

Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**Estructura y dinámica de una comunidad
dominada por el mitílido *Brachidontes rodriguezii*
(d'Orbigny, 1846) en la zona intermareal de
Quequén y Necochea (Provincia de Buenos Aires)**

**Tesis para optar al título de Doctor de la Universidad de
Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas**

Autor

Mariana Laura Adami

Directores

Dr. Juan López Gappa

Dr. José R. Dadon

**Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino
Rivadavia”**

Buenos Aires, 2005

1. Resumen

Estructura y dinámica de una comunidad dominada por el mitílido *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) en la zona intermareal de Quequén y Necochea (Provincia de Buenos Aires)

El presente estudio se realizó en Quequén y Necochea, en donde las comunidades intermareales rocosas están dominadas por el mitílido *Brachidontes rodriguezii*. Se comparó la producción de *B. rodriguezii* en sustratos con distinta pendiente en la zona intermareal. La producción fue significativamente mayor en sustratos horizontales que en verticales. El porcentaje de reclutas fue alto durante todo el año, siendo mayor en sustratos horizontales que en verticales. Experimentos de recolonización de cuadrados desnudos permitieron observar que la comunidad tardó más de 2,5 años en recuperar su fisonomía. *B. rodriguezii* favoreció el desarrollo de la rodoficea *Porphyra* cf. *leucosticta*. Los parches desnudos fueron recolonizados mayoritariamente por individuos que migraron desde parches adyacentes y en menor medida por reclutas provenientes del plancton. *B. rodriguezii* desplaza competitivamente a la rodoficea *Corallina officinallis* o a algas rojas y pardas incrustantes, dependiendo del nivel intermareal. La comunidad asociada a *B. rodriguezii* presentó diferencias significativas en su estructura entre localidades y entre sustratos horizontales y verticales. Se determinó una mayor producción de la fauna asociada a *B. rodriguezii* en los sustratos verticales que en los horizontales y una diversidad mínima durante primavera solamente en superficies horizontales. Mediante un experimento de exclusión se estudió el efecto del forrajeo de la lapa *Siphonaria lessoni* sobre la comunidad del mejillinar, comprobándose que este herbívoro regula la biomasa de las algas epibiontes de *B. rodriguezii*.

Palabras claves: *Brachidontes rodriguezii*, intermareal rocoso, sucesión, herbivoría, dinámica espacial y temporal.

2. Abstract

Structure and dynamics of a community dominated by the mytilid *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) in the intertidal zone of Quequén and Necochea (Buenos Aires Province)

The present study was performed at Quequén and Necochea, where rocky intertidal communities are dominated by the mytilid *Brachidontes rodriguezii*. Production of *B. rodriguezii* was compared between intertidal substrata with different slopes. Production was significantly higher in horizontal than in vertical substrata. The percentage of recruits was high throughout the year, and was higher in horizontal than in vertical substrata. Succession on experimentally denuded quadrats showed that the community took more than 2.5 years to recover its natural appearance. *B. rodriguezii* favoured the development of the red alga *Porphyra* cf. *leucosticta*. The experimental quadrats were colonized mainly by individuals migrated from neighbouring patches, while planktonic recruitment was less important. Depending on intertidal level, *B. rodriguezii* outcompetes the red alga *Corallina officinalis* or encrusting red and brown algae. The community associated to *B. rodriguezii* showed significant differences in structure between localities and between horizontal and vertical substrata. A higher production of the fauna associated to this mussel was found in vertical than in horizontal substrata. Diversity reached a significant minimum during spring only in horizontal surfaces. An exclusion experiment designed to analyze the effect of the foraging activity of the limpet *Siphonaria lessoni* on the mussel community showed that this herbivore regulates the biomass of the algae living on *B. rodriguezii*.

Key words: *Brachidontes rodriguezii*, rocky intertidal, succession, herbivory, spatial and temporal dynamics.

A Bianca

3. Agradecimientos

Agradezco al CONICET por haberme financiado todos estos años de trabajo.

Agradezco al Dr. Edgardo Romero, Director del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” por haberme dado un lugar de trabajo confortable.

A Juan López Gappa por sus aportes y consejos desde lo académico durante todos estos años, a Alejandro Tablado por sus críticas y su gran paciencia. A José Dadon por sus sugerencias durante todo el desarrollo de este estudio. A María del Carmen Fonalleras por su colaboración en el campo.

A Néstor Landoni por ayudarme con la granulometría del sedimento, a Ana Mercado por su gran creatividad en el diseño gráfico.

A Luis Capozzo, director de la Estación Hidrobiológica de Puerto Quequén (MACN), por haberme permitido utilizar las instalaciones durante las campañas de muestreo. A Alicia Sodor por su ayuda desinteresada frente al microscopio.

A Mariano López Gappa por el programa BASIC de aleatorización utilizado al comienzo de este trabajo.

Al arquitecto José Ganga por facilitarme los datos ambientales de la Estación Davis ubicada en el Consorcio de Gestión de Puerto Quequén.

Especialmente a Adrián y Bianca por acompañarme en este desafío cotidiano.

A todos mis compañeros de la División Invertebrados por contenerme con su increíble calidez durante todo este tiempo.

Tabla de contenidos

1. RESUMEN.....	2
2. ABSTRACT.....	3
3. AGRADECIMIENTOS.....	5
4. INTRODUCCIÓN GENERAL	8
4.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	14
4.2 DETERMINACIÓN DEL ÁREA MÍNIMA DE MUESTREO.....	22
5. DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DE LA POBLACIÓN DE B. RODRIGUEZII.....	24
5.1. INTRODUCCIÓN.....	24
5.2. METODOLOGÍA.....	26
5.2.1. <i>Diseño del muestreo</i>	26
5.2.2. <i>Análisis de los datos</i>	28
5.3. RESULTADOS.....	29
5.3.1. <i>Producción de B. rodriguezii</i>	29
5.3.2. <i>Distribución de frecuencias de talla de B. rodriguezii</i>	32
5.3.3. <i>Análisis de las tallas máximas de B. rodriguezii</i>	38
5.4. DISCUSIÓN.....	39
6. SUCESIÓN EN SUSTRATOS INTERMAREALES DENUDADOS ARTIFICIALMENTE.....	46
6.1. INTRODUCCIÓN.....	46
6.2. METODOLOGÍA.....	49
6.2.1. <i>Diseño del muestreo</i>	49
6.2.2. <i>Análisis de los datos</i>	52
6.3. RESULTADOS.....	53
6.3.1. <i>Efecto de la presencia de B. rodriguezii sobre el alga epibionte P. cf. leucosticta</i>	53
6.3.2. <i>Análisis de distribución de frecuencia de tallas de B. rodriguezii</i>	54
FEBRERO 1991.....	55
JUNIO 1991.....	56
JULIO 1991.....	56
AGOSTO 1991.....	56
SEPTIEMBRE 1991.....	57
OCTUBRE 1991.....	57
NOVIEMBRE 1991.....	57
DICIEMBRE 1991.....	58
6.3.3. <i>Recolonización de sustratos denudados artificialmente</i>	59
6.3.4. <i>Generación de parches de sustrato descubierto</i>	64
6.3.5. <i>Efecto de la exclusión de B. rodriguezii en la competencia por el sustrato</i>	72
6.4. DISCUSIÓN.....	78
7. DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DE LA COMUNIDAD ASOCIADA A B. RODRIGUEZII	84
7.1. INTRODUCCIÓN.....	84
7.2. METODOLOGÍA.....	86
7.2.1. <i>Diseño del muestreo</i>	86

7.2.2. <i>Análisis de los datos</i>	86
7.3. RESULTADOS.....	89
7.3.1. <i>Análisis del sedimento</i>	89
7.3.2. <i>Análisis de la riqueza específica, diversidad y producción</i>	91
7.3.3. <i>Análisis de la estructura de la comunidad asociada a B. rodriguezii</i>	96
7.4. DISCUSIÓN.....	101
8. EFECTO DEL FORRAJE DE LA LAPA PULMONADA SIPHONARIA LESSONI SOBRE LA COMUNIDAD ASOCIADA A B. RODRIGUEZII.....	106
8.1. INTRODUCCIÓN.....	106
8.2. METODOLOGÍA.....	112
8.2.1. <i>Diseño del muestreo</i>	112
8.2.2. <i>Análisis de los datos</i>	115
8.3. RESULTADOS.....	116
8.3.1. <i>Análisis del sedimento</i>	116
8.3.2. <i>Análisis de la metodología</i>	118
8.3.3. <i>Efecto del forrajeo sobre la composición de especies</i>	120
.....	120
8.4. DISCUSIÓN.....	126
9. BIBLIOGRAFÍA.....	131

4. Introducción general

El desarrollo teórico de los estudios sobre ecología de bentos marino ha pasado por diversas etapas en las que se enfatizó inicialmente la importancia de los procesos de competencia, disturbios físicos y depredación. Entre los trabajos clásicos en donde se analizaba en detalle el rol de estos factores pueden mencionarse los de Paine (1966), Dayton (1971), Connell (1975) y Menge (1976), entre otros. Los trabajos de Underwood y Denley (1984) y Gaines y Roughgarden (1985) produjeron un cambio en los paradigmas imperantes hasta ese momento, permitiendo comprender la importancia del reclutamiento en ambientes costeros e integrando este factor a los modelos que intentan explicar y predecir la dinámica de las comunidades bentónicas.

Entre las contribuciones extranjeras más importantes al conocimiento de la ecología de poblaciones de mitílidos y su rol estructurador de las comunidades intermareales pueden mencionarse las de Seed (1976), Suchanek (1978, 1985), Paine y Levin (1981) y Seed y Suchanek (1992).

Dayton (1971, 1975) demostró que para los organismos marinos sésiles, en la mayoría de los casos el espacio es un recurso limitante y la competencia por el mismo sería la causa de que estas comunidades estén organizadas en jerarquías de dominancia.

Las hipótesis que se plantean en el presente trabajo están estrechamente ligadas a las incógnitas que analizaron estos autores y se enmarcan en la teoría desarrollada a lo largo de todos estos estudios.

En la Argentina, las primeras contribuciones al conocimiento de las comunidades bentónicas estudiaron la estructura y zonación intermareal, tanto en la provincia de Buenos Aires (Olivier *et al.*, 1966a; Olivier y Penchaszadeh, 1968) como en Patagonia (Ringuelet *et al.*, 1962; Olivier *et al.*, 1966b). Posteriormente y hasta la actualidad, en nuestro país se han seguido publicando trabajos referidos a la ecología de los mejillinares (Penchaszadeh, 1973; Otaegui y Zaixso, 1974;

Zaixso y Pastor, 1977; Zaixso *et al.*, 1994; Scelzo *et al.*, 1996; López Gappa *et al.*, 1990, 1993).

Entre los antecedentes sobre la ecología de comunidades de mitílidos intermareales en la provincia de Buenos Aires merece destacarse el trabajo de Penchaszadeh (1973), quien además de describir la estructura de la comunidad intermareal y analizar los procesos de recolonización de superficies desnudas experimentalmente en sustratos cuarcíticos, comenta su relación con las distintas pendientes del sustrato y la cantidad de sedimento retenido en la matriz del mejillinar. Existe también una tesis de doctorado inédita referida a la ecología de los mejillinares del litoral bonaerense (Nugent, 1989).

En la Patagonia, Zaixso (2000) destacó que entre los factores más importantes que regulan la distribución y estructura de las poblaciones de mitílidos se encuentran el nivel, la pendiente y el tipo de sustrato dominante.

Las especies que componen las comunidades bentónicas en el puerto de Quequén y los cambios estacionales en su abundancia sobre paneles artificiales se conocen gracias a los trabajos de Bastida y Brankevich (1980, 1981, 1982) y Brankevich *et al.* (1984, 1988).

Elías (1992, 2002) y Elías y Bremec (1994) han publicado estudios sobre poliquetos bonaerenses y su relación con fenómenos de enriquecimiento orgánico. Bremec (1992) resume todas las investigaciones sobre bentos en Argentina hasta esa fecha. La ecología de la comunidad intermareal de las restingas de tosca cercanas a Quequén ha sido estudiada por López Gappa *et al.* (1990, 1993). Si bien Tablado *et al.* (1994) y López Gappa *et al.* (1996) han analizado distintos aspectos de la biología y ecología de poblaciones del principal herbívoro intermareal, la lapa pulmonada *Siphonaria lessoni* (Blainville, 1824), no se ha estudiado en particular el efecto de la exclusión de este gastrópodo sobre la comunidad asociada a *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846).

En el estudio de las comunidades rocosas en la zona intermareal se debe tener en cuenta la diversidad, la abundancia, la distribución de sus miembros, la disponibilidad de recursos, los disturbios físicos y la interacción con otras especies, sin olvidar el azar (Calcagno, 1995).

Dentro de las comunidades intermareales de sustratos duros, las dominadas por mitílidos ocupan un lugar predominante por su recubrimiento espacial, por su biomasa y porque su compleja estructura facilita la acumulación de sedimentos que generan nuevos nichos para especies infaunales que de otro modo no existirían o no podrían ser tan abundantes a este nivel.

Los ambientes intermareales de las costas rocosas ofrecen varias ventajas prácticas para su estudio:

- El tiempo que transcurre desde que se reclutan los primeros individuos hasta el desarrollo de una comunidad madura es corto.
- Las manipulaciones experimentales son relativamente fáciles de hacer.
- La zona de muestreo es muy accesible.

En este estudio la comunidad intermareal se encuentra dominada por el molusco bivalvo *B. rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) (Fig. 4.1). Esta especie pertenece a la familia Mytilidae Rafinesque, 1815, orden Mytiloida Férussac, 1822. Junto con *Perumytilus purpuratus* (Lamarck, 1819), son los mitílidos más comunes en sustratos rocosos intermareales de la costa argentina.

La distribución de *B. rodriguezii* abarca desde Rio Grande do Sul (Brasil) hasta el Golfo Nuevo (Chubut, Argentina) (Rios, 1970).

Fig. 4.1. Vista externa e interna de las valvas de *B. rodriguezii*



En este estudio se analizarán diversos aspectos de la dinámica y la estructura temporal y espacial de la comunidad intermareal dominada por *B. rodriguezii*, con el propósito de responder a las siguientes preguntas:

- ¿La producción de *B. rodriguezii* varía estacionalmente y espacialmente?
- ¿El reclutamiento de *B. rodriguezii* se produce durante todo el año?
- ¿Cuál es la distribución de frecuencias de tallas de *B. rodriguezii*, y qué procesos la estarían produciendo?
- ¿La presencia de *B. rodriguezii* facilita el reclutamiento o desarrollo de alguna especie epifaunal?
- ¿Los parches de sustrato desnudo que se producen después de un disturbio se pueblan con individuos de *B. rodriguezii* que se reclutan desde el plancton, o con ejemplares juveniles desprendidos de la comunidad adyacente?
- ¿Cuándo tiempo tarda en recuperarse la comunidad de *B. rodriguezii* después de un disturbio?
- ¿La dinámica de los disturbios (generación de parches de sustrato desnudo) en la comunidad rocosa intermareal dominada por *B. rodriguezii* presenta variaciones estacionales? Si es así, ¿están relacionadas con algún factor ambiental?

- ¿Es *B. rodriguezii* un competidor dominante? Si es así, ¿a qué especies desplaza en la zona intermareal?
- ¿Cuál es la diversidad y la riqueza específica de la comunidad intermareal asociada a *B. rodriguezii*?
- ¿Existen diferencias a distintas escalas espaciales en la estructura de la comunidad asociada a *B. rodriguezii*?
- ¿Existen diferencias en la estructura de la comunidad asociada a *B. rodriguezii* según la pendiente del sustrato?
- ¿El desarrollo de organismos epibiontes de *B. rodriguezii* se encuentra controlado por la actividad de forrajeo del principal herbívoro, la lapa pulmonada *S. lessoni*?
- ¿La macrofauna e infauna asociadas a *B. rodriguezii* se encuentran controladas por la actividad del forrajeo de la lapa *S. lessoni*?

4.1 Área de estudio

El área de estudio comprende dos extensos ambientes intermareales. Uno de ellos es denominado localmente Punta Carballido, está ubicado 4 km hacia el este de Puerto Quequén ($38^{\circ} 34' 05''$ S, $58^{\circ} 38' 30''$ W) y de aquí en adelante será llamado Quequén (Fig. 4.2). Se encuentra influenciado por las aguas del río Quequén Grande, presentando características salobres con oscilaciones esporádicas de sus valores de salinidad, que dependen de la dirección de los vientos. Presenta valores entre 26,8 y 34,4 psu y sólo durante algunos episodios puede alcanzar 26 psu (Fig. 4.3a). En trabajos previos realizados en la misma zona (López Gappa *et al.*, 1990) se registraron valores entre 24,1 y 24,4 psu.

La zona intermareal de Quequén consiste en un sustrato rocoso compuesto por plataformas de loess, separadas de un acantilado costero de 7 a 8 metros de altura por una angosta playa de arena (López Gappa *et al.*, 1990). La costa rocosa está organizada en plataformas, separadas por desniveles de 40-60 cm, visibles durante la bajamar. El primero de éstos divide a la zona intermareal en dos niveles y el segundo indica aproximadamente el comienzo de la zona submareal (Calcagno, 1995).

La zona intermareal descubierta durante la bajamar oscila entre 40 y 70 m en sentido horizontal, perpendicularmente a la costa (López Gappa *et al.* 1990).

Allí, el área de muestreo está localizada a 350 m de una descarga cloacal. La comunidad intermareal esta dominada por *B. rodriguezii*, desapareciendo por completo en la vecindad de la descarga y recuperando sus valores de cobertura normal a los 150 m de la misma (López Gappa *et al.*, 1990, 1993).

La otra área de muestreo está ubicada aproximadamente 8 km hacia el oeste de la ciudad de Necochea, cercana a la zona llamada Las Grutas, ($38^{\circ} 37' 20''$ S, $58^{\circ} 49' 30''$ W) y en adelante será llamada Necochea (Fig. 4.2). Está alejada de la

influencia del estuario y presenta valores de salinidad normales para un área marina (33 psu).

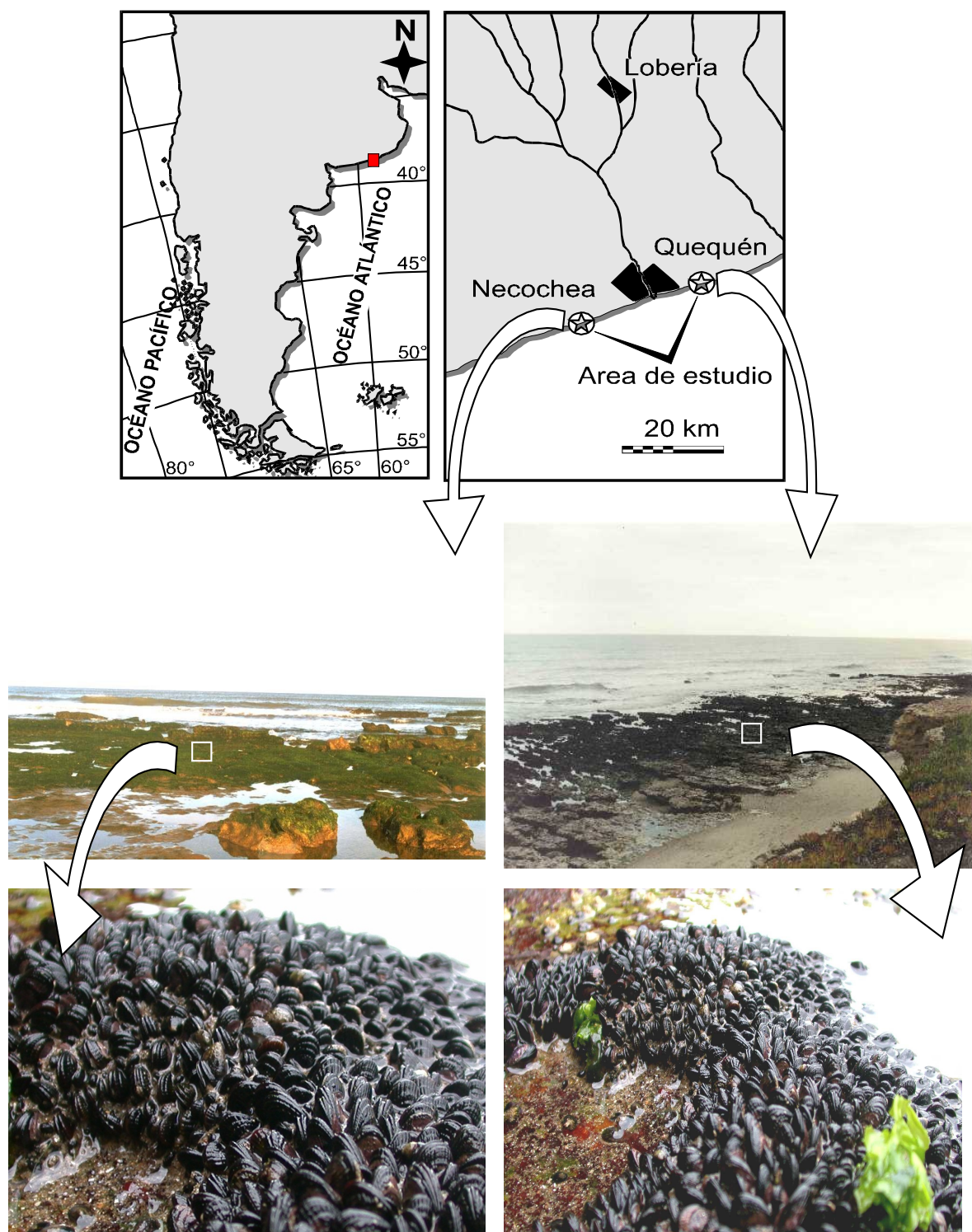
La zona intermareal de la localidad de Necochea consiste en un extenso afloramiento de loess interrumpido a veces por playas de arena. Presenta el mismo tipo de sustrato que Quequén, pero posee una extensa playa (100 m) que termina en un acantilado de 1 a 10 metros, al borde del camino costero.

El sustrato es una roca sedimentaria compacta, cementado a veces por carbonato de calcio cristalino, con dureza y color variable. En algunos sectores es frágil, poco consolidado y puede disgregarse manualmente. En otros es más sólido y puede romperse sólo con un martillo (Amor *et al.*, 1991).

Las mareas son semidiurnas, con desigualdades diurnas, donde la amplitud máxima es de 1,74 metros y la amplitud media es de 1,03 metros (www.hidro.gov.ar/Oceanografia/Tmareas).

Tanto Quequén como Necochea están expuestas a una fuerte acción del oleaje. Los vientos en esta zona tienen dirección variable, llegando a una velocidad máxima de 100 km.h⁻¹ (Fig. 4.3e).

Fig. 4.2. Área de estudio. En las fotos inferiores se observan parches compuestos de mejillín y su comunidad asociada.



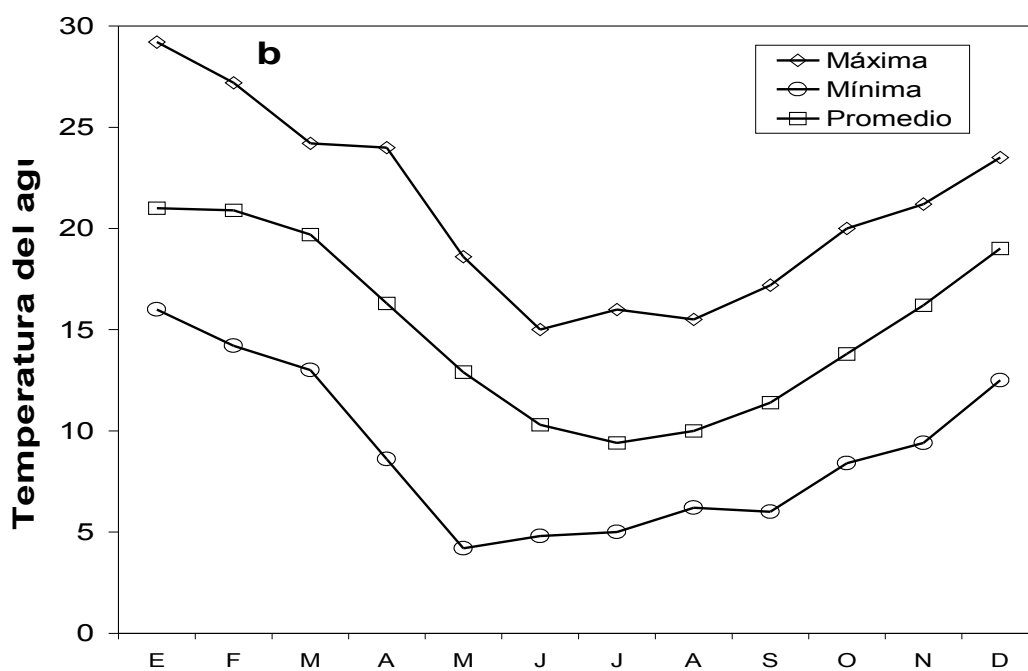
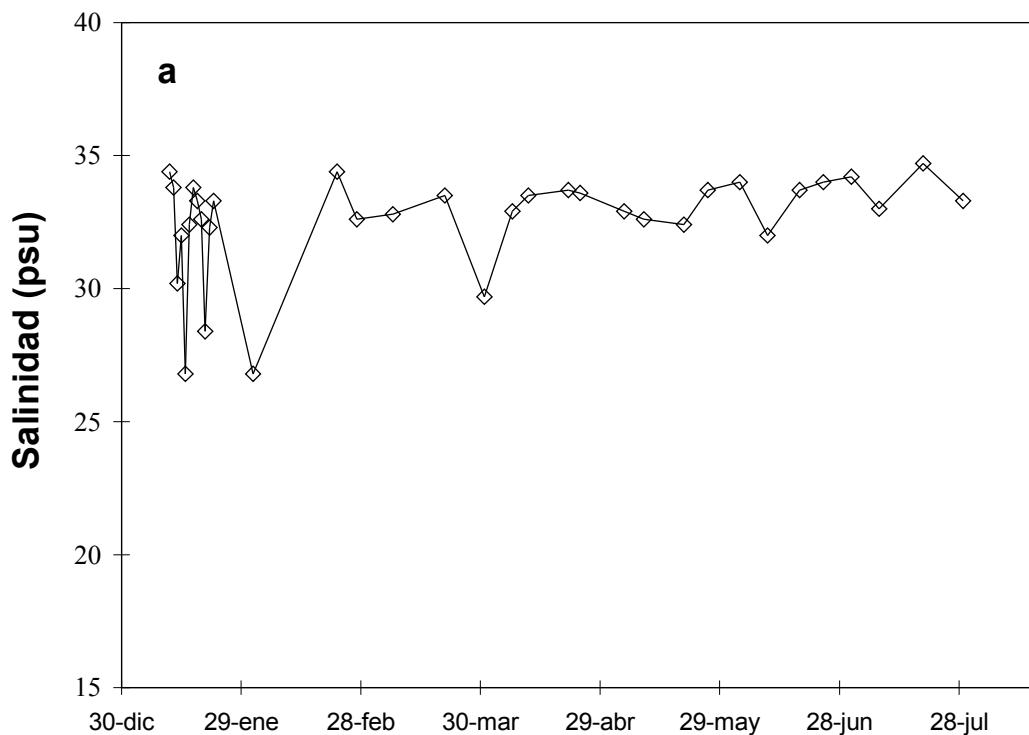
El área sufre frecuentes temporales del sudeste, también llamados sudestadas, cuyo viento y oleaje puede durar varios días. El clima es típicamente marino templado (Isla y Ferrante, 1997).

