gohad *et al.*, 2014; Smith, 2002). Otros animales que tienen estrategias similares son los mejillones, que forman filamentos parecidos a cabellos para pegarse en las rocas, y al mismo tiempo unirse con otros individuos de su misma especie (McCartney, 2021). La estrategia de formar un pegamento también la poseen las algas, lo que les ayuda a mantenerse fijas a las rocas. Aunque de forma general, las algas para soportar el oleaje presentan en su cuerpo una serie de formas que les permite aguantar el golpeo de las olas, como costra, arbusto (Fig. 3B) o corteza, y materiales que las vuelven extremadamente elásticas, flexibles y resistentes (Graham *et al.*, 2016).

Sobrevivir a las inclemencias del intermareal va más allá de solo contar con un cuerpo resistente a la agresividad del ambiente, si no que también se necesita contar con la colaboración de otros organismos vecinos, que en conjunto aumenten las posibilidades de sobrevivir. Existen diferentes tipos de interacciones, principalmente hay dos tipos: negativas y positivas. Las negativas consisten en donde al menos uno de los involucrados se perjudica, un ejemplo es el caso de la depredación, como las anémonas (Fig. 3M) al alimentarse de cualquier animal que se encuentre cerca (Quesada *et al.*, 2014), otro caso es de las babosas de mar que consumen algas rojas y verdes (Fig. 3B y 3C) (Winkler y Dawson, 1963). En cambio, las relaciones positivas consisten en generar un ambiente en el que ambos organismos se encuentren beneficiados sin afectar negativamente al otro, como el uso de conchas de caracoles por los cangrejos ermitaños para tener su característica caracola (Vázquez Aguilar, 2019) o los nutrientes que pueden aportar los desechos de los animales y que funcionan como un fertilizante para las algas (Graham *et al.*, 2016). En resumen, existen interacciones dinámicas entre los animales y algas del intermareal, estas interacciones han sido estudiadas por los científicos, en especial de depredadores que controlan a los herbívoros y que tienen un papel importante en el ecosistema, es decir, especies claves, un ejemplo son las estrellas de mar (Fig. 3E), que regulan las poblaciones de erizos y mejillones al consumirlos (Fig. 3I) (Power *et al.*, 1996; Paine, 1974).

Otros animales que también se pueden encontrar durante las mañanas y tardes en los alrededores o dentro del intermareal son aves playeras que se alimentan de los cangrejos, caracoles y gusanos marinos (Fig. 3K, 3H y 3N) (Recher, 1966). Además, otros visitantes de las pozas de marea igual de importantes que los antes mencionados, son peces, como charrascos, sargaceros, rocotes, chupapiedras, chafarrocas y gobios (Yoshiyama, Sassaman y Lea, 1986; Ruiz-Campos y Hammann, 1987). Hay casos excepcionales donde

podemos encontrar animales que normalmente no veríamos en el intermareal, como es el caso de las medusas (Fig. 3L) que llegan a la costa durante los fenómenos naturales conocidos como “El Niño” (Araya y Aliaga, 2018).

INTERMAREAL ESTUARINO

Los estuarios son zonas costeras parcialmente aisladas del mar que son definidas estrictamente por la mezcla de agua dulce con el agua salada del mar. Estas zonas se caracterizan por tener barreras naturales, como barras de arena, lo que impide la entrada de las olas al interior del estuario. A medida que los ríos llegan al mar, estos erosionan las rocas y el terreno, por lo que los estuarios presentan abundancia de lodos y arenas, lo que permite que sean zonas donde animales adaptados a alimentarse y habitar en lodos y arcillas proliferen.

Al igual que con otras zonas costeras de transición, los estuarios son zonas dinámicas y son dominadas por fenómenos físicos como las mareas, el oleaje y el flujo de agua salada. Esta última variable influye drásticamente en las condiciones ambientales que los organismos residentes tienen que soportar.

CARACTERÍSTICAS DE LOS AMBIENTES ESTUARINOS

En los estuarios, la cantidad de sal suele ser la característica más importante a la hora de definir a los estuarios (Kinne, 1966). La presencia (o ausencia) del flujo de agua dulce influye drásticamente en los niveles de salinidad del medio acuático. Esta puede venir de ríos o arroyos (en el último caso, es durante la época de lluvias que los estuarios reciben abundante agua dulce). La mezcla del agua dulce con la salada crea un tipo de agua denominada “salobre”, la cual presenta niveles de salinidad distintos a aquellos encontrados en el agua dulce o salada. Adicionalmente, el calor del sol, la profundidad y el movimiento del agua dentro de la laguna estuarina son variables ambientales que influyen de manera importante en los niveles de salinidad.

