

**INTERACCIONES DE COMPETENCIA POR ESPACIO ENTRE ORGANISMOS
BENTÓNICOS SÉSILES, CON ÉNFASIS EN INTERACCIONES CORAL-CÉSPED**

VALENTINA CEBALLOS GUTIERREZ

**Trabajo de grado en la modalidad de práctica profesionalizante para optar al título de Biólogo
Marino**

**Profesor Tutor
SVEN ELOY ZEA SJOBERG
Biólogo Marino. Ph.D.
Profesor titular
Universidad Nacional de Colombia - CECIMAR**

**Profesor Monitor
ADOLFO SANJUAN MUÑOZ
Biólogo Marino. Doctor en Biodiversidad
Profesor Asociado
Universidad Jorge Tadeo Lozano**

**Asesor
Martha Catalina Gómez Cubillos
Bióloga Marina M. Sc.
Estudiante de doctorado Universidad Nacional de Colombia - CECIMAR**

**UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES E INGENIERÍA
ÁREA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES
PROGRAMA DE BIOLOGÍA MARINA
SANTA MARTA
2024**

DEDICATORIA

A mi madre, Gloria Isabel Gutierrez Naranjo, cuyo ejemplo de vida ha sido mi mayor inspiración. Aunque ya no estés conmigo, tu amor, fortaleza y sabiduría me han guiado en cada paso de este camino. Siempre te llevaré en mi corazón.

A mi padre, Julio Cesar Ceballos Cano, quien siempre creyó en mí y me apoyó en cada momento. Tu mayor sueño fue verme graduada y realizada como bióloga marina. Aunque no pudiste estar aquí para verlo, sé que me acompañaste en espíritu en cada etapa de este proceso. Este logro es tanto tuyo como mío.

A mi padrino, Gustavo Adolfo Duque Naranjo, por su inquebrantable confianza y generosidad al financiar mi educación. Gracias a tu apoyo pude cumplir mi sueño de estudiar biología marina. Nunca podré agradecerte lo suficiente por todo lo que has hecho por mí.

Al profesor Adolfo Sanjuan Muñoz, cuya pasión por la enseñanza y su calidad humana me inspiraron profundamente. Su dedicación y apoyo fueron fundamentales para mi desarrollo académico y personal. Gracias por ser un modelo a seguir.

A mi familia, por su amor y apoyo incondicional durante todo este proceso. Sin ustedes, este logro no habría sido posible.

A mis amigos de la universidad, quienes se convirtieron en mi segunda familia. Gracias por los momentos compartidos, el apoyo mutuo y las risas que hicieron este viaje más llevadero y memorable.

Este trabajo de grado es el resultado del esfuerzo conjunto de todos ustedes. Gracias por creer en mí y por acompañarme en este maravilloso viaje.

AGRADECIMIENTO

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento a todas las personas que hicieron posible la culminación de este trabajo de grado en la modalidad de práctica profesionalizante. Este logro no habría sido posible sin el apoyo, amor y aliento de cada uno de ustedes.

A mi familia, mi pilar fundamental. A mi mamá y papá, quienes siempre creyeron en mí y me brindaron su apoyo incondicional. A mis hermanos, abuela, mi tía Martha y mis primos Camilo Saraza y Claudia Chaparro, gracias por los regaños, consejos, bromas y, sobre todo, por estar siempre cuando los necesité. Sus palabras y acciones me dieron la fuerza y la motivación necesarias para superar cada obstáculo en este camino.

A mis amigos, mi segunda familia. Sergio Cucaita, gracias por confiar tanto en mí y darme siempre los mejores ánimos. A César y Angelo, por estar siempre a mi lado, a pesar de los regaños, demostrando una amistad sincera y duradera. A todos mis amigos, gracias por los momentos compartidos, por su compañía y apoyo incondicional.

A los profesores de la sede Santa Marta, quienes me hicieron sentir parte de una gran familia académica. Su dedicación y pasión por la enseñanza fueron una fuente constante de inspiración y aprendizaje.

A la Universidad Nacional sede Caribe (Cecimar), gracias por abrirme las puertas para realizar las pasantías y por confiar en mí. Su apoyo fue fundamental para que pudiera llevar a cabo esta importante etapa de mi formación.

Finalmente, agradezco a todas aquellas personas que, de una manera u otra, han contribuido a este logro. A cada uno de ustedes, gracias por creer en mí y por ser parte de esta importante etapa de mi vida. Este trabajo es un reflejo del esfuerzo conjunto de todos nosotros.

Interacciones de competencia por espacio entre organismos bentónicos sésiles, con énfasis en interacciones coral-césped

Valentina Ceballos Gutierrez¹

Programa de Biología Marina. Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería. Universidad Jorge Tadeo

Lozano, Cra. 2 #11-68, El Rodadero, Santa Marta, Colombia. valentina.ceballosg@utadeo.edu.co

ABSTRACT

In hard seabeds, sessile macrofauna is composed of taxa with similar properties that can be ecologically grouped. These organisms, fixed to the seabed, compete for space to secure the necessary substrate and survive, making space competition a relevant factor in the composition and diversity of these systems. Sessile organisms use different strategies to compete, including physical, chemical, and biological tactics. The outcomes can vary considerably depending on the environment and the species involved. In the case of reef corals, environmental stress due to bleaching and/or diseases can trigger an imbalance in the natural patterns of space competition. Specifically, the competition between macroalgae and corals has a significant impact on the health and dynamics of coral reefs. This literature review aims to provide an overview of the mechanisms and effects that coral-turf interactions have on reef communities.

Keywords: Competition, space, mechanisms, coral, turf.

RESUMEN

En los fondos marinos duros, la macrofauna sésil está formada por taxones con propiedades similares que pueden ser agrupados ecológicamente. Estos organismos, fijos al fondo, compiten por el espacio para poder disponer del sustrato necesario y sobrevivir, siendo la competencia por el espacio un factor relevante para la composición y diversidad de estos sistemas. Los organismos sésiles utilizan diferentes estrategias para competir, incluyendo tácticas físicas, químicas y biológicas. Los resultados pueden variar considerablemente dependiendo del entorno y de las especies involucradas. En el caso de los corales arrecifales, el estrés ambiental debido al blanqueamiento y/o enfermedades puede desencadenar desbalance en los patrones naturales de competencia por el espacio. Específicamente la competencia entre las macroalgas y los corales tiene un impacto significativo en la salud y dinámica de los arrecifes coralinos. En este trabajo de revisión de la literatura, se pretende proporcionar una visión de los mecanismos y efectos que las interacciones coral-césped tienen sobre las comunidades arrecifales.

Palabras clave: Competencia, espacio, mecanismos, coral, céspedes algales.

INTRODUCCION

Los sustratos duros y los sedimentos son ambientes marinos bentónicos, que albergan una amplia diversidad de organismos. Según cómo estos organismos utilizan y modifican el sustrato, pueden agruparse en distintos grupos funcionales. Los taxones que forman la macrofauna sésil presentan una diversidad morfológica y fisiológica considerable y pertenecen a filos diferentes. No obstante, en ecosistemas marinos estos taxones comparten propiedades comunes y pueden ser agrupados ecológicamente utilizando conceptos como zona adaptativa, grupo funcional y gremio (Woodin y Jackson, 1979). Sarà (1986) señala que los organismos sésiles cambian la configuración geométrica del sustrato disponible para otros organismos, determinando un aumento de superficies disponibles y una variedad de planos y texturas. En los fondos marinos, la competencia por el espacio es crucial para los organismos sésiles; dado que al no poder moverse, la capacidad de obtener, mantener y expandir su territorio es esencial para su supervivencia y crecimiento (Svensson y Marshall, 2015).

Desde la época de Darwin, la competencia entre organismos ha sido tema central en la teoría evolutiva, al considerarse una fuerza impulsora de la selección natural. [Begon et al. \(1996\)](#) definen la competencia como “Interacción de dos o más especies (interespecífica) o individuos de la misma especie (intraespecífica) por la demanda simultánea de un recurso esencial real o potencialmente limitado, y que provoca la reducción de la supervivencia, el crecimiento y/o la reproducción de por lo menos algunos de los individuos de las especies competidoras implicadas”. Durante muchos años, los ecólogos han estudiado la competencia y han observado que puede ocurrir entre individuos de la misma especie, especies relacionadas e incluso entre diferentes clases o reinos ([Barnes, 2002](#)). En entornos marinos, las interacciones competitivas varían según el tipo de organismo involucrado. Por ejemplo, los organismos inmóviles tienen mecanismos más amplios, como confrontaciones directas, recubrimiento, fusión, generación de sombra o producción de sustancias biológicamente activas dañinas para otros competidores. ([Barnes, 2002](#); [Rossi y Snyder, 2001](#)). En tal sentido, se sugiere que la competencia ha provocado la evolución de la irregularidad del sustrato, lo que muestra lo importante que es adaptarse y encontrar nichos espaciales en un entorno donde cada centímetro es fundamental ([Rossi y Snyder, 2001](#); [Konar y Iken, 2005](#)).

Los mecanismos de competencia entre corales duros y otros organismos sésiles pueden tener resultados significativamente diferentes a los de la competencia coral-coral, ya que la eficacia de estos mecanismos depende de factores ambientales como los niveles de nutrientes, temperatura e irradiancia. Estas interacciones competitivas están cambiando a medida que los arrecifes son afectados por las perturbaciones humanas, y su estudio sirve como modelo para comprender cómo las actividades antropogénicas afectan el equilibrio natural de las interacciones entre organismos en las comunidades marinas ([Box y Mumby, 2007](#); [Chadwick y Morrow, 2011](#)).

Con esta revisión bibliográfica se buscó comprender la relevancia del espacio como un recurso limitado en los arrecifes coralinos y entender el impacto de la competencia por este recurso en la estructura de las

comunidades sésiles. Para ello, se revisaron 85 documentos publicados entre 1971 y 2024, que abordan cómo la competencia por el espacio afecta a las comunidades que viven fijas en los fondos marinos.

TIPOS DE COMPETENCIA POR ESPACIO

La competencia por el espacio en los ecosistemas marinos constituye un tema de relevancia científica. Este fenómeno involucra una gran cantidad de mecanismos y efectos entre organismos bentónicos. En este contexto, se aborda la tipología de competencia, distinguiendo entre competencia simétrica y jerárquica, así como entre formas de competencia de interferencia y explotación (Figura 1). La comprensión de estos aspectos resulta fundamental para dilucidar el impacto de tales procesos en la estructuración y coexistencia de especies en los hábitats marinos (Connolly y Muko, 2003; Sevansson y Marshal, 2015).