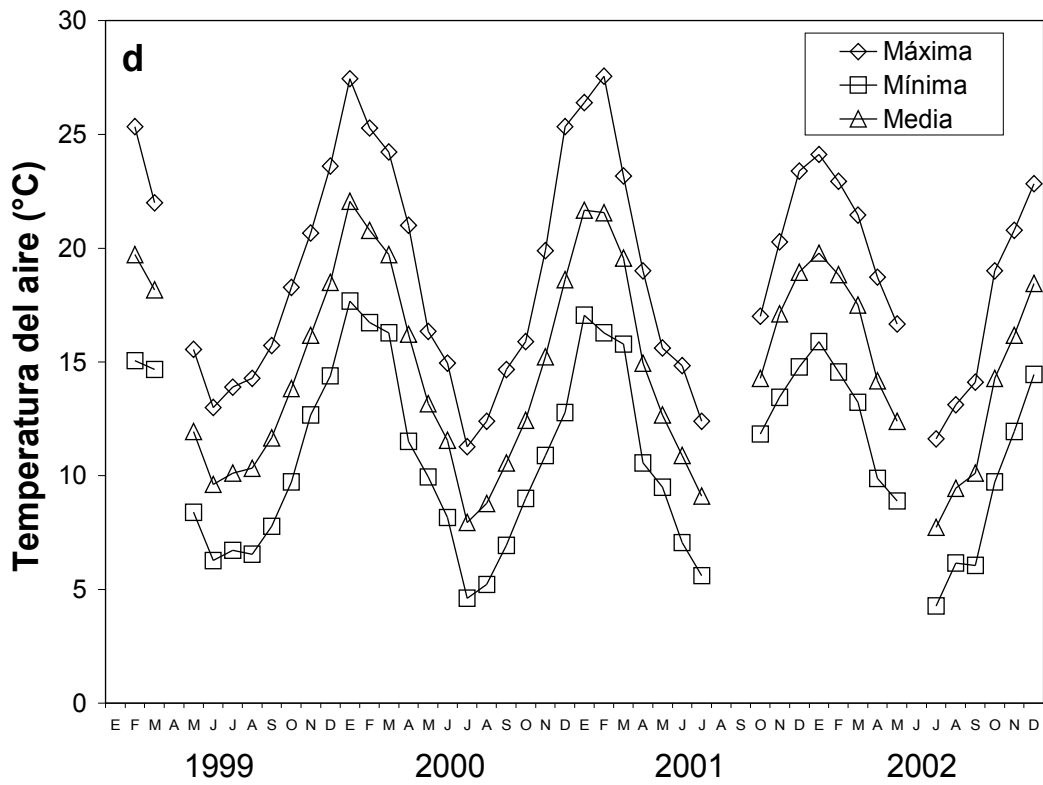
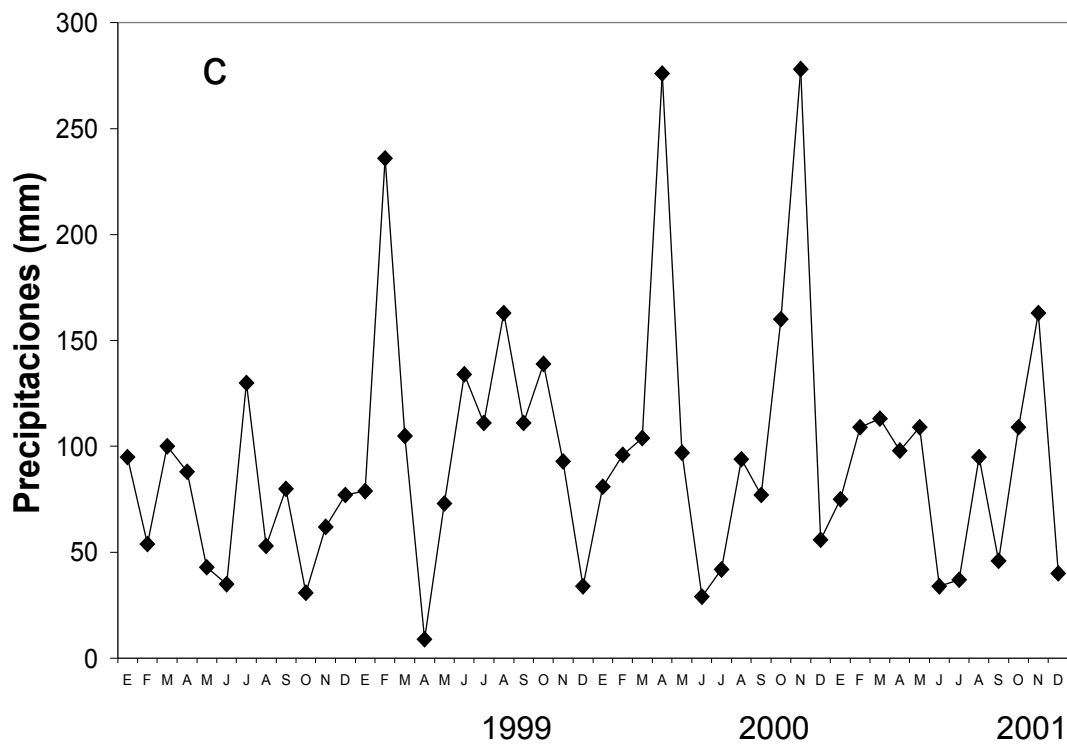
Quequén presenta una pendiente de 1,2 %, mientras que en Necochea la inclinación del sustrato es menor a 0,001% .

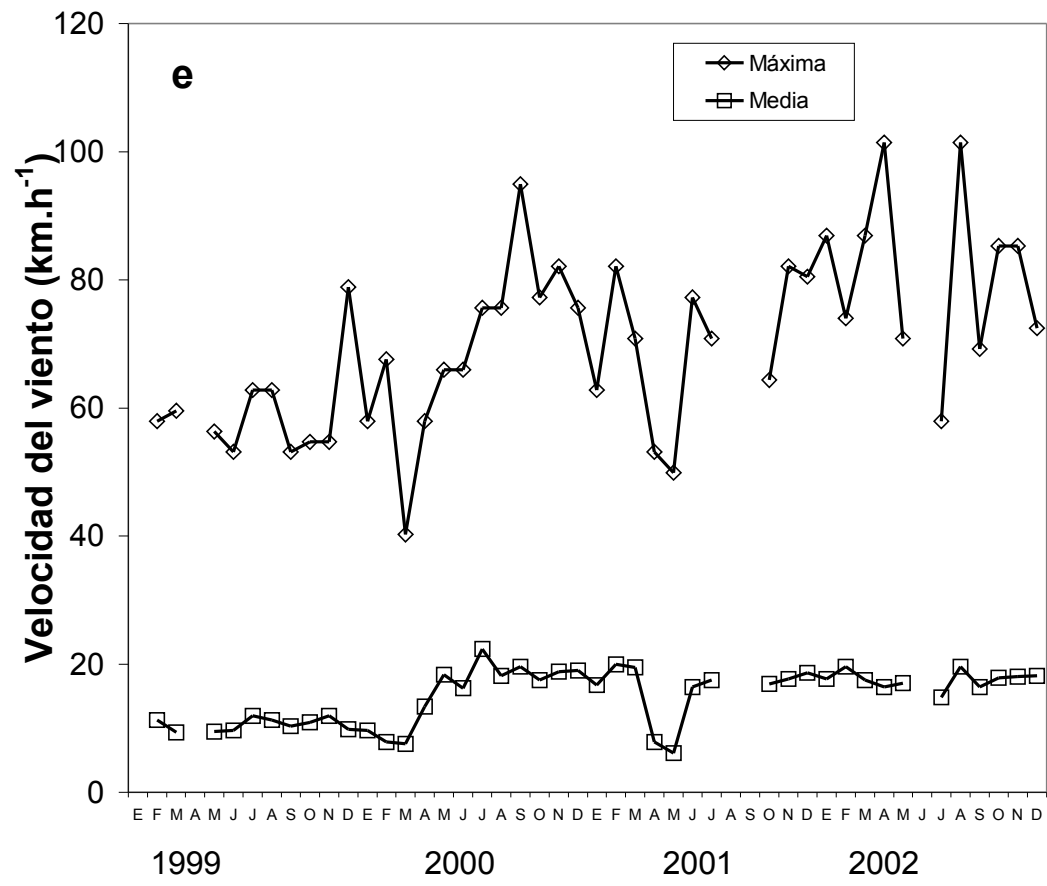
La salinidad (psu) en la zona de Quequén fue registrada en forma regular sólo para el período comprendido entre enero y julio de 2001(Fig. 4.3a).

El resto de los parámetros, como temperatura superficial del agua (°C) (Fig. 4.3b) precipitaciones medias mensuales (mm) (Fig. 4.3c), temperatura del aire (°C) (Fig. 4.3d) y velocidad del viento (km.h^{-1}) (Fig. 4.3e) corresponden al período 1999-2002. Los datos de temperatura del agua, provistos por el Centro Argentino de Datos Oceanográficos (CEADO), son promedios históricos del período 1971 a 1992 para la Estación fija de Puerto Quequén. El resto de la información fue suministrada por la Estación Davis ubicada en el Consorcio de Gestión de Puerto Quequén, y por la Dirección Nacional de Vialidad de Necochea.

Fig. 4.3. Parámetros ambientales. a) Salinidad (psu) enero-julio de 2001. b) Promedios mensuales de los valores máximos, mínimos y medios de la temperatura superficial del agua (°C). c) Precipitaciones mensuales (mm). d) Valores máximos, mínimos y medios de la temperatura del aire (°C). e) Valores máximos y medios de velocidad del viento (km.h⁻¹).







4.2 Determinación del área mínima de muestreo

Antes de comenzar las campañas se realizó un muestreo preliminar en Quequén en agosto de 1999 para determinar el área mínima de muestreo. Este tipo de prueba es fundamental si se desea evitar pérdida de tiempo en etapas posteriores. Para tal fin se utilizó una grilla de 50 x 50 cm, conteniendo 25 cuadrados de 100 cm² cada uno (Fig. 4.4). Luego de haber analizado la composición específica de las 25 muestras se diseñó un programa BASIC que llevó a cabo 5000 aleatorizaciones mezclando al azar el orden de extracción de las parcelas. Esto dió como resultado una curva especies-área (Fig. 4.5) con estimaciones máximas, mínimas y medias de riqueza específica para cada tamaño muestral. Se calculó que un área de muestreo de 200 cm² contiene en promedio el 75% y no menos del 55 % de las especies presentes en el área total de 2500 cm² y por lo tanto permite obtener una buena representación de la comunidad intermareal. Debido a que este tamaño resulta además práctico de manejar en el laboratorio, se analizaron todos los organismos asociados a *B. rodriguezii* contenidos en la muestra, evitando así errores de submuestreo (ver pág. 27, punto 5.2.1).

Fig. 4.4. Extracción de los 25 cuadrados de 100 cm² para el cálculo del área mínima de muestreo.

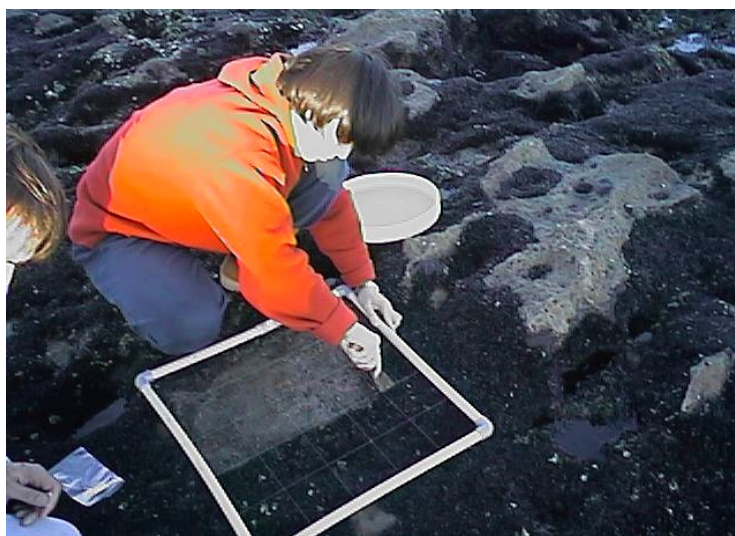
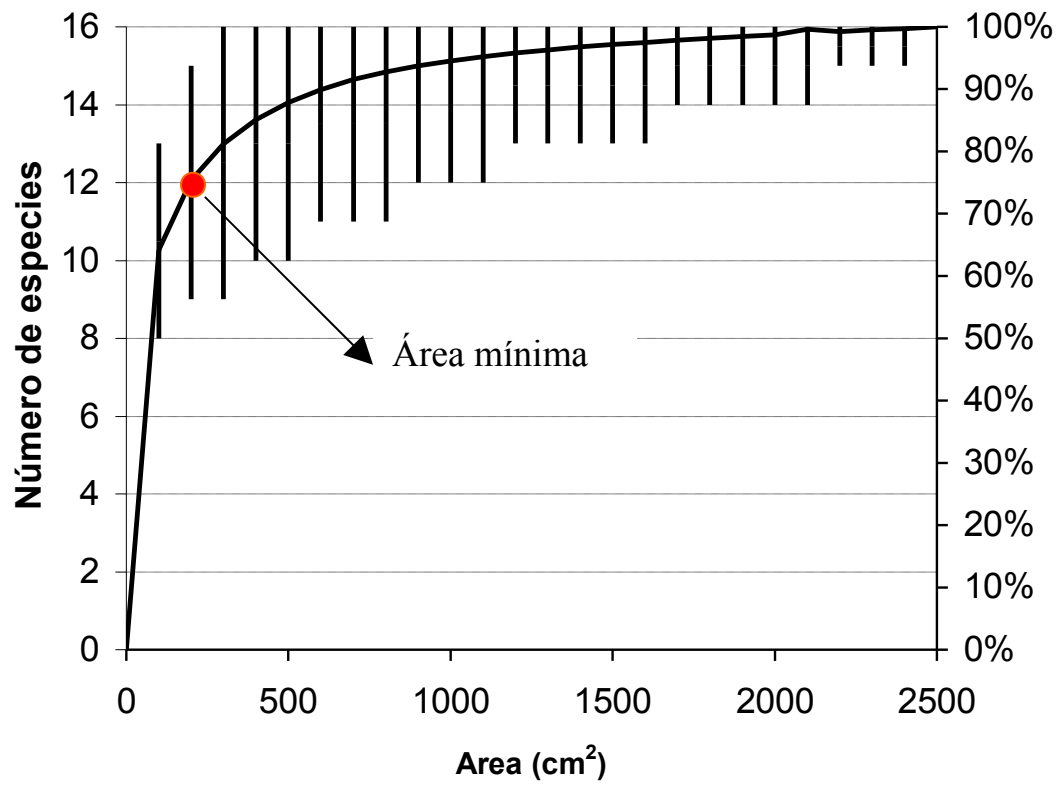


Fig. 4.5. Curva acumulativa especies-área mostrando estimaciones máximas, mínimas y medias del número de especies presentes en cada tamaño muestral.



5. Dinámica espacio-temporal de la población de *B. rodriguezii*

5.1. Introducción

El bivalvo *B. rodriguezii* forma bancos intermareales, es decir matrices tridimensionales de organismos que se desarrollan óptimamente en la zona intermareal. Esta especie monopoliza el sustrato primario, eliminando competitivamente a otras especies sésiles. Las matrices de mitílidos se han considerado como un microhábitat que favorece el establecimiento de diferentes asociaciones de organismos sésiles y móviles (Tokeshi y Romero, 1995), o bien como verdaderas comunidades (Reish, 1964; Penchaszadeh, 1973; Suchanek, 1979), demostrando una alta heterogeneidad en su estructura (Suchanek, 1979, 1985).

Los mitílidos intermareales suelen formar complejas matrices multiestratificadas con efectos densodependientes sobre la supervivencia y el crecimiento (Guiñez y Castilla, 1999).

El mejillinar se presenta en varias capas en las zonas más densas del intermareal medio. Esto también ocurre en otros bivalvos (Suchanek, 1985; Alvarado y Castilla, 1996), produciendo de esta manera una matriz tridimensional, con procesos de autoadelgazamiento debido a la competencia por el alimento y el espacio. Estos procesos, que ocurren en animales hacinados y en poblaciones vegetales, juegan un importante rol en la determinación de la dinámica poblacional y la estructura comunitaria (Westoby, 1984; Weller 1987; Marquet *et al.* 1990, 1995; Fréchette y Lefaivre, 1990; Petraitis, 1995; Fréchette *et al.*, 1996).

La estructura de tallas de *B. rodriguezii* y de *B. darwinianus* tiene relación con ciertos factores ambientales como temperatura y salinidad, que producen diferencias en su morfología externa (Vallarino, 2002; Nalesso y Duarte, 1992).

Si bien se han registrado variaciones temporales y espaciales en la abundancia del mejillín (Scelzo *et al.*, 1996; Brankevich *et al.* 1984; Penchaszadeh, 1973; Vallarino, 2002), la información disponible a cerca de la distribución de tallas aún es fragmentaria.

Dentro del Puerto de Quequén se han registrado reclutas de *B. rodriguezii* y *Mytilus edulis platensis* durante varios años, con frecuencias máximas entre agosto y enero (Brankevich *et al.*, 1986).

Durante todo el año existe una gran proporción de ejemplares pequeños (entre 1 y 5 mm de longitud). Debido a ello, no es posible estudiar su crecimiento utilizando el método de Petersen, ya que no se observa desplazamiento modal a través del tiempo (Penchaszadeh, 1973; Scelzo *et al.* 1996; Vallarino, 2002).

En este capítulo se estudian la variación espacial (en dos localidades y dos inclinaciones del sustrato diferentes) y temporal (en cuatro estaciones del año) en la producción de *B. rodriguezii*, y su estructura de tallas.

5.2. Metodología

5.2.1. Diseño del muestreo

Los ambientes de muestreo comprendieron dos extensas plataformas intermareales, una de ellas ubicada 4 km al este de Puerto Quequén, la otra situada aproximadamente 8 km al oeste de la ciudad de Necochea, cercana a la zona llamada Las Grutas (Fig. 4.2). Las características ambientales de estas dos zonas se detallan en la sección 4.1.

Todas las muestras fueron tomadas en el nivel medio de la zona intermareal, es decir donde la cobertura de mejillín es prácticamente total. Las muestras se recolectaron siempre durante la bajamar y se eligieron al azar.

Las campañas tuvieron una frecuencia estacional. Las muestras se recolectaron el 04/08/99 (invierno), el 22/11/99 (primavera), el 06/02/00 (verano), y el 11/06/00 (otoño). Se obtuvieron en total 12 muestras en cada estación del año. Se extrajeron 4 réplicas para la localidad de Necochea y 8 para Quequén. De éstas últimas, 4 réplicas se obtuvieron sobre sustrato horizontal y 4 sobre sustrato vertical, a fin de comparar la abundancia del mejillín en diferentes pendientes.

Para comparar localidades (Necochea y Quequén), sólo se analizaron las muestras tomadas sobre sustrato horizontal.

Una de las 4 réplicas fue seleccionada al azar para realizar el análisis de tallas, repitiéndose este procedimiento una vez por estación durante un año.

Para analizar la distribución tallas en la población de *B. rodriguezii*, en los ejemplares adultos (> 8 mm) se midió el largo de la conchilla mediante calibre digital con una aproximación de 0,01 mm. Los individuos de menor talla fueron medidos con ocular micrométrico incorporado a un microscopio estereoscópico, con un error de medición de 0,13 mm.

A partir de estas mediciones y utilizando las 4 réplicas, se calcularon los valores medios de las tallas máximas para *B. rodriguezii*, para ambas localidades e inclinaciones del sustrato.

Los individuos cuya talla se encontró en el intervalo 0-2,5 mm fueron considerados como reclutas provenientes del plancton.

La densidad (ind.m^{-2}), la biomasa (g.m^{-2}) y la talla (mm) del mejillín fueron estimados a partir de una muestra de $10,2 \text{ cm}^2$ tomada simultáneamente con las muestras de 200 cm^2 para el resto de la comunidad asociada ya que en estas últimas la cantidad de ejemplares de *B. rodriguezii* resultaba demasiado alta (hasta 8800 ind.).

Todas las muestras fueron etiquetadas, fijadas con formol al 10 % y posteriormente conservadas en alcohol 70 % .

Las muestras se lavaron bajo agua corriente usando un tamiz de $62,5 \mu\text{m}$, para analizar los juveniles de las especies de la macrofauna y las características del sedimento en su fracción arenosa (ver punto 7.2.2).

Se estimaron la densidad y la biomasa utilizando un microscopio estereoscópico Zeiss y una balanza granataria Chyo MP 3000 con una precisión de 0,1 g. A fin de integrar estas dos clases de valores en una sola matriz de datos, se estimó la producción ($\text{g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$) de *B. rodriguezii* en cada muestra (Warwick y Clarke, 1993), usando una ecuación alométrica derivada de Brey (1990):

$$P = (B / D)^{0,73} \times D$$

Donde D es la densidad (ind. m^{-2}), B es la biomasa (g. m^{-2}), B/D es la talla corporal media, y 0,73 es un exponente promedio de la regresión de la producción anual sobre la talla corporal para invertebrados macrobentónicos.

5.2.2. Análisis de los datos

Para comparar los valores de producción entre sitios/pendientes (Quequén horizontal vs. Necochea, Quequén horizontal vs. Quequén vertical) y a lo largo del tiempo, se utilizó ANOVA de dos factores (Factor Uno: localidades/pendientes, Factor Dos: estación). Para comparar los porcentajes de individuos reclutados se realizó ANOVA de un factor para sitios y pendientes del sustrato, previa transformación logarítmica [$y' = \log_{10}(y + 1)$]. Cuando las diferencias fueron significativas se realizaron contrastes *a posteriori* utilizando la prueba HSD de Tukey (Sokal y Rohlf, 1981). Los contrastes se realizaron para comparar sitios (Quequén horizontal/Necochea), inclinaciones del sustrato (Quequén horizontal/Quequén vertical) y estaciones del año. El contraste entre Quequén vertical y Necochea se omitió, a fin de no confundir localidades y pendientes en una misma comparación. En todos los casos, antes de realizar el ANOVA, se probó el supuesto de homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Cochran.

5.3. Resultados

5.3.1. Producción de *B. rodriguezii*

Las estimaciones de producción para *B. rodriguezii* mostraron diferencias espaciales y temporales significativas (Tablas 5.1 y 5.2, Fig. 5.2).

En el ANOVA de dos factores la interacción resultó significativa, con diferentes tendencias según el sitio/pendiente y la estación. Esta interacción se explica ya que sólo en invierno la producción de *B. rodriguezii* fue significativamente mayor sobre sustratos horizontales que en verticales dentro de la localidad de Quequén, pero no difirió entre Quequén y Necochea (Tabla 5.2).