Por ejemplo, en zonas donde hay alta incidencia solar y el estuario tiene una baja profundidad, las temperaturas serán elevadas y la evaporación será alta, aumentando la concentración de sales (ver Acosta-Ruiz y Alvarez-Borrego, 1974 como ejemplo). De manera similar, la presencia de flujos de agua modifica las concentraciones de oxígeno, temperatura y turbidez del medio.

Molles (2016) menciona que el movimiento de la marea es el *corazón de los procesos ecológicos* de los estuarios. El arribo de mareas causa que lodos y arenas finas sean suspendidas, causando que el agua se vuelva turbia; también permite que oxígeno y nutrientes entren de nuevo al sistema. Más aún, el movimiento de las mareas permite que la materia vegetal residual sea transportada fuera del sistema.

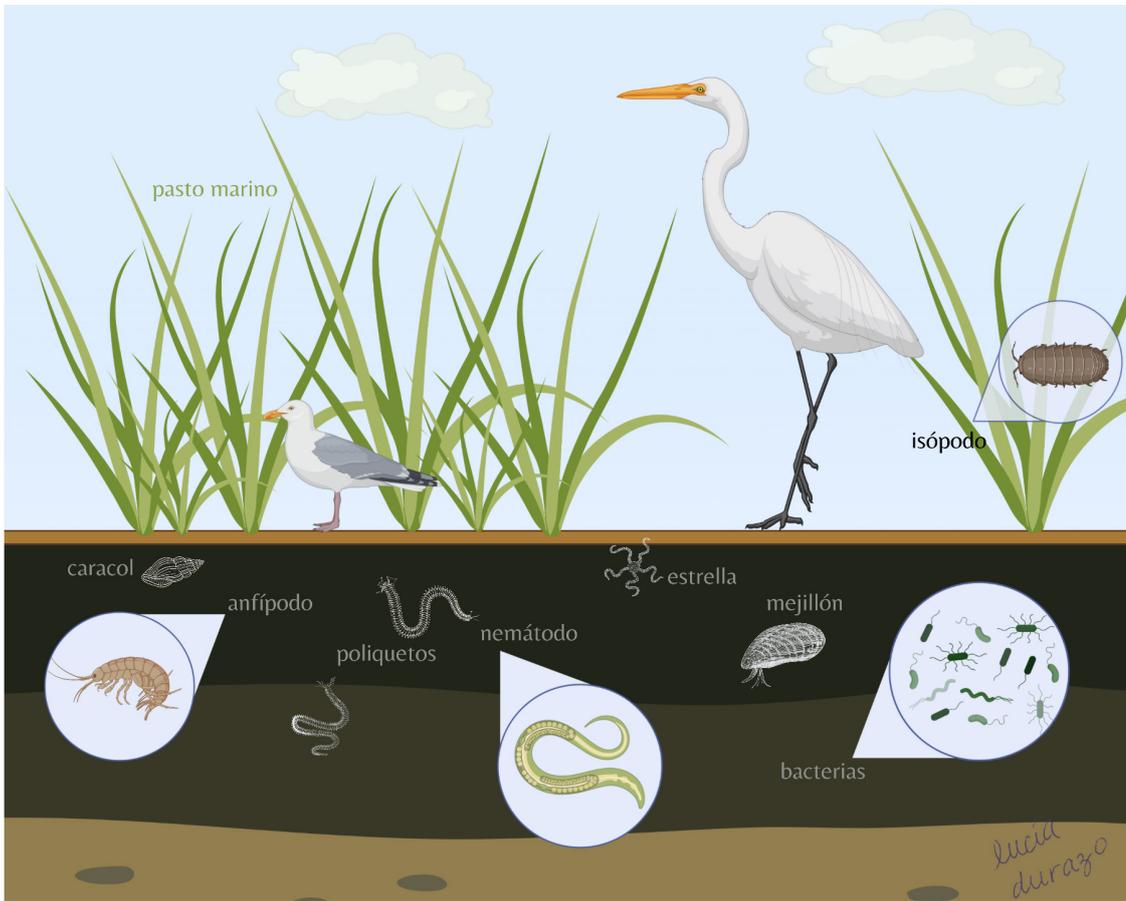


Figura 4. Distribución espacial de los organismos en un estuario en marea baja. Debajo de la superficie pueden habitar algunos caracoles, anfípodos, poliquetos, estrellas de mar y mejillones. En gran abundancia, las bacterias están presentes en los sedimentos de los estuarios e influyen drásticamente en la ecología del sistema. En la superficie se encuentra vegetación y aves marinas. Adaptado de "Soil profile (grassland)", por BioRender.com (2023).

Los niveles de oxígeno en el agua de los estuarios fluctúan durante el día e influyen bastante en la supervivencia y presencia de flora y fauna. Debido a que estos ambientes tienen materia vegetal en descomposición, microorganismos que la consumen influyen en que los niveles de oxígeno bajen y animales más grandes no sobrevivan. De manera opuesta, y especialmente durante el día, la actividad fotosintética causa que estos ambientes presenten altos niveles de oxígeno (Molles, 2016).

FLORA Y FAUNA EN LOS ESTUARIOS

Es importante recordar que para comprender a un animal o planta, es esencial analizar dónde vive y cuáles son las condiciones ambientales a las que se ha tenido que adaptar. En el caso del intermareal estuarino, es posible obtener una idea de las complejas adaptaciones que deben tener animales y plantas residentes para sobrevivir en estos ambientes dinámicos. Los organismos que habitan en los estuarios deben tener la capacidad de (1) soportar las condiciones presentes o (2) de alejarse de aquellas zonas poco óptimas para su supervivencia (Fig. 4). Es por ello que algunas especies han evolucionado para habitar toda su vida en las aguas estuarinas, mientras que otras sólo habitan en estos ambientes durante ciertas temporadas o etapas de su vida.

Animales que no tienen la capacidad de migrar como caracoles, gusanos marinos, almejas, crustáceos, algunos peces, estrellas de mar o anémonas han desarrollado adaptaciones para soportar los cambios de salinidad,

temperatura y niveles de oxígeno. Una gran cantidad de los animales residentes son capaces de regular sus niveles internos de sal o soportar los niveles de sal externos para sobrevivir en estos ambientes (Hill *et al.*, 2016).

A pesar de todo el conjunto de factores ambientales que los animales deben de estar adaptados para sobrevivir en estos ecosistemas, los estuarios presentan alta diversidad tanto de vertebrados como de invertebrados. Una gran cantidad de los invertebrados estuarinos son capaces de enterrarse y crear madrigueras. Dentro de los invertebrados es posible encontrar gusanos marinos (Fig. 5B, 5C, 5D y 5G), almejas, anémonas, pequeños crustáceos (Fig. 5E y 5F) y caracoles (Fig. 5H).

Estas zonas funcionan como sitios de refugio y alimentación de crías de peces y aves (tanto nativas como migratorias). En peces, debido a que los estuarios son zonas protegidas del oleaje y de depredadores, las crías de peces se pueden alimentar y crecer (Mendoza-Carranza y Rosales-Casian, 2002). Tanto aves migratorias como residentes se benefician de los estuarios por ser zonas de alimentación (Kwak y Zedler, 1997). Adicionalmente, especies migratorias requieren los estuarios como zona de descanso y de recuperación de energía para continuar su viaje (Brusca *et al.*, 2006).

Las plantas que viven en los ambientes estuarinos (Fig. 5A) deben tener las adaptaciones requeridas para sobrevivir en ambientes con altos niveles de sal (tanto en el agua como en el suelo). Es por ello que algunas plantas tienen la capacidad de secretar el exceso de sales a través de sus hojas o almacenarla en compartimientos especiales (Ustin, 1984).



Figura 5. Diferentes tipos de animales y plantas encontrados en estuarios. (A) Plantas estuarinas. (B y C) Gusanos marinos (poliquetos). (D) Gusano marino (sipuncúlido). (E y F) Crustáceos (anfípodos). (G) Gusano (nemátodo). (H) Caracol marino sin concha (gasterópodo). (I) ambiente estuarino de San Quintín, Baja California.

INTERMAREAL LODOSO

El intermareal de lodos y arena es el tipo más común de zona intermareal a lo largo del planeta. A primera vista, puede parecer una llanura desierta junto al mar, pero detrás de esa apariencia hay una gran cantidad de sucesos y procesos en marcha. La mayoría de la fauna se encuentra oculta bajo la gruesa arena y el agua cercana a la costa, mientras que la flora se limita al borde del mar, interactuando con los ecosistemas terrestres. Aunque este paisaje aparentemente desolado, en realidad alberga una diversidad de procesos que son de gran importancia para las aves, peces y otras plantas y animales que se han adaptado a vivir en este entorno. Las arenas y los lodos de esta zona tienen una gran cantidad de materia orgánica, esto crea un ambiente fangoso y blando que sumado a la interacción del oleaje y las mareas forman una alternancia entre estar cubierto y quedar expuesto al aire (Brenchley y Carlton, 1983). Aunque puede parecer un ambiente inhóspito, el intermareal lodoso desempeña un papel fundamental en los ecosistemas costeros. Los organismos que viven aquí contribuyen a los ciclos de nutrientes, actúan como alimento para otras especies y desempeñan funciones

importantes en la cadena alimentaria (Raffaelli y Hawkins, 1995).

CARACTERÍSTICAS DE LOS AMBIENTES ARENOSOS-LODOSOS

La característica más importante de estos ambientes es el tamaño de grano o tamaño de partícula, el tamaño que los granos de los lodos y arenas tengan va a ser la pauta de los diferentes microambientes para los organismos que viven en el intermareal. Los lodos más finos, como el limo o el fango, retienen más agua y pueden albergar una mayor diversidad de organismos, incluyendo pequeños invertebrados y larvas. Por otro lado, las arenas más gruesas, permiten una mejor circulación del agua y pueden ser el hábitat preferido por ciertas especies de invertebrados y peces (Anderson, 2008, Araujo-Leyva *et al.*, 2020). Por otro lado, el tamaño de grano también puede influir en la composición de la comunidad de organismos en el intermareal. Algunas especies tienen preferencias específicas en cuanto al tipo de lodo en el que se establecen. Por ejemplo,

ciertos gusanos poliquetos pueden encontrarse en sustratos arenosos, mientras que otros prefieren los sustratos fangosos (Gray y Elliott, 2009). Por lo tanto, el tamaño de grano puede determinar qué especies dominarán en un determinado lugar. Aunque existen otras características importantes como la cantidad de sal y oxígeno, el tamaño de grano en el intermareal es la característica con un mayor impacto significativo en la estructura de la comunidad, la disponibilidad de alimento y los procesos físicos que dan forma a este hábitat. Es importante comprender y estudiar el tamaño del grano para comprender mejor la ecología y el funcionamiento de los ecosistemas intermareales (Woodin, 1974).

FLORA Y FAUNA

Las plantas y animales son casi invisibles en este ecosistema y si bien se mencionó que el intermareal de lodos y arenas suele verse como una planicie desértica, algunas veces podemos un poco de fauna cuando la marea está baja y deja al descubierto algunos animales como: almejas, cangrejos, estrellas de mar y algunos gusanos poliquetos (Fig. 6). Sin embargo, la mayoría de los animales se encuentra ocultos bajo los lodos, estos habitan los primeros 30 cm de profundidad y la mayoría son de tamaño microscópico. Sus formas, órganos y adaptaciones evolutivas les han permitido poblar adecuadamente los espacios que se forman entre los granos de arena y aunque pareciera un cuento, constituyen casi todo el alimento costero de las cadenas alimenticias, es decir, muchos crustáceos, peces y aves migratorias dependen totalmente de estos ecosistemas diminutos estén en perfecto equilibrio. En el caso de la vegetación, la mayoría de las plantas ahí pertenecen a algas marinas que se pegan en las orillas de las playas y una mezcla entre las plantas de especies

mencionadas en estuarios y el intermareal rocoso, aunque en algunas regiones tropicales podemos encontrar bosques de manglar y en regiones un poco más frías, pastizales de zosteria o de espartina ambos pastos marinos, aunque la mayoría de esta vegetación está asociada preferentemente a los intermareales estuarinos (Fig. 5).

DISCUSIÓN

LA IMPORTANCIA DE LA CONSERVACIÓN DE LOS ECOSISTEMAS INTERMAREALES

Mucha de la importancia ecológica de estas áreas se ha mencionado a lo largo de este artículo, sin embargo, vale la pena enfatizar que el intermareal es un área en donde ocurren muchos procesos al mismo tiempo, la gran mayoría de los animales y plantas son sensibles y tolerantes a gran variedad de contaminantes y variables, ahí es donde entramos nosotros como seres humanos, el 70% de las zonas costeras del planeta están habitadas por el ser humano, no obstante no existe un buen manejo de los desechos que constantemente se vierten en el mar; la basura que con ayuda del viento termina llegando a la playa, las descargas de drenaje urbanas y rurales y el mal manejo de las cooperativas pesqueras, son algunas de las actividades que perturban y generan la muerte de muchos animales y plantas de la zona intermareal (Crossland *et al.*, 2005). Por ello es importante redoblar el esfuerzo en el estudio de estos ecosistemas, ya que probablemente muchas especies de animales y plantas están desapareciendo producto del estrés y del cambio climático. Además, una zona tan dinámica es difícil de estudiar incluso para los científicos más experimentados en el área, por ende, la sociedad tiene un rol importante en la conservación de estos sitios, ayúdanos a conservar los ecosistemas del intermareal.

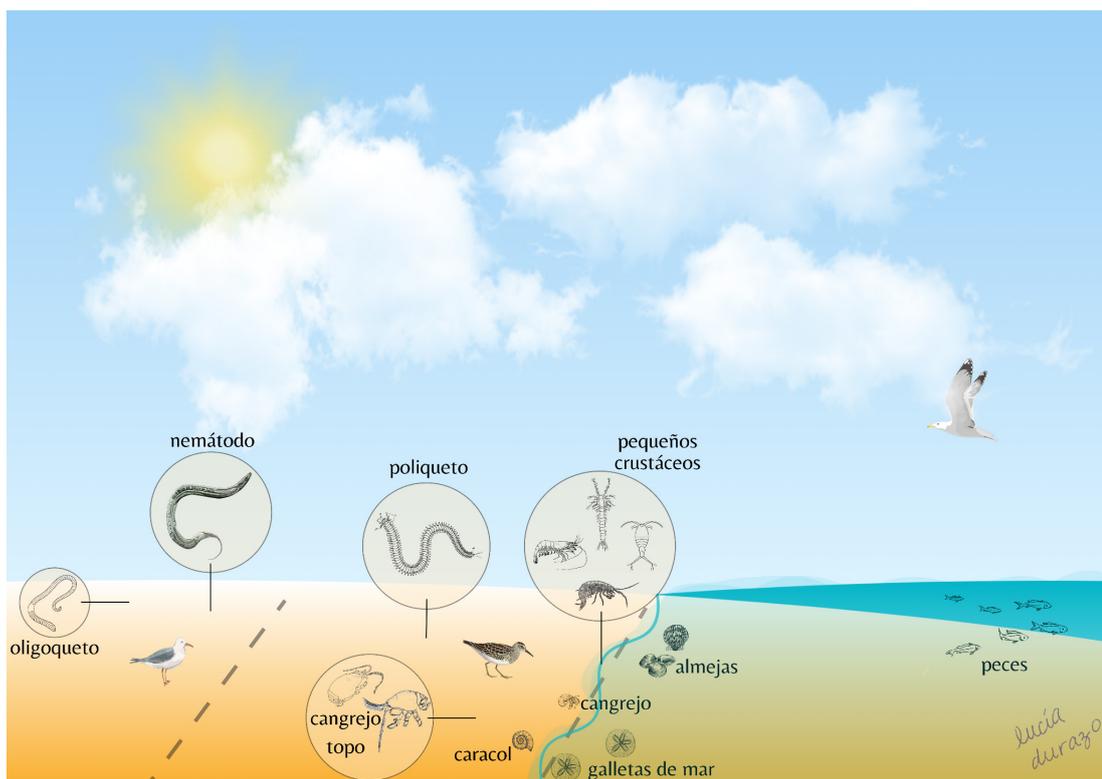


Figura 6. Estructura típica y distribución de los animales de un intermareal lodoso-arenoso Adaptado de "Virtual Background - Flamingo", por BioRender.com (2023).

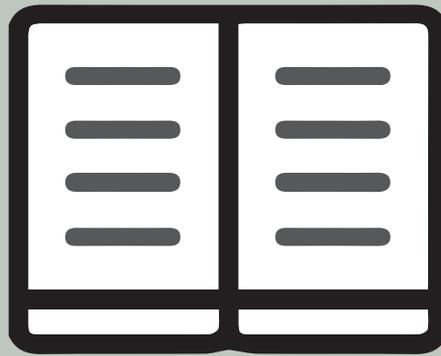


CONCLUSIÓN

El ecosistema intermareal desempeña un papel crucial en la salud y el equilibrio del planeta. Su importancia radica en su función como zona de transición entre los ecosistemas terrestres y marinos, su contribución a la biodiversidad global, su papel en la protección costera, su influencia en la pesca y la acuicultura local, así como su capacidad para purificar el agua y absorber nutrientes. La conservación del intermareal es fundamental para garantizar la supervivencia de muchas especies marinas y preservar su papel crítico en el ecosistema global.

AGRADECIMIENTOS

El equipo de alumnos de la “Cueva” quisiéramos agradecer a los alumnos del servicio social asociado a la “Cueva”, así como a los alumnos de la asignatura de ecología intermareal por su esfuerzo en la recopilación del material visual presentado, en especial a Lucía Durazo por el diseño de imágenes digitales de autoría propia. También, un gran agradecimiento al doctor Osmar R. Araujo-Leyva por tener la confianza de incluirnos en este proyecto, por el asesoramiento durante la escritura del artículo, así como por la paciencia y entusiasmo a seguir esforzándonos y por despertar en nosotros ese asombro hacia la ecología tras cada clase y conversación en la que nos atrapaba con su forma tan apasionada de hablar de sus temas de interés. Gracias al grupo MexCal por brindar su apoyo con el equipo utilizado durante las salidas de campo y a la UABC por proporcionar las instalaciones donde desarrollamos gran parte de la organización y gestión del artículo. A CONAHCyT por financiar parte de este proyecto. Finalmente, quisiéramos agradecer a los lectores por leer este artículo elaborado con mucho esfuerzo y pasión.



LITERATURA CITADA

- Acosta-Ruíz, M. y Alvarez-Borrego, S. (1974). Distribución superficial de algunos parámetros hidrológicos físicos y químicos, en el Estero de Punta Banda, B. C., en otoño e invierno. *Ciencias Marinas*, 1(1): pp. 16-45. doi: 10.7773/cm.v1i1.249.
- Allen, J. A. (1877). The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical review*, 1: pp. 108-140.
- Anderson, M. J. (2008). Animal-sediment relationships re-visited: Characterising species' distributions along an environmental gradient using canonical analysis and quantile regression splines. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1-2), 16-27.
- Araujo-Leyva, O. R., Rodriguez-Villanueva, L. V., y Macias-Zamora J. V. (2020). Biodiversity of polychaetous annelids in Bahía de Todos Santos, Baja California México. *Zoosymposia*, 19, 51-71.
- Airoidi, L., Cinelli, F., 1997. Effects of sedimentation on subtidal macroalgal assemblages: an experimental study from a Mediterranean rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 215, 269e288.
- Araya, J. y Aliaga, J. (2018). El Niño invaders: the occurrence of the by-the-wind sailor *Velella velella* (Linnaeus, 1758) in the southeastern Pacific. *Spixiana*, 14(1): p. 132.
- Ayre, D. J., & Grosberg, R. K. (2005). Behind anemone lines: factors affecting division of labour in the social cnidarian *Anthopleura elegantissima*. *Animal Behaviour*, 70(1), 97-110. doi:10.1016/j.anbehav.2004.08.022
- Bedgood, S. A., Mastroni, S. E. y Bracken, M. E. (2020). Flexibility of nutritional strategies within a mutualism: food availability affects algal symbiont productivity in two congeneric sea anemone species. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1940): pp. 1-10. doi: 10.1098/rspb.2020.1860.
- Brenchley, G. A., & Carlton, J. T. (1983). Competitive displacement of native mud snails by introduced periwinkles in the New England intertidal zone. *The Biological Bulletin*, 165(3), 543-558.
- Brusca, R. C., Cudney-Bueno, R., y Moreno-Báez, M. (2006). Gulf of California esteros and estuaries: analysis, state of knowledge and conservation priority recommendations. Final Report to the David and Lucile Packard Foundation by the Arizona-Sonora Desert Museum.
- Burnaford, J. L., y Vasquez, M. (2008). Solar radiation plays a role in habitat selection by the sea star *Pisaster ochraceus*. *Marine Ecology Progress Series*, 368: pp. 177-187. doi: 10.3354/meps07598,
- Cox, P. A., Tomlinson, P. B., & Nieznanski, K. (1992). Hydrophilous pollination and reproductive morphology in the seagrass *Phyllospadix scouleri* (Zosteraceae). *Plant Systematics and Evolution*, 180(1-2), 65-75. doi:10.1007/bf00940398
- Crossland, C. J., Kremer, H. H., Lindeboom, H., Crossland, J. I. M., y Le Tissier, M. D. (Eds.). (2005). Coastal fluxes in the Anthropocene: the land-ocean interactions in the coastal zone project of the International Geosphere-Biosphere Programme. Springer Science and Business Media.
- Derby, C. (2014). Cephalopod Ink: Production, Chemistry, Functions and Applications. *Marine Drugs*, 12(5), 2700-2730. doi:10.3390/md12052700
- Denny, M. W., & King, F. A. (2016). The extraordinary joint material of an articulated coralline alga. I. Mechanical characterization of a key adaptation. *The Journal of Experimental Biology*, 219(12), 1833-1842. doi:10.1242/jeb.138859
- Gohad, N. V., Aldred, N., Hartshorn, C. M., Jong Lee, Y., Cicerone, M. T., Orihuela, B., ... y Mount, A. S. (2014). Synergistic roles for lipids and proteins in the permanent adhesive of barnacle larvae. *Nature communications*, 5(1): pp. 1-9. doi: 10.1038/ncomms5414.
- Graham, L. E., Graham, J. M., Wilcox, L. W. y Cook, M. E. (2016). *Algae* (3ra ed). LJLM Press.
- Gray, J. S. y Elliott, M. (2009). *Ecology of marine sediments: from science to management*. Oxford university press.
- Hill, R. W., Wyse, G. A. y Anderson, M. (2012). *Animal physiology*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Jones, L. L. (1941). Osmotic regulation in several crabs of the Pacific coast of North America. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, 18(1): pp. 79-92. doi: 10.2307/1941214.
- Kinne, O. (1966). Physiological aspects of animal life in estuaries with special reference to salinity. *Netherlands Journal of Sea Research*, 3(2): pp. 222-244. doi:10.1016/0077-7579(66)90013-5.
- Kwak, T. y Zedler, J. (1997) Food web analysis of southern California coastal wetlands using multiple stable isotopes. *Oecologia* 110: pp. 262-277. doi: 10.1007/s004420050159
- McCartney, M. A. (2021). Structure, function and parallel evolution of the bivalve byssus, with insights from proteomes and the zebra mussel genome. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 376(1825): pp. 1-12. doi: 10.1098/rstb.2020.0155.
- McNeill, M. (2010). Vertical zonation: Studying ecological patterns in the rocky intertidal zone. *Science Activities*, 47(1), 8-14.

- Mendoza-Carranza, M. y Rosales-Casian, J. A. (2002). Feeding ecology of juvenile kelp bass (*Paralabrax clathratus*) and barred sand bass (*P. nebulifer*) in Punta Banda Estuary, Baja California, Mexico. *BULLETIN-SOUTHERN CALIFORNIA ACADEMY OF SCIENCES*, 101(3): pp. 103-117.
- Miller, G. T. y Spoolman, S. E. (2009). *Essentials of Ecology* (5ed). Brooks/Cole, Cengage Learning.
- Molles, M. C. (2016). *Ecology, concepts and applications* (7ed). McGrawHill Education.
- Nakauchi, M. (1982). Asexual Development of Ascidians: Its Biological Significance, Diversity, and Morphogenesis. *American Zoologist*, 22(4), 753–763. doi:10.1093/icb/22.4.753
- Newell, R. C. (1976). Adaptations to intertidal life. En Newell, R. C. (Ed.), *Adaptation to Environment: Essays on the Physiology of Marine Animals* (pp.1-25). Butterworths.
- Paine, R. T. (1974). Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia*, 15: pp. 93-120. doi: 10.1007/BF00345739.
- Pawlik, J. R. (1993). Marine invertebrate chemical defenses. *Chemical Reviews*, 93(5), 1911–1922. doi:10.1021/cr00021a012
- Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., ... y Paine, R. T. (1996). Challenges in the quest for keystones: identifying keystone species is difficult—but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems. *BioScience*, 46(8): pp. 609-620. doi: 10.2307/1312990.
- Pechenik, J. A. (2015). *Biology of the Invertebrates* (7ma ed.). McGraw-Hill Education.
- Peterson, C. H. (1991) *Intertidal Zonation of Marine Invertebrates in Sand and Mud*. Sigma Xi, The Scientific Research Society, 7(3): pp. 236-249.
- Quesada, A. J., Acuña, F. H. y Cortés, J. (2014). Diet of the sea anemone *Anthopleura nigrescens*: composition and variation between daytime and nighttime high tides. *Zoological Studies*, 53(1): pp. 1-7. doi: 10.1186/s40555-014-0026-2.
- Raffaelli D. y Hawkins, S. (1999). *Intertidal Ecology* (2 ed.; 1-35 pp.). Kluwer Academic Publishers.
- Recher, H. F. (1966). Some aspects of the ecology of migrant shorebirds. *Ecology*, 47(3): pp. 393-407.
- Ruiz-Campos, G. y Hammann, M. G. (1987). A species list of the rocky intertidal fishes of Todos Santos Bay, Baja California, Mexico. *Ciencias Marinas*, 13(1): pp. 61-69. doi: 10.7773/cm.v13i1.524.
- Schubert, H., Telesh, I., Nikinmaa, M. y Skarlato, S. (2017). Physiological adaptations. En Snoeijs-Leijonmalm, P., Schubert, H. y Radziejewska, T. (eds), *Biological Oceanography of the Baltic Sea* (pp. 255–278). Springer. doi: 10.1007/978-94-007-0668-2_7.
- Smith, A. M. (2002). The structure and function of adhesive gels from invertebrates. *Integrative and Comparative Biology*, 42(6): pp. 1164-1171. doi: 10.1093/icb/42.6.1164.
- Smith, T. M. y Smith, R. L. (2007). *Ecología* (6ed). Pearson Educación.
- Southward, A. J. (1958). The zonation of plants and animals on rocky sea shores. *Biological Reviews*, 33(2): pp. 137-177. doi: 10.1111/j.1469-185X.1958.tb01305.x.
- Strathmann, R. R. (1981). The role of spines in preventing structural damage to echinoid tests. *Paleobiology*, 7(03), 400–406. doi:10.1017/s0094837300004693
- Suggett, D. J., Hall-Spencer, J. M., Rodolfo-Metalpa, R., Boatman, T. G., Payton, R., Tye Pettay, D., ... & Lawson, T. (2012). Sea anemones may thrive in a high CO2 world. *Global Change Biology*, 18(10), 3015-3025.
- Teo, D. S. Y., Chew, S. F., & Ip, Y. K. (2000). L-Cysteine is a Competitive Inhibitor of Pyruvate Kinase from the Intertidal Sipunculan, *Phascolosoma arcuatum*. *Zoological Science*, 17(6), 717–723. doi:10.2108/zsj.17.717
- Trench, R. K. (1988). Specificity in dinomastigote-marine invertebrate symbioses: an evaluation of hypotheses of mechanisms involved in producing specificity. In *Cell to Cell Signals in Plant, Animal and Microbial Symbiosis* (pp. 325-346). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Ustin, S. (1984). Contrasting salinity responses of two halophytes. *California Agriculture*, 38(10): pp. 27-28.
- Vázquez Aguilar, C. I. (2019). Biodiversidad de macroinvertebrados del intermareal rocoso de Isla Guadalupe, Baja California, México [Tesis de maestría]. UABC <https://repositorioinstitucional.uabc.mx/bitstream/20.500.12930/902/1/ENS090673.pdf>.
- Verdes, A., Simpson, D. y Holford, M. (2018). Are fireworms venomous? Evidence for the convergent evolution of toxin homologs in three species of fireworms (Annelida, Amphinomididae). *Genome biology and evolution*, 10(1): pp. 249-268. doi: 10.1093/gbe/evx279.
- Yoshiyama, R. M., Sassaman, C. y Lea, R. N. (1986). Rocky intertidal fish communities of California: temporal and spatial variation. *Environmental Biology of Fishes*, 17: pp. 23-40. doi: 10.1007/BF00000398.
- Wangensteen, O. S., Turon, X., Palacín, C. y Rossi, S. (2017). Reproductive strategies in marine invertebrates and the structuring of marine animal forests. En Rossi, S., Bramanti, L., Gori, A., Orejas, C. (eds), *Marine Animal Forests* (pp. 571–594). Springer, Cham. doi: 10.1007/978-3-319-21012-4_52.
- Winkler, L. R. y Dawson, E. Y. (1963). Observations and experiments on the food habits of California sea hares of the genus *Aplysia*. *Pac Sci* 17(1): pp.102-105.
- Woodin, S. A. (1974). Polychaete abundance patterns in a marine soft-sediment environment: the importance of biological interactions. *Ecological Monographs*, 44(2): pp. 171-187.
- Plough, L. V., Moran, A., & Marko, P. (2014). Density drives polyandry and relatedness influences paternal success in the Pacific gooseneck barnacle, *Pollicipes elegans*. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 1-10.
- Yusa, Y., Yoshikawa, M., Kitaura, J., Kawane, M., Ozaki, Y., Yamato, S., & Høeg, J. T. (2012). Adaptive evolution of sexual systems in pedunculate barnacles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1730), 959-966.