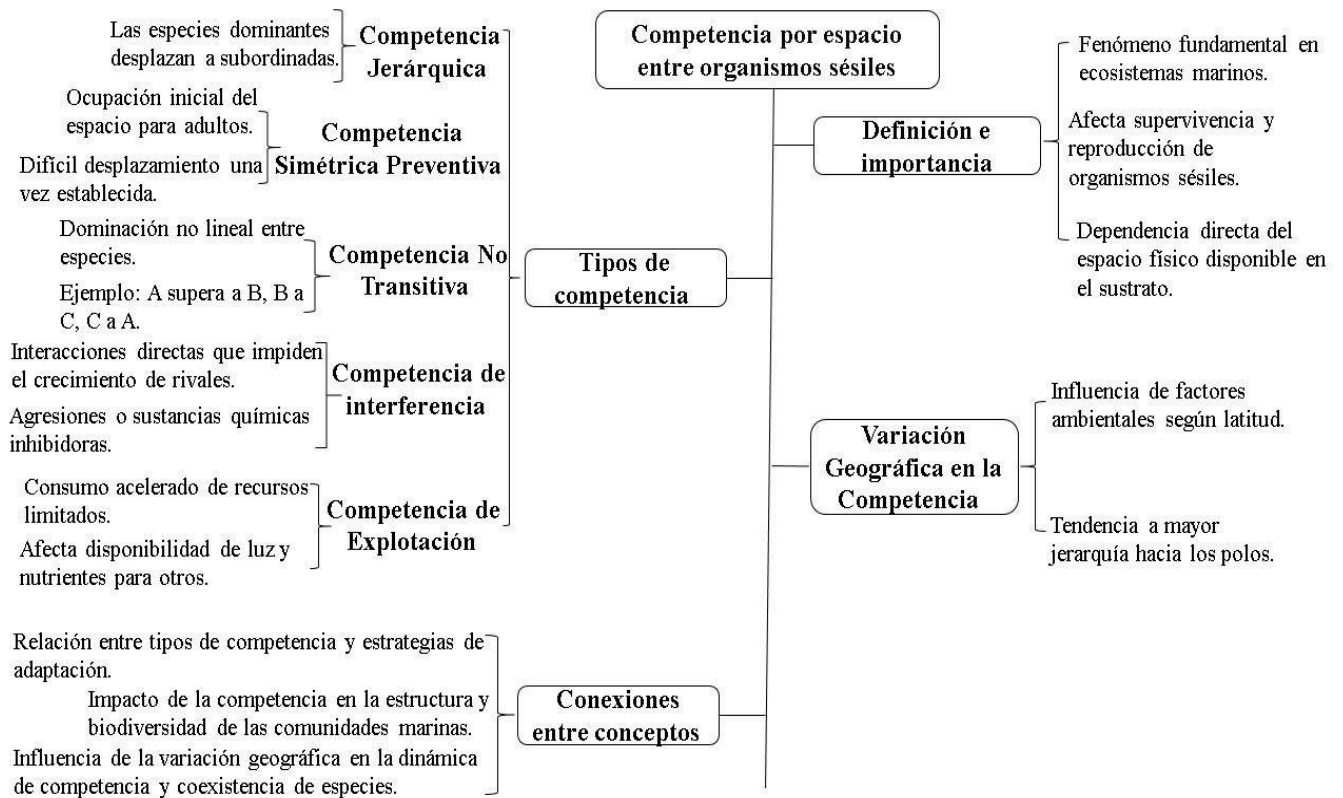


Figura 1. Mapa conceptual sobre los tipos de competencia por espacio entre organismos sésiles. (Connolly y Muko, 2003; Sevansson y Marshal, 2015; Barnes, 2002).

CAUSAS Y EFECTOS DE LA COMPETENCIA POR EL ESPACIO

Las condiciones ambientales como la baja irradiación o las altas tasas de sedimentación generan estrés coralino; pero, favorecen la proliferación de otros organismos como las esponjas, tunicados y macroalgas (incluyendo céspedes algales), que pueden ser fuertes competidores por el espacio. Otras causas específicas que desencadenan competencia por espacio son los episodios de blanqueamiento coralino, los brotes de enfermedades y los ataques masivos de depredadores, como lo ocurrido en los arrecifes de la Gran Barrera coralina en Australia tras la proliferación de las estrellas de mar corona de espinas (Chadwick y Morrow, 2011). Estos generan porciones muertas del esqueleto coralino (sustrato libre) que son recolonizadas por otros organismos (especialmente céspedes algales), que eventualmente comienzan a interactuar directamente con las porciones vivas remanentes del coral.

La creciente frecuencia de interacciones entre corales y macroalgas sugiere que estas interacciones pueden desempeñar un papel relevante en la estructuración de la comunidad bentónica de los arrecifes de coral del Caribe (Box y Mumby, 2007). La disminución en la intensidad de pastoreo en algunas áreas del Caribe, ocasionada por la escasez de erizos y la intensiva pesca de peces herbívoros, está provocando que las macroalgas se conviertan en el componente dominante en los arrecifes (Box y Mumby, 2007; Gómez-Cubillos *et al.*, en prensa). Además las macroalgas ejercen un impacto significativo en la dinámica de las poblaciones de coral al apropiarse del espacio de asentamiento y aumentar la tasa de mortalidad de los corales jóvenes (Birrell *et al.*, 2005).

Un estudio sobre la competencia interespecífica entre corales escleractinios y corales blandos como los alcionáceos en los arrecifes del sur de Taiwán, reveló que los corales duros más agresivos como *Merulina ampliata*, *Echnophyllia asper* y *Myceaium elephantotus* tienden a ser los más abundantes en los arrecifes. Además, se observó que los alcionáceos suelen estar subordinados cuando entran en contacto con los corales escleractinios (Dai, 1990). En los arrecifes de coral el papel de la competencia es elevado; pero, esto parece cambiar en la zona intermareal del litoral rocoso donde la competencia parece tener un papel

menor en la estructuración de la comunidad. Hay circunstancias en las que la competencia puede influir significativamente en los patrones de distribución y supervivencia de las especies. Por ejemplo, en un estudio llevado a cabo en varios sitios del litoral rocoso ubicados en la Península Olímpica del estado de Washington, EE. UU demuestra que el percebe *Chthamalus dalli*, está regularmente expuesto a una fuerte competencia por el espacio, y la eliminación de ciertos niveles de perturbación puede mejorar significativamente sus poblaciones (Dayton, 1971).

Estudios como el de Bastidas y Bone (1996) han demostrado que especies como *Palythoa caribaeorum* y *Zoanthus sociatus* compiten por espacio en arrecifes planos poco profundos en el Caribe. Además, como lo mencionan en su trabajo Gorgula y Connell (2004), la teoría ecológica sugiere que, en entornos dominados por humanos, las algas formadoras de césped pueden desplazar a especies más grandes y de vida más larga. Esto se observa en el dominio de los céspedes algales, donde especies de rápido crecimiento reemplazan a las algas más grandes, lo que plantea preocupaciones sobre la pérdida de hábitats, como los bosques de algas marinas en el sur de Australia (Gorgula y Connell, 2004).

El lugar también puede influir en las interacciones bióticas, Bonaldo y Bellwood (2011), encontraron diferencias en la competencia en diferentes zonas del arrecife, al comparar el arrecife frontal o cresta arrecifal con la laguna. En el arrecife frontal o cresta arrecifal, donde las condiciones suelen ser más expuestas y turbulentas, la competencia entre especies puede ser más intensa debido a la mayor disponibilidad de recursos. En contraste, en la laguna del arrecife, donde las condiciones suelen ser más calmadas y menos expuestas, la competencia puede ser menos pronunciada debido a la menor disponibilidad de recursos y la presencia de refugios naturales. Además la frecuencia de competencia también puede variar con la profundidad; con las macroalgas verdes compitiendo más con los corales en áreas poco profundas y bien iluminadas, mientras que las ascidias y las algas rojas son más competitivas en pendientes más profundas, en los arrecifes de sotavento de Curazao Antillas Holandesas (Chadwick y Morrow, 2011).

Los efectos de las macroalgas bentónicas en la recuperación coralina pueden variar, pero en general, las macroalgas frondosas o erectas tienen impactos negativos. Sin embargo, algunas macroalgas, especialmente las rojas calcáreas costrosas, pueden mejorar el asentamiento de corales en los arrecifes. Los efectos diferenciales de las macroalgas frondosas o erectas carnosas respecto a las rojas calcáreas costrosas, incluyen la reducción de la fecundidad y supervivencia de las larvas, la competencia por espacio de asentamiento, abrasión o crecimiento excesivo de los reclutas, y cambios en las condiciones del hábitat (Birrel *et al.*, 2008).

La competencia entre los céspedes algales y las larvas y juveniles de los corales tiene importantes implicaciones en el reclutamiento coralino en los arrecifes de coral. Estos tapetes de algas cespitosas compiten directa e indirectamente con los corales al ocupar espacios vacíos, alterar el comportamiento de las larvas o crecer sobre los reclutas de coral (Birkeland, 1977; Birrell *et al.*, 2005; Vermeij y Sandin, 2008; Vermeij *et al.*, 2009; Arnold *et al.*, 2010). A menudo, las larvas de coral prefieren asentarse en sustratos como el carbonato de calcio (aragonita) o la piedra caliza desnuda, pero las algas del césped tienen la capacidad de colonizar rápidamente estos espacios después de las perturbaciones (Díaz-Pulido y McCook, 2002; Houk *et al.*, 2010). Esta competencia se ve exacerbada en condiciones de bajo pastoreo, donde los céspedes pueden persistir y ocupar el espacio disponible para el asentamiento de corales (Wanders, 1977; Bellwood y Fulton, 2008).

Por último, en el trabajo de Barnes y Neutel (2016) se evidencia una tendencia latitudinal en la competencia por el espacio en ambientes marinos costeros, con una mayor intensidad de competencia en latitudes bajas. Esto puede ser resultado de una mayor riqueza de especies en los trópicos y de la influencia de perturbaciones como huracanes o pesca de arrastre, que pueden provocar cambios en la dinámica de competencia, especialmente en aguas poco profundas. Estos hallazgos sugieren que las perturbaciones directas e indirectas están transformando la competencia en ambientes marinos, llevando a una similitud entre las aguas poco profundas polares y las aguas poco profundas en latitudes bajas (Barnes y Neutel, 2016).

MECANISMOS DE LA COMPETENCIA POR ESPACIO

En esta revisión bibliográfica se explora los mecanismos adaptativos de los organismos sésiles en los ecosistemas marinos, considerando diferentes categorías taxonómicas. La competencia por el espacio es un factor clave para estos organismos, que han desarrollado estrategias adaptativas para asegurar su lugar en el sustrato duro del lecho marino. Estos mecanismos son cruciales para la estructuración de las comunidades bentónicas y reflejan la importancia de estas adaptaciones en la supervivencia y establecimiento de las especies sésiles (Chadwick y Morrow, 2011).

Phylum Cnidaria

Los cnidarios, son un grupo diverso que incluye anémonas y coralimorfarios, corales duros y corales blandos. Estos organismos, han desarrollado una variedad de estrategias para competir por el espacio en los arrecifes. Estas estrategias se han estudiado en detalle en coralimorfarios, cnidarios de cuerpo blando que a menudo se denominan "corales sin esqueleto" (Chadwick y Morrow, 2011; Harris, 2015). Por ejemplo, el trabajo de Chadwick y Morrow (2011) mostró que en arrecifes del Mar Rojo, *Rhodactis rhodostoma* tienen la capacidad de adelantarse al asentamiento de otros organismos mediante la rápida reproducción asexual de grandes agregaciones clonales y la reproducción sexual de propágulos dispersivos. Esto les permite colonizar áreas rápidamente y monopolizar el sustrato del arrecife con tapetes continuos. Además, la clonación rápida se correlaciona con la capacidad agresiva, lo que les permite atacar eficazmente a otros corales y crecer rápidamente, desplazándolos en el proceso. Otro ejemplo, son los Zoantídeos de los géneros *Palythoa* y *Zoanthus*, abundantes en áreas costeras donde las concentraciones de nutrientes son altas. Estos organismos utilizan mecanismos físicos de competencia por interferencia, como el recubrimiento, la redirección del crecimiento, y la interceptación física de partículas de alimento, para obtener y mantener el espacio en el arrecife (Chadwick y Morrow, 2011).

Algunas especies de corales pétreos pueden evadir el contacto con esponjas invasoras alterando su ángulo de crecimiento, formando estructuras protectoras conocidas como "domos" de coral ([Chadwick y Morrow, 2011](#)). Igualmente, una gran diversidad de cnidarios emplea mecanismos químicos de competencia por interferencia. Se ha detectado en experimentos en laboratorio varios compuestos bioactivos en escleractinios, como en *Goniopora tenuidens* y en *Stylophora pistillata*, que pueden matar a competidores cercanos. Estos compuestos alelopáticos inhiben el crecimiento y desarrollo de otras especies de corales, dándoles una ventaja competitiva en el arrecife ([Chadwick y Morrow, 2011](#)).

Otro aspecto importante es la disposición de los bordes de crecimiento de los organismos incrustantes típica en corales, que influye en la competencia por el espacio del sustrato. Los bordes de crecimiento activos permiten la defensa contra el crecimiento excesivo y la ofensiva hacia los competidores, mientras que los flancos inertes son más vulnerables a ser cubiertos por organismos competidores. En este sentido, las incrustaciones en forma de disco suelen tener una ventaja competitiva sobre las incrustaciones tubulares y coloniales ramificadas ([Taylor, 2016](#)). Precisamente, uno de los mecanismos físicos utilizados por los corales es el crecimiento en altura, que eleva al coral unos pocos milímetros sobre sus competidores, evadiendo al oponente e impidiendo su avance lateral ([Gómez-Cubillos et al., 2019](#)). Estudios recientes en el Parque Nacional Natural Tayrona, han destacado que las colonias de corales con formas meandroide y ceroides tienen una ventaja competitiva mayor que las formas plocoides ([Gómez-Cubillos, 2018](#)). Asimismo, los corales pueden emplear mecanismos de confrontación directa, como la digestión extracelular a través del uso de filamentos mesentéricos y tentáculos barredores (Figura 2), que generan abrasión, escozor o destrucción de los tejidos blandos del oponente. Los corales agresivos extienden filamentos mesentéricos sobre sus vecinos "menos agresivos", disolviendo sus tejidos. Estas interacciones interespecíficas pueden ocurrir tanto en condiciones naturales como experimentales, con una estructura jerárquica definida y consistente entre especies en cualquier población ([Lang, 1973](#)). En el estudio de [Nugués et al. \(2004\)](#), se menciona que en el Caribe los corales con dominancia digestiva extracelular, como *Montastraea cavernosa*, son los más abundantes y generalmente tienen un crecimiento

más lento. Es importante destacar que la agresividad de una especie de coral puede variar dependiendo de factores como la distribución de las especies, la zonificación y el tamaño de los pólipos. Por ejemplo, una especie considerada agresiva en un lugar puede ser subordinada en otro. Esto se ha observado en especies como *Goniopora* spp. y *Porites* spp. en diferentes regiones del mundo ([Sheppard, 1979](#); [Dai, 1990](#); [Abelson y Loya, 1999](#)). Los corales ramificados pueden tener menos capacidades defensivas en comparación con los corales masivos, ya que suelen exhibir tasas de crecimiento más altas y pueden no dedicar la misma cantidad de recursos para la defensa ([Haas et al., 2010](#)). Además, los corales pueden producir y liberar sustancias químicas para lesionar a competidores que están fuera de su alcance y secretar moco para protegerse ([Nugues y Bak, 2006](#); [McCook et al., 2001](#)).

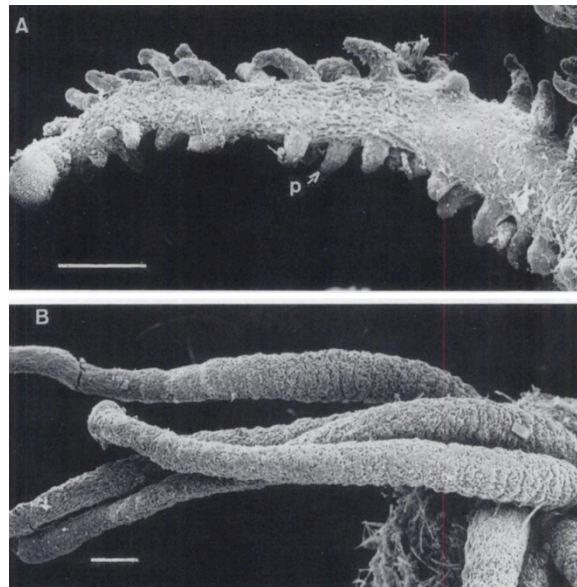


Figura 2. Micrografías electrónicas de barrido de tentáculos normales (A) y barredor (B) en el octocoral incrustante *Erythropodium caribaeorum*. Note la ausencia de ramificaciones laterales (pinulas, P) en el tentáculo barredor y la punta abultada (acrosfera) en ambos tentáculos. Imagen tomada de [Sebens y Miles \(1988\)](#).

Phylum Porífera

Las esponjas desempeñan un papel significativo en la competencia por el espacio en los arrecifes de coral.

Las esponjas utilizan una combinación de estrategias, que incluyen la excavación, la producción de

toxinas y la liberación de aleloquímicos. Estos mecanismos pueden tener consecuencias importantes para la salud y la estructura arrecifal, y pueden estar influenciados por factores ambientales como el estrés físico y la composición de la comunidad de esponjas en el arrecife ([Schönberg y Wilkinson, 2001](#); [Aerts y Van Soest, 1997](#)).

Uno de los mecanismos clave utilizados por algunas esponjas es la capacidad para recubrir completamente el sustrato calcáreo que se excava, socavando el esqueleto debajo de los pólipos a medida que crecen lateralmente y provocando la muerte del tejido coralino. Este proceso no sólo implica la invasión física del espacio coralino, sino también el acceso directo y efectivo al sustrato para su colonización ([Chaves-Fonnegra et al., 2008](#); [López-Victoria et al., 2006](#)). Además, ciertas esponjas liberan sustancias químicas alelopáticas, como la elionapirrolidina A, capaz de matar el tejido coralino por contacto, lo cual puede inducir la muerte coralina, permitiendo así a las esponjas ocupar nuevos espacios ([Chaves-Fonnegra et al., 2008](#)).

Estas esponjas emplean filamentos pioneros que perforan los esqueletos de los corales y se extienden debajo de las capas de tejido vivo, como describen [Chadwick y Morrow \(2011\)](#). Esta estrategia les permite evadir los mecanismos de defensa del coral y desestabilizar el soporte del esqueleto coralino, lo que resulta en la retracción y eventual muerte de los pólipos. Para intensificar su competitividad, algunas esponjas producen potentes aleloquímicos que median interacciones deletéreas, ya sea a través del contacto directo con los corales o mediante la dispersión en el moco de la esponja o en la columna de agua. Estos compuestos químicos pueden inhibir significativamente el crecimiento de los corales y mejorar la capacidad de las esponjas para competir por el espacio en los arrecifes ([Chadwick y Morrow, 2011](#)).

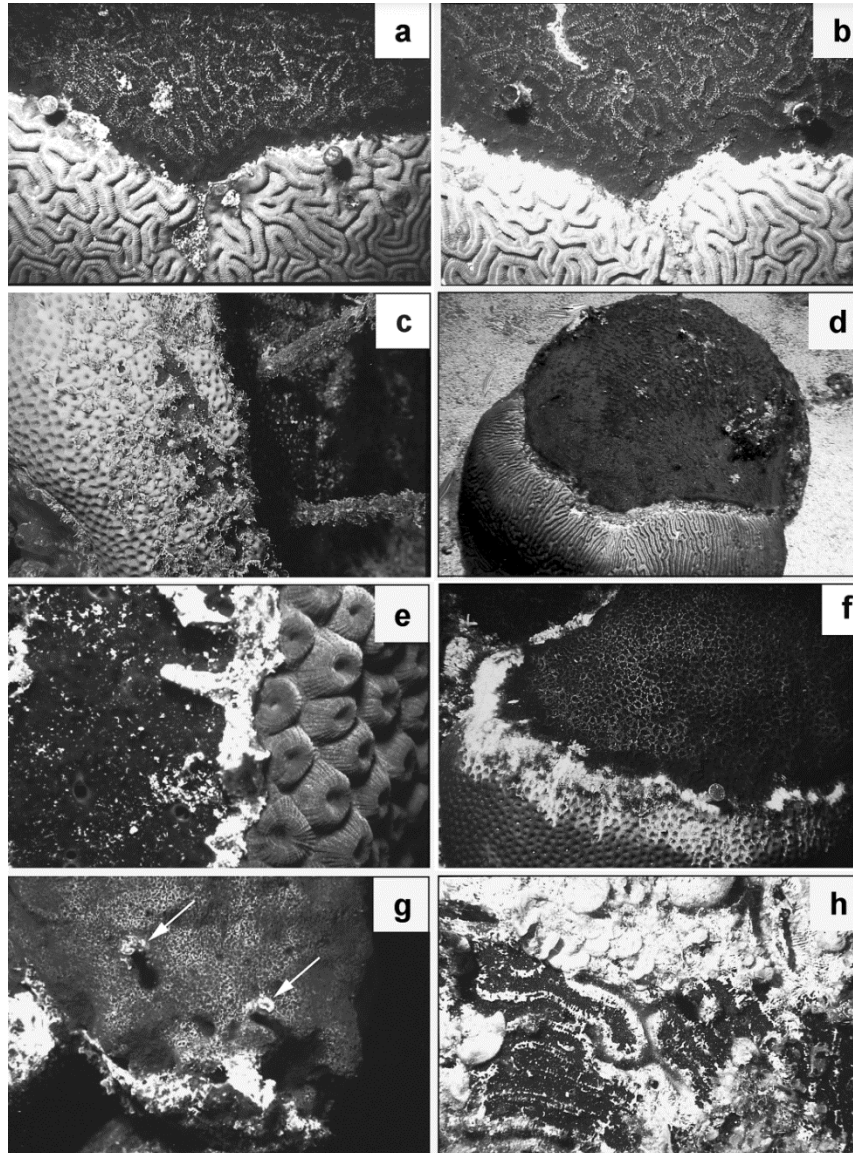


Figura 3. Ejemplos de confrontaciones entre esponjas excavadoras incrustantes y corales. (a y b) *Cliona tenuis* vs. *Diploria labyrinthiformis*, ángulo de confrontación de 180° , (b) seis meses después; (c) *Cliona aprica* vs. *Siderastrea siderea* ángulo de confrontación de $>180^\circ$; (d) *Cliona tenuis* vs. *Pseudodiploria strigosa*, ángulo de confrontación de $<180^\circ$, el coral sobreviviente crece como una cúpula; (e) *Cliona aprica* vs. *Montastraea cavernosa*, con algas y sedimentos en el límite; (f) *Cliona tenuis* vs. *Siderastrea siderea*; (g) *Cliona tenuis* vs. algas coralinas incrustante; y (h) *Cliona aprica* vs. varias macroalgas (*Lobophora variegata* y *Dictyota* sp.). Imagen tomada de López-Victoria *et al.* (2006).

Adicionalmente, López-Victoria *et al.* (2006) encontraron que el avance lateral de las esponjas excavadoras incrustantes depende de la orientación relativa de los tejidos de la esponja y el coral, ya que las esponjas pueden avanzar significativamente cuando los planos de la esponja y el coral se enfrentan en

un ángulo aproximadamente recto (180°), lo que permite la excavación continua del tejido coralino (Figura 3). Sin embargo, en otros ángulos de confrontación, los pólipos de coral pueden estar intermitentemente fuera del alcance de las esponjas que excavan tejido ($>180^\circ$) o completamente fuera de su alcance ($<180^\circ$) (Figuras 3 y 4). Aerts (1998) reveló que en arrecifes del Caribe la riqueza de especies de esponjas agresivas aumentaba con la cobertura coralina, mientras que las no agresivas disminuían.

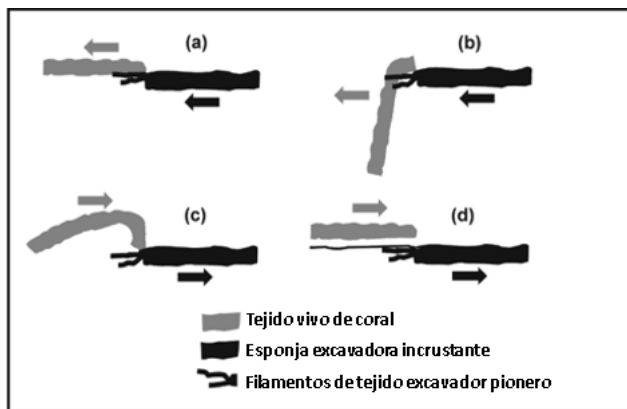


Figura 4. Esquema de la interacción entre esponjas excavadoras incrustantes y coral vivo, mostrando condiciones de avance o retroceso de la esponja, indicadas por flechas. (a) En un ángulo de aproximadamente 180° entre esponja y coral, el tejido excavador de la esponja erosiona directamente bajo los pólipos del coral, afectando su base de soporte. (b) Con un ángulo reflejo ($>180^\circ$), el tejido excavador aparece intermitentemente entre los pólipos de coral vivos. (c) Cuando el ángulo es menor a 180° , el crecimiento del coral hacia arriba y hacia adentro impide que los pólipos sean alcanzados por el tejido excavador. (d) En situaciones donde la esponja y el coral se encuentran en sustratos diferentes, el tejido de la esponja necesita extenderse para alcanzar al coral. Imagen modificada de López-Victoria *et al.* (2006).

Subphylum Urochordata (tunicados)

Las ascidias, son un grupo de organismos marinos solitarios y coloniales que a menudo se encuentran en microhábitats crípticos como cuevas y grietas en los arrecifes de coral. Sus formas coloniales poseen una serie de mecanismos como rápido crecimiento, reproducción eficiente, simbiosis con fotosimbiontes y capacidad para aprovechar los nutrientes disponibles para competir con éxito por el espacio en los arrecifes de coral y otros hábitats marinos (Chadwick y Morrow, 2011). Una de sus ventajas competitivas es su rápido crecimiento, que les permite colonizar rápidamente nuevos sustratos y ocupar espacios disponibles en arrecifes altamente perturbados; además, muchas especies de ascidias alcanzan la madurez sexual temprana y tienen una alta fecundidad, lo que les permite reproducirse rápidamente y aumentar su

presencia en el entorno (Chadwick y Morrow, 2011). Algunas ascidias, como *Trididemnum cyclops* y *Trididemnum miniatum* también tienen una relación simbiótica con fotosimbiontes y contienen sustancias absorbentes de rayos UV, lo que les brinda protección contra la radiación UV y mejora su capacidad para competir con los corales zooxantelados (Chadwick y Morrow, 2011).

En el Mar Rojo, la ascidia colonial *Botryllus eilatensis* se destaca como un competidor significativo por el espacio en los arrecifes, particularmente en condiciones de enriquecimiento de nutrientes. Este fenómeno se ha observado en los arrecifes de Eilat, donde el rápido crecimiento de estas ascidias sobre los corales formadores de arrecifes les permite aprovechar estos nutrientes y obtener una ventaja competitiva frente a otros organismos marinos (Chadwick y Morrow, 2011; Zvuloni *et al.*, 2008). Además, las ascidias coloniales han demostrado ser capaces de dominar rápidamente áreas extensas y alterar la estructura comunitaria de los arrecifes, apropiándose del espacio disponible y afectando la biodiversidad local (Sams y Keough, 2012).

Phylum Mollusca (gasterópodos vermétidos)

Los vermétidos son gasterópodos sésiles que viven en tubos y secretan una red de moco para atrapar alimentos, y posiblemente dañar competitivamente los corales circundantes. Estas redes de moco cubren completamente los corales cercanos en la plataforma arrecifal, lo que puede impedir la alimentación de los corales y permitir que los vermétidos consuman metabolitos de coral derivados de la fotosíntesis. Esta estrategia les proporciona una ventaja competitiva al reducir el acceso de los corales a los recursos y al permitir que los vermétidos se beneficien de los productos metabólicos de los corales (Chadwick y Morrow, 2011; Zvuloni *et al.*, 2008).

La relación entre el *Ceraesignum maximum* y diversas especies de coral es de naturaleza competitiva. Ambos organismos compiten por recursos similares, necesitando el flujo de agua para alimentarse, absorber nutrientes y realizar sus funciones esenciales. Los gasterópodos afectan el crecimiento coralino, principalmente restringiendo su expansión en las dimensiones vertical y horizontal, lo que les otorga una

ventaja al acceder mejor a estos recursos. Además, los vermétidos pueden alterar significativamente la morfología de los corales, especialmente limitando su crecimiento vertical. (Figura 5) (Zvuloni *et al.*, 2008).

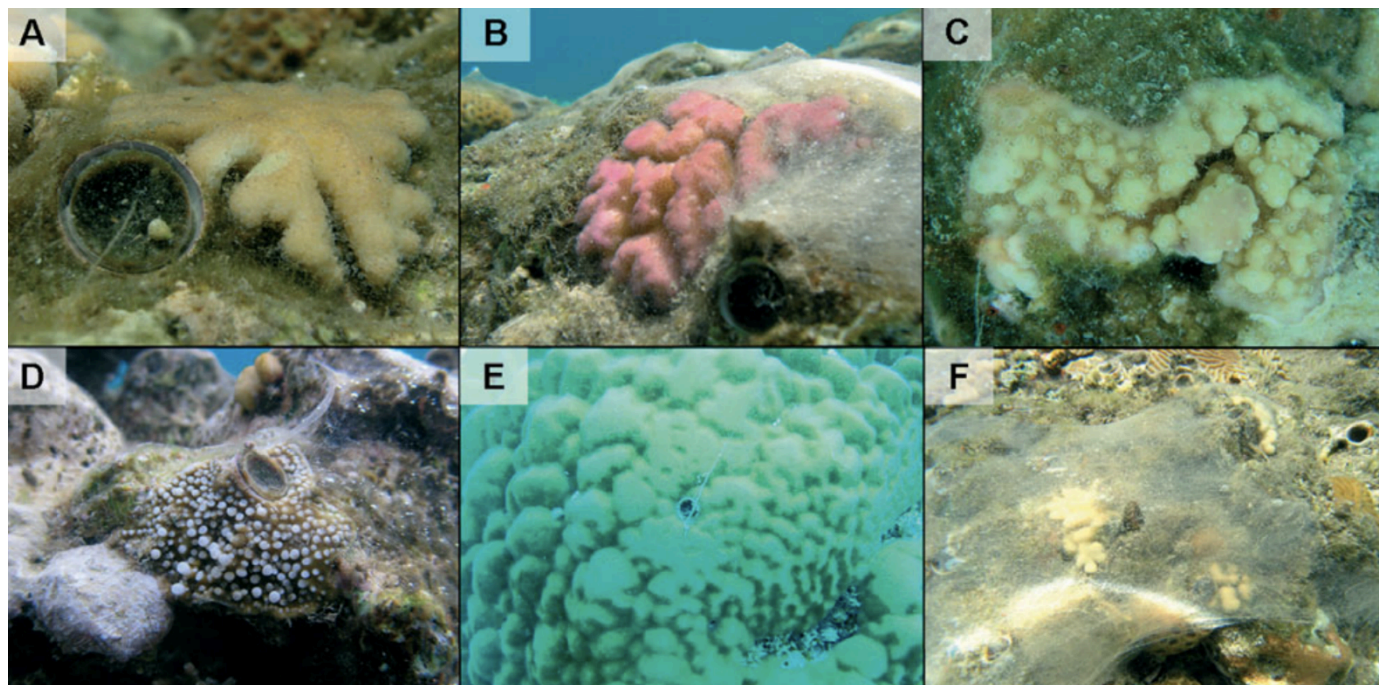


Figura 5. Crecimiento irregular de corales en presencia del gasterópodo vermético *Ceraesignum maximum*. (A) *Stylophora pistillata* presenta una forma aplanada; (B) *Pocillopora damicornis* muestra puntas de ramas lisas y planas; (C y D) *Acropora* spp. exhibe aplanamiento y pérdida de pólipos terminales; (E) *Porites lobata* tiene un área alrededor del gasterópodo con superficie uniforme; (F) redes de mucus secretadas por diversos individuos que se fusionan, cubriendo amplias áreas del arrecife, incluidos los corales. Imagen tomada de Zvuloni *et al.* (2008).

Phylum Bryozoa

Los briozoos usan diferentes mecanismos para optimizar el uso del espacio en su hábitat. Por ejemplo, en la plataforma continental frente a la costa de Argentina, los briozoos colonizan áreas específicas como las zonas periféricas de las valvas inferiores de la vieira *Zygochlamys patagonica*, así como superficies de sustratos artificiales, adaptándose a diferentes microhábitats (López Gappa y Landoni, 2009). Utilizan un posible mecanismo químico para grabar sustratos calcáreos, aunque este proceso no está completamente definido. Estratégicamente, el briozoo *Neothoa chiloensis* se extiende a lo largo de los canales de las valvas de moluscos, donde logra un entorno hidrodinámico favorable y protección contra la abrasión,

demonstrando una capacidad notable para adaptarse a nichos menos competitivos. Esta adaptación se ve también en su estrategia de colonia tipo lineal rastreado, es decir, donde los briozoos crecen y se extienden en una línea larga y estrecha, lo que les permite ocupar un espacio físico a lo largo de una superficie de manera eficiente, lo cual minimiza la competencia directa con otras especies como *Aracnopusia monoceros*, que domina por recubrimiento en áreas más densamente pobladas (López Gappa y Landoni, 2009).

El crecimiento en múltiples capas, característico de algunos organismos incrustantes coloniales como los briozoos, proporciona ventajas en la competencia por el espacio. Este crecimiento permite que los organismos cubran o invadan la superficie de la colonia, aumentando su espesor efectivo y contribuyendo a una competencia exitosa. Además, las espinas presentes en algunos zooides pueden bloquear el crecimiento excesivo de otros competidores (Taylor, 2016).

Macroalgas frondosas

Las macroalgas, son importantes competidores de los corales pétreos en los arrecifes tropicales, al desplegar una variedad de mecanismos para ejercer su dominancia en la competencia por el espacio (Chadwick y Morrow, 2011). Estos mecanismos se manifiestan a través de la interferencia con el asentamiento y supervivencia de larvas y juveniles de coral, sombreado, alelopatía, atracción de larvas hacia las algas, abrasión, invasión basal y sedimentación debido a la reducción del flujo de agua. La eficacia de estos mecanismos varía según la especie de macroalga y el coral implicado (Chadwick y Morrow, 2011; Box y Mumby, 2007; Titlyanov *et al.*, 2007). Específicamente, las algas pardas como *Dictyota pulchella* y *Lobophora variegata* emplean sombreado y abrasión para dañar los corales juveniles (Box y Mumby, 2007). Algunas especies de macroalgas pueden exudar compuestos químicos disuasivos que impiden la natación y metamorfosis de las larvas de coral en su proximidad (Chadwick y Morrow, 2011). Los mecanismos competitivos utilizados por las macroalgas están influenciados por factores

ambientales como la temperatura del agua y los niveles de nutrientes disueltos, que afectan sus tasas de crecimiento y la difusión de los compuestos que liberan al interactuar con los corales. Además, la preferencia de espacio por parte de las macroalgas puede reducir el espacio disponible para el asentamiento exitoso de las larvas de coral, lo que limita severamente las tasas de crecimiento de los corales y puede causar una mortalidad elevada (Titlyanov *et al.*, 2007; Birrell *et al.*, 2005).

Céspedes algales

Los céspedes algales son ensamblajes densamente agregados que incluyen una variedad de grupos como cianobacterias y algas verdes (Chlorophyta), rojas (Rhodophyta) y pardas (Phaeophyta). Estos céspedes se caracterizan por tener talos agregados de manera laxa a densa, con un dosel que generalmente no supera los 2 cm de altura y pueden extenderse sobre áreas de varios metros cuadrados. Están compuestos por una o más especies, y presentan una gran diversidad de morfologías según el hábitat, incluyendo formas filamentosas tanto corticadas como no corticadas, pequeñas formas foliáceas y calcáreas articuladas, siendo las formas filamentosas las más frecuentes. En relación con otras formas funcionales de macroalgas, como carnosas erectas y las costrosas (tanto calcáreas como no calcáreas), los céspedes algales tienen ventajas competitivas que les facilitan colonizar espacios disponibles de manera más eficaz y rápida. (Connell *et al.*, 2014; Gómez-Cubillos *et al.*, 2020).

Las interacciones entre corales y algas del césped tienen implicaciones significativas para la salud de los arrecifes de coral (Benedetti-Cecchi *et al.*, 2001). Los corales, como *Porites lobata*, pueden ser competitivamente dominantes y limitar el crecimiento del césped de algas en ciertas condiciones (Jompa y McCook 2003; Vermeij *et al.*, 2010). Sin embargo, la frecuencia de estas interacciones pueden verse afectadas por factores como las enfermedades coralinas y las perturbaciones antropogénicas (Airoidi 1998; Knowlton, 2001).

En comparación con otras macroalgas como las calcáreas y las carnosas erectas, las algas del césped tienden a ser competidores superiores para los corales en escenarios post-perturbación (McCook *et al.*, 2001; Vermeij *et al.*, 2010; Haas *et al.*, 2010; Barott *et al.*, 2012). Los céspedes interactúan principalmente con los corales mediante recubrimiento y sombreado, lo que a menudo resulta en una reducción del tejido vivo coralino (Figura 6) (Tanner, 1995; River y Edmunds, 2001). Se hipotetiza que los mecanismos específicos de este recubrimiento incluyen la alelopatía y la liberación de carbono orgánico que favorece la proliferación microbiana dentro de las algas del césped (Smith *et al.*, 2006; Haas *et al.*, 2009; Barott *et al.*, 2011).

Se ha observado que tanto las temperaturas más cálidas como la acidificación benefician a los céspedes algales, aumentando su productividad y abundancia (Johnson *et al.*, 2014; Bender *et al.*, 2014). Este aumento en la temperatura y el CO₂ puede favorecer la prevalencia de algas rojas y algunas cianobacterias en los céspedes, grupos taxonómicos que pueden tener efectos negativos sobre los corales (Bender *et al.*, 2014). Además, se ha sugerido que el CO₂ elevado mejora la fotosíntesis de los céspedes, lo que les permite competir de manera más efectiva con los corales por espacio y recursos (Short *et al.*, 2014). Por otro lado, condiciones que favorecen el crecimiento coralino y/o inhiben el crecimiento de algas, como la baja turbidez y la alta intensidad de pastoreo, pueden beneficiar a los corales (Brown y Carpenter, 2015).

Cuando los céspedes abundan y se combinan con factores como la alta sedimentación y el bajo pastoreo, se reduce aún más el espacio disponible para el asentamiento de corales (Fabricius y De'Ath, 2001; Belliveau y Paul, 2002).

Los tapetes de cianobacterias, como *Moorea bouillonii*, han sido objeto de estudio debido a su capacidad para competir eficazmente en entornos acuáticos. Un estudio realizado por Titlyanov *et al.* (2007) en la isla Sesoko, en Okinawa Japón, exploró los mecanismos utilizados por estas cianobacterias para competir por espacio y recursos. Se encontró que *M. bouillonii* emplea tanto la abrasión física como mecanismos alelopáticos para asegurar su supervivencia y dominancia en su hábitat. La abrasión implica el desgaste mecánico de sustratos mediado por las corrientes y las olas, mientras que los mecanismos alelopáticos

implican la liberación de compuestos químicos que inhiben el crecimiento de competidores potenciales. Esta combinación de estrategias le confiere a *M. bouillonii* una ventaja competitiva en su entorno, lo que puede tener importantes implicaciones en la estructura y función de los ecosistemas marinos donde se encuentra presente.

Los corales y las algas coralinas costrosas se debilitan bajo condiciones de cambio climático global, lo cual genera que las algas del césped se vuelvan competidores más fuertes y que el crecimiento excesivo de estos ensamblajes afecte negativamente la recuperación de los arrecifes de coral (Díaz-Pulido *et al.*, 2011). Esto se evidencia en el estudio de Gómez-Cubillos *et al.* (en prensa) donde se encontró que, en los complejos arrecifales de Albuquerque, Bolívar y Bajo Nuevo, la cobertura del bentos estaba mayormente compuesta por organismos no constructores de arrecife, siendo las algas del césped la comunidad dominante. Los organismos constructores representaron menos del 26 % de la cobertura. Esta situación se debe en parte a la escasa diversidad, abundancia y redundancia funcional de los herbívoros, lo que limita su capacidad de controlar naturalmente el crecimiento de las macroalgas. Además, los brotes de enfermedades han provocado pérdidas significativas en la cobertura coralina, lo que favorece la proliferación de las algas del césped sobre el esqueleto coralino expuesto.

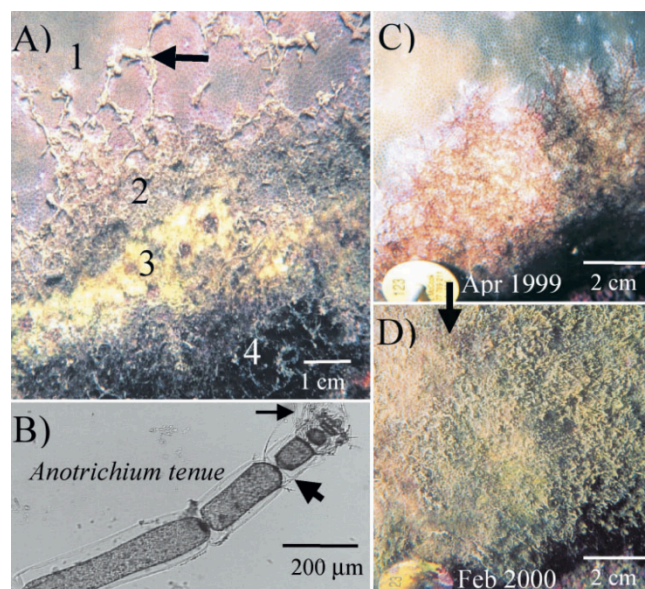


Figura 6. Impacto del alga roja filamentosa *Anotrichium tenue* sobre el coral masivo *Porites* spp. (A) zonas de recubrimiento algal: (1) tejido de coral sano, (2) coral vivo colonizado por el alga, (3) coral recientemente muerto (blanqueado), y (4) césped

algal mixto, destacando cómo los filamentos algales atrapan sedimento, dañando el tejido coralino. (B) Características de *Anotrichium tenue*, como articulaciones de segmentación y tricoblastos. (C) creciendo sobre tejido vivo de *Porites*, causando palidez y blanqueo. (D) Gráfico final mostrando el coral completamente sobrecrecido por césped algal mixto. Imagen tomada de Jompa y McCook (2003).

En conjunto, estos mecanismos y los descritos en la Tabla 1, muestran la diversidad de estrategias utilizadas por los organismos marinos para competir por el espacio en su entorno.

Tabla 1. Ejemplos de interacciones de competencia por espacio entre organismos sésiles.

Competidores	Mecanismos	Notas	Fuente
Briozoo vs coral <i>Watersipora</i> spp. Vs. <i>Oculina patagonica</i> .	Uso de espinas y crecimiento excesivo	Durante el verano, el briozoo <i>Watersipora</i> spp. supera al coral <i>Oculina patagonica</i> , que es vulnerable al blanqueamiento debido al aumento de la temperatura del agua. <i>Watersipora</i> spp., al no depender de zooxantelas para su nutrición, mantiene su salud y funcionalidad durante estas condiciones adversas (Figura 8)	Fine y Loya (2003).
Bivalvo vs bivalvo <i>Crassostrea gigas</i> vs <i>Saccostrea glomerata</i> .	Crecimiento rápido	Generalmente, <i>Crassostrea gigas</i> domina la competencia con otras especies de ostras debido a su tasa de crecimiento más rápida	Taylor (2016).
Zoantideo vs zoantideo <i>Palythoa caribaeoru</i> vs. <i>Zoanthus sociatus</i> vs. <i>Palythoa variabilis</i>	Enfrentamiento con interrupción de su crecimiento en los bordes de contacto entre sus colonias	<i>Palythoa variabilis</i> , aunque aparentemente crece más lentamente, se percibe como un competidor más débil por el espacio en comparación con las otras dos especies. Esto se evidenció cuando no opuso resistencia al crecimiento de <i>Palythoa caribaeorum</i> y <i>Zoanthus sociatus</i>	Rabelo et al. (2013).
Ascidia vs briozoos <i>Cryptosula pallasiana</i> , <i>Schizoporella errata</i> vs. <i>Botryllus schlosseri</i> .	Detectar y evitar competidores potenciales durante asentamiento	Las larvas de especies de briozoos competitivamente inferiores evitaron establecerse cerca de <i>Botryllus schlosseri</i>	Bullard et al. (2004).
Octocoral vs. corales escleractinios, anemonas, zoantideos <i>Erythropodium caribaeorum</i>	Tentáculos alargados o "tentáculos barredores"	<i>Erythropodium caribaeorum</i> compite por espacio con numerosas especies de coral, anémonas de mar y otros cnidarios, utilizando tentáculos barredores, estos carecen de las ramas laterales (pínnulas) características de los octocorales en general y tienen una	Sebens y Miles (1988).

		punta bulbosa (acrósfera) densamente repleta de nematocistos (Figura 2), que contribuyen al éxito competitivo de esta especie	
Coral vs coral. <i>Madracis myriaster</i> vs. <i>Agaricia agaricites</i> . <i>Orbicella annularis</i> vs <i>Eusmilia fastigiata</i> .	Digestión extracelentérica	Existen al menos dos mecanismos adicionales que podrían alterar la dominancia en este contexto: la interferencia provocada por la epifauna y el desarrollo del tentáculo barredor (Figura 2)	Bak et al. (1982).
Coral blando vs. ascidia vs. esponja <i>Aplidium pallidium</i> vs <i>Halichondria panicea</i> vs <i>Alcyonium siderium</i>	Sobrecrecer y el movimiento lateral	Algunas de estas especies ganaron el espacio no solo mediante el recubrimiento directo sobre otras, sino también a través del crecimiento lateral, desplazando así a las especies vecinas	Sebens (1986).
Coral vs ascidia <i>Balanophyllia elegans</i> vs. <i>Trididemnum opacum</i> .	Contacto tentacular	El contacto tentacular, que puede ser una forma de comportamiento agresivo, es el mecanismo defensivo más importante de <i>Balanophyllia elegans</i> para prevenir el crecimiento excesivo de <i>Trididemnum opacum</i>	Bruno y Witman (1996).
Coral vs coral <i>Orbicella annularis</i> vs. <i>Agaricia agaricites</i> .	Contacto tentacular	La mayoría de las interacciones observadas de los morfotipos de <i>Orbicella annularis</i> fueron con otros corales escleractinios (57 %). De estos, <i>Agaricia agaricites</i> (20 %) fue el oponente más común y este evita daños mayores debido al rápido desarrollo del tentáculo barredor	Van Veghel et al. (1996).
Coral vs octocoral <i>Sarcophyton ehrenbergi</i> vs. <i>Litophyton brassicum</i> vs. <i>Capnella lacertiliensis</i> vs. <i>Porites cylindrica</i> vs. <i>Pavona cactus</i> .	Agentes alelopáticos activos	Los corales alcionáceos provocaron necrosis tisular en los corales escleractinios. Esta necrosis fue más intensa cuando las colonias estaban en contacto directo, aunque también se registró en situaciones sin contacto físico, lo que sugiere la existencia de compuestos alelopáticos activos	Sammarco et al. (1985).
<i>Rhodactis rhodostoma</i> .	Tentáculos marginales bulbosos	Los tentáculos parecen funcionar como un mecanismo efectivo de competencia por interferencia, como lo demuestra su capacidad para dañar los tejidos de una variedad de cnidarios bentónicos en arrecifes de coral	Langmead y Chadwick-Furman (1999).
Corales vs macroalgas <i>Chlorodesmis fastigiata</i> , <i>Galaxaura filamentosa</i>	Alelopatía	Los trasplantes de macroalgas alelopáticas a lo largo de los bordes de coral resultaron en daños más rápidos y extensos a <i>Acropora aspera</i> y	Bonaldo y Hay (2014).

vs. <i>Acropora aspera</i> , <i>Pocillopora damicornis</i> , <i>Porites cylindrica</i> , <i>Porites lobata</i> .		<i>Pocillopora damicornis</i> que a <i>Porites cylindrica</i> y <i>Porites lobata</i> . Estas últimas parecieron exhibir una mayor resistencia a la presencia de dichas macroalgas	
Macroalgas vs corales. <i>Pocillopora verrucosa</i> vs. <i>Gracilaria</i> sp. <i>Bryopsis pennata</i> .	Hipoxia por sobrecrecimiento en la interfaz	El carbono orgánico alimenta la respiración microbiana, generando un microambiente hipóxico que puede resultar perjudicial para los corales	Barott <i>et al.</i> (2009).
Cespedes algales vs corales.	Liberación de carbono orgánico	Las comunidades microbianas presentes dentro de los céspedes de algas pueden ser más virulentas que otras comunidades microbianas bentónicas. Ver Figura 7 (d)	Barott <i>et al.</i> (2009).
Macroalgas, cianobacterias vs corales. <i>Dictyota</i> sp. <i>Lyngbya</i> sp. vs. <i>Porites astreoides</i>	Compuestos anti herbívoros	Los compuestos anti herbívoros pueden ser responsables de la inhibición del reclutamiento y la supervivencia de los corales	Kuffner <i>et al.</i> (2006).
Macroalga vs coral. <i>Moorea bouillonii</i> vs. <i>Porites lutea</i>	Veneno	El alga verde azulada actúa como veneno contra los corales hermatípicos y es capaz de matar el tejido coralino vivo.	Titlyanov <i>et al.</i> (2007).
Esponja vs coral. <i>Cliona tenuis</i> vs. <i>Siderastrea siderea</i> .	Producción de sustancias dañinas	Esta esponja produce una sustancia (clionapirrolidina A) que mata el tejido del coral al contacto forzado	Chaves-Fonnegra <i>et al.</i> (2008).
Esponjas vs corales. <i>Siphonodictyon</i> sp.	Moco toxico	El moco tóxico de esta esponja, que transporta el metabolito secundario sifonodictidina, inhibe el crecimiento coralino alrededor de la base de las chimeneas osculares	Chadwick y Morrow (2011).
Anemona vs macroalgas <i>Condylactis gigantea</i> .	Liberación de compuestos tóxicos	La anémona de punta de rosa controla el crecimiento excesivo de todos los principales grupos de macroalgas al liberar compuestos tóxicos en la columna de agua	Chadwick y Morrow (2011).
Macroalgas vs corales. <i>Dictyota pulchella</i> , <i>Agaricia spp.</i>	Sombreado	Estos parches de <i>Dictyota pulchella</i> proporcionan sombra a los corales juveniles el tiempo suficiente para ejercer un efecto inhibitor	Box y Mumby (2007).

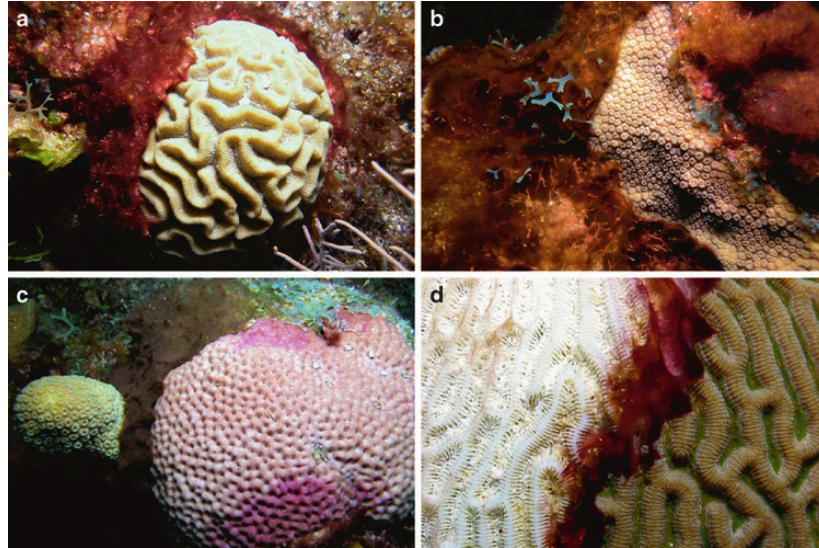


Figura 7. Competencia entre corales escleractinios masivos y mantos de cianobacterias. (a) Coral *Pseudodiploria strigosa* cercado por cianobacterias y *Dictyota*; (b) cianobacterias rojas alrededor de una colonia de *Orbicella faveolata*; (c) colonias de *Siderastrea siderea* (esta última blanqueada) separadas por un manto de cianobacterias marrón; (d) cianobacterias asociadas con otras bacterias marinas causando la enfermedad de la banda negra en coral pétreo, con áreas de esqueleto coralino recién muerto y tejido sano visible (Chadwick y Morrow, 2011).

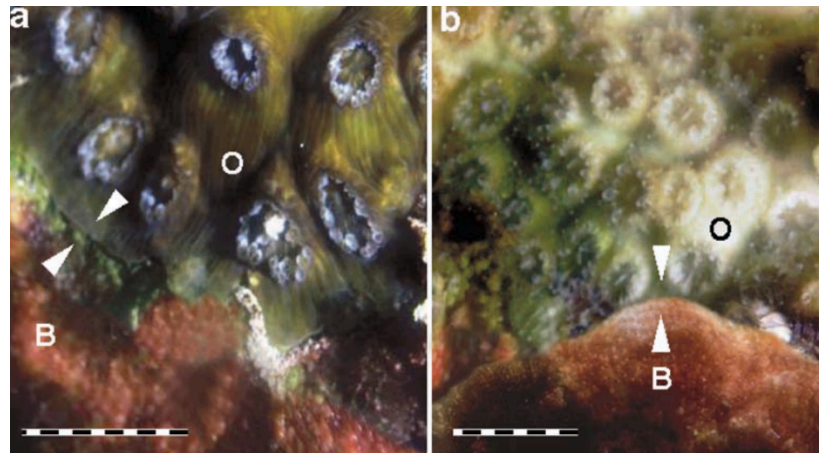


Figura 8. Interacciones competitivas entre *Oculina patagonica* y el briozoo *Watersipora* spp. (a) colonia saludable y no blanqueada de *Oculina patagonica* (O) recubriendo a *Watersipora* spp. (B); y (b) muestra *Watersipora* spp. recubriendo una colonia blanqueada de *Oculina patagonica* (Fine y Loya, 2003).

HERRAMIENTAS PROMETEDORAS PARA EL ESTUDIO DE COMPETENCIAS POR ESPACIO

El artículo de Taylor (2016) profundiza en la competencia entre esclerobiontes, organismos como briozoos, corales y moluscos que se adhieren permanentemente a superficies duras y cómo esta

competencia ha evolucionado a lo largo del tiempo. Utilizando el registro fósil como herramienta principal, dicho autor examina diversas formas de competencia, como el recubrimiento y la lucha por el espacio limitado, demostrando cómo las interacciones bióticas han respondido a cambios ambientales importantes, como las variaciones climáticas y del nivel del mar (Figura 9). Este estudio resalta el papel crucial de los esclerobiontes en la ecología evolutiva, sugiriendo que la competencia entre ellos ha sido fundamental para la diversificación y especiación, especialmente en entornos marinos donde los recursos son escasos. Además, enfatiza la relevancia de los fósiles de esclerobiontes para comprender las dinámicas históricas y su impacto en la biodiversidad marina actual, destacando su importancia tanto en estudios paleontológicos como ecológicos.

El registro fósil emerge como una herramienta prometedora para estudiar las interacciones de tipo competencia por espacio entre organismos sésiles en ambientes marinos. Investigaciones como la de [Tyler y Leighton \(2011\)](#) sobre braquiópodos del Ordovícico respaldan el proceso de “desplazamiento de caracteres”(divergencia morfológica entre organismos para limitar la competencia entre ellos), indicando la detección de competencia en el registro fósil mediante análisis morfológicos. Asimismo, el estudio de [Siqueira et al. \(2022\)](#) revela cómo las especies de rápido crecimiento influyen en la evolución de los corales de arrecife, destacando la importancia de entender las interacciones bióticas en el registro geológico para comprender los procesos macroevolutivos. Un análisis de [Król et al. \(2018\)](#) sobre tabulados masivos en Aferdou el Mrakib (Marruecos), proporciona un caso de estudio sobre competencia por espacio en el Devónico Medio, ilustrando cómo los organismos sésiles han competido y coexistido a lo largo del tiempo geológico. Además, la investigación de [Edmunds \(2022\)](#) muestra cómo una estrategia morfológica combinada de láminas y árboles promueve la persistencia de organismos sésiles en el tiempo, lo que sugiere adaptaciones morfológicas como respuesta a variaciones ambientales y biológicas. Estos estudios resaltan el valor del registro fósil para comprender las interacciones ecológicas y los procesos evolutivos en los ecosistemas marinos, proporcionando una visión única sobre cómo la competencia y la

coexistencia han moldeado la biodiversidad y la estructura de las comunidades a lo largo del tiempo geológico.

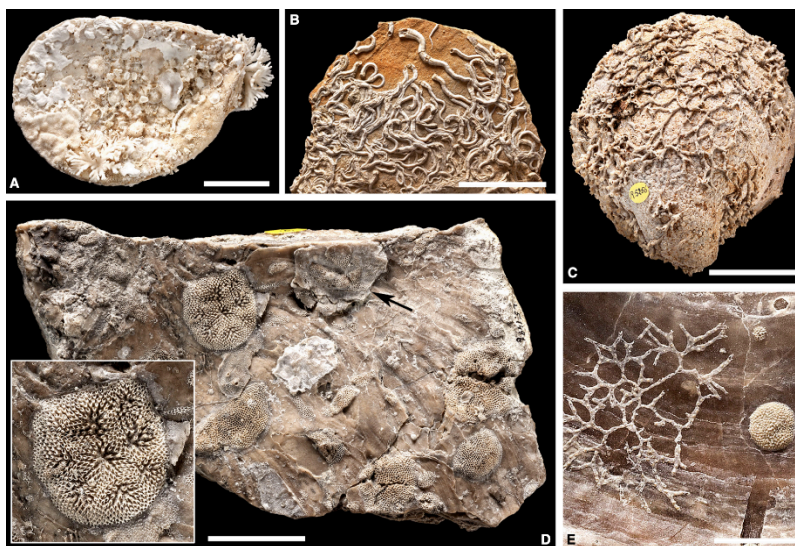


Figura 9. Ejemplos de sustratos duros y sus organismos incrustantes: (A) interior de una concha de bivalvo densamente colonizada por briozoos, algunos con crecimiento erecto para escapar de la competencia por espacio; (B) guijarro incrustado por poliquetos serpúlidos; (C) coral tabulado silicificado incrustado en forma rastrera *Aulopora*; (D) base de una esponja estromatoporoidea incrustada por briozoos y otros organismos; el inserto muestra un briozoo cistoporato y una válvula ventral de un braquiópodo muerto; (E) concha de bivalvo incrustada por un briozoo en forma rastrera *Cuffeyella* y un briozoo trepostómido en forma de mancha. Las barras de escala representan 2 cm, excepto en E, que es de 5 mm. Imagen tomada de Taylor (2016).

CONCLUSIONES

La competencia por espacio en los ecosistemas marinos influye en la estructura de las comunidades bentónicas, donde los organismos sésiles han desarrollado una variedad de estrategias adaptativas para asegurar su lugar en el sustrato. Estas adaptaciones son fundamentales para su establecimiento y supervivencia, reflejando la importancia de la competencia en estos entornos.

Se han identificado diversos mecanismos competitivos utilizados por una amplia gama de grupos taxonómicos, como cnidarios, esponjas, tunicados, moluscos, briozoos, macroalgas y céspedes algales. Estas estrategias incluyen tanto mecanismos físicos como químicos, así como adaptaciones morfológicas, que les permiten competir eficazmente por el espacio y los recursos disponibles.

Las interacciones bióticas entre los organismos sésiles, junto con factores ambientales como la temperatura del agua, la acidificación de los océanos y la disponibilidad de nutrientes, desempeñan un

papel relevante en la dinámica de la competencia por espacio en los ecosistemas marinos. Estos factores pueden influir en la prevalencia y eficacia de los diferentes mecanismos competitivos utilizados por los organismos marinos.

Los céspedes son ahora la comunidad dominante en muchos arrecifes, y junto con las perturbaciones incrementan las oportunidades de interacción con corales escleractinios.

El registro fósil emerge como una herramienta prometedora para comprender las interacciones de competencia por espacio en los ecosistemas marinos a lo largo del tiempo geológico.

En resumen, la competencia por espacio es un proceso dinámico y complejo que desempeña un papel fundamental en la ecología y evolución de los ecosistemas marinos. El estudio de los mecanismos competitivos y las interacciones bióticas, tanto en el presente como en el pasado geológico, es esencial para comprender mejor la diversidad y la distribución de las especies en estos entornos y para informar la conservación y gestión efectivas de los recursos marinos.

ACTIVIDADES DESARROLLADAS EN LA PASANTIA

(Programa de pasantías y trabajos de grado en “Ecología de arrecifes coralinos del Caribe colombiano”

Durante mi pasantía, tuve la oportunidad de participar en una variedad de actividades que me permitieron crecer tanto profesional como personalmente. Este periodo fue una experiencia enriquecedora y desafiante, en la cual cada tarea me brindó la oportunidad de aprender y desarrollarme en el campo de la investigación marina. Participo en cinco sesiones de capacitación, lo cual fue fundamental para profundizar en técnicas y metodologías avanzadas, enriqueciendo mis habilidades y conocimientos en el área. Una de mis primeras responsabilidades fue el alistamiento de materiales, una tarea esencial para el éxito de las salidas de campo y el trabajo de laboratorio. Ayudé al profesor Sven Zea en la recolección de muestras de agua en varios sitios, lo que me permitió entender la importancia de la planificación y la

precisión en el muestreo ambiental. Tuve el privilegio de apoyar en diversas salidas de campo, específicamente en la instalación de parcelas de seguimiento. Estas experiencias no solo me permitieron aplicar mis conocimientos teóricos, sino también apreciar la complejidad y la belleza de los ecosistemas marinos.

En el laboratorio, trabajé en el procesamiento de sedimentos del lote Chengue-1 y elaboré un protocolo de laboratorio para el procesamiento de sedimentos en bordes de interacción; también procesé núcleos de interacción coral-césped de la Expedición Bolívar-2022 (M10-M61-M67-M98). Esta tarea fue crucial para asegurar la precisión y la reproducibilidad de los resultados, lo que me enseñó la importancia del rigor científico y la atención al detalle.

El ejercicio con ImageJ fue una de las actividades más desafiantes y gratificantes. Aprendí a procesar imágenes con este programa para colaborar con los datos reales sin cometer errores. En este ejercicio, procesé dos cuadrantes de fotos, realizando correcciones, aplicando grillas y utilizando el ROIManager para etiquetar y analizar interacciones. También realicé una presentación oral sobre PhotoQuad, donde expliqué su modo de uso y demostré que es una herramienta igualmente valiosa para el procesamiento de imágenes.

Otra tarea significativa fue el procesamiento de imágenes de polígonos de la Expedición Bolívar-2022, específicamente en las estaciones E8, E13, E16 y E17. Este trabajo implicó la actualización de formatos físicos y enlaces en Drive con tablas en Microsoft Excel e imágenes, subrayando la importancia de la organización y la gestión de datos en la investigación científica.

Además, contribuí al diligenciamiento de la base de datos punto intercepto de fotocuantros de la Expedición Seaflower Bolívar 2022. Por último, realicé una revisión bibliográfica en la que revisé 85 documentos entre 1971 y 2024, sobre interacciones de competencia por espacio entre organismos bentónicos sésiles, con énfasis en interacciones coral-césped. Este proceso culminó en un informe escrito, estructurado como un marco teórico, lo que me permitió consolidar mis habilidades de investigación y redacción académica.

En resumen, mi pasantía fue una experiencia integral que me permitió desarrollar una amplia gama de habilidades técnicas y científicas. Aprendí a trabajar tanto en el campo como en el laboratorio, a gestionar y analizar datos, y a comunicar mis resultados de manera efectiva. La percepción general del proceso fue extremadamente positiva, ya que cada tarea y desafío me preparó mejor para mi futura carrera en la investigación marina. Estoy profundamente agradecido por esta oportunidad y por el conocimiento adquirido, que sin duda será invaluable en mi desarrollo profesional.

REFERENCIAS

- Abelson, A y Y. Loya. 1999. Interspecific aggression among stony corals in Eilat, Red Sea: a hierarchy of aggression capacity and related parameters. *Mar. Sci. Bull.* 65: 851-860.
- Aerts, L. A. M. 1998. Sponge/coral interactions on Caribbean reefs: analysis of overgrowth patterns in relation to species identity and cover. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 175: 241-249.
- Aerts, L. A. M y R. W. M. Van Soest. 1997. Quantification of sponge/coral interactions in a physically stressed reef community, NE Colombia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 148: 125-134.
- Airoldi, L. 1998. Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf. *Ecology.* 79: 2759-2770.
- Arnold, S. N., R. S. Steneck y P. J. Mumby. 2010. Running the gauntlet: inhibitory effects of algal turfs on the processes of coral recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 414: 91-105.
- Baarli, B. G., A. Mørk y H. Høie. 2018. Early Silurian encrusting communities from the Vestbrønnen section, west-central Norway: palaeoecology and sequence stratigraphy. *Palaeobio. Palaeoenv.* 98: 391-407.
- Bak, R. P. M., R. M. Termaat y R. Dekker. 1982. Complexity of coral interactions: influence of time, location of interaction and epifauna. *Mar. Biol.* 69: 215-222.
- Balthasar, U., L. A. Benjamin y R. Wood. 2021. Environmental change and evolutionary turnover in Palaeozoic and early Mesozoic brachiopods. *Palaeontology*, 64: 327-347.
- Barnes, D. K. 2002. Polarization of competition increases with latitude. *Proc. R. Soc.* 269: 2061-2069.
- Barnes, D. K. A y A. M. Neutel. 2016. Severity of seabed spatial competition decreases towards the poles. *Curr. Biol.* 26: R317-R318.
- Barott, K. L., G. J. Williams., M. J. Vermeij., J. Harris., J. E. Smith., F. L. Rohwerand y S. A. Sandin. 2012. Natural history of coral- algae competition across a gradient of human activity in the Line Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 460: 1-12.
- Barott, K., J. Smith., E. Dinsdale., M. Hatay., S. Sandin y F. Rohwer. 2009. Hyperspectral and physiological analyses of coral-algal interactions. *PloS one.* 4: e8043.
- Barott, KL., B. Rodriguez-Mueller., M. Youle., KL. Marhaver., M. J. Vermeij., J. E. Smith y F. L. Rohwer. 2011. Microbial to reef scale interactions between the reef-building coral *Montastraea annularis* and benthic algae. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 279: 1655-64.
- Bastidas, C y D. Bone. 1996. Competitive strategies between *Palythoa caribaeorum* and *Zoanthus sociatus* (Cnidaria: Anthozoa) at a reef flat environment in Venezuela. *Bull. Mar. Sci.* 59: 543-555.

- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1996. Ecology: Individuals, populations, and communities 3rd Edition. Blackwell Science Inc. 1068 p.
- Belliveau, S. A y V. J. Paul. 2002. Effects of herbivory and nutrients on the early colonization of crustose coralline and fleshy algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 232: 105-114.
- Bellwood, D. R y C. J. Fulton. 2008. Sediment-mediated suppression of herbivory on coral reefs: Decreasing resilience to rising sea-levels and climate change?. *Limnol. Oceanogr.* 53: 2695-2701.
- Bender, D., G. Diaz-Pulido y S. Dove. 2014. Warming and acidification promote cyanobacterial dominance in turf algal assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 517: 271-284.
- Benedetti-Cecchi, L., F. Pannacciulli., F. Bulleri., P. S. Moschella., L. Airoidi., G. Relini y F. Cinelli. 2001. Predicting the consequences of anthropogenic disturbance: large-scale effects of loss of canopy algae on rocky shores. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 214: 137-150.
- Birkeland, C. 1977. The importance of rate of biomass accumulation in early succession stages of benthic communities to the survival of coral recruits. In *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp.* (pp. 16-21).
- Birrell, C. L., L. J. McCook y B. L. Willis. 2005. Effects of algal turfs and sediment on coral settlement. *Mar. Pollut. Bull.* 51: 408-414.
- Birrell, C. L., L. J. McCook., B. L. Willis y G. A. Diaz-Pulido. 2008. Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs. *Oceanogr. Mar. Biol.* pp. 31-70.
- Bonaldo, R. M y D. R. Bellwood. 2011. Spatial variation in the effects of grazing on epilithic algal turfs on the Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs.* 30: 381-390.
- Bonaldo, R. M y M. E. Hay. 2014. Seaweed-coral interactions: variance in seaweed allelopathy, coral susceptibility, and potential effects on coral resilience. *PloS one.* 9: e85786.
- Box, S. J y P. J. Mumby. 2007. Effect of macroalgae competition on the growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 342:139-149.
- Brown, A. L y R. C. Carpenter. 2015. Water flow influences the mechanisms and outcomes of interactions between massive *Porites* and coral reef algae. *Mar. Biol.* 162: 459-468.
- Bruno, J. F y J. D. Witman. 1996. Defense mechanisms of scleractinian cup corals against excessive growth of colonial invertebrates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 207: 229-241.
- Bullard, S. G., R. B. Whitlatch y R. W. Osman. 2004. Checking the landing zone: do invertebrate larvae avoid settling near superior spatial competitors?. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 280: 239-247.
- Chadwick, N. E y K. M. Morrow. 2011. Competition between sessile organisms in coral reefs. *Coral Reefs.* 1: 347-371.
- Chaves-Fonnegra, A., L. Castellanos., S. Zea., C. Duque., J. Rodríguez y C. Jiménez. 2008. Clionapyrrolidine A—a metabolite from the encrusting and excavating sponge *Cliona tenuis* that kills coral tissue upon contact. *J. Chem. Ecol.* 34: 1565-1574.
- Connell, S. D., M. S. Foster y L. Airoidi. 2014. What are algal turfs? Towards a better description of turfs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 495: 299-307.
- Connolly, S. R y S. Muko. 2003. Spatial priority, size-dependent competition, and coexistence of clonal growth forms. *Ecology*, 84: 2979-2988.
- Dai, C. F. 1990. Interspecific competition in Taiwanese corals with special reference to the interactions between alcyonaceae and scleractinians. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 60: 291-297.
- Dayton, P. K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 41: 351-389.
- Diaz-Pulido, G y L. J. McCook. 2002. The fate of bleached corals: patterns and dynamics of algal recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 232: 115–128.

- Diaz-Pulido, G., M. Gouezo., B. Tilbrook., S. Dove y K. R. Anthony. 2011. High CO₂ enhances the competitive strength of seaweeds over corals. *Ecol. Lett.* 14: 156-162.
- Edmunds, P. J. 2022. Persistence of a sessile benthic organism promoted by a morphological strategy combining sheets and trees. *Proc. R. Soc. B.* 289: 20220952.
- Edwards, K. F y J. J. Stachowicz. 2012. Temporally varying larval settlement, competition, and coexistence in a sessile invertebrate community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 462: 93-102.
- Fabricius, K y G. De'ath. 2001. Environmental factors associated with the spatial distribution of crustose coralline algae on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs.* 19: 303-309.
- Fine, M y Y. Loya. 2003. Alternate coral–bryozoan competitive superiority during coral bleaching. *Mar. Biol.* 142: 989-996.
- Gomez-Cubillos, M. C. 2018. *Interacciones coral-césped de algas y sus efectos en la comunidad coralina en el área de Santa Marta, Caribe colombiano.* 123.
- Gómez-Cubillos, C., C. Gómez-Cubillos., A. Sanjuan-Muñoz y S. Zea. 2019. Interacciones de corales masivos con céspedes algales y otros organismos en arrecifes del Parque Nacional Natural Tayrona. *Bol. Investig. Mar. Costeras.* 48: 143-171.
- Gómez-Cubillos, C., B. Gavio y S. Zea. 2020. Estructura de la comunidad de céspedes algales en interacciones con corales masivos en arrecifes del Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano. *Rev. Biol. Trop.* 68: 835-849.
- Gómez-Cubillos, C.; , C. A. Daza-Guerra; L. C. Franco-León; M. H; Benavides-Marchena; R. A Duque-Díaz y S. Zea. (2024). Estado de la comunidad coralina en tres complejos arrecifales de la Reserva de la Biosfera Seaflower, Caribe colombiano.
- Gorgula, S. K y S. D. Connell. 2004. Expansive covers of turf-forming algae on human-dominated coast: the relative effects of increasing nutrient and sediment loads. *Mar. Biol.* 145: 613-619.
- Haas, A., M. Al-Zibdah y C. Wild. 2009. Effect of inorganic and organic nutrient addition on coral–algae assemblages from the Northern Red Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 380: 99-105.
- Haas, A., M. El-Zibdah y C. Wild. 2010. Seasonal monitoring of coral–algae interactions in fringing reefs of the Gulf of Aqaba, Northern Red Sea. *Coral Reefs.* 29: 93-103.
- Harris, J. L. 2015. Tropical Algal Turfs: A Review of Their Ecology and a Frameworks for Their Analysis. 8-61. En: *The ecology of turf algae on coral reefs.* University of California, San Diego. 185 p.
- Houk, P., C. Musburger y P. Wiles. 2010. Water quality and herbivory interactively drive coral-reef recovery patterns in American Samoa. *PLoS One.* 5: e13913.
- Johnson, M. D., N.N. Price y J. E. Smith. 2014. Efectos contrastantes de la acidificación de los océanos sobre las algas calcáreas y carnosas tropicales. *PeerJ*, 2, e411
- Jompa, J y L. J. McCook. 2003. Contrasting effects of turf algae on corals: massive *Porites* spp. are unaffected by mixed-species turfs, but killed by the red alga *Anotrichium tenue*. *Marine Mar. Ecol. Prog. Ser.* 258: 79-86.
- Knowlton, N. 2001. The future of coral reefs. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98: 5419-5425.
- Konar, B y K. Iken. 2005. Competitive dominance among sessile marine organisms in an Arctic high rock community. *Polar Biol.*, 29: 61-64.
- Król, J. J., M. Jakubowicz; M. K. Zapalski y B. Berkowski. 2018. Massive tabulates in competition for space: a case study of Aferdou el Mrakib (Middle Devonian, Anti-Atlas, Morocco). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 497: 105-116.

- Kuffner, I. B., L. J. Walters., M. A. Becerro., V. J. Paul., R. Ritson-Williams y K. S. Beach. 2006. Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 323: 107-117.
- Nützel, A., A. Kaim y M. Hautmann. 2021. Shell accumulation of benthic organisms in a Triassic deep water setting of the Dolomites (N Italy) and its implications for the understanding of the co-evolution of predator–prey interactions. *Hist. Biol.* 1-14.
- Lang, J. 1973. Coral reef project—papers in memory of Dr. Thomas F. Goreau. 11. Interspecific aggression by scleractinian corals. 2. Why the race is not only to the swift. *Bull. Mar. Sci.* 23: 260-279.
- Langmead, O y N. E. Chadwick-Furman. 1999. Marginal tentacles of the corallimorpharian *Rhodactis rhodostoma*. 1. Role in competition for space. *Mar. Biol.* 134: 479-489.
- Laursen, G. V y A. T. Nielsen. 2018. Origin and significance of reworked siliciclastic material in Triassic carbonate rocks, Jameson Land, East Greenland. *Sedimentology*, 65: 935-957.
- López Gappa, J. J y N. A. Landoni. 2009. Patterns of space utilization by bryozoans in the Patagonian scallop *Psychrochlamys patagonica*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 380: 11-18.
- López-Victoria, M., S. Zea y E. Weil. 2006. Competition for space between encrusting excavating Caribbean sponges and other coral reef organisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 312: 113-121.
- McCook, L., J. Jompa y G. Diaz-Pulido. 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*. 19: 400-417.
- Nugues, M. M., L. Delvoye y R. P. Bak. 2004. Coral defence against macroalgae: differential effects of mesenterial filaments on the green alga *Halimeda opuntia*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 278: 103-114.
- Nugues, M. M y R. P. Bak. 2006. Differential competitive abilities between Caribbean coral species and a brown alga: a year of experiments and a long-term perspective. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 315: 75-86.
- Rabelo, E. F., M. D. O. Soares y H. Matthews-Cascon. 2013. Competitive interactions among zoanthids (Cnidaria: Zoanthidae) in an intertidal zone of Northeastern Brazil. *Braz. J. Oceanogr.* 61: 35-42.
- River, G. F. y P. J. Edmunds. 2001. Mechanisms of interaction between macroalgae and scleractinians on a coral reef in Jamaica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 261: 159-172.
- Rossi, S y M. J. Snyder. 2001. Competition for space among sessile marine invertebrates: changes in HSP70 expression in two Pacific cnidarians. *Biol. Bull.* 201: 385-393.
- Sammarco, P. W., J. C. Coll, y S. La Barre. 1985. Competitive strategies of soft corals (Coelenterata: Octocorallia). II. Variable defensive responses and susceptibility to scleractinian corals. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 91: 199-215.
- Sams, M. A y M. J. Keough. 2012. Contrasting effects of variable species recruitment on marine sessile communities. *Ecology*. 93: 1153-1163.
- Sarà, M. 1986. Sessile macrofauna and marine ecosystem. *Ital. J. Zool.* 53: 329-337.
- Schönberg, C. E. L. L y C. Wilkinson. 2001. Induced colonization of corals by a clionid bioeroding sponge. *Coral Reefs*, 20: 69-76.
- Sebens, K. P. 1986. Spatial relationships among encrusting marine organisms in the New England subtidal zone. *Ecol. Monogr.* 56: 73-96.
- Sebens, K. P y J. S. Miles. 1988. Sweeper tentacles in a gorgonian octocoral: morphological modifications for interference competition. *Biol. Bull.* 175: 378-387.
- Sheppard, C. R. C. 1979. Interspecific aggression between reef corals with reference to their distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1: 237-247.
- Short, J., G. A. Kendrick., J. Falter y M. T. McCulloch. 2014. Interactions between filamentous turf algae and coralline algae are modified under ocean acidification. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 456: 70-77.

- Siqueira, A. C., W. Kiessling y D.R Bellwood. 2022. Fast-growing species shape the evolution of reef corals. *Commun. Biol.* 13: 2426.
- Smith, J. E., M. Shaw., R. A. Edwards., D. Obura., O. Pantos., E. Sala y F. L. Rohwer. 2006. Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe-induced coral mortality. *Ecol. Lett.* 9: 835-845.
- Svensson, J. R y D. J. Marshall. 2015. Limiting resources in sessile systems: food enhances diversity and growth of suspension feeders despite available space. *Ecology.* 96: 819-827.
- Tanner, J. E. 1995. Competition between scleractinian corals and macroalgae: an experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 190: 151-168.
- Taylor, P. D. 2016. Competition between encrusters on marine hard substrates and its fossil record. *Palaeontology.* 59: 481-497.
- Titlyanov, E. A., I. M. Yakovleva y T. V. Titlyanova. 2007. Interaction between benthic algae (*Lyngbya bouillonii*, *Dictyota dichotoma*) and scleractinian coral *Porites lutea* in direct contact. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 342: 282-291.
- Tyler, C. L y L. R. Leighton. 2011. Detection of competition in the fossil record: support for character displacement among Ordovician brachiopods. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 307: 205-217.
- Van Veghel, M. L., D. F. Cleary y R. P. Bak. 1996. Interspecific interactions and competitive ability of the polymorphic reef-building coral *Montastrea annularis*. *Bull. Mar. Sci.* 58: 792-803.
- Vermeij, M. J y S. A. Sandin. 2008. Density-dependent settlement and mortality structure the earliest life phases of a coral population. *Ecology.* 89: 1994-2004.
- Vermeij, M. J., I. van Moorselaar., S. Engelhard., C. Hörnlein., S. M. Vonk y P. M. Visser. 2010. The effects of nutrient enrichment and herbivore abundance on the ability of turf algae to overgrow coral in the Caribbean. *PloS one.* 5: e14312.
- Vermeij, M. J., J. E. Smith., C. M. Smith., R. Vega Thurber y S. A. Sandin. 2009. Survival and settlement success of coral planulae: independent and synergistic effects of macroalgae and microbes. *Oecologia.* 159: 325-336.
- Wanders, J. B. W. 1977. The role of benthic algae in the shallow reef of Curacao (Netherlands Antilles) III: the significance of grazing. *Aquatic Bot.* 3: 357-390.
- Woodin, S. A y J. B. C. Jackson. 1979. Interphyletic competition between marine benthos. *Am. Zool.* 19: 1029-1043.
- Zvuloni, A., R. Armoza-Zvuloni y Y. Loya. 2008. Structural deformation of branching corals associated with the vermetid gastropod *Dendropoma maxima*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 363: 103-108.