Las diferencias entre fechas de muestreo sólo fueron significativas en Necochea, siendo la estimación de la producción de *B. rodriguezii* significativamente mayor durante el verano que en las demás estaciones (Tablas 5.1 y 5.2).

Las diferencias en los cambios estacionales de la producción en los sustratos horizontales de Quequén no alcanzaron valores estadísticamente significativos, y no hubo estacionalidad en absoluto en los verticales (Tabla 5.2).

Fig. 5.2. Valores medios, máximos y mínimos de producción de *B. rodriguezii* en diferentes localidades, inclinaciones del sustrato y estaciones.

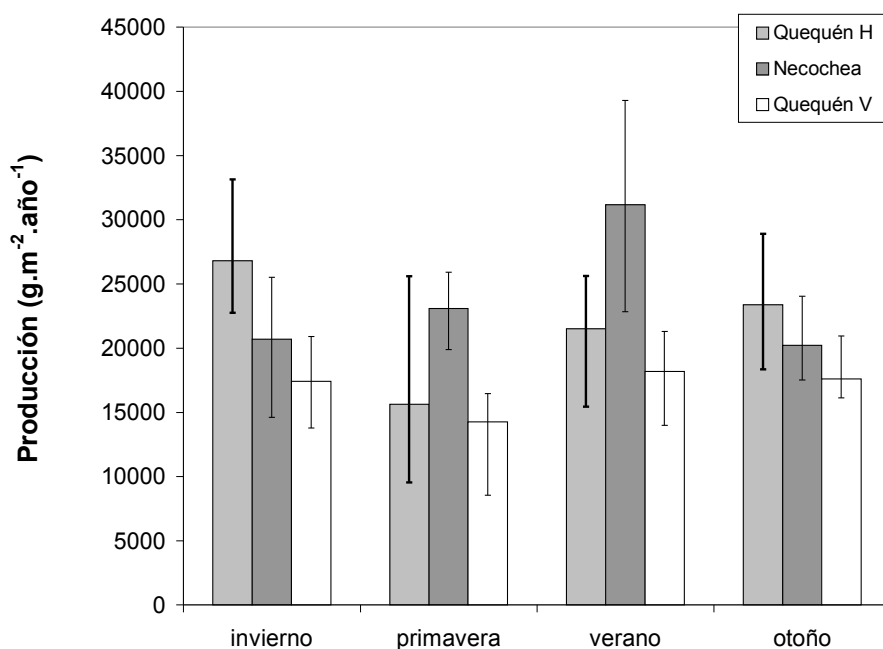


Fig. 5.3.
Valores
medios de

producción de *B. rodriguezii* en diferentes localidades, inclinaciones del sustrato y estaciones.

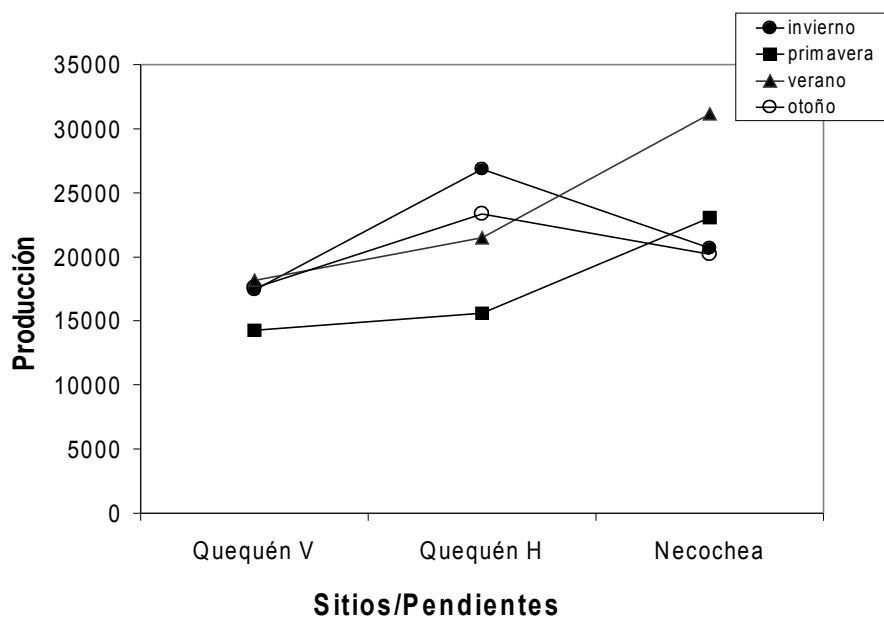


Tabla 5.1. Estimación de la Producción media estacional ($\text{g. m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$) para *B. rodriguezii*

	Invierno	Primavera	Verano	Otoño
Quequén H	26819	15629	21512	23375
Necochea	20697	23080	31172	20231
Quequén V	17419	14270	18187	17597
Producción Media	21645	17659	23624	20401

Tabla 5.2. ANOVA de 2 factores para producción ($\text{g. m}^{-2}.\text{año}^{-1}$) de *B. rodriguezii* en diferentes localidades/pendientes y estaciones del año. Los resultados de la prueba HSD de Tukey sólo se muestran para los casos en los cuales se encontraron diferencias significativas. H: horizontal, V: vertical, In: invierno, Pr: primavera, Ve: verano, Ot: otoño.

*El contraste que mostró diferencias significativas fue entre QV y N (ver punto 5.2.2)

ANOVA de 2 factores			
	F	P	
Localidades/Pendientes	9,2055	0,0005	
Estación	3,3774	0,0286	
Interacción	2,8968	0,0208	
ANOVA univariados para cada Localidad o Pendiente			
	F	P	Prueba HSD de Tukey
Necochea	3,5853	0,0466	Ve > In = Ot = Pr
Quequén H	3,1754	0,0634	
Quequén V	1,2311	0,3411	
ANOVA univariados para cada Estación			
	F	P	Prueba HSD de Tukey
Invierno	5,2946	0,0302	N = QH > QV
Primavera	3,6833	0,0678	
Verano	5,0250	0,0342 *	
Otoño	3,1057	0,0942	

5.3.2. Distribución de frecuencias de talla de *B. rodriguezii*

Se observó un reclutamiento constante de ejemplares de *B. rodriguezii* en toda el área de estudio a lo largo del año (Fig. 5.4, 5.5, 5.6 y 5.7).

La proporción de reclutas varió desde 35,63 % en verano hasta 46,16 % en otoño, registrándose el máximo reclutamiento en otoño e invierno (Fig. 5.4, 5.5 y 5.6, y Tabla 5.3).

El porcentaje de reclutas no mostró diferencias significativas entre localidades (QH vs. N), pero sí entre pendientes, reclutándose en mayor número en los sustratos horizontales que en los verticales (QH vs. QV) (ANOVA, $F = 11,33$; $P = 0,003$; Prueba HSD de Tukey, $QH = N > QV$, $P \leq 0,01$) (ver Fig. 5.4, 5.5, 5.6; Tabla 5.3).

Tabla 5.3. *B. rodriguezii*. Densidad promedio (ind. m⁻²) y porcentaje de reclutas (< 2,5 mm) y juveniles y adultos (> 2,5 mm) por estación sumando ambas localidades e inclinaciones del sustrato.

	Reclutas (< 2,5 mm)		Juveniles y Adultos (> 2,5 mm)	
	Densidad (ind. m ⁻²)	%	Densidad (ind. m ⁻²)	%
Otoño	65525	46,16	76520	53,84
Invierno	60208	43,77	77347	56,23
Primavera	31219	36,63	54008	63,37
Verano	76222	35,63	137705	64,37

El patrón de la distribución de las tallas presentó siempre una primera moda en individuos entre 0,5 y 2,5 mm, la cual se observa claramente en casi todas las muestras (Fig. 5.4, 5.5 y 5.6).

En ciertos muestreos se observó que las tallas presentaron una distribución bimodal, por ejemplo, en la Fig. 5.4 para Quequén H Verano y en la Fig. 5.6 para Quequén V Invierno. En otras muestras la bimodalidad fue menos evidente y podrían interpretarse como distribuciones polimodales, como por ejemplo, en la Fig. 5.4 para Quequén H Primavera y Quequén H Otoño, en la Fig. 5.5 para Necochea Otoño y en la Fig. 5.6 para Quequén V Primavera y Quequén V Otoño. La Fig. 5.7, en donde se sumaron todos los muestreos de las tres localidades, sólo muestra una clara moda de reclutas entre 0,5 y 2,5 mm.

Fig. 5.4. Distribución de frecuencia de tallas de *B. rodriguezii* para Quequén Horizontal en las cuatro estaciones del año. H: Horizontal.

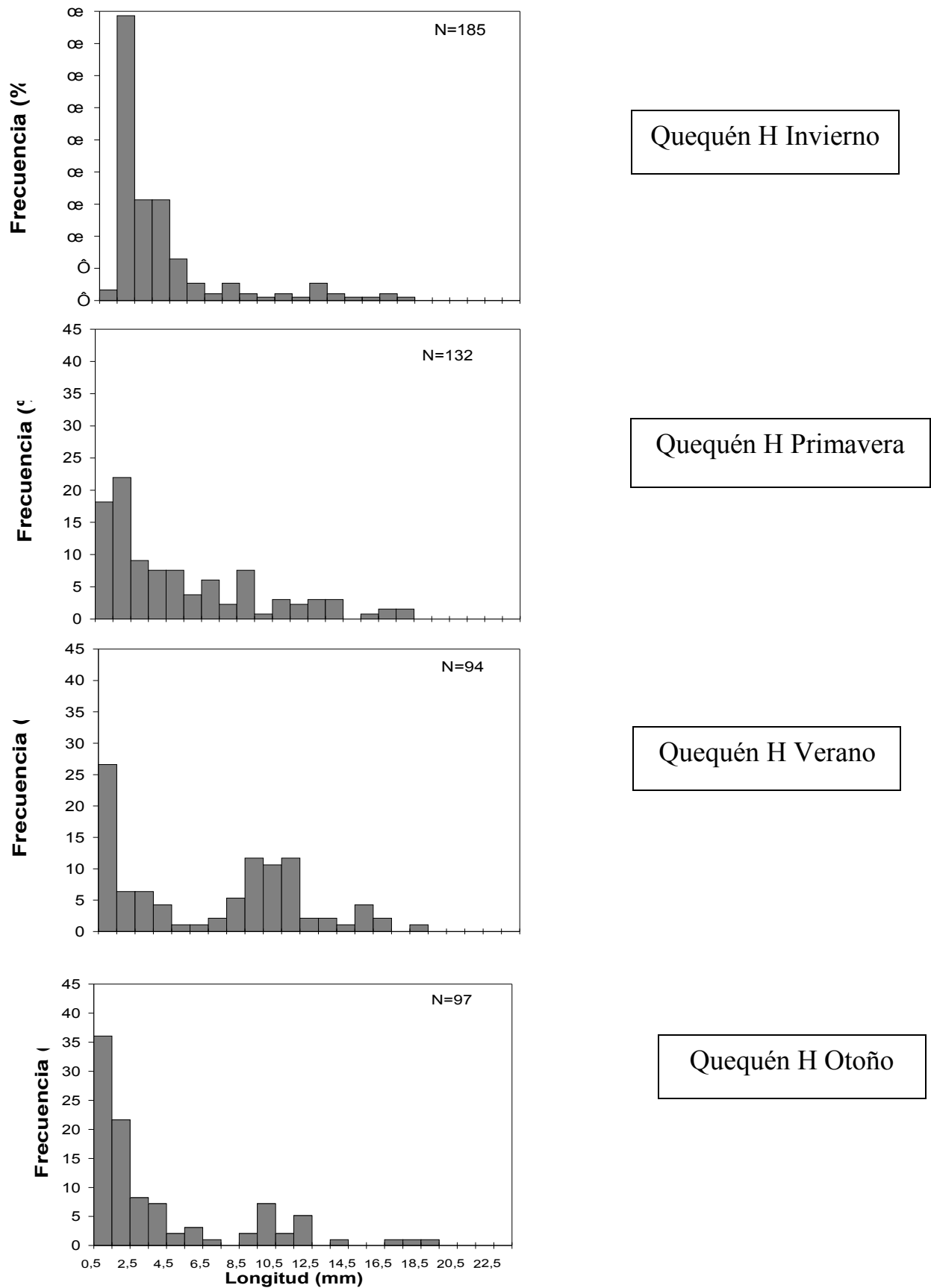


Fig. 5.5. Distribución de frecuencia de tallas de *B. rodriguezii* para la localidad de Necochea en las cuatro estaciones del año.

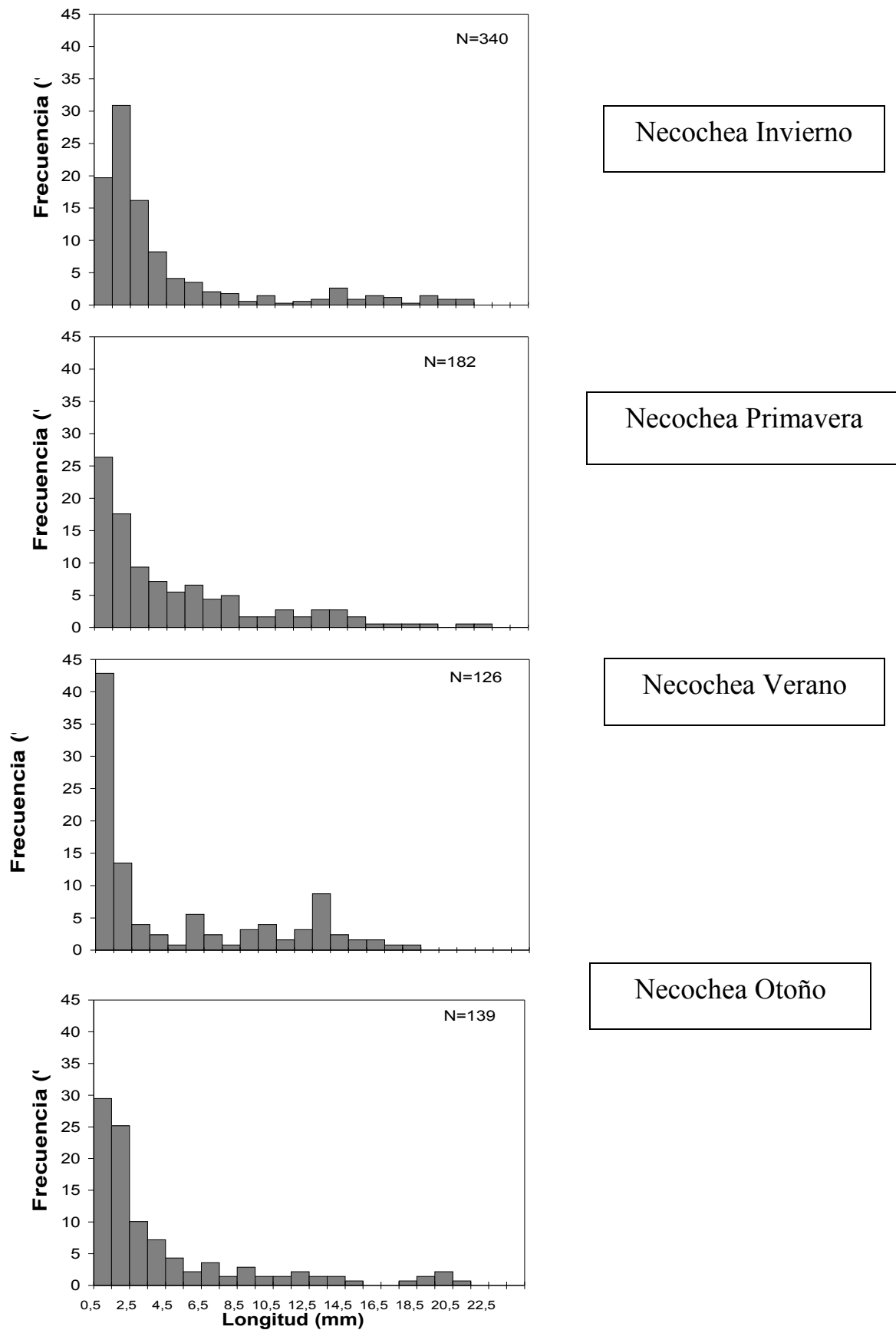


Fig. 5.6. Distribución de frecuencia de tallas de *B. rodriguezii* para Quequén Vertical en las cuatro estaciones del año. V: Vertical

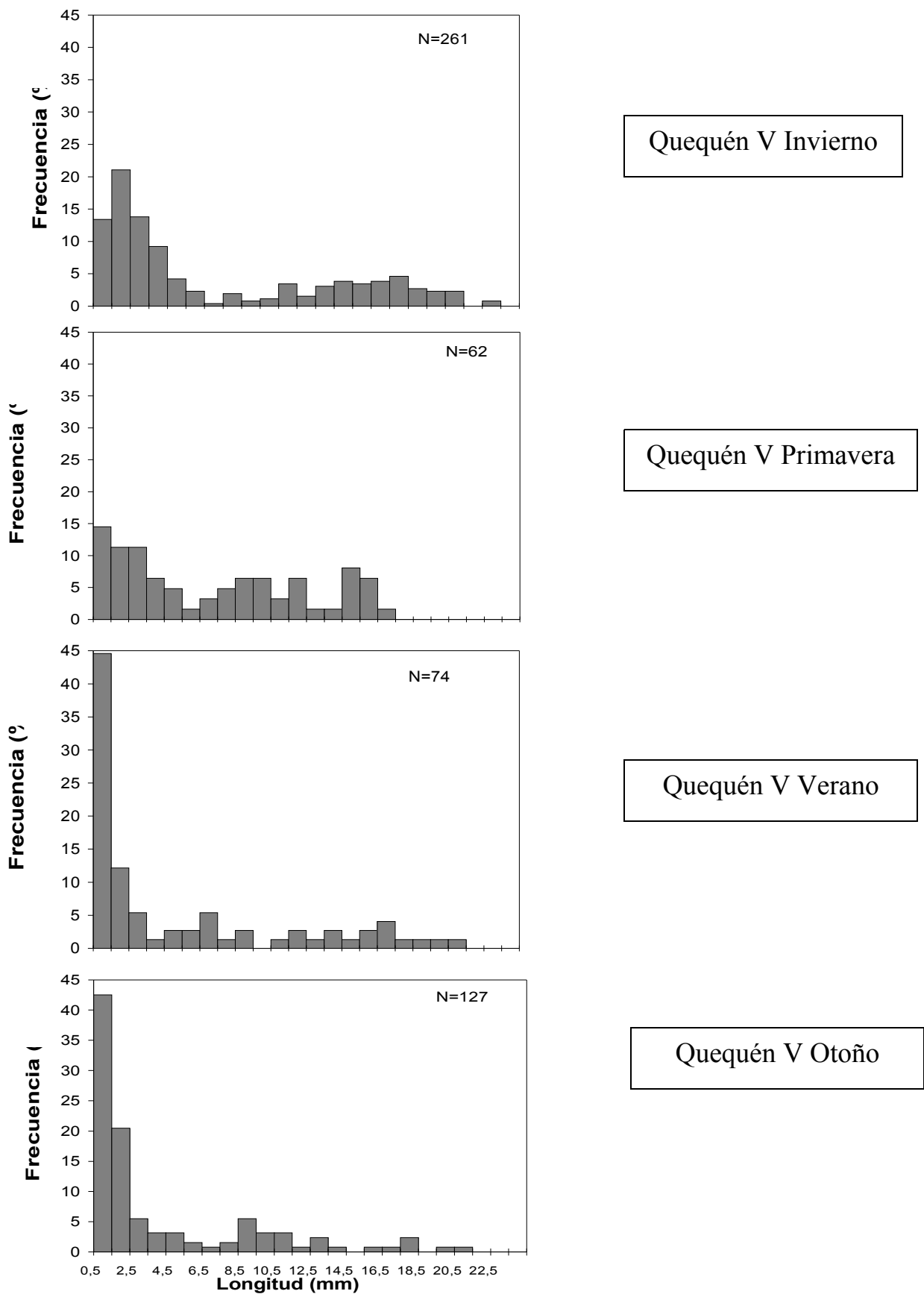
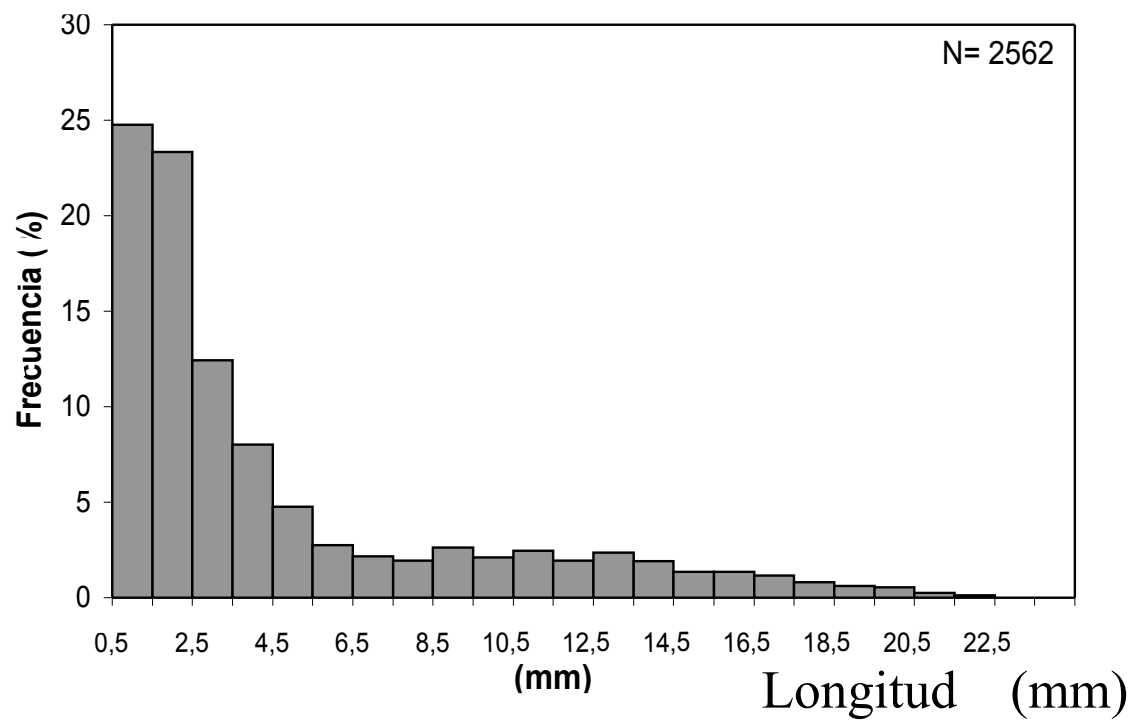


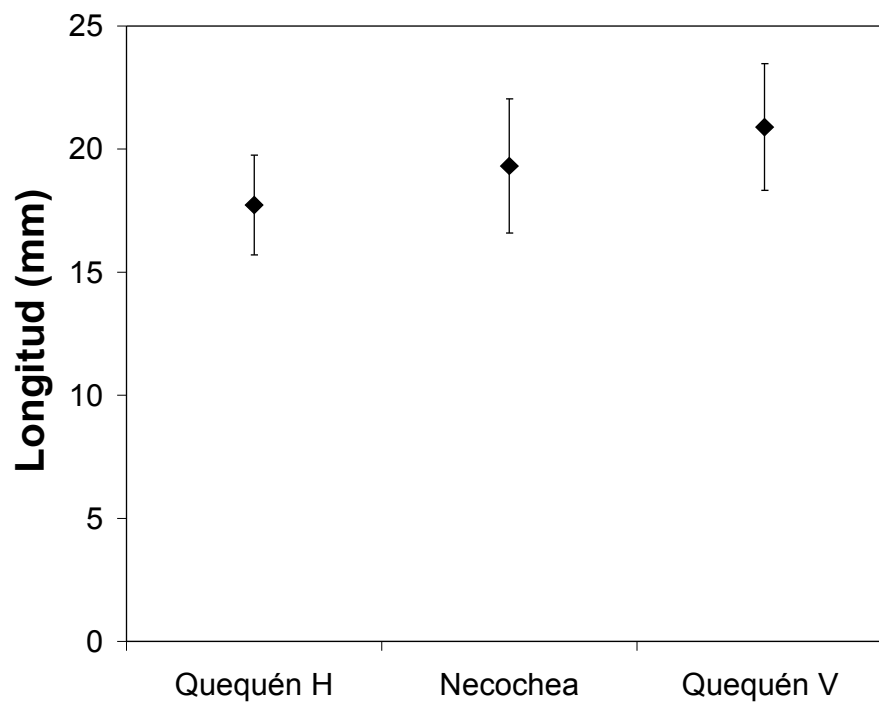
Fig. 5.7. Estructura de tallas de *B. rodriguezii* para el total de muestras tomadas desde agosto de 1999 hasta junio de 2000.



5.3.3. Análisis de las tallas máximas de *B. rodriguezii*

Las tallas máximas de los mejillines adultos fueron significativamente mayores en los sustratos verticales de Quequén (QV: 20,89 mm) que en las superficies horizontales (QH: 17,72 mm), aunque no hubo diferencias entre localidades, (ANOVA, $F = 7,56$ $P = 0,001$, Prueba HSD de Tukey, $QV > QH = N$, Fig. 5.8).

Fig. 5.8. Medias de las tallas máximas de *B. rodriguezii* para las dos localidades y pendientes estudiadas. Los segmentos indican los desvíos estándar.



5.4. Discusión

- ¿La producción de *B. rodriguezii* varía estacionalmente y espacialmente?

La producción de *B. rodriguezii* fue mayor en sustratos horizontales que en los verticales, aunque sólo durante el invierno (Tabla 5.2), pero no mostró cambios significativos entre localidades.

Las diferencias en la producción del mejillín según la pendiente del sustrato podrían estar relacionadas con factores como la dureza del sustrato, la tolerancia de la especie al calor y a la desecación, y a la competencia interespecífica con *Mytilus edulis platensis*.

B. rodriguezii es la especie dominante por su recubrimiento y su producción en el intermareal rocoso de Quequén y Necochea.

Si bien en esta región *M. edulis platensis* está presente principalmente en bancos circalitorales a una profundidad de 36 a 58 metros (Penchaszadeh, 1979), es escaso en la zona intermareal (Penchaszadeh, 1973).

En nuestra área de estudio el mejillón tuvo una abundancia significativamente mayor en sustratos verticales que horizontales (ver punto 7.3.3, Tabla 7.4), lo que sugiere que *B. rodriguezii* es competitivamente superior a *M. edulis platensis* en superficies horizontales, ya que se encontraría mejor adaptado para soportar el estrés por elevadas temperaturas o por desecación.

Debido a que las superficies verticales se encuentran menos expuestas que las horizontales a la radiación solar directa, podrían actuar como refugio ante el estrés por desecación para *M. edulis platensis*.

Penchaszadeh (1973) observó que los bancos de *B. rodriguezii* desarrollados sobre sustratos verticales de roca ígnea en la localidad de Mar del Plata presentaban una mayor estratificación y por lo tanto una mayor abundancia y biomasa por unidad de área que las superficies horizontales.

La costa rocosa intermareal de Quequén y Necochea presenta, sin embargo, una roca más blanda y quebradiza. Amor *et al.* (1991) han descripto en detalle las propiedades químicas, físicas y mecánicas para otras localidades costeras de la provincia de Buenos Aires con características mineralógicas muy similares a nuestra área de estudio.

Por lo tanto, la mayor producción de *B. rodriguezii* sobre superficies horizontales podría estar relacionada en parte con la fragilidad del sustrato, que no permite una gran estratificación, y también con la tolerancia de la especie al calor y a la desecación.

La población de *B. rodriguezii* es una compleja matriz conformada por reclutas, juveniles y adultos, que al igual que otras especies de mitílidos se disponen de forma estratificada formando múltiples capas (Commito y Rusignuolo, 2000; Guiñez y Castilla, 1999).

Sólo se observó una significativa estacionalidad en Necochea, que durante el verano muestra una mayor producción de *B. rodriguezii* comparada con Quequén (Tablas 5.1 y 5.2). La densidad de *B. rodriguezii* durante el verano alcanzó un promedio de 348.030 ind. m⁻², siendo más del doble que en las demás estaciones, que no superaron los 170.270 ind. m⁻². En este momento se observó una gran cantidad de individuos muertos, con sus valvas abiertas, en una de las réplicas. Sin embargo, este fenómeno no tuvo una importante incidencia sobre la producción total. Se han registrado en organismos marinos numerosos casos de mortalidad masiva causados por altas temperaturas de verano (Broekhuysen, 1940; Tokioka, 1966; Glynn, 1968; Tsuchiya, 1983). López Gappa *et al.* (1993), observaron extensos blanqueamientos de algas intermareales [*Ulva rigida* (citada allí como *U. lactuca*) y *Corallina officinalis*] principalmente en Quequén, debido a la combinación de altas temperaturas y bajamares al mediodía en primavera durante dos años consecutivos, concluyendo que el estrés por desecación es uno de los principales disturbios físicos que afectan a la estructura de la comunidad intermareal en esta área.

Si bien López Gappa *et al.* (1993) observaron este efecto principalmente en las algas, el fenómeno podría ser también causa de mortalidad de otros organismos epifaunales e infaunales que forman parte de la comunidad.

En el punto 7.3.2 se analiza toda la comunidad asociada a *B. rodriguezii*, observándose cómo la diversidad disminuye significativamente durante los meses de primavera en los sustratos horizontales, lo que sugiere que el estrés por desecación es el factor físico que más afecta a la estructura y dinámica de esta comunidad.

Glynn (1968) también registró mortalidades masivas en equinodermos y otros componentes de planicies arrecifales debido a la exposición durante las bajamares del mediodía.

La talla máxima de los mejillines fue significativamente menor en los sustratos horizontales que en los verticales (ver punto 5.3.3), en donde existió la menor producción, si bien ésta fue significativamente menor sólo durante el invierno (Tabla 5.2). Penchaszadeh (1973) encontró para la zona de Mar del Plata, que los individuos ubicados en las zonas más altas poseen menor crecimiento alcanzando como máximo una talla de 30 mm, mientras que los de niveles inferiores alcanzan los 55 mm. Este autor menciona que *Aulacomya atra* en Patagonia presenta una relación inversa entre la densidad de la población y la talla de los ejemplares, motivada posiblemente por fenómenos de hacinamiento y competencia alimentaria.

Vallarino (2002) también observó que la densidad estuvo asociada a la estructura de la matriz de *B. rodriguezii* y al largo total de los mejillines, disminuyendo éste último con el incremento de la densidad.

- ¿El reclutamiento de *B. rodriguezii* se produce durante todo el año?

B. rodriguezii se reclutó a lo largo de todo el año en toda el área de estudio. Este fenómeno fue también descrito por Penchaszadeh (1973), Brankevich *et al.* (1986), López Gappa *et al.* (1993) y Vallarino (2002).

En general se observó una alta proporción de reclutas, aunque con variaciones según la época del año. Lo mismo fue observado por Vallarino (2002) en la ciudad de Mar del Plata.

Los máximos registrados durante este estudio (Tabla 5.3) coinciden muy poco con los de Brankevich *et al.* (1986), quien determinó que el período de máximo reclutamiento de esta especie en el área de Puerto Quequén se presenta entre agosto y enero de cada año. Por su parte, Vallarino (2002) indicó para la zona de Mar de Plata densidades máximas de reclutas en otoño y primavera.

La información disponible parece indicar, que si bien *B. rodriguezii* se recluta durante todo el año, las tasas de reclutamiento pueden variar entre localidades o de un año a otro. Bayne (1964) demostró que los mitílidos pasan del plancton a sitios de asentamiento temporario sobre algas filamentosas y de éstas a lugares permanentes próximos a los bancos de los individuos adultos. La fase primaria de asentamiento sería entonces un preludeo natural al asentamiento final y no un asentamiento errado sobre un sustrato inadecuado. Thorson (1957) sugiere que los asentamientos primarios de las larvas de mitílidos lejos de los adultos les permiten aumentar su talla antes de su asentamiento definitivo, lo que representaría una estrategia adaptativa ventajosa.

Puesto que estas migraciones desde sitios temporarios de asentamiento son debidas a cambios en los requerimientos ecológicos de los mitílidos, se podría esperar que algunos individuos migren antes que otros, dependiendo de su tasa de crecimiento individual y de la naturaleza del sustrato primario de asentamiento.

Varias especies de *Mytilus* se asientan sobre una amplia variedad de sustratos filamentosos, incluyendo el biso de ejemplares adultos de la misma especie

(Petraitis, 1978; Suchanek, 1981; Hosomi, 1984) y algas filamentosas (Paine, 1974; Suchanek, 1978; Petersen, 1984a, b; King *et al.*, 1990). Por ejemplo, algas más gruesas como *Corallina* o *Gigartina* podrían servir de sustrato a los reclutas por un período más largo que las especies filamentosas extremadamente finas. Sin embargo, los reclutas y juveniles pueden redispersarse o redistribuirse, desprendiéndose y/o reestableciéndose en otros sitios disponibles (Paine, 1974). Entonces, es posible que sitios de asentamiento temporario existan como grandes reservorios de reclutas, los cuales en número variable podrían migrar en casi cualquier momento a lo largo del año hacia sus sitios de asentamiento definitivo en la matriz de mitílicos adultos (Seed, 1969). Esto probablemente podría explicar las variaciones en las fechas de reclutamiento entre un sitio y otro, como así dentro de una misma localidad entre un año y otro.

Otro mecanismo que posiblemente actúe evitando el reclutamiento de las larvas de mitílicos directamente sobre el banco de adultos es que los adultos ingieren a través de su mecanismo de filtración a las larvas dentro de la corriente inhalante, luego estas larvas serían eliminadas junto con sedimento, pero probablemente ya muertas.

B. rodriguezii posee una tasa de crecimiento individual densodependiente debido a fenómenos de hacinamiento, al igual que muchos otros organismos sésiles coloniales. Esto resulta en una inevitable mezcla de clases de edad, lo que también ocurre en otros mitílicos del género *Mytilus* (Seed, 1976; Kautsky, 1982; Craeymeersch *et al.*, 1986).

- ¿Cuál es la distribución de frecuencias de tallas de *B. rodriguezii*, y qué procesos la estarían produciendo?

La distribución de tallas de *B. rodriguezii* posee un alto porcentaje de individuos que se reclutan desde el plancton durante todo el año, llegando en los momentos de máximo reclutamiento hasta el 46 % del total.

El resto de la población, formado por individuos juveniles y adultos, se encuentra distribuída entre distintas clases de tallas.

Según Alvarado y Castilla (1996), es razonable que la mortalidad natural de individuos post-metamórficos y juveniles varíe durante el año debido a los cambios en las condiciones ambientales tales como temperatura, humedad y salinidad. La fuerza de las olas podría también afectar a la supervivencia de los juveniles. Sin embargo, se espera que este efecto esté en gran parte disminuido dentro del banco debido al rol de amortiguación que cumple la matriz de mitílidos (Suchanek, 1979).

Los individuos de *B. rodriguezii*, al igual que en otros mitílidos, poseen un crecimiento densodependiente debido al fenómeno de hacinamiento, con lo cual se hace imposible relacionar la talla con la edad. Estas poblaciones probablemente contienen individuos de muchas clases de edad (Mossop, 1922; Seed, 1969; Lutz, 1976), especialmente en la moda de los individuos más grandes.

Si bien se ha comprobado una estructura de tallas bimodal para otros moluscos marinos (Seed y Brown, 1978; Alvarado y Castilla, 1996; Commito, 1987), este tipo de distribución no fue claramente evidente en nuestro estudio.

La distribución de tallas bimodal ha sido registrada para poblaciones de un amplio rango de organismos, incluyendo animales y plantas terrestres. Algunos de los mecanismos que producirían bimodalidad en poblaciones monoespecíficas incluyen el dimorfismo sexual, las variaciones genéticas, el límite de talla máximo, además de la competencia, depredación y heterogeneidad ambiental (Alvarado y Castilla, 1996).

Muchas distribuciones bimodales pueden explicarse mediante mecanismos que afectan la mortalidad natural de los individuos dentro de un cierto rango de tallas. Botsford *et al.* (1994), describió una situación en donde la bimodalidad podía explicarse mediante de un modelo de estructura de tallas en el que la mortalidad y las tasas de crecimiento decrecen con la talla.

Alvarado y Castilla (1996) sugirieron que la bimodalidad encontrada en poblaciones rocosas intermareales de *Perumytilus purpuratus*, especie vicariante de *B. rodriguezii* en las costas chilenas y en la costa atlántica de la Región Magallánica, podría explicarse por un proceso similar.

La estructura de tallas de *B. rodriguezii* descrita en este estudio podría deberse en parte a los mismos factores.

6. Sucesión en sustratos intermareales desnudos artificialmente

6.1. Introducción

La evolución de los conceptos sobre teoría sucesional ha estado dominada por la observación de los procesos que regulan a las comunidades y por controversias sobre el valor de los distintos puntos de vista en el estudio de las asociaciones ecológicas (Gleason, 1926; Drury y Nisbet, 1973; McIntosh, 1981; Finegan, 1984; Anderson, 1986; Huston y Smith, 1987; Miles, 1987; Pickett y McDonnell, 1989; McCook, 1994).

En particular, el estudio de las comunidades rocosas intermareales ha sido interpretado desde diferentes ángulos. Antes de la década de 1970, muchas investigaciones sobre comunidades marinas analizaron el rol de interacciones biológicas como depredación, competencia y herbivoría en la determinación de la abundancia y distribución de las especies. Sin embargo, algunos de estos estudios experimentales demostraron que la fuerza de tales interacciones es afectada por la variación de los factores físicos (Sousa, 2000). A pesar de que los paradigmas imperantes en ecología de comunidades en ese momento proponían que las asociaciones naturales estaban primariamente estructuradas por la competencia interespecífica, Dayton (1971) determinó que las comunidades intermareales bajo su estudio se encontraban reguladas por disturbios biológicos y físicos, existiendo abundantes espacios libres y un gran número de especies que utilizaban este recurso potencialmente limitante. Luego se sumó a estos factores la importancia del reclutamiento en los modelos de dinámica de comunidades bentónicas (Underwood y Denley, 1984; Gaines y Roughgarden, 1985).

Muchos estudios se centraron en la importancia de los efectos de las especies colonizadoras primarias sobre las especies tardías durante las fases de sucesión. Connell y Slatyer (1977) clasificaron los efectos de la interacción interespecífica en tres tipos principales: facilitación, tolerancia e inhibición.

Posteriormente, Huston y Smith (1987) afirmaron que algunos de los cambios observados a través del tiempo en la estructura de la comunidad se deben a los primeros colonizadores, que modifican el ambiente para posibilitar el posterior asentamiento de especies tardías. De acuerdo con estos autores, las especies con una alta tasa de reclutamiento dominan inicialmente el nuevo sitio que quedó disponible a través del disturbio.

Las comunidades intermareales rocosas son sistemas que suelen caracterizarse por una alta diversidad. En esto, el rol del disturbio es determinante, al renovar el recurso limitante (espacio), creando parches de sustrato disponible y por lo tanto facilitar la invasión y ocupación (Dayton, 1971; Sousa, 1984a).

Debido a que los disturbios son una parte esencial de los ambientes templados (Southwood, 1977), en los últimos 30 años los regímenes de disturbio y sus efectos sobre la estructura y dinámica de las comunidades han sido estudiados en muchos ambientes bentónicos (Sousa, 2000).

En la provincia de Buenos Aires las comunidades intermareales rocosas se encuentran expuestas al oleaje, siendo éste el principal disturbio físico que produce desprendimientos de grandes áreas de la comunidad, formando parches de sustrato descubierto. Nugent (1989) menciona la ocurrencia de este fenómeno en comunidades asentadas sobre sustratos cuarcíticos en la zona de Mar del Plata. En consecuencia, los disturbios generan un mosaico de parches en distintos estados sucesionales, determinando la heterogeneidad ambiental característica de muchas comunidades intermareales (Farrell, 1989; Paine y Levin, 1981). Esta estructura en mosaico posibilita que existan en un mismo momento y en la misma zona, distintas etapas sucesionales simultáneas, en diferentes fases de desarrollo (Paine y Levin, 1981). Sin embargo, la secuencia de especies que se establecerá en un sitio particular dependerá de las características ambientales locales, del momento del año en que ocurrió el disturbio y de factores aleatorios asociados con la colonización (Paine y Levin, 1981). Los parches que se forman dentro de las comunidades intermareales sésiles pueden ser colonizados por larvas y propágulos provenientes de la columna de agua, y por migración lateral

de las especies vecinas, como por ejemplo macroalgas y especies coloniales (Dayton, 1971; Dean y Hurd, 1980; Keough, 1984; Sousa, 1984b, 1985; Farrell, 1989; Tanaka y Magalhães, 2002).

El reclutamiento de los mitílidos depende de la presencia de mediadores tales como filamentos bisales, cirripedios, hidrozooos y algas (Bayne, 1964; Seed, 1969; Dayton, 1971; Seed, 1976). Entre las algas citadas como sustrato para la fijación primaria de los mitílidos se encuentran *Enteromorpha*, *Ceramium*, *Gigartina*, *Corallina* y *Polysiphonia*.

En la Argentina, Penchaszadeh (1973) fue el primero en estudiar el proceso de recolonización de sustratos desnudos artificialmente en Mar del Plata. En ese estudio se estableció una secuencia en la aparición de los organismos durante el proceso de sucesión, determinándose que el alga incrustante *Hildenbrandtia* y sus cianofíceas asociadas constituyen una transición indispensable que precede a la colonización por parte de *B. rodriguezii*. A los nueve meses de desnudas las áreas, se constató la presencia de pequeños ejemplares de *Brachidontes* fijados en las cavidades del tapiz de *Hildenbrandtia*.

Las experiencias de desnudación artificial en el Golfo San José (Chubut) con el fin de obtener juveniles de mejillón para cuerdas de cultivo indicaron que esta comunidad se hallaría recuperada a los dos años del disturbio (Zaixso *et al.*, 1994).

El propósito del presente capítulo es analizar si *B. rodriguezii* facilita el desarrollo de especies epibiontes, determinar si los parches de sustrato desnudo que se producen después de un disturbio se pueblan con individuos de *B. rodriguezii* que provienen del asentamiento de larvas del plancton o de migración desde la comunidad bentónica adyacente, analizar el tiempo que tarda en recuperarse esta comunidad después de un disturbio, determinar si existe una época del año en la que la generación de parches es mayor y qué factores la estarían produciendo, e identificar a qué especies desplaza *B. rodriguezii* en la competencia por el sustrato.

6.2. Metodología

6.2.1. Diseño del muestreo

El sitio donde se desarrollaron estos experimentos se encuentra ubicado en el intermareal rocoso cercano a Puerto Quequén (ver punto 4.1), donde se efectuaron también otros análisis descriptos en esta tesis.

En diciembre de 1989 se limpiaron totalmente con espátula 4 cuadrados de 50 x 50 cm ubicados en el nivel medio de la zona intermareal, en zonas con recubrimiento total de *B. rodriguezii*. Los cuadrados 1 y 2 estaban separados por pocos metros de distancia, mientras que ambos estaban a varias decenas de metros del cuadrado 3. El cuadrado 4 se encontraba a decenas de metros del cuadrado 3 y a 100-150 metros de los cuadrados 1 y 2. Cada cuadrado poseía un control inmediatamente adyacente y a la misma altura, que no fue modificado.

Las alturas de los cuadrados tratados y sus controles en relación al cero del mareógrafo de Puerto Quequén se calcularon por medio de un nivel óptico, y fueron las siguientes:

Cuadrado 1: 1,04 m; Cuadrado 2: 1,04; Cuadrado 3: 0,84 y Cuadrado 4: 1,02 m, estando todas próximas al nivel medio de marea en esta localidad (0,98 m).

Datos observacionales realizados durante los censos mostraron que los cuadrados 1, 2 y 4 además de encontrarse a mayor altura que el cuadrado 3, presentaron un sustrato más consolidado y con mayor porcentaje de carbonato de calcio, mientras que el cuadrado 3, ubicado a menor nivel, presentó un sustrato más friable.

Los censos consistieron en la estimación de la cobertura de las diferentes especies observadas a simple vista en la comunidad mediante un marco de 50 x 50 cm provisto de un retículo de 100 puntos. Se registró bajo cada intersección la presencia de especies o de sustrato descubierto. A las especies que fueron observadas dentro del cuadrado de muestreo pero que no cayeron bajo ninguna intersección de la grilla se les asignó un valor de cobertura de 0,5 %.

Debido al solapamiento de organismos, algunos censos tuvieron una cobertura total mayor a 100 %. Todos los cuadrados experimentales y sus controles fueron vueltos a censar y fotografiar a intervalos aproximadamente trimestrales, desde febrero de 1990 hasta marzo de 1995.

Con el fin de determinar si los cuadrados denudados son recolonizados por individuos reclutados desde el plancton o por individuos que migran desde la comunidad bentónica adyacente, durante un año (febrero de 1991 a enero de 1992), todos los mejillines asentados dentro de los cuadrados experimentales 1 a 4 fueron recolectados mediante pinzas y su distribución de tallas se analizó mensualmente (excepto febrero que fue bimestral) de la misma manera que en el punto 5.2.1.

Para observar el efecto de la presencia de *B. rodriguezii* sobre una de las principales algas epibiontes de la comunidad, *Porphyra* cf. *leucosticta*, se tomaron los períodos de mayor abundancia de esta rodofícea (primavera) y se compararon los valores de cobertura en los 4 cuadrados tratados con los de sus respectivos controles durante los dos primeros años de la experiencia (1990 y 1991). Este análisis cumplió con el supuesto de independencia, ya que los talos macroscópicos de *Porphyra* desaparecen y se renuevan totalmente de un año a otro, por lo tanto no se realizaron medidas repetidas de una misma planta.

En febrero de 1992 se denudaron dos nuevos cuadrados (5 y 6) con el fin de analizar el tiempo necesario para que la comunidad de *B. rodriguezii* se recupere. Estos dos cuadrados se ubicaron a la misma altura que los cuadrados 1 y 2 y a un par de metros de ellos. Los mismos se censaron hasta marzo de 1995, momento en que finalizó la experiencia. Se compararon los censos de los cuadrados denudados con los de los controles más cercanos, a fin de observar en qué momento su estructura se hizo indistinguible de la de la comunidad natural.

Los censos trimestrales de cobertura y los registros fotográficos de los cuadrados control 1 a 4 desde el año 1990 a 1995 fueron utilizados para analizar las épocas de mayor generación de parches de sustrato descubierto.

En el período comprendido entre diciembre de 1989 y noviembre de 1990 se

utilizaron datos de velocidad máxima y dirección del viento en la localidad de Quequén para determinar en qué fechas se produjeron tormentas de viento. Esta información fue obtenida en el Servicio Meteorológico Nacional (López Gappa *et al.*, 1993).

Por último, para determinar a quién desplaza competitivamente el mitílido *B. rodriguezii*, se utilizó a los cuatro cuadrados denudados en diciembre de 1989, a los que se sometió a exclusión selectiva de *B. rodriguezii* durante dos años (cuadrados 2 y 4) o 4 años (cuadrados 1 y 3). Para tal fin se extrajeron los individuos de *B. rodriguezii* dentro de cada cuadrado experimental mediante pinzas después de cada muestreo, también se analizó la cobertura de los principales componentes de la comunidad mediante censos y registros fotográficos hasta finalizar la experiencia en 1995.

6.2.2. Análisis de los datos

La cobertura del alga *P. leucosticta* en cuadrados denudados y sus respectivos controles se comparó mediante la prueba de los rangos señalados de pares igualados de Wilcoxon (Siegel, 1985), dado que cada control se encontraba inmediatamente adyacente al respectivo cuadrado tratado.

La estructura de la comunidad asociada a *B. rodriguezii* durante la sucesión fue analizada mediante el paquete de programas PRIMER (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research), siguiendo las recomendaciones de Clarke y Warwick (1994).

Se obtuvo una matriz de similitud usando el índice de Bray-Curtis (Bray y Curtis, 1957). A partir de dicha matriz se realizó Escalamiento multidimensional no métrico (MDS). El estrés (Kruskal y Wish, 1978) fue calculado para indicar el grado de confianza de la representación bidimensional del MDS (Clarke y Warwick, 1994).

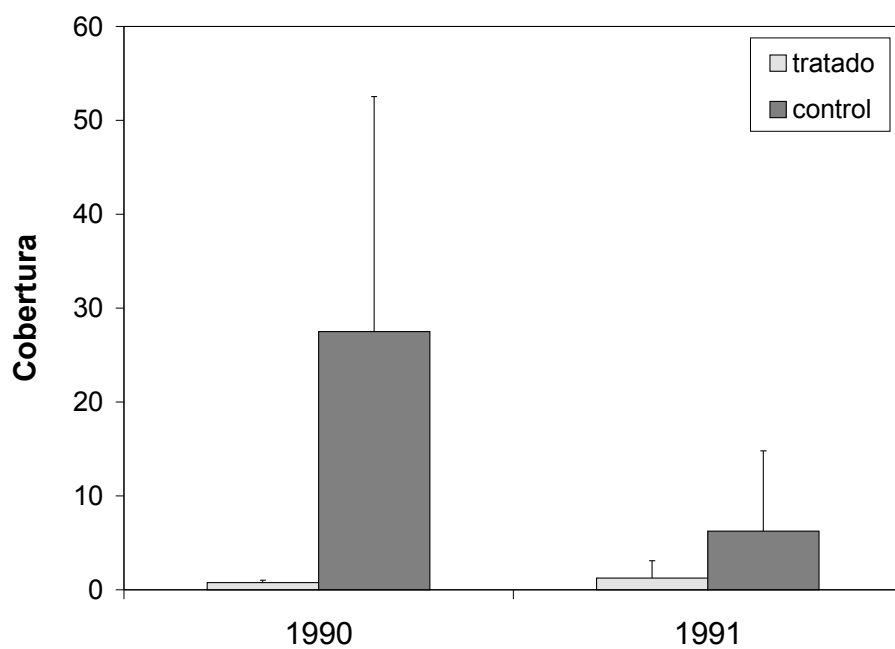
Los gráficos del MDS fueron utilizados para determinar el tiempo que tarda la comunidad en recuperarse después de un disturbio y para determinar diferentes trayectorias en el proceso de recolonización y competencia por el sustrato, en cuadrados denudados con exclusión selectiva de *B. rodriguezii*. Cuando se realizó el MDS para analizar a qué especies desplaza el mejillín (Fig. 6.9) se utilizaron sólo los censos en donde los cuatro cuadrados fueron sometidos al mismo tratamiento (exclusión selectiva de *B. rodriguezii*), es decir entre los años 1990 y 1992.

6.3. Resultados

6.3.1. Efecto de la presencia de *B. rodriguezii* sobre el alga epibionte *P. cf. leucosticta*.

La cobertura de *P. cf. leucosticta* fue significativamente mayor en los controles que en los cuadrados sin *B. rodriguezii* (Prueba de Wilcoxon, $Z = 2,52$; $P = 0,011$) (Fig. 6.1).

Fig. 6.1. Cobertura (media y desviación estándar) de *P. cf. leucosticta* en cuadrados tratados y controles, durante 1990 y 1991.



6.3.2. Análisis de distribución de frecuencia de tallas de *B. rodriguezii*

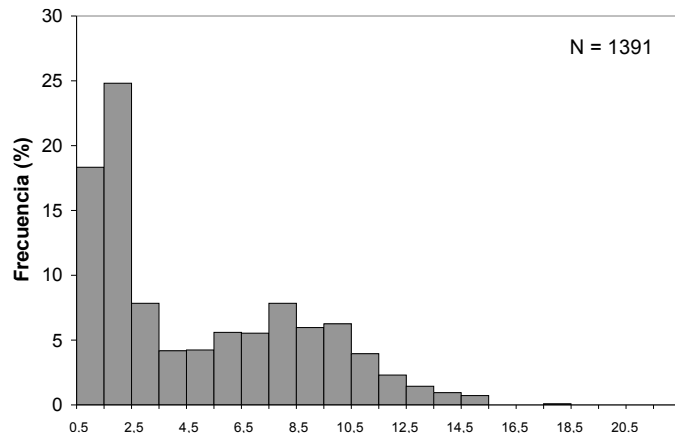
Durante todo el año los cuadrados denudados fueron colonizados tanto por individuos reclutados desde el plancton, como por ejemplares que por su talla (> 2,5 mm) se estima que provenían del bentos adyacente, aunque el porcentaje de estos últimos fue siempre superior (51,85 a 76,63 %).

El mes de marzo presentó la mínima tasa de reclutamiento desde el plancton (23,37 %) (Fig. 6.2, Tabla 6.1).

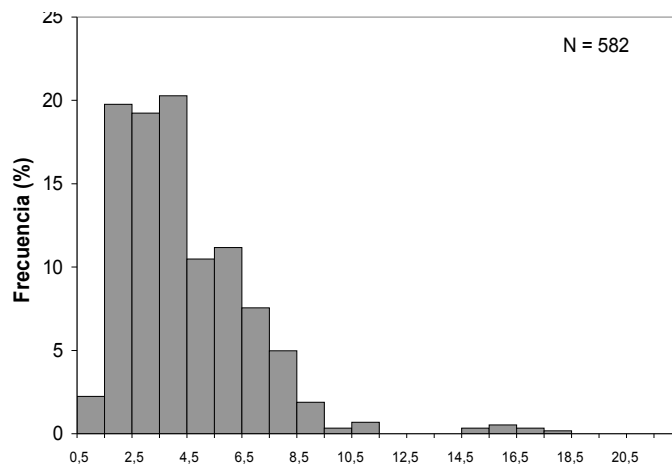
Tabla 6.1. Comparación del porcentaje de reclutas entre los meses del año, excepto mayo (n = 4, ver punto 6.2.2).

Orden creciente del porcentaje de reclutas										
Mar	Dic	Nov	Feb	Oct	Abr	Sep	Ago	Jul	Ene	Jun
23,37	26,77	27,57	34,97	35,02	39,72	39,87	41,15	42,9	47,85	48,15

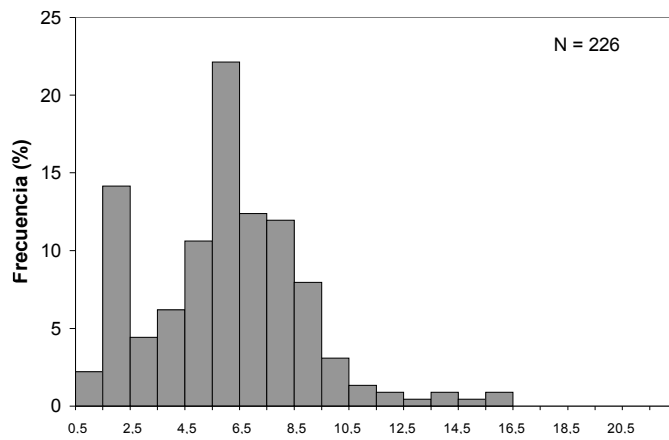
Fig. 6.2. Distribución de frecuencias de talla de *B. rodriguezii* en cuadrados denudados artificialmente con exclusión selectiva del mejillín. Los valores corresponden a la suma de los cuadrados 1, 2, 3 y 4.



Febrero 1991



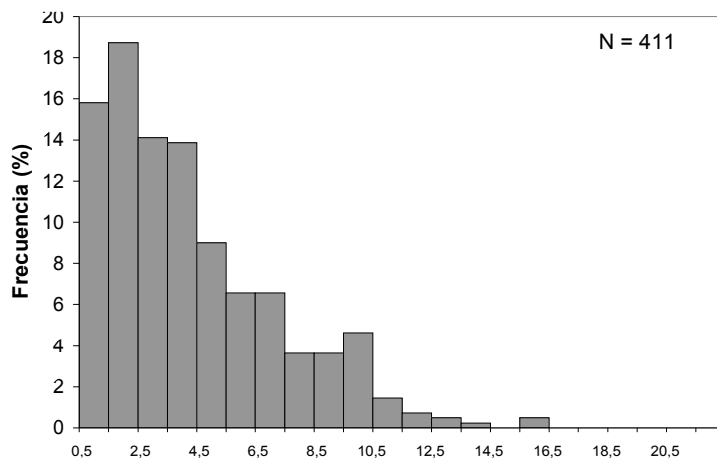
Marzo 1991



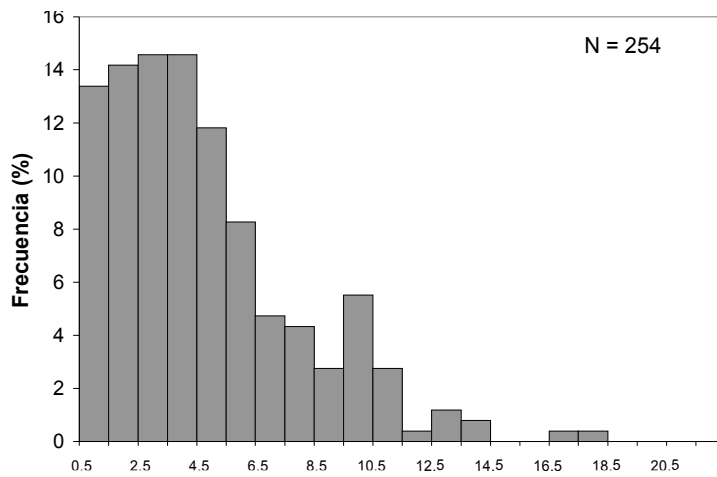
Abril 1991

Longitud (mm)

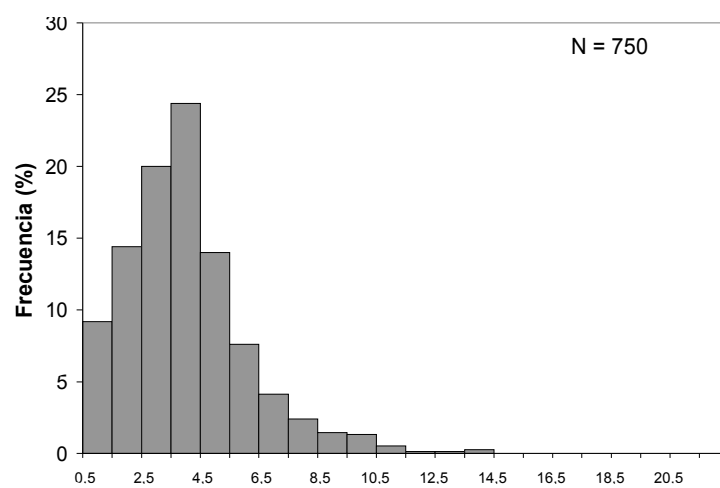
Fig. 6.2 (Continuación)



Junio 1991



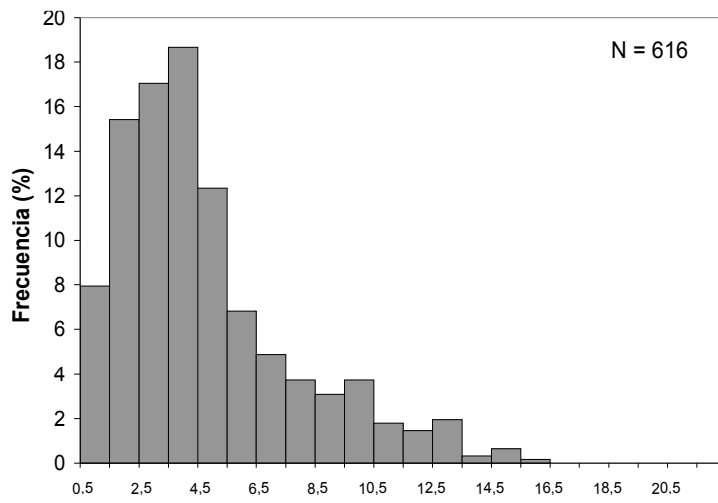
Julio 1991



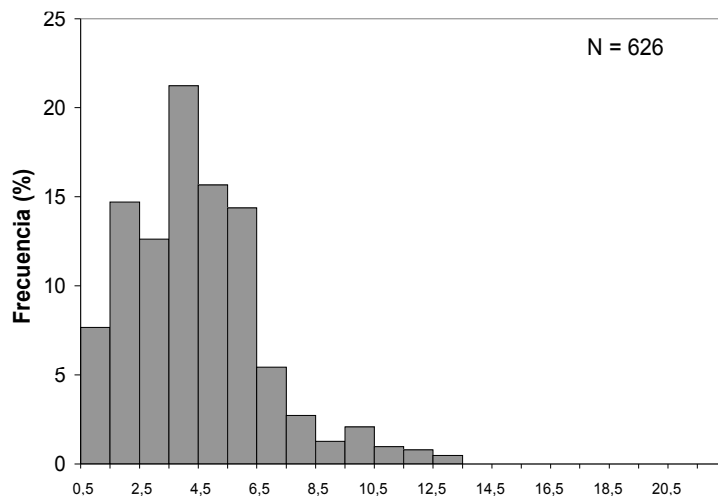
Agosto 1991

Longitud (mm)

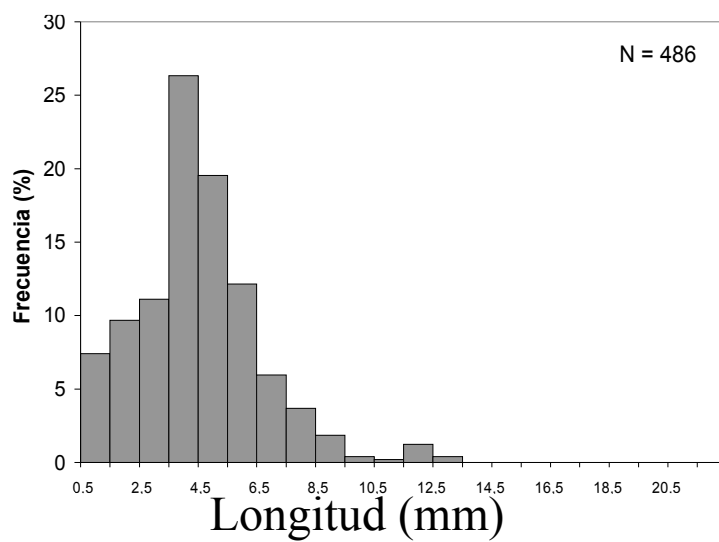
Fig. 6.2 (Continuación)



Septiembre 1991

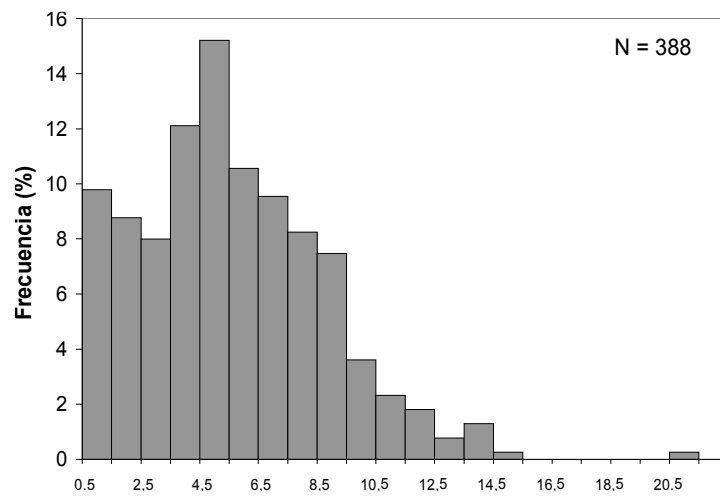


Octubre 1991

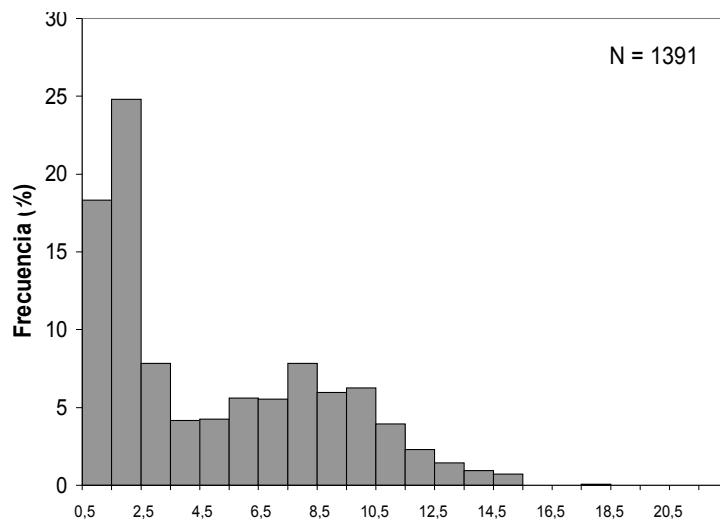


Noviembre 1991

Fig. 6.2 (Continuación)



Diciembre 1991



Enero 1992

Longitud (mm)

6.3.3. Recolonización de sustratos denudados artificialmente

En la Tabla 6.2 se muestra la lista de taxa, la cobertura de las especies, cobertura total y sustrato descubierto en los cuadrados denudados (T5 y T6). La Tabla 6.3 muestra los mismos valores para los controles más cercanos (C1 y C2).

En la configuración bidimensional del MDS (Fig. 6.3) al principio de la experiencia se observa a ambos cuadrados denudados (T5 y T6) sobre el lado derecho, mientras que los controles (C1 y C2) se ubican a la izquierda de los primeros. En el sector derecho del gráfico se observan los extremos de las trayectorias de los cuadrados T5 y T6 que corresponden al primer censo (mayo de 1992) del experimento de recolonización, ambos denudados en febrero de 1992.

Cada uno de los cuadrados sigue una trayectoria particular como resultado de la heterogeneidad propia del sistema en estudio, pero se observa claramente que los cuadrados denudados se encuentran próximos y ambos del mismo lado del gráfico. En el centro del gráfico se observan separados por una corta distancia los extremos de ambas líneas que corresponden al momento de finalización de la experiencia. Los círculos ubicados sobre las trayectorias de los cuadrados denudados marcan el momento en que éstas comienzan a hacerse indistinguibles (entran dentro del rango de variación) de sus respectivos controles.

Es decir que en septiembre de 1994, después de dos años y siete meses del disturbio, el cuadrado 6 se hace indistinguible de la comunidad natural. La trayectoria del cuadrado 5 mostró que al cabo de dos años y 10 meses éste entró en el rango de variación de la comunidad natural.

En la Fig. 6.4 se observa una secuencia fotográfica del proceso de recolonización y recuperación de la comunidad del mejillinar del cuadrado T6 hasta la finalización de la experiencia en marzo de 1995.

Fig. 6.3. MDS mostrando la evolución de los cuadrados 5 y 6 (denudados experimentalmente) y sus controles en el tiempo. T5: Cuadrado tratado 5, T6: Cuadrado tratado 6, C1: Control 1, C2: Control 2. En los extremos de las líneas, se indican el inicio (mayo 1992) y final (marzo 1995) del experimento. Los círculos verde (T5) y rojo (T6), corresponden al momento donde los cuadrados denudados comienzan a hacerse indistinguibles de la comunidad natural. El eje horizontal del gráfico representa la escala de disturbio, con las muestras más disturbadas a la derecha y las menos a la izquierda (Clarke y Warwick, 1994).

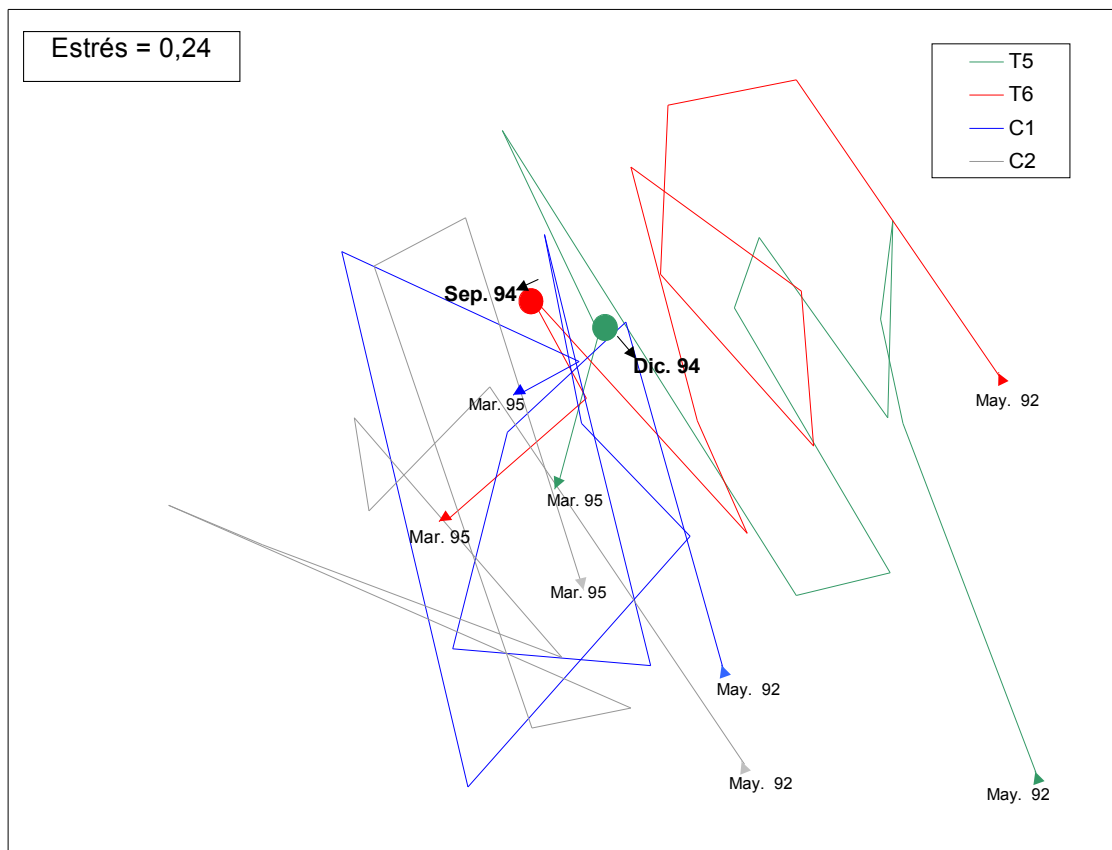
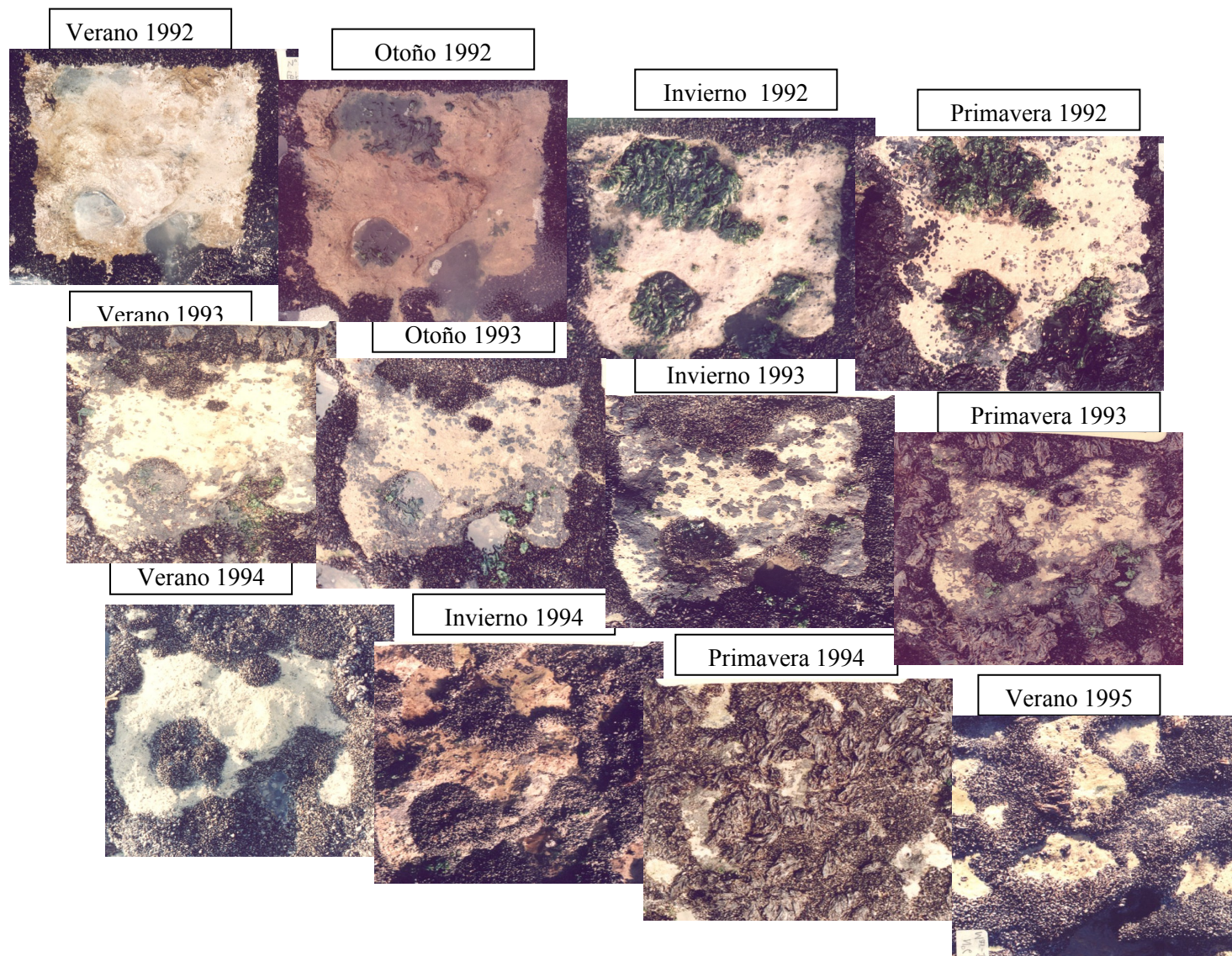


Fig. 6.4. Secuencia en el proceso de recolonización del cuadrado 6 desde febrero de 1992 hasta marzo de 1995.



Ph: Phaeophyta; Cl: Chlorophyta; Cn: Cnidaria; Cr: Crustacea; Ch: Chlorophyta; Rh: Rhodophyta.

6.3.4. Generación de parches de sustrato descubierto

En las Figuras 6.5, 6.6, 6.7, y 6.8 se representa la cobertura de *B. rodriguezii* y el porcentaje de sustrato descubierto en los cuadrados control, desde el primer censo (diciembre de 1989) hasta el último (marzo de 1995) a fin de identificar períodos de disminución en la cobertura del mejillín. Es importante aclarar que en esta sección se denomina parche al sustrato descubierto rodeado de mejillinar, en cambio en la pág. 17 se hace referencia a parches como partes del sustrato con cobertura de mejillín y su comunidad asociada.

Algunas de las fechas en donde se produjeron parches de sustrato descubierto en los cuadrados control se correlacionaron con tormentas de viento. Los registros climatológicos indicaron una tormenta de viento el 15 de septiembre de 1990, cuatro días antes de la fecha del censo correspondiente a ese período (19 de septiembre) (López Gappa, *et al.* 1993). Otra ocurrió el 5 de marzo de 1995 también días previos al último censo realizado (12 de marzo) (Tablado y López Gappa, *com. pers.*).

A lo largo de todo el experimento, la cobertura de los cuadrados control 1, 2 y 4 disminuyó sistemáticamente durante los censos de invierno (agosto – septiembre), excepto para el cuadrado 4 en el invierno de 1991 (Fig. 6.5, 6.6 y 6.8). La disminución fue mucho más marcada en el invierno de 1990, después de la tormenta.

El cuadrado control 3, ubicado 20 cm más abajo que los otros tres, mostró una tendencia opuesta durante los censos de invierno, registrando aumentos en la cobertura de *B. rodriguezii* en esos períodos (Fig. 6.7).

A diferencia de lo observado en invierno, la disminución de la cobertura de *B. rodriguezii* después de la tormenta de marzo de 1995 se dio en los cuatro cuadrados control.

Fig. 6.5. Cobertura de *B. rodriguezii* y sustrato descubierto en el cuadrado control 1 durante 5 años de muestreo. Los círculos azules indican los censos de invierno y el círculo rojo indica el censo de verano en donde se registró disminución de cobertura del mejillinar. Se incluyen fotografías en donde se aprecia claramente la generación de parches de sustrato descubierto durante el invierno de 1990.

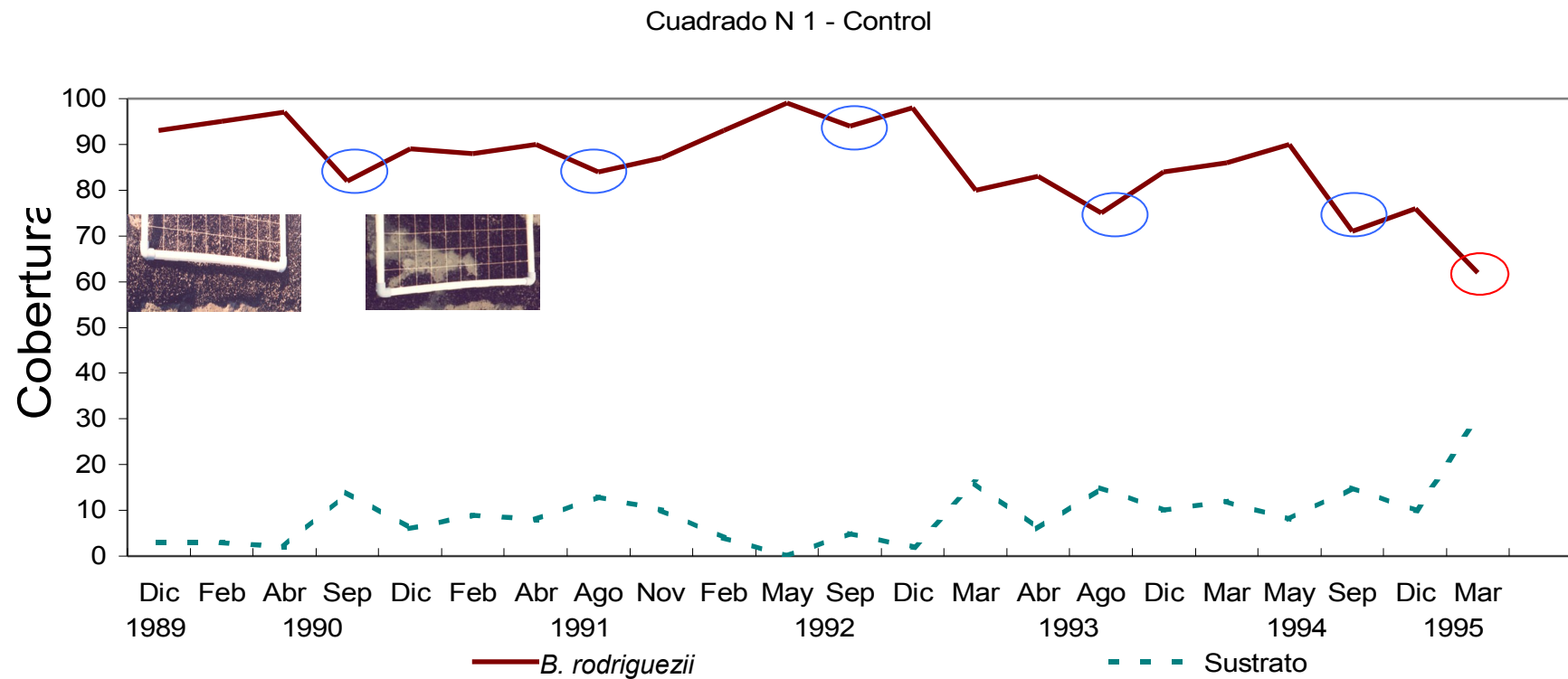
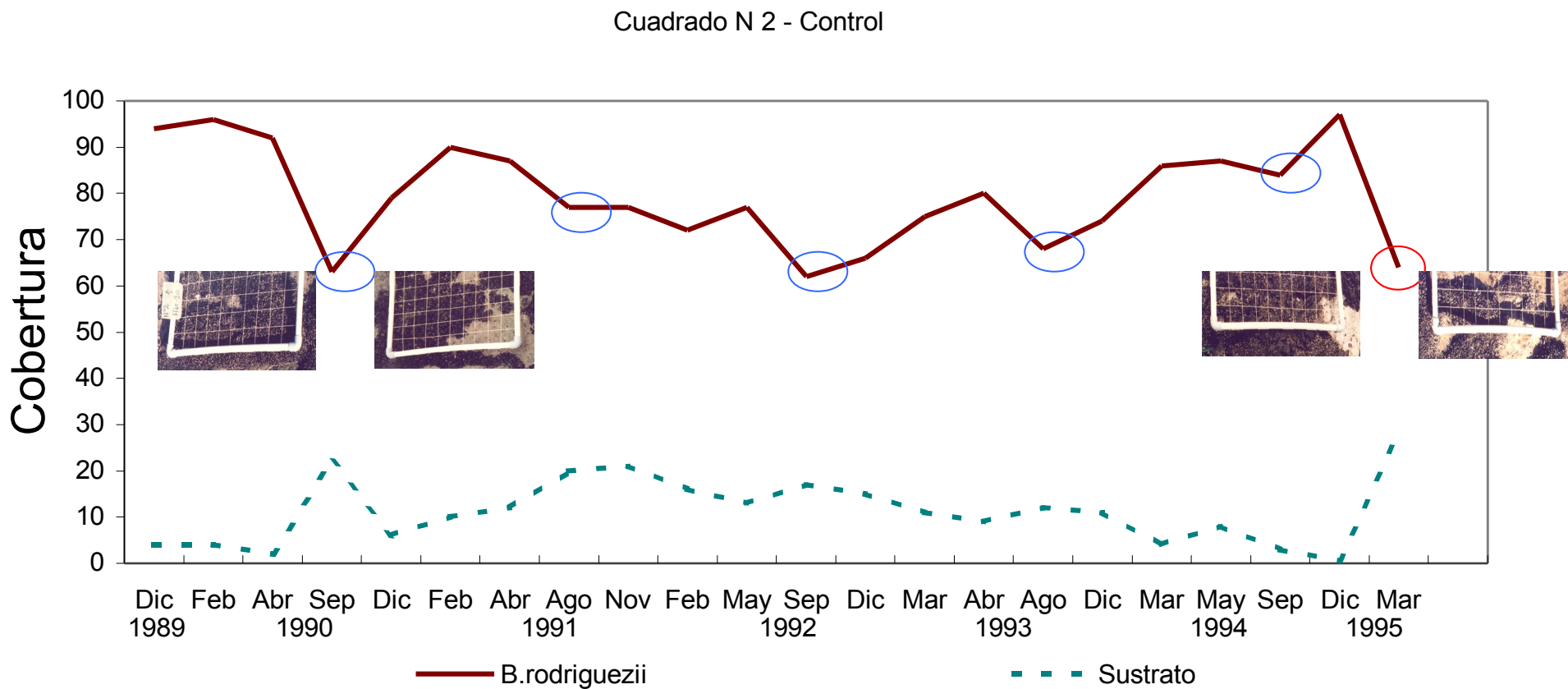


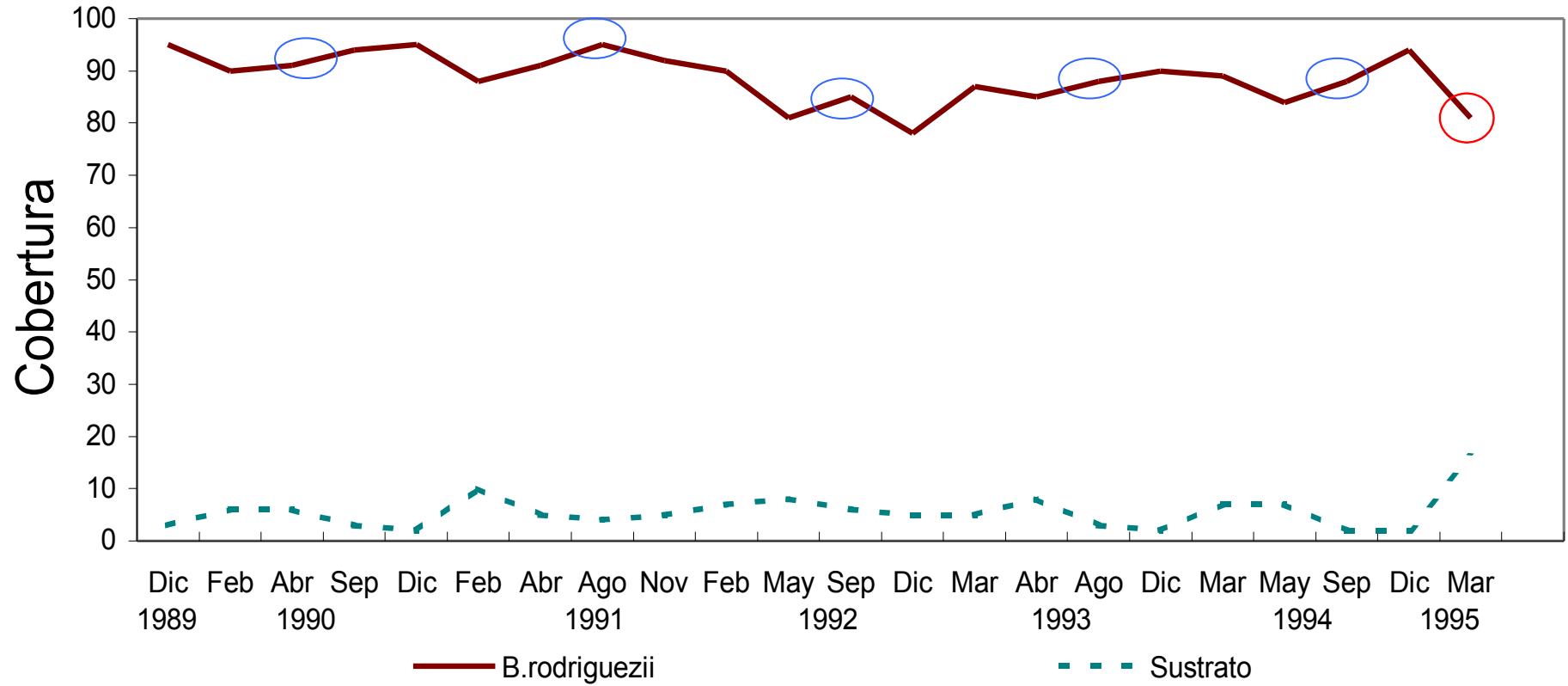
Fig. 6.6. Cobertura de *B. rodriguezii* y sustrato descubierto en el cuadrado control 2 durante 5 años de muestreo. Los círculos azules indican los censos de invierno y el círculo rojo indica el censo de verano en donde se registró disminución de cobertura del mejillinar. Se incluyen fotografías en donde se aprecia claramente la generación de parches de sustrato descubierto durante el invierno de 1990 y el verano de 1995.



B. rodriguezii

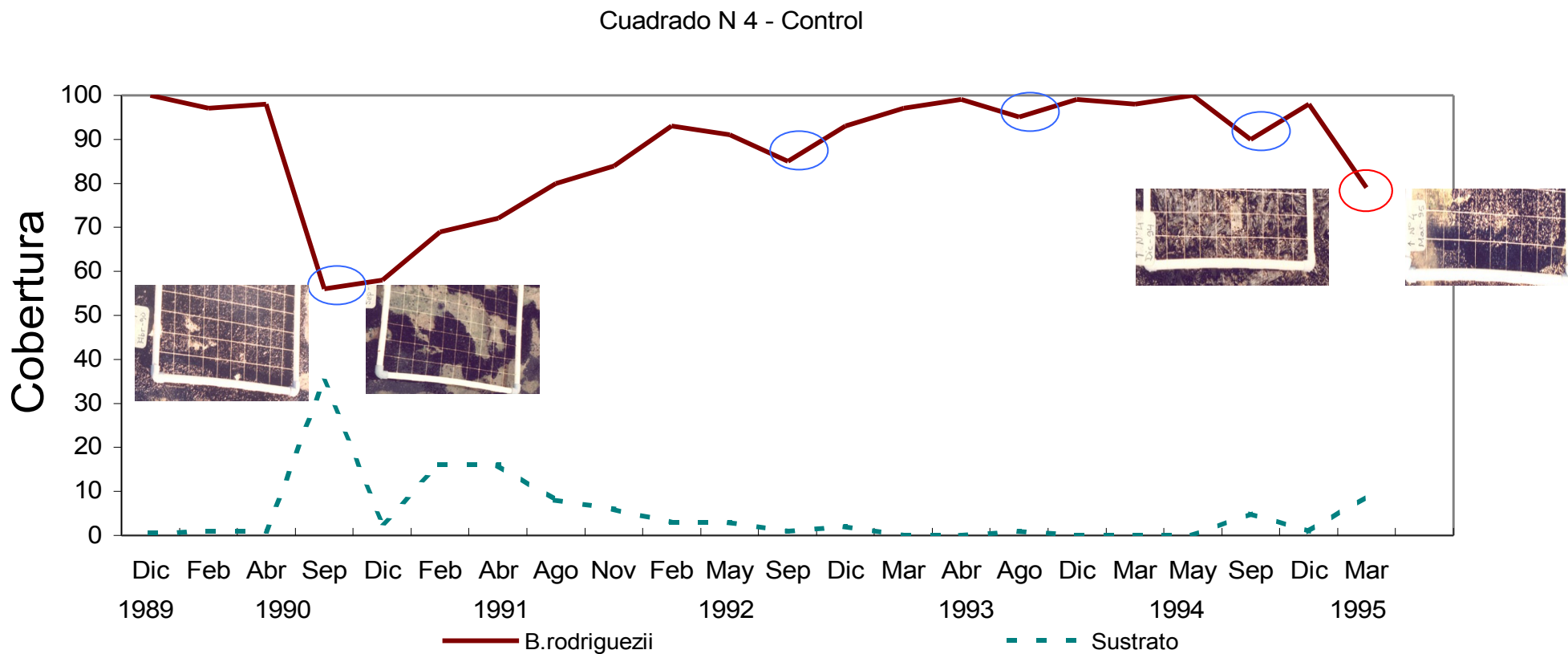
Fig. 6.7. Cobertura de *B. rodriguezii* y sustrato descubierto en el cuadrado control 3 durante 5 años de muestreo. Los círculos azules indican los censos de invierno en donde se registró un leve aumento en la cobertura de *B. rodriguezii* y el círculo rojo indica el censo de verano en donde se registró disminución de cobertura del mejillinar.

Cuadrado N 3 - Control



B. rodriguezii

Fig. 6.8. Cobertura de *B. rodriguezii* y sustrato descubierto en el cuadrado control 4 durante 5 años de muestreo. Los círculos azules indican los censos de invierno y el círculo rojo indica el censo de verano en donde se registró disminución de cobertura del mejillinar. Se incluyen fotografías en donde se aprecia claramente la generación de parches de sustrato descubierto durante el invierno de 1990 y el verano de 1995.



B. rodriguezii

6.3.5. Efecto de la exclusión de *B. rodriguezii* en la competencia por el sustrato

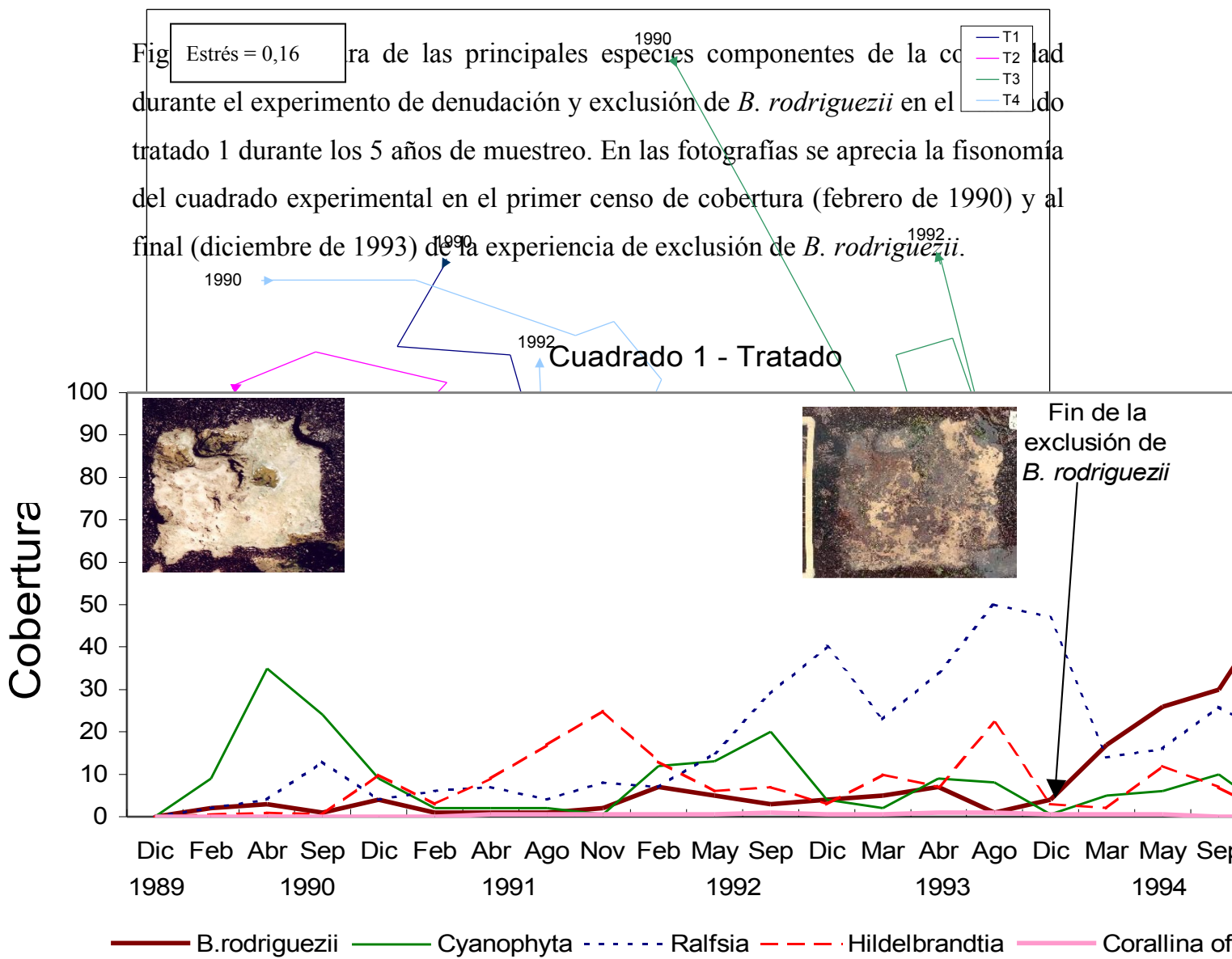
Analizando la estructura de la comunidad de los cuatro cuadrados desnudos al principio de la experiencia (diciembre de 1989) a partir del primer censo, es decir desde febrero de 1990 hasta febrero de 1992, se observa en el gráfico bidimensional del MDS (Fig. 6.9) que las trayectorias de tres de los cuatro cuadrados (1, 2 y 4) se superponen a la izquierda del gráfico, mientras que el cuadrado 3 se ubica a la derecha, presentando una trayectoria diferente a la de los demás.

Las figuras 6.10, 6.11, 6.12 y 6.13 muestran la variación en la cobertura del mejillín y de las principales algas que colonizaron los cuadrados con exclusión de *B. rodriguezii*. Se observó que mientras la abundancia de *B. rodriguezii* se mantuvo baja mediante extracción manual, los cuadrados 1, 2 y 4 estuvieron dominados en una primera fase por cianofíceas y posteriormente por las algas incrustantes *Hildenbrandtia* sp. y *Ralfsia expansa*. El cuadrado 3 presentó una composición diferente durante el período de exclusión (Fig. 6.12), con una importante cobertura de *Ralfsia expansa* en una primera fase, posteriormente desplazada por *Corallina officinalis*.

C. officinalis continuó presente con una alta cobertura luego de finalizada la exclusión del mejillín, hasta que finalmente el sustrato volvió a ser colonizado por *B. rodriguezii*.

En general se observó que la recuperación de la cobertura de *B. rodriguezii* fue rápida, recuperando más del 50 % en sólo 15 meses luego de finalizado el experimento (Fig. 6.10 y 6.12).

Fig. 6.9. MDS mostrando la evolución de los cuatro cuadrados tratados en el tiempo. En los extremos de las cuatro líneas se indica el primer censo (febrero 1990) y el último (febrero 1992) en donde los cuatro cuadrados recibieron el mismo tratamiento, ya que a partir de esa fecha en dos de ellos (cuadrados 2 y 4) se dejó de extraer al mejillín. T1: cuadrado tratado 1, T2: cuadrado tratado 2, T3: cuadrado tratado 3, T4: cuadrado tratado 4.

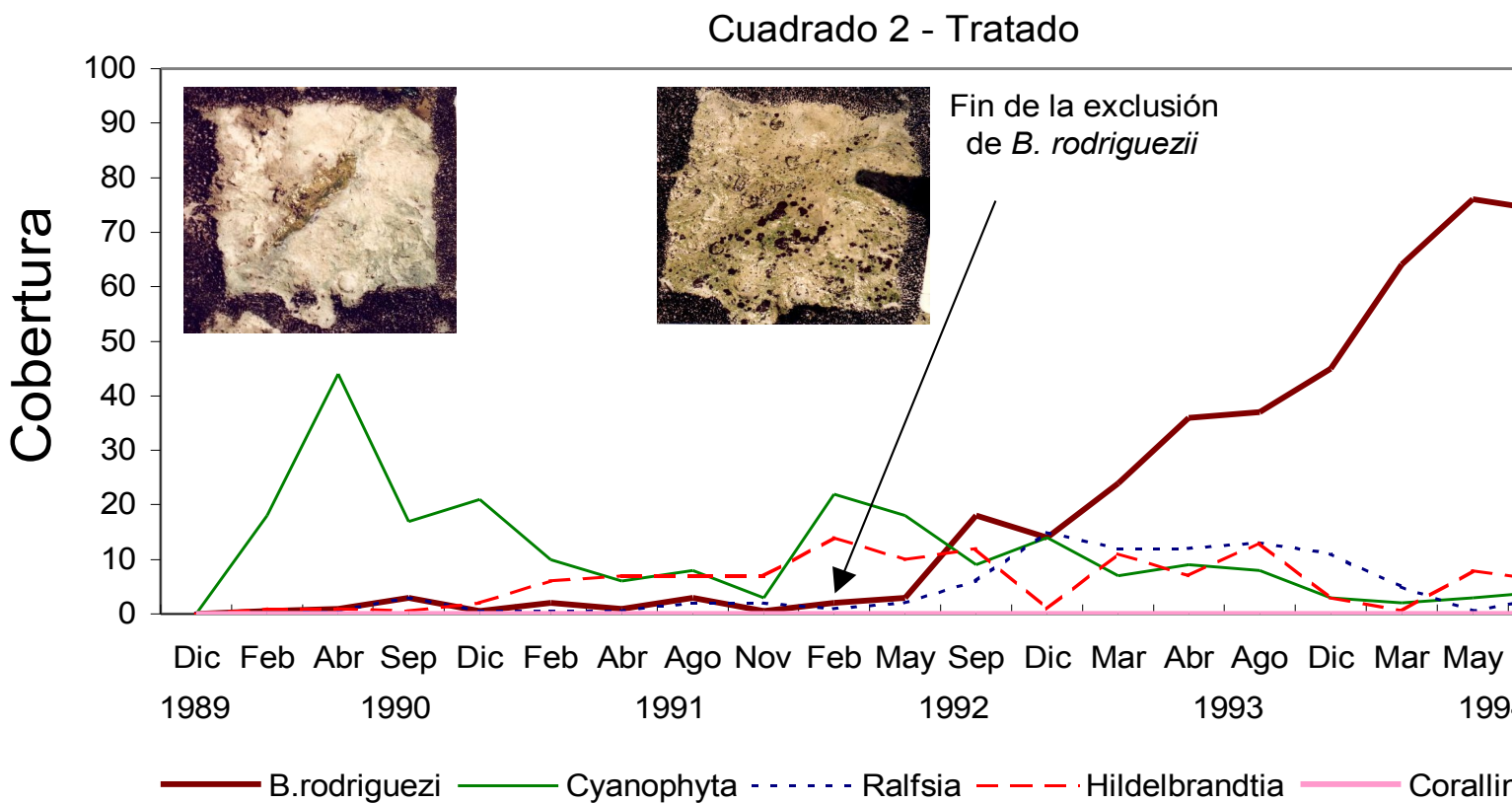


B. rodriguezii

Cyanophyta

Corallina officinalis

Fig. 6.11. Cobertura de las principales especies componentes de la comunidad durante el experimento de denudación y exclusión de *B. rodriguezii* en el cuadrado tratado 2 durante los 5 años de muestreo. En las fotografías se aprecia la fisonomía



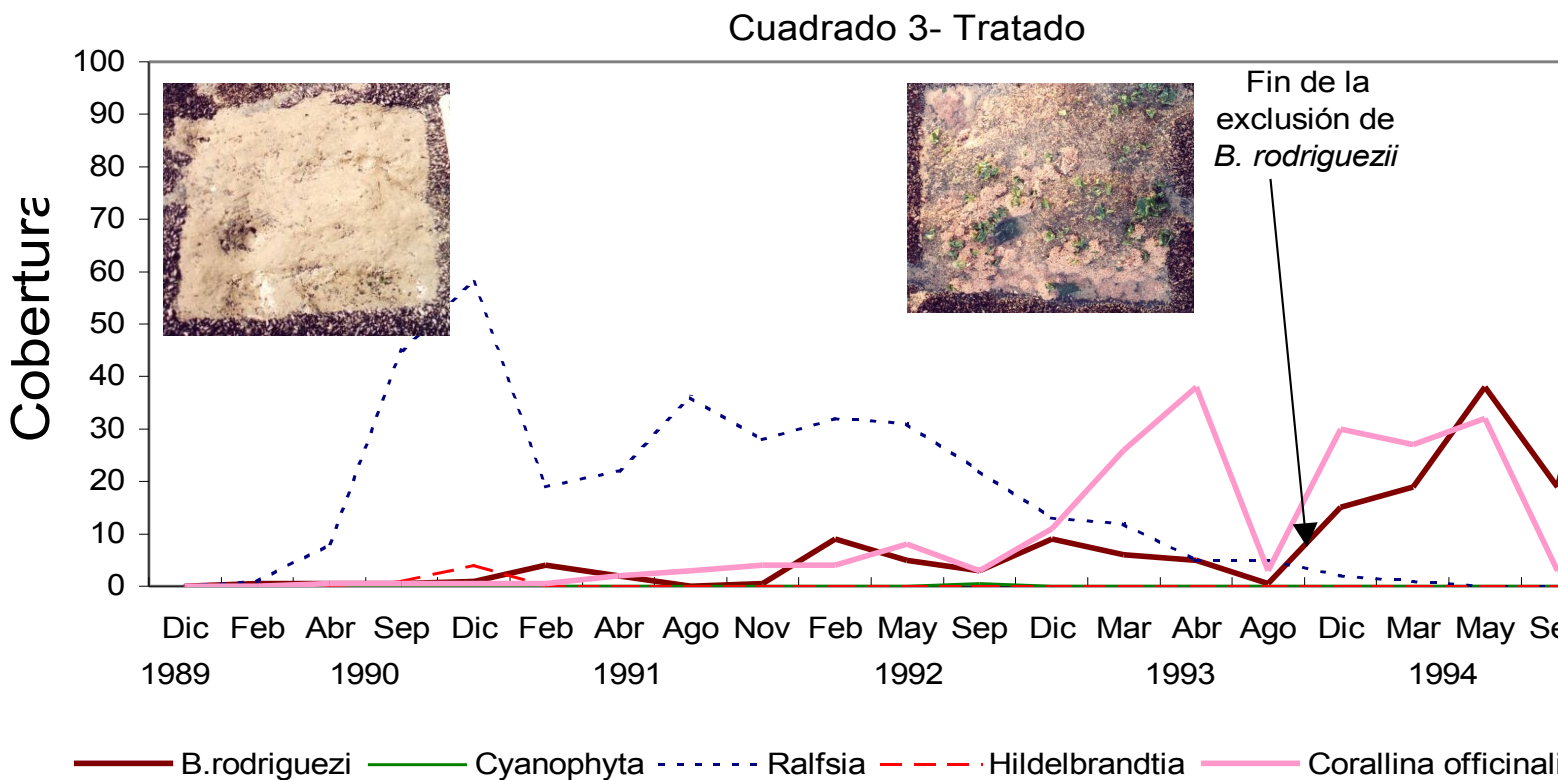
del cuadrado experimental durante el primer censo de cobertura (febrero de 1990) y al final (febrero de 1992) de la experiencia de exclusión de *B. rodriguezii*.

B. rodriguezii

Cyanophyta

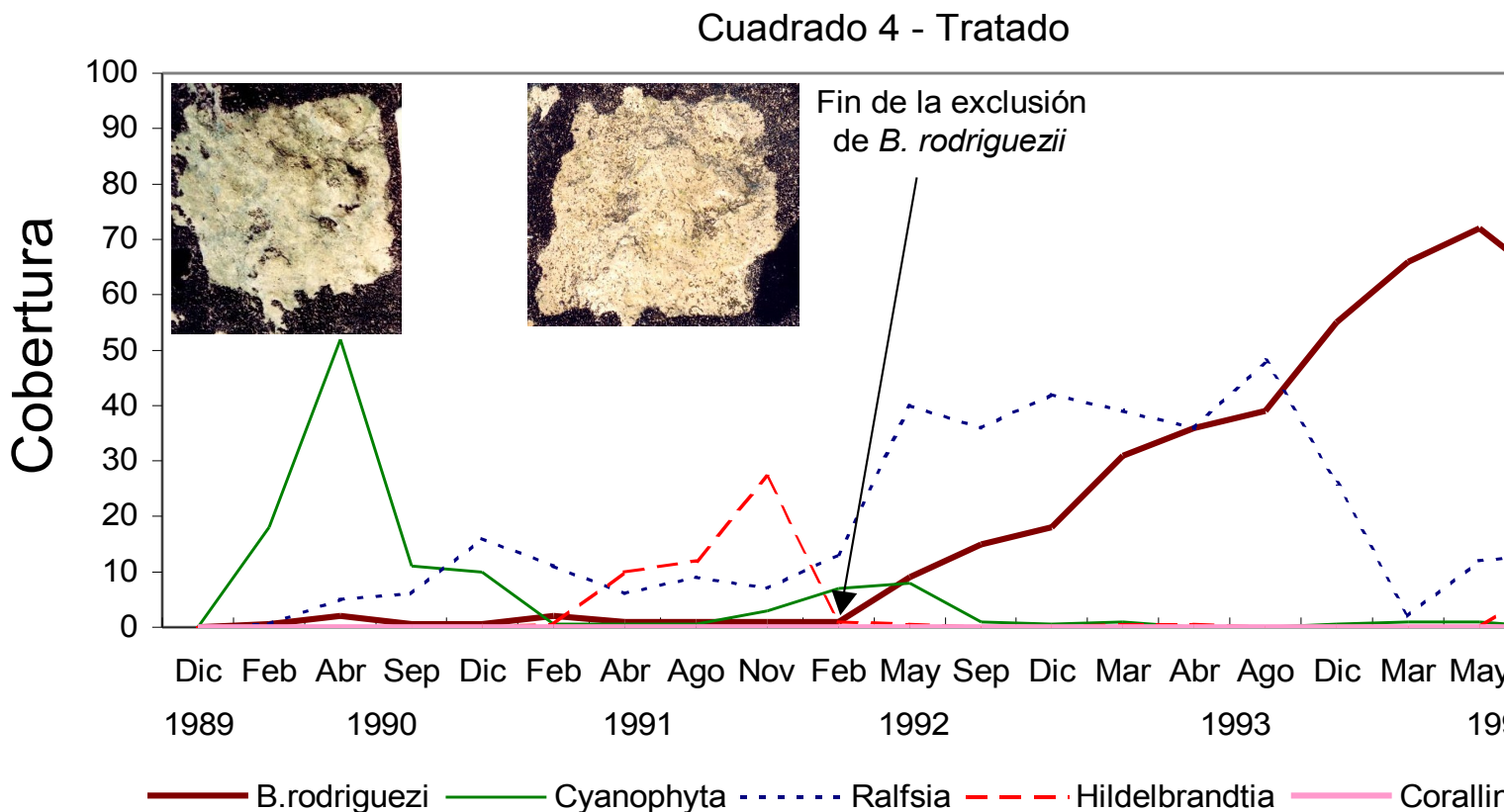
Corallina officinalis

Fig. 6. 12. Cobertura de las principales especies componentes de la comunidad durante el experimento de denudación y exclusión de *B. rodriguezii* en el cuadrado tratado 3 durante los 5 años de muestreo. En el censo de agosto de 1993 se estimó que los talos de *C. officinalis* habían muerto por estar completamente cubiertos por un abundante crecimiento estacional de diatomeas coloniales. Su recuperación en el censo siguiente demuestra las dificultades metodológicas al realizar estas



estimaciones a campo. En las fotografías se aprecia la fisonomía del cuadrado experimental en el primer censo de cobertura (febrero de 1990) y al final (diciembre de 1993) de la experiencia de exclusión de *B. rodriguezii*.

Fig. 6.1. *B. rodriguezii* las p. Cyanophyta ctes ntes de *Hildenbrandtia* *Corallina officinalis* durante el experimento de denudación y exclusión de *B. rodriguezii* en el cuadrado tratado 4 durante los 5 años de muestreo. En el censo de septiembre de 1994 se observa un aumento en la cobertura de las algas incrustantes coincidentemente con una disminución en la cobertura de *B. rodriguezii*, lo que sugiere que el recubrimiento de *Ralfsia expansa* e *Hildenbrandtia* sp. por parte del mejillín no implica su muerte. En las fotografías se aprecia la fisonomía del cuadrado experimental durante el primer censo de cobertura (febrero de 1990) y al final (febrero de 1992) de la experiencia de exclusión de *B. rodriguezii*.



B. rodriguezii

Cyanophyta

Corallina officinalis

6.4. Discusión

- ¿La presencia de *B. rodriguezii* facilita el reclutamiento o desarrollo de alguna especie epifaunal?

B. rodriguezii facilita el desarrollo del alga epifaunal *Porphyra* cf. *leucosticta*. En los controles monopolizados casi totalmente por el mejillín, se observó una cobertura de *P. cf. leucosticta* significativamente mayor que en los cuadrados denudados, los cuales no favorecieron el asentamiento de esta macroalga (Fig. 6.1). Sin embargo, datos de cinco años de censos de la cobertura de *Ulva rigida* que no pudieron ser analizados estadísticamente por falta del número de pares necesarios para llevar a cabo la prueba de Wilcoxon, mostraron que esta alga parece preferir los cuadrados denudados para asentarse.

- ¿Los parches de sustrato desnudo que se producen después de un disturbio se pueblan con individuos de *B. rodriguezii* que se reclutan desde el plancton, o con ejemplares juveniles desprendidos de la comunidad adyacente?

Los parches de sustrato descubierto se poblaron preferentemente con individuos juveniles y adultos provenientes de la comunidad adyacente, superando siempre el 50 % del total, y en menor medida con reclutas (0-2,5 mm) provenientes del plancton (punto 6.3.2).

La recolonización es entonces la combinación de dos procesos: el reclutamiento de postlarvas provenientes del plancton y de individuos de mayor talla que migran del bentos adyacente. Tanaka y Magalhães (2002) hicieron referencia a la importancia que tiene el tamaño del parche sobre la dinámica sucesional de la comunidad intermareal, la cual depende de la composición de la comunidad

circundante. En los bancos de mitílidos, los parches pequeños se cierran rápidamente por migración lateral, mientras que en parches más grandes el reclutamiento desde la columna de agua puede contribuir también en el proceso de sucesión, ya que éstos demandan más tiempo para cerrarse sólo por migración de la comunidad circundante, o sea que aquí el reclutamiento desde el plancton juega un rol importante en la sucesión (Paine y Levin, 1981; Sousa, 1984b). En comunidades dominadas por algas, la tasa de invasión lateral está determinada por el crecimiento vegetativo y la colonización de propágulos desde los bordes (Sousa, 1985). Las comunidades vecinas también pueden influenciar negativamente la colonización por algas en parches pequeños debido al efecto de sombreado y batido, mientras que el recubrimiento de parches grandes se podría retardar por una baja colonización o una alta mortalidad, por lo que parches de tamaño intermedio tendrían una sucesión más rápida (Kim y DeWreede, 1996). Cabe destacar la elevada capacidad de *B. rodriguezii* para recolonizar las áreas de sustrato denudado. Los mejillines se adhirieron preferentemente en pequeñas grietas y oquedades que presentó la tosca y fue notable la retención de granos de arena a su alrededor fijados por los filamentos bisales.

- ¿Cuándo tiempo tarda en recuperarse la comunidad de *B. rodriguezii* después de un disturbio?

La comunidad dominada por *B. rodriguezii* en la zona intermareal de Puerto Quequén tardó entre dos años y siete meses y dos años y diez meses en recuperar su fisonomía natural después de un disturbio, es decir el tiempo necesario para que la estructura de la comunidad de los cuadrados denudados fuera indistinguible de la de los controles (Fig. 6.3).

Estudios sobre recolonización realizados en nuestro país (Penchaszadeh, 1973) mostraron que la comunidad dominada por *B. rodriguezii* en la zona de Mar del

Plata demoró aproximadamente dos años y medio en recuperar su fisonomía natural. Sánchez y Zaixso (1995) indicaron que en las comunidades intermareales en la costa rocosa del Golfo San José (Chubut) se recuperan a los dos años del disturbio ocasionado por la denudación.

Las tasas de recolonización observadas en experiencias intermareales realizadas en otras áreas del mundo son muy variables. Dayton (1971) indicó que se necesitaron cuatro años para que el alga *Fucus* retome su grado de dominancia original en una costa rocosa del Pacífico Norte. En áreas costeras de Sudáfrica, donde existe una intensa explotación de mitílidos, transcurrieron ocho a nueve años para que algunas de las áreas denudadas volvieran a recuperar su fisonomía natural (Dye, 1992).

- ¿La dinámica de los disturbios (generación de parches de sustrato desnudo) en la comunidad rocosa intermareal dominada por *B. rodriguezii* presenta variaciones estacionales? Si es así, ¿están relacionadas con algún factor ambiental?

La disminución de la cobertura de *B. rodriguezii* ocurrió en todos los inviernos durante los 5 años de censo, y fue evidente en los tres cuadrados control (1, 2 y 4) que se encontraban a mayor altura en el intermareal, con la única excepción del cuadrado 4 en el invierno de 1991.

Se observó un patrón de disturbio no estacional, asociado a tormentas de viento poco predecibles, las cuales ocurrieron durante el invierno de 1990 y en el verano de 1995. Ambas produjeron una importante disminución en la cobertura del mejillinar y generaron nuevos parches de sustrato descubierto que fueron evidentes en los registros fotográficos (Figs. 6.5, 6.6 y 6.8). La disminución ocurrida durante el invierno de 1990 en los cuadrados 1, 2 y 4 probablemente fue

consecuencia de la interacción de un factor de disturbio estacional sumado a una fuerte tormenta. Se observó en cambio que la tormenta ocurrida en el verano de 1995 tuvo efectos importantes en todos los cuadrados (Figs. 6.5, 6.6, 6.7 y 6.8).

El cuadrado 3 (ubicado 20 cm más abajo que los otros tres) mostró una dinámica diferente, con un patrón inverso al resto, ya que se observó un leve aumento de la cobertura durante el invierno. Los resultados de este experimento sugieren una nueva hipótesis que debería ser puesta a prueba en futuros trabajos diseñados específicamente para tal fin: que durante el invierno los mejillines de los niveles más altos se desprenden y migran hacia niveles más bajos del intermareal.

Generalmente, los disturbios severos son menos predecibles y ocurren con menor frecuencia que los de menor intensidad (Connell y Keough, 1985; Sousa, 1985).

La frecuencia y la predecibilidad de los disturbios son componentes temporales claves en la dinámica de un sitio en particular (Sousa, 1984b).

En algunas costas rocosas intermareales del mundo, tal como la de Nueva Gales del Sur en Australia, cambios climáticos bruscos y olas producidas por grandes tormentas pueden ocurrir en cualquier momento del año, sin una estacionalidad obvia en los disturbios que producen (Underwood, 1981; McGuinness, 1987).

La distribución de tallas de los parches de sustrato libre originados por algún agente particular puede variar estacionalmente entre años y sitios, lo que estaría reflejando una variación espacial y temporal en la intensidad de la fuerza del disturbio. Paine y Levin (1981) registraron variabilidad en el tamaño de los parches generados por la acción del oleaje en bancos de *Mytilus californianus*. Dichos autores observaron que los parches originados durante veranos relativamente calmos o en áreas protegidas de la acción del oleaje fueron un orden de magnitud menores que los que se produjeron en meses de invierno con fuertes tormentas o los que se encontraban expuestos a un fuerte impacto del oleaje.

La costa bonaerense donde se desarrolló este estudio en general se encuentra muy expuesta al oleaje y sometida a fuertes tormentas de viento (sudestadas), por lo

tanto se esperaría que la dinámica de su comunidad intermareal se encuentre en gran medida afectada por estos factores.

- ¿Es *B. rodriguezii* un competidor dominante? Si es así, ¿a qué especies desplaza en la zona intermareal?

B. rodriguezii es el competidor dominante en la comunidad intermareal, ya que monopoliza el sustrato libre, desplazando al resto de las especies durante el proceso de sucesión.

De acuerdo a Huvé (1969), cuando en los primeros estadios de una recolonización aparecen algas perennes, éstas tienen grandes posibilidades de persistir, acaparando el sustrato de manera permanente e inhibiendo el asentamiento de otras especies, sobre todo de aquellas que son estacionales. Stewart (1989) sugiere en su estudio sobre comunidades intermareales dominadas por *Corallina*, que la dominancia de ésta se debe a su permanencia en ese hábitat y que los factores ambientales excluyen a las demás especies.

Los resultados que se exponen en este estudio sugieren que *B. rodriguezii* desplaza competitivamente a *Corallina officinalis* hacia niveles inferiores del intermareal rocoso, fijando su límite superior de distribución intermareal.

En la primera fase de la sucesión, los cuadrados ubicados a mayor altura fueron dominados por algas cianofíceas y posteriormente por las algas incrustantes *Ralfsia expansa* e *Hildenbrandtia* sp. (Fig. 6.10, 6.11 y 6.13). Es decir que cuando *B. rodriguezii* monopoliza el sustrato en condiciones naturales las desplaza competitivamente, quedando éstas en estado de latencia por debajo del mejillín, a la espera de un disturbio que origine nuevos parches y les permita recuperarse a muy corto plazo.

Cabe destacar que al momento de iniciar este experimento, cuando se denudaron los cuatro cuadrados, todos estaban cubiertos totalmente por *B. rodriguezii* y no existía manera de predecir que el cuadrado 3, ubicado sólo 20 cm por debajo de los demás, tendría un proceso sucesional tan diferente al resto (Fig. 6.9 y 6. 12), lo que enfatiza el valor de los métodos experimentales por sobre los estudios observacionales.

7. Dinámica espacio-temporal de la comunidad asociada a *B. rodriguezii*

7.1. Introducción

Los mitílidos suelen ocupar grandes extensiones sobre las costas rocosas intermareales, desplazando a muchas otras especies del sustrato primario por exclusión competitiva (Paine y Levin, 1981). Frecuentemente los mitílidos intermareales forman bancos multiestratificados de una considerable complejidad estructural (Commito y Rusignuolo, 2000), con poblaciones que por lo general muestran una distribución bimodal (Alvarado y Castilla, 1996).

A pesar de que los mitílidos monopolizan la superficie rocosa, el sustrato secundario creado por el desarrollo de esta población sustenta ricas asociaciones epibentónicas e infaunales (Dittman y Robles, 1991; Lohse, 1993; Ragnarsson y Raffaelli, 1999), ya que las especies excluidas del sustrato primario pueden sin embargo persistir como epizoos (Tokeshi y Romero, 1995).

Estas comunidades están compuestas por tres elementos principales: la matriz de mitílidos, un conjunto de organismos asociados y detrito acumulado (Suchanek, 1985). La temperatura, la luz y la acción del oleaje están significativamente reducidas en su interior, mientras que el sedimento retenido y la humedad relativa aumentan (Seed y Suchanek, 1992).

La complejidad estructural del hábitat aumenta la diversidad y la riqueza específica (Günther, 1996), la cual en ciertos casos puede alcanzar valores extremadamente altos (Suchanek, 1992). La estructura de la comunidad de organismos asociados dentro de la matriz de mitílidos está influenciada por el tamaño del parche (Tsuchiya y Nishihira, 1985) y por la edad de la población de

estos bivalvos (Tsuchiya y Nishihira, 1986). Además, la sucesión en los bancos depende de las características del parche creado por un disturbio (Tanaka y Magalhães, 2002).

Los mejillinares intermareales de la provincia de Buenos Aires poseen como especies asociadas a poliquetos, artrópodos, cnidarios, equinodermos, briozoos, tunicados, otros moluscos, nemertinos, nematodos, platelmintos, sipuncúlidos, rizópodos y algas (Scelzo *et al.*, 1996; Elías, 2002; Adami *et al.*, 2004). En un estudio sobre la ecología de la fauna de macroinvertebrados asociada a parches de mejillones Seed (1996) concluyó que a pequeña escala estas comunidades exhiben significativas variaciones temporales y espaciales de abundancia y diversidad, pero que la pendiente de la superficie rocosa no produce efectos aparentes sobre la diversidad.

Varios estudios demostraron que los bancos de *Brachidontes* son afectados por la contaminación cloacal, mostrando notables cambios en su estructura en respuesta al enriquecimiento orgánico (López Gappa *et al.*, 1990, 1993; Hindell y Quinn, 2000; Vallarino, 2002; Vallarino *et al.*, 2002).

La propuesta del presente capítulo es analizar la estructura de la comunidad asociada al mitílido dominante *B. rodriguezii* en la zona intermareal, sus variaciones temporales y espaciales a distintas escalas (dentro de cada sitio y entre sitios) y también a diferentes grados de inclinación del sustrato.

7.2. Metodología

7.2.1. Diseño del muestreo

Los sitios seleccionados, las fechas de muestreo y el número de réplicas extraídas corresponden a las descritas en el punto 5.2.1.

Para la recolección de las muestras se utilizó un cuadrado metálico de 200 cm². Toda la fauna se extrajo cuidadosamente con espátula, incluyendo también el sedimento acompañante.

Las muestras se lavaron bajo agua corriente usando un tamiz con un tamaño de malla de 62,5 µm y luego se analizaron bajo lupa estereoscópica, determinando los organismos hasta la menor categoría taxonómica posible.

7.2.2. Análisis de los datos

El análisis granulométrico del sedimento recolectado en cada muestra se realizó calculando en primer lugar el peso seco total de la muestra, se la tamizó utilizando una columna de seis tamices (2000/1000/500/250/125/62,5 µm de abertura de malla) y finalmente se pesó cada una de las fracciones retenidas en ellos. Esto permitió separar y cuantificar la abundancia relativa en peso de las arenas (muy gruesa, gruesa, mediana, fina y muy fina) y de las gravas. La media y el desvío estándar se calcularon en unidades phi, utilizando el método gráfico de acuerdo a las fórmulas propuestas por Folk y Ward (1957).

Una vez identificados los distintos componentes de la comunidad, se calculó la abundancia (ind.m⁻²) y la biomasa (g.m⁻²) para cada uno de los taxa, utilizando una balanza analítica con una precisión de 0,1 mg.

A partir de la combinación de los dos parámetros mencionados en el párrafo anterior, se estimó un valor de producción (g.m⁻².año⁻¹) (Warwick y Clarke, 1993) para cada uno de los componentes de la comunidad en cada muestra, utilizando la misma ecuación que se menciona en el punto 5.2.1 para *B. rodriguezii*.

Como resultado se obtuvo una matriz básica de datos con valores estimados de producción. Los análisis multivariados se realizaron siguiendo las recomendaciones de Clarke y Warwick (1994) (ver punto 6.2.2.).

En este caso los valores de producción fueron transformados a raíz cuarta ($x' = x^{0.25}$) antes de calcular la matriz de similitud.

El paquete de programas PRIMER (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research) fue usado para comparar la estructura de la comunidad asociada a *B. rodriguezii* entre localidades, inclinaciones del sustrato y estaciones, por medio de Escalamiento Multidimensional no-Métrico (MDS, Kruskal y Wish, 1978). Mediante un test de permutaciones (ANOSIM de dos vías cruzado) (Clarke y Green, 1988; Clarke y Warwick, 1994) se pusieron a prueba las siguientes hipótesis: 1) La estructura de la comunidad es significativamente diferente entre sustratos verticales y horizontales. 2) La estructura de la comunidad varía significativamente entre las estaciones del año. 3) La estructura de la comunidad presenta mayores diferencias entre localidades que entre réplicas.

Por último, la rutina SIMPER (Porcentaje de Similitud) permitió identificar a las especies responsables de la discriminación entre grupos de muestras en el análisis multivariado. Cabe destacar que en las tablas sólo se detallan las especies que contribuyeron hasta un 50 % del total en la diferenciación entre los grupos.

También se calculó para cada muestra la riqueza específica (Margalef, 1977):

$$d = (S-1)/\ln N$$

Donde S es el número total de especies y N es el total de individuos de la muestra, y la diversidad (Shannon y Weaver, 1949):

$$H' = -\sum p_i \log_2 p_i$$

Donde $p_i = N_i/N$.

Las diferencias entre estaciones y localidades fueron analizadas mediante ANOVA de dos factores. El supuesto de homogeneidad de la varianza se cumplió al emplear la transformación logarítmica [$x' = \ln(x + 1)$], y se verificó mediante la prueba C de Cochran (Winer, 1971).

En los casos en que no se cumplían los supuestos del ANOVA se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Las diferencias significativas fueron analizadas con la prueba HSD (Honestly Significant Difference) de Tukey (Steel y Torrie, 1960) *a posteriori* del ANOVA, o con la prueba de Dunn después de aplicar Kruskal-Wallis (Daniel, 1978). Los parámetros del sedimento (granulometría y peso) se analizaron mediante los mismos procedimientos.

7.3. Resultados

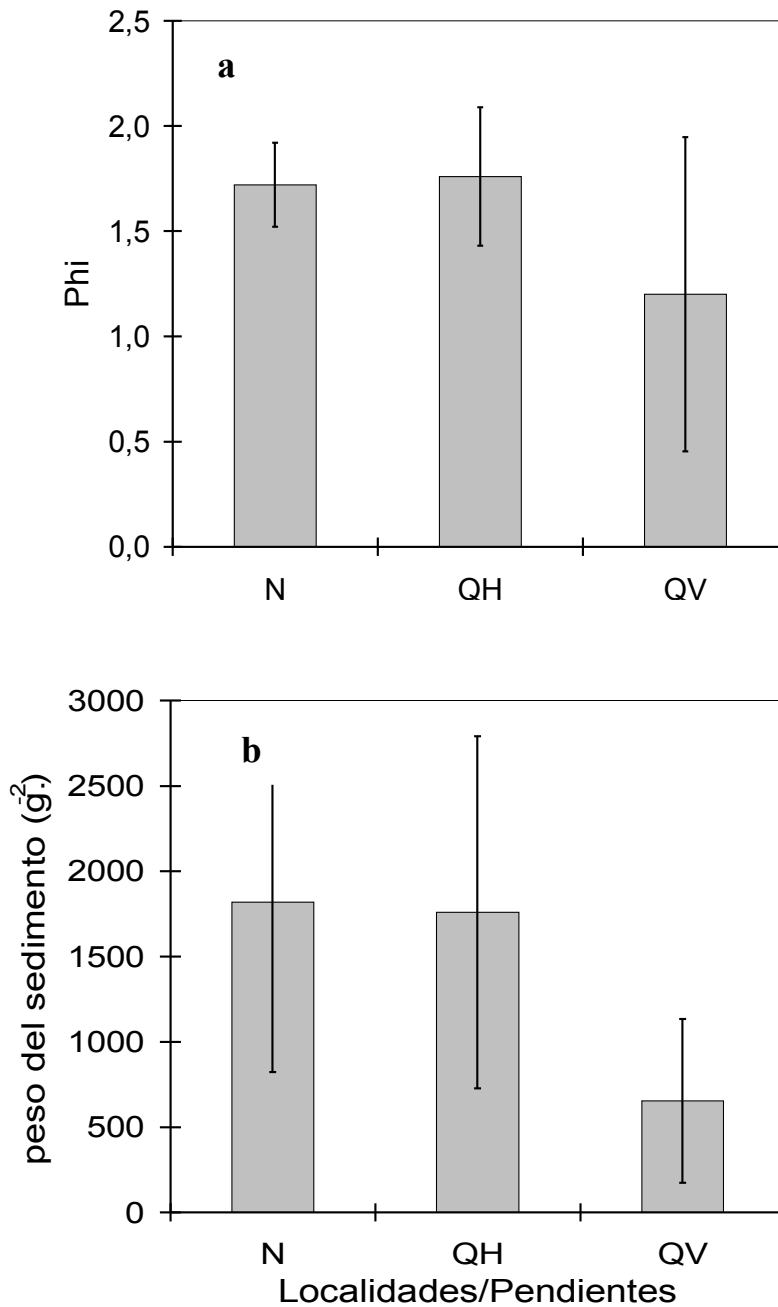
7.3.1. Análisis del sedimento

La mayoría de las muestras de ambas localidades e inclinaciones del sustrato estuvieron compuestas por arena mediana pobremente seleccionada, con valores de Phi medio entre 1 y 2 (Fig. 7.1a).

El sedimento fue significativamente más grueso (menor Phi), en sustratos verticales (QV) que en los horizontales (QH), (Prueba de Kruskal-Wallis, $H = 8,12$, $P = 0,017$; Prueba de Dunn, $QH > QV$, $P < 0,05$), en cambio entre localidades (N y QH) estas diferencias no fueron significativas (Prueba de Kruskal-Wallis, $H = 8,12$, $P = 0,017$; Prueba de Dunn, $N = QH$, $P > 0,05$).

El peso del sedimento acumulado entre los mejillines fue significativamente mayor en las muestras de sustratos horizontales que en las verticales, pero las diferencias en el peso entre muestras horizontales de ambas localidades no fueron significativas (Fig. 7.1b, ANOVA, $F = 9,035$, $P = 0,0005$; Prueba HSD de Tukey, $QH > QV$, $P = 0,0024$, $N = QH$, $P > 0,05$).

Fig. 7.1 a. Granulometría y b. Peso seco total del sedimento acumulado en la matriz de *B. rodriguezii* (media y desviación estándar). N: Necochea, QH: Quequén Horizontal, QV: Quequén Vertical.



7.3.2. Análisis de la riqueza específica, diversidad y producción

Las diferencias en la riqueza específica entre estaciones del año o localidades no fueron significativas (Fig. 7.2a, ANOVA de dos factores, localidades/pendientes: $F = 2,12$; $P = 0,134$; estaciones: $F = 1,22$; $P = 0,315$ interacción: $F = 1,11$; $P = 0,372$), a pesar de que las muestras con mayor riqueza fueron frecuentemente las de sustrato vertical (QV).

La diversidad mostró variaciones estacionales pero no diferencias espaciales (Fig.7.2b, Tabla 7.1). La interacción en el ANOVA de dos factores fue altamente significativa, ya que las estaciones mostraron distintas tendencias según la inclinación del sustrato: se observaron valores mínimos en primavera en los sustratos horizontales (N, QH) pero no en los verticales (QV).

La producción media ($\text{g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$) de las 23 especies de invertebrados y la biomasa (g.m^{-2}) de las 3 especies de algas y del entoprocto colonial *Pedicellina cernua* se muestran en la Tabla 7.2.

Anélidos, artrópodos y moluscos fueron los phyla que presentaron mayor diversidad.

La producción de la fauna asociada a *B. rodriguezii* fue un orden de magnitud mayor sobre sustratos verticales que sobre los horizontales, y las diferencias entre localidades también fueron significativas (Kruskal-Wallis, $H = 32,9$; $P = 1 \times 10^{-5}$; Prueba de Dunn, $QV > QH$, $P < 0,05$; $QH > N$, $P < 0,05$).

Fig. 7.2. Promedios, máximos y mínimos. a. Riqueza específica (Índice d de Margalef) y b. Diversidad (Índice H' de Shannon-Wiener), en diferentes localidades, pendientes del sustrato y estaciones. N: Necochea, QH: Quequén Horizontal, QV: Quequén Vertical.

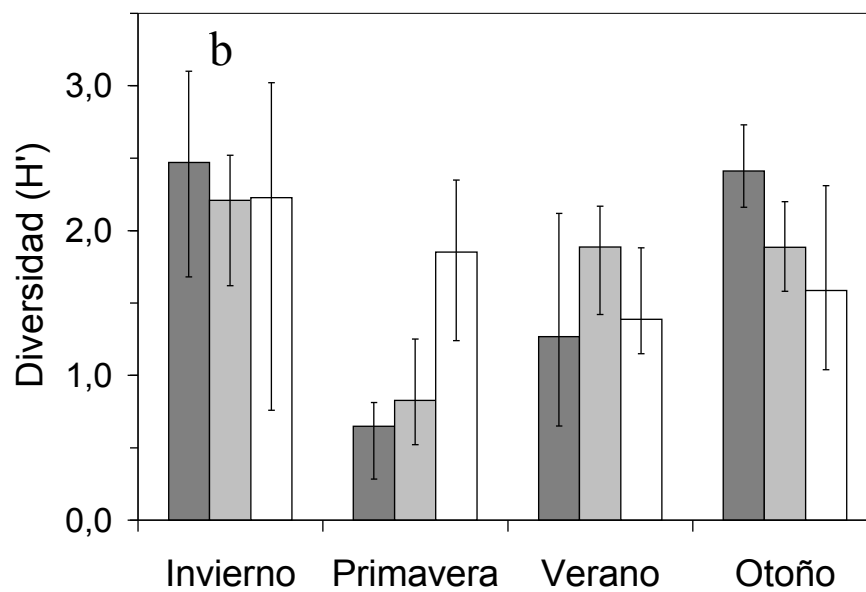
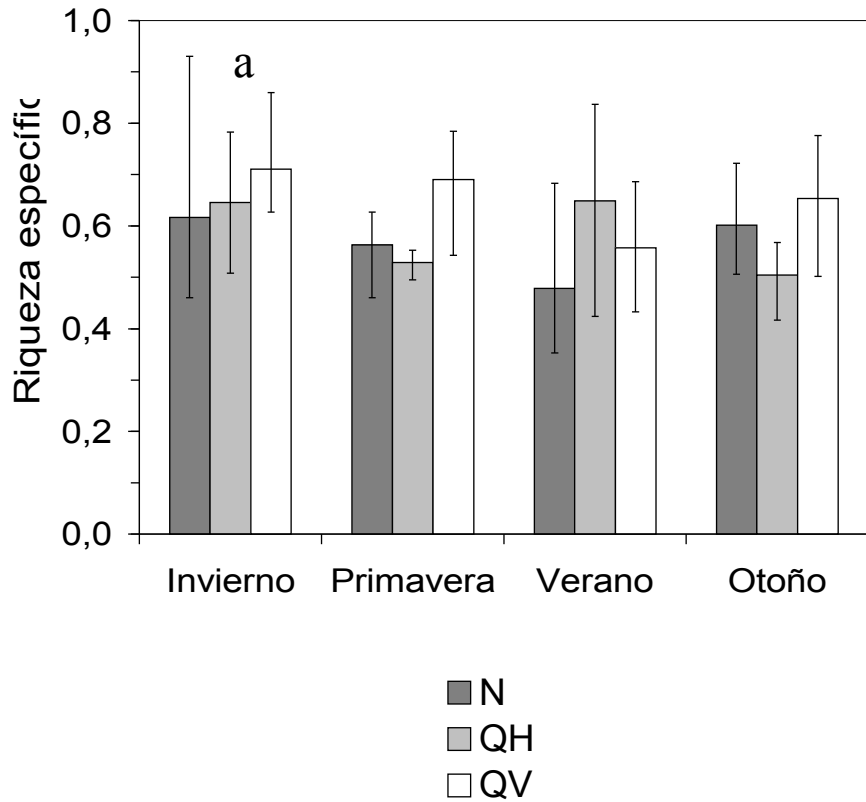


Tabla 7.1. ANOVA de dos factores para los valores de diversidad en diferentes localidades/pendientes y estaciones del año, y ANOVA univariados de estaciones por sitio. Los resultados de la prueba HSD de Tukey sólo se muestran para las localidades donde los cambios en la diversidad fueron significativos a través del tiempo. H: horizontal, V: vertical, In: invierno, Pr: primavera, Ve: verano, Ot: otoño.

ANOVA de dos factores			
	F	P	
Localidades/pendientes	0,4188	0,6609	
Estaciones	9,3598	< 0,00001	
Interacción	3,9028	0,0047	
ANOVA univariados para localidades/pendientes			
	F	P	Prueba HSD de Tukey
Necochea	12,7116	0,0005	In = Ot > Ve = Pr
Quequén H	5,7876	0,011	In = Ve = Ot > Pr
Quequén V	2,1030	0,1533	-

Tabla 7.2. Producción media de los taxa que componen la comunidad de *B. rodriguezii* en Quequén y Necochea. V: vertical, H: horizontal, An: Annelida, Ch: Chlorophyta, Cn: Cnidaria, Cr: Crustacea, En: Entoprocta, In: Insecta, Mo: Mollusca, Ne: Nemertea, Rh: Rhodophyta.

Taxa	Producción media (g.m ⁻² .año ⁻¹)		
	Quequén V	Quequén H	Necochea
<i>Boccardia polybranchia</i> (An)	10,95	128,44	2,60
<i>B. rodriguezii</i> (Mo)	16868,22	21833,73	23794,85
Chironomidae (In)	3,09	0,61	2,01
<i>Cladophora</i> sp. (Ch) ¹	0,00	0,00	3,12
<i>Cyrtograpsus angulatus</i> (Cr)	0,31	0,00	0,00
<i>Hiatella solida</i> (Mo)	0,00	0,09	0,00
<i>Hyale grandicornis</i> (Cr)	17,61	2,34	1,72
<i>Idotea</i> sp. (Cr)	0,00	0,00	0,05
<i>Jassa</i> sp. (Cr)	0,18	0,02	0,00
<i>Lasaea adansoni</i> (Mo)	8,48	0,31	0,00
<i>Lineus bonaerensis</i> (Ne)	139,05	17,40	4,27
<i>Lumbrineris tetraura</i> (An)	0,00	0,00	2,34
<i>Mytilus edulis platensis</i> (Mo)	291,18	14,25	3,71
<i>Naineris</i> sp. nov. ² (An)	6,47	19,53	3,45
Oligochaeta indet. (An)	0,00	0,02	0,46
<i>Pedicellina cernua</i> (En) ¹	0,02	0,00	0,00
<i>Perinereis</i> sp. (An)	24,65	9,25	38,33

Platyhelminthes	0,00	0,00	0,11
<i>Porphyra</i> cf. <i>leucosticta</i> (Rh) ^{1, 3}	8,43	20,87	88,89
<i>Pseudoparactis tenuicollis</i> (Cn)	1,27	0,00	0,00
<i>Siphonaria lessoni</i> (Mo)	158,86	157,61	74,82
<i>Sphaeroma serratum</i> (Cr)	815,91	3,99	0,14
<i>Syllidae</i> (indet.) (An)	0,06	0,02	0,20
<i>Syllis</i> (<i>Synsyllis</i>) sp. (An)	0,94	0,39	0,41
<i>Syllis</i> (<i>Typosyllis</i>) <i>prolixa</i> (An)	17,59	7,26	8,30
<i>Tanais dulongii</i> (Cr)	3,17	1,83	0,04
<i>Ulva rigida</i> (Ch) ¹	8,77	25,16	108,44
Total (sin <i>B. rodriguezii</i>)	1499,78	363,37	142,95
Total	18368,00	22197,10	23937,80

¹ Biomasa media (g.m⁻²) en lugar de producción.

²Blake, J.A. (comunicación personal), citado como *Protoariciella uncinata* por Elías *et al.* (2001).

³ Sensus Coll y Oliveira Filho (1976).

7.3.3. Análisis de la estructura de la comunidad asociada a *B. rodriguezii*

La separación de las muestras por localidad e inclinación del sustrato fue muy clara en la configuración bidimensional del MDS, excepto por dos muestras de QH que difirieron del resto por la ausencia total de *Boccardia polybranchia* (Fig. 7.3). El ANOSIM global mostró diferencias altamente significativas en la estructura comunitaria, tanto en el espacio como en el tiempo (Localidades/pendientes: R Global = 0,828; P < 0,01; Estación: R Global = 0,495; P < 0,01). Los contrastes pareados entre localidades (QH vs. N) e inclinaciones del sustrato (QH vs. QV) mostraron diferencias altamente significativas (Tabla 7.3).

Las diferencias en la estructura de la comunidad entre estaciones fueron significativas, excepto entre invierno y primavera. Las diferencias máximas en la estructura se observaron entre primavera y verano (Tabla 7.3).

La rutina SIMPER permitió identificar a las especies responsables de las diferencias observadas en los contrastes significativos. Los sustratos horizontales de Quequén y Necochea difirieron principalmente por sus poblaciones de poliquetos (Tabla 7.4). *Boccardia polybranchia* fue extremadamente abundante en Quequén, pero raro en Necochea. El nereido *Perinereis* sp., en cambio, fue mucho más abundante en Necochea que en Quequén. En sustratos verticales se registraron altas densidades del isópodo exótico *Sphaeroma serratum*, el mejillón *Mytilus edulis platensis*, y el nemertino *Lineus bonaerensis*, mientras que *Boccardia polybranchia* fue típicamente abundante en muestras horizontales.

Los contrastes estacionales significativos se debieron principalmente a las diferencias en la producción del mismo grupo de especies (*Sphaeroma serratum*, *Mytilus edulis platensis*, *Boccardia polybranchia*, *Lineus bonaerensis*). Las variaciones en la abundancia de la población de *Sphaeroma serratum*, con máximos en verano y mínimos en invierno, fueron el principal factor responsable de las diferencias significativas en los contrastes entre estaciones (Tabla 7.5).

Fig. 7.3. Escalamiento Multidimensional no-Métrico (MDS) de los datos de producción media ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$) para la totalidad de las muestras recolectadas en ambas localidades y pendientes. Valores de estrés en un rango entre 0,1-0,2 proporcionan una configuración bidimensional confiable a grandes rasgos (Clarke y Warwick, 1994). H: horizontal, V: vertical.

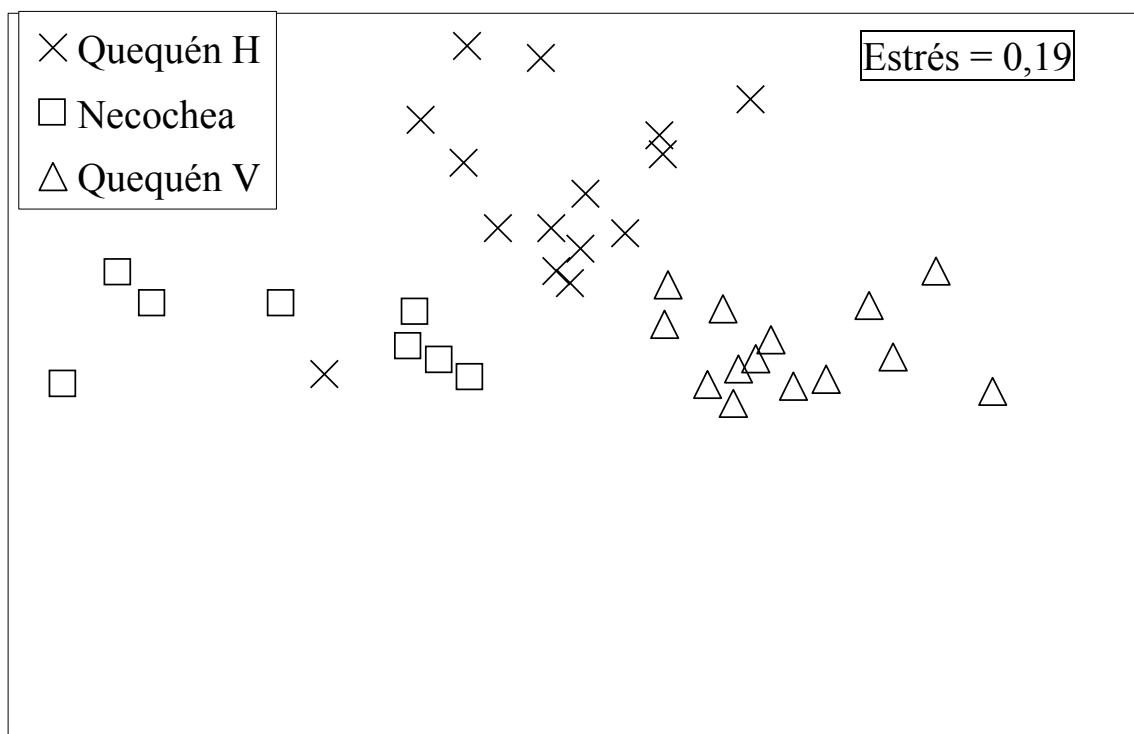


Tabla 7.3. Estadístico R y valores de probabilidad basados en producción ($\text{g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$) para los contrastes pareados en un ANOSIM de dos vías cruzado comparando Localidades/pendientes y Estaciones, H: horizontal, V: vertical. Se omitió el contraste entre QV y N (ver punto 5.2.2).

Contraste	Estadístico R	P
Quequén H - Necochea	0,745	< 0,01
Quequén H - Quequén V	0,742	< 0,01
Invierno - Primavera	0,236	0,032
Invierno - Verano	0,604	< 0,01
Invierno - Otoño	0,372	< 0,01
Primavera - Verano	0,736	< 0,01
Primavera - Otoño	0,507	< 0,01
Verano - Otoño	0,573	< 0,01

Tabla 7.4. Los resultados del análisis SIMPER muestran a las principales especies responsables de las diferencias en comparaciones pareadas entre localidades y pendientes del sustrato, ordenadas en importancia decreciente. Las tablas se truncaron cuando el porcentaje acumulativo alcanzó el 50 %. H: horizontal, V: vertical.

Localidades	Quequén H	Necochea		
Especies	Producción media (g.m ⁻² .año ⁻¹)		Porcentaje	Porcentaje acumulativo
<i>Boccardia polybranchia</i>	128,44	2,60	16,87	16,87
<i>Perinereis</i> sp.	9,25	38,33	10,58	27,45
<i>Lineus bonaerensis</i>	17,40	4,27	8,44	35,89
<i>Tanais dulongii</i>	1,83	0,04	7,15	43,03
<i>Naineris</i> sp.nov.	19,53	3,45	7,11	50,14
Pendiente	Quequén H	Quequén V		
<i>Sphaeroma serratum</i>	3,99	815,91	23,67	23,67
<i>Mytilus edulis platensis</i>	14,25	291,18	14,13	37,80
<i>Boccardia polybranchia</i>	128,44	10,95	10,56	48,36
<i>Lineus bonaerensis</i>	17,40	139,05	8,84	57,21

Tabla 7.5. Los resultados del análisis SIMPER muestran a las principales especies responsables de las diferencias en comparaciones pareadas entre estaciones ordenadas en importancia decreciente. Las tablas se truncaron cuando el porcentaje acumulativo alcanzó el 50 %.

Especies	Producción media (g.m ⁻² .año ⁻¹)		Porcentaje	Porcentaje acumulativo
	Invierno	Verano		
<i>Sphaeroma serratum</i>	83,74	428,54	14,67	14,67
<i>Mytilus edulis platensis</i>	84,04	171,98	12,78	27,45
<i>Boccardia polybranchia</i>	49,10	16,87	11,50	38,95
<i>Lineus bonaerensis</i>	32,79	121,92	10,22	49,17
<i>Perinereis</i> sp.	31,18	8,50	9,85	59,02
	Invierno	Otoño		
<i>Sphaeroma serratum</i>	83,74	355,64	17,09	17,09
<i>Boccardia polybranchia</i>	49,10	56,42	11,34	28,43
<i>Lineus bonaerensis</i>	32,79	33,16	9,75	38,18
<i>Mytilus edulis platensis</i>	84,08	10,85	8,69	46,86
<i>Perinereis</i> sp.	31,18	27,34	8,26	55,13
	Primavera	Verano		
<i>Sphaeroma serratum</i>	225,46	428,54	13,89	13,89
<i>Mytilus edulis platensis</i>	145,29	171,98	12,09	25,98
<i>Boccardia polybranchia</i>	66,92	16,87	11,14	37,12
<i>S. lessoni</i>	325,44	44,00	9,14	46,27
<i>Lineus bonaerensis</i>	26,44	121,92	8,36	54,62
	Primavera	Otoño		
<i>Sphaeroma serratum</i>	225,46	355,64	15,68	15,68
<i>Boccardia polybranchia</i>	66,92	56,42	10,07	25,76
<i>Mytilus edulis platensis</i>	145,29	10,85	8,60	34,35
<i>Lineus bonaerensis</i>	26,44	33,16	7,91	42,27
<i>S. lessoni</i>	325,44	79,51	7,47	49,74
<i>Hyale grandicornis</i>	2,77	17,86	6,25	55,99
	Otoño	Verano		
<i>Sphaeroma serratum</i>	355,64	428,54	15,22	15,22
<i>Mytilus edulis platensis</i>	10,85	171,28	10,92	26,14
<i>Lineus bonaerensis</i>	33,16	121,92	9,95	36,08

<i>Boccardia</i>	56,42	16,87	9,60	45,69
<i>polybranchia</i>				
<i>Perinereis</i> sp.	27,34	8,50	8,65	54,33

7.4. Discusión

- ¿Cuál es la diversidad y la riqueza específica de la comunidad intermareal asociada a *B. rodriguezii*?

En este estudio sólo se registraron 24 especies de invertebrados y unas pocas algas (Tabla 7.2). La baja biodiversidad es característica de esta zona, siendo también extremadamente pobre en la infauna de sedimentos intermareales en el estuario del Río Quequén (López Gappa *et al.*, 2001).

En la fauna asociada a *B. rodriguezii* en el intermareal rocoso de la ciudad de Mar del Plata (Scelzