

Tesis de Posgrado

Dinámica poblacional del cirripedio Balanus amphitrite Darwin en un área afectada por contaminación cloacal

Calcagno, Javier Angel

1995

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias
Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Calcagno, Javier Angel. (1995). Dinámica poblacional del cirripedio *Balanus amphitrite* Darwin en un área afectada por contaminación cloacal. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2773_Calcagno.pdf

Cita tipo Chicago:

Calcagno, Javier Angel. "Dinámica poblacional del cirripedio *Balanus amphitrite* Darwin en un área afectada por contaminación cloacal". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1995.

http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2773_Calcagno.pdf

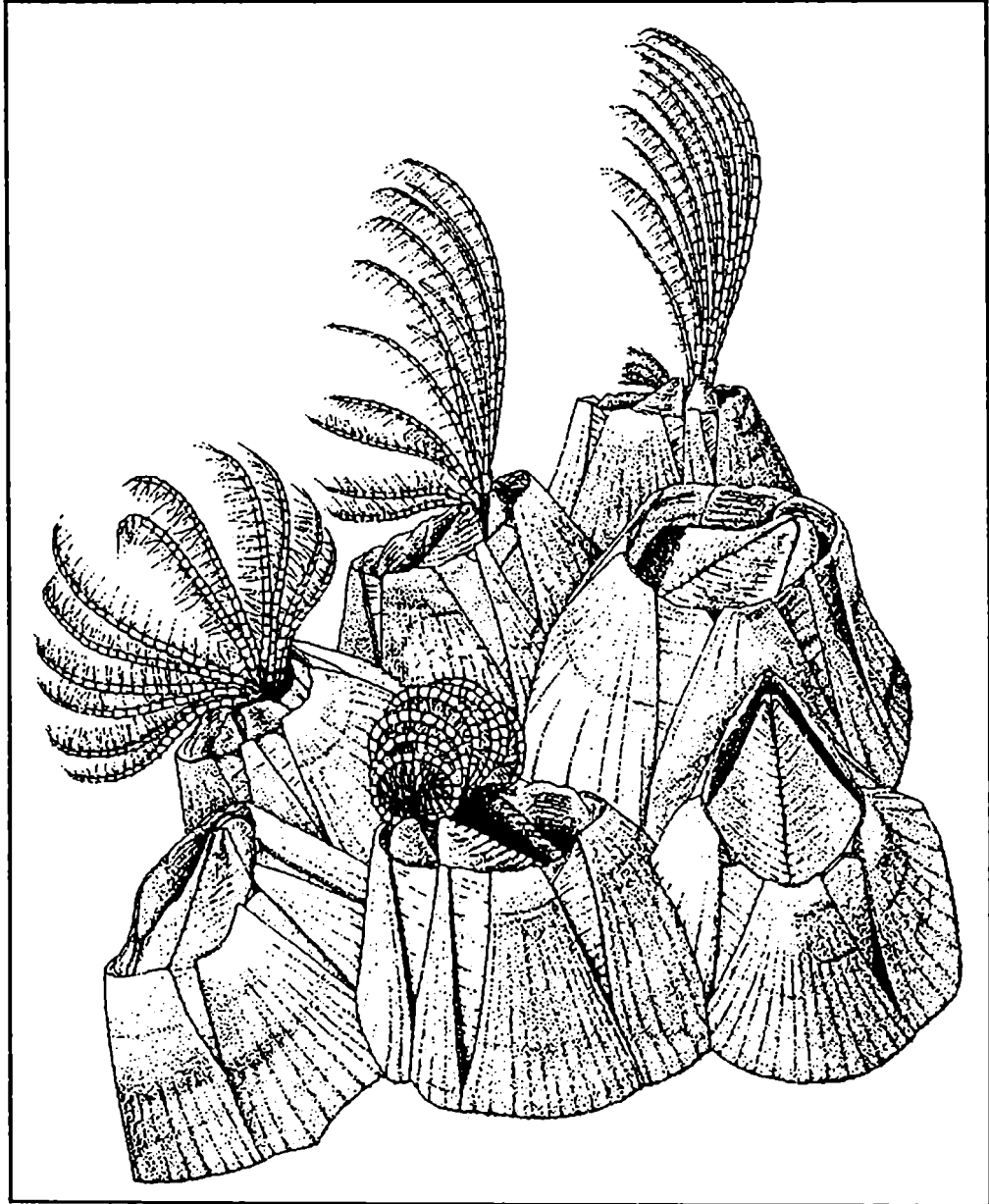
EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



№ 2773 4

72

Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Dinámica poblacional del cirripedio *Balanus amphitrite*
Darwin en un área afectada por contaminación cloacal

Autor: Javier Angel Calcagno

Director: Dr. Juan J. López Gappa

Tesis presentada para optar al título de
Doctor en Ciencias Biológicas

1995

Nº 27734

A Mimía,
esperando haber cumplido la promesa de no defraudarla.

A mis padres,
que fueron siempre el ejemplo de lo mejor.

Indice

	Pág.
Agradecimientos.....	1
Introducción.....	2
Metodología general.....	16
El ambiente.....	16
Censos.....	20
Experimentos de campo.....	34
Desecación.....	43
Introducción.....	43
Material y Métodos.....	45
Resultados.....	48
Discusión.....	53
Reclutamiento y Mortalidad.....	58
Introducción.....	58
Material y Métodos.....	62
Resultados.....	71
Discusión.....	105
Crecimiento.....	118
Introducción.....	118
Material y Métodos.....	120
Resultados.....	126
Discusión.....	146
Producción.....	152
Introducción.....	152
Material y Métodos.....	153
Resultados.....	158
Discusión.....	173
Resumen y conclusiones.....	178
Bibliografía.....	182

Agradecimientos

En los últimos 5 años he acumulado deudas con mucha gente. A veces personas que me ayudaron sin siquiera conocerme, otras veces viejos y buenos amigos que no rechazaron una nueva oportunidad de probar su solidaridad y paciencia.

Durante todo este tiempo he recibido muchas buenas recomendaciones. Muchas veces las tuve en cuenta y otras me empeiné en mantener mi punto de vista, lo que me convierte en el único responsable de los errores cometidos.

Quiero destacar que este trabajo se financió parcialmente gracias a subsidios PID y PIA otorgados por el CONICET a J. López Gappa.

Aunque sé que es inevitable olvidarme de alguien en este momento deseo agradecer especialmente a:

- J.J. López Gappa, por su dedicación y paciencia extraordinarias.
- Alejandro Tablado, por su buen criterio a la hora de "desempatar" discusiones con Juan José.
- Norman Magaldi, inapreciable compañero de campaña que se fué antes de poder ver este trabajo terminado.
- Beatriz González y Enrique Marschoff con quienes mi deuda de gratitud sigue creciendo.
- Gustavo Lovrich, querido amigo que siempre demostró interés, manteniéndome al tanto de la bibliografía aún desde la otra punta del mundo.
- Rubén Dezi, Ana Cabane y familia, a quienes robé tantos fines de semana procesando las imágenes.
- Fernando Kravetz por su visión clara de los problemas ecológicos, que se tradujeron siempre en útiles consejos.
- Enrique Rodríguez por la lectura crítica del manuscrito.
- Carlos Luquet por enseñarme la metodología de los experimentos de laboratorio de desecación.
- Daniel Rocatagliata, por su disponibilidad para evacuar dudas y prestar su nutrida biblioteca.
- Al elenco estable del laboratorio de Biometría.
- Los integrantes de la División Invertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales.

Aunque he aventurado respuestas a las preguntas planteadas, me gustaría más que nada haber sido capaz de plantear buenas dudas, ya que éstas, aunque incapaces de llegar a la profundidad, tienen la propiedad de agitar la superficie.

Javier A. Calcagno

INTRODUCCION

Se conocen alrededor de 900 especies de cirripedios (Kaestner, 1970). Estos crustáceos son sedentarios o simbióticos, y aunque todas las especies son marinas o de estuarios, algunos Thoracica pasan gran parte de su vida al aire o cerca del agua dulce. Viven en todas las profundidades y en una gran variedad de hábitats, pero la gran mayoría se encuentran en la zona intermareal de los ambientes rocosos. Zullo (1979) sostiene que los cirripedios son tan abundantes a lo largo de las costas, que los paleontólogos del futuro bien podrían referirse al presente como "la edad de los cirripedios".

El cuerpo esta primitivamente compuesto por cabeza, tórax, y abdomen, y contenido dentro de una caparazón bivalva, pero los adultos presentan modificaciones a este esquema. Algunos Thoracica mantienen las divisiones primitivas del soma, el tórax compuesto por 6 somitos, y el abdomen por 5. El primer somito abdominal porta el pene y el último la furca (Fig. 1).

La cabeza, en todos los órdenes está reducida y el abdomen falta, excepto en Ascothoracica y en la larva cipris.

La región de la cabeza consiste fundamentalmente en 5 segmentos con primer y segundo par de antenas, un par de mandíbulas y primer y segundo par de maxilas. Las segundas antenas están presentes sólo en la nauplius, como apéndices utilizados para la natación y la alimentación.

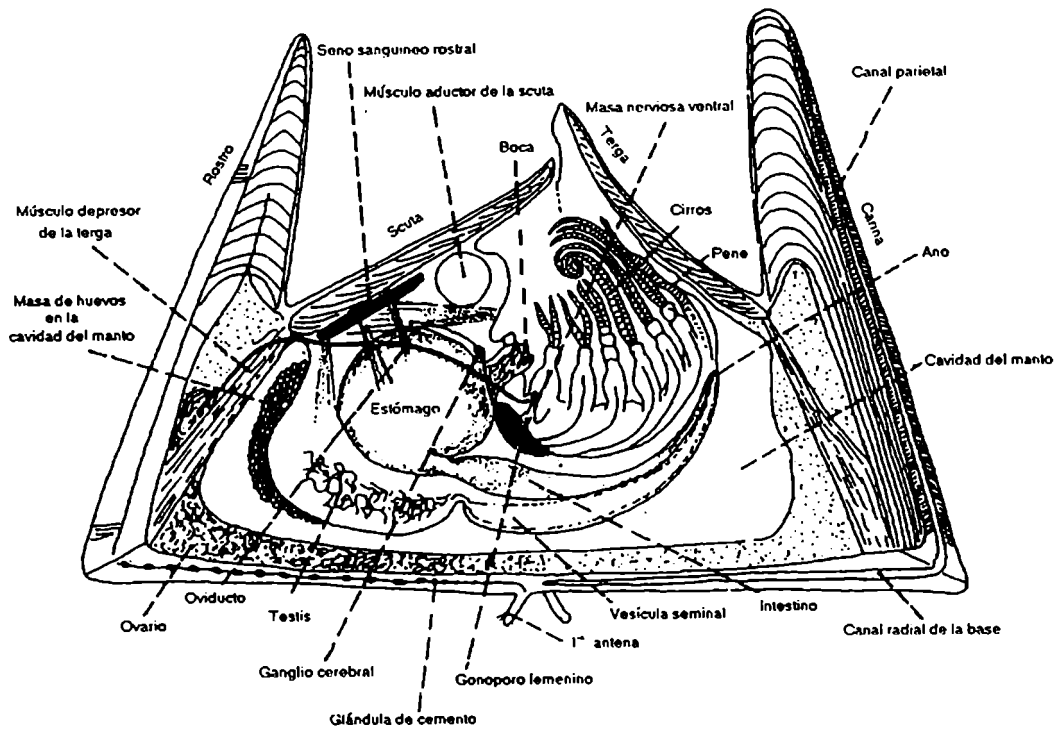


Fig. 1. Corte vertical de *Balanus* según Barnes (1963).

El caparazón (manto), encierra al cuerpo. Este es bivalvo en *Ascothoracica* y en la larva *cipris*, y en *Thoracica* y *Acrothoracica* forma un saco.

Todos los cirripedios se adhieren inicialmente al sustrato por el primer par de antenas, y más tarde, en las formas permanentemente sésiles, por la región preoral de la cabeza.

Los apéndices birramosos del tórax se usan para la natación en *Ascothoracica* y en la larva *cipris*, pero son cirrifórmes en los *Thoracica* y *Acrothoracica* adultos, y tienen función

alimenticia.

Los Rizocefala son parásitos, y sólo los estadios larvales tienen apéndices. Los adultos consisten en una serie de tubos que penetran en el hospedador, y en un extremo un saco conteniendo las partes reproductivas.

Los cirripedios pueden presentar sexos separados, pero la mayoría de las especies son hermafroditas. Cuando existen sexos separados, los machos son mucho más reducidos en tamaño que las hembras y frecuentemente no comen.

En todos los cirripedios los huevos se desarrollan externamente, pero dentro de la cavidad del manto. El esperma de un hermafrodita vecino o un macho secundario se introduce en la cavidad del manto por medio del pene, que es extensible.

El desarrollo usualmente incluye 6 estadios nauplius nadadores y una cipris que es el último estadio antes de la metamorfosis a adulto. Pero en unas pocas especies las nauplius se desarrollan dentro del manto y la larva cipris es liberada.

La liberación de larvas es un evento sincronizado en la mayoría de los adultos de una población, y las larvas permanecen en el plancton de 3 a 6 semanas.

Pyenfinch (1948) encontró que en Millport, Escocia, para cuatro años consecutivos (1944 - 1947) el número máximo de larvas de *Balanus balanoides* en el plancton se registró el 16, 14, 7 y el 11 de marzo respectivamente, y sostiene, aunque no presenta los datos, que esta sincronización se mantiene a través de muchos

años.

La cipris recuerda a un ostrácodo, con ojos compuestos similares, pero se diferencia en que las segundas antenas están ausentes, presenta 6 pares de toracópodos birramosos nadadores, tiene valvas unidas anteroventralmente y dorsalmente, y le falta una bisagra dorsal (Fig. 2).

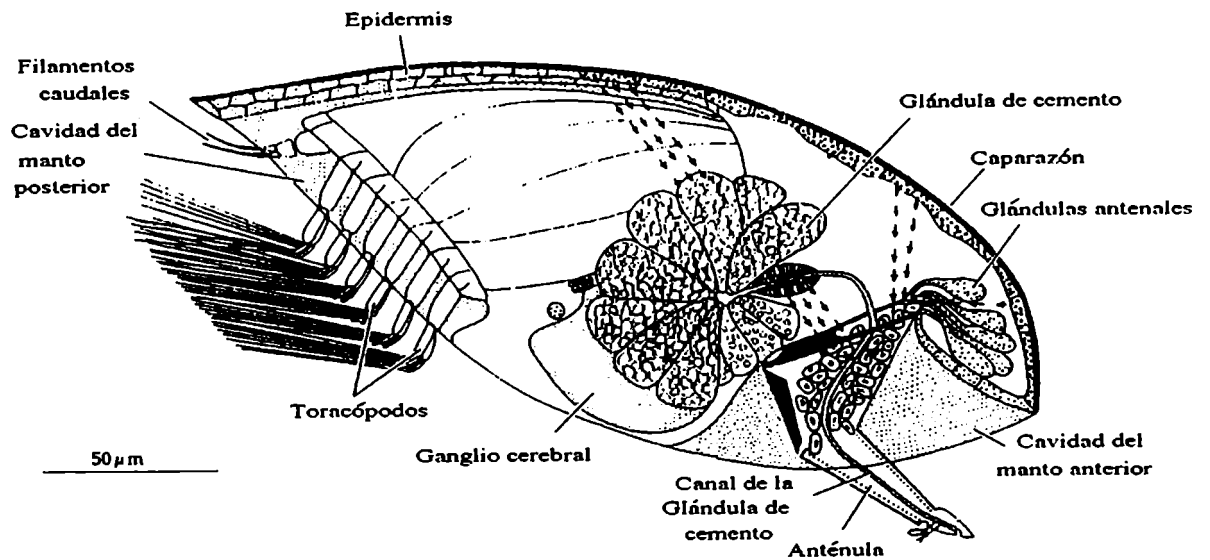


Fig. 2. Corte longitudinal de larva cipris según Brusca y Brusca (1990).

El orden Thoracica tiene aproximadamente 650 especies conocidas, e incluye a los percebes o lepas (cirripedios pedunculados), y a los dientes de perro. *Lepas anatifera* puede llegar a tener un pedúnculo de hasta 80 cm de largo y *Balanus*

aquila un diámetro basal de alrededor de 12 cm, pero lo común para el género es que el rango esté entre 1 y 2 cm. Los Thoracica tienen 6 pares de toracópodos (cirri), dispuestos a lo largo del tórax en la forma generalizada. El caparazón está usualmente cubierto por placas calcáreas permanentes, y todos se adhieren permanentemente a objetos inanimados, algas, o a otros animales.

La ecología de cirripedios ha sido tratada desde diversos puntos de vista en numerosos trabajos de tesis de maestría y doctorado, principalmente en el hemisferio norte y Australia (Newman, 1954; Connell, 1956; Lang, 1977; Hines, 1978; Wethey, 1979; West, 1982; Caffey, 1983; Malusa, 1983; Thomas, 1987; Burrows, 1988; Mori, 1989).

El estudio de los ambientes rocosos intermareales se encaró tradicionalmente desde el punto de vista de la ecología de comunidades. La mayoría de los trabajos de sucesiones han sido llevados a cabo, sin embargo, en comunidades terrestres, como selvas y campos abandonados, donde sólo los primeros estadios, dominados por especies de vida corta, son apropiados para hacer experimentos. Los estadios tardíos, y los mecanismos que los producen, son más difíciles de observar directamente, debido a que estas especies, especialmente los árboles, persisten por mucho más tiempo de lo que suele durar un estudio ecológico (Sousa, 1980).

Los ambientes intermareales de las costas rocosas ofrecen la ventaja de que el tiempo que transcurre desde la colonización

hasta el climax es corto, y además las manipulaciones experimentales son relativamente fáciles de realizar.

En el estudio de las comunidades rocosas de la zona intermareal se debe tener en cuenta la diversidad, la abundancia, la distribución de los miembros de una comunidad, la disponibilidad de recursos, los disturbios físicos y la interacción con otras especies, sin olvidar el azar. El problema fué abordado desde diferentes ángulos, otorgando mayor o menor importancia a los factores detallados más arriba.

Dayton (1971), Osman (1977) y Sousa (1984) pusieron en evidencia que los disturbios son críticos, ya que crean parches de espacio abierto que mantienen la alta diversidad observada en muchas comunidades de organismos sésiles.

Connell (1978) propuso el *modelo de disturbios intermedios* para explicar los patrones de composición de especies en selvas tropicales lluviosas y en arrecifes de coral. Este modelo propone que cuando la frecuencia de los disturbios es demasiado alta o baja, la comunidad tiende a un estado de baja diversidad específica, y que la diversidad es máxima para una frecuencia de disturbios intermedia.

Sea cuál fuere la comunidad sésil estudiada, y en los más variados ambientes, la competencia resulta ser un elemento importante en la determinación de la estructura poblacional.

Dayton (1971, 1975) demostró que para los organismos marinos sésiles, el espacio es, en la mayoría de los casos, el recurso

limitante y la competencia por el espacio sería la causante de que estas comunidades estén organizadas en jerarquías de dominancia.

Los estudios realizados por Connell (1956, 1961 a y b), Stanley y Newman (1980), Newman y Stanley (1981), Dungan (1985), Stotz (1988) y Bertness (1989) son algunos de los trabajos clásicos en los que se estudió la competencia en comunidades dominadas por cirripedios.

Connell (1985) destacó el papel de la competencia en aquellos casos en que un organismo llega a monopolizar el recurso limitante (el espacio), y planteó que éstos monocultivos, parecen evolucionar independientemente de las condiciones iniciales. Stanley y Newman (1980) y Newman y Stanley (1981) propusieron que la mayor diversidad que presentan actualmente los cirripedios balanoideos y tetraclítidos con respecto a los chthamaloideos, y el confinamiento de éstos últimos al sector más alto de la zona intermareal podría explicarse mediante un proceso de exclusión competitiva registrado durante la evolución del grupo. Por otra parte, Paine (1981) argumentó que cuando la presión de depredación es reducida (como sucede en el intermareal alto), el modelo dado por Newman y Stanley (1981) puede explicar la distribución de los cirripedios, pero esta teoría no serviría para resolver el problema a escala global.

En cuanto a la depredación, Paine (1966) demostró que ésta juega un rol importante en el aumento de la diversidad

específica. Connell (1970) y Palmer (1990), dan como ejemplos de sistema depredador-presa la relación entre moluscos depredadores y cirripedios.

Menge y Sutherland (1976, 1987) sugirieron que la depredación, la competencia y los disturbios son procesos complementarios en la organización y diversidad de las comunidades.

Basados mayormente en los trabajos pioneros de Connell (1956, 1961 a y b) y Paine (1966), los ecólogos creyeron estar ante la solución definitiva al problema de la determinación de la estructura de las comunidades, y estas generalizaciones se convirtieron en paradigmas de la ecología bentónica moderna.

La discusión fué reabierto por Underwood y Denley (1984), quienes observaron que en las comunidades intermareales que ellos estudiaron en la costa este de Australia, esas generalizaciones no se cumplían en absoluto, o como máximo se manifestaban muy difusamente. La nueva interpretación de la variación en la intensidad de reclutamiento se basó, fundamentalmente, en la incorporación al sistema del suministro de larvas desde el plancton (Underwood y Denley, 1984).

En vista de estos resultados, Connell (1985) interpretó que el modelo basado en sus trabajos anteriores y en los resultados de Paine (1966) era incompleto y concluyó que la intensidad en el asentamiento puede actuar, en algunas circunstancias, como determinante de la distribución y la abundancia de organismos

bentónicos con fases larvales planctónicas.

Adicionalmente, Roughgarden et al (1985) desarrollaron un modelo matemático para las comunidades intermareales que incluye la tasa de asentamiento, el crecimiento y la mortalidad. En base a este modelo llegaron a la conclusión que si el asentamiento es suficientemente alto (20 a 30 larvas por centímetro cuadrado por semana), hay una saturación de larvas provenientes del plancton, y la estructura de la comunidad estaría determinada por procesos post-asentamiento como la competencia, la depredación, etc. Si, en cambio, el aporte de larvas desde el plancton es bajo, las características demográficas de la comunidad estarían determinadas por la tasa de asentamiento.

La falta de coincidencia entre los resultados de Underwood y Denley (1984) y Roughgarden et al (1987, 1988), y los de Connell (1956) se debería, entonces, a que las comunidades estudiadas por éste último en la costa oeste de Escocia tendrían un gran aporte de larvas desde el plancton. Esto se traduce en la saturación de larvas listas para asentarse, y bajo esas circunstancias los principales factores actuantes serían la competencia, la depredación y las perturbaciones físicas (Underwood y Denley, 1984; Roughgarden et al, 1985, 1987, 1988).

De la misma manera las comunidades estudiadas por Paine (1984) en el noroeste de EEUU también presentaban tasas de asentamiento altas.

A partir de los resultados de los estudios realizados en la

Bahía de Monterrey (California, EEUU), Gaines y Roughgarden (1985) y Roughgarden et al (1987, 1988) propusieron que el reclutamiento de los cirripedios en la zona intermareal estaría controlado por procesos de transporte, debido a las corrientes adyacentes a la costa, que determinan en última instancia la cantidad de larvas que llegan a la zona intermareal.

Connell (1970), destacó las ventajas de los cirripedios en los estudios poblacionales, señalando que ellos pueden ser fotografiados y los números y tamaños comparados a diferentes tiempos. Ya que no se mueven, el reclutamiento y la mortalidad puede ser medido exactamente. Pueden ser trasplantados en rocas o conchas con un mínimo disturbio.

En la Argentina, la mayoría de la información de comunidades intermareales se refiere a trabajos realizados en la costa patagónica (Ringuelet et al, 1962; Olivier et al, 1966b), o en Mar del Plata (Olivier et al, 1966a; Penchaszadeh, 1973). Los trabajos de ecología bentónica llevados a cabo en Quequén, se refieren a las incrustaciones biológicas en la Usina Eléctrica de ESEBA en Necochea, ubicada en Puerto Quequén (Bastida y Brankevich, 1980, 1981, 1982; Brankevich et al, 1984, 1985, 1988) y a comunidades y poblaciones intermareales afectadas por el vertido de efluentes cloacales (López Gappa et al, 1990, 1993; Tablado et al, 1994).

La distribución y hábitat de las especies de cirripedios costeros de la Provincia de Buenos Aires fue resumida por Spivak

y L'Hoste (1976) en un estudio que abarcó la costa bonaerense desde Magdalena hasta Bahía Blanca.

Las especies de cirripedios torácicos que se encuentran a lo largo de la costa de la Provincia de Buenos Aires son *Balanus amphitrite* Darwin, *Balanus glandula* Darwin, *Balanus improvisus* Darwin, *Balanus trigonus* Darwin, y *Balanus venustus niveus* Darwin.

B. amphitrite fue citado por Darwin (1854) como un componente común de la fauna fijada al casco de los buques y en objetos flotantes, y junto con *B. trigonus* presentan una tendencia a poblar con preferencia la zona intermareal en áreas portuarias y contaminadas en general, donde las poblaciones llegan a ser muy densas (Spivak y L'Hoste, 1976)

B. glandula, es una especie originaria del Océano Pacífico norte, que recientemente ha colonizado las costas bonaerenses. Esta especie no fué citada para el puerto de Mar del Plata ni para las costas rocosas aledañas en el trabajo realizado por Olivier et al en 1966, donde sí se cita la presencia de *B. amphitrite* y *B. trigonus* en esa localidad. Actualmente *B. glandula* forma extensas cinturas en la zona intermareal de Mar del Plata, (Spivak y L'Hoste, 1976), llegando hasta el Golfo San José (Gómes Simes, 1993).

B. improvisus y *B. venustus niveus* tienen distribución submareal. El primero puede encontrarse fijado en la zona infralitoral de los puertos de Mar del Plata y Quequén (Spivak y

L'Hoste, 1976), y *B. venustus niveus* aparece como típica incrustación en la concha de moluscos submareales.

La ubicación taxonómica de *Balanus amphitrite* es la siguiente:

Subphylum o Superclase	: CRUSTACEA Pennant 1777
Clase	: MAXILLOPODA Dahl 1956
Subclase	: CIRRIPIEDIA Burmeister 1834
Orden	: THORACICA Darwin 1854
Suborden	: BALANOMORPHA Pilsbry 1916
Superfamilia	: BALANOIDEA Leach 1817
Familia	: BALANIDAE Leach 1817
Género	: BALANUS Da Costa 1778
Especie	: <i>Balanus amphitrite</i> Darwin, 1854

Por las características de su hábitat, *Balanus amphitrite* ha sido siempre estudiado en Argentina con metodologías de *biofouling*, como integrante de las comunidades incrustantes adheridas a sustratos artificiales (Bastida et al, 1971; Bastida y Brankevich, 1980, 1982; Brankevich et al, 1984, 1985, 1988), siendo estos los únicos datos sobre la ecología de ésta especie con los que se cuenta para la Argentina.

En el presente trabajo se estudia la dinámica poblacional de *B. amphitrite* en un ambiente intermareal influenciado por la descarga de efluentes cloacales, poniendo énfasis en el análisis del reclutamiento, crecimiento y mortalidad.

También se estudia la influencia de la orientación, la altura con respecto a las mareas (con especial referencia al efecto de la desecación), la inclinación del sustrato y la cercanía a la descarga cloacal en el crecimiento y la mortalidad.

Se confeccionan tablas de vida y se analiza la producción para la población de *B. amphitrite* de Punta Carballido, Quequén. El único antecedente de la aplicación de tablas de vida en poblaciones de cirripedios es el trabajo pionero de Hatton (1938) llevado a cabo en la bahía de Mónaco.

A lo largo de este estudio se analizarán los siguientes aspectos de la ecología de *B. amphitrite*:

a) Como influyen el tiempo de exposición al aire, y la humedad relativa ambiente en la pérdida de agua y la mortalidad.

b) Como influye la orientación de los cirros en el crecimiento y la mortalidad.

c) Como influye la inclinación del sustrato en el crecimiento y la mortalidad.

d) Como influye el tiempo de inmersión en el crecimiento y la mortalidad.

e) Como influye la proximidad de *Brachidontes rodriguezii* en el crecimiento y la mortalidad.

f) Como varía el crecimiento estacional y anualmente.

- g) Como varía el reclutamiento estacional y anualmente.
- h) Que factores son los responsables de las variaciones estacional y anual observadas en la mortalidad.
- i) Cuales son las longevidades media y máxima observadas.
- j) Como varía la supervivencia y la esperanza de vida con la edad.
- k) Como varía la producción con la composición de edades de la población y con la época del año.
- l) Como varía el cociente entre la producción y la biomasa a través del tiempo.

Metodología general

El ambiente

El presente estudio se llevó a cabo en Punta Carballido, sitio ubicado aproximadamente 4 km al este de Quequén, Provincia de Buenos Aires, Argentina ($38^{\circ}34' S$, $58^{\circ}38'30'' W$) (Fig. 3). El sustrato rocoso está constituido por una superficie de abrasión de ola compuesta por loess, a la que le sigue una angosta franja de arena, que termina en un acantilado de 7 a 8 m de altura, lindante con el camino costero.

La costa rocosa está organizada en plataformas, separadas por escalones, con un desnivel de entre 40 y 60 cm, que es visible durante la marea baja. El primero de estos escalones divide la zona intermareal en dos niveles y el segundo indica aproximadamente el comienzo de la zona submareal (Fig. 4).

Las dos mareas diarias son desiguales, con una amplitud máxima media de 1,28 m. La zona intermareal descubierta durante la marea baja oscila entre los 40 y los 70 metros en sentido horizontal, perpendicularmente a la costa (López Gappa et al, 1990).

En este lugar son descargados los efluentes cloacales sin tratar de las ciudades de Quequén y Necochea, cuyo volumen diario se estima en $14.000 m^3$, y la salida está localizada en la zona intermareal baja (López Gappa et al, 1990).

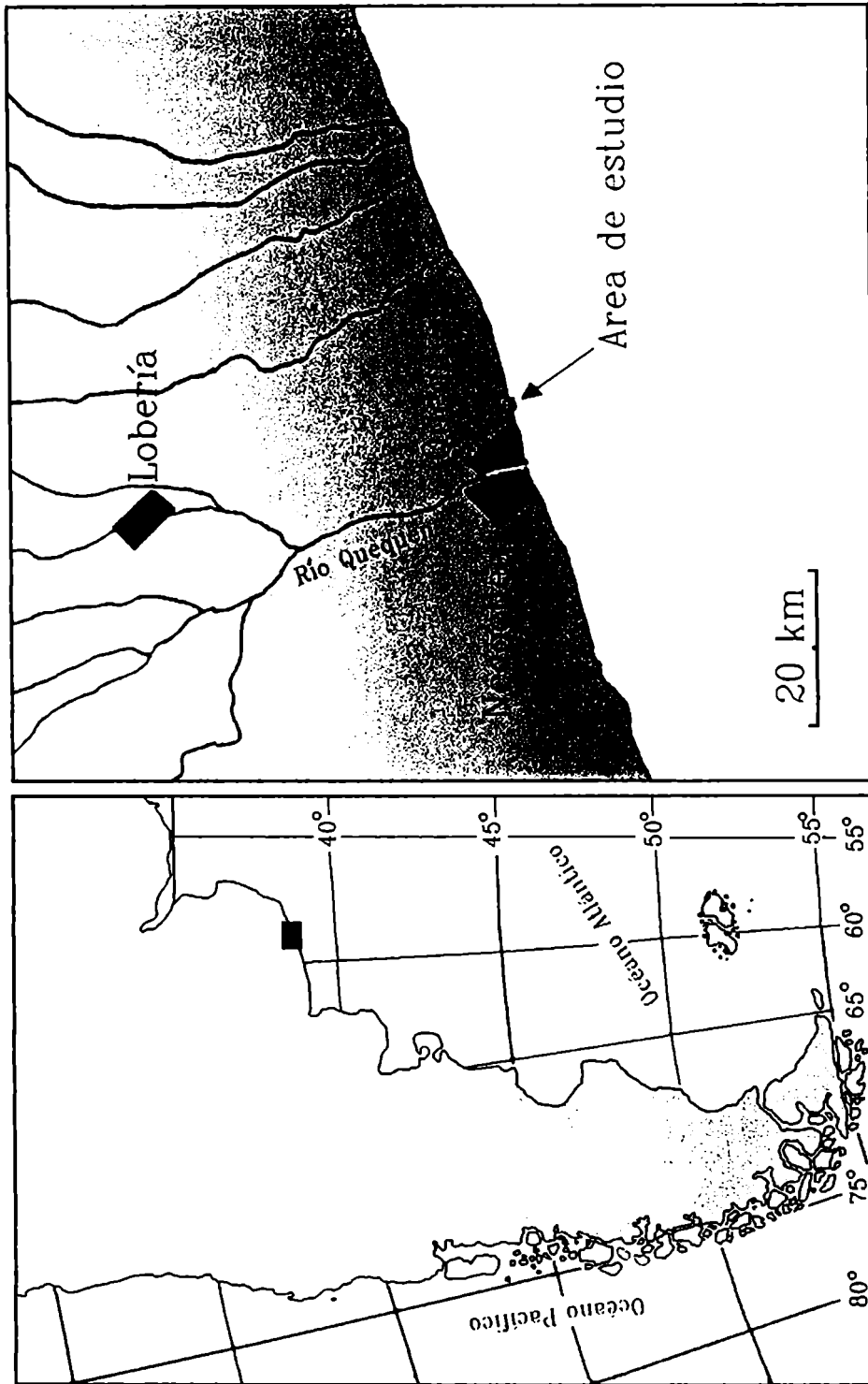


Fig. 3. Situación geográfica del área de estudio.

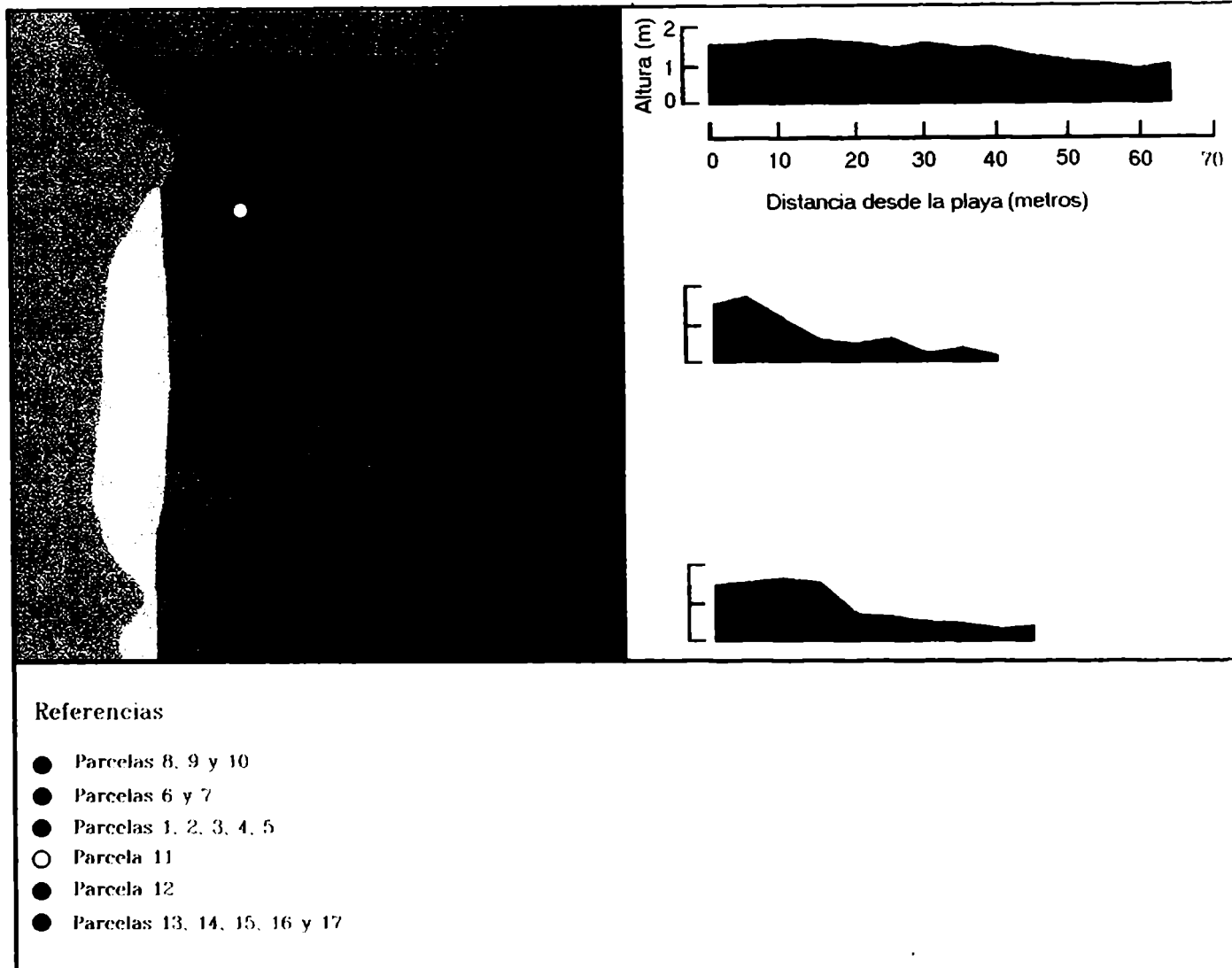


Fig. 4. Ubicación de las parcelas y perfil del terreno.

La descarga cloacal afecta aproximadamente 400 m de costa, y las características bióticas y abióticas del agua de mar se ven alteradas en relación directa con la cercanía al desagüe.

La tabla 1 (tomada de López Gappa et al, 1990) muestra los valores de las condiciones del agua de mar a distancias crecientes de la descarga cloacal.

Distancia a la descarga (m)	0	50	100	150	200	250
Temperatura (°C)	15	14,5	14	14	14	14
pH	7,87	8,02	8,14	8,12	8,15	8,16
Salinidad (g l ⁻¹)	20,3	23,5	24,0	24,1	24,4	24,1
DO (mg l ⁻¹)	5,80	7,45	8,45	8,50	8,55	8,60
DBO ₅ (mg O ₂ l ⁻¹)	72	32	>17.2	10,5	8	8
Bacterias totales ml ⁻¹	7800	1555	835	1785	1290	1340
Bacterias coliformes ml ⁻¹	>7	>7	7	7	0,62	2.40
Altura media (m)	1,37	0,76	0,86	1,25	1,38	1,22

Tabla 1. Variables bióticas y abióticas del agua de mar y altura media del sustrato en 6 transectas localizadas a distancia creciente de la descarga cloacal. DO: oxígeno disuelto DBO₅: demanda bioquímica de oxígeno.

La comunidad típica de éste ambiente, dominada por el mejillín, *Brachidontes rodriguezii* (d'Orb.), se halla totalmente ausente hasta 75 m al oeste y 150 m al este de la descarga cloacal, y en ésta zona se encuentra la población de *Balanus amphitrite* considerada en este estudio.

Cabe destacar que *B. amphitrite* no forma una cintura en el área de estudios, como lo hace por ejemplo *B. glandula* en Mar del Plata. El encontrarse exclusivamente en puertos o zonas contaminadas como el área de estudio, hacen que *B. amphitrite* sea

un buen indicador de contaminación en ambientes marinos intermareales.

La fauna acompañante de *B. amphitrite* está compuesta por el cirripedio *B. glandula*, que aparece en muy pequeño número (se encontraron sólo cinco individuos en las parcelas censadas durante los cuatro años y medio que duró el estudio) y la lapa pulmonada *Siphonaria lessoni* (Blainville), de gran abundancia en toda el área (Tablado et al, 1994).

La flora en los sustratos verticales está representada por las algas *Ulva rigida* Agardh, *Gelidiella cf. nigrescens* (Feldm.) Feldm. et Hamel, *Ralfsia sp.* y *Corallina officinalis* L.

La comunidad dominada por *Brachidontes rodriguezii* se restituye gradualmente a medida que aumenta la distancia a la salida cloacal (aproximadamente 75-150 m al oeste y 150-250 m al este de la descarga).

Censos

Se delimitaron 17 parcelas de 40 x 40 cm, en la zona poblada por *Balanus amphitrite*, dispuestas desde la zona más cercana al desagüe cloacal hasta la zona mas limpia, en el límite del área dominada por *Brachidontes rodriguezii* (Fig. 4).

Para la ubicación de las parcelas se eligieron las rocas más pobladas por *B. amphitrite* para seguir en el tiempo el máximo número posible de animales. Esta técnica se consideró adecuada, teniendo en cuenta que no se pretendía dar una estimación de la

densidad.

Para cada roca elegida se midió la distancia al desagüe y la altura sobre el cero del mareógrafo de Quequén (Tabla 2). Como se observa en esta tabla, todas las parcelas se hallan dentro de un rango muy estrecho de alturas (18 cm).

Parcela Nº	Distancia al Desagüe (m)	Altura sobre el 0 del mareógrafo (m)
1 a 5	22	1,40
6 y 7	18	1,50
8 a 10	16,5	1,41
11	23	1,42
12	63,5	1,41
13 a 17	67,5	1,32

Tabla 2. Distancia al desagüe cloacal y altura de las parcelas sobre el cero del mareógrafo de Puerto Quequén.

A fines de cada estación, desde el invierno de 1990 hasta el invierno de 1994, se numeraron todos los individuos vivos en las parcelas y se registró su posición. También se contabilizó el número de individuos muertos y de reclutas. Por último, se fotografiaron las parcelas y luego se confeccionaron mapas utilizando las fotografías para la determinación exacta de la ubicación de cada individuo en la parcela (Fig. 5 a y b).

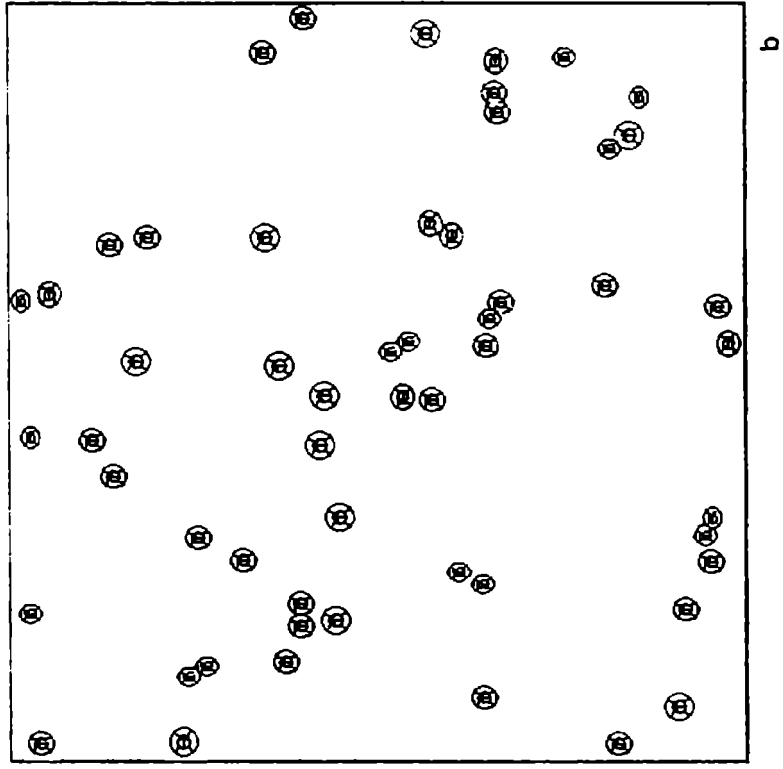
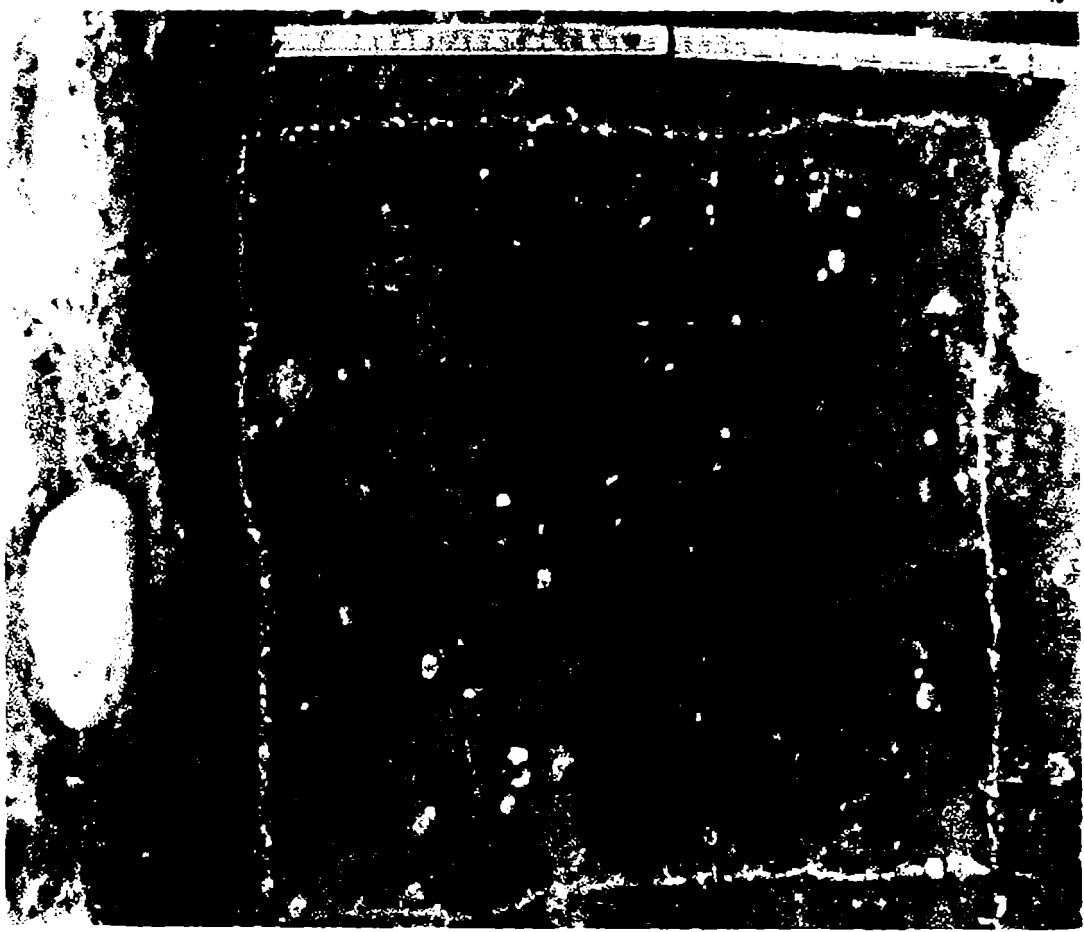


Fig. 5. a) Demarcación de una parcela en el campo. b) Mapa confeccionado a partir de la parcela fotografiada en (a).

Desde el invierno de 1990 hasta el invierno de 1993, se tomó a campo la medida del diámetro del opérculo en el sentido rostro carinal, utilizando un calibre Vernier con una precisión de 0,1 mm (Fig. 6 a, Tabla 3).

La falta de correlatividad observada ocasionalmente en la numeración de los individuos, puede deberse a dos situaciones diferentes:

a) durante la primera campaña se numeraron todos los individuos presentes, inclusive los muertos y estos no figuran en la tabla 3 debido a que no proporcionan información para el presente estudio. Este es el caso de los individuos B2-19 y B4-65.

b) El número asignado a cada cirripedio censado tiene como único objeto el poder identificarlo individualmente a través del tiempo. En dos oportunidades, durante la primera campaña no se asignó numeración correlativa a los animales censados. Por esta razón se encontrará en la tabla 3 que el individuo que le sigue al B3-35 es el B3-37 y que al B4-56 le sigue el B4-59.

En seis oportunidades se cometió error de medición del tamaño del opérculo (B2-21, B3-10, B3-24, B8-11, B15-4 y O-13). Estos datos, aunque figuran en la tabla, no fueron utilizados en ninguno de los análisis realizados que involucraran la medida del opérculo.

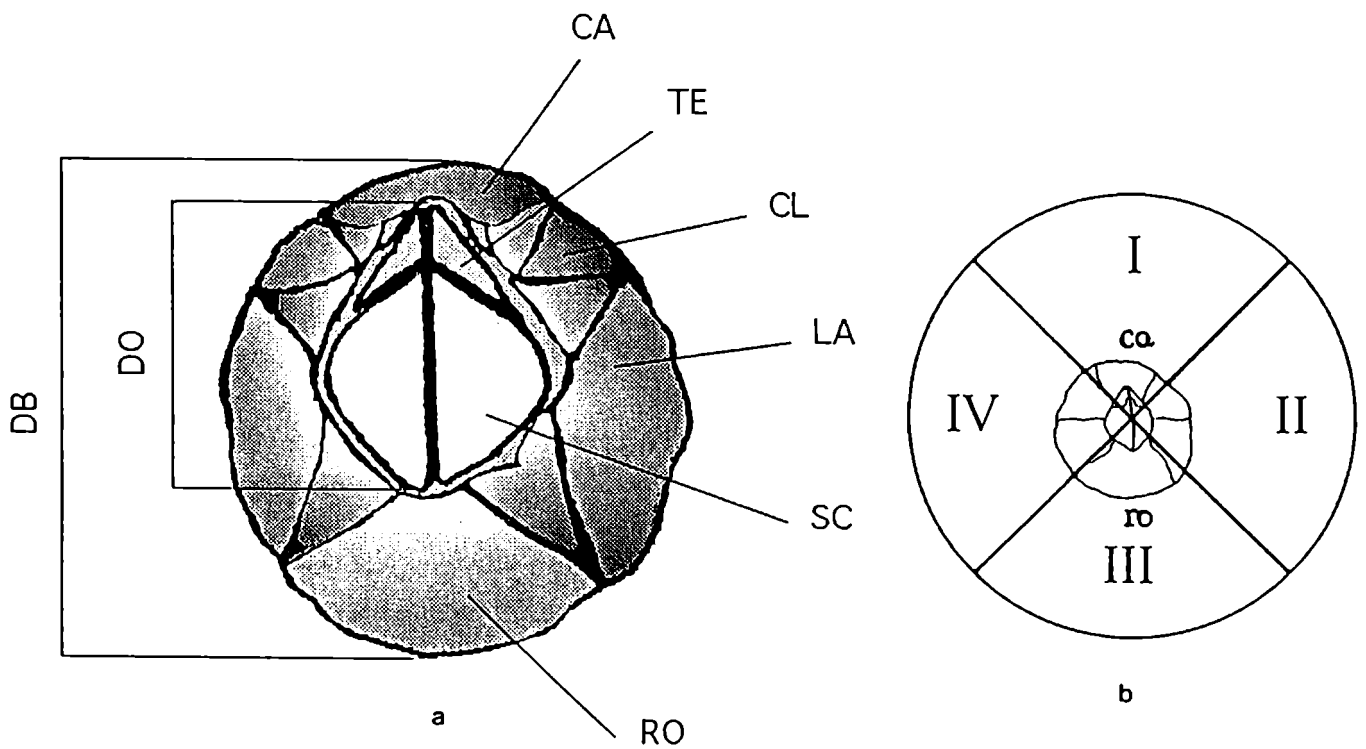


Fig. 6. a) Vista superior de *Balanus*. DB: Diámetro de la base; DO: diámetro del opérculo en el sentido rostro carinal; CA: carina; TE: tergum; CL: carina-lateral; LA: lateral; SC: scutum; RO: rostro-lateral y rostrum fusionados (rostrum). b) Disposición de los cuadrantes para determinar la orientación en el experimento de campo.

PARCELA 1													
INDIVIDUO	Inv 1980	Prim 1980	Ver 1980-91	Oct 1991	Inv 1991	Prim 1991	Ver 1991-92	Oct 1992	Inv 1992	Prim 1992	Ver 1992-93	Oct 1993	Inv 1993
B1-1	5,2	5,5	5,8	6,2	6,5	6,8	6,8	7	7,1	7,5	7,5	7,5	7,5
B1-2	5,2	5,9	5,9	6,5	6,6	6,6	6,7	6,6	6,6	6,6			
B1-3	4,2	5,6											
B1-4	4,6	5,3	5,3	6	6,3	6,3	6,7	6,6	6,6	6,6			
B1-5	5,2												
B1-6	3,7	4	4,1	4,1	4,6	5,1	5,4	5,4	5,4	5,4			
B1-7	5,3	6,1	6,2	M	M	M							
B1-8	3,4	4											
B1-9	5,4	5,7											
B1-10	4	4,3											
B1-11	4,8	5,9											
B1-12	4,1	6,7	6,6	7	M	M							
B1-13	4,9	5											
B1-14	4												
B1-15	6,1	6,2	6,4	6,6	6,7	6,9							
B1-16	6,3	6,3	6,5	M	M	M	M						
B1-17	6,2	6,2	6,3	6,4	6,6	6,6							
B1-18	5,2	5,6	5,9	6	6,3	6,6	6,6	6,6	6,6	M			
B1-19	5,4	5,5	6,2	6,2									
B1-20	6,7	6,8	7,3	7,4	7,6								
B1-21	5,9	6,2	6,6	6,9	M								
B1-22	4,1	4,6	6,6	6									
B1-23	5,5												
B1-24	3,6												
B1-25	5,9												
B1-26	3,8	3,8											
B1-27	6,4	6,5	6,6	6,6	6,6	6,6	7,2						
B1-28	4,5	4,6	5,2	5,2	5,7	5,8							
B1-29	6,2	6,6	6,9	6,3	6,9	7							
B1-30	6,6	7,4	7,4	7,7	8,3	8,4	8,6	8,6	8,6	8,6	8,6	M	M
B1-31	4,6	5,7	5,7	6	6,1	6,1	6,4	6,9	6,9	7,1	7,3	M	
B1-32	6	6,1	6,1	6,6	6,6	6							
B1-33	6,2	6,6	6,7	6,9	7,2	7,3	7,4	7,5	M	M	M	M	
B1-34	6,1	6,2	6,6	6,6	7	7,2	7,3	7,4	7,6	M	M	M	
B1-35	M	M	M	M	M								
B1-36	5	5,1	5,3	5,6	5,6	5,6	6,1	6,4	6,4				
B1-37	6,9	6,9											
B1-38	6,2	6,2	6,6	6,6	6,7	6,6	6,6	7,2	7,5	7,5	7,5		
B1-39	3,2	3,4	4,2	4,5	5,2	5,2							
B1-40	3,3	3,3	4	4,3	4,6	5							
B1-41	5,5	5,7	6,1	6,3	6,6	7	M	M	M				
B1-42	4	4,1	4,6	5,3	5,6	5,6	5,6	5,6	6,2	6,2	6,6	6,7	6,7
B1-43	6,7	6,7	6,9										
B1-44	6,3	6,5	6,6	7	7,3	M	M	M					
B1-45	3,4	3,9	4,6	4,6	5,2	5,3	5,5	6,6	6,1	M	M		
B1-46	7,4	6,6	6,2	6,2	6,3	6,7	6,9	9	9,3	9,5	9,6	9,7	
B1-47	6,3	6,4	6,7	6,9	7,3	7,4	7,6	6	6,2	6,6	6,7	M	
B1-48	7,6	7,7	8	8,2	8,2	M							
B1-49	4,2	5	5,3	5,7	6,1	6,2	6,2	6,4	6,4	6,7	6,7	7,2	7,3
B1-50	3,1	3,1	4,3	4,7	5,2	5,3	5,6	5,7	6	6	6		
B1-51	6,4	M	M	M									
B1-52	4,6	5,2	5,6	6	M	M	M						
B1-53	6,5	6,6	6,3	6,4	6,7	6,6	7,1	7,1	7,1	M	M		

CONTINUA..

Tabla 3. Diámetro del opérculo (en mm) de todos los individuos considerados durante el tiempo que duró el estudio de crecimiento en las parcelas 1 a 17. M: individuo muerto cuya caparazón se encontró aún adherida al sustrato. Cuando después de una medida, no aparece ningún valor, significa que ese individuo se desprendió del sustrato. G: *Balanus glandula*. <1: individuo que al momento de la medición el diámetro del opérculo era menor de 1 mm.

CONTINUACION PARCELA 1

B1-54	6,5	6,5	6,7	6,7	6,7								
B1-55	3,7	4,5	5,2	5,3	5,3	5,5	5,7	6,8	6,8	M			
B1-56	4,6	5,3	6	6,2	6,4	6,6	7,1	7,3	7,5	7,8	7,8	7,7	M
B1-57	3,6	4,3	5,3	5,6	6,1	6,4	6,7	7	7,2	7,3	7,8	7,7	7,7
B1-58	3,6	3,9	5	5,3	5,8	5,7	6,9	6	6,3	6,3	6,3	6,4	6,4
B1-59	4,7	4,7	5,9	6,2	6,4	6,6							
B1-60	6,3	6,5	6,9	7	7,1	M							
B1-61	4,1	5	5,2	5,7	6,1	6,1							
B1-62	M	M	M	M	M								
B1-63	4,1	5,1	5,7	6,2									
B1-64	6,1	6,1	6,9	7,3									
B1-65	6,2	6,3	6,7	6,9	7	7,1	7,4	7,9					
B1-66	2,9	3,6	4,3	4,5	5								
B1-67	5	5,5	6,4	6,6	6,6	6,6	6,9	7	7				
B1-68	4,1	4,4	4,7	4,8	6	M							
B1-69	5,5	5,9	6,1	6,4	6,5	6,7	7	7	7	7,4	7,4		
B1-70	6,2	6,2	M	M	M								
B1-71	6,6	7,2	M	M	M	M							
B1-72	5,3	5,4	5,6	6,2	6,6	6,7	6,9	7					
B1-73	5,9	6,2	6,7	7	7,3	7,5	7,8	7,7					
B1-74	4,8	5,2	5,4	6,1	6,3	6,5	6,9	6,9	7	7	7,2		
B1-75	5,5	5,6	6,2	6,2	7	7,2	7,5	7,8	7,9	M	M		
B1-76	4,4	6	M	M									
B1-77	5,1	5,3	5,7	5,9	6	6,2	7						
B1-78	4,7	6,2	M	M									
B1-79	2,8	3,2	5,6	5,9	6,3	6,4	6,7	6,8	M	M	M		
B1-80	4,5	4,5	5,5	5,8	6								
B1-81	3,3	4,2	6	6,3	6,6	6,6							
B1-82	3,6	4,1	4,6	4,6	5,2	5,3							
B1-83	4,6	M											
B1-84	4,5												
B1-85	4,4	5											
B1-86	3,9	4,7											
B1-87	6,7	6,8	7	7,2	7,2	7,3	7,3	7,5					
B1-88	M	M											
B1-89	3,4	4,1											
B1-90	6,5												
B1-91	4,2	4,2	4,8	4,8	6,2	6,2	6,4	6,5					
B1-92	6	6,6	5,9	6	6,2	6,2	6,3	M	M				
B1-93	5,1	5,1	5,6	6,3	6,6	6,6	6,9	7	7,6	7,7	7,7	7,8	7,9
B1-94		4,1	4,1	4,1	4,4	4,6	5,2	5,4	5,4	6,1	6,2	7,8	7,9
B1-95			5,2	5,4	6,1	6,3	6,6	6,6	6,9	6,9	7,2	7,3	7,3
B1-96	G												
B1-97							2	4	4,7	4,8			
B1-98	G												
B1-99							<1	3,5	4	4,4	4,4	4,6	
B1-100							2,2	4	4,5	4,2	4,4	4,5	
B1-101							<1	3,7	4	M			
B1-102							<1	3,7	4	M			
B1-103								3,2	3,5	4	4,9	5,2	6,2
B1-104								4,1	4,4	4,5	4,5		
B1-105								1	2				
B1-106								3,4	3,4	4,3	4,6	4,5	5
B1-107								2,9	3	4	4,3	4,6	
B1-108								3,5	4,2				
B1-109								4	4,4	5			
B1-110								3,7	4	4,5			
B1-111									3,6	4	4,6	5,2	5,3
B1-112										4,4	6,4	6	6,1
B1-113												2	3,3
B1-114													<1
B1-115													<1

PARCELA 2

Individuo	Inv 1990	Prim 1990	Ver 1990-91	Oto 1991	Inv 1991	Prim 1991	Ver 1991-92	Oto 1992	Inv 1992	Prim 1992	Ver 1992-93	Oto 1993	Inv 1993
B2-1	3,6	4,3	4,6	5,1	5,5	5,6	6,2	6,5	6,7	7,2	7,4	7,8	7,8
B2-2	3,8	4	4,6	4,9	5,3	5,4	5,6	5,6	6	6,1	6,2	6,3	
B2-3	4,2	4,3	4,4	4,6	4,6	4,9	5,5	5,6	6,2	6,3	6,5	6,5	
B2-4	3,4	3,6	3,9	4,3	4,7	4,9	4,9						
B2-5	5,3	5,5	5,6	6	6,3	6,6	6,7	7	7,1	M	M		
B2-6	4,5	5,1	5,9	6,1	6,6	6,6	7,1	7,4	7,4	7,4	7,4	7,4	M

CONTINUA...

CONTINUACION PARCELA 2

B2-7	65	69	62	63	68	68	7	7,1	M	M				
B2-8	32	61	55	59										
B2-9	45	5	57	58	63	63	64							
B2-10	64	68	67	68	7,2	7,2	7,8	7,8	M					
B2-11	68	68	68	7,4	7,8	M								
B2-12	45	53												
B2-13	39	48	53	55	M	M								
B2-14	58	58	58	61	M	M								
B2-16	68	M												
B2-18	43	48	63	58	63									
B2-17	43	M	M	M	M	M	M							
B2-18	35	39	48	48										
B2-20	38	4	48	5	5,6	5,9	6,3	6,8	6,9	7	7	7	7	M
B2-21	48	5,7	5,2	5,7	8	6,4	6,8	7	7,1	7,2	7,5	7,8	7,8	7,8
B2-22	33													
B2-23	53	58	5,7	5,8	8	6,1	6,3	6,8						
B2-24	42	45	5,7	5,8	5,8	5,9	6,4	6,8	M	M				
B2-25	68	6,7	6,2	6,3	6,3	6,3	6,6	6,6	6,6	6,6	6,6	6,6	6,6	M
B2-26	5,7	6,1	6,4	6,5	6,7	M	M							
B2-27	4,9	5,4	6,3	6,7	6,8	M	M							
B2-28	4,8	5	M	M										
B2-29	5,5	5,8	6,4	6,4										
B2-30	4,3	4,1	4,8	5,2	6,8	8	6,4	6,8	M	M				
B2-31	4,4	5,2	8	6,4	6,8	7	7,3	7,5	7,7	7,8	8	8,2	8,4	
B2-32	4													
B2-33	3,1	3,1	3,5	M										
B2-34	3,9	4,8	5,3	5,6	5,8	M								
B2-35	3,8	6,7												
B2-36	4	4,8	5,7	8	6,2	6,8	6,7	7	7	M				
B2-37	4,1	4,8	4,8	5,3	5,5	5,8	5,8	M	M					
B2-38	G													
B2-39	5,8	M	M											
B2-40	6,3	5,7	6,7	8										
B2-41	6,2	6,5	6,7											
B2-42	3,5	3,8	4,5	5	M	M	M							
B2-43	4,3	5,1	5,7	5,8	6	M	M							
B2-44	4,3	5,3	6,3	6,5	6,9	6,9	7,3	7,7	7,7	7,7	7,8	7,8	M	M
B2-45	4,6	4,7	6,4	5,8	6,1	6,3	6,7	7	7,1	7,8	7,8	7,8	7,8	M
B2-46	3,8	4,7	6,8	6,8	6,8	6,7	7,1	7,1	7,4	7,4	7,6	7,8	7,8	M
B2-47	6,1	6,2	6,8	7,2	7,3	7,3	7,5	7,8	7,8	7,9	8,2	8,2	8,2	M
B2-48	5,3	5,8	6,2	6,4	6,5	6,7	6,8	7	7	7,1	7,3	7,5	7,5	
B2-49	5,4	5,7	8	6,2	6,4	6,7	7,1	7,1	M					
B2-50	G													
B2-51	6,7	8	6,7	7	7,5	7,8	8	8	8,2	8,6	8,8	8,1	M	
B2-52	5	M	M	M										
B2-53	5,8	6,4	6,8	6,8	7	M	M							
B2-54	5	5,4	5,9	6	M	M	M							
B2-55	5,8	8	6,3	6,5	6,7	6,8	6,8							
B2-56	4,2	4,2	5,4	6,8	8	6,2	6,3	6,8						
B2-57	6,5	6,8	7,3	7,4	7,8	8	6,2							
B2-58	4,9	5,4	6,5	6,8	M	M	M							
B2-59	5,8	6,4	6,7	7,1	7,4	7,5	7,8	8,2						
B2-60	7,2	7,5	7,8											
B2-61	4,2	4,8	5,4	6	6,4	6,5	7,2	7,5	7,5	M	M	M		
B2-62	4,3	4,7	5,3	5,7	5,7	8	6,3	6,4	6,5	6,5	6,5	6,5	6,5	6,5
B2-63	7	7	7,8	7,7	M	M								
B2-64	M	M												
B2-65		5,1	6,2	5,4	5,7	5,8	5,8	6	6,2					
B2-66		3,3	4,1	4,4	4,7	4,7	5,3	5,4	5,4	6,5	5,8	5,8	5,8	6,8
B2-67		4	4,7	5,3	6,7	6,7	5,8	6,8						
B2-68		3,8	4,5	5	5,8	5,8	6,5	6,5	6,7	6,7				
B2-69				5,7	6,2	6,3								
B2-70				2,7	3,6	4,3	4,8	5,1	5,1	5,3	5,8	5,8		
B2-71								3						
B2-72								2,8	3,4	4,1				
B2-73								2,8	3,8	4,4	5,8	6,1	M	
B2-74								3,5						
B2-75								3	4	4,3	4,8	5,3	5,8	
B2-76								2,8	3,3	M				
B2-77								3,8	4,2	4,8	5,3	5,5		

CONTINUA..

CONTINUACION PARCELA 2

B2-78									33	37	46	53	59	59
B2-79										<1	29	38	42	45
B2-80										<1	27	37	41	M
B2-81										35	38	44	48	51
B2-82										4	48	54	57	59
B2-83											38			

PARCELA 3

PROYECTO	FW 1980	Prm 1980	V&F 1980-81	Ord 1981	FW 1981	Prm 1981	V&F 1981-82	Ord 1982	FW 1982	Prm 1982	V&F 1982-83	Ord 1983	FW 1983
B3-1	7,2	7,4	7,4	7,5	7,8	7,8	7,8	8	8,3	8,3			
B3-2	6,4	5,5	5,8	5,8	8	8	8,8	8,8	7	7	7,2	7,2	7,2
B3-3	5,1	5,6	6	6,3	6,4	7	7	7	M	M			
B3-4	5	5	5,1	5,3	5,5	6,2	6,4	6,8	7	7	7	7,1	7,1
B3-5	3,7	4,1	4,4	4,8	5,2	5,3	5,4	5,4	5,4	5,5			
B3-6	4,4	5	5,7	6,2	6,5	6,8	6,9	7	7	7	7	7,5	
B3-7	6,8	7											
B3-8	6	6,8											
B3-9	6,3	6,4	7	7,4	7,8	7,8	8	8	8	8	M	M	
B3-10	6,7	6,5	6,8	6,8	7,1	7,3							
B3-11	7,2	7,8	7,8	7,8	8,3	8,5	8,7	8,2	M				
B3-12	6,8	7,1	7,5	7,8									
B3-13	4,7	5	5,8	5,9	6,3	M							
B3-14	M	M	M	M									
B3-15	6	6,7	8	8,2	8,5	8,5	8,8						
B3-16	6,2	6,2	6,4	6,8									
B3-17	3,9	M	M										
B3-18	4,1	4,2	4,7										
B3-19	M	M	M										
B3-20	4,3	4,6	6,9	6,1	M								
B3-21	4,5	4,8	5,4	5,7	5,9	8	8,3	6,4	6,4	M			
B3-22	3,8	4,3	6,4	5,8	6,1	6,4	6,5	6,8	6,7	M	M		
B3-23	6,8	7,2	7,8	7,8	7,8	8	8	8,3	M	M			
B3-24	4,8	4,6	5,7	6,1	6,5	7	7,2	7,4	M	M			
B3-25	6,5	6,6	6,8	6,8	6,8	6,7	M						
B3-26													
B3-27	4,7												
B3-28	5,9												
B3-29	M	M											
B3-30	4												
B3-31	6,1	6,7	7,1	7,3	7,6	7,8	8,6	8,5					
B3-32	6	6,2	6,3	6,5	6,7	M	M	M					
B3-33	3,8	4,4	5,8	6,1	6,3	6,4	6,8	6,9	7	7,2	7,5	7,5	7,5
B3-34	4,2	M											
B3-35	4,2	4,5	5,6	5,8	5,9	5,9	6,3	6,3	6,3	6,3			
B3-36	3,8	4,4	5,7	6,1	6,1	6,4	6,8	7,1	7,1	M			
B3-37	5	6,3	6,3	6,7	7,2	7,8	7,8	7,8	7,8	8,2	8,2	8,2	8,4
B3-38	4,5	5,2	5,8	5,8	6,3	6,4	6,5	6,7					
B3-39	4,3	5,3	6,2	6,5	6,8	6,7	7,4	7,8					
B3-40	4,8	5,3	5,8	6	6,3	6,3	6,7	6,8	M	M			
B3-41	4,5	5,2	5,7	5,8	6,3	M	M						
B3-42	4,4	4,8	5,1										
B3-43	4	4,8											
B3-44	3,9	4,3											
B3-45	4,5	4,8	5,4	5,7	M	M	M						
B3-46	5,2	6,5	6,6	5,8	6,3	6,3	6,8	6,8	6,8	7,3			
B3-47	7	7	7,3	7,4	7,8	7,8	6,3	6,3	6,3	6,3	6,4	6,7	8
B3-48	6,2	6,2	6,7	6,8	7,1	7,3	M	M	M	M			
B3-49	4,8	4,7	5	5,5	5,7	6,2	6,7	6,8	6,9	7	7	7	
B3-50	6,8	5,8	8	6,3	6,8	6,8	7,2	7,6	7,6	7,8	7,8		
B3-51	6	6	6	6,2	6,7	7	7,5	7,5	7,8				
B3-52	4,3	4,5	5,2	6	6,1	6,6	7	7,2	7,3	7,3	7,8	7,8	
B3-53	3,6	3,6	4,3	4,5	5,2	5,3	5,5	5,6					
B3-54	4	4,8	4,8	5,2	5,8	5,8							
B3-55	3,5	4,2	4,5	4,7	5,6	5,8	6,3						
B3-56	4,5	5	6,8	5,7	6,1	6,1	6,8	6,8	6,8	6,8	6,8	6,8	6,8
B3-57		4,8	4,9	6,1	6,2	6,2	6,5	6,8	6,9	7	7,2	7,3	7,5
B3-58			4,4	4,7	4,8	6,4	6	6,3	6,5	6,8			
B3-59			4,8	5,1	5,4	5,8	6	6,1	6,4	M	M		
B3-60					3,4	3,6	4,6	5	5,4	5,7	5,8	6,1	6,2
B3-61					3,3	3,4							
B3-62							<1	4	4,5	5	5,5	5,7	5,8
B3-63							<1	3,7	4,2	4,7	5,3	5,7	6,8

CONTINUA...

CONTINUACION PARCELA 3

B3-84									<1	42	42	45	5	64	68
B3-85									<1	42	48	8	63	63	69
B3-86										38	4	43	55	67	
B3-87										28	27	33	43	M	M
B3-88										2	28	33			

PARCELA 4

Individuo	Inv 1990	Prim 1990	Ver 1990-91	Oto 1991	Inv 1991	Prim 1991	Ver 1991-92	Oto 1992	Inv 1992	Prim 1992	Ver 1992-93	Oto 1993	Inv 1993
B4-1	34	38	45	5	55	58	59	64	65	M	M		
B4-2	39	42											
B4-3	7.9	8	8	8.7									
B4-4	7.3												
B4-5	4.8	5.3	5.4	5.7	6.2	6.4	6.7	7	7.3				
B4-6	6.5	M	M										
B4-7	4.3	4.5	5.2	5.4	5.8	6	6.2	6.4	6.5	M			
B4-8	6.1	6.2	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.4	7.8		
B4-9	6.1	4.7	5.4	5.5	5.7	6	6.3	6.5	6.8	6.8	6.9	7	7
B4-10	3.4	4.4											
B4-11	4.2	4.3	6.3	6.8	6.2	6.2	6.3	6.5	6.8	6.8	6.9	7	
B4-12	5.8	5.8	6.3	6.6	M	M							
B4-13	6.6	M	M										
B4-14	4.2												
B4-15	5.3	5.8											
B4-16	6.3	6.8	6.8	6.8	6.8	M							
B4-17	3.8	4	4.4	4.8	M	M							
B4-18	5.8	5.8	5.8										
B4-19	7.4	7.4	7.6										
B4-20	3.8	4	4.5	5	5.5	5.7	5.8	6	6	6.3	6.7		
B4-21	4.8	6	6.6	6.7	6.7								
B4-22	4.4	4.4	5	5.5	M	M							
B4-23	4	4.6	4.8	5.2	5.6	6.8	6	6.3	6.3	6.3			
B4-24	6	6.2	6.8	7	7.5	7.8	6						
B4-25	4.8	5.9	6.9	7.2	7.4	7.5	7.6	7.8					
B4-26	4.3	4.7	6.1	6.4	M	M							
B4-27	6.8												
B4-28	5.7	M	M										
B4-29	4.2												
B4-30	6.8	7.3											
B4-31	6.6	6.7	6	6.3	6.8	6.8	7	7.6					
B4-32	6.8	7.2	7.2										
B4-33	3.8	4.8	5.1	5.8	5.8	6	6.2	6.3	6.3				
B4-34	3.8	4	4.8	5.2	5.8	5.6	6	6.1	6.1	6.3	6.4	6.4	
B4-35	4.7	4.8	5.7	5.7	6.4	6.4	6.6	7	7.1	M	M	M	
B4-36	6.8	7	7										
B4-37	4	4.6	5	5.4									
B4-38	4.7	4.7											
B4-39	3.9	6.2											
B4-40	7.1	7.3	7.5	7.7	7.9								
B4-41	6.8	6.8	7.1	7.1	M								
B4-42	3.8												
B4-43	4	5.5											
B4-44	3.6	3.8	4.2	4.8	4.8	5.3							
B4-45	4.7	5	6	6.5	6.6	6.8							
B4-46	4.1	M	M	M									
B4-47	4.7	6	6.8	6.2	6.7	7	7.2	7.2	7.4	7.8	8	8.1	8.1
B4-48	3.7	4	4.3	4.3	4.8	5	5.8	5.8	6	6.1	6.2	6.4	
B4-49	4.5	4.7	5	5.6	5.6	5.8	6.3	6.5	6.6				
B4-50	2.8												
B4-51	M	M	M										
B4-52	6.8	M	M										
B4-53	5.5	5.7	6	6.8	6.8	6.8	7	7	7.1	7.1	7.1	7.2	7.2
B4-54	4.8	5.8	M	M	M								
B4-55	6	6	6.5	6.5									
B4-56	4.8	6.5	6.5										
B4-57		4.2	5.8	6.4	6.8	6.8	7.4	7.6	7.7	7.8			
B4-58		5.4	6.5	6.7	7.1	7.2	7.6						
B4-59			5.4	6	6.7	6.8							
B4-60			5.2	5.3	6.2	6.4	6.8	7	7				
B4-61			4.5	6.2	5.8	5.8	6	6	6.3	6.3	6.4	6.6	6
B4-62			6.4	5.6	M	M							
B4-63			5.2										
B4-64													
B4-65													

CONTINUA..

CONTINUACION PARCELA 4

B4-67			4,7	5,1	5,5	5,8	6,2	6,5	6,8	6,8	7,1	7,1	
B4-68			5,1	5,7	5,9	6,2	6,4	6,4	6,8				
B4-69			5,2	5,6	6	6,2							
B4-70				3,3	4,3	4,5	5,1	6,3	M	M			
B4-71							1	2,5	3,1	M			
B4-72							1	2	3	3,2	3,6	3,8	M
B4-73								3	3,5				
B4-74								2	3				
B4-75								3	3,7	6,2	6	6,2	6,5
B4-76										4,3	5,1	6,7	6,2

PARCELA 5

INDICIO	Inv 1990	Prim 1990	Ver 1990-91	Oto 1991	Inv 1991	Prim 1991	Ver 1991-92	Oto 1992	Inv 1992	Prim 1992	Ver 1992-93	Oto 1993	Inv 1993
B5-1	5,9	6,4	6,4	6,5	6,9	7,2	7,4	7,4	7,4	7,9	7,9	7,9	
B5-2	6,6	6,6	6,6	7,2	7,2	7,2	7,2						
B5-3	4,3	6,6	6,7	6,7	6,6	6,6	7,4	7,4	7,7				
B5-4	5,3	5,8	6,1	6,2	6,3	6,7	6,7	7	7	M	M	M	
B5-5	4,3	5,2	5,7	5,7									
B5-6	4,6	4,6	6,4	5,7	6	6,3	6,5	6,6	6,6				
B5-7	4,5	4,7	5										
B5-8	4	4,7	4,7	4,6	5,3	5,4	5,8	6,1	6,1				
B5-9	4,1	4,3	4,5	5	5,1	5,7	6,2	6,2					
B5-10	6	6											
B5-11	6,4	6,5	6,5	6,7	7,2	7,4	7,7	7,7	7,8	6,1	6,1	6,1	6,1
B5-12	4,2	4,3	5,1	5,2	5,7	6	6,1						
B5-13	6,3	6,3	6,5	6,7	7	7							
B5-14	6,4												
B5-15	4,2	4,6	5,7	6	6,5	6,7	7,1	7,3	7,5				
B5-16	4,1	6											
B5-17	4,3												
B5-18	4,2												
B5-19	3,6												
B5-20	4	4,9	5,4	5,8	6,3	6,4	7,1	7,2	M				
B5-21	4	4,1	6,1	6,2	6,4	6,7	6	6					
B5-22	5,5	5,8	6,2	6,3	6,6	6,8	7,2						
B5-23	4,2	4,5	4,6	5,2	5,5	5,6							
B5-24	4,2	4,3	5,2	5,4	5,5	5,8	5,8	5,9	M	M			
B5-25	5,6	5,7	6	6,1	6,5	6,6							
B5-26	4,6	4,6	6,7	6									
B5-27	6,2	6,2	6,6	6,6	6,6	7,3	7,4	7,7	M	M			
B5-28	5,8	5,8	5,9	6	6,2								
B5-29	3,8	4	4,5	4,6	5,2	5,4	5,6	5,6					
B5-30	3,9	4,2	4,5	4,9	5,2	5,7	6,1	6,3	6,5				
B5-31	5	6,3	6,7	5,8	6,1								
B5-32	3												
B5-33	4,2												
B5-34	5,2	6,6	6	6,2	6,3								
B5-35	5,7												
B5-36	3,7												
B5-37	4,1	4,3	4,6										
B5-38	4,7	M	M	M									
B5-39	3,9	4,3	6,3	5,9	6,2	6,6	6,6	6,7	7	7			
B5-40	5,1	5,3	5,5	5,9	6,3	6,4	6,6	7,1	M	M			
B5-41	4,5	5,3	5,8	6,2	6,6	6,8	7	7,2	7,5	M			
B5-42	6,6	6,2	6,4	6,6	M	M							
B5-43	3,7	4,3	4,6	5	5,1	5,3							
B5-44	5,3	5,4											
B5-45	4,2	4,7	5,2	5,5	5,8	6	6,2	6,2	6,5	6,7	7	7,2	7,3
B5-46	6,1	6,8	6,7	7									
B5-47		4,5	6,4	6,6	6,2	6,4	6,6						
B5-48								2,5	3				
B5-49								2					
B5-50								3,1	3,5	3,7	4,5	5,1	5,3
B5-51								3,6	4,3	5,1	5,6	5,6	5,8
B5-52									3,3	3,8	4,4	4,5	
B5-53									3	3,5	4,7	4,7	
B5-54									3,5	4,2	4,3	4,6	
B5-55										4	4,7	5	M
B5-56											2,5	4,5	4,5

CONTINUA..

CONTINUACION

PARCELA 6													
INDIVIDUO	Inv 1980	Prim 1980	Ver 1980-91	Oto 1981	Inv 1981	Prim 1981	Ver 1981-82	Oto 1982	Inv 1982	Prim 1982	Ver 1982-83	Oto 1983	Inv 1983
B6-1	5,1	5,3	5,7	5,8	6	6							
B6-2	6,2	6,5	6,7	6,2	6,2	6,2	6,3						
B6-3	5,4	5,7	5,7	6,1	6,7	6,7	M						
B6-4	5	M	M										
B6-5	6	6,4	6,9	6,7									
B6-6	5,2	5,4	5,7	6	6,2	M							
B6-7	6,3	M	M										
B6-8	6,2	6,2	6,2										
B6-9	4,5	M	M										
B6-10	M	M	M										
B6-11	M	M	M										
B6-12	2,9												
B6-13	6	M											
B6-14	M	M	M										
B6-15	4,7	3,8	4,7										
B6-16		3,6	4										
B6-17			5,6										
PARCELA 7													
INDIVIDUO	Inv 1980	Prim 1980	Ver 1980-91	Oto 1981	Inv 1981	Prim 1981	Ver 1981-82	Oto 1982	Inv 1982	Prim 1982	Ver 1982-83	Oto 1983	Inv 1983
B7-1	4,3	4,8	4,9	5,1	5,3	5,5	5,8						
B7-2	3,6	4,1	5	6,4	6,7	6,8	6						
B7-3	5,7	5,8	6										
B7-4	5,4	M	M	M									
B7-5	5,5	M	M										
B7-6	4,8	5	5,4	5,8	6,1	6,3	6,5	6,7	6,7	7,3	7,3	7,4	7,4
B7-7	M	M	M										
B7-8	3	3,5	4	4,6	5	5	5,4	5,8					
B7-9	3,4	3,9	4,4	4,8	5,3	5,3	5,8	6,7	5,9	6,1	6,1	6,1	M
B7-10	2,6	3,2	3,8	5	5	5	5,3	6,3	M	M			
B7-11	7	7,1	7,4	7,7	8	8,3	8,5	8,8	M	M	M	M	
B7-12	6,6												
B7-13	4,3	4,7	5,2	5,4	5,7	5,7	6,2	6,3	M	M			
B7-14	7,2	7,4	8	8,5	8,7	M							
B7-15								1					
PARCELA 8													
INDIVIDUO	Inv 1980	Prim 1980	Ver 1980-91	Oto 1981	Inv 1981	Prim 1981	Ver 1981-82	Oto 1982	Inv 1982	Prim 1982	Ver 1982-83	Oto 1983	Inv 1983
B8-1	6,2												
B8-2	3,9	4,5	5	5,2	M								
B8-3	4,3	4,8	4,7	5,1	5,3	5,7	5,8	6,1	6,2	6,2	6,2	6,3	6,5
B8-4	4,4												
B8-5	3,2	3,6	4,4	5,2	5,3	6,7	6,5	6,5	6,5	6,7	M	M	M
B8-6	M	M											
B8-7	6,9	6,9	7,2	7,6	7,7	7,9	8	6,1	M	M			
B8-8	5,8	6,1	6,8	6,7	6,9	7	7,3	7,6	7,8	7,8	7,9	8,1	
B8-9	5	5,1	5,4										
B8-10	M	M	M										
B8-11	4,4	3,4	M										
B8-12		2,9	3,4	4,5	M								
B8-13								3,4					
B8-14								2,8	3	3,8	4,9	5,2	5,7
B8-15								3					
PARCELA 9													
INDIVIDUO	Inv 1980	Prim 1980	Ver 1980-91	Oto 1981	Inv 1981	Prim 1981	Ver 1981-82	Oto 1982	Inv 1982	Prim 1982	Ver 1982-83	Oto 1983	Inv 1983
B9-1	5,4	5,4	5,5	5,8									
B9-2	7,3	M	M										
B9-3	6,9	7,1	7,6	7,7	7,9	8	8,2	8,2	M				
PARCELA 10													
INDIVIDUO	Inv 1980	Prim 1980	Ver 1980-91	Oto 1981	Inv 1981	Prim 1981	Ver 1981-82	Oto 1982	Inv 1982	Prim 1982	Ver 1982-83	Oto 1983	Inv 1983
B10-1	5												
B10-2	5,9	6,6	7,2	7,6	7,8	8,2	8,8	8,2	8,2	8,2	8,2	8,2	8,3
B10-3	7,3	7,3	7,5	7,8	M	M	M						
B10-4	5,2	5,3	5,8	5,7	M	M	M						
B10-5	6,1	M	M										
B10-6	6,5	6,7	6,9										
B10-7	M	M	M										
B10-8	5,5	6,9	6,1	6,3	6,4	6,5	6,9	6,9	7	7,2	7,2	7,4	7,4
B10-9	4,3	4,6	5,8	5,9	6,3	6,7	7	7	7,5	7,8	7,8	7,8	7,8
B10-10	6,7	5,7	6,8	M									

CONTINUA..

CONTINUACION PARCELA 10

B10-11	5,8	M	M										
B10-12	5	5,4	5,5	5,8	6,4	6,8	6,9						
B10-13	5,4	5,7	6,1	6,2	6,6	7,2	7,5	M	M				
B10-14	4,8	4,8	5,8	6,2	M	M	M	M	M	M			
B10-15							2,8						

PARCELA 11

Individuo	Inv 1980	Prim 1980	Ver 1980-81	Oto 1981	Inv 1981	Prim 1981	Ver 1981-82	Oto 1982	Inv 1982	Prim 1982	Ver 1982-83	Oto 1983	Inv 1983
B11-1	7	7,4	7,8	8	8,2	8,2	8,8						
B11-2	6,8	7	7,8	8									
B11-3	6,2	6,3	5,4	6,7	6,3	M							
B11-4	4	4,8	5,3	5,8	6,2	6,2	6,4	6,7	6,8	7	7	7,2	7,2
B11-5	6,5	6,7	7,4	7,5	7,8	8	8,2	6,3	6,3	M			
B11-6	2,5	M	M										
B11-7	M												
B11-8	7	7	7,3	7,8									
B11-9	5,5	5,8	6,3	6,3	M	M							
B11-10	3,4	3,9	4,5	5									
B11-11	4,3	4,6	6	6,6	M	M							
B11-12		6,3	6,8	7									
B11-13				2	M	M	M						
B11-14								3,7	3,9	4,3			

PARCELA 12

Individuo	Inv 1980	Prim 1980	Ver 1980-81	Oto 1981	Inv 1981	Prim 1981	Ver 1981-82	Oto 1982	Inv 1982	Prim 1982	Ver 1982-83	Oto 1983	Inv 1983
B12-1	M												
B12-2	6,8	M	M										
B12-3	5,1	5,8	6	6,1	6,3	6,8	6,8	6,8	6,8	M			
B12-4	6,2												
B12-6	4,2	6	6,4	M	M								
B12-6	5,8	M											
B12-7	5,6	6	6,1										
B12-8	7,5	M	M										
B12-9	M	M	M										
B12-10	3,4	3,7	4,7	6,2	6,6	8							
B12-11		7,4	7,4										
B12-12		6,5	6,5										
B12-13							1	3,8	3,8	4,2	4,6	6	5,3
B12-14								3,8	3,7	3,8	4,2	4,5	4,8

PARCELA 13

Individuo	Inv 1980	Prim 1980	Ver 1980-81	Oto 1981	Inv 1981	Prim 1981	Ver 1981-82	Oto 1982	Inv 1982	Prim 1982	Ver 1982-83	Oto 1983	Inv 1983
B13-1		4,3	5,3	5,7	6,2	M	M						
B13-2		4,8	6,2	5,4	5,8	5,8	6,8	8	8	6,2	6,3	6,3	6,3
B13-3		M	M										
B13-4		M	M										
B13-5		5,2	5,4	5,4	5,8	6,8							
B13-6			4,8	5,1	5,7	5,7	5,8	8	M				
B13-7			5,2	4,8	5,1	5,2	6,8	6,1	M				

PARCELA 14

Individuo	Inv 1980	Prim 1980	Ver 1980-81	Oto 1981	Inv 1981	Prim 1981	Ver 1981-82	Oto 1982	Inv 1982	Prim 1982	Ver 1982-83	Oto 1983	Inv 1983
B14-1							1	3,3	3,8	4,3	4,8	6,5	5,8
B14-2								3,5	3,8	4,1			

PARCELA 15

Individuo	Inv 1980	Prim 1980	Ver 1980-81	Oto 1981	Inv 1981	Prim 1981	Ver 1981-82	Oto 1982	Inv 1982	Prim 1982	Ver 1982-83	Oto 1983	Inv 1983
B15-1		M	M										
B15-2		M	M										
B15-3		M	M										
B15-4		7,2	7,6	7,4	7,8	M							
B15-5							1	3,7	4				
B15-6												2,5	3,5

PARCELA 16

Individuo	Inv 1980	Prim 1980	Ver 1980-81	Oto 1981	Inv 1981	Prim 1981	Ver 1981-82	Oto 1982	Inv 1982	Prim 1982	Ver 1982-83	Oto 1983	Inv 1983
B16-1		M											
B16-2		4,4	4,8	5,3	M	M							
B16-3		6	5,3	5,5	M	M							
B16-4		M											
B16-5		6,5	6,8										
B16-6		6,3	6,8	6,8	M	M							
B16-7		6,4	6,8	6,8	M	M							
B16-8			4,7	5,7	6,2	6,4	6,8	6,8	M	M			
B16-9			6,4	6,7	6,8	6,8							
B16-10								3,1	3,8	4,6	5,2	6,6	6,6
B16-11									3,4	4,2			

CONTINUA.

CONTINUACION

PARCELA 17													
Individuo	Inv 1980	Prim 1980	Var 1980-91	Oto 1991	Inv 1991	Prim 1991	Var 1991-92	Oto 1992	Inv 1992	Prim 1992	Var 1992-93	Oto 1993	Inv 1993
B17-1		M	M										
B17-2		4,7	5,2	M	M								
B17-3		4,4	4,6	5,2	5,4								
B17-4		3,7	4,6	5,2	5,4								
B17-5		3,7	4,5	5	5,4	5,7	6	6,3	M	M			
B17-6		5,8	6,2	6,5	6,9	7	7,4	7,8	M	M			
B17-7		6,3	6,7	6,8	6,2	6,3	6,6	6,8	M	M			
B17-8	G												
B17-9								3,2	3,6	3,9	4,4	4,6	5,3
B17-10								3,1	M				
B17-11								3,1	3,6	3,6	4,6	6,5	6,8

Durante los censos también se registró la presencia de *Balanus glandula* dentro de las parcelas consideradas. Estos registros llevan una letra G en la tabla 3.

Desde la primavera de 1990 hasta el verano de 1994-1995 se registró el número de muertos y reclutas (Tabla 4).

Se realizaron 19 campañas de 7 días de duración cada una, sumando más de 500 horas de trabajo a campo. Las fechas exactas de las campañas son las siguientes: Inv 1990: 9/9 al 12/9; Prim 1990: 1/12 al 7/12; Ver 1990-91: 24/2 al 3/3; Oto 1991: 21/4 al 28/4; Inv 1991: 28/8 al 3/9; Prim 1991: 22/11 al 28/11; Ver 1991-92: 27/2 al 5/3; Oto 1992: 8/5 al 15/5; Inv 1992: 13/9 al 20/9; Prim 1992: 8/12 al 15/12; Ver 1992-93: 28/2 al 7/3; Oto 1993: 28/4 al 5/5; Inv 1993: 17/8 al 25/8; Prim 1993: 9/12 al 13/12; Ver 1993-94: 4/3 al 10/3; Oto 1994: 17/5 al 22/5; Inv 1994: 6/9 al 11/9; Prim 1994: 5/12 al 11/12; Ver 1994-95: 11/3 al 16/3.

Experimentos de campo

Se realizaron experimentos de campo consistentes en el traslado de individuos desde su ubicación original a parcelas experimentales establecidas en sitios que diferían con el control solamente en la variable de interés para contrastar la hipótesis correspondiente.

El experimento comenzó el 25 de noviembre de 1991 cuando los individuos elegidos fueron llevados al laboratorio, allí se los

Parcela	Inv 1990		Prim 1990			Ver 1990-1991			Oto 1991			Inv 1991		
	V	M	V	M	R	V	M	R	V	M	R	V	M	R
1	92	3	83	9		68	15		65	3		58	7	
2	65	2	59	6		57	3	1	54	3		45	9	
3	55	2	50	5		48	4	2	46	2		42	4	
4	65	3	54	11		47	8	1	41	6		32	9	
5	47	1	38	9		35	3		33	2		29	4	
6	14	3	9	5		9			5	4		4	1	
7	13	1	10	3		10			9	1		9		
8	10	2	8	2		7	1		6	1		4	2	
9	3		2	1		2			2			1	1	
10	13	1	10	3		10			8	2		5	3	
11	11	1	10	1		11		1	11			5	6	
12	10	2	6	4		6			2	4		2		
13			5			5			5			5		
14														
15			1			1			1			1		
16			7			7			6	1		2	4	
17			6			6			5	1		5		
TOTAL	398	21	358	59	0	329	34	5	299	30	0	249	50	0
TASA RE			0,0000			0,0588			0,0000			0,0000		
TASA MO						0,0011			0,0017			0,0013		

CONTINUA...

CONTINUACION...

Prim 1991			Ver 1991-1992			Oto 1992			Inv 1992			Prim 1992		
V	M	R	V	M	R	V	M	R	V	M	R	V	M	R
50	8		52	13	15	50	2		43	7		31	12	
37	8		49	1	13	45	4		33	12		28	5	
39	3		41	5	7	39	2		30	9		25	5	
30	2		30	6	6	28	2		25	3		13	12	
26	3		30	4	8	26	4		18	8		10	8	
3	1		1	2			1							
8	1		9		1	7	2		2	5		2		
4			7		3	7			4	3		3	1	
1			1			1				1				
5			6		1	5	1		3	2		3		
3	2		4		1	4			3	1		2	1	
2			3	1	2	3			3			2	1	
4	1		3	1		3			1	2		1		
			2		2	2			2			2		
	1		1		1	1			1				1	
2			3	1	2	3			2	1		2		
3	2		6		3	6			2	4		2		
217	32	0	248	34	65	230	18	0	172	58	0	126	46	0
0,0000			0,6598			0,0000			0,0000			0,0000		
0,0015			0,0016			0,0010			0,0020			0,0031		

CONTINUA...

Tabla 4. Cantidad de individuos muertos y reclutados durante el tiempo que duró el estudio. V: individuos vivos en la campaña en cuestión; M: individuos muertos; R: individuos reclutados; Tasa Re: tasa de reclutamiento diaria; Tasa Mo: tasa de mortalidad diaria.

CONTINUACION...

Ver 1992-1993			Oto 1993			Inv 1993			Prim 1993			Ver 1993-1994		
V	M	R	V	M	R	V	M	R	V	M	R	V	M	R
27	7	3	19	8		15	4		10	5		10		
25	3		24	1		11	13		9	2		7	3	1
18	7		16	2		13	3		7	6		6	1	
12	1		10	2		6	4		2	4		2		
10	1	1	10			5	5		2	3		2		
2			2			1	1			1				
3			3			2	1		1	1		1		
3			3			3			1	2		1		
1	1		1			1				1				
2			2			2			2			1	1	
1			1			1			1			1		
1	1		1			1			1			1		
1		1	1			1			1			1		
1	1		1			1				1				
2			2			2			2	1				
109	22	5	96	13	0	65	31	0	39	26	0	36	5	2
0,0610			0,0000			0,0000			0,0000			0,0235		
0,0021			0,0020			0,0029			0,0035			0,0015		

CONTINUA...

CONTINUACION...

Oto 1994			Inv 1994			Prim 1994			Ver 1994-1995		
V	M	R	V	M	R	V	M	R	V	M	R
7	3		6	1		6			4	2	
7			6	1		5	1		3	2	
5	1		4	1		4			4		
1	1		1			1			1		
2			2			1	1			1	
1			1			1			1		
1				1							
1				1							
1				1							
1			1			1				1	
3			2	1		2			2		
31	5	0	23	8	0	21	2	0	15	6	
0,0000			0,0000			0,0000			0,0000		
0,0025			0,0020			0,0010			0,0029		

midió y se asignó al azar la posición que ocuparía cada uno dentro de la parcela destino. Se mapeó entonces la posición que tendrían los animales en la parcela destino, se los identificó por medio de un número con marcador indeleble y se los colocó en agua de mar para su mantención y para verificar la supervivencia a la manipulación.

La única excepción fueron los animales correspondientes al control, que luego de ser sometidos al mismo manipuleo que los correspondientes a los demás tratamientos, fueron adheridos exactamente en el mismo sitio que ocupaban originalmente.

Los animales fueron adheridos en sus nuevas posiciones mediante cemento epóxico a la cabeza de tornillos que a su vez se atornillaron a tarugos plásticos de 5 mm de diámetro introducidos en orificios practicados en la roca con un taladro de mano.

Antes de sacar los animales del lugar que ocupaban originalmente se los mapeó y se registró la orientación según el eje rostro-carinal, para colocarlos en la misma forma en cada una de las siguientes parcelas experimentales:

a) Control

Los animales elegidos para el control fueron sometidos a la misma manipulación que los demás, pero adheridos en el mismo lugar y posición que poseían originalmente. Se usaron para este experimento 30 animales, 5 de los cuales murieron durante la manipulación en el laboratorio, por lo tanto el número definitivo

es 25 animales para el control.

b) Cambio de nivel

Los 20 individuos seleccionados para este tratamiento se trasladaron a una parcela establecida en una roca a un nivel aproximadamente 85 cm más alto que el de la roca original. Según los datos tomados en el mareógrafo de Puerto Quequén, esta parcela no sería cubierta por el agua, salvo durante pleamares extraordinarias, mareas acentuadas por efecto del viento Sur o Sudeste u olas durante tormentas.

c) Cambio de orientación

Para comprobar si los animales se orientan indistintamente en cualquier dirección y en caso de no ser así, cuál es la dirección preferida, se registró la dirección en que se orienta el eje rostro-carinal de 278 individuos en agosto de 1991.

Para determinar la orientación, se confeccionó un dispositivo consistente en una hoja de acetato transparente sobre la cuál se dibujó un círculo dividido en cuadrantes.

El dispositivo se colocaba sobre el centro del animal y se registraba su posición según el cuadrante en que cayera el extremo de la concha correspondiente al rostro (Fig. 6 b).

La hipótesis de que *B. amphitrite* se orienta en cualquier dirección se analizó por medio de pruebas de bondad de ajuste.

Para detectar algún efecto en la supervivencia y el

crecimiento en individuos, se trasladaron 20 individuos a una roca situada a la misma altura que la original pero se los adhirió cambiando la orientación del eje rostro-carinal de manera que quede el sentido correspondiente al cuadrante observado con menos frecuencia (cuadrante I en la Fig. 6 b).

d) Cambio al mejillinar

Se trasladaron 20 individuos a una parcela totalmente cubierta por el mejillín *Brachidontes rodriguezii*, en la zona donde éste mitílido es la especie dominante. Esta parcela se encontraba al mismo nivel que la roca de donde fueron extraídos. Los animales se colocaron en la misma orientación del eje rostro-carinal que tenían originalmente.

d) Cambio a posición horizontal

Los 20 individuos asignados a este grupo experimental se trasladaron a una parcela situada a igual nivel, pero se adhirieron a la roca sobre un sustrato horizontal.

Desde la primavera de 1991 hasta el otoño de 1993 se tomó la medida del opérculo (Tabla 5) y se registró el número de sobrevivientes a fines de cada estación en todas las parcelas experimentales (Tabla 19).

PARCELA CONTROL								
Individuo	Prim 1991	Ver 1991-92	Oto 1992	Inv 1992	Prim 1992	Ver 1992-93	Oto 1993	Inv 1993
C-1	5,4	5,8	5,8	M	M	M		
C-2	6,8	7,2	M					
C-3	6,6	6,8	7	7,1	7,1	7,2	7,3	
C-4	8	7,2	7,2	M	M			
C-5	6,3	6,8	7	M	M			
C-6	5,3	5,7	5,9	M	M			
C-7	6,2	6,6	6,8	M				
C-8	7,2	M	M	M				
C-9	8	6,2	6,2	6,3	6,7	6,8	M	
C-10	6	M						
C-11	6,1	6,4	6,5	M				
C-12	7,8	M						
C-13	6,9	7,1	7,3	7,5	7,8	M	M	
C-14	5,8	M						
C-15	5,9	6,2	6,2					
C-16	6,7	6,4	6,7					
C-17	6	M						
C-18	7,1	7,5	7,5	7,5	M			
C-19	6,5	M	M					
C-20	6,5	7,1	7,3	7,4	7,9	8		
C-21	6,2	6,4	6,5	M	M			
C-22	6,7	7,1						
C-23	6,7	7,1	7,1	7,1	7,3			
C-24	7	7,1	7,3	M				
C-25	6,1	M	M					

PARCELA EXPERIMENTAL EN LA ZONA DE MEJILLON								
Individuo	Prim 1991	Ver 1991-92	Oto 1992	Inv 1992	Prim 1992	Ver 1992-93	Oto 1993	Inv 1993
M-1	7	M						
M-2	6,8	7,3						
M-3	5,8	5,8						
M-4	6,3	6,3	6,4					
M-5	7,2	7,4	M					
M-6	7,8	8,1	8,2	M	M			
M-7	6,1	6,8	6,8	M	M			
M-8	3							
M-9	6,7	M						
M-10	6,7	6,8						
M-11	7,7	M						
M-12	6,3	6,3	6,3	6,5	6,7			
M-13	7,4	7,8						
M-14	7,3	7,6						
M-15	7,8	8						
M-16	6,7	6,8						
M-17	7,2	7,4						
M-18	6,4	6,8	6,8					
M-19	6,9	M						
M-20	7	M	M					

PARCELA EXPERIMENTAL EN POSICION HORIZONTAL								
Individuo	Prim 1991	Ver 1991-92	Oto 1992	Inv 1992	Prim 1992	Ver 1992-93	Oto 1993	Inv 1993
H-1	6,4	6,7	6,8	M				
H-2	7,8	6,3						
H-3	7,1	7,4	7,8	M				
H-4	6,8	7,5	7,7	M				
H-5	7	7,2	7,5	M				
H-6	6,8	M						
H-7	5	5,3	5,6	M				

CONTINUA..

Tabla 5. Diámetro del opérculo de todos los individuos considerados durante el tiempo que duró el estudio de crecimiento en el experimento de campo. M: individuo muerto cuya caparazón se encontró aun adherida al sustrato. Cuando después de una medida, no aparece ningún valor, significa que ese individuo se desprendió del sustrato.

CONTINUACION PARCELA HORIZONTAL

H-9	6,5	7,2	7,2	M				
H-9	7,4	7,4						
H-10	6,6	7						
H-11	7,3	M						
H-12	7,4	M						
H-13	6,9	7	7,3	M				
H-14	6,5	7	7	M				
H-15	6,3	7,2	7,2	M				
H-16	6,4	6,7	6,9	M				
H-17	6	6,3	6,4	M				
H-18	6,2	6,3	6,3	M				
H-19	6,8	7						
H-20	6,5	M						

PARCELA EXPERIMENTAL DE CAMBIO DE ORIENTACION

INDICADO	Prim 1991	Ver 1991-92	Oto 1992	Irv 1992	Prim 1992	Ver 1992-93	Oto 1993	Irv 1993
O-1	7,4	7,8	7,8	M				
O-2	7,5	7,8	7,9	6,2	6,9	6,6		
O-3	7,1	7,4	7,6	7,7	M			
O-4	6,9	7,2	7,6	M	M			
O-5	7	7,2						
O-6	7							
O-7	5,9							
O-8	6,8	6						
O-9	5,5	M						
O-10	6	6,1	6,2	M	M			
O-11	6,8	7,2	7,3	M				
O-12	7,3	7,5	7,5	M	M			
O-13	7	7,4	6,7	6,8	M			
O-14	6	6,2	6,4	M				
O-15	6,6	6,8	M	M				
O-16	6,6	6,9	6,9	7,2				
O-17	6,3	6,3	M	M				
O-18	6	6	6,8	6,6	M			
O-19	7,3	7,4	7,7	M				
O-20	7,2	7,4	7,7	M				

PARCELA EXPERIMENTAL DE CAMBIO DE NIVEL

INDICADO	Prim 1991	Ver 1991-92	Oto 1992	Irv 1992	Prim 1992	Ver 1992-93	Oto 1993	Irv 1993
N-1	6,7	6,7	6,7	6,6	6,6	6,6	6,6	6,6
N-2	7,4	7,4	7,5	7,5	M	M	M	
N-3	6							
N-4	6,5	6,6						
N-5	5,8	6,1	6,1	6,1	M	M	M	
N-6	5,8	M	M	M	M	M		
N-7	6,3	6,3	6,4	6,4	M	M	M	
N-8	7,6	7,9	7,9					
N-9	6,4	6,4	6,5					
N-10	6,8	7,1	M					
N-11	6,3	6,3	6,3					
N-12	5,8	6	M					
N-13	5,9	6	6,2	M				
N-14	5,8	6,7	M	M				
N-15	6	6,1	6,3	6,3	6,3	6,3	6,3	M
N-16	6,6	M	M	M	M	M		
N-17	6,7	6,7	6,7	6,7				
N-18	6,3	M	M	M				
N-19	5,5	5,5	5,5	M				
N-20	6,3	M						

Las consideraciones generales realizadas para la tabla 3 son válidas para la tabla 5.

Para poner a prueba la hipótesis nula de que las diferencias de supervivencia entre tratamientos y control se deben al azar se llevaron a cabo pruebas de Mann-Whitney (Sokal y Rohlf, 1981) entre cada parcela experimental y la parcela control.

Las diferencias de crecimiento entre cada tratamiento y el control se pusieron a prueba mediante la prueba de Mann-Whitney.

Desecación

Introducción

Uno de los inconvenientes más serios que deben afrontar las especies intermareales es la evaporación del agua en períodos de baja marea, y si el período de exposición se prolonga, la desecación.

Los animales que viven en estos ambientes deben enfrentar dos tipos principales de problemas. En primer lugar el cambiante medio respiratorio los obliga a extraer el oxígeno tanto del agua como del aire. Por otro lado, la exposición al aire puede causar desecación debido a la evaporación a partir de las superficies permeables, en especial las respiratorias (Burnett, 1988)

Pueden reconocerse diferentes estrategias entre los invertebrados para resolver el compromiso entre mantener la actividad metabólica tisular y evitar la excesiva pérdida de agua. En el caso de organismos móviles como los cangrejos braquiuros estas estrategias van desde la reinmersión, tanto en agua libre como en agua retenida en el fondo de la cueva, la obtención de agua capilar a partir de la arena húmeda, hasta la retención de agua en la cámara branquial que es aireada por ventilación sobre el caparazón (Wolcott, 1976; Jones y Simons, 1982; Felgenhauer y Abele, 1983; de Fur, 1988; Luquet et al, 1992, Luquet y Calcagno, 1993).

En el caso de los bivalvos y otros organismos sésiles, la

En el presente trabajo se estudió el efecto de la humedad relativa y el tiempo de exposición al aire sobre la pérdida de agua en *B. amphitrite* mediante experimentos de laboratorio y de campo.

Material y métodos

Experimento en laboratorio.

Los animales fueron recolectados en el litoral rocoso de Punta Carballido. Una vez en el laboratorio fueron mantenidos durante una semana en acuario de vidrio con agua de mar artificial (salinidad 24 g l^{-1}) preparada con sales HW Germany, a una temperatura ambiente de $20 \pm 1^\circ\text{C}$, y un fotoperíodo de 12 horas de luz y 12 de oscuridad. Estos valores son representativos de las condiciones medias en el sitio y la estación en la que se realizó la experiencia (López Gappa et al, 1990).

Cinco individuos previamente secados exteriormente con toalla de papel y pesados con una precisión de 0,1 mg, fueron asignados al azar a cada uno de 14 desecadores.

Los desecadores consisten en frascos de vidrio de 125 ml de capacidad con un doble fondo de malla de plástico que separa a los animales de la sustancia desecadora (Fig. 7). Se utilizaron dos sustancias desecadoras: sílica gel, humedad relativa ambiente 0% (0% H.R.) y solución saturada de cloruro de sodio (75-80%

H.R.).

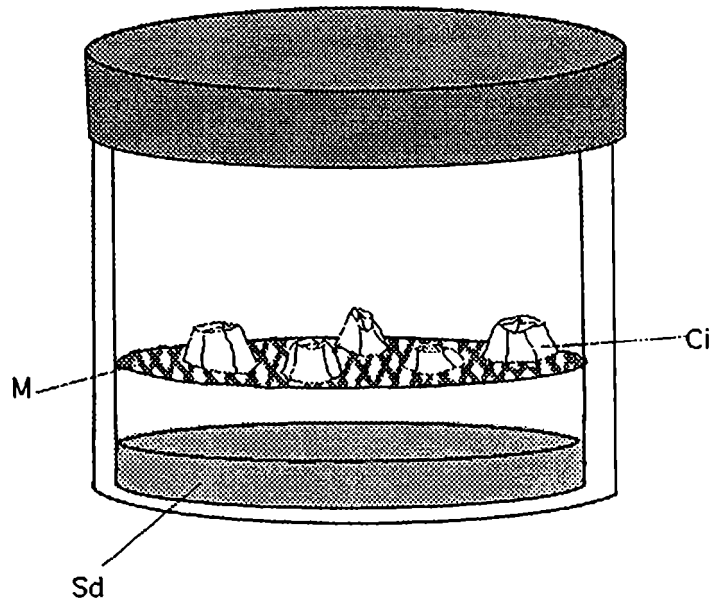


Fig. 7. Desecador. Ci: cirripedios sometidos al experimento; Sd: substancia desecante; M: malla plástica.

Los individuos de los distintos desecadores fueron retirados y pesados luego de transcurridas 1, 3, 6, 12, 24, 48 y 120 hs.

Al finalizar el experimento, se comprobó la supervivencia de los ejemplares sumergiéndolos en el acuario de aclimatación y observando la actividad cirral. Luego de verificar la supervivencia, todos los individuos fueron secados en estufa a 70°C hasta peso constante y pesados (peso seco). Los datos correspondientes a 120 hs y 0% H.R. se eliminaron del análisis debido a que los ejemplares no sobrevivieron a ese tratamiento.

De los 70 individuos que se usaron originalmente para el experimento, se eliminaron los 10 correspondientes a 120 h, por haber muerto los sometidos a 0% H.R. Uno de los individuos correspondientes al tratamiento 12 h - 75-80% H.R. murió antes de comenzar el experimento y uno de los sometidos a 0% H.R. y 48 h murió luego de ser tratado. Los individuos eliminados del experimento suman 12, con lo que el número total de animales utilizados es de 58.

La diferencia entre el peso inicial (P_0) y el peso seco (P_S) fue considerada como contenido total de agua. La cantidad de agua perdida para cada tiempo se calculó como la diferencia entre el peso inicial y el peso luego de permanecer en el desecador (P_t), esta cantidad se expresó como proporción de agua perdida (Jones y Simons, 1982).

La proporción de agua perdida a los diferentes tiempos, para ambas humedades relativas fué comparada mediante un ANOVA de dos factores, y comparaciones múltiples a posteriori según el método GT2 (Sokal y Rohlf, 1981).

Para realizar los cálculos se utilizaron los datos provenientes de los individuos sobrevivientes al experimento.

A efectos de cumplir con los supuestos de las pruebas estadísticas, se transformaron los datos según $y' = \arcsen \sqrt{y}$ (Sokal y Rohlf, 1981).

Experimento de campo

La metodología utilizada en el experimento de campo se detalla en la metodología general, y en este capítulo se pondrá especial atención en los resultados concernientes a los grupos Control y Cambio de nivel.

Resultados

Tanto para la humedad relativa como para el tiempo de exposición al aire, el ANOVA arrojó diferencias significativas en la proporción de agua perdida. La hipótesis de interacción entre ambos factores resultó en cambio no significativa (Tabla 6).

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	Grados de Libertad	Cuadrados Medios	F	P
Tiempo	0,685	5	0,137	41,004	<0,001
Humedad	0,373	1	0,373	111,653	<0,001
Interacción	0,015	5	0,003	0,874	0,506
Error	0,154	46	0,003		
Total	1,227	57			

Tabla 6. Análisis de la varianza en el experimento de laboratorio de desecación. Los factores considerados fueron: Humedad, con dos niveles (0% y 75-80%) y Tiempo, con 6 niveles (1, 2, 3, 6, 12, 24 y 48 hs).

Las comparaciones múltiples entre pares de medias dieron como resultado que la proporción de agua perdida al transcurrir 48 hs de exposición al aire es significativamente diferente a las demás tanto para el grupo sometido a H.R. 0% como para aquellos expuestos a H.R. 75-80% (Tabla 7).

Humedad Relativa	Tiempo de exposición (hs)					
	1	3	6	12	24	48
H.R.0%	_____					
H.R.75-80%	_____					

Tabla 7. Comparaciones múltiples entre las medias de pérdida de agua a las dos humedades relativas consideradas (0% y 75-80%). Las líneas unen tratamientos en los que las diferencias entre medias resultaron no significativas.

Durante el experimento se registró también la mortalidad al fin de cada tratamiento, observándose que como era de esperar los animales sometidos a H.R 0% presentan un tiempo de sobrevida menor que los correspondientes a H.R. 75-80%. Para 75-80% la supervivencia luego de expuestos 120 hs es del 60% y ningún individuo sobrevivió la exposición a H.R.0% y 120 hs. (Tabla 8).

	0% H.R.		75-80% H.R.	
	Proporción de agua perdida	Porcentaje sobrevida	Proporción de agua perdida	Porcentaje sobrevida
1 hora	0,100	100	0,024	100
3 horas	0,107	100	0,078	100
6 horas	0,165	100	0,071	100
12 horas	0,187	100	0,100	100
24 horas	0,286	100	0,113	100
48 horas	0,469	80	0,246	100
120 horas	_____	0	0,545	60

Tabla 8. Promedio de la proporción de agua perdida y porcentaje de sobrevivientes durante el experimento de laboratorio, para ambas H.R.

Por otro lado es interesante notar que los individuos utilizados para el experimento sobrevivieron a una pérdida de agua total de alrededor del 50% (Tabla 8).

La figura 8 representa la pérdida de agua en función del tiempo para las dos humedades relativas consideradas.

La tabla 9 muestra las temperaturas y las humedades relativas mensuales calculadas a partir de registros diarios en Quequén.

El experimento de campo comparando la supervivencia en la parcela control y la de cambio de nivel no arrojó diferencias significativas ($P > 0,05$) (Tablas 10 y 11).

Fecha	Temp.media	H.R.media
Nov/91	17,36°C	75,99%
Dic/91	26,58°C	71,70%
Ene/92	20,25°C	82,60%
Feb/92	21,50°C	85,77%
Mar/92	21,74°C	86,64%
Abr/92	15,75°C	83,83%
May/92	12,35°C	94,40%
Jun/92	9,87°C	97,42%
Jul/92	7,13°C	97,18%
Ago/92	10,68°C	89,00%
Sep/92	11,47°C	90,58%
Oct/92	13,84°C	82,76%
Nov/92	14,25°C	94,00%
Dic/92	18,94°C	87,67%
Ene/93	21,08°C	93,57%
Feb/93	21,21°C	96,22%
Mar/93	22,56°C	98,22%
Abr/93	15,09°C	91,97%

Tabla 9. Temperaturas y humedades relativas medias mensuales registradas durante el tiempo que duró el experimento de campo.
Fuente: Compañía cerealera José Buck S.A.

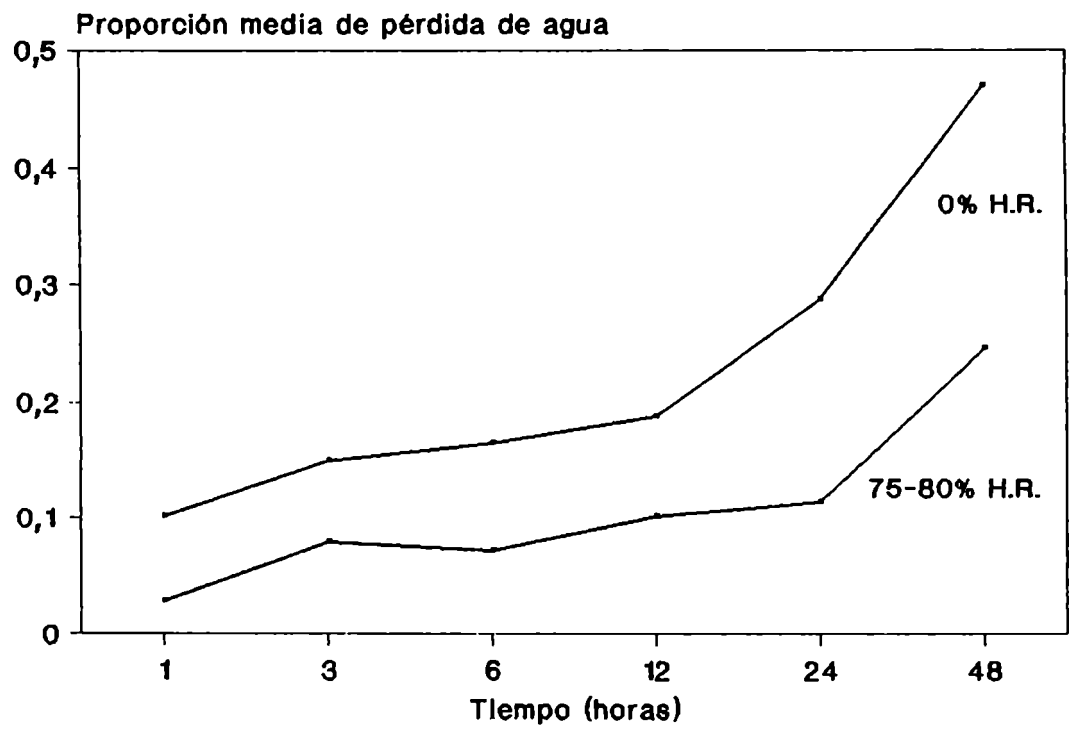


Fig. 8. Pérdida de agua en función del tiempo para las dos H.R. consideradas en el experimento de desecación (0% y 75-80%).

Comparación	U	P
Control vs:		
Nivel	253,5	0,467
Horizontal	286	0,188
Orientación	245	0,45
Mejillín	331,5	0,027

Tabla 10. Resultado de la prueba de Mann-Whitney de una cola para comparar la supervivencia entre el control y cada experimento de campo. Se dá el valor del estadístico y la probabilidad.

Tiempo (días)	% de muertos	
	Control	Nivel
98	28	25
169	36	45
297	76	70
383	80	90
465	88	90
524	92	90
636	100	95
749	100	100

Tabla 11. Proporción de muertos en las parcelas experimentales Control y Cambio de nivel durante el experimento de campo.

Discusión

La competencia por el espacio y la depredación no cumplen un papel importante en el área de estudio. Esto se evidencia porque, en primer lugar los individuos no se encuentran apiñados, y en segundo lugar, no se observaron especies depredadoras de cirripedios en la comunidad.

Es interesante, entonces, estudiar el papel de la desecación en la ecología de *B. amphitrite*, ya que varios autores citan a este fenómeno como uno de los factores preponderantes en la determinación del límite superior de la distribución en cirripedios (Foster, 1971, 1987; Connell, 1974).

En la costa rocosa de Quequén el efecto de la desecación sería la causa de stress más importante debido a la ocurrencia de bajamares acentuadas por el viento norte, en las horas de más calor a fines de primavera (López Gappa et al, 1993).

Evidentemente tanto el tiempo de exposición como la humedad relativa influyen significativamente en el agua perdida por *B. amphitrite*. Por otro lado teniendo en cuenta el hecho de que la interacción entre los dos factores no es significativa se puede concluir que los factores tiempo de exposición y humedad relativa son independientes entre sí (Steel y Torrie, 1980). Esto debe interpretarse como que el efecto de la humedad relativa es el mismo para todos los tiempos de exposición y viceversa, o sea que independientemente de la humedad a que estén sometidos, los individuos pierden más agua a medida que aumenta el tiempo de exposición (Tabla 6).

Por otra parte, el período de exposición durante el cuál, para ambas humedades relativas, los individuos perdieron significativamente mayor proporción de agua es el correspondiente a 48 hs (Tabla 7). Esto, unido al hecho de que luego de que en la

medición siguiente (120 hs) se registró una mortalidad importante en ambas humedades, estaría de alguna manera marcando un límite de tolerancia (Tabla 8).

La tabla 8, muestra que desde el comienzo del experimento hasta la primera medición (1 h) existe una gran pérdida de agua. Aunque para 0% el "salto" es mas grande, el fenómeno se observa en ambos tratamientos. Estos resultados podrían explicarse si se tiene en cuenta que al realizar la medición correspondiente a 1 h de exposición los animales expuestos a 75-80% H.R. estaban mojados exteriormente, pese a que fueron secados superficialmente antes de colocarlos en los desecadores. Por otra parte, los animales expuestos a 0% H.R. estaban secos en la primera medición. Como se observa en la tabla 8, la pérdida de agua media durante la primera hora para ambos tratamientos está en concordancia con este comportamiento: el agua perdida durante la primera hora de exposición al aire para 0% es aproximadamente del 10% y de 2,4% para 75-80%. Esto se debe a que, cuando quedan expuestos al aire los individuos expulsarían el agua contenida en la cavidad del manto y la gran pérdida de agua registrada en la primera hora se debería a la evaporación de este volumen, luego toda el agua perdida provendría de algún remanente en la cavidad del manto y la contenida en los tejidos.

La capacidad para resistir los efectos de la pérdida de agua se puede medir como tiempo de supervivencia a una determinada humedad relativa.

Varios autores han documentado la sobrevida de cirripedios en condiciones de laboratorio, donde el stress normal es exagerado. Barnes et al (1963), encontraron que en aire seco *B. balanoides* y *Chthamalus stellatus* tienen tiempos medios de sobrevida de 4 a 5 días, mientras que para *B.crenatus* fue sólo de 0 a 6 días. La diferencia de supervivencia en las dos primeras especies es menor que la esperada, ya que *Chthamalus* vive en el nivel más alto del intermareal. *B.crenatus* es una especie sublitoral y por esto no esta adaptada a la exposición al aire. Monterosso (1932) realizó experiencias sumergiendo ejemplares de *Chthamalus stellatus* en aceite, los cuales podían soportar 14 días en estas condiciones. Newman (1967) encontró que para *B. amphitrite* el tiempo de sobrevida al aire está entre 6 y 10 días.

El autor, debido a un olvido involuntario, mantuvo expuesto al aire a temperatura y humedad ambiente durante 30 días un ejemplar de *Balanus amphitrite*, período durante el cuál el individuo sobrevivió.

Para determinar el papel de la desecación en la ecología de *Balanus amphitrite* en las costas de Quequén son interesantes los resultados del experimento de campo, y su comparación con los valores de supervivencia obtenidos en laboratorio (Tablas 8 y 11).

Aunque las humedades relativas en el experimento de campo y el de laboratorio son aproximadamente las mismas (Tabla 9), el

tiempo de exposición es mucho mayor en el experimento de campo y el efecto del sol durante las bajamares aumenta la evaporación, la supervivencia en el campo es mucho mayor que en laboratorio (Tablas 8 y 11).

El hecho de que la mortalidad en el campo sea menor que la esperada (Tabla 11) puede deberse a que por un lado en el área de estudio *B. amphitrite* se encuentra exclusivamente en paredes verticales, lo que atemperaría el efecto del sol, y por otro lado la existencia de microhabitats creados por grietas y cavidades en la roca atenuaría la evaporación.

Los resultados parecerían indicar que la pérdida de agua no es un factor determinante en la zonación de *B. amphitrite* según lo indica el alto porcentaje de sobrevida en el experimento de campo (Tabla 11), aunque se observa que *B. amphitrite* ocurre en una estrecha franja determinada por la proporción óptima de tiempo de inmersión (Tabla 2).

La alta vulnerabilidad de las larvas a la desecación parece ser el principal impedimento para el establecimiento de *Balanus amphitrite* en niveles de costa con excesiva exposición al aire.

Reclutamiento y Mortalidad

Introducción.

En los organismos bentónicos con fases larvales planctónicas se pueden identificar dos etapas diferentes en el proceso que va desde que la larva toma contacto con el sustrato hasta su metamorfosis y establecimiento definitivo.

Es necesaria aquí una aclaración acerca de la terminología utilizada, ya que es común encontrar en las publicaciones una serie de términos que se usan indistintamente para definir las etapas que involucran el proceso de incorporación de nuevos individuos en una población de invertebrados sésiles con larva planctónica. Por ejemplo, Caffey (1985) define arbitrariamente el reclutamiento como el número de cirripedios sobrevivientes luego de un mes de haberse establecido la larva.

Según Connell (1985) el reclutamiento incluiría el asentamiento y la mortalidad hasta el primer censo.

Es necesario entonces distinguir entre el suministro de larvas desde el plancton (asentamiento) y la etapa posterior inmediata.

En el presente trabajo se consideraron reclutas a los individuos que completaron su metamorfosis y se pueden identificar a simple vista.

Caffey (1985) midió el asentamiento y el reclutamiento de *T. rosea* en Nueva Gales del Sur, Australia, y notó que la intensidad

en el reclutamiento siempre reflejaba la intensidad en el asentamiento, de manera que el reclutamiento daría una buena idea de la magnitud del suministro de larvas al sustrato.

Cabe aclarar que en el presente estudio no se observaron larvas cypriis sobre el sustrato. Esto puede deberse a que, además del bajísimo reclutamiento observado, la probabilidad de encontrar larvas cypriis justo durante la semana que dura cada campaña es muy pequeña, y a que el tamaño de estas larvas es muy pequeño (menos de 1 mm), lo que las hace muy difíciles de ver a ojo desnudo sobre el sustrato en un censo realizado a campo.

El reclutamiento puede actuar como determinante de la estructura poblacional (distribución y abundancia) de organismos bentónicos con larvas planctónicas (Connell, 1985), por esta razón es muy importante determinar lo más exactamente posible el momento del reclutamiento así como también sus variaciones estacionales y anuales. Por otra parte, la comparación de los resultados con los obtenidos por otros autores se hace difícil por la variedad de metodologías utilizadas.

Las diferencias en la intensidad del reclutamiento de cirripedios en el tiempo y en el espacio están bien documentadas en la bibliografía (Fuller, 1946; Pyenfinch, 1948; Connell, 1961a, 1985; Kendall et al, 1982; Caffey, 1985; Gaines et al, 1985; Malusa 1986; Sutherland, 1990; Bertness et al, 1992; Dye, 1992, 1993; Sanford et al 1994).

Otro aspecto que se debe tener en cuenta al estudiar la

dinámica poblacional, es la mortalidad, ya que, junto con el reclutamiento, son los factores determinantes del número de individuos en una población de organismos sésiles.

Las causas de mortalidad se pueden dividir en dos grupos:

a) Las que tienen origen en las relaciones entre los organismos como la depredación, principalmente por gasterópodos, (Barnes y Powell, 1954; Connell, 1961a, 1961b, 1970; Roughgarden et al, 1988; Stotz, 1988; Palmer, 1990), la competencia por el espacio (Moore, 1935; Connell, 1961a, 1961b; Malusa, 1986; Roughgarden et al, 1988; Stotz, 1988; Bertness, 1989), y la disponibilidad de alimento (Buss, 1980).

b) Las que son el resultado de la acción de factores físicos como por ejemplo el impacto de las olas, la temperatura, etc (Barnes y Read, 1970; Malusa, 1986; Stotz, 1988; Delafontaine y Flemming, 1989; Pentcheff, 1991).

A partir de las tablas de vida, la mortalidad se puede expresar en términos de longevidad media y como supervivencia de los individuos. Estos conceptos aunque están muy relacionados son diferentes. La longevidad media de una población indica la edad promedio que alcanzan los individuos al morir. La supervivencia, en cambio, refleja el patrón de mortalidad de la población, o sea la mortalidad específica por edades (Deevey, 1947, Rabinovich, 1980). La supervivencia puede ser representada por medio de gráficos, que básicamente son de dos tipos: aquellos en los que se representa la cantidad de sobrevivientes en función de la edad

(curvas de supervivencia), y los que resultan de graficar la esperanza de vida en función de la edad (curvas de esperanza de vida).

Básicamente existen cuatro tipos de curvas de supervivencia teóricas (Deevey, 1947) (Fig. 9):

a) La curva de tipo I, que corresponde a poblaciones donde la probabilidad de sobrevivir se mantiene constante e igual a 1 en las primeras etapas de la vida, y la mortalidad se concentra en los individuos más viejos.

b) La curva de tipo II, donde muere un número constante de animales por unidad de tiempo, independientemente de la edad.

c) La curva de tipo III, que se dá cuando muere una fracción constante de los individuos vivos en cada intervalo de tiempo.

d) La curva de tipo IV, que representa de alguna manera el caso opuesto a la curva de tipo I, es decir que es aquella en la cual la mortalidad se concentra en los primeros estadios de vida, y pasada una cierta edad crítica se estabiliza haciéndose casi constante.

En el presente capítulo se analiza el reclutamiento y la mortalidad en la población de cirripedios de Pta. Carballido y sus variaciones durante los cuatro años y medio que duró el estudio.

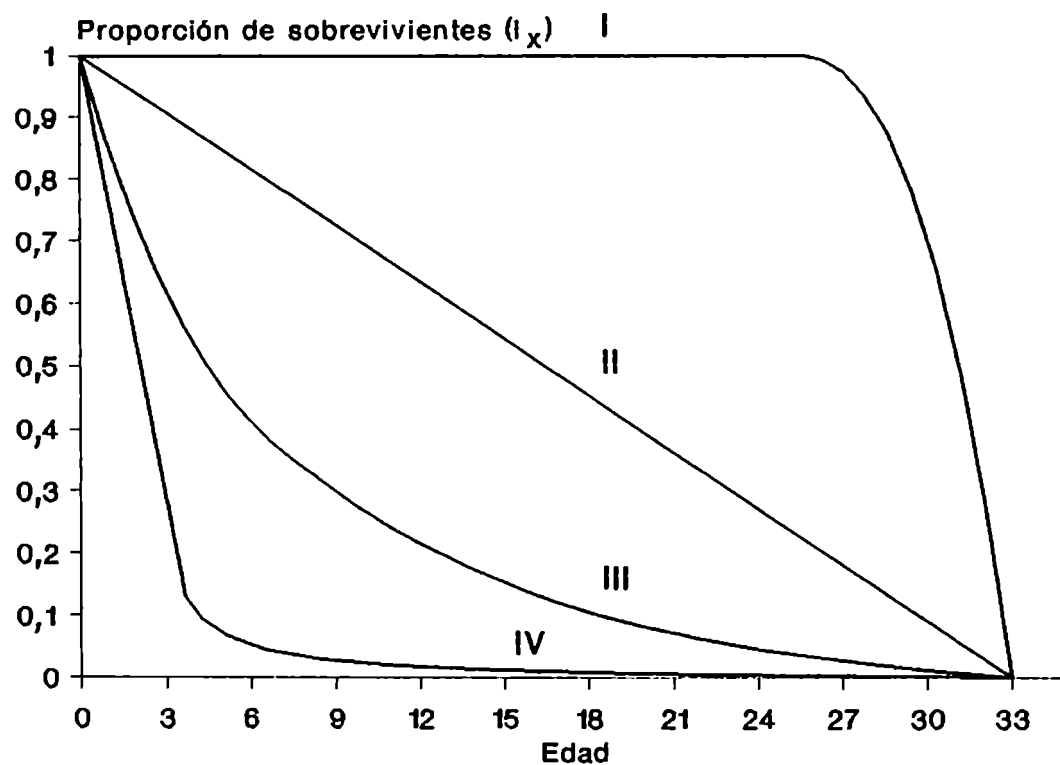


Fig. 9. Curvas de supervivencia teóricas según Deevey (1947).

Material y métodos.

A partir de fines del invierno de 1990 y hasta fines del verano de 1994-1995 se registró el reclutamiento y la mortalidad de *B. amphitrite*, por medio de censos realizados al fin de cada estación.

En ocasiones, debido al sedimento depositado sobre el

sustrato, o por el crecimiento de algas, algunos individuos fueron censados cuando su tamaño excedía el esperado para los reclutas de su misma edad. En estos casos, se estimó la edad de cada individuo cuyo diámetro de opérculo fuera mayor de 1 mm cuando fue censado por primera vez, teniendo en cuenta las tallas de los individuos de edades conocidas. Para cada campaña desde fines del invierno de 1990 hasta fines del invierno de 1993 se confeccionaron histogramas en los que se individualizó cada cohorte. Desde fines del invierno de 1990 hasta fines del verano de 1994-1995 se calcularon tasas diarias de reclutamiento y mortalidad según las siguientes expresiones:

$$Tr = \frac{Nrt}{t_1 - t_0}$$

$$Tm = \frac{Nmt}{N_0(t_1 - t_0)}$$

Tr: Tasa diaria de reclutamiento.

Nrt: número de reclutas durante el periodo $t_0 - t_1$.

$t_1 - t_0$: tiempo en días transcurrido entre la campaña anterior y la correspondiente a la tasa calculada.

Tm: Tasa diaria de mortalidad.

Nmt: número de muertos (incluyendo los individuos encontrados muertos adheridos y los desprendidos) durante el período $t_0 - t_1$.

N_0 : número total de individuos en la campaña anterior a la de la tasa calculada.

Para determinar si el reclutamiento y la mortalidad están relacionados de alguna manera, se calculó el coeficiente de correlación de Spearman (Daniel, 1978) entre las tasas de reclutamiento y mortalidad.

Los individuos muertos se clasificaron en dos categorías: los que fueron encontrados muertos, pero con su caparazón aún adherida al sustrato, y aquellos que no fueron encontrados por haberse desprendido de la roca.

La mortalidad de la población se estudió también en relación a la edad de los individuos por medio de tablas de vida confeccionadas según Deevey (1947).

Existen dos tipos de tablas de vida: las específicas por edades u horizontales, y las temporales o verticales. Estos dos tipos de tablas se aplican teniendo en cuenta las características de la población en estudio. Las tablas de vida horizontales son adecuadas para estudiar aquellas poblaciones que tienen generaciones discontinuas, en las que se puede seguir el comportamiento de la mortalidad de una cohorte. La metodología para la confección de estas tablas de vida consiste básicamente en contar la cantidad de muertos o de sobrevivientes a lo largo del tiempo.

Las tablas de vida verticales son adecuadas para estudiar la mortalidad de poblaciones con generaciones superpuestas, o sea aquellos organismos que tienen una reproducción continua a lo

largo del año o durante varias temporadas. Para confeccionar este tipo de tablas es necesario conocer la estructura de edades de la población en estudio. Los datos se obtienen contando el número de organismos vivos y muertos para las diferentes clases de edades o estadíos en un determinado momento (Rabinovich, 1980).

En la Argentina, los antecedentes de estudios de mortalidad a través de tablas de vida en invertebrados, se refieren a los trabajos realizados en insectos por Rabinovich (1980), y en arañas por Schnack et al (1983) y Scioscia (1990).

En el presente trabajo se confeccionaron tablas de vida utilizando datos de edades de los individuos, obtenidos de dos formas diferentes:

a) Datos de edades provenientes del seguimiento de los individuos desde el momento de su reclutamiento.

Este es el caso de los individuos pertenecientes a las cohortes reclutadas durante los veranos de 1990-1991 y 1991-1992. Para estas cohortes se realizaron censos periódicos cada 3 meses desde su reclutamiento, hasta fines del verano de 1994-1995.

b) Datos de edades estimados a partir de la ecuación de von Bertalanffy.

Este es el tipo de datos con los que se contó para confeccionar las tablas de vida de las cohortes reclutadas durante los veranos de 1988-1989 y 1989-1990.

Se estimó la edad de los individuos censados durante la

primer campaña a partir del diámetro del opérculo, utilizando la ecuación de von Bertalanffy calculada en el capítulo de crecimiento, y en base a la edad estimada se determinó en que verano ocurrió su reclutamiento. Luego se registró la mortalidad con la misma regularidad que para las cohortes reclutadas durante los veranos de 1990-1991 y 1991-1992.

En ambos casos se confeccionaron tablas de vida horizontales, debido a que, en el caso de las cohortes reclutadas durante los veranos de 1990-1991 y 1991-1992, éstas se siguieron desde su reclutamiento, y para las cohortes reclutadas durante los veranos de 1988-1989 y 1989-1990 aunque puede estimarse el momento del reclutamiento, es imposible saber el número de muertos en los períodos no censados, y por lo tanto no se pueden confeccionar tablas de vida verticales.

Debido a que el primer censo se realizó en septiembre de 1990, los individuos que se reclutaron durante el verano de 1989-1990 son aquellos cuya edad estimada es aproximadamente de 9 meses y los que se reclutaron durante el verano de 1988-1989, tienen una edad aproximada de 21 meses. Por esta razón, las tablas de vida correspondientes a la cohortes reclutadas durante los veranos de 1989-1990 y 1988-1989 comienzan a la edad de 9 y 21 meses respectivamente.

Aunque durante la primera campaña realizada se encontraron individuos cuya edad estimada los identificaba como reclutados durante veranos anteriores al de 1988-1989, no se confeccionaron

tablas de vida con estos datos, dado que la estimación de la edad para los individuos más grandes involucra un aumento del error por realizarse en la parte asintótica de la curva.

Para el cálculo de la esperanza de vida de los individuos de una determinada cohorte se debe conocer la probabilidad de supervivencia en cada intervalo de edades. Por lo tanto el cálculo debe hacerse una vez muertos todos los individuos pertenecientes a la cohorte en cuestión.

Debido a que la longevidad de *B. amphitrite* para las cohortes reclutadas durante los veranos de 1989-1990 y 1991-1992 excedió la duración de este estudio, la supervivencia correspondiente a los intervalos de edades faltantes se estimó de la siguiente manera:

-Cohorte reclutada durante el verano de 1991-1992: Durante el último censo permanecían con vida 12 individuos (Tabla 17), por lo tanto se completó la tabla de vida asignándole a cada intervalo de edad restante (desde 36-39 hasta 57-60 meses de edad) la probabilidad de morir correspondiente a la cohorte reclutada durante el verano de 1988-1989 (Tabla 14), para la cuál se cuenta con los datos de mortalidad para las edades que faltan en la tabla 17.

A partir de la probabilidad de morir para cada intervalo de edades se retrocalculó el número de sobrevivientes según la siguiente expresión:

$$N_x = N_{x-1} - (N_{x-1} * q_{x-1})$$

donde:

N_x = Nº de sobrevivientes en el intervalo de edad x

N_{x-1} = Nº de sobrevivientes en el intervalo de edad $x-1$

q_{x-1} = Probabilidad de morir en el intervalo de edad $x-1$

-Cohorte reclutada durante el verano de 1989-1990: Durante el último censo, un solo individuo permanecía con vida (Tabla 15). Esta tabla se completó de la misma forma que la correspondiente a la cohorte reclutada durante el verano de 1991-1992. Estas estimaciones son válidas si se supone que la densidad poblacional no afecta la mortalidad, y que los factores que influyen en la mortalidad actúan de la misma manera sobre las cohortes reclutadas durante los veranos de 1989-1990 y 1991-1992, y la reclutada durante el verano de 1988-1989.

En cuanto a la densidad, en el área de estudio los individuos no aparecen apiñados, por lo que pueden descartarse factores de mortalidad densodependientes. Por otro lado, como puede observarse, los picos de mortalidad aparecen ligados a las estaciones del año menos favorables, y este patrón se mantiene de un año a otro (Figs. 15 a 22).

Los muestreos fueron realizados a fines de cada estación del año, y por esta razón se consideraron intervalos de 3 meses para confeccionar las tablas de vida. En la práctica, el tiempo transcurrido entre muestreos no fue exactamente de 90 días. Esto

se debió a que las parcelas experimentales son accesibles sólo durante mareas lo suficientemente bajas. Para la realización de las campañas se eligió la mejor marea baja de fines de cada estación, pero la desigualdad diurna de las mareas, que se acentúa durante las sicigias, ocasiona que las mareas más bajas ocurran durante la noche en invierno y a mediodía en verano.

De esta forma, el tiempo transcurrido entre la campaña de fin de verano y la de fin de otoño fué menor de 90 días (de 55 a 74 días), y el período desde fines de otoño hasta fines de invierno fue, en consecuencia, mayor que 90 días (de 111 a 128 días). A fin de solucionar este problema, y debido a que los intervalos de edades en la tabla de vida deben ser iguales, cuando el período considerado era precedido por un período de menos de 90 días, se supuso que la mortalidad era uniforme. Se calculó la cantidad de muertos correspondientes a 90 días, restándolos al periodo más largo y asignándolos al más corto.

Los datos meteorológicos presentados aquí son de origen diverso, debido a que la estación meteorológica de Quequén fué cerrada en 1990. Desde 1991 hasta 1993 se contó con los datos de temperaturas y humedades relativas diarias tomadas por la empresa productora de granos José Buck S.A. en Quequén. En los períodos durante los cuales no se contó con datos meteorológicos de Quequén se recurrió a los valores tomados por el Servicio Meteorológico Nacional en Mar del Plata, por ser la estación meteorológica más próxima al sitio de estudio (120 Km al NE).

Este es el caso de las temperaturas correspondientes a 1990 y 1994, y de la velocidad de los vientos desde 1990 hasta 1995.

Las velocidades de viento mayores de 44 nudos (valor 9 en la escala de Beaufort) fueron clasificados como tormentas de viento, y las temperaturas del aire menores de $-1,2$ °C (punto de congelamiento del agua de mar a aproximadamente 24 g l^{-1} , salinidad encontrada en el área de estudio) se consideraron heladas (Fig. 14).

Para poner a prueba la hipótesis nula de que todas las orientaciones del eje rostro-carinal aparecen en igual proporción, antes de comenzar los experimentos de campo se llevó a cabo una prueba de bondad de ajuste de las orientaciones del eje rostro-carinal en los cuatro cuadrantes a la proporción 1:1:1:1, utilizando tanto a los individuos censados, como algunos que se encontraban fuera de las parcelas en estudio.

Con el objeto de constatar si todas las caras verticales de una roca ofrecen un sustrato igualmente favorable para el asentamiento de *B. amphitrite*, se delimitaron 4 parcelas de 50 x 50 cm en cada una de las cuatro caras verticales de la roca más densamente poblada. La cara orientada hacia el norte y la orientada hacia el oeste están protegidas de la acción de las olas, mientras que las caras sur y este son las más expuestas.

Se contó la cantidad de individuos en cada cara, y se llevó a cabo una prueba de Kruskal-Wallis.

La descripción general de la metodología utilizada para los

experimentos de campo se encuentra en el ítem dedicado a la metodología general.

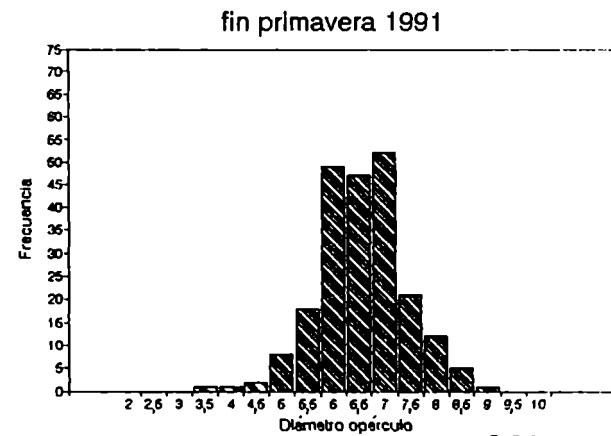
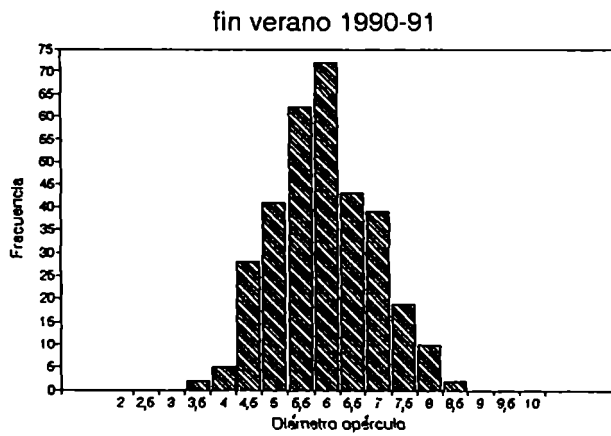
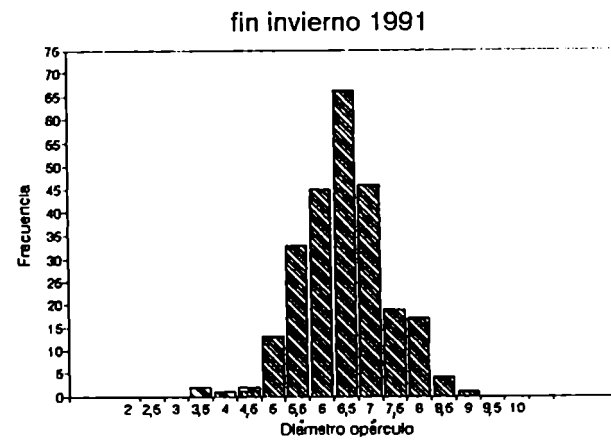
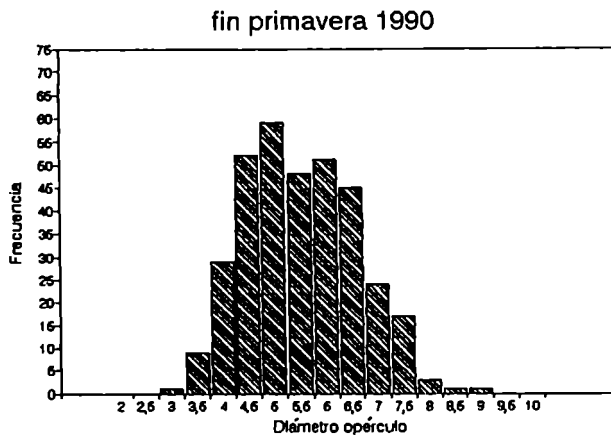
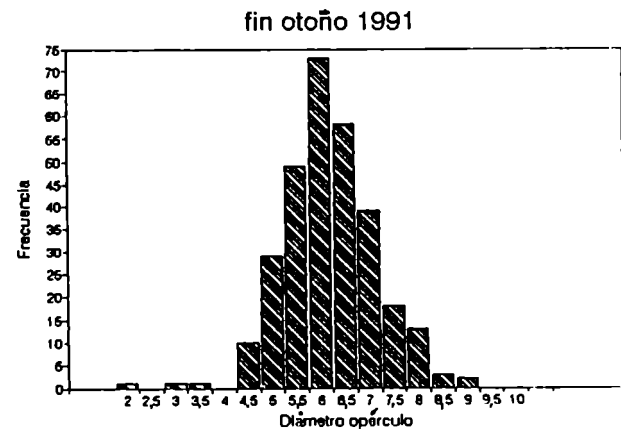
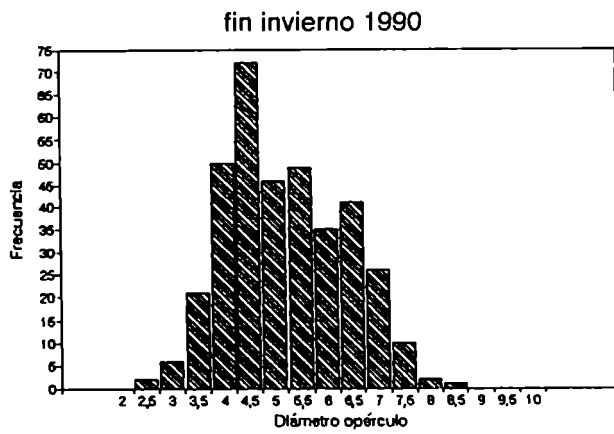
Resultados.

Censos

La figura 10 muestra la distribución de tallas a fin de cada estación del año desde finales del invierno de 1990 hasta finales del invierno de 1993, y la figura 11 resume los eventos de reclutamiento para el mismo período.

Se observa que en la costa rocosa de P.Carballido *B. amphitrite* presenta un evento de reclutamiento al año, que ocurre durante el verano.

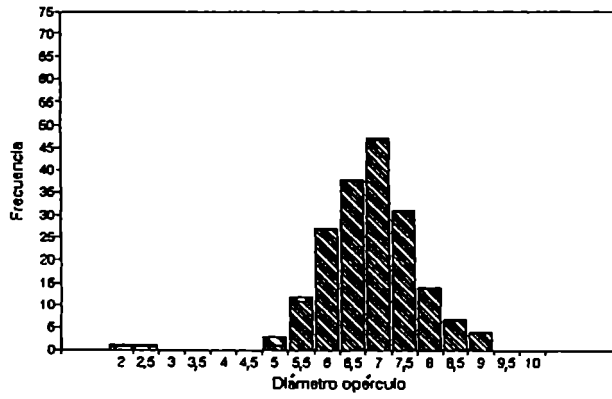
Por otra parte, durante los cinco veranos en que se registró el reclutamiento existe una gran variación, siendo el reclutamiento del verano de 1991-1992 el más numeroso (65 reclutas vs 5 del verano 1990-1991, 5 del verano 1992-1993 y 2 del verano de 1993-1994).



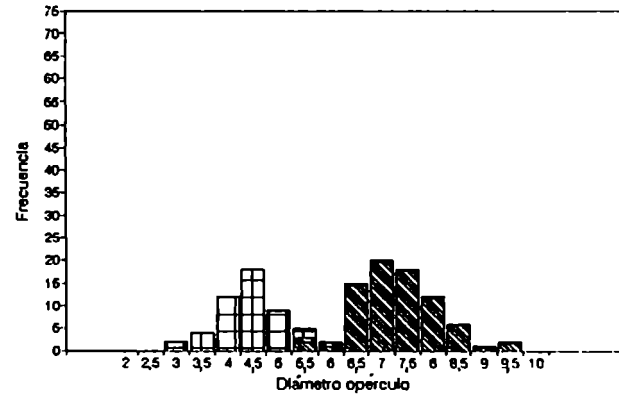
CONTINU

Fig. 10. Distribuciones de tallas de las diferentes cohortes a fin de cada estación.

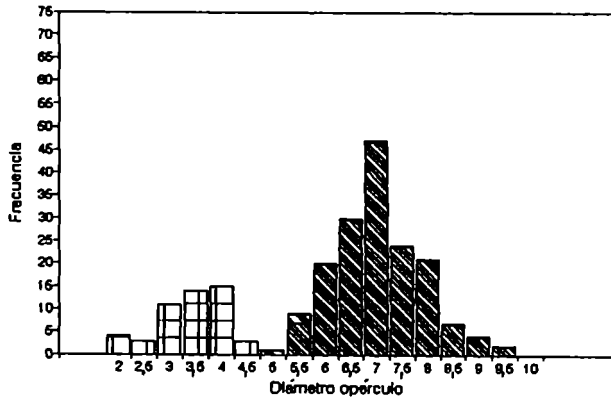
fin verano 1991-92



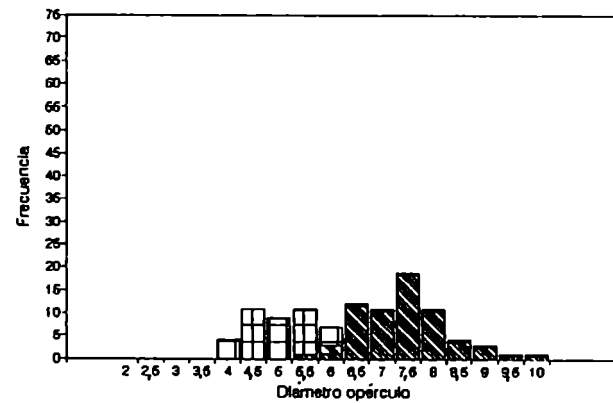
fin primavera 1992



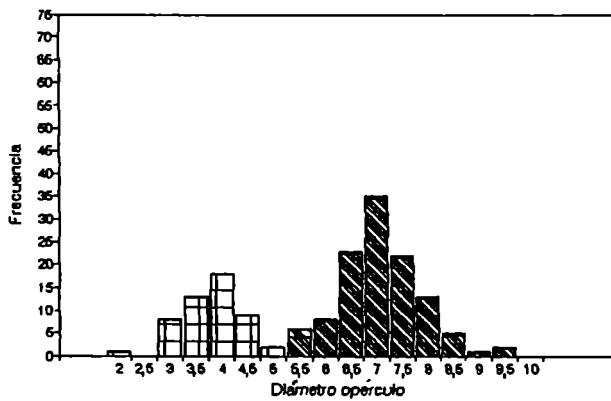
fin otoño 1992



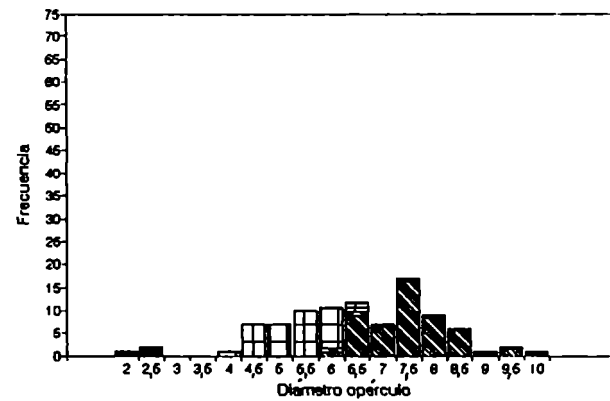
fin verano 1992-93



fin invierno 1992

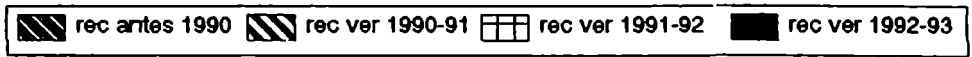
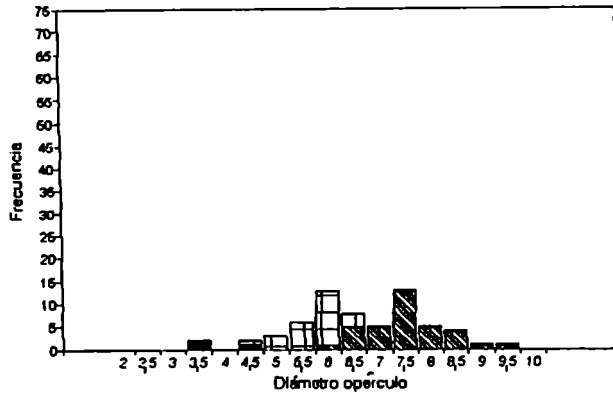


fin otoño 1993



CONTIN

fin invierno 1993



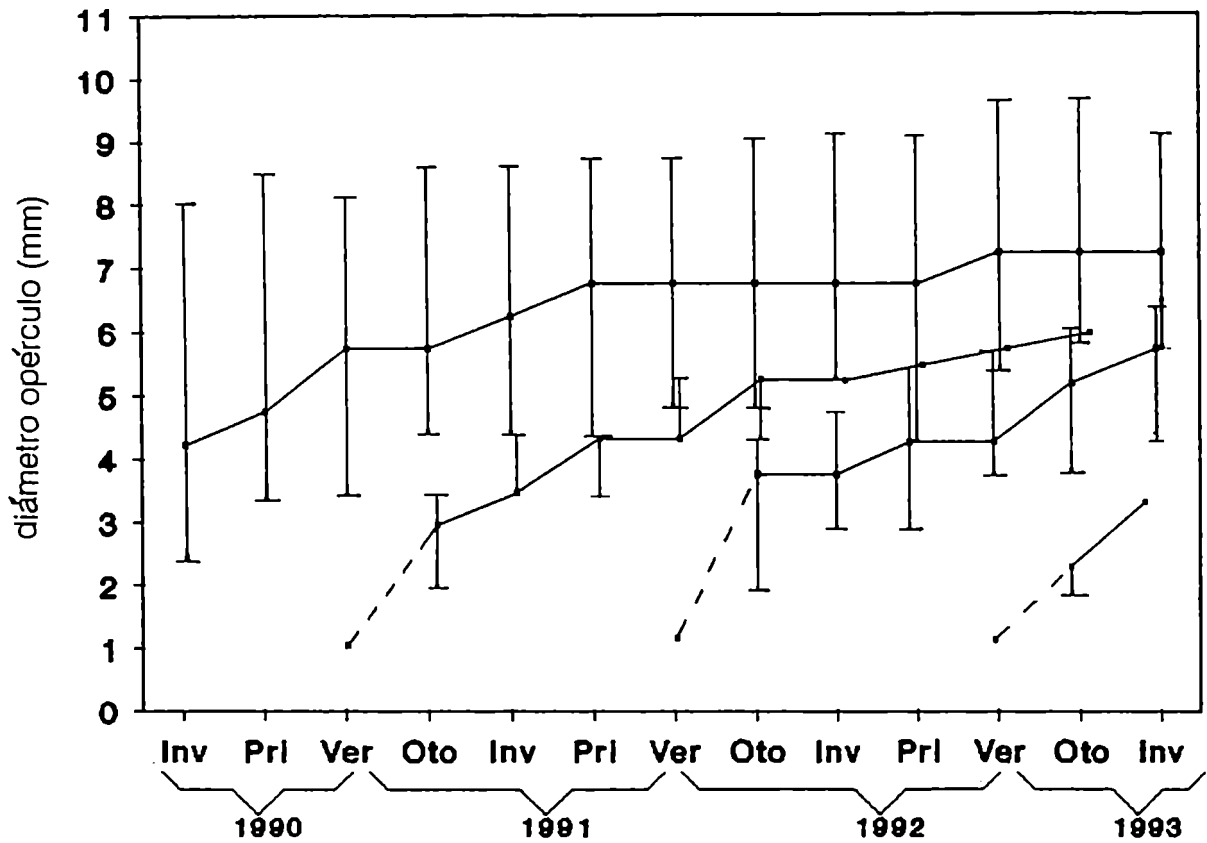


Fig. 11. Eventos de reclutamiento. Se grafican las modas y la amplitud de las tallas de las diferentes cohortes a fin de cada estación. Las líneas punteadas unen la fecha de reclutamiento con la primera medición.

Es interesante también analizar estos resultados en relación al total de individuos vivos en la población cuando ocurrió el reclutamiento:

Los 5 individuos reclutados en el verano 1990-1991 representan el 1,5% del total de individuos vivos. Los 65 reclutas correspondientes al verano de 1991-1992 constituyen el 26% del efectivo de la población a esa fecha. Los individuos reclutados durante el verano de 1992-1993 fueron 5, representando un 4,6% de la población. El verano de 1993-1994 contó con 2 reclutas, constituyendo el 5,5% de los individuos vivos (Tabla 4).

La tabla 12 muestra la cantidad de individuos muertos al fin de cada estación, diferenciando aquellos que se encontraron todavía adheridos al sustrato y los que se desprendieron.

	Ver 1990-91	Oto 1991	Inv 1991	Prim 1991	Ver 1991-92
Desprendidos	26	24	23	13	29
Muertos adheridos	8	6	27	19	5
Total	34	30	50	32	34

CONTINUA...

CONTINUACION

Oto 1992	Inv 1992	Prim 1992	Ver 1992-93	Oto 1993	Inv 1993
17	26	22	20	5	17
1	32	24	2	8	14
18	58	46	22	13	31

CONTINUA...

CONTINUACION

Prim 1993	Ver 1993-94	Oto 1994	Inv 1994	Prim 1994	Ver 1994-95	Total
6	3	4	6	1	5	247
20	2	1	4	1	1	175
26	5	5	10	2	6	422

Tabla 12. Número de individuos encontrados adheridos muertos y desprendidos.

En esta tabla se omiten dos campañas: la campaña de fin de invierno de 1990 por ser la correspondiente al primer censo, y la de fin de primavera del mismo año porque en esa campaña se

agregaron a los censos las parcelas 13, 14, 15, 16 y 17, por lo tanto a partir del censo de fin de verano de 1990-1991 se tuvieron todas las parcelas que se censaron hasta el final.

Puede verse en esta tabla que, mientras que durante el invierno y la primavera (salvo para la primavera de 1993) la cantidad de los encontrados muertos adheridos y los desprendidos es aproximadamente igual, durante el verano la cantidad de desprendidos es muy superior a los encontrados adheridos muertos.

Por otra parte cabe destacar que a partir del verano de 1993-1994, debido a la poca cantidad de individuos vivos, el número de muertos es demasiado bajo para considerar representativos a estos resultados.

Aunque la validez de la prueba de independencia realizada con el estadístico G se ve comprometida porque el número de animales muertos en dos estaciones consecutivas no es independiente, es interesante notar que cuando se realiza esta prueba entre las estaciones del año y el tipo de mortalidad la probabilidad resulta ser menor que 0,0001.

Cuando se grafican las tasas diarias de reclutamiento y mortalidad en función del tiempo (Tabla 4, Figs. 12 y 13) se observa que ambas varían mucho. Mientras que el reclutamiento ocurre exclusivamente durante el verano, con un pico en el verano de 1991-1992, la tasa de mortalidad es más variable.

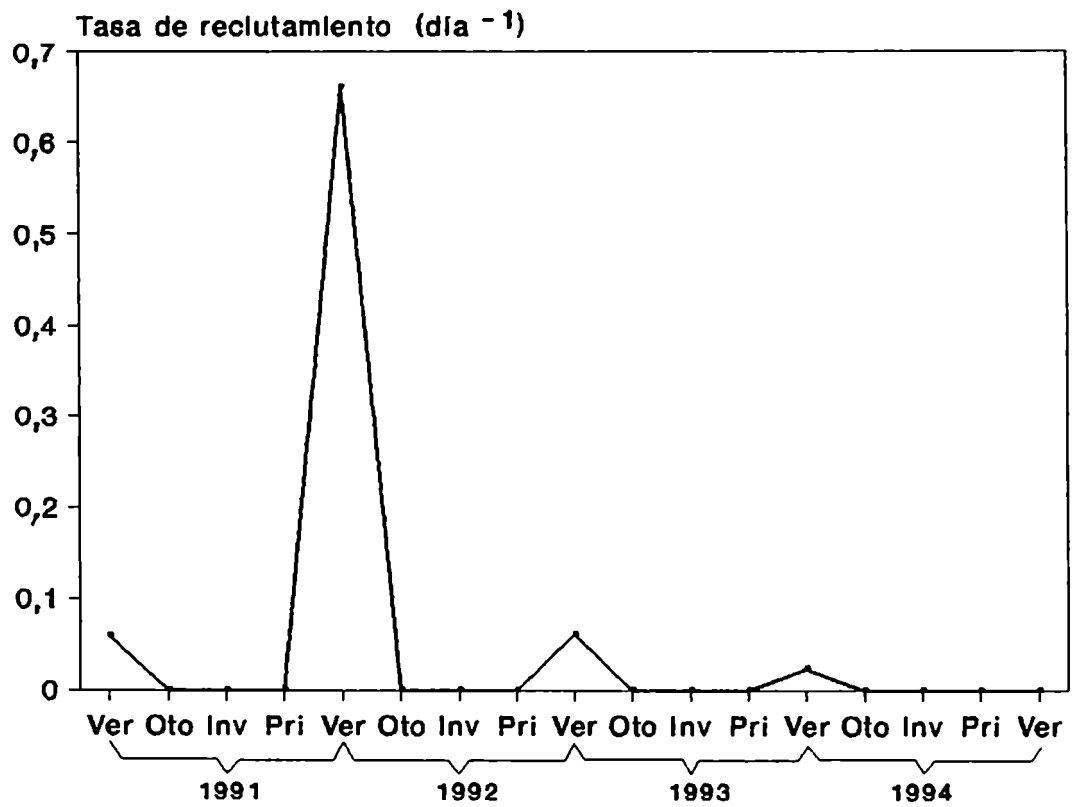


Fig. 12. Cambios en la tasa de reclutamiento durante el período de estudio.

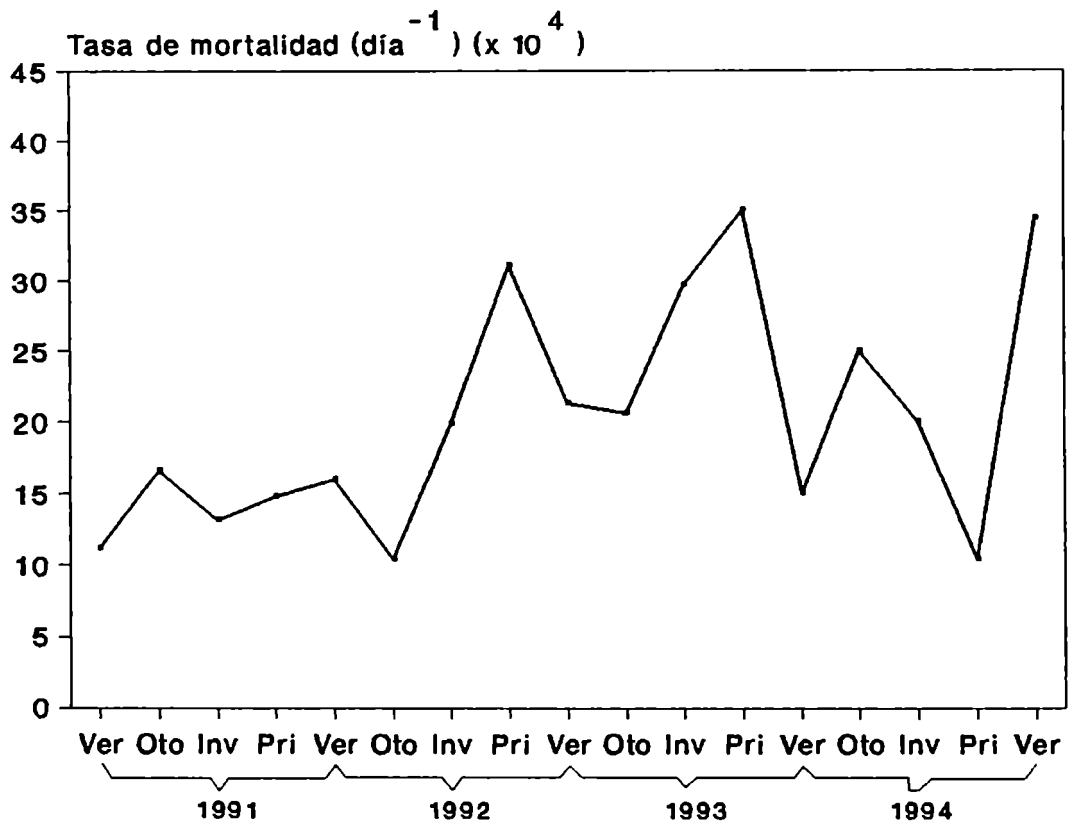


Fig. 13. Cambios en la tasa de mortalidad durante el período de estudio.

La mortalidad tiende a subir durante el invierno y desciende durante el verano salvo para los veranos de 1991-1992 y 1994-1995. Durante el otoño, el invierno y la primavera de 1992 la alta mortalidad, provocó un decrecimiento del 55 % en el efectivo de la población (Tabla 4).

El pico de mortalidad registrado durante el verano de 1994-1995 se debe a la muerte de 6 individuos durante ese periodo, que aunque son pocos, representan aproximadamente el 30% de la

población.

La correlación entre reclutamiento y mortalidad resultó no significativa (coeficiente de correlación de Spearman, $r = -0,331$ $P > 0,10$)

Como puede observarse en la figura 14, donde se muestra el comportamiento de las temperaturas medias, máximas medias y mínimas medias y de los vientos durante el tiempo que duró este estudio, las heladas ocurren siempre durante los meses de invierno, en un período que puede abarcar desde junio hasta octubre, pero siempre son más frecuentes en julio, mes durante el cuál se registra siempre la temperatura mínima media más baja. Además, durante el tiempo que abarcó este estudio, siempre se registraron tormentas de viento en junio, y sólo en dos oportunidades se produjeron tormentas fuera de ese mes (diciembre de 1990 y abril de 1993) (Fig. 14). Por lo tanto el mes más ventoso es generalmente junio, y el más frío julio.

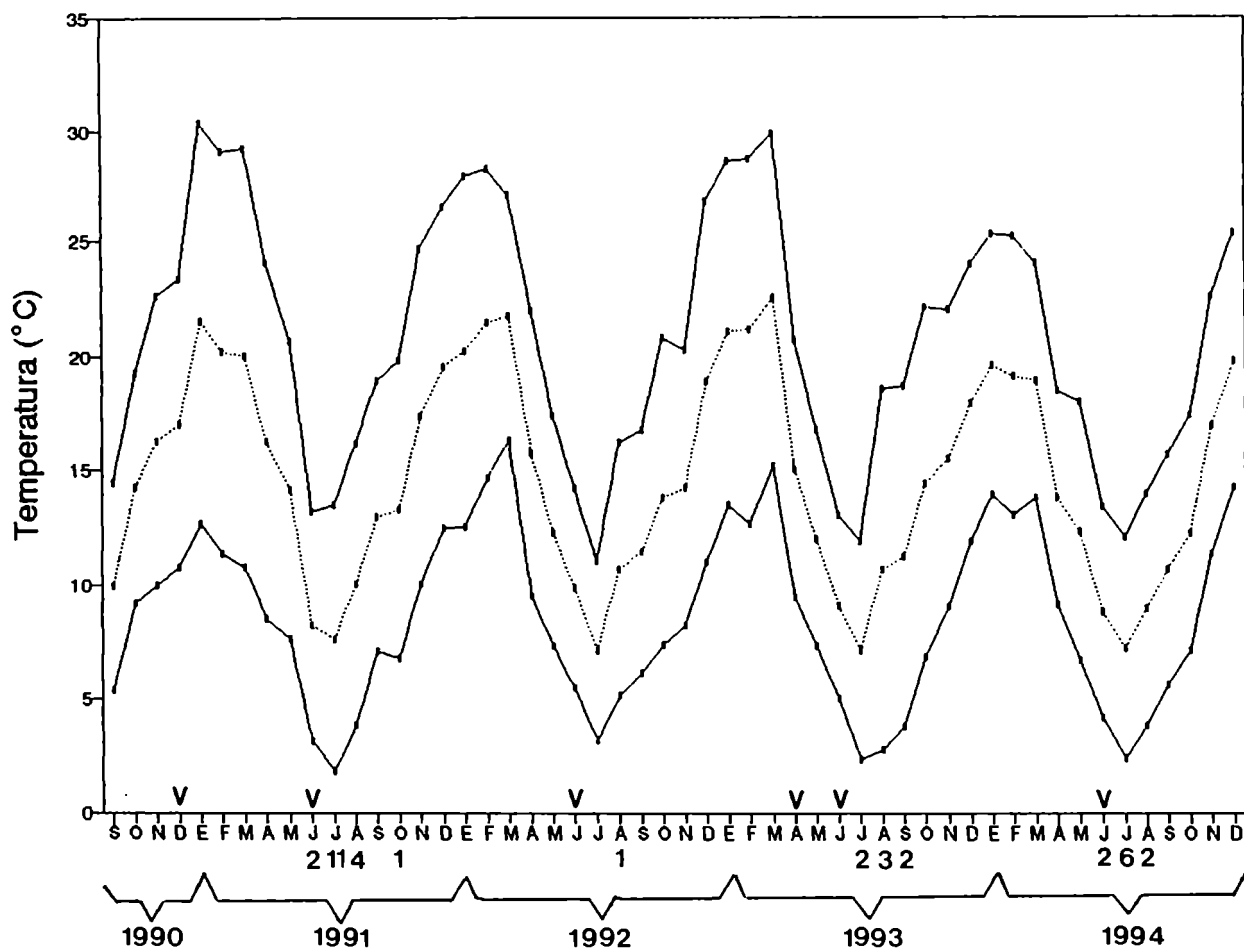


Fig. 14. Condiciones climáticas durante el período que duró el estudio. Los números que aparecen en algunos de los meses denotan la cantidad de heladas registradas durante ese mes, y la V corresponde al registro de tormentas de viento.

Es interesante tener en cuenta los registros meteorológicos al analizar la mortalidad. Se observa que durante los meses más

cálidos la cantidad de desprendidos supera ampliamente a los individuos encontrados muertos adheridos al sustrato, mientras que en los meses más fríos ambos aparecen en número semejante (Tabla 12).

La prueba de Kruskal-Wallis para comprobar si todas las caras verticales de la misma roca son igualmente favorables, resultó altamente significativa ($P = 0,006$). La Tabla 13 muestra que la densidad fue muy superior en las caras protegidas del efecto de las olas.

Cara del sustrato	Norte	Sur	Este	Oeste
Parcela A	44	2	12	30
Parcela B	57	3	7	27
Parcela C	35	4	4	35
Parcela D	27	5	9	77
Total	163	14	32	169

Tabla 13. Cantidad de individuos en las cuatro caras verticales de una misma roca. Dentro de cada cara de la roca se censaron cuatro parcelas: A, B, C y D de 50 x 50 cm.

Tablas de vida

Cohorte reclutada durante el verano de 1988-1989

Para esta cohorte, no es posible estimar la vida media de los individuos recién reclutados, debido a que la tabla no

describe el comportamiento de la mortalidad a partir del reclutamiento (Tabla 14).

La figura 15 muestra la proporción de sobrevivientes a través del tiempo, y un aumento de la pendiente de la recta corresponde a un aumento de la mortalidad, en la estación considerada.

La esperanza de vida en función de la edad se dá en la figura 16. Esta figura está muy relacionada con la figura 15, ya que un aumento de la mortalidad, determina una disminución de la esperanza de vida, y este aumento de mortalidad se dá invariablemente durante los meses fríos.

(meses) x	Sobrev edad x	lx	dx	qx	Lx	Tx	ex
21-24	113	1,00	15	0,13	0,934	5,611	16,83
24-27	98	0,87	7	0,07	0,836	4,677	16,18
27-30	91	0,81	12	0,13	0,752	3,841	14,31
30-33	79	0,70	10	0,13	0,655	3,088	13,25
33-36	69	0,61	11	0,16	0,562	2,434	11,96
36-39	58	0,51	9	0,16	0,473	1,872	10,94
39-42	49	0,43	8	0,16	0,398	1,398	9,67
42-45	41	0,36	12	0,29	0,310	1,000	8,27
45-48	29	0,26	7	0,24	0,226	0,690	8,07
48-51	22	0,19	5	0,23	0,173	0,465	7,16
51-54	17	0,15	5	0,29	0,128	0,292	5,82
54-57	12	0,11	4	0,33	0,088	0,164	4,63
57-60	8	0,07	6	0,75	0,044	0,075	3,19
60-63	2	0,02	0	0,00	0,018	0,031	5,25
63-65	2	0,02	1	0,50	0,009	0,013	2,25
66-69	1	0,01	1	1,00	0,004	0,004	1,50

Tabla 14. Tabla de vida de la cohorte reclutada durante el verano de 1988-1989, calculada con las edades estimadas a partir de la ecuación de von Bertalanffy. lx: proporción de sobrevivientes a la edad x (N_x/N_0); dx: número de individuos muertos entre la edad x y x+1; qx: probabilidad de morir entre la edad x y x+1 (dx/N_x); Lx: promedio de la probabilidad de supervivencia entre edades sucesivas $[(lx + lx+1)/2]$; Tx: número total de días que restan por vivir a los sobrevivientes que alcanzaron la edad x ($\sum L_x$); ex: esperanza de vida (T_x/l_x).

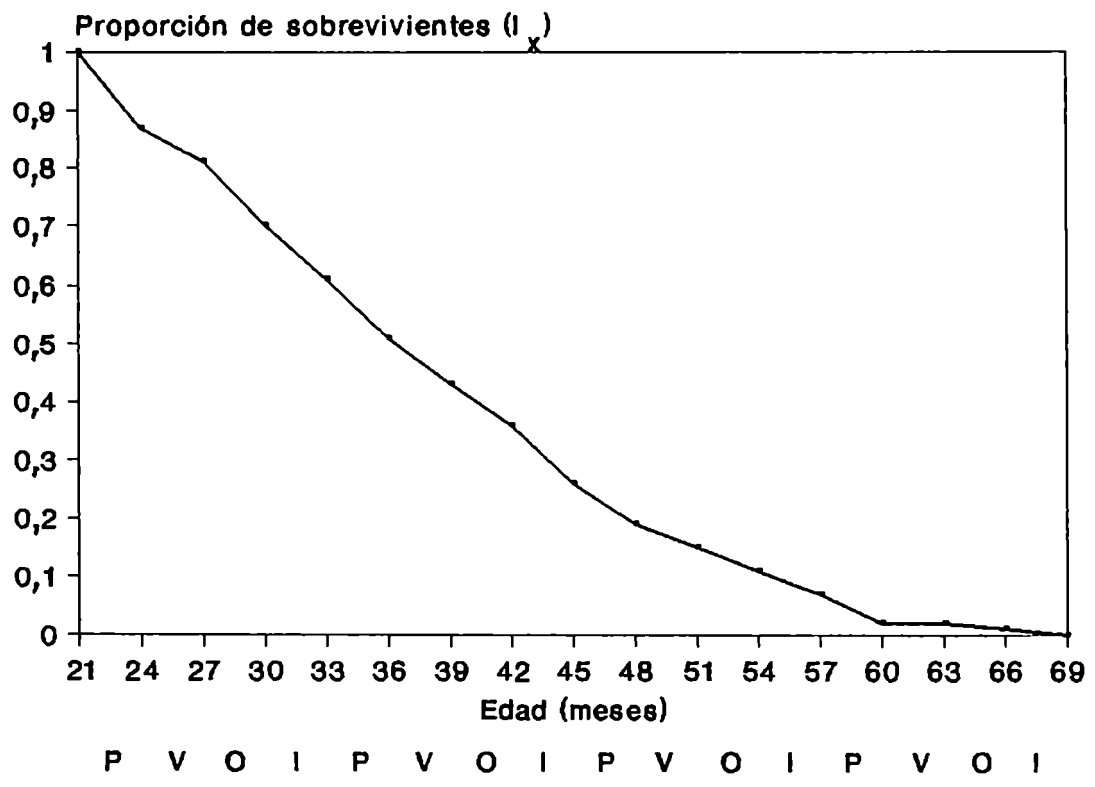


Fig. 15. Curva de supervivencia de la cohorte reclutada durante el verano de 1988-1989.

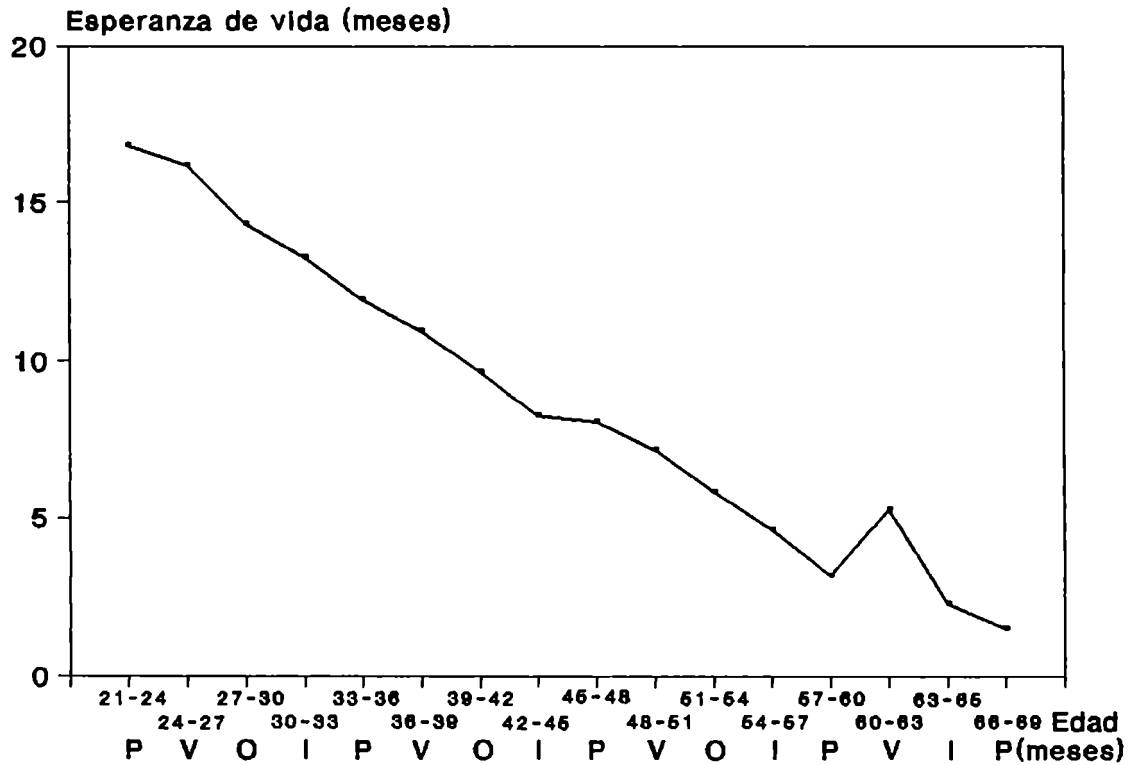


Fig. 16. Curva de esperanza de vida de la cohorte reclutada durante el verano de 1988-1989.

Cohorte reclutada durante el verano de 1989-1990

En esta cohorte, al igual que en la reclutada durante el verano de 1988-1989, tampoco se puede estimar la vida media de los individuos recién reclutados, por no contarse con los datos de mortalidad desde el reclutamiento (Tabla 15).

La proporción de sobrevivientes se dá en la figura 17, y la esperanza de vida en función de la edad en la figura 18.

En este caso también se observa la relación entre el aumento de la mortalidad y la disminución de la esperanza de vida durante los meses fríos.

Edad (meses) x	Sobrev edad x	lx	dx	qx	Lx	Tx	ex
9-12	201	1,00	29	0,14	0,93	5,77	17,32
12-15	172	0,86	24	0,14	0,80	4,85	16,99
15-18	148	0,74	14	0,09	0,70	4,05	16,50
18-21	134	0,67	16	0,12	0,63	3,35	15,07
21-24	118	0,59	10	0,08	0,56	2,72	13,91
24-27	108	0,54	16	0,15	0,50	2,16	12,06
27-30	92	0,46	10	0,11	0,43	1,66	10,89
30-33	82	0,41	19	0,23	0,36	1,23	9,04
33-36	63	0,31	23	0,37	0,26	0,87	8,31
36-39	40	0,20	5	0,13	0,19	0,61	9,23
39-42	35	0,17	7	0,20	0,16	0,43	7,33
42-45	28	0,14	9	0,32	0,12	0,27	5,79
45-48	19	0,09	11	0,58	0,07	0,15	4,82
48-51	8	0,04	4	0,50	0,03	0,08	6,38
51-54	4	0,02	1	0,25	0,02	0,05	8,25
54-57	3	0,01	1	0,33	0,01	0,04	7,50
57-60	2	0,01	0	0,00	0,01	0,02	7,50
60-63	2	0,01	1	0,50	0,01	0,01	4,50
63-66	1	0,00	0	0,00	0,00	0,01	4,50
66-69	1	0,00	1	1,00	0,00	0,00	1,50

Tabla 15. Tabla de vida de la cohorte reclutada durante el verano de 1989-1990, calculada con las edades estimadas a partir de la ecuación de von Bertalanffy. Abreviaturas: ver tabla 14. Los valores sombreados se estimaron a partir de la tabla de vida de la cohorte reclutada durante el verano de 1988-1989.

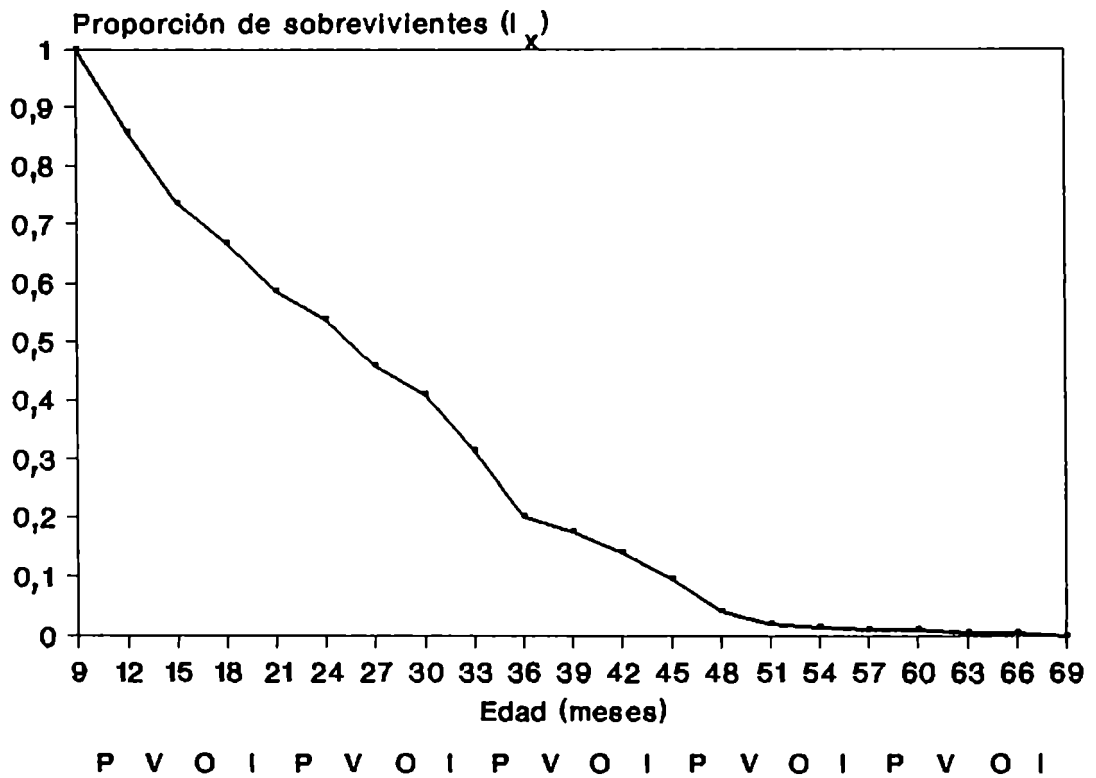


Fig. 17. Curva de supervivencia de la cohorte reclutada durante el verano de 1989-1990.

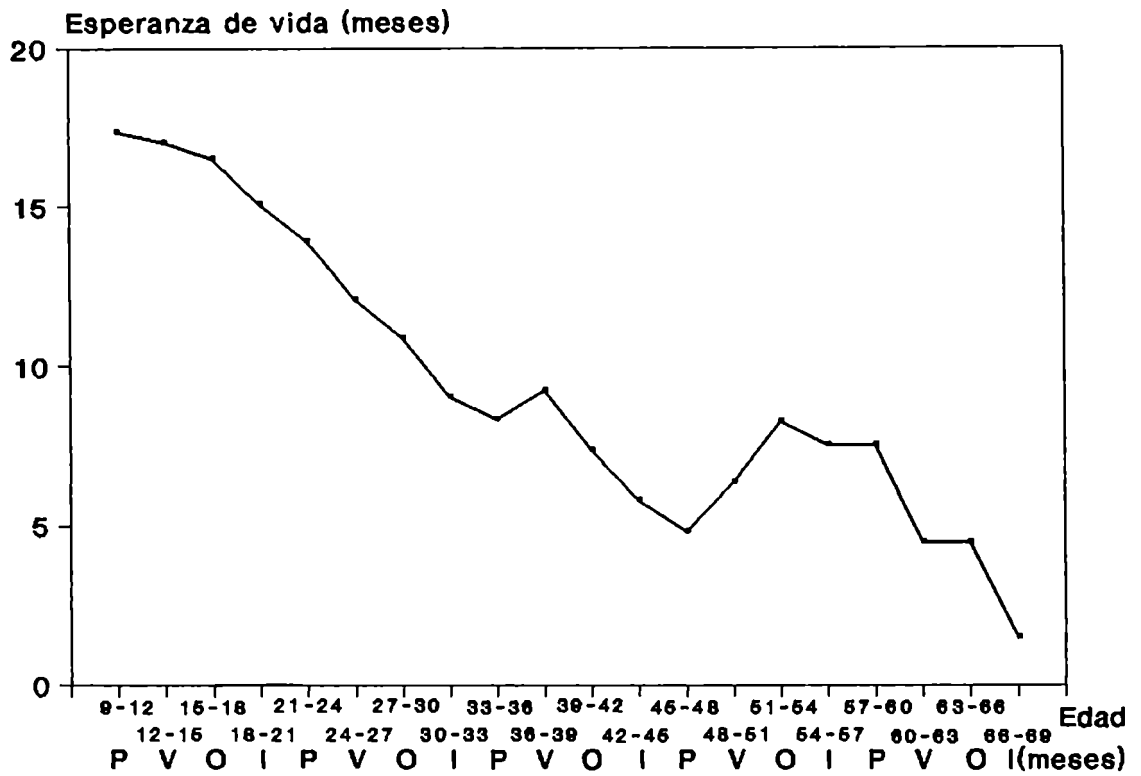


Fig. 18. Curva de esperanza de vida de la cohorte reclutada durante el verano de 1989-1990.

Cohorte reclutada durante el verano de 1990-1991

La tabla 16 muestra que aunque la longevidad media para esta cohorte es de 17,1 meses, el 60% de los individuos originales supera este valor y el 40% alcanza el doble de la longevidad media.

Este comportamiento de la mortalidad, evidencia que en este tipo de estudios poblacionales, no sólo es importante conocer el tiempo promedio de vida, sino también como se distribuye la mortalidad a lo largo de la vida de los organismos.

La figura 19 muestra la evolución de la supervivencia con la edad, y la figura 20, la variación de la esperanza de vida en función de la edad.

En este caso, el aumento de la mortalidad y la consecuente disminución de la esperanza de vida durante los meses fríos es muy acentuada debido a que durante el verano de 1990-1991 se reclutaron sólo 5 individuos, y aunque el número de muertos sea pequeño, tienen una influencia muy grande sobre la mortalidad y la esperanza de vida.

Edad (meses) x	Sobrev edad x	lx	dx	qx	Lx	Tx	ex
0-3	5	1,00	1	0,20	0,90	5,70	17,10
3-6	4	0,80	1	0,25	0,70	4,80	18,00
6-9	3	0,60	0	0,00	0,60	4,10	20,50
9-12	3	0,60	0	0,00	0,60	3,50	17,50
12-15	3	0,60	0	0,00	0,60	2,90	14,50
15-18	3	0,60	1	0,33	0,50	2,30	11,50
18-21	2	0,40	0	0,00	0,40	1,80	13,50
21-24	2	0,40	0	0,00	0,40	1,40	10,50
24-27	2	0,40	0	0,00	0,40	1,00	7,50
27-30	2	0,40	0	0,00	0,40	0,60	4,50
30-33	2	0,40	2	1,00	0,20	0,20	1,50

Tabla 16. Tabla de vida de la cohorte reclutada durante el verano de 1990-1991. Abreviaturas: ver tabla 14.

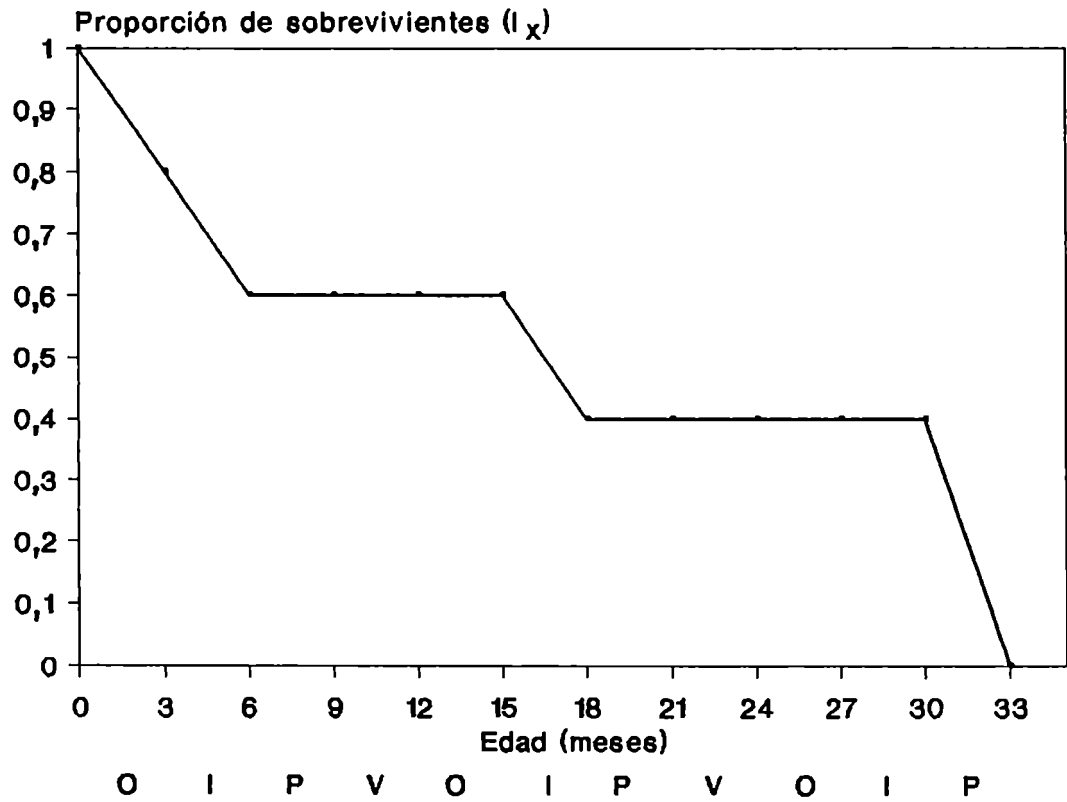


Fig. 19. Curva de supervivencia de la cohorte reclutada durante el verano de 1990-1991.

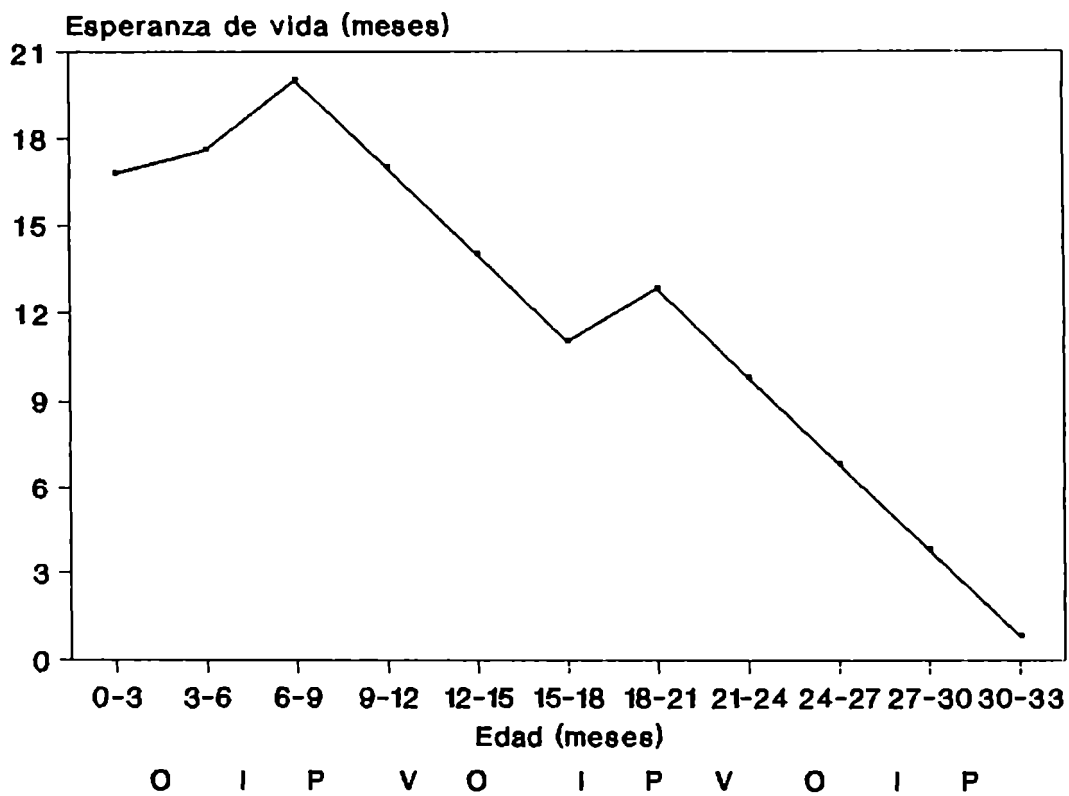


Fig. 20. Curva de esperanza de vida de la cohorte reclutada durante el verano de 1990-1991.

Cohorte reclutada durante el verano de 1991-1992

La tabla 17 es la correspondiente a la cohorte reclutada durante el verano de 1991-1992, y las figuras 21 y 22 las curvas de supervivencia y de esperanza de vida respectivamente, donde puede observarse, al igual que para las demás cohortes, la influencia climática sobre la mortalidad.

En este caso la vida media es de 19,58 meses, pero el 38% de los reclutas originales supera ese valor.

En la tabla 18, donde se compara la esperanza de vida de las cohortes reclutadas durante los veranos de 1990-1991 y 1991-1992 por ser las únicas en las que se cuenta con los datos desde su reclutamiento, se observa que, la vida media para ambas cohortes es muy parecida, aunque la longevidad máxima estimada para la cohorte reclutada durante el verano de 1991-1992 duplica a la de la reclutada durante 1990-1991.

Por otra parte un solo individuo sobrevivió desde la primer campaña, a fines del invierno de 1990, hasta la última, a fines del verano de 1994-1995 (Tabla 4). Si se tiene en cuenta que la edad estimada a partir de la curva de crecimiento de estos individuos, cuando fueron censados por primera vez fue de un año, la edad máxima observada fue de 5 años y medio.

Edad (meses) x	Sobrev edad x	lx	dx	qx	Lx	Tx	ex
0-3	65	1,00	0	0,00	1,00	6,53	19,58
3-6	65	1,00	8	0,12	0,94	5,53	16,58
6-9	57	0,88	10	0,18	0,80	4,59	15,69
9-12	47	0,72	8	0,17	0,66	3,79	15,71
12-15	39	0,60	2	0,05	0,58	3,13	15,63
15-18	37	0,57	12	0,32	0,48	2,54	13,39
18-21	25	0,38	5	0,20	0,35	2,06	16,10
21-24	20	0,31	2	0,10	0,29	1,72	16,75
24-27	18	0,28	1	0,06	0,27	1,43	15,45
27-30	17	0,26	3	0,18	0,24	1,16	13,27
30-33	14	0,22	2	0,14	0,20	0,92	12,79
33-36	12	0,18	2	0,17	0,17	0,72	11,67
36-39	10	0,15	2	0,16	0,14	0,55	10,70
39-42	8	0,13	1	0,16	0,12	0,41	9,46
42-45	7	0,11	2	0,29	0,09	0,29	7,97
45-48	5	0,08	1	0,24	0,07	0,20	7,62
48-51	4	0,06	1	0,23	0,05	0,13	6,55
51-54	3	0,05	1	0,29	0,04	0,08	5,06
54-57	2	0,03	1	0,33	0,03	0,04	3,51
57-60	1	0,02	1	1,00	0,01	0,01	1,50

Tabla 17. Tabla de vida de la cohorte reclutada durante el verano de 1991-1992. Abreviaturas: ver tabla 14. Los valores sombreados se estimaron a partir de la tabla de vida de la cohorte reclutada durante el verano de 1988-1989.

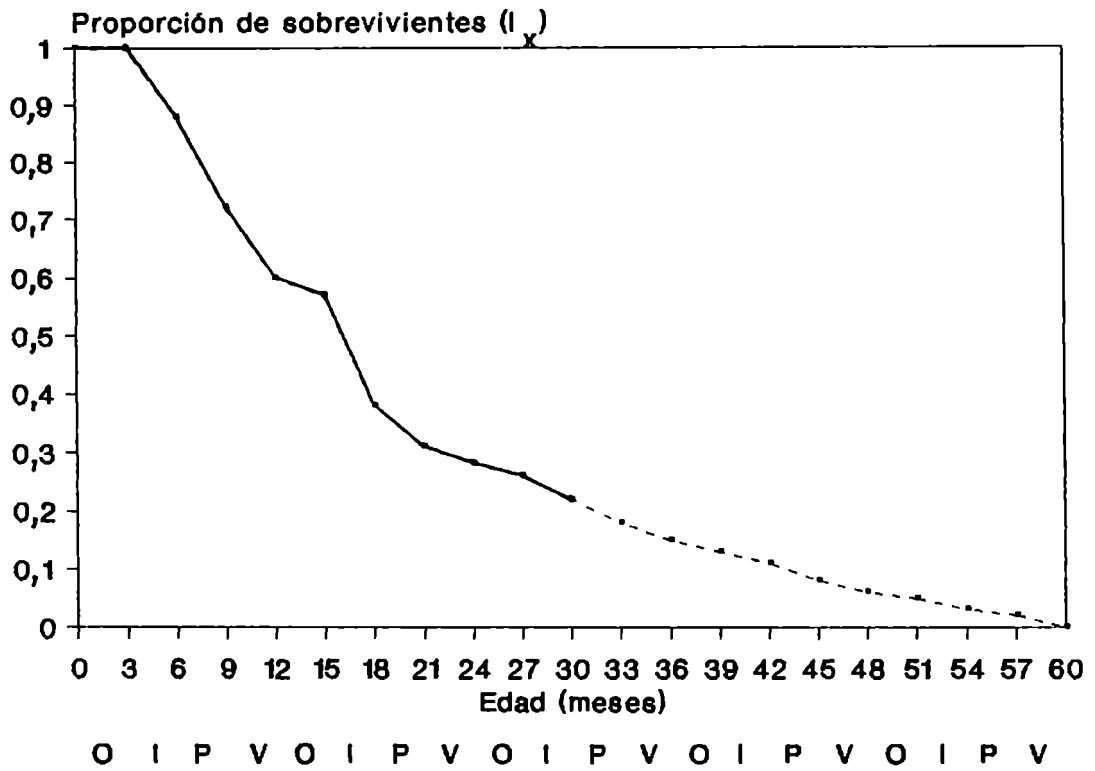


Fig. 21. Curva de supervivencia de la cohorte reclutada durante el verano de 1991-1992. La línea llena corresponde a los datos observados y la punteada a los valores de supervivencia estimados.

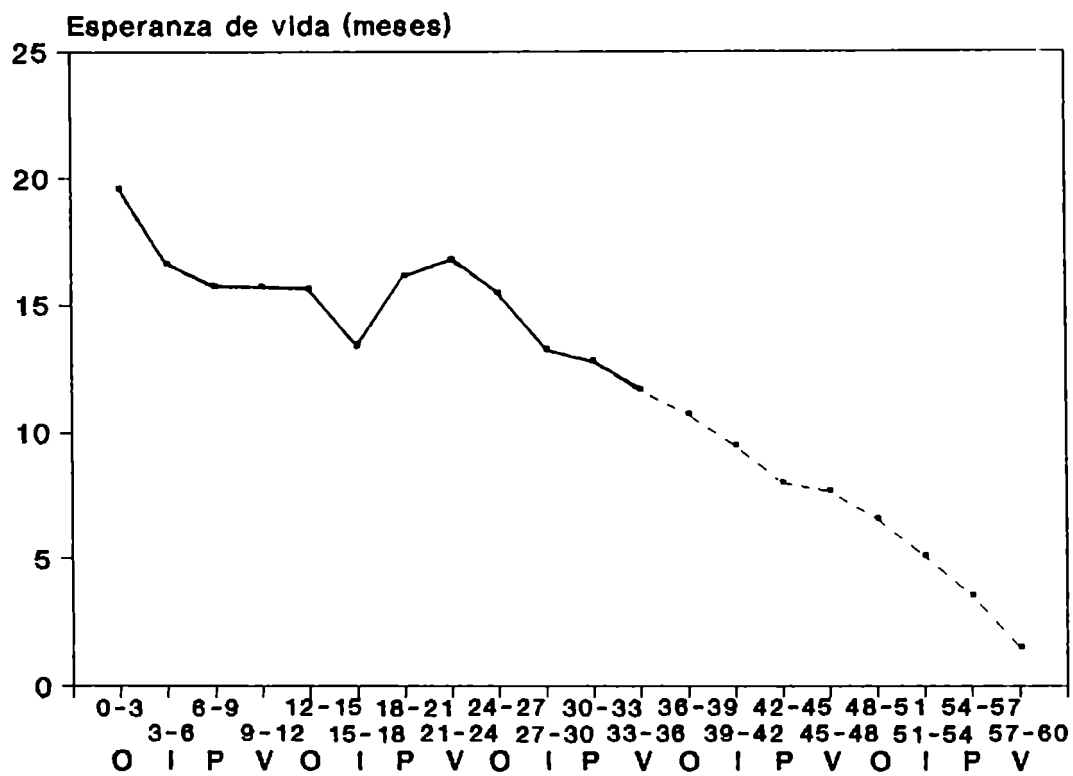


Fig. 22. Curva de esperanza de vida de la cohorte reclutada durante el verano de 1991-1992. La línea llena corresponde a los datos observados y la punteada a los valores de supervivencia estimados.

fecha reclutamiento	Verano 90-91	Verano 91-92
Edad (meses) x	ex en meses	ex en meses
0-3	17,10	19,58
3-6	18,00	16,58
6-9	20,50	15,69
9-12	17,50	15,71
12-15	14,50	15,63
15-18	11,50	13,39
18-21	13,50	16,10
21-24	10,50	16,75
24-27	7,50	15,45
27-30	4,50	13,27
30-33	1,50	12,79
33-36	-	11,67
36-39	-	10,70
39-42	-	9,46
42-45	-	7,97
45-48	-	7,62
48-51	-	6,55
51-54	-	5,06
54-57	-	3,51
57-60	-	1,50

Tabla 18. Esperanza de vida de las cohortes reclutadas durante los veranos de 1990-1991 y 1991-1992.

Experimentos de campo

La tabla 19 resume los datos de supervivencia en los experimentos de campo, y las figuras 23 a 26 representan la supervivencia registrada en los diferentes grupos experimentales desde el comienzo de la experiencia hasta la muerte del último individuo.

Días hasta morir	número de muertos				
	Control	Orientación	Mejillín	Nivel	Horizontal
98	7	3	6	5	4
169	2	4	9	4	4
297	10	8	4	5	12
383	1	4	1	4	
465	2	0		0	
524	1	1		0	
636	2			1	
749				1	
Nºindivid.	25	20	20	20	20
Sobrevida media(días)	284,12	270,1	184	253,6	231,6

Tabla 19. Mortalidad en las parcelas experimentales. Se da la cantidad de individuos muertos y el tiempo (en días) que sobrevivieron al tratamiento en cuestión (días hasta morir).

Las pruebas de Mann-Whitney entre el control y los tratamientos evidenciaron diferencias significativas sólo cuando se comparó el tiempo de sobrevida en el control vs la parcela situada en la zona de mejillín (Tabla 10).

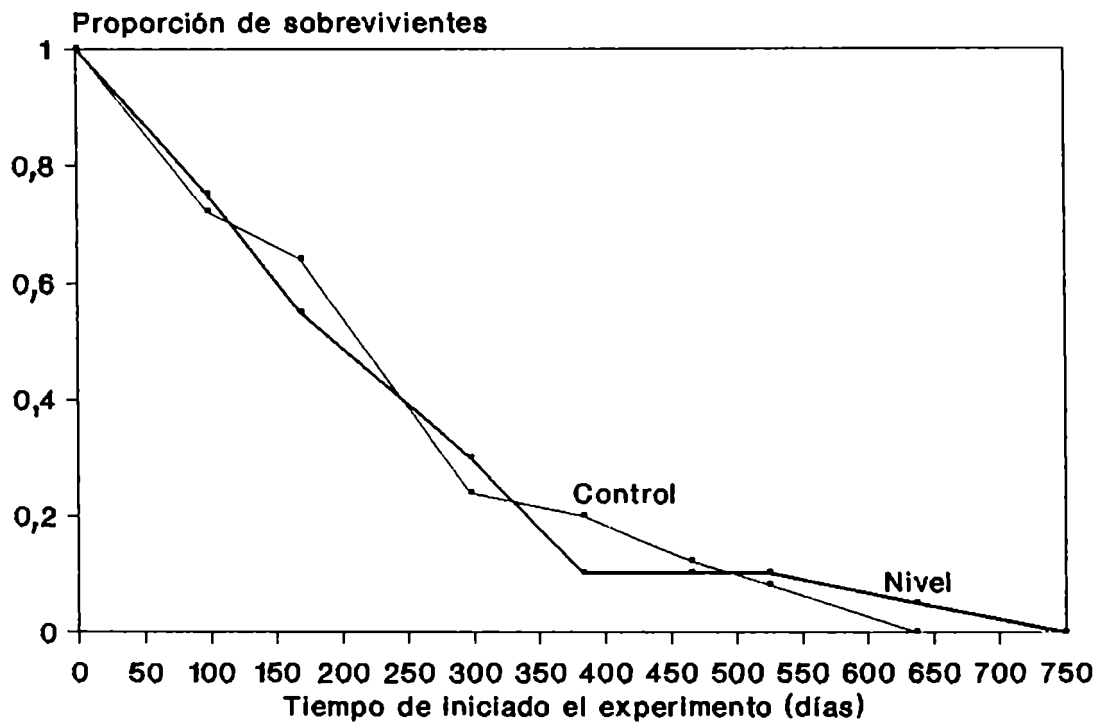


Fig. 23. Proporción de sobrevivientes en función del tiempo transcurrido en los grupos Control y Cambio de nivel.

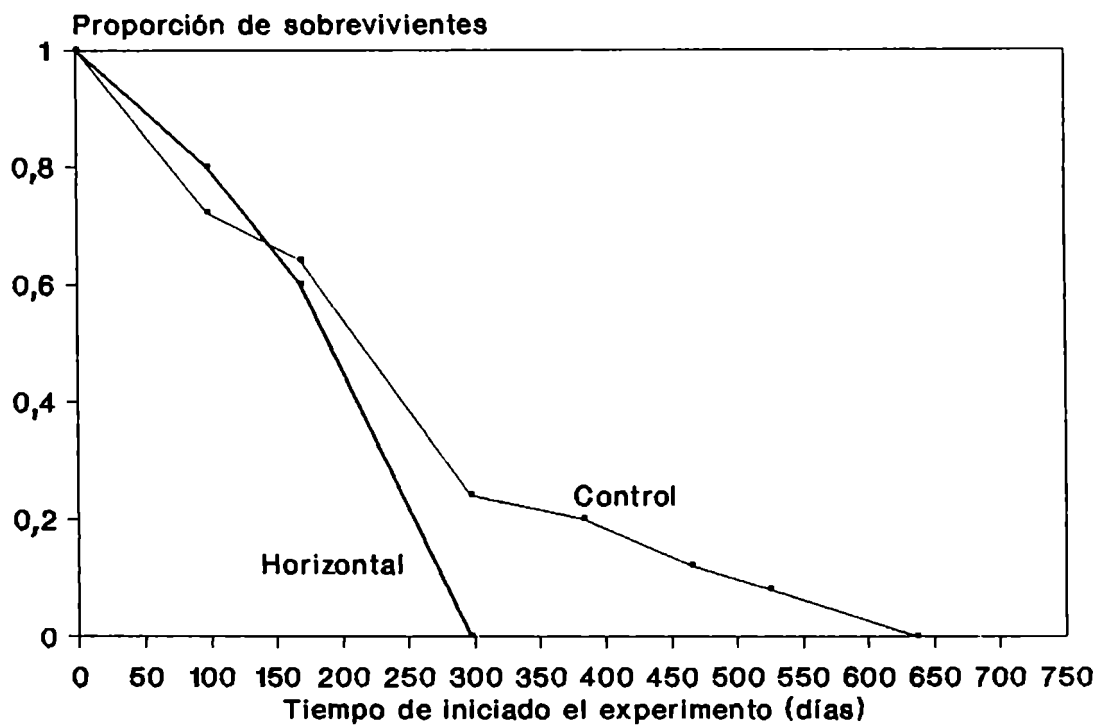


Fig. 24. Proporción de sobrevivientes en función del tiempo transcurrido en los grupos Control y Horizontal.

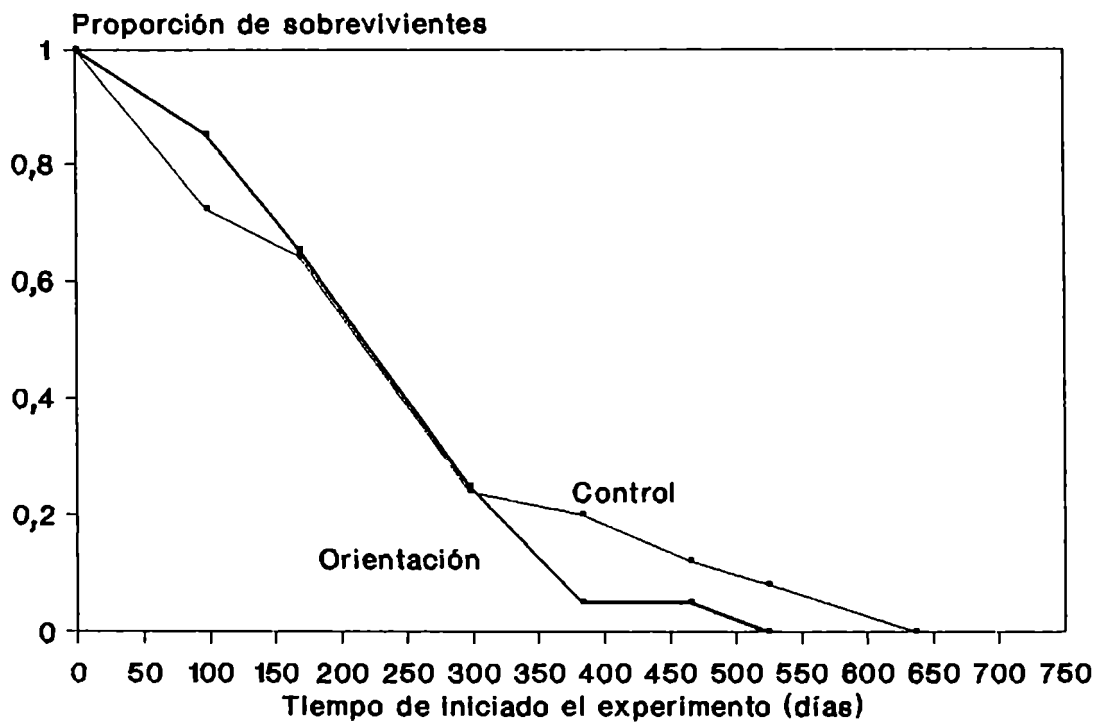


Fig. 25. Proporción de sobrevivientes en función del tiempo transcurrido en los grupos Control y Orientación.

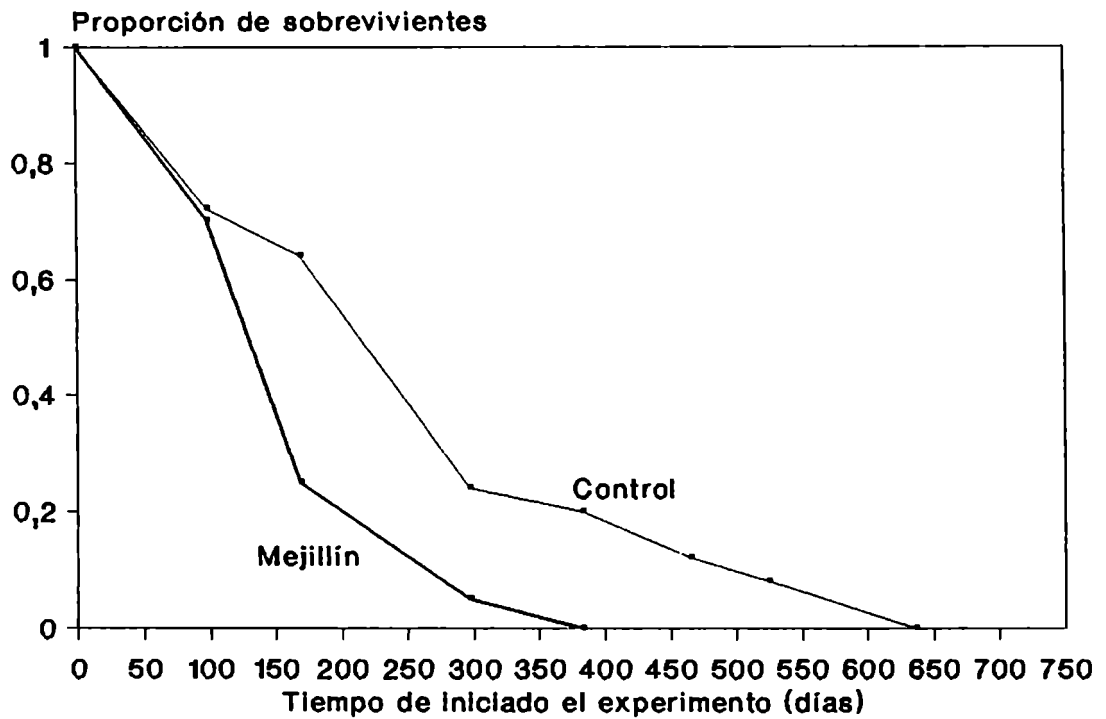


Fig. 26. Proporción de sobrevivientes en función del tiempo transcurrido en los grupos Control y Mejillín.

En el área de estudio, los individuos aparecen adheridos al sustrato en todas las orientaciones posibles. Sin embargo, si la actividad cirral se ve afectada por la orientación de los cirros,

sería de esperar que haya orientaciones más frecuentes que otras.

La tabla 20 muestra que los individuos se orientan preferentemente con el rostro hacia abajo (cuadrante III) (Fig. 6 b). Esto se vé confirmado con el resultado altamente significativo de la prueba de bondad de ajuste ($P < 0,00001$) (Tabla 20).

Cuadrante	I	II	III	IV
Nº individuos	16	49	164	49

Tabla 20. Cantidad de individuos en las cuatro orientaciones del eje rostro carinal (ver Fig. 6 b).

La mortalidad mas elevada se registró en la parcela experimental situada en la zona dominada por *Brachidontes rodriguezii*. En esta parcela la supervivencia máxima observada fué de 383 días, mientras que en la parcela control transcurrieron 636 días hasta morir el último de los 25 individuos iniciales (Tabla 19).

Por otra parte se observa que la gran mortandad que eliminó a todos los individuos de la parcela situada horizontalmente, se registró también en las demás parcelas experimentales, siendo observada durante el censo de fines del invierno de 1992.

Otro resultado interesante es que aunque en la parcela situada en la zona de mejillín hay un individuo que sobrevivió más tiempo que en la parcela horizontal, esta última no arrojó

diferencias significativas cuando se la comparó con la parcela control (Tablas 10 y 19)

Esta aparente inconsistencia en los resultados se debe a que el análisis estadístico realizado compara el tiempo de sobrevida media en cada grupo experimental, y no la proporción de sobrevivientes a través del tiempo (Tablas 10 y 19).

El grupo experimental de cambio de orientación fue el que mostró menos diferencia en cuanto a sobrevida media cuando se lo comparó con la parcela control, (Tabla 19), pero como se observa en la figura 25 estas dos parcelas son las que evidencian mayor semejanza en cuanto a la proporción de sobrevivientes a través del tiempo.

También cabe destacar el resultado obtenido en la parcela de cambio de nivel, donde la supervivencia máxima superó a la observada en la parcela control (Tabla 19).

Los resultados y discusión en el caso particular de los individuos sometidos a cambio de nivel, merecieron un tratamiento más extenso, complementado con experimentos de laboratorio, que se desarrollaron en el capítulo correspondiente a Desecación.

Discusión

El número de reclutas en invertebrados marinos sésiles con larva planctónica refleja de alguna manera los procesos oceanográficos y biológicos a que está expuesta la larva durante su fase de dispersión en el plancton.

Connell (1985) cita tres factores que incidirían en la densidad de individuos que se asientan en un determinado sitio: (1) la cantidad de propágulos que llegan al sitio; (2) condiciones en el agua adyacente al sitio; (3) lo atractivo que resulte el sustrato para la larva.

La importancia de lo atractivo del sustrato es evidente si se tiene en cuenta el resultado del estudio de la abundancia en la roca cuyas caras verticales tienen diferente orientación con respecto al impacto de las olas y el viento sur. Este análisis confirma la importancia de la exposición del sustrato a la acción de los factores climáticos e hidrodinámicos.

Mientras que permanece en el plancton, la larva está sujeta a fenómenos físicos y biológicos que generalmente tienden a dispersarlas, y casi siempre esto resulta en un suministro irregular en el hábitat de los adultos (Caffey, 1985; de Wolf, 1973).

Gaines y Roughgarden (1987) demostraron que a escala local, el reclutamiento de cirripedios está relacionado con la depredación durante la fase larval planctónica.

La población de *B. amphitrite* de Punta Carballido se originó por un reclutamiento masivo en el verano de 1989-1990 (López Gappa com. pers.) quizás por larvas provenientes del puerto de Quequén. Luego de ese evento, la población decreció en número hasta el presente. Esto puede deberse a que las condiciones que

permitieron que se reclute una gran cantidad de individuos en esa ocasión no se volvieron a dar.

En cuanto a las condiciones del agua, debe recordarse que el área de estudio está influenciada por el vertido de efluentes cloacales, lo que hace que las características fisicoquímicas del agua adyacente al sustrato no sean iguales a las del agua en la zona no contaminada.

La variación en el reclutamiento de cirripedios ha sido observada antes. Caffey (1985) encontró que para *T. rosea*, entre un año y otro la intensidad del reclutamiento puede ser 693 veces mayor. Roughgarden et al (1988) estudiaron el reclutamiento de *B. glandula* en la bahía de Monterrey (California, EEUU) desde 1982 hasta 1986 y encontraron que la tasa de reclutamiento semanal variaba hasta en dos órdenes de magnitud de un año al otro.

Caffey (1985) registró que la época de reproducción para *T. rosea* en Nueva Gales del Sur (Australia) se extiende desde enero hasta fines de junio o principios de julio. Pero dentro de esta estación de reproducción los reclutas no se acumulan gradualmente, sino que arriban al sustrato en uno a tres eventos de diferente magnitud.

Wisely y Blick (1964), encontraron que el período de liberación de las larvas nauplius de *B. amphitrite* en la misma localidad comienza a fin de primavera y se extendería hasta principios de otoño, con una liberación de nauplius de menor intensidad en agosto. Malusa (1986) verificó un patrón de

reclutamiento similar para *Chthamalus anisopoma* en el Golfo de California, donde el reclutamiento tiene un máximo a fines del verano, con un repunte ocasional en invierno.

Roughgarden et al (1988, 1991, 1994) propusieron un mecanismo para resolver el problema de la variabilidad en el reclutamiento de cirripedios en las poblaciones de la costa de California. Estos autores proponen que cuando el agua salina fría asciende cerca de la costa e intercepta el agua relativamente más cálida y dulce, forma una zona de convergencia, donde se acumularían las larvas de cirripedios, y esta zona de convergencia al acercarse y alejarse de la costa con el viento, sería la responsable de los pulsos de reclutamiento.

Esta hipótesis está avalada por dos observaciones previas. Por una parte, el movimiento de la zona de convergencia con los vientos ya había sido observada por Roughgarden et al (1988), y por otra parte Farrell et al (1991) observaron que los pulsos de reclutamiento coinciden con la llegada a la costa del agua relativamente cálida y de baja salinidad típica de la Corriente de California, que reemplaza al agua fría y de alta salinidad que normalmente se encuentra adyacente a la costa.

Bastida y Brankevich (1982) y Brankevich et al (1985) estudiaron el reclutamiento de *B. amphitrite* en paneles colocados en la central eléctrica situada en Puerto Quequén y encontraron que este cirripedio presenta un típico ciclo de reclutamiento estacional que se extiende desde enero hasta abril.

Aunque no existe evidencia de que en el área de estudio se registren fenómenos oceanográficos como los descritos por Roughgarden et al (1988, 1991, 1994), vale la pena tener en cuenta los resultados de Bastida y Brankevich (1982), quienes observan que este ciclo es más prolongado en las zonas portuarias de Puerto Belgrano y Mar del Plata y proponen que la duración del ciclo de fijación de *Balanus amphitrite* está directamente ligado a la temperatura del agua.

Aunque no se trabajó aquí con los estadíos larvales, los resultados presentados parecen avalar la hipótesis que sostiene que la gran variación observada en el reclutamiento estaría relacionada con acontecimientos ocurridos durante la etapa planctónica.

El sustrato sobre el que se asienta la población de *B. amphitrite* en Punta Carballido está compuesto por loess pampeano (tosca), que se desprende fácilmente cuando se la golpea, y los cirripedios adheridos a ella pueden ser removidos con relativa facilidad. Este sustrato es de características similares al estudiado por Amor et al (1991) en Santa Elena, Pcia. de Buenos Aires, quienes encontraron que el 86% de las muestras analizadas se desintegraban en agua dentro de las 24 hs de sumergidas.

Por otra parte, se observó que la caparazón puede quedar adherida al sustrato en algunos casos más de un año después de haber muerto el individuo. Por lo tanto, ya sea que el individuo se desprenda de la roca una vez muerto o estando todavía vivo,

es adecuado identificarlo de cualquier manera en la categoría "desprendido" al no encontrarlo en un censo.

Los resultados resumidos en la tabla 12 sugieren que durante los meses fríos los individuos encontrados muertos y los desprendidos aparecen en igual número, mientras que durante los meses de clima más cálido los individuos registrados como muertos son casi exclusivamente casos de desprendimiento. Parecería ser que los desprendimientos ocurren durante todo el año, mientras que durante los meses de clima más frío se agregaría al desprendimiento una causa adicional de muerte relacionada con las condiciones climáticas.

Cuando se consideran las condiciones climáticas imperantes en el área de estudio (Fig. 14) se ve claramente que durante los meses de invierno aumenta el número tanto de las heladas como el de las tormentas de viento. Pero, aunque durante el verano las tormentas de viento normalmente no ocurren, el número de muertos por desprendimiento es mucho mayor que el adherido, y a su vez muy similar al número de desprendidos durante el invierno. Esto último podría significar que los fuertes vientos invernales no producen desprendimientos extraordinarios, y que la causa principal de mortalidad sin desprendimiento en la población de *Balanus amphitrite* de Punta Carballido son las bajas temperaturas, cuyo efecto se acentuaría por la acción de los fuertes vientos.

Este mismo efecto se refleja en las curvas de supervivencia,

que no evidencian picos correspondientes a edades críticas en cuanto a mortalidad en la fase sésil. En todas las cohortes consideradas, los aumentos de mortalidad, evidenciados por un aumento de la pendiente de la curvas, coinciden con el invierno, y a veces pueden abarcar el otoño y/o la primavera (Figs 15, 17, 19 y 21; Tablas 14, 15, 16 y 17). Este resultado aparentemente difiere del hallado por López Gappa et al (1993), para el mismo ambiente. Estos autores encontraron que la mayor causa de stress no son las heladas, sino la desecación provocada por la combinación de altas temperaturas a fin de primavera y bajas mareas extraordinarias al mediodía. Pero hay que tener en cuenta que estas conclusiones se refieren principalmente a la quemazón sufrida por las algas, especialmente *Ulva* y *Corallina*, al quedar expuestas.

El escalonamiento marcado observado en la curva de supervivencia correspondiente a la cohorte reclutada durante el verano de 1990-1991 se debe a que al contar esta cohorte con sólo cinco individuos, hasta una mínima cantidad de muertos afecta mucho la proporción de sobrevivientes (Fig. 19, Tabla 16).

En cuanto a la esperanza de vida, tampoco se observan picos que puedan corresponder a alguna edad en particular, sino que también se nota el efecto del clima, observándose que durante la primavera y el verano, en general la tasa de mortalidad disminuye, y en algunas ocasiones la esperanza de vida aumenta. Este comportamiento de la esperanza de vida se debe a que se

registran menos muertes durante la primavera y el verano que en los meses de clima más frío (Figs. 16, 18, 20 y 22 ; Tablas 14, 15, 16 y 17).

La falta de evidencia de la existencia de estadíos más susceptibles a la mortalidad, puede deberse a que no se están considerando los estadíos larvales, y por lo tanto se tiene una visión parcial de la evolución de la mortalidad a través del tiempo. Se debe tener en cuenta que mientras permanecen en el plancton, las larvas están sujetas a procesos biológicos y físicos complejos que generalmente las dispersan y reducen su número, y que constituyen causas de mortalidad diferentes a las que afectan a los adultos (Underwood y Denley, 1984; Caffey, 1985; Connell, 1985; Gaines y Roughgarden, 1985, 1987; Gaines et al, 1985; Roughgarden et al 1987, 1988, 1991, 1994; Fairweather, 1988).

La larva cipris también sería más sensible que los adultos a algunos factores de mortalidad, como ser la disponibilidad de espacio, (Minchinton y Scheibling, 1993) y además estas larvas serían menos resistentes a la desecación que los adultos.

A primera vista, se puede tener la impresión de que la curva teórica que mejor describiría los resultados obtenidos a partir de las tablas de vida sería la de tipo II. Pero para tener un panorama completo se deberían tener en cuenta los valores de mortalidad registrados durante la fase planctónica. Paine (1963), en su estudio de la ecología del braquiópodo *Glottidia pyramidata*

estimó la mortalidad de los estadios larvales planctónicos, y concluyó que la curva teórica que explicaban sus resultados era la de tipo IV.

Experimentos de campo

Como muchos otros animales marinos que poseen estructuras filtradoras en forma de abanico (hidrozoos, poliquetos, gasterópodos, etc) muchas especies de cirripedios se orientan con respecto a las corrientes de agua (Moore, 1933, 1935; Otway y Underwood, 1987).

Los posibles procesos que determinan la orientación en cirripedios serían el comportamiento durante la adhesión al sustrato, el crecimiento rotacional después de la adhesión, y la mortalidad selectiva (Otway y Underwood, 1987). Los factores involucrados que pueden afectar la orientación durante la adhesión son la textura del sustrato, la dirección de la luz incidente y la dirección predominante de las corrientes de agua (Crisp y Barnes, 1954; Pomerat y Reiner, 1942; Pomerat y Weiss, 1946).

Otway y Underwood (1987), demostraron que para superficies verticales, los individuos se orientan dirigiendo su abanico de cirros en la dirección que escurre el agua. Aunque estos autores proponen que la posición relativa del abanico de cirros y las corrientes de agua permite una eficiencia máxima en la alimentación, encontraron que tanto la mortalidad como el

crecimiento en *Tesseropora rosea* no se ven afectados significativamente por la orientación del eje rostro-carinal.

La disposición de las placas del opérculo permite determinar la dirección en que se moverán los cirros cuando los animales estén sumergidos (Figura 6 a).

La prueba de bondad de ajuste para contrastar la hipótesis de que todas las orientaciones son igualmente frecuentes resultó altamente significativa ($P < 0,0001$), lo que confirmaría la hipótesis de que los individuos no se orientan indistintamente en cualquier dirección, sino que preferentemente los individuos se orientan con el rostro hacia abajo.

Una observación frecuente en sitios con alta tasa de adhesión de organismos sésiles es que entre las especies se establece un orden jerárquico en la competencia por el sustrato (Paine, 1984). Por ejemplo, los mitílidos crecen sobre algunos cirripedios, y entre los cirripedios, los balánidos crecen sobre los chthamálidos. Si la tasa de asentamiento es suficientemente alta para todas las especies, el sistema tiende a un monocultivo de mitílidos. Si existiera un disturbio, este generaría mortalidad, y así quedaría espacio vacante, evitando que todo el sustrato disponible llegue a estar ocupado por mitílidos (Dayton, 1971). El rol de los disturbios de promover la diversidad de especies depende de que la tasa de asentamiento sea alta, ya que la interferencia por competencia solamente ocurre cuando existen altas densidades, y cada organismo tiene un gran contacto físico

con los demás (Roughgarden et al, 1986).

Los mitílidos son componentes muy abundantes de la mayoría de las comunidades costeras rocosas en latitudes templadas. En general son muy eficientes competidores por el espacio en esas comunidades, formando extensas "cinturas" a lo largo de la zona intermareal. Navarrete y Castilla (1990), citan para Chile Central que el mejillín *Perumytilus purpuratus* es capaz de excluir a otras especies sésiles tales como algas y cirripedios en la zona intermareal, pero una vez que es removido, el sustrato es rápidamente ocupado por cirripedios chthamaloideos, los cuales monopolizan la zona, persistiendo por años sin evidencia de recolonización por mitílidos. Por otra parte, es común observar cirripedios creciendo sobre valvas de mejillones y mejillínes. Lee y Ambrose (1989) proponen que a su vez los mitílidos proveerían un espacio "secundario" que favorece el crecimiento de los cirripedios que fueron excluidos en las primeras etapas de la sucesión. Estos autores reportan que las partes expuestas de muchos de los mitílidos recolectados estaban completamente cubiertas por cirripedios, y Stotz (1988) encontró cirripedios cubriendo el 50-70% de la superficie de la concha de *M. edulis chilensis*.

En el área de estudio, no se observa crecimiento masivo de cirripedios sobre mejillín, ni tampoco los espacios limpios de mejillín son colonizados por *B. amphitrite*. Esto puede deberse a que la zona propicia para el crecimiento de

B. amphitrite, que es la zona de influencia de la descarga cloacal, es desfavorable para el desarrollo de la comunidad dominada por *B. rodriguezii*, de manera que estas dos especies no se superponen. Esto se ve confirmado por el resultado del experimento de campo, en el cuál la única parcela experimental que tuvo una supervivencia significativamente menor que la parcela control, fué precisamente la ubicada en la zona de mejillín (Tabla 10).

Por otra parte, cabe destacar que en el caso de la parcela ubicada en la zona de mejillín, los individuos muertos no fueron encontrados cubiertos por *Brachidontes rodriguezii*, descartándose la competencia por el espacio como causa de muerte en esta zona.

En este sentido es interesante la conclusión de Buss (1980) en cuanto a que las interacciones entre invertebrados sésiles filtradores no deben interpretarse solamente como una competencia por el espacio, y aporta evidencias sobre la importancia de la competencia por el alimento. Un fenómeno de este tipo explicaría los resultados obtenidos en este estudio, en el sentido de que, para analizar la relación entre *B. rodriguezii* y *B. amphitrite* es necesario tener en cuenta no sólo la competencia por el espacio, sino también la disponibilidad de alimento en la interfase plancton-bentos.

En la naturaleza, los sustratos pueden encontrarse en las más variadas posiciones, abarcando todas las inclinaciones posibles entre los extremos vertical y horizontal. Es frecuente

observar que muchos organismos crecen exclusivamente en sustratos con inclinaciones bien definidas, mientras que otros parecen no tener preferencia por ninguna inclinación en especial. Pomerat y Reiner (1942) colocaron en el mar placas de vidrio arenado en tres inclinaciones diferentes: 0° (horizontal), 45° y 90° (verticales) y contaron la cantidad de larvas cipris de *Balanus eburneus* que se adherían, encontrando que los sustratos más densamente colonizados por *Balanus eburneus* fueron los colocados a 0° , y observaron que el número de larvas adheridas decrecía a medida que aumentaba el ángulo de inclinación del sustrato. Estos autores atribuyen estos resultados al efecto de la luz en el comportamiento de las cipris en el momento de establecerse.

La elección del lugar donde se asentará y luego la orientación en la que se fijará es de gran importancia, debido a que esta posición será definitiva una vez ocurrida la metamorfosis. Por esto, es interesante saber si esta orientación afecta el crecimiento y la supervivencia de los adultos, o sólo afecta al individuo en las primeras etapas de vida sedentaria, donde es más vulnerable. Para poner a prueba esta hipótesis se diseñó el experimento de cambio de orientación.

En la parcela ubicada horizontalmente, los animales muertos aparecieron frecuentemente aplastados. Esto podría deberse a que la posición horizontal brinda menor protección a los impactos producidos por objetos arrastrados por las olas.

Crecimiento

Introducción

El crecimiento en cirripedios ha sido objeto de numerosos estudios, principalmente llevados a cabo en el hemisferio norte y Australia, en su mayor parte referidos a *B. balanoides* (Moore, 1934; Barnes y Powell, 1953; Barnes, 1956, 1961; Crisp, 1960; Bourget y Crisp, 1975; Bourget, 1980).

Moore (1934), comprobó que el crecimiento de *B. balanoides* está sujeto a una gran variación estacional, siendo máximo durante el verano y casi nulo durante los meses fríos.

Barnes y Powell (1953) hicieron una revisión de la bibliografía de los trabajos que tratan el crecimiento de *Balanus balanoides*, y encontraron que estos cambios estacionales en la tasa de crecimiento son similares en todo el rango de su distribución.

Este mismo patrón de crecimiento estacional fué encontrado en diferentes especies: Barnes y Barnes (1962) para *B. balanoides* y *Elminius modestus* y Pyenfinch (1948) para *B. crenatus*.

Crisp y Bourget (1985) compararon las tasas de crecimiento de varias especies de cirripedios a partir de datos propios y de otros autores, relacionando las diferencias encontradas con el tamaño y el hábitat de la especie. Como sucede en la mayoría de los invertebrados, la tasa de crecimiento en los cirripedios es alta en los individuos más jóvenes y decrece con la edad (Moore,

1934).

La estimación de los parámetros de la curva de crecimiento a partir de mediciones de tasas de crecimiento constituye uno de los más importantes métodos para analizar la dinámica poblacional en invertebrados marinos sésiles (Yamaguchi, 1975).

Es evidente que más de una curva puede ser ajustada a un grupo de datos, así como también cada curva puede ajustar mejor a una determinada etapa de la vida del organismo.

En general, salvo aquellas que suponen un crecimiento infinito, las curvas de crecimiento se diferencian en la fase inicial, mientras que en la fase final se hacen asintóticas al tamaño teórico máximo.

Queda entonces a criterio del investigador decidir cuál es la ecuación que describe más adecuadamente el crecimiento en cada caso particular.

Crisp (1960) y Crisp y Bourget (1985) propusieron que para los cirripedios, en las primeras etapas de la vida sedentaria, el incremento en diámetro se puede ajustar a la forma lineal, pero para la etapa en que la tasa de crecimiento decrece, probablemente la ecuación de von Bertalanffy sea la que mejor describe las variaciones de tamaño en función de la edad.

En el presente capítulo se estiman las curvas de crecimiento de *B. amphitrite* según el modelo de von Bertalanffy para los períodos 1990-1991, 1991-1992, 1992-1993 y 1990-1993. Se estudia también la variación estacional del crecimiento entre 1990 y

1993, y se compara el crecimiento con datos obtenidos a partir de la bibliografía para varias especies y condiciones experimentales.

Material y métodos

En la gran mayoría de los estudios, se toma el diámetro basal según el eje rostro-carinal como medida de crecimiento (Fig. 6 a) (Moore, 1934, 1935; Pyenfinch, 1948; Barnes y Powell, 1953; Barnes, 1956; Crisp y Patel, 1961; Barnes y Barnes, 1962; Crisp y Bourget, 1985; Dye, 1992), aunque, según sea el caso particular, cualquier medida que experimente cambios de tamaño con la edad puede ser utilizada.

Moore (1934) calculó el volumen de *B. balanoides* como el de un cono cuya base tiene un diámetro igual al diámetro promedio del individuo, y una altura igual a la de ese individuo; y Wethey (1983) usó como medida de crecimiento el área opercular.

Es obvio que el incremento en el tamaño de un animal es mejor medirlo a través de los cambios de volumen, pero como comprobaron Barnes y Powell (1953), cuando es imposible medir el volumen directamente es más conveniente usar alguna longitud, porque además de que no hay que hacer suposiciones sobre la relación entre una medida lineal y el volumen, los resultados se pueden comparar con los de otros autores y son más fácilmente medidos a campo.

En cuanto a cuál de todas las medidas que es posible tomar

es la más adecuada para medir el crecimiento, se sabe que todas las estructuras del caparazón de los cirripedios están sujetas a crecimiento (Bourget, 1977, 1980, 1987), y recientemente Clare et al (1994) comprobaron que en *B. amphitrite* todas las placas del caparazón crecen sincronizadamente. En el caso particular estudiado aquí, se observó que la base no proporciona una buena medida ya que está sujeta a deformaciones por las características del sustrato o por el contacto con otros individuos. Por lo tanto, se optó por medir el incremento en el diámetro del opérculo según el eje rostro-carinal (Fig. 6a).

Para verificar si existe relación entre el diámetro del opérculo y el diámetro de la base, tomadas ambas medidas en el sentido rostro-carinal, se calculó el coeficiente de correlación entre las dos magnitudes en 100 individuos tomados al azar, el cual resultó bajo, pero altamente significativo ($r=0.6$, $P<0,01$).

Debido a que los datos de crecimiento encontrados en la bibliografía están calculados a partir del diámetro de la base, y en el presente trabajo se midió el diámetro del opérculo, se estimó la ecuación que relaciona estas dos magnitudes mediante un modelo II de regresión (Sokal y Rohlf, 1981) con el programa CORR del paquete BIOM. Se calculó la tasa de crecimiento diaria para los individuos de edad conocida, haciendo el cociente entre el diámetro de la base estimado y la edad del individuo, y estos resultados se compararon con datos provenientes de la

bibliografía.

Ya que los únicos casos en que es correcto ajustar la curva de crecimiento según la ecuación de von Bertalanffy son aquellos en los que los animales de menor talla poseen mayor tasa de crecimiento que los más grandes (Kaufmann, 1981), se graficó la tasa de crecimiento en función del tamaño, se calculó el coeficiente de correlación y se probó su significación (Fig. 27).

Una vez comprobado que los datos cumplen con el requisito para el ajuste a la ecuación de von Bertalanffy, se calculó la curva de crecimiento para el período 1990-1993 .

En muchos estudios de crecimiento se estiman las curvas teóricas a partir del aumento de tamaño observado luego de transcurrido un año. En este tipo de estudios se debe hacer la suposición de que en la muestra están representadas todas las clases de edades, lo que permite hacer especulaciones acerca de la población. En el presente estudio, la composición de edades de la población no es constante a través del tiempo, ya que el reclutamiento es muy bajo, lo que hace que la población envejezca año a año.

Para evidenciar el efecto de la composición de edades y el error que constituye no tener en cuenta las características de la mortalidad y el reclutamiento, se calcularon curvas de crecimiento parciales para los períodos 1990-1991, 1991-1992, 1992-1993 y luego la curva que abarca los tres años que duró el estudio de crecimiento (1990-1993).

La forma general de la ecuación de von Bertalanffy es la siguiente:

$$L_t = L_\infty \left[1 - e^{-K(t - t_0)} \right]$$

donde:

t = edad en días.

L_t = diámetro del opérculo a la edad t .

L_∞ = diámetro del opérculo teórico máximo o diámetro asintótico.

K = tasa a la cuál el diámetro de opérculo tiende a L_∞ .

t_0 = edad hipotética a la cuál el animal tendría un diámetro de opérculo igual a cero.

Para el cálculo de los parámetros L_∞ y K se consideraron las diferencias entre L_{t+1} y L_t de las campañas de fin de invierno de dos años sucesivos, para que las curvas sean comparables por estar calculadas en la misma estación y suponer así que todos los animales están influenciados de la misma manera por la época del año (Ricker, 1975). Por otra parte, para la estimación de las curvas se utilizaron solamente los individuos encontrados durante la primera campaña, suprimiéndose los reclutados con posterioridad. Por esta razón el número de pares $L_t - L_{t+1}$ utilizados disminuye año a año.

El cálculo del parámetro t_0 requiere que se conozca la talla de individuos de edad conocida. Para calcularlo se tuvieron en cuenta todos los individuos cuyo diámetro de opérculo fuera menor de 1 mm la primera vez que se los censó, y se consideró que estos individuos se reclutaron entre la campaña anterior y la presente.

A estos reclutas se les asignó la edad en días correspondiente a la mitad del período transcurrido desde última campaña, hasta la campaña en la que se los detectó por primera vez.

Para ajustar las curvas se utilizaron los programas BERTAL, (parámetros L_{∞} y K) y TCERO (tercer parámetro de la curva, t_0), ambos confeccionados *ad hoc* en lenguaje FORTRAN por E.R. Marschoff.

La ecuación obtenida para el período 1990-1993 se utilizó para estimar la edad de todos los individuos censados, cuyo opérculo no superara los 5,9 mm de diámetro, al momento de ser censados por primera vez, ya que los animales de edad conocida utilizados para la estimación del parámetro t_0 midieron entre 2 y 5,9 mm. La menor medida de opérculo registrada con exactitud es 2 mm, debido a que, cuando se detectaba un individuo de menos de 1 mm no era posible medirlo, por lo tanto el próximo registro se realizaba en la campaña siguiente, siendo la más pequeña de estas medidas 2 mm.

Cuando se grafica L_{t+1} en función de L_t , (gráfico de Ford-Walford) la proyección de la intersección de la recta de regresión obtenida y la diagonal en el eje Y da el parámetro L_{∞} . El logaritmo natural negativo de la pendiente de la recta de regresión es el parámetro K de la curva de von Bertalanffy, (Ricker, 1975).

Para analizar las diferencias entre las curvas de crecimiento en los 3 años se compararon las pendientes de las

rectas de Ford-Walford, mediante un análisis de la covarianza (ANCOVA) con el programa ANCOVA del paquete BIOM y comparaciones de a pares entre todas las pendientes (Sokal y Rohlf, 1981). Debido a que K mide la velocidad con que la curva alcanza el valor asintótico, la comparación de estas pendientes permite saber si existen diferencias significativas entre el parámetro K de la ecuación de von Bertalanffy para los diferentes períodos considerados.

Se calculó la tasa diaria de crecimiento para cada estación (Tc) como:

$$T_c = \frac{\Sigma(L_{t1} - L_{t0})}{N * t}$$

donde L_{t1} es el diámetro del opérculo en la campaña en que se está midiendo la tasa, L_{t0} es el diámetro del opérculo en la campaña anterior, N es el número de individuos utilizado para calcular la tasa y t es el tiempo (en días) transcurrido entre las dos campañas.

Para tratar de identificar los factores que influyen el crecimiento se compararon las tasas de crecimiento de cada uno de los grupos en los experimentos de campo vs el control para cada estación por medio de la prueba de Mann-Whitney con el programa SYSTAT. Este análisis estadístico no se realizó en dos casos: cuando en la parcela quedaban 2 o menos individuos vivos, y/o las tasas de crecimiento eran cero.

Resultados

En la figura 27 se grafica la tasa de crecimiento diario en función del diámetro del opérculo. El coeficiente de correlación entre estas dos variables resultó bajo pero altamente significativo ($r=-0,46$; $P<0,01$) y en vista de este resultado se consideró acertado estimar el crecimiento de *B. amphitrite* mediante el modelo de von Bertalanffy.

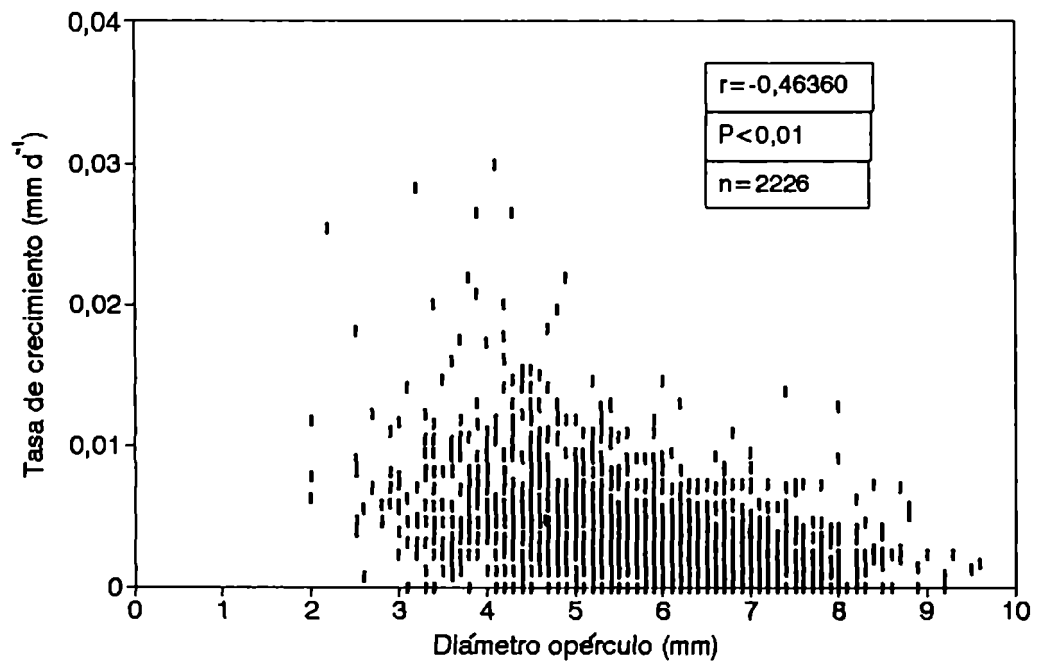


Fig. 27. Tasa de crecimiento en función del diámetro del opérculo. Se da el valor del coeficiente de correlación y su significación.

La tabla 21 muestra las ecuaciones de von Bertalanffy estimadas para cada período considerado, y las figuras 28, 29, 30 y 31 la representación gráfica de dichas ecuaciones. Un rasgo distintivo que surge al observar estas curvas es el aumento de L_{∞} y la disminución del parámetro K (Fig. 32, Tabla 21) en las tres curvas anuales calculadas desde 1990 hasta 1993.

Período	Ecuación de von Bertalanffy	N
1990-1993	$L_t = 8,590491 \left[1 - e^{-0,448115(t + 0,7030759)} \right]$	362
1990-1991	$L_t = 8,975525 \left[1 - e^{-0,4280814(t + 0,6984188)} \right]$	213
1991-1992	$L_t = 11,313450 \left[1 - e^{-0,1615877(t + 2,105212)} \right]$	114
1992-1993	$L_t = 18,37720 \left[1 - e^{-0,0391683(t + 0,5970634)} \right]$	35

Tabla 21. Expresión de la ecuación de von Bertalanffy estimada para los cuatro períodos considerados. N es el número de pares $L_t - L_{t+1}$ que se utilizaron en las estimaciones.

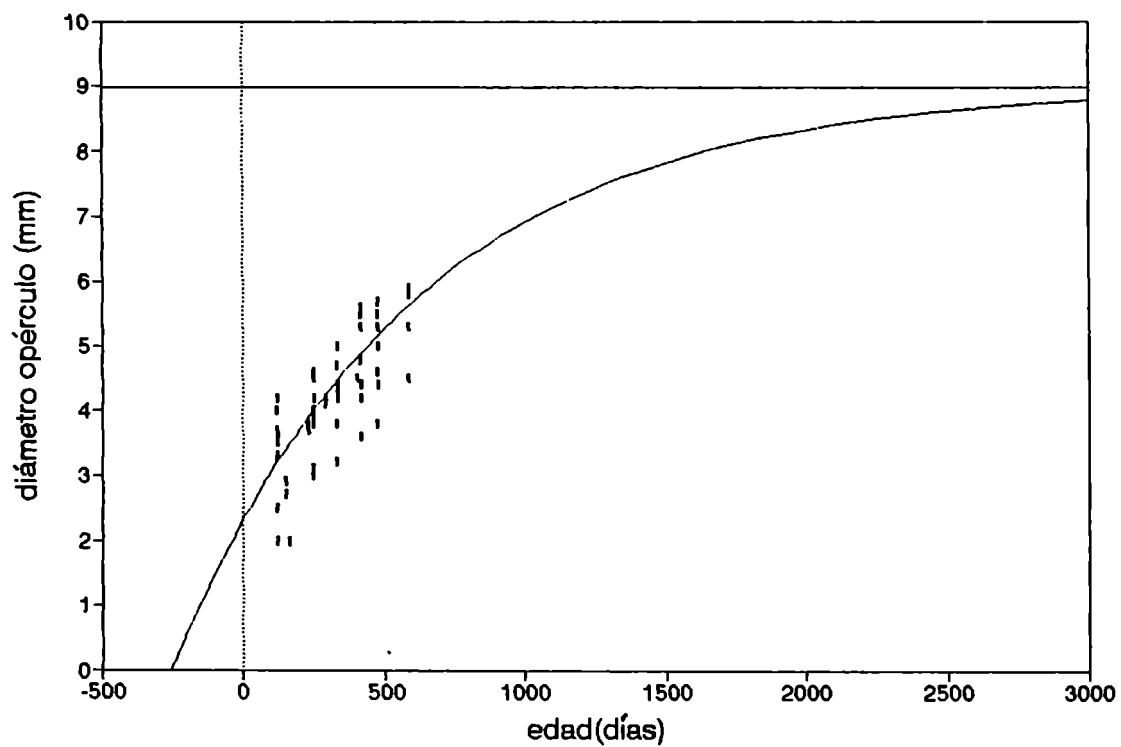


Fig. 28. Representación gráfica de la ecuación de von Bertalanffy calculada para el período 1990-1991. Los puntos son las medidas de los individuos de edad conocida.

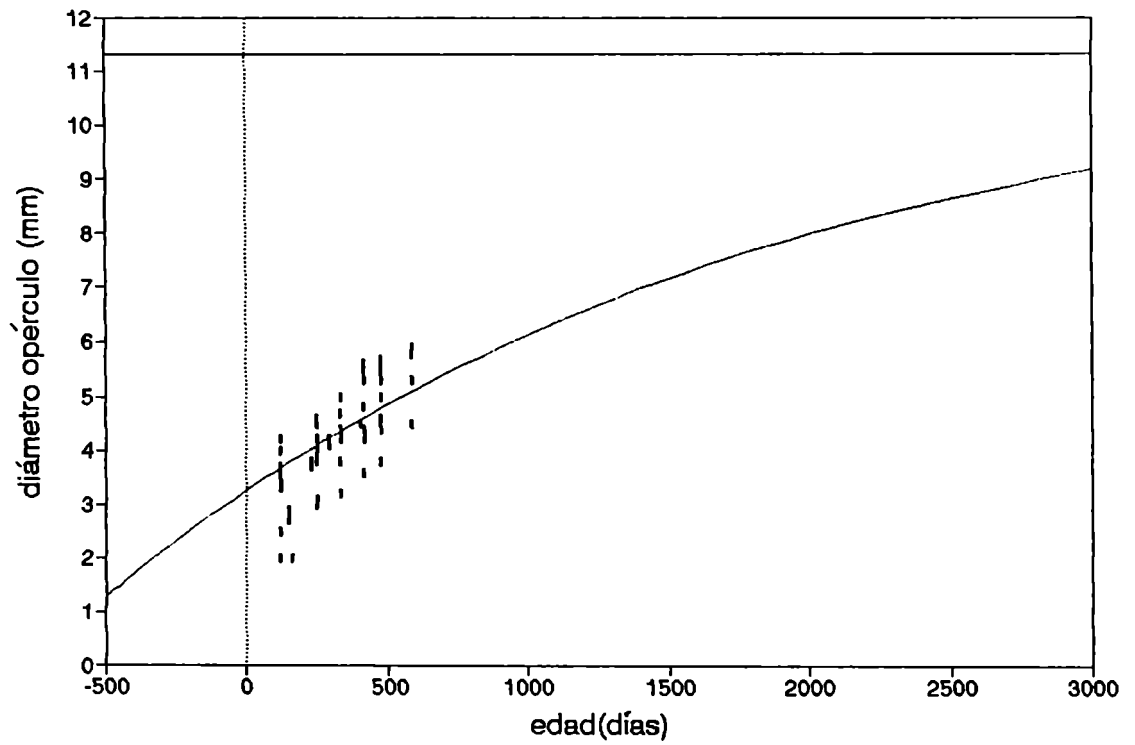


Fig. 29. Representación gráfica de la ecuación de von Bertalanffy calculada para el período 1991-1992. Los puntos son las medidas de los individuos de edad conocida.

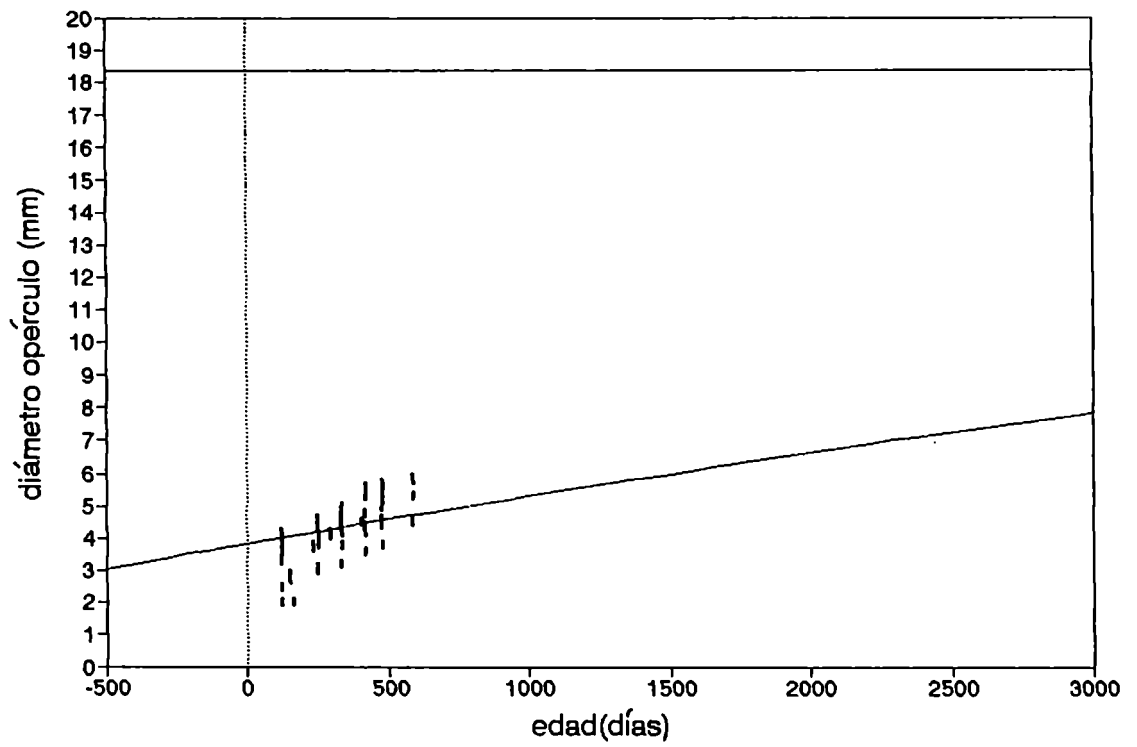


Fig. 30. Representación gráfica de la ecuación de von Bertalanffy calculada para el período 1992-1993. Los puntos son las medidas de los individuos de edad conocida.

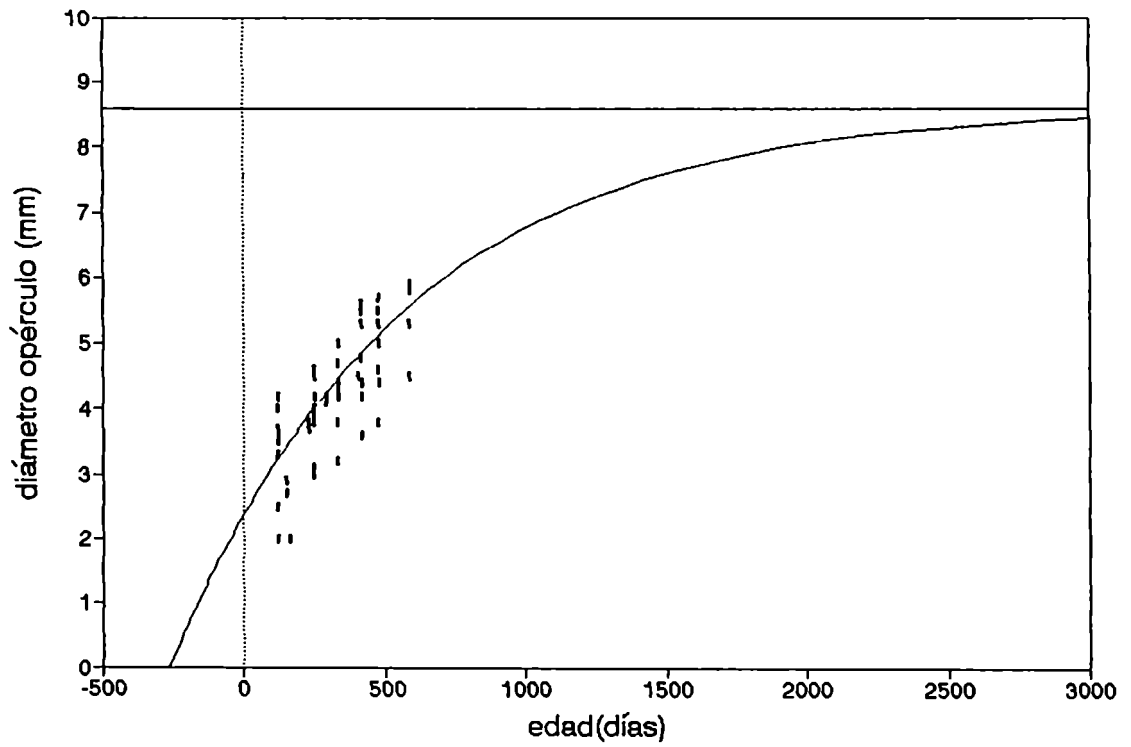


Fig. 31. Representación gráfica de la ecuación de von Bertalanffy calculada para el período 1990-1993. Los puntos son las medidas de los individuos de edad conocida.

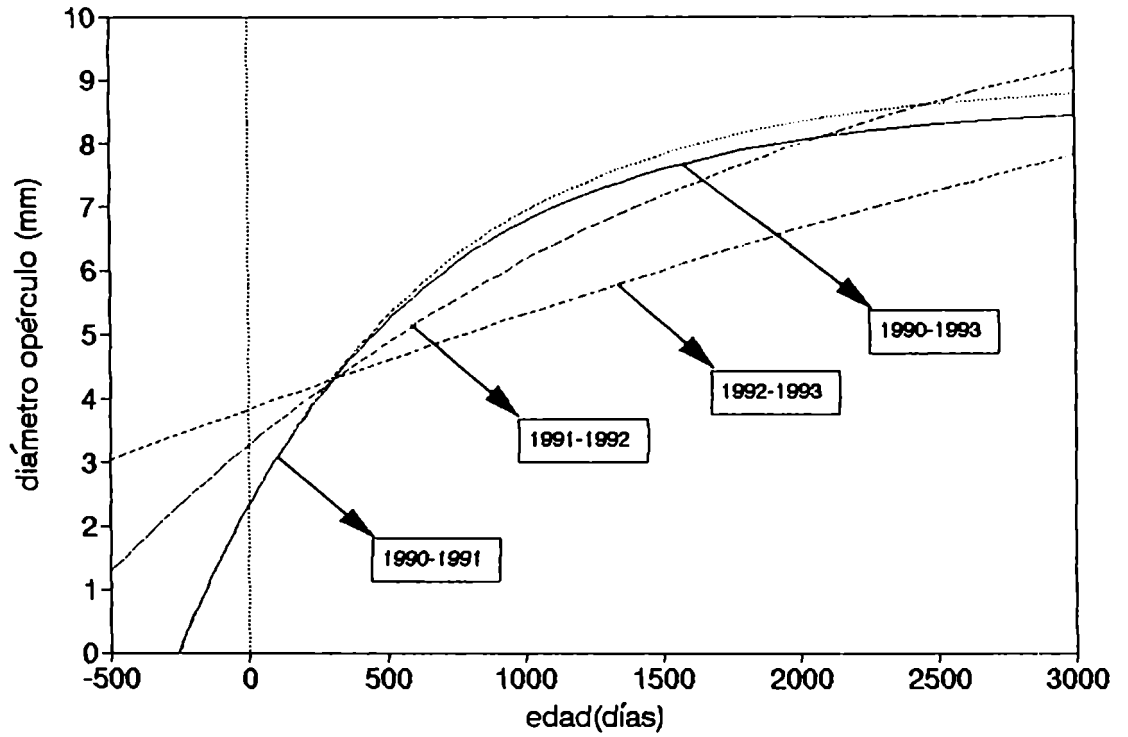


Fig. 32. Representación gráfica de la ecuación de von Bertalanffy calculada para los tres períodos considerados.

La figura 33 muestra la gráfica de la ecuación de von Bertalanffy para el período 1990-1993, y los puntos obtenidos de la estimación de las edades de todos los individuos censados. Cabe aclarar, que aunque hay 9 puntos que exceden el valor del largo infinito, estos valores sólo corresponden a 2 individuos: el ejemplar B2-51, cuya medida superó en dos oportunidades el largo infinito, y el B10-2, que aportó siete mediciones a la nube de puntos (Tabla 3).

En la figura 34 se grafican las curvas de Ford-Walford para los períodos 1990-1991, 1991-1992, 1992-1993, y la tabla 22 muestra el resultado del análisis de la covarianza, que arroja diferencias significativas entre las pendientes de las tres rectas consideradas ($P < 0,0001$). Las comparaciones de a pares entre las pendientes de las curvas resultaron significativas ($P < 0,01$) en todos los casos, lo que puede interpretarse como diferencias significativas para el parámetro K de las tres curvas consideradas (Tabla 23).

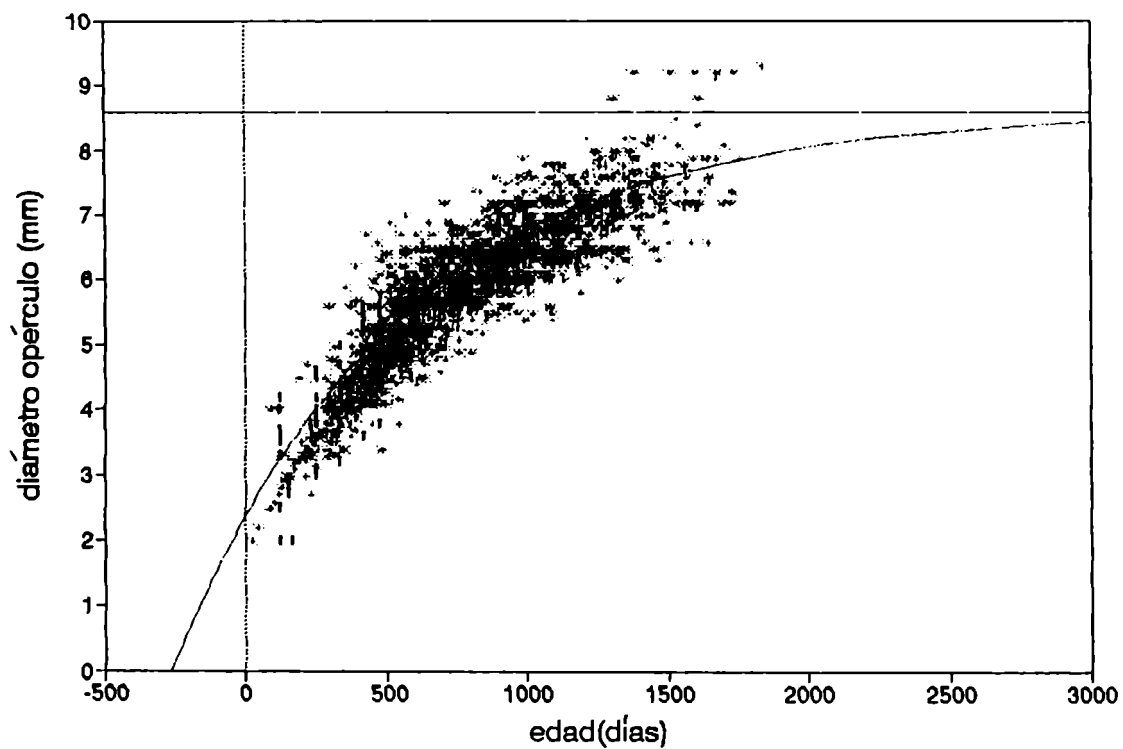


Fig. 33. Representación gráfica de la ecuación de von Bertalanffy calculada para el período 1990-1993. Los puntos son las medidas de los individuos de edad conocida, y los asteriscos las medidas de los individuos de edad estimada.

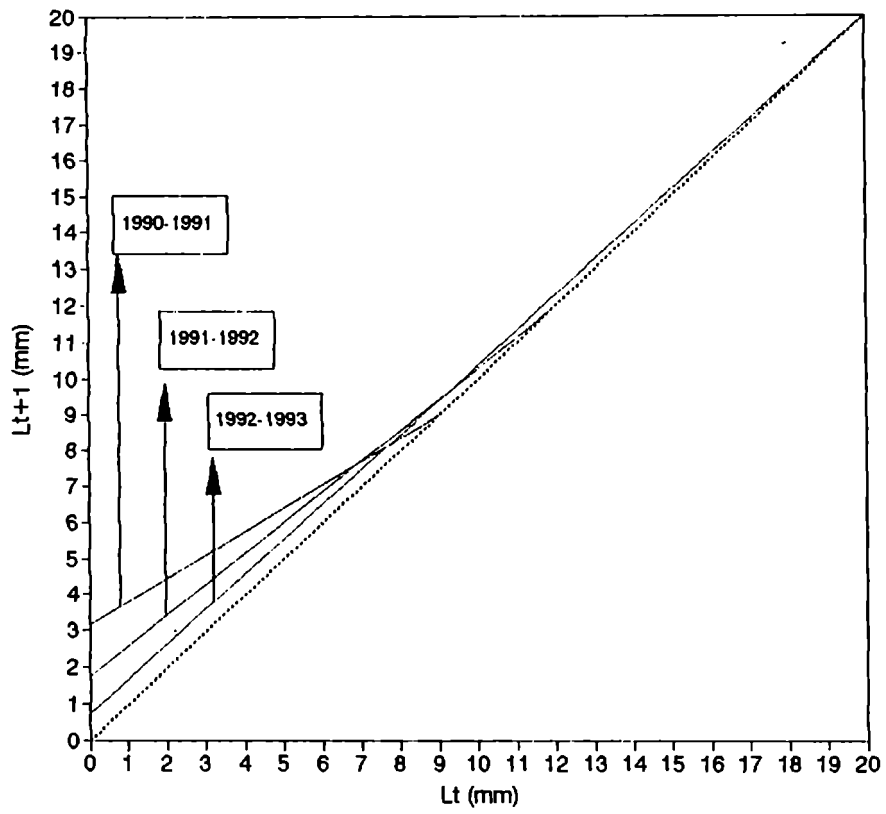


Fig. 34. Curvas de Ford-Walford para los tres períodos considerados.

Fuente de Variación	GL	SC	CM	F	P
Entre pendientes	2	3,64	1,82	12,948	<0,0001
Error (desviación de la pendiente común)	356	50,04	0,14		

Tabla 22. Análisis de la covarianza para poner a prueba la hipótesis de igualdad entre las pendientes de Ford-Walford.

Pendientes comparadas	Valor del Estadístico	Probabilidad
1990-1991 1991-1992	50,04	< 0,01
1990-1991 1992-1993	41,0	< 0,01
1991-1992 1992-1993	13,3	< 0,01

Tabla 23. Comparaciones de a pares entre las rectas de regresión para los períodos considerados.

En la figura 35, donde se grafican las variaciones estacionales del crecimiento, se observa que la tasa de crecimiento promedio experimenta un aumento en los meses cálidos, y disminuye durante la época fría. Además se observa una gran disminución de la tasa de crecimiento de año a año, debido a

que el bajo reclutamiento hace que a medida que pasa el tiempo la población tenga una mayor proporción de individuos viejos, cuyo crecimiento es menor.

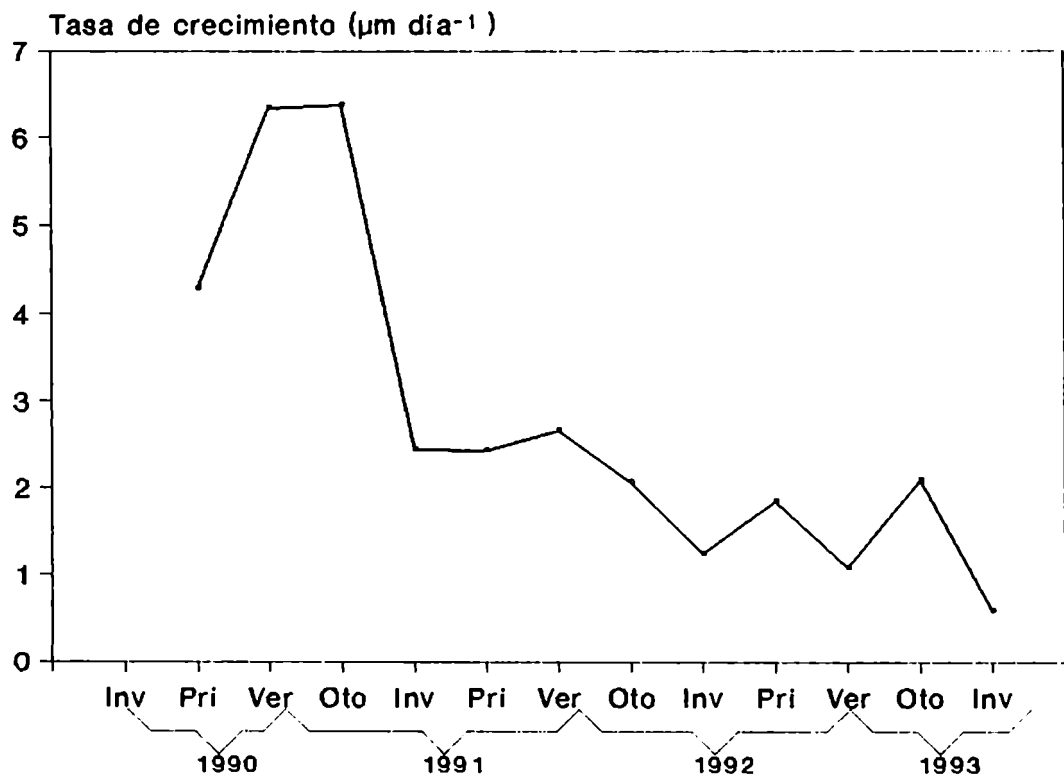


Fig. 35. Tasa de crecimiento durante el período de estudio.

Las figuras 36, 37, 38 y 39 muestran la variación en la tasa media de crecimiento para cada tratamiento del experimento de campo comparado con el control. Se observa que para el verano de 1991-1992, los individuos de la parcela control tienen una tasa

de crecimiento superior a la de cualquiera de las parcelas experimentales.

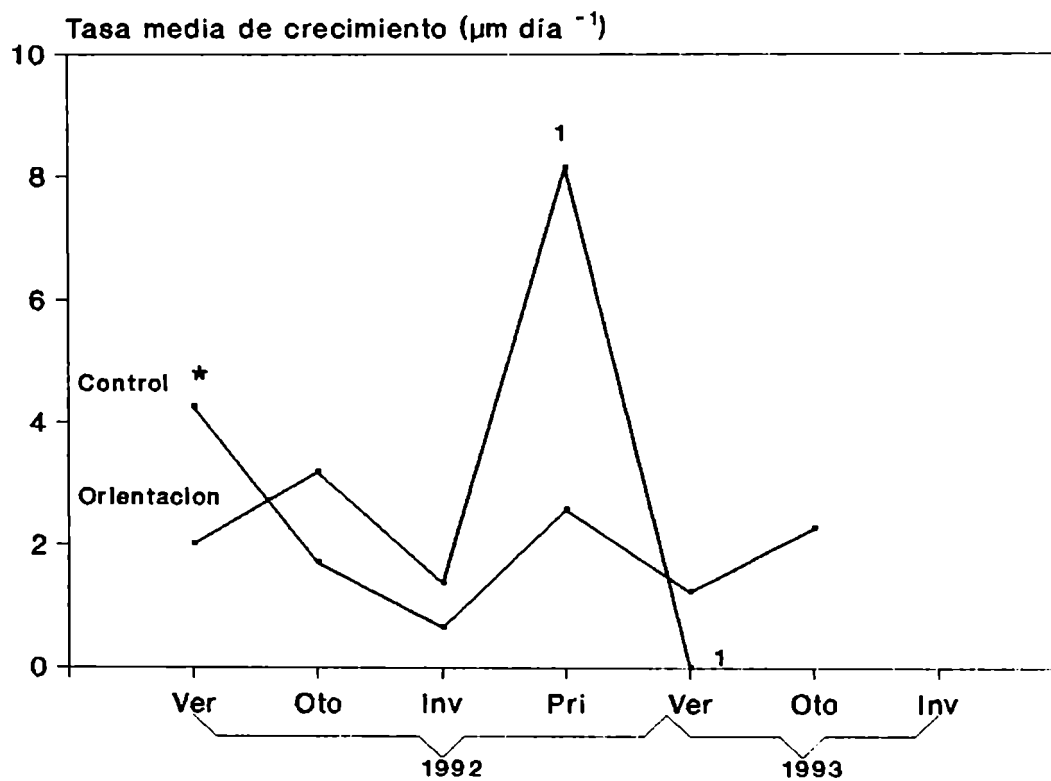


Fig. 36. Tasa de crecimiento en función del tiempo en las parcelas Control y Orientación. El asterisco marca diferencias significativas entre las tasas de crecimiento de ambos grupos, y el número 1 denota que en el grupo experimental quedaba un solo individuo con vida.

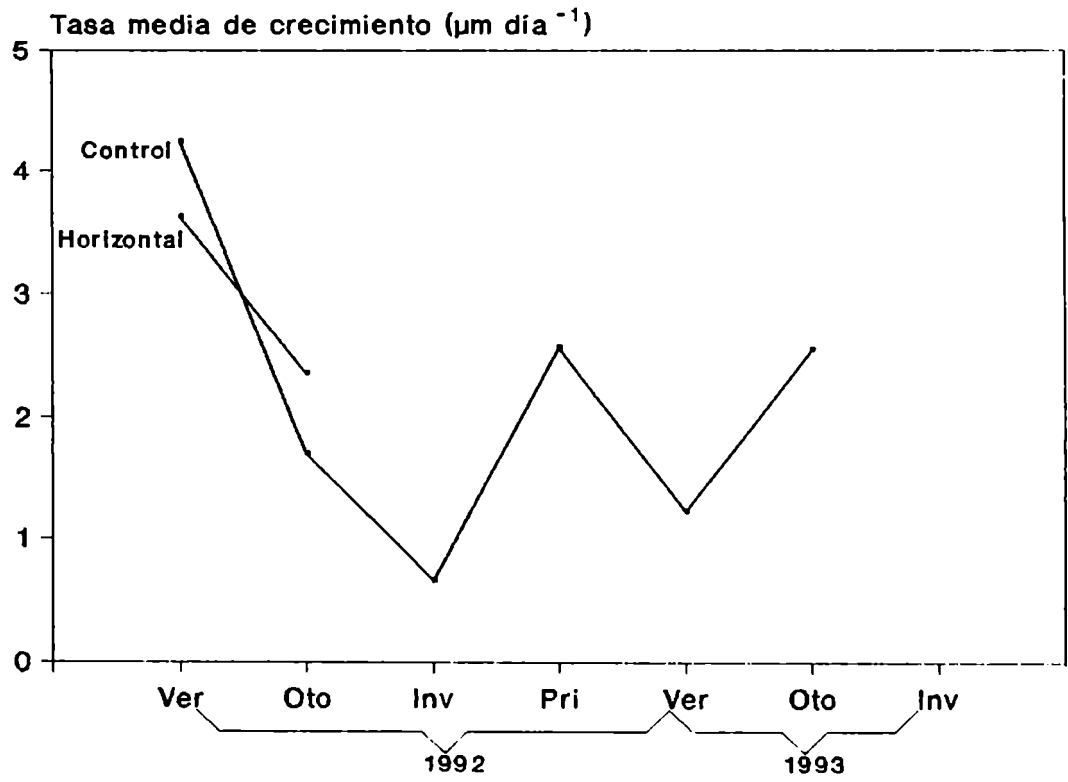


Fig. 37. Tasa de crecimiento en función del tiempo en las parcelas Control y Horizontal.

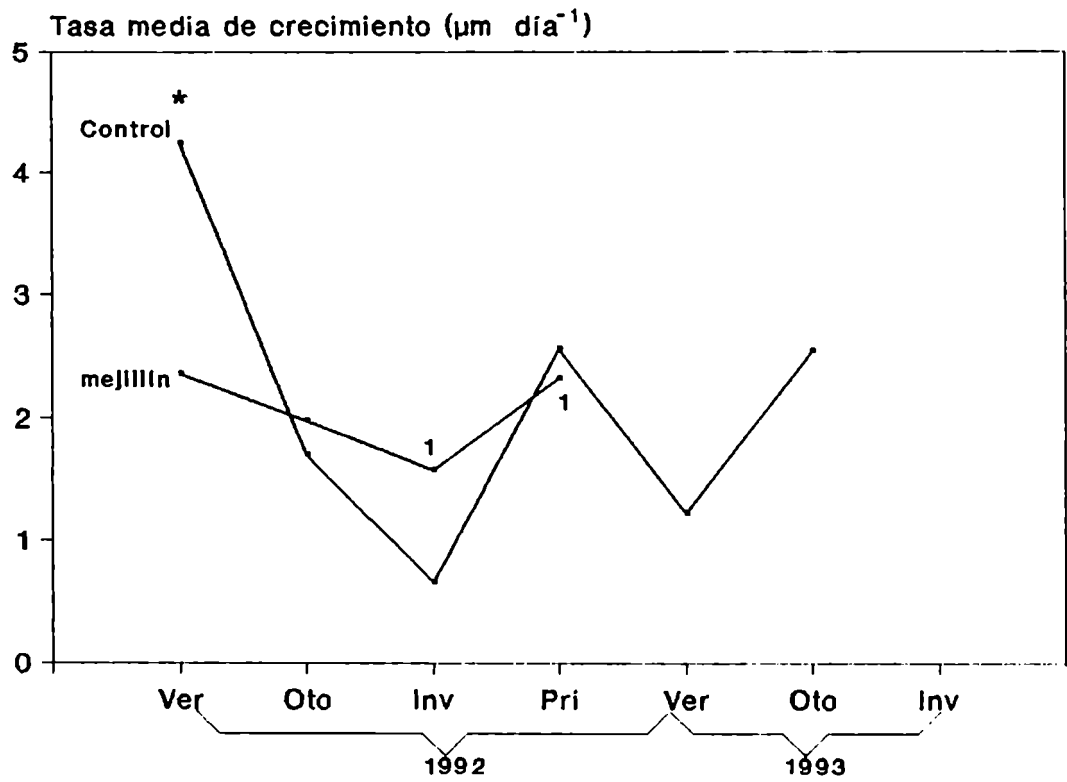


Fig. 38. Tasa de crecimiento en función del tiempo en las parcelas Control y Mejillín. El asterisco marca diferencias significativas entre las tasas de crecimiento de ambos grupos, y el número 1 denota que en el grupo experimental quedaba un solo individuo con vida.

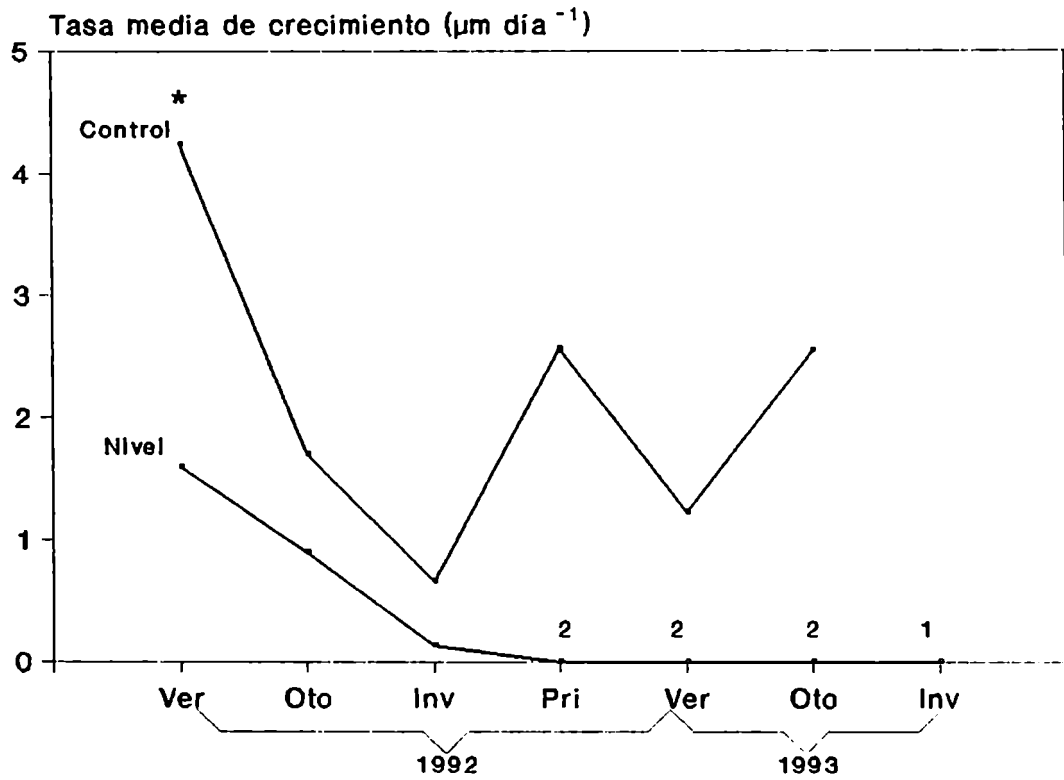


Fig. 39. Tasa de crecimiento en función del tiempo en las parcelas Control y Cambio de nivel. El asterisco marca diferencias significativas entre las tasas de crecimiento de ambos grupos, y los números 1 y 2 denotan la cantidad de individuos vivos en el grupo experimental.

La prueba de Mann-Whitney para las tasas de crecimiento en los experimentos de campo a fines del verano 1991-1992, arrojó diferencias significativas en todos los casos, salvo cuando se comparó la parcela control y la situada en el sustrato horizontal (Figs. 36 a 39, Tabla 24).

Comparación	Verano 91-92		Otoño 92		Invierno 92		Primavera 92	
	U	P	U	P	U	P	U	P
Control vs:								
Nivel	232,5	<0,001	108,5	0,151	27,5	0,083	(2)	—
Horizontal	170	0,361	72	0,360	(2)	—	—	—
Orientación	251,5	0,001	55	0,082	7,5	0,314	(2)	—
Mejillín	191	0,011	34	0,75	(2)	—	—	—

Tabla 24. Resultado de la prueba de Mann-Whitney para comparar las tasas de crecimiento del Control y las parcelas experimentales. U: valor del estadístico; P: probabilidad exacta. La prueba no se realizó cuando en la parcela experimental en cuestión el número de sobrevivientes era menor o igual a 2.

Los resultados del experimento de traslado a la posición horizontal muestran que no hay una marcada diferencia en el crecimiento con respecto a la parcela control, pero se diferencia de todas las demás parcelas experimentales por su elevada mortalidad (Fig 37, Tabla 24).

En la tabla 25 se comparan las tasas de crecimiento de distintas especies de cirripedios, en diferentes hábitats. Como

puede observarse, la diferencia en la tasa de crecimiento no sólo se manifiesta (como es de esperar) en las distintas especies y hábitats, sino que para la misma especie y la misma localidad se detectan diferencias importantes en el crecimiento, según sean las condiciones experimentales.

Especie	Localidad	Condiciones	$\mu\text{m día}^{-1}$	Fuente
<i>Balanus balanoides</i>				
	Spitzbergen, Alemania		25	Feyling-Hanssen (1953)*
	Herdia, Noruega	Intermareal	26	Runnström (1925)*
	Millport, Escocia	Mesolitoral	120-130	Barnes y Powell (1953)
	Millport, Escocia	Balsa	120-160	Barnes y Powell (1953)
	Port Erin, Isle of Man, Reino Unido	Mesolitoral	23	Moore (1934)
	Menai Straits, Inglaterra	Balsa	158	Crisp (1985)*
	Menai Straits, Inglaterra	Mesolitoral	63	Crisp (1985)*
	St. Malo, Francia	Varios niveles	33	Halton (1938)*
	St. Andrews, Inglaterra		36	Bousfield (1954)*
	Woods Hole, EEUU	Mesolitoral	44	Barnes y Barnes (1959)*
	Woods Hole, EEUU	Balsa	75	Barnes y Barnes (1959)*
	Woods Hole, EEUU	Paneles sumergidos	95	Fuller (1946)

CONTINUA...

Tabla 25. Crecimiento en diferentes especies de cirripedios bajo distintas condiciones experimentales. Se incluyen datos extraídos de la bibliografía y propios. En todos los casos la tasa de crecimiento está calculada en individuos de, como máximo, un año de edad.

* Datos extraídos de la revisión bibliográfica de Crisp y Bourget (1985). a) Estimado a partir del diámetro del opérculo y recta de regresión. b) Estimado a partir de medidas de volumen y de la ecuación de von Bertalanffy.

Chthamalus stellatus

St. Malo, Francia	Supralitoral	10	Hatton (1938)*
St. Malo, Francia	Mesolitoral	15	Hatton (1938)*
Brixham, Inglaterra	Supralitoral	21,4	Crisp (1985)*
Brixham, Inglaterra	Supralitoral	37,5	Crisp (1985)*
Brixham, Inglaterra	Mesolitoral	50	Crisp (1985)*
Brixham, Inglaterra	Infralitoral	55	Crisp (1985)*
Millport, Escocia	Balsa	12-14	Barnes (1956)
Millport, Escocia	Inmersión continua después de haber estado en Supralitoral	50	Barnes (1956)

Elminius modestus

Menai Straits, Inglaterra	Balsa (sumergida)	138	Crisp (1985)*
Millport, Escocia	Balsa	113	Barnes y Barnes (1962)
Millport, Escocia	Intermareal alto	25	Barnes y Barnes (1962)
Stranraer, Inglaterra	Intermareal bajo	42	Barnes y Barnes (1962)

Balanus glandula

Costa del Pacífico	Intermareal	51	Barnes y Barnes (1956)*
--------------------	-------------	----	-------------------------

Balanus amphitrite

Shoreham Harbour Inglaterra	Paneles en Planta eléctrica	245	Crisp (1985)*
Punta Carballido Quequén, Argentina	Intermareal	23,1 ²	Este estudio

Balanus perforatus

Brixham, Inglaterra	Intermareal	14	Clay (sin publicar)*
Brixham, Inglaterra	Balsa	122	Clay (sin publicar)*

Balanus crenatus

Millport, Escocia	Balsa	220	Barnes y Powell (1953)
Menai Straits, Inglaterra	Balsa	284	Crisp (1985)
Millport, Escocia	Balsa, en 1943	120	Pyenfinch (1948)
Millport, Escocia	Balsa, en 1946	200	Pyenfinch (1948)
Millport, Escocia	Balsa, en 1948	130	Pyenfinch (1948)

CONTINUA . . .

<i>Verruca stroemia</i>	Millport, Escocia	Balsa	50	Barnes (1958)*
<i>Balanus balanus</i>	Millport, Escocia	Balsa	130	Barnes y Barnes (1954)*
		Dos individuos de crecimiento rápido		
	Millport, Escocia	Balsa, promedio del primer año	36	Barnes y Barnes (1954)*
	Beaumaris Bay, Inglaterra	Infralitoral	70	Crisp (1954), como <i>Balanus porcatus</i>
<i>Balanus hameri</i>				
	Isle of Man, Reino Unido		33 ^b	Moore (1935)
<i>Tetraclita serrata</i>				
	Transkey, Sudáfrica		20,8	Dye (1992)

Discusión

Como la mayoría de los invertebrados, los cirripedios crecen más rápidamente en las primeras etapas de su vida sedentaria, y el ritmo de crecimiento en una población puede variar estacional y anualmente, así como también con las diferentes condiciones experimentales.

Estas variaciones se hacen evidentes cuando se comparan los resultados obtenidos por otros autores. Un resultado llamativo es la gran diferencia en el crecimiento observada para la misma especie en diferentes localidades. Por ejemplo para *Balanus balanoides*, la tasa de crecimiento varía de $25 \mu\text{m día}^{-1}$ en Spitzbergen (Alemania) a $160 \mu\text{m día}^{-1}$ en Millport (Escocia) y *Elminius modestus* tiene una tasa de crecimiento de $25 \mu\text{m día}^{-1}$ en Millport y de $138 \mu\text{m día}^{-1}$ en Menai Strait (Inglaterra) (Tabla 25).

En el presente trabajo la tasa de crecimiento de *Balanus amphitrite* es de aproximadamente $23 \mu\text{m día}^{-1}$, mientras que en Shoreham Harbour (Inglaterra) es más de diez veces superior ($245 \mu\text{m día}^{-1}$) (Tabla 25). Estos resultados evidencian que el crecimiento en cirripedios estaría influenciado por una serie de factores que varían con el hábitat de la población en estudio. También se verifican variaciones anuales en el crecimiento de una misma especie, en una misma localidad. Por ejemplo Pyenfinch (1948) estudió el crecimiento de *Balanus*

crenatus fijados en una balsa en Millport (Escocia) y encontró que la tasa de crecimiento aumentó de $120 \mu\text{m día}^{-1}$ en 1943 a $200 \mu\text{m día}^{-1}$ en 1946, volviendo a descender en 1948 a $130 \mu\text{m día}^{-1}$ (Tabla 25).

En la población estudiada aquí, la variación de los parámetros en las curvas de crecimiento durante los tres años consecutivos (el aumento de L_{∞} y la disminución de K) (Tablas 21 y 22, figuras 28 a 32) está directamente relacionada con la variación de la tasa de crecimiento, y disminuye año a año, debido al aumento de la edad de los individuos integrantes de esa cohorte.

Unos pocos individuos exceden el tamaño máximo teórico (Fig. 33). Esto no es raro, ya que está bien documentado en la bibliografía que el crecimiento individual en cirripedios es muy variable (Crisp, 1960; Wethey, 1983; Dye, 1992).

Wethey (1983) describe el caso frecuente de individuos que, teniendo el mismo tamaño al principio de la estación de crecimiento, difieren radicalmente al final de dicha estación.

Dye (1992) midió el crecimiento en *Tetraclita serrata* y encontró que algunos animales crecían el doble que la tasa media de crecimiento una parte del tiempo y posteriormente crecían poco o no crecían en absoluto. El mismo autor observó que es común que algunos individuos sean sobrepasados en tamaño por otros originalmente más pequeños. Esta característica también fue observada durante el presente estudio.

Los datos encontrados en la bibliografía son coherentes en cuanto a la estacionalidad del crecimiento en cirripedios. Sea cual fuere la especie estudiada y en las más variadas condiciones experimentales, para los individuos recién asentados, y para los adultos seguido a la época de reproducción, la primavera/verano es un período caracterizado por un rápido incremento en el tamaño, decayendo durante la temporada fría y recomenzando en la próxima temporada cálida.

Los resultados obtenidos por Moore (1934) para *B. balanoides*, Pyenfinch (1948) para *B. crenatus*, Barnes y Powell (1953) para *B. balanoides* y *B. crenatus*, Barnes (1956) para *Chthamalus stellatus*, Barnes y Barnes (1962) para *Elminius modestus*, son ejemplos de este comportamiento. En la figura 35 se aprecia el mismo patrón para *B. amphitrite*.

La variación estacional en el crecimiento ha sido atribuída a diferentes factores. La temperatura incrementaría la tasa de crecimiento, porque la actividad de los cirros aumenta con la temperatura y está directamente relacionada con la capacidad potencial de capturar partículas (Crisp y Bourget, 1985).

Según Crisp (1960), los factores que influyen el crecimiento pueden separarse en dos escalas: local y regional. Los factores regionales son aquellos que tienen que ver con el ambiente, como por ejemplo la temperatura y salinidad del agua y la riqueza en nutrientes. Los factores locales incluyen el flujo de agua sobre los cirripedios, la orientación del individuo en

relación a este flujo, la densidad poblacional y la presencia de parásitos.

Una observación interesante, es que para una misma especie y una misma localidad, el crecimiento aumenta a medida que aumenta la proporción de tiempo que los individuos están sumergidos y es máximo en aquellos que permanecen bajo el agua constantemente. Por ejemplo Barnes y Barnes (1962) demostraron que *Elminius modestus* en Millport (Escocia), tiene una tasa de crecimiento cuatro veces y media superior en sustratos permanentemente sumergidos con respecto a los individuos de la zona intermareal. Un resultado semejante es el presentado por Crisp y Bourget (1985), proveniente de mediciones de *Balanus balanoides* realizadas en Menai Straits (Inglaterra), donde los individuos que están siempre sumergidos tienen una tasa de crecimiento dos veces y media superior a los medidos en la zona intermareal.

Esta diferencia en el crecimiento relacionada con el tiempo de inmersión, puede comprobarse en el presente estudio por medio del experimento de cambio de nivel, donde la prueba de Mann-Whitney dió diferencias altamente significativas para el verano de 1991-1992 (Tabla 24), y por otro lado la tasa de crecimiento de los individuos situados a un nivel más alto que su posición original se hace cero antes de transcurrido un año de efectuado el traslado. Otro resultado importante en este sentido es que, a diferencia de lo observado en los demás tratamientos del experimento de campo, la tasa de crecimiento en esta parcela en

ningún momento superó a la de la parcela control.

Este comportamiento de las tasas de crecimiento puede deberse a que, en un principio, los animales sometidos al cambio de nivel invertirían parte de las reservas acumuladas en crecer. Estas reservas se agotarían con el tiempo al no poder acceder al alimento, explicando así la falta de crecimiento observada a partir de la primavera de 1992. Sin embargo, aunque la posición a la que fueron trasladados estos individuos es desventajosa para la alimentación, les proporciona una protección adicional al impacto de las olas o de objetos flotantes.

A escala local, la población de *B. amphitrite* de Punta Carballido, se encuentra limitada exclusivamente a la zona influenciada por la descarga cloacal, de manera que las condiciones del agua en esa porción de costa son distintas a las de cualquier otro lugar cercano. En el experimento de traslado a la zona de mejillín, se observa que el crecimiento en esta parcela es muy variable de una estación a otra, y la alta mortalidad registrada a partir del invierno de 1992 hace que estos resultados no puedan ser tomados muy en cuenta para sacar conclusiones acerca del crecimiento en estas condiciones luego del invierno de 1992.

En cuanto a la cantidad de partículas en suspensión que puede eventualmente ser usada como alimento, hay que tener en cuenta la gran cantidad de materia orgánica que es permanentemente aportada por la descarga de los efluentes

cloacales.

La orientación de los cirripedios con respecto al flujo de agua ha sido estudiada con anterioridad (Moore, 1933, 1935; Otway y Underwood, 1987). Estos últimos mostraron que para superficies verticales, los individuos se orientan dirigiendo su abanico de cirros en la dirección que escurre el agua, ya que la posición relativa de los cirros y las corrientes de agua permitiría una eficiencia máxima en la alimentación. La prueba de Mann-Whitney dió altamente significativa en el verano 1991-1992 cuando se compararon las tasas de crecimiento en la parcela control y en los individuos cambiados de orientación (Fig. 36, Tabla 24).

Barnes (1961) y Barnes y Barnes (1962) sugieren que la variación del crecimiento en las diferentes épocas del año podría deberse a la disponibilidad de alimento en combinación con ritmos endógenos, sincronizados con las bajas temperaturas. Anderson y Southward (1987) comprobaron que la actividad cirral de *B. amphitrite* se acelera con el aumento de la temperatura, pero no se altera con la variación en la tensión de oxígeno ni con el pH del agua.

Según Anderson y Southward (1987), los cambios estacionales en el crecimiento parecen involucrar una serie de factores complejos, incluyendo el estado fisiológico del animal y la temperatura ambiental.

Producción

Introducción

La cantidad total de materia viva o biomasa es un aspecto importante a tener en cuenta en los estudios donde se estima la abundancia de los organismos. Este tipo de información tiene valor cuando se trata de estimar la cantidad de organismos vivos en un área, la evaluación de recursos naturales, así como también la comparación de un área con otra.

La biomasa se define como la cantidad de materia viva, mientras que la producción se expresa como la tasa de incorporación de materia o energía (Crisp, 1984).

Muchos autores dan como medida de producción la tasa masa-específica de producción, que se calcula como el cociente entre la tasa anual de producción (P) y la biomasa media anual (B) (Robertson, 1979; Banse y Mosher, 1980).

El estudio de la producción mediante este cociente es interesante también, por estar relacionado con diferentes aspectos biológicos. Robertson (1979) encontró que existe una relación entre el valor de P/B y la frecuencia de eventos reproductivos, y Banse y Mosher (1980) revisaron una gran cantidad de bibliografía y llegaron a la conclusión de que el cociente P/B se relaciona con el peso de los organismos. Robertson (1979) resalta también la relación existente entre P/B y la longevidad, y ajusta una regresión lineal para calcular el

cociente P/B teórico a partir de la longevidad.

La variación del cociente P/B también estaría relacionado con variables ambientales. Por ejemplo las bajas temperaturas pueden disminuir las tasas de crecimiento, y en consecuencia, el cociente P/B (Robertson, 1979).

En el caso particular de los cirripedios, el estudio de la producción es importante, ya que son organismos capaces de colonizar y poblar densamente los mas variados sustratos naturales y artificiales en poco tiempo (Barnes, 1971)

En el presente capítulo se estudia la producción anual de las cohortes reclutadas durante los veranos de 1990-1991 y 1991-1992, y de los individuos hallados durante la primer campaña.

Se estima el cociente P/B y se compara este valor con los resultados obtenidos por otros autores para diferentes taxa.

Material y métodos

La biomasa puede expresarse en tres tipos de unidades (Crisp, 1984):

- a) Unidades crudas de biomasa.
- b) Unidades de masa de tejido vivo solamente.
- c) Unidades de energía contenida en los tejidos vivos.

a) Una de las formas más fáciles de medir la biomasa consiste en pesar los organismos enteros, y en general obtener la biomasa como peso seco. O sea que las unidades crudas expresan la

biomasa como el peso total de organismos constituyentes de una población.

b) Las medida cruda de biomasa puede ser convertida a unidades más finas, excluyendo del animal las partes no-vivas. En general se entienden como partes no-vivas el agua, el material calcáreo del tegumento o el esqueleto, y las estructuras de protección no conectadas con el cuerpo. Estas últimas (por ejemplo las conchas de los cangrejos ermitaños, y los tubos de los poliquetos) claramente no forman parte del organismo vivo, pero no siempre es fácil decidir acerca de cual estructura debe descartarse del análisis.

Por lo general, no hay una demarcación clara entre materia viva y no viva en la constitución de un animal, ni existe una única técnica para remover las partes consideradas no-vivas (Crisp, 1984). Por lo tanto cada autor debe establecer la técnica a utilizar para resolver cada problema particular.

Cuando se remueven las partes no-vivas, se evapora el agua, y se usa el peso de las cenizas como medida de la materia inorgánica del organismo, la masa restante representa el peso seco de materia orgánica libre de cenizas, que es una manera muy usada de medir la biomasa.

Hay que considerar además que la construcción de estructuras calcáreas también insume energía por parte del organismo.

c) En este caso se mide la biomasa en términos de energía liberada por la oxidación total de los tejidos a dióxido de

carbono y agua, y la energía se expresa en Kcal.

Aunque la forma más ampliamente aceptada de medir la cantidad de materia viva de un organismo, es mediante el peso seco libre de cenizas, en la práctica se utilizan diversos métodos.

Por ejemplo, Barnes (1971) separó las estructuras calcáreas de las partes blandas del cirripedio *Elminius modestus* y pesó las diferentes partes por separado. En un segundo paso hizo una curva de calibración con el peso de la materia viva, el peso de las partes calcáreas y el diámetro basal. Por último, y en base a esta curva, estimó la cantidad de materia orgánica a partir del diámetro medio de los individuos y la densidad poblacional.

La gran variedad en los métodos utilizados para medir la biomasa hace que sea muy difícil la comparación de los resultados obtenidos por diferentes autores de trabajos de producción.

Por esta razón en el presente trabajo se utilizaron unidades crudas de biomasa y se compararon los resultados propios con los de otros autores por medio del producto P/B, que relativiza la producción a la cantidad de biomasa, haciéndose independiente de las unidades de biomasa utilizadas.

Para el cálculo de la producción, se midió el diámetro del opérculo de 70 individuos de un amplio rango de tamaños, y se los llevó a estufa a 70 °C hasta peso constante (peso seco). Se estimó la recta de regresión, a partir de los datos transformados mediante logaritmo decimal, y se utilizó la ecuación hallada para

estimar el peso seco de los individuos censados, a partir de la medida del opérculo.

Existen basicamente tres métodos para el cálculo de la producción, que dependen del tipo de población con la que se está trabajando (Crisp 1984):

1. Estimación de la producción en una población sin reclutamiento.

Si se considera una única cohorte, la medida de producción se puede llevar a cabo simplemente contando el número de sobrevivientes, y midiendo el peso medio a intervalos de tiempo regulares. Este método es aplicable a cualquier población con cohortes identificables cuya densidad y peso medio se pueda medir continuamente.

2. Estimación de la producción en una población con reclutamiento.

Un factor que complica mucho el estudio de la producción en poblaciones naturales es el reclutamiento. Cuando se consideran poblaciones con reclutamiento, la proporción de sobrevivientes con respecto a la población total, no puede medirse tan facilmente. En el caso extremo en que los individuos son reclutados continuamente a la misma tasa que los más viejos mueren, no habría cambios evidentes en el número poblacional, en el peso medio, o en la biomasa. Pero el problema surge cuando las tasas de reclutamiento y mortalidad difieren entre sí, y de un

año a otro.

El problema del cálculo de la producción en una población con reclutamiento continuo o intermitente, se puede solucionar si se pueden identificar las diferentes clases de edades, y si se pueden medir la supervivencia y el peso medio de cada una de ellas. En ese caso se procede como en el método 1.

3. Estimación de la producción de una población con reclutamiento, y clases de edad no identificables.

Para estimar la producción mediante este método, se dividen los individuos en clases de tamaño arbitrarias, y se mide la densidad poblacional y el crecimiento medio para cada clase de tamaño.

La densidad y el peso medio de cada clase de tamaño se asume como la media entre el principio y el fin de cada período en los que se dividió el año, y el incremento en el crecimiento se obtiene multiplicando la biomasa por la tasa de crecimiento y el intervalo de tiempo considerado. La producción total para esa clase de tamaño, durante el año se obtiene sumando esos incrementos para cada período en los que se dividió el año.

En el presente trabajo se calculó la producción por medio del método 1 porque para las cohortes reclutadas durante el verano de 1990-1991 y 1991-1992, se conocen la edad, la densidad y el peso medio, y para los individuos censados durante la primer campaña se estimó la edad por medio de la ecuación de von

Bertalanffy, y el peso medio se estimó de la misma forma que para las cohortes reclutadas durante el verano de 1990-1991 y 1991-1992. Para el cálculo de la producción de los individuos censados durante la primer campaña, se consideraron solamente las parcelas 1 a 5, por ser en estas donde se encuentra la mayor densidad de *B. amphitrite* en el área de estudio. Esta es, por lo tanto, una estimación de la producción máxima de *B. amphitrite* en la zona de estudio.

Finalmente, se calculó el cociente entre la producción anual (P) y la biomasa media (B) durante todo el periodo observado. Los valores de producción se transformaron a $\text{g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ para ser comparables con los datos extraídos de la literatura, y se calculó también el valor teórico de este cociente a partir de la longevidad, utilizando la expresión propuesta por Robertson (1979):

$$P/B = 10^{0,69732} * \text{longevidad}^{-0,7086}$$

Resultados

La figura 40 es la representación gráfica de la ecuación obtenida al ajustar una ecuación exponencial al peso seco en gramos (y) en función del diámetro del opérculo en mm (x).

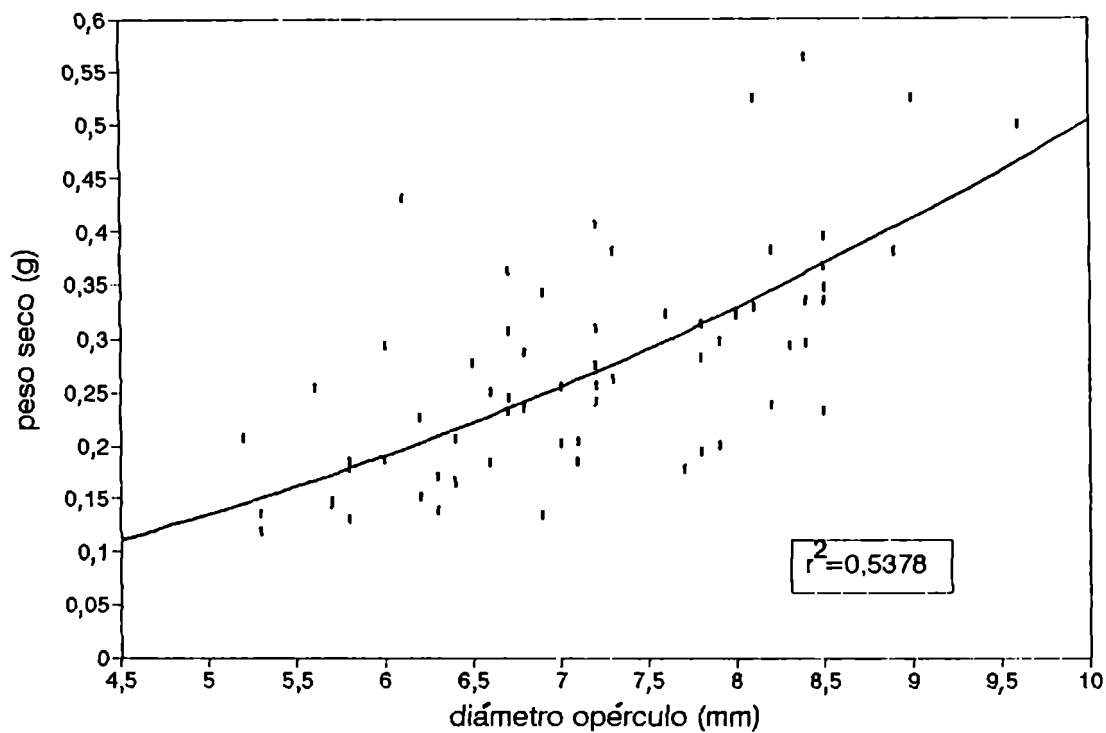


Fig. 40. Representación gráfica de la ecuación exponencial ajustada al peso seco en función del diámetro del opérculo. r^2 : coeficiente de determinación.

La ecuación obtenida es:

$$y = 6,348922 \cdot 10^{-3} * x^{1,898}$$

Con un coeficiente de determinación $r^2 = 0,5378$

En la tabla 26 se da el cálculo de la producción para la cohorte reclutada durante el verano de 1990-1991, la tabla 27 corresponde a la producción de la cohortes reclutada durante el verano de 1991-1992 y la tabla 28 es la correspondiente a los individuos censados durante la primer campaña.

Fecha	Tiempo desde el verano 1990-1991 t(años)	Peso medio individual \bar{w} (mg)	densidad Poblacional N ($n \text{ m}^{-2}$)	Biomasa Nw (mg m^{-2})	Densidad media en el periodo $1/2(N_t+N_{t1})$	Peso medio en el periodo $1/2(w_t+w_{t1})$	$-\Delta N$	$\Delta \bar{w}$	ΔP ($=N\Delta \bar{w}$)	$\Sigma \Delta P$
Oto 1991	0,25	42,234	1,103	46,582	-	-	-	-	-	-
Inv 1991	0,5	66,687	0,735	63,740	0,919	64,481	0,368	44,453	40,858	40,858
Pri 1991	0,75	105,726	0,735	77,740	0,735	96,207	0,000	19,039	13,999	54,857
Ver 1991-92	1	132,226	0,735	97,225	0,735	116,976	0,000	26,500	19,485	74,342
Oto 1992	1,25	145,154	0,735	106,731	0,735	138,690	0,000	12,928	9,506	83,848
Inv 1992	1,5	139,858	0,368	51,418	0,551	142,506	0,368	-5,296	-2,921	80,927
Pri 1992	1,75	150,451	0,368	55,313	0,368	145,155	0,000	10,593	3,694	84,622
Ver 1992-93	2	178,528	0,368	65,635	0,368	164,490	0,000	28,077	10,322	95,144
Oto 1993	2,25	178,528	0,368	65,635	0,368	178,528	0,000	0,000	0,000	95,144

Produccion total: $95,1 \text{ mg m}^{-2}$

Producción anual (P): $47,5 \text{ mg m}^{-2} \text{ año}$

Biomasa media (B): $70,0 \text{ mg}$

P/B: $0,68 \text{ año}$

Tabla 26. Producción de la cohorte reclutada durante el verano de 1990-1991.

Fecha	Tiempo desde el verano 1991-1992 t(años)	Peso medio individual \bar{w} (mg)	densidad Poblacional N ($n\ m^{-2}$)	Biomasa $N\bar{w}$ ($mg\ m^{-2}$)	Densidad media en el periodo $1/2(N_t+N_{t1})$	Peso medio en el periodo $1/2(w_t+w_{t1})$	$-\Delta N$	$\Delta\bar{w}$	ΔP ($=N\Delta\bar{w}$)	$\Sigma\Delta P$
Ver 1991-92	0	7,149	19,118	136,672	-	-	-	-	-	-
Oto 1992	0,25	60,942	18,382	1120,257	18,750	34,046	0,735	53,793	1008,619	1008,619
Inv 1992	0,5	78,008	18,382	1433,971	18,382	69,475	0,000	17,066	313,713	1322,332
Pri 1992	0,75	99,054	16,544	1638,761	17,463	88,531	1,838	21,046	367,531	1689,863
Ver 1992-93	1	129,276	13,235	1711,006	14,890	114,165	3,309	30,222	449,897	2139,860
Oto 1993	1,25	146,273	12,500	1828,412	12,868	137,775	0,735	16,997	218,711	2358,571
Inv 1993	1,5	167,699	8,824	1479,697	10,662	156,988	3,676	21,426	228,439	2587,010

Producción total: 2587,0 $mg\ m^{-2}$

Producción anual(P): 1724,6 $mg\ m^{-2}\ año$

Biomasa media (B): 1335,5 mg

P/B: 1,29 año

Tabla 27. Producción de la cohorte reclutada durante el verano de 1991-1992.

Fecha	Tiempo desde el invierno de 1990 t(años)	Peso medio individual \bar{w} (mg)	densidad Poblacional N ($n\ m^{-2}$)	Biomasa $N\bar{w}$ ($mg\ m^{-2}$)	Densidad media en el periodo $1/2(N_t+N_{t1})$	Peso medio en el periodo $1/2(w_t+w_{t1})$	$-\Delta N$	$\Delta\bar{w}$	ΔP ($=N\Delta\bar{w}$)	$\Sigma\Delta P$
Inv 1990	0	138,382	366,250	50682,408	-	-	-	-	-	-
Pri 1990	0,25	156,048	357,500	55787,160	361,875	147,215	8,750	17,666	6392,884	6392,884
Ver 1990-91	0,5	180,013	336,250	60529,371	346,875	168,031	21,250	23,865	8312,859	14705,743
Oto 1991	0,75	194,864	315,000	61382,160	325,625	187,439	21,250	14,851	4835,857	19541,600
Inv 1991	1	209,653	263,750	55295,979	299,375	202,259	51,250	14,789	4278,567	23821,167
Pri 1991	1,25	218,485	238,750	52183,294	251,250	214,069	25,000	8,832	2218,040	26040,207
Ver 1991-92	1,5	237,757	196,250	46659,811	217,500	228,121	42,500	19,272	4191,660	30231,867
Oto 1992	1,75	248,200	178,750	44365,750	187,500	242,979	17,500	10,443	1958,062	32189,929
Inv 1992	2	251,397	127,500	32053,118	153,125	249,789	51,250	3,197	489,541	32679,470
Pri 1992	2,25	267,971	85,000	22777,535	106,250	259,684	42,500	16,574	1760,988	34440,458
Ver 1992-93	2,5	277,030	68,750	19045,812	76,875	272,501	16,250	9,059	696,411	35136,869
Oto 1993	2,75	282,089	56,250	15867,506	62,500	279,560	12,500	5,059	316,188	35453,057
Inv 1993	3	282,282	35,000	9879,870	45,625	282,188	21,250	0,193	8,806	35461,863

Producción total: 35461,9 $mg\ m^{-2}$

Producción anual(P): 11820,6 $mg\ m^{-2}\ año$

Biomasa media(B): 40499,2 mg

P/B: 0,29 año

Tabla 28. Producción de los individuos censados durante la primera campaña.

En estas tablas, la columna III es el promedio del crecimiento registrado por cada individuo en el período considerado y la columna IV la cantidad de individuos presentes por m². Todas las demás columnas son cantidades derivadas de estas dos, y la manera de calcularlas está expresada en las tablas.

Cuando se grafica el peso medio individual en función de la edad, tanto para la cohorte reclutada durante el verano de 1990-1991 (Fig. 41), como para la reclutada en el verano de 1991-1992 (Fig. 42), se observa que para los individuos más jóvenes la tasa de incremento de peso es mayor que para los más viejos. En cuanto a la cantidad de sobrevivientes, en la fase bentónica no se puede identificar una edad en la cual la mortalidad sea mayor que en otra, evidenciando que no habría una edad crítica en cuanto a mortalidad en las clases de edad consideradas en este estudio (Figs. 41, 42 y 43).

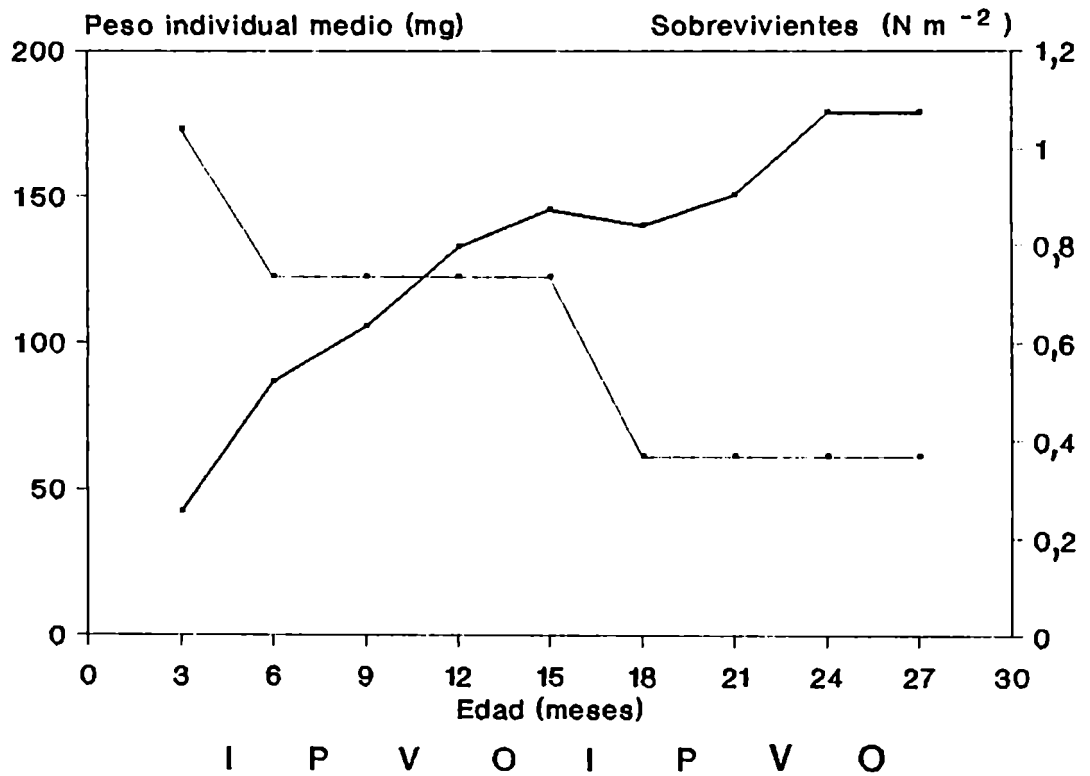


Fig. 41. Crecimiento en peso a partir de la tabla de producción de la cohorte reclutada durante el verano de 1990-1991. Se grafica también la cantidad de sobreviviente por unidad de superficie.

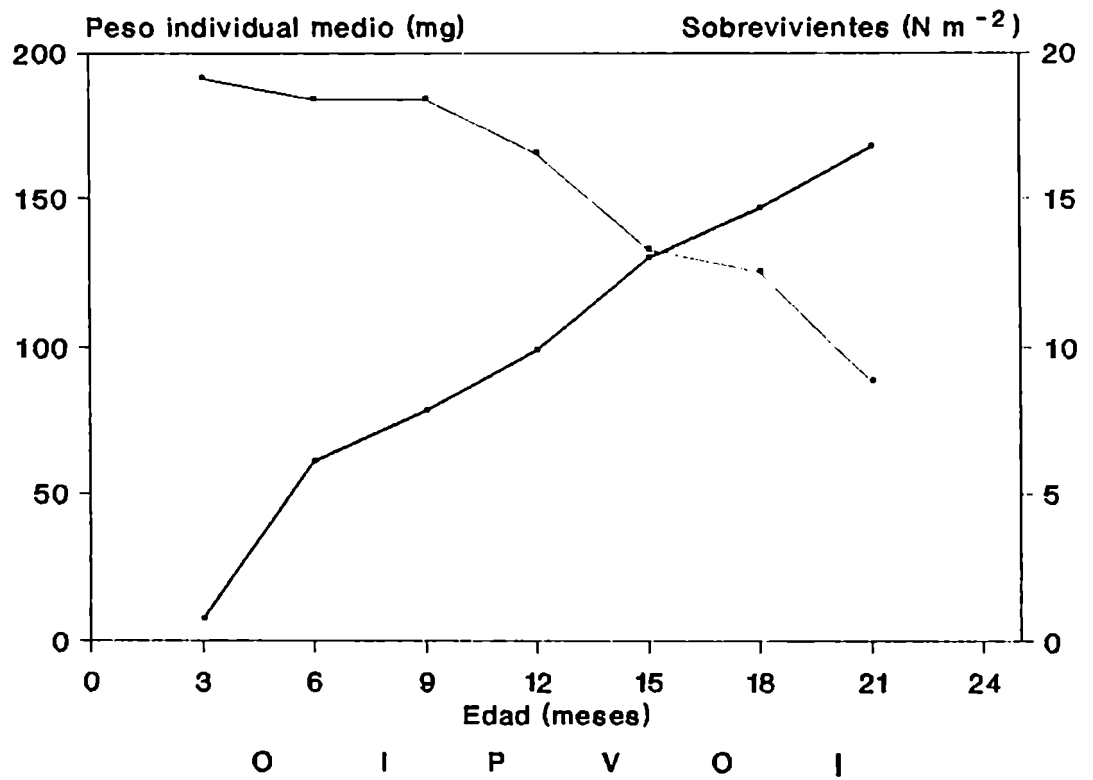


Fig. 42. Crecimiento en peso a partir de la tabla de producción de la cohorte reclutada durante el verano de 1991-1992. Se grafica también la cantidad de sobreviviente por unidad de superficie.

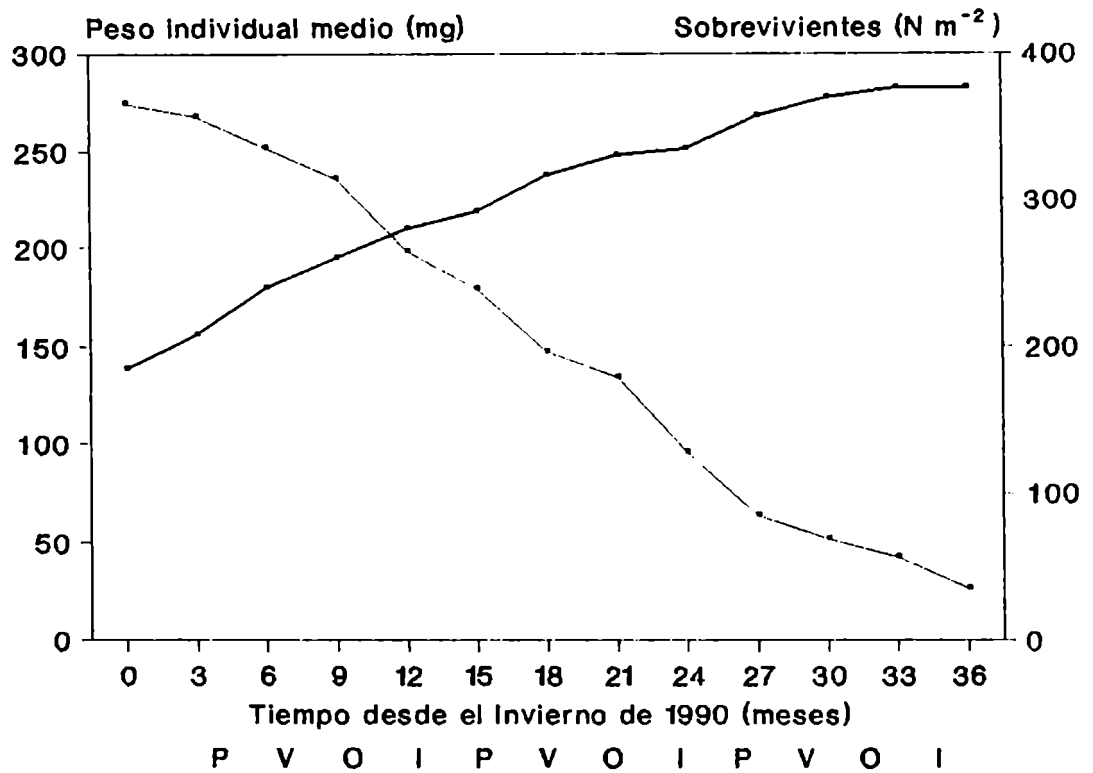


Fig. 43. Crecimiento en peso a partir de la tabla de producción de los individuos censados durante la primer campaña. Se grafica también la cantidad de sobreviviente por unidad de superficie.

En las figuras 44, 45 y 46, donde se representa el número de sobrevivientes por m² en función del peso medio, el área debajo de la curva representa la producción total.

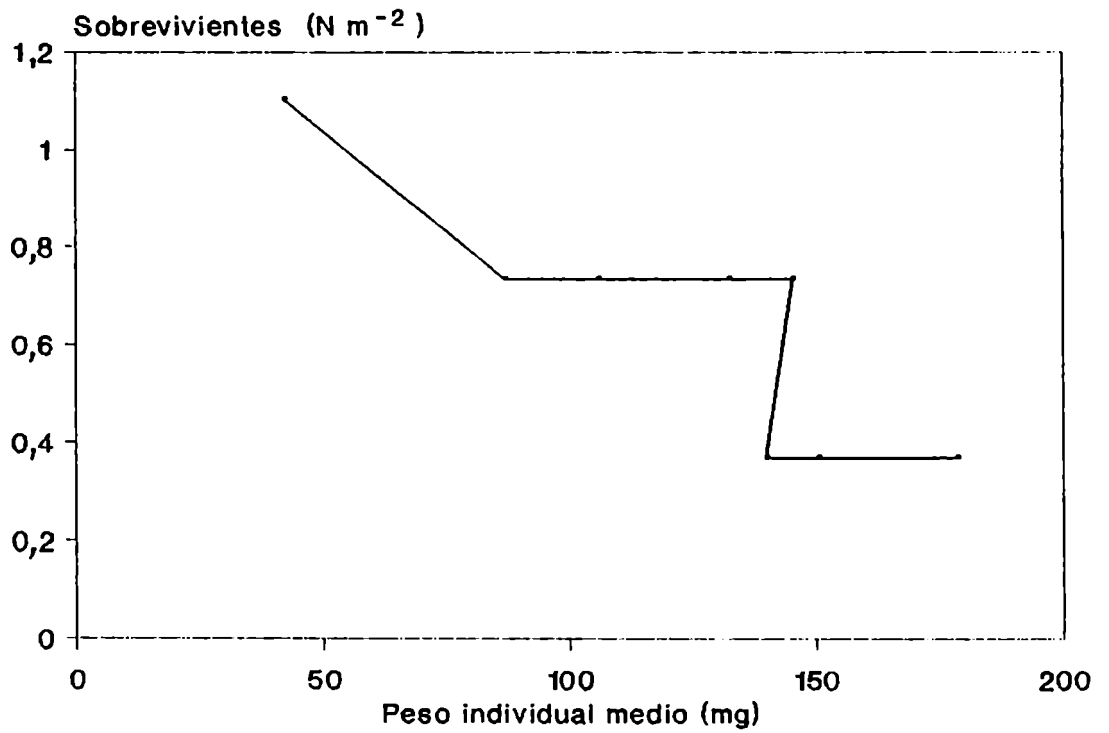


Fig. 44. Supervivencia en función del peso medio para la cohorte reclutada durante el verano de 1990-1991.

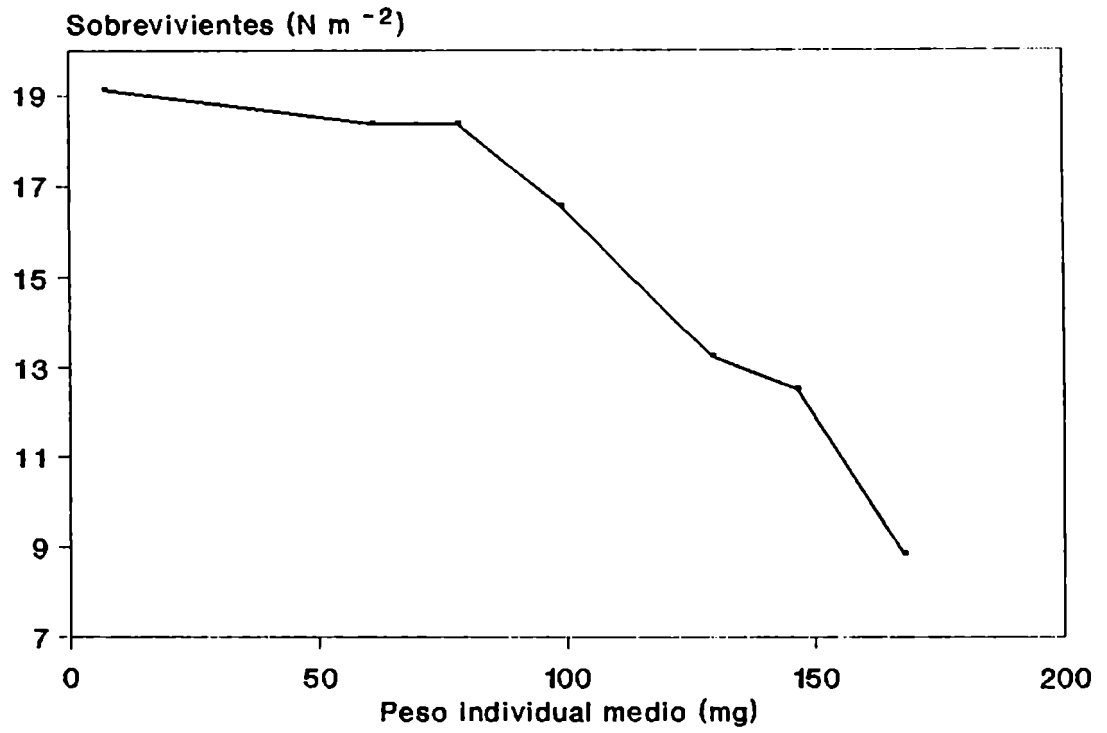


Fig. 45. Supervivencia en función del peso medio para la cohorte reclutada durante el verano de 1991-1992.

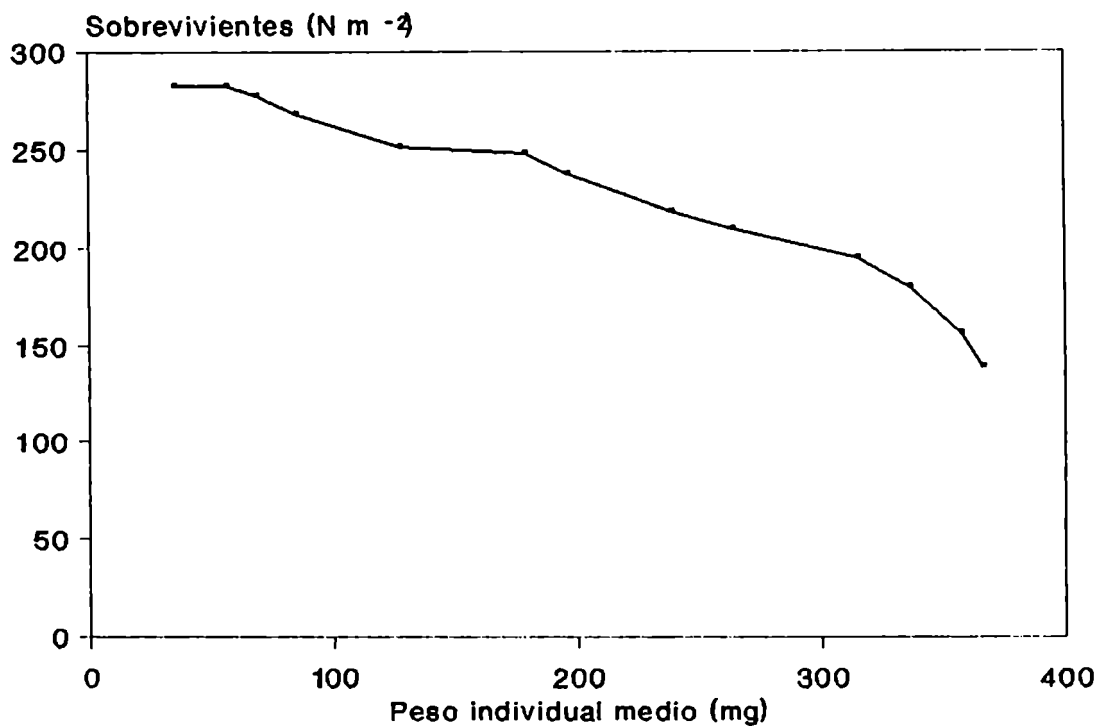


Fig. 46. Supervivencia en función del peso medio de los individuos censados durante la primer campaña.

En la tabla 29 se detalla la producción y el cociente P/B para diferentes taxa en varias localidades, así como también los valores de esos parámetros registrados en el presente trabajo.

El cociente P/B teórico calculado a partir de la expresión propuesta por Robertson (1979), considerando la longevidad máxima observada en este trabajo (5 años y medio) es: $P/B = 1,488$

Taxa	P	P/B	Localidad	Habitat	Autor
Annelida					
Polychaeta					
<i>Nephtys australiensis</i>	0,29	0,38	Westernport Bay, Australia	Intermareal	Robertson, 1979
<i>Nephtys hombergii</i>	7,34	1,86	Cornwall, Inglaterra	"	Warwick y Price, 1975
<i>Nephtys incisa</i>	9,34	2,16	Long Island Sound, EEUU	Submareal	Sanders, 1956
<i>Cistenoides gouldii</i>	1,70	1,94	"	"	Sanders, 1956
<i>Ampharete acutifrons</i>	0,12	4,58	"	"	Richards y Riley, 1967
<i>Ampharete acutifrons</i>	2,32	5,45	Cornwall, Inglaterra	Intermareal	Warwick y Price, 1975
<i>Heteromastus filiformis</i>	0,30	1,01	Northumberland, Inglaterra	80 m de profundidad	Buchanan y Warwick, 1974
<i>Ammotrypane aulogaster</i>	0,36	2,08	"	"	"
<i>Spiophanes kroyeri</i>	0,20	1,40	"	"	"
<i>Glycera rouxi</i>	0,19	0,37	"	"	"
<i>Chaetozone setosa</i>	0,05	1,28	"	"	"
<i>Terebellides stroemi</i>	3,37	2,31	Westernport Bay, Australia	Intermareal	Robertson, 1979
<i>Pectinaria hyperborica</i>	1,65	4,30	Bedford Basin Nova Scotia	50 m de profundidad	Peer, 1970
<i>Lumbrineris fragilis</i>	0,08	1,34	Northumberland, Inglaterra	80 m de profundidad	Buchanan y Warwick, 1974
<i>Arenicola marina</i>	4,99	0,95	Estuario del Grevelingen, Holanda	Intermareal	Wolff y de Wolf, 1977
<i>Neanthes virens</i>	9,04	1,60	Estuario del Thames Inglaterra	Intermareal	Kay y Brafiel, 1974
Mollusca					
Gastropoda					
<i>Littorina littorea</i>	3,52	0,53	Estuario del Thames Inglaterra	Intermareal	Kay y Brafiel, 1974
<i>Littorina irrorata</i>	8,12	0,81	Georgia, EEUU	marisma	Odum y Smalley 1959
<i>Littorina saxatilis</i>	3,25	4,11	Caleta de Peteswick Nova Scotia	Intermareal	Burke y Mann, 1974

CONTINUA...

Tabla 29. Cálculo de la producción anual (P) ($\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$) y de la tasa masa-específica de producción anual (P/B) para diferentes especies de invertebrados. Todos los datos se obtuvieron de la recopilación de Robertson (1979), excepto los datos referentes a *B. amphitrite*. I: cohorte reclutada durante el verano de 1990-1991, II: cohorte reclutada durante el verano de 1991-1992, III: individuos censados durante la primer campaña.

<i>Littorina lineata</i>	4,23	4,2	Florida, EEUU	Sustrato rocoso	Borkowski, 1974
<i>Littorina lineolata</i>	4,75	4,1	"	"	"
<i>Littorina ziczac</i>	3,20	5,15	"	"	"
<i>Nodilittorina tuberculata</i>	1,10	4,35	"	"	"
<i>Tectarius muricatus</i>	10,25	1,35	"	"	"
<i>Tegula funebris</i>	11,58	1,40	Washington, EEUU	Sust. rocoso intermareal	Paine, 1971
<i>Fissurella barbadensis</i>	10,16	4,10	Barbados	"	Hughes, 1971
<i>Cellana tramoserica</i>	2,46	0,90	Victoria, Australia	"	Parry, 1977
<i>Notoacmea petterdi</i>	3,60	0,66	"	"	Parry, 1977
<i>Patelloida alticostata</i>	0,40	0,73	"	"	"
<i>Siphonaria diemenensis</i>	6,20	1,17	"	"	"
<i>Patella peroni</i>	22,42	1,11	California, EEUU	Sust. rocoso submareal	"
<i>Acmaea scabra</i> Zona I	16,89	1,02	California, EEUU	Sust. rocoso intermareal	Sutherland, 1972
" Zona II	1,33	1,54	"	"	"
<i>Hydrobia ulvae</i>	10,7	1,46	Estuario del Grevelingen, Holanda	Inter y submareal	Wolff y de Wolf, 1977
Bivalvia					
<i>Mya arenaria</i>	2,66	0,48	Cornwall, Inglaterra	Intermareal	Warwick y Price, 1975
"	11,60	2,54	Caleta de Peteswick, Nueva Escocia	Intermareal	Burke y Mann, 1974
<i>Scrobicularia plana</i>	15,86	0,54	Gales, Reino Unido	Intermareal	Hughes, 1970
<i>Macoma balthica</i>	1,93	1,53	Caleta de Peteswick, Nueva Escocia	Intermareal	Burke y Mann, 1974
"	10,07	2,07	Ythan, Escocia	Sust. arenoso intermareal	Chambers y Milne, 1975
"	0,31	0,91	Cornwall, Inglaterra	Intermareal	Warwick y Price, 1975
"	0,99	0,81	Estuario del Grevelingen, Holanda	Inter y submareal	Wolff y de Wolf, 1977
<i>Dosinia elegans</i>	2,39	2,81	Florida, EEUU	Limo submareal	Moore y Lopez, 1970
<i>Abra nitida</i>	0,12	1,11	Northumberland, Inglaterra	80 m de profundidad	Buchanan y Warwick, 1974
<i>Mercenaria mercenaria</i>	8,96	0,32	Southampton, Inglaterra	Intermareal	Hibbert, 1976
<i>Venerupis aurea</i>	1,08	1,11	"	"	"
<i>Venerupis pullastra</i>	22,22	0,15	Oeste de Noruega	Sust. arenoso intermareal	Johannenssen, 1973
<i>Mytilus edulis</i>	298	1,02	Ythan, Escocia	"	Milne y Dunnert, 1972
<i>Modiolus demissus</i>	3,34	0,28	Georgia, EEUU	Marisma	Keunzler, 1961
<i>Crassostrea virginica</i>	826,4	2,01	South Carolina, EEUU	Marisma	Dame, 1976

CONTINUA...

<i>Cardium edule</i>	48,08	2,85	Estuario del Grevelingen, Holanda	Inter y submareal	Wolff y de Wolf, 1977
<i>Tellina deltoides</i>	2,35	1,42	Westernport Bay, Australia	Intermareal	Robertson, 1979
<i>Tellina martinicensis</i>	0,23	2,39	Florida, EEUU	Sust. arenoso submareal	Penzias, 1969
<i>Yoldia limatula</i>	3,21	2,28	Long Island Sound EEUU	Sust. arenoso submareal	Sanders, 1956
<i>Pandora gouldii</i>	6,13	1,99	"	"	"
<i>Theora lubrica</i>	4,30	4,08	Mar Interior, Japón	"	Mukai, 1974
<i>Chione cancellata</i>	17,8	0,83	Florida, EEUU	"	Moore y Lopez, 1969
<i>Vermetolpa micra</i>	5,27	3,20	Mar Interior, Japón	"	Mukai, 1974
<i>Pillucina neglecta</i>	1,95	3,98	"	"	"
<i>Nucula paulula</i>	1,05	3,51	"	"	"
<i>Cerastoderma edule</i>	0,21	0,24	Cornwall, Inglaterra	Intermareal	Warwick y Price, 1975
"	54,46	1,77	Southampton, Inglaterra	Intermareal	Hibbert, 1976
Arthropoda					
Crustacea					
Decapoda					
<i>Calocaris macandreae</i>	0,14	0,12	Northumberland, Inglaterra	80 m de profundidad	Buchanan y Warwick, 1974
<i>Callinassa australiensis</i>	11,22	3,93	Westernport Bay, Australia	Intermareal	Robertson, 1979
<i>Crangon septemspinosa</i>	0,52	3,82	Long Island Sound	Sust. arenoso submareal	Richards y Ripley, 1967
<i>Alpheus euprosyne</i>	1,72	2,70	Westernport Bay, Australia	Intermareal	Robertson, 1979
<i>Macrophthalmus latifrons</i>	4,49	3,21	"	"	"
<i>Palaemonetes pugio</i>	18,2	2,84	Rhode Island	Intermareal	Welsh, 1975
Amphipoda					
<i>Ampelisca brevicornis</i>	0,48	3,48	Helgoland Bight	mar adentro	Klein et al, 1975
Mysidacea					
<i>Neomysis americana</i>	0,04	3,6	Long Island Sound EEUU	Sust. arenoso submareal	Richards y Ripley, 1967
Echinodermata					
Asteroidea					
<i>Asterias forbesi</i>	0,75	2,64	Long Island Sound EEUU	Sust. arenoso submareal	Richards y Ripley, 1967

CONTINUA...

Echinoidea

<i>Brissopsis lyrifera</i>	0,11	0,30	Northumberland, Inglaterra	80 m de profundidad	Buchanan y Warwick, 1974
<i>Noira atropes</i>	3,67	1,0	Florida, EEUU	Sust. arenoso submareal	Moore y Lopez, 1966

Cirripedia

Balanus amphitrite

I	0,04	0,68	Punta Carballido Argentina	Intermareal	Este estudio
II	1,72	1,29	"	"	"
III	11,82	0,29	"	"	"

Discusión

En todos los casos considerados, la producción varía muchísimo, y se nota que al expresarse como cantidad de biomasa generada por los organismos por unidad de superficie en un año, este valor está muy influenciado por la cantidad de organismos considerados. Por esta razón la comparación directa de los valores de producción anual no tiene mucho sentido.

Más interesante es considerar la variación de la producción a lo largo del tiempo (Figuras 41, 42 y 43). Puede observarse, que como es de esperar a partir de los resultados del estudio de crecimiento y mortalidad, el peso individual medio varía inversamente al número de sobrevivientes para una determinada cohorte.

El otro punto de interés es considerar la evolución de la producción a lo largo del año. En las figuras 41, 42 y 43 puede observarse que el peso promedio de los organismos experimenta un aumento mayor durante los meses más cálidos y una disminución en el crecimiento durante la temporada invernal. Estos resultados son coherentes con los resultados obtenidos en el estudio del crecimiento.

Por otra parte se observa también el lógico descenso de la densidad (Figs. 41, 42 y 43) acentuado durante los los meses fríos.

En las figuras 44, 45 y 46 pueden observarse también los

cambios en la densidad de la población en función del peso medio, donde la curva obtenida representa la evolución de una cohorte hacia un estado compuesto por organismos más viejos y pesados.

La producción, como una medida de la generación de materia, varía mucho con la densidad de la población en estudio. Este hecho se ve reflejado perfectamente en la tabla 29. Por ejemplo, para una población muy densa de ostra americana (*Crassostrea virginica*) de Carolina del Sur la producción alcanza los 826 g m⁻² año⁻¹, mientras que para el misidaceo *Neomysis americana* la producción es de 0,04 g m⁻² año⁻¹. Esta diferencia en la producción está directamente relacionada con la densidad poblacional de estos dos componentes del macrobentos.

El efecto de la densidad se observa también en los resultados del presente trabajo, ya que la producción anual aumenta en relación directa con la densidad del grupo considerado en el cálculo de la producción (Tablas 26 a 28).

Debido a la gran dependencia de la producción con respecto a la densidad, es interesante comparar los valores de P/B con los resultados obtenidos por otros autores.

En teoría, se esperaría que cuando se incrementan las clases de edades consideradas para el cálculo de la producción, decrezca el valor de P/B (Robertson, 1979).

Los valores de P/B de las cohortes reclutadas durante los veranos de 1990-1991 y 1991-1992 son 0,68 y 1,29 año⁻¹ respectivamente, mientras que para los individuos censados

durante la primer campaña, el valor de P/B es mucho menor ($0,29 \text{ año}^{-1}$) y el cociente P/B teórico calculado teniendo en cuenta la longevidad máxima fué de $1,49 \text{ año}^{-1}$.

La diferencia en los valores de P/B para los diferentes casos considerados puede deberse, en primer lugar a que la población censada durante la primer campaña estaba compuesta por individuos con un rango de tamaño de 2,5 a 7,6 mm, mientras que los individuos componentes de la cohorte reclutada durante 1990-1991 van de 2 a 5,8 mm y en la cohorte reclutada durante el verano de 1991-1992 tiene un rango de tamaños de 1 a 6,5 mm), A esto debe sumarse que el grupo censado durante la primer campaña fué seguido durante 3 años completos, mientras que las cohortes reclutadas durante 1990-1991 y 1991-1992 fueron censadas 2 y 1,5 años respectivamente, con la consecuente diferencia en las edades de las diferentes cohortes.

Por otra parte, el valor de P/B teórico es mayor que los calculados para los tres casos considerados, aproximándose más al P/B calculado para la cohorte reclutada durante el verano de 1991-1992.

Si se considera que para la confección de la ecuación propuesta por Robertson (1979) no se tuvieron datos de producción en cirripedios, sino que fué deducida a partir de los datos provenientes de siete especies de poliquetos, 7 de crustáceos y 2 especies de equinoideos, la diferencia obtenida a partir de ambos métodos de cálculo de P/B no es grande.

Cuando se comparan los resultados propios con los extraídos de la bibliografía, se nota una gran variabilidad entre los cocientes P/B calculados por distintos autores para una misma especie en diferentes sitios de estudio (Tabla 29). Por ejemplo los cuatro estudios citados para *Macoma balthica* (Tabla 29) presentan un rango de P/B que va de 0,81 a 2,07.

Esta disparidad de resultados puede ser atribuida a la diferencia en la estructura de edades de las diferentes poblaciones estudiadas. La población de Nueva Escocia está compuesta por individuos más viejos que la población de Ythan (Robertson, 1979).

Como conclusión puede decirse que el cociente entre la producción y la biomasa (P/B) decrece con la edad, ya que los individuos más viejos tienen un peso individual alto y tasas de crecimiento muy bajas. O sea que aportan al cálculo de P/B una gran biomasa, pero con una baja producción anual. Esto debe tenerse en cuenta al realizar estudios de producción ya que pueden obtenerse valores diferentes ya sea que se estudie la producción de una cohorte desde su reclutamiento o de una población con una composición de edades desconocida.

En segundo lugar, la duración de los estudios es otro factor a tener en cuenta ya que, las tasas de crecimiento de los organismos y la producción dependen de la edad de los organismos considerados. Además, estos parámetros varían mucho con la

estación del año, siguiendo el ciclo de la temperatura
(Robertson, 1979; Banse y Mosher, 1980).

Resumen y Conclusiones

a) La pérdida de agua se acentúa a medida que aumenta el tiempo de exposición al aire. Luego de 48 h de exposición al aire, ésta es significativamente diferente de la experimentada a tiempos menores para las humedades relativas de 0% y 75-80%. Luego de este período de máxima pérdida de agua, se observa una mortalidad masiva en los individuos sometidos a 0% H.R. y del 60% para los correspondientes a 75-80% H.R. La falta de interacción entre la humedad relativa y el tiempo de exposición evidencia que estos dos factores actúan independientemente sobre la pérdida de agua.

b) El crecimiento en la parcela control fué significativamente superior al de la parcela de cambio de orientación al comienzo del experimento. No se encontraron diferencias significativas entre la mortalidad en la parcela control y la de cambio de orientación.

c) No se encontraron diferencias significativas en cuanto al crecimiento entre las parcelas control y la situada sobre sustrato horizontal. La sobrevida en la parcela horizontal fue mucho menor que en la parcela control, aunque las diferencias no fueron significativas, probablemente debido a la baja potencia de la prueba estadística utilizada.

d) La tasa de crecimiento de los individuos situados a un nivel más alto que su posición original fue significativamente menor que en la parcela control y se hace cero antes de transcurrido un año de efectuado el traslado. En cuanto a la supervivencia, ésta no difirió de la observada en la parcela control, e incluso un individuo sobrevivió a los de la parcela control. Esto se debería a que los individuos en la parcela de cambio de nivel no sufren el impacto de las olas.

e) El crecimiento en la parcela control fué significativamente superior al de la parcela situada en la zona de mejillín al comienzo del experimento.

A partir del invierno de 1992 se registró una alta mortalidad en esta parcela experimental, y la sobrevida arrojó diferencias significativas cuando se la comparó con la sobrevida en el control. Los individuos muertos en la zona de mejillín no aparecen cubiertos por *B. rodriguezii*, lo que evidencia que para analizar la relación entre *B. rodriguezii* y *B. amphitrite*, además de la competencia por el espacio, hay que tener en cuenta otros factores, como la disponibilidad de alimento en la interfase plancton-bentos.

f) Para los individuos recién asentados, y para los adultos luego de la época de reproducción, la primavera/verano es un período de crecimiento rápido. El crecimiento es mínimo durante la temporada fría. La tasa de crecimiento, disminuye año a año,

debido al envejecimiento de la población.

g) Los eventos de reclutamiento se registraron una sola vez al año, siempre durante el verano. Durante los cinco veranos en que se registró el reclutamiento existe una gran variación, y los reclutas representaron siempre una proporción muy pequeña del efectivo de la población. El reclutamiento más numeroso se registró durante el verano de 1991-1992 (65 reclutas que representan el 26% del total de individuos vivos en ese momento).

h) Durante los meses más fríos la mortalidad aumenta en relación directa a la rigurosidad de las condiciones climáticas. La cantidad de individuos encontrados muertos adheridos y los desprendidos en los meses fríos es aproximadamente igual, pero durante el verano la cantidad adheridos muertos es mucho menor.

i) La longevidad media para la cohorte reclutada durante el verano de 1990-1991 fue de 17,1 meses; el 60% de los individuos originales supera este valor y el 40% alcanza el doble de la longevidad media. La longevidad media de la cohorte reclutada durante el verano de 1991-1992 es de 19,9 meses, pero el 38% de los individuos sobrepasa esa edad, y el 18% llega con vida a los 33 meses. La longevidad máxima observada fue de 5 años y medio.

j) Tanto la supervivencia como la esperanza de vida disminuyen con la edad, no evidenciándose en la etapa sésil una edad crítica en cuanto a mortalidad. En estos organismos la mortalidad más grande ocurriría en la fase larval planctónica.

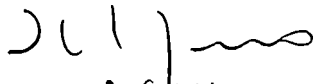
k) La producción disminuye con la edad, es mayor durante los meses más cálidos y disminuye durante la temporada invernal.

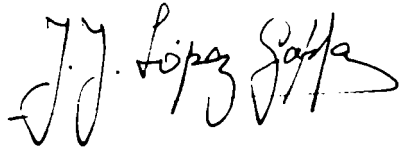
l) El cociente entre la producción y la biomasa (P/B) decrece a medida que la población envejece, ya que los individuos más viejos tienen un peso individual alto y tasas de crecimiento pequeñas.

De todo lo expuesto se concluye que durante los últimos años los reclutamientos han fracasado, provocando una franca declinación de la población. Esta tendencia se evidencia si se tiene en cuenta que al comienzo del estudio se censaron 398 individuos, y en la última campaña sólo 15, o sea el 3,7% de la cantidad original.

Esta población está regulada principalmente por el reclutamiento y los disturbios físicos, siendo mucho menos importantes la depredación o la competencia intraespecífica.

A menos que ocurra nuevamente un reclutamiento exitoso, como el que le dió origen, la población de *B. amphitrite* en Punta Carballido se encamina lentamente hacia su extinción.


JAVIER D. CALCANO


Dr. JUAN LOPEZ GAPPA

Bibliografía

- Amor, A., M.F. López Armengol, A.M. Iñiguez Rodríguez y L.P. Traversa. 1991. Intertidal endolithic fauna and its relationship to the mineralogical, physical and chemical characteristics of the substrate. *Mar. Biol.* 111: 271-280.
- Anderson, D.T. y A.J. Southward. 1987. Cirral activity of barnacles. En: *Barnacle Biology*. A. J. Southward (ed). Balkema, Rotterdam pp 135-174.
- Banse, K y S. Mosher. 1980. Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecol. Monogr.* 50: 355-379.
- Barnes, H. 1956. The growth rate of *Chthamalus stellatus* (Poli). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 35: 355-361.
- Barnes, H. 1961. Variation of the seasonal growth rate of *Balanus balanoides* with special reference to the presence of endogenous factors. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 46: 227-228.
- Barnes, H. 1971. Organic production by *Elminius modestus* Darwin in an enclosed basin. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 6: 79-82.
- Barnes, H. y M. Barnes. 1957. Resistance to desiccation in intertidal barnacles. *Science* 126: 358.

- Barnes, H. y M. Barnes. 1962. The growth rate of *Elminius modestus* (Crust. Cirripedia) in Scotland. Int. Revue Ges. Hydrobiol. 47: 481-486.
- Barnes, H., D.M. Finlayson y J. Piatigorsky. 1963. The effect of desiccation and anaerobic conditions on the behaviour of three common cirripedes. J. An. Ecol. 32: 233-252.
- Barnes, H. y H.T. Powell. 1953. The growth of *Balanus balanoides* (L.) and *B. crenatus* Brug. under varying conditions of submersion. J. Mar. Biol. Ass. UK. 32: 107-128.
- Barnes, H. y H.T. Powell. 1954. *Onchidoris fusca* (Muller), a predator of barnacles. J. An. Ecol. 23: 361-363.
- Barnes, H. y R. Read. 1970. The behaviour on impactation by solids of some common cirripedes and relation to their normal habitat. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 5: 70-87.
- Barnes, R.D. 1963. Invertebrate zoology. Sanders College Publishing. Orlando. 893 pp.
- Bastida, R. y G. Brankevich. 1980. Estudios ecológicos preliminares sobre las comunidades incrustantes de Puerto Quequén (Argentina). En: Proc. Fifth Int. Congr. Marine Corrosion and Fouling, Mar. Biol. Barcelona pp 113-138.

- Bastida, R. y G. Brankevich. 1981. Estudios ecológicos sobre las comunidades incrustantes de Puerto Quequén (Argentina). I. Características del microfouling. Cidepint-Anales 1981: 199-232.
- Bastida, R. y G. Brankevich. 1982. Estudios ecológicos sobre las comunidades incrustantes de Puerto Quequén (Argentina). II. Características del macrofouling. Cidepint-Anales 1982: 157-193.
- Bastida, R., A. Capezzani y M.R. Torti. 1971. Fouling organisms in the port of Mar del Plata (Argentina). I. *Siphonaria lessoni* ecological and biometric aspects. Mar. Biol. 10: 297-307.
- Bertness, M.D. 1989. Intraspecific competition and facilitation in a northern acorn barnacle population. Ecology 70: 257-268.
- Bertness, M.D., S.D. Gaines, E.G. Stephens y P.O. Yund. 1992. Components of recruitment in populations of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 156: 199-215.
- Bourget, E. 1977. Shell structure in sessile barnacles. Nat. Can. 104: 281-323.

- Bourget, E. 1980. Barnacle shell growth and its relationship to environmental factors. En: Skeletal growth of aquatic organisms. Biological records of environmental change. D.C. Rhoads y R.A. Lutz (eds). Plenum Press, New York pp 469-491.
- Bourget, E. 1987. Barnacle shell: composition, structure and growth. En: Barnacle Biology. A.J. Southward (ed). Balkema, Rotterdam pp 267-285.
- Bourget, E. y D.J. Crisp. 1975. Early changes in the shell form of *Balanus balanoides* (L.) J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 17: 221-237.
- Brankevich, G., R. Bastida y C. Lemmi. 1988. A comparative study of biofouling settlements in different sections of Necochea Power Plant (Quequén Port, Argentina). Biofouling 1: 113-135.
- Brankevich, G., R. Bastida y D. Martínez. 1984. Ecological aspects of marine fouling at the Necochea Power Plant (Puerto Quequén, Argentina). En: Proc. Sixth Int. Congr. Marine Corrosion and Fouling, Mar. Biol. Athens pp 567-583.

- Brankevich, G., R. Bastida y D. Martínez. 1985. Estudios ecológicos sobre las comunidades incrustantes de la central eléctrica Necochea (Puerto Quequén, Argentina). Cidepint-Anales: 175-239.
- Brusca, C.B. y G.J. Brusca. 1990. Invertebrates. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. 922 pp.
- Burnett, L., 1988. Physiological responses to air exposure: acid-base balance and the role of branchial water stores. Am. Zool. 28: 125-135.
- Burrows, M.T. 1988. The comparative biology of *Chthamalus stellatus* (Poli) and *Chthamalus montagui* Southward. Ph.D. thesis. Univ. of Manchester, Inglaterra.
- Buss, L. 1980. Bryozoan overgrowth interactions - The interdependence of competition for space and food. Nature 281: 475-477.
- Caffey, H.M. 1983. The partitioning of spatial and temporal variation in settlement and recruitment of the intertidal barnacle *Tesseropora rosea*. Ph.D. thesis. Univ. of Sidney, Australia.
- Caffey, H.M. 1985. Spatial and temporal variation in settlement and recruitment of intertidal barnacles. Ecol. Monogr. 55: 313-332.

- Clare, A.S., S.C. Ward, D. Rittschof, y K.M. Wilbur. 1994. Growth increments of the barnacle *Balanus amphitrite* Darwin (Cirripedia). J. Crust. Biol. 14: 27-35.
- Connell, J.H. 1956. A study of some factors which determine the density and survival of natural populations of the intertidal barnacle *Balanus balanoides* (L.) Ph.D. thesis. Univ. of Glasgow, Escocia.
- Connell, J.H. 1961a. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology 42: 710-723.
- Connell, J.H. 1961b. Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. Ecol. Monogr. 31: 61-104.
- Connell, J.H. 1970. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several species of *Thais*. Ecol. Monogr. 40: 49-78.
- Connell, J.H. 1974. Field experiments in marine ecology. En: Experimental marine ecology. R.N. Mariscal (ed). Academic Press, New York pp 21-54.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. Science 199: 1302-1310.

- Connell, J.H. 1985. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 93: 11-45.
- Crisp, D.J. 1960. Factors influencing growth rate in *Balanus balanoides*. *J. An. Ecol.* 29: 95-116.
- Crisp, D.J. 1984. Energy flow measurements. En: Methods for the study of marine benthos. N.A. Holme y A.D. Mc Intyre (eds). Blackwell, Oxford, pp 284-372.
- Crisp, D.J. y H. Barnes. 1954. The orientation and distribution of barnacles at settlement with particular reference to surface contour. *J. An. Ecol.* 23:142-162.
- Crisp, D.J. y E. Bourget. 1985. Growth in barnacles. *Adv. Mar. Biol.* 22: 199-245.
- Crisp, D.J. y B. Patel. 1961. The interaction between breeding and growth rate in the barnacle *Elminius modestus* Darwin. *Limnol. Oceanogr.* 6: 105-115.
- Daniel, W.W. 1978. Applied nonparametric statistics. Houghton Mifflin Company. Boston. USA. 503 pp.
- Darwin, C. 1854. A monograph of the sub-class Cirripedia. Ray Soc., London 684 pp.

- 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.
- Dayton, P.K. 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.* 45: 137-159.
- Deevey, E.S. 1947. Life tables for natural populations of animals. *Quart. Rev. Biol.* 22: 283-314.
- de Fur, P.L., 1988. Systemic respiratory adaptations to air exposure in intertidal decapod crustaceans. *Am. Zool.* 28: 115-124.
- Delafontaine, M.T. y B.N. Flemming. 1989. Physical factors in barnacle community structure: a conceptual model. *Sci. Mar.* 53: 405-410.
- de Wolf, P. 1973. Ecological observations on the mechanisms of dispersal of barnacle larvae during planktonic life and setting. *Neth. J. Sea Res.* 6: 1-129.
- Dungan, M.L. 1985. Competition and the morphology, ecology, and evolution of acorn barnacles: an experimental test. *Paleobiology.* 11: 165-173.

- Dye, A.H. 1992. Recruitment dynamics and growth of the barnacle *Tetraclita serrata* on the east coast of Southern Africa. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 35: 167-178.
- Dye, A.H. 1993. Aspects of the population dynamics of *Chthamalus dentatus* (Crustacea: Cirripedia) on the Transkei coast of Southern Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 13: 25-32.
- Fairweather, P.G. 1988. Consequences of supply side ecology: manipulating the recruitment of intertidal barnacles affects the intensity of predation upon them. *Biol. Bull.* 175: 349-354.
- Farrell, T.M. , D. Brancher y J. Roughgarden. 1991. Cross-shelf transport causes recruitment to intertidal populations in central California. *Limnol. Oceanogr.* 36: 279-288.
- Felgenhauer, B.E. y L.G. Abele. 1983. Branchial water movement in the grapsid crab *Sesarma reticulatum* Say. *J. Crust. Biol.* 3: 187-195.
- Foster, B.A. 1971. On the determinants of the upper limit of intertidal distribution of barnacles (Crustacea, Cirripedia). *J. An. Ecol.* 40: 33-84.
- Foster, B.A. 1987. Barnacle ecology and adaptation. En: *Barnacle Biology*. A. J. Southward (ed). Balkema, Rotterdam. pp 113-133.

- Fuller, J.L. 1946. Season of attachment and growth of sedentary marine organisms at Lamoine, Maine. *Ecology* 27: 150-158.
- Gaines, S., S. Brown, y J. Roughgarden. 1985. Spatial variation in larval concentration as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle *Balanus glandula*. *Oecologia* 67: 267-272.
- Gaines, S. y J. Roughgarden. 1985. Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 82: 3707-3711.
- Gaines, S. y J. Roughgarden. 1987. Fish in offshore kelp forests affect recruitment to intertidal barnacle populations. *Science* 235: 397-512.
- Gómez Simes, E. 1993. *Balanus glandula* Darwin, 1854 (Cirripedia; Operculata) en los golfos Nuevo y San José, Chubut, Argentina. *Res. Jorn. Nac. Cienc. Mar '93*. pp 93.
- Hatton, H. 1938. Essais de bionomie explicative sur quelques espèces intercotidales d'algues et d'animaux. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco* 17: 241-348.
- Hines, A.H. 1978. Reproduction in three species of intertidal barnacles. Ph.D. thesis. Univ. of California, EEUU.

- Jones, M.B. y M.J. Simons. 1982. Habitat preferences of two estuarine burrowing crabs *Helice crassa* Dana (Grapsidae) and *Macrophthalmus hirtipes* Jacquinot (Ocypodidae). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 56: 63-85.
- Kaestner, A. 1970. Invertebrate Zoology. Interscience Publishers. New York, USA. 523 pp.
- Kaufmann, K.W. 1981. Fitting and using growth curves. Oecologia 49: 293-299.
- Kendall, M.A., R.S. Bowman y P. Williamson. 1982. Settlement patterns, density and stability in the barnacle *Balanus balanoides*. Neth. J. Sea Res. 16: 119-126.
- Lang, W. 1977. The barnacle larvae of North Inlet, South California (Cirripedia: Thoracica). Ph.D. thesis. Univ. of South Carolina, EEUU.
- Lee, H. y W.G. Ambrose Jr. 1989. Life after competitive exclusion: an alternative strategy for a competitive inferior. Oikos 560: 424-427.
- López Gappa, J.J., A. Tablado y N.H. Magaldi. 1990. Influence of sewage pollution on a rocky intertidal community dominated by the mytilid *Brachidontes rodriguezii*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 63: 163-175.

- López Gappa, J.J., A. Tablado y N.H. Magaldi. 1993. Seasonal changes in an intertidal community affected by sewage pollution. *Environ. Pollut.* 82: 157-165.
- Luquet, C.M., P. Ford, E.M. Rodríguez, M. Ansaldo y V. Stella. 1992. Ionic regulation patterns in two species of estuarine crabs. *Com. Biol.* 10: 315-325.
- Luquet, C.M. y J.A. Calcagno. 1993. Breathing strategies and desiccation tolerance of two intertidal crabs *Uca uruguayensis* y *Chasmagnatus granulata* (Crustacea, Brachyura). Inédito.
- Malusa, J.R. 1983. The reproductive ecology of two species of rocky intertidal barnacles. M.S. thesis, San Diego State Univ. EEUU.
- Malusa, J.R. 1986. Life history and environment in two species of intertidal barnacles. *Biol. Bull.* 170: 409-428.
- Menge, B.A y J.P. Sutherland. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation competition and temporal heterogeneity. *Am. Nat.* 110: 351-369.
- Menge, B.A y J.P. Sutherland. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *Am. Nat.* 130: 730-757.

- Minchinton, T.E. y R.E. Scheibling. 1993. Free space availability and larval substratum selection as determinants of barnacle population structure in a developing rocky intertidal community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 95: 233-244.
- Monterosso, B. 1932. Studi cirripedologici. VI. Esperienze e considerazioni sulla sopravvivenza di *Chthamalus stellatus* Ranzani in olio di vaseline. *Atti Accad. Gioenia*, Ser. 5: 1-9.
- Moore, H.B. 1933. Changes of orientation of a barnacle after metamorphosis. *Nature* 132: 696.
- Moore, H.B. 1934. The biology of *Balanus balanoides*. I. Growth rate and its relation to size, season and tidal level. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 19: 851-868.
- Moore, H.B. 1935. The biology of *Balanus balanoides* IV. Relation to environmental factors. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 20: 279-307.
- Mori, K. 1989. Population system of the intertidal barnacle, *Chthamalus challengerii* Hoek. Dr. Thesis, Kyushu Univ. Japón. 199 pp.

- Navarrete, S.A. y J.C. Castilla. 1990. Barnacle walls as mediators of intertidal mussel recruitment: effects of patch size on the utilization of space. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 68: 113-119.
- Newman, W.A. 1954. Some ecological considerations on barnacles of the San Francisco Bay estuarine system. M.A. thesis. Univ. of California, EEUU.
- Newman, W.A. 1967. On physiology and behaviour of estuarine barnacles. *Proc. Symp. Crust. Part III. Mar. Biol. Assoc. India.* pp 1038-1066.
- Newman, W.A. y S.M. Stanley. 1981. Competition wins out overall: reply to Paine. *Paleobiology.* 7: 561-569.
- Olivier, S.R., A. Escofet, J.M. Orensanz, S.E. Pezzani, A.M. Turro y M.E. Turro. 1966a. Contribución al conocimiento de las comunidades bénticas de Mar del Plata. I. El litoral rocoso entre Playa Grande y Playa Chica. *An. Comn. Invest. Cient. Prov. B. Aires* 7: 185-206.
- Olivier, S.R, I.K. de Paternoster y R. Bastida. 1966b. Estudios biocenóticos en las costas de Chubut (Argentina). I. Zonación biocenológica de Puerto Pardelas (Golfo Nuevo). *Bol. Inst. Biol. Mar.* 10: 1-74.

- Osman, R.W. 1977. The establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecol. Monogr.* 47: 37-63.
- Otway, N.M. y A.J. Underwood. 1987. Experiments on orientation of the intertidal barnacle *Tesseropora rosea* (Krauss). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 105: 85-106.
- Paine, R.T. 1963. Ecology of the brachiopod *Glottidia pyramidata*. *Ecol. Monogr.* 33: 187-213.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100: 65-75.
- Paine, R.T. 1981. Barnacle ecology: is competition important? The forgotten roles of disturbance and predation. *Paleobiology* 7: 553-560.
- Paine, R.T. 1984. Ecological determinism in the competition for space. *Ecology.* 65: 1339-1348.
- Palmer, R.A. 1990. Predator size, prey size, and the scaling of vulnerability: hatching gastropods vs barnacles. *Ecology* 71: 759-775.
- Penchaszadeh, P.E. 1973. Ecología de la comunidad del mejillín (*Brachydontes rodriguezii* d'Orb.) en el mediolitoral rocoso de Mar del Plata (Argentina): el proceso de recolonización. *Physis, B. Aires, Secc. A.* 32: 51-64.

- Pentcheff, N.D. 1991. Resistance to crushing from wave-borne debris in the barnacle *Balanus glandula*. Mar. Biol. 110: 399-408.
- Pomerat, C.M. y E.R. Reiner. 1942. The influence of surface angle and of light on the attachment of barnacles and other sedentary organisms. Biol. Bull. 82: 14-25.
- Pomerat, C.M. y C.M. Weiss. 1946. The influence of texture and composition of surface on the attachment of sedentary marine organisms. Biol. Bull. 91: 57-65.
- Pyenfinch, K.A. 1948. Notes on the biology of cirripedes. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 27: 464-503.
- Rabinovich, J.E. 1980. Introducción a la ecología de poblaciones animales. Compañía Editorial Continental, S.A. México. 313 pp.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Can. 191: 382 pp.
- Ringuelet, R.A., A. Amor, N.H. Magaldi y R. Pallares. 1961. Estudio ecológico de la fauna intercotidal de Puerto Deseado en febrero de 1961 (Santa Cruz, Argentina). Physis 23: 35-53.

- Robertson, A.I. 1979. The relationship between production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia* 38: 193-202.
- Roughgarden, J., S.D. Gaines y S.W. Pacala. 1987. Supply side ecology: the role of physical transport processes. En: *Organization of communities. Past and present.* J.H.R. Gee y P.S. Giller (eds). pp 491-518.
- Roughgarden, J., S.D. Gaines y H. Possingham. 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science*, 241: 1397-1560.
- Roughgarden, J., Y. Iwasa y C. Baxter. 1985. Demographic theory for an open marine population with space-limited recruitment. *Ecology* 66: 409-422.
- Roughgarden, J., T. Pennington y S. Alexander. 1994. Dynamics of the rocky intertidal zone with remarks on generalization in ecology. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 343: 79-85.
- Roughgarden, J., T. Pennington, D. Stoner, S. Alexander y K. Miller. 1991. Collisions of upwelling fronts with the intertidal zone: the cause of recruitment pulses in barnacle populations in central California. *Acta Oecol.* 12: 1-17.
- Sanford, E., D. Bermudez, M.D. Bertness y S. Gaines. 1994. Flow, food supply and acorn barnacle population dynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 104: 49-62.

- Schnack, J.A., A. Gonzalez y A.L. Estevez. 1983. Estadísticos vitales en especies argentinas del género *Latrodectus* Walckenaer (Araneae, Therididae). I *Latrodectus mirabilis* Holmberg. Neotrópica. 29: 141-152.
- Scioscia, C.L. 1990. La subfamilia *Dendryphantinae* (Salticidae, Araneae) en la República Argentina. Estudios comparativos sobre *Metaphidipus odiosus*, *Bryantella smaragdus* y *Dendryphantes patagonicus*. Tesis de doctorado, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1981. Biometry (2nd.Edn). W.H.Freeman & Co., New York, U.S.A. 859 pp.
- Sousa, W.P. 1980. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. Ecol. Monogr. 49: 227-254.
- Sousa, W.P. 1984. Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. Ecology 65: 1918-1935.
- Spivak, E. y S.G. L'Hoste. 1976. Presencia de cuatro especies de *Balanus* en la costa de la Pcia. de Buenos Aires. Distribución y aspectos ecológicos. Edición preliminar a cargo de los autores. 13 pp.

- Stanley, S.M. y W.A. Newman. 1980. Competitive exclusion in evolutionary time: the case of the acorn barnacles. *Paleobiology* 6: 173-183.
- Steel, R.G.D y J.H. Torrie. 1980. Principles and procedures of Statistics. A biometrical approach. Mc Graw-Hill Inc, New York. 622 pp.
- Stotz, W. 1988. Competencia por espacio del cirripedio *Elminius kingii* Gray, 1831 en el estuario del Río Lingue (39° 24' S), Chile. *Invest. Mar. Valparaiso* 16: 31-40.
- Sutherland, J.P. 1990. Recruitment regulates demographic variation in a tropical intertidal barnacle. *Ecology* 71: 955-972.
- Tablado, A., J.J. López Gappa y N.H. Magaldi. 1994. Growth of the pulmonate limpet *Siphonaria lessoni* (Blainville) in a rocky intertidal area affected by sewage pollution. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 175: 211-226.
- Thomas, F.I.M. 1987. The hot and cold of life rocks: determinants of body temperature in the northern rock barnacle *Semibalanus balanoides*. Ph.D. thesis. Brown Univ. EEUU.

- Underwood, A.J. y E.J. Denley. 1984. Paradigms, explanations, and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores. En: Ecological communities: Conceptual issues and the evidence. D.R. Strong. Jr., D. Simberloff, L.G. Abele y A.B. Thistle (eds). Princeton University Press. Princeton, pp 151-180.
- West, T.L. 1982. Growth and development in the larvae of *Balanus eburneus* Gould (Cirripedia: Thoracica). Ph.D. thesis. Duke Univ. Beaufort, EEUU.
- Wethey, D.S. 1979. Demographic variation in intertidal barnacles. Dissertation. University of Michigan. Ann Arbor. EEUU.
- Wethey, D. 1983. Intrapopulation variation in growth of sessile organisms: natural populations of the intertidal barnacle *Balanus balanoides*. Oikos 40: 14-23.
- Wisely, B. y R.A.P. Blick, 1964. Seasonal abundance of first stage nauplii in 10 species of barnacles at Sydney. Aust. J. Mar. Freshw. Res. 15: 162-71.
- Wolcott, T.T. 1976. Uptake of soil capillary water by ghost crabs. Nature 264: 756-757.
- Yamaguchi, M. 1975. Estimating growth parameters from growth rate data. Problems with marine sedentary invertebrates. Oecologia. 20: 321-332.

Zullo, V.A. 1979. Marine flora and fauna of the northeastern United States. Arthropoda: Cirripedia. NOAA Technical Report NMFS Circular 425. pp 1-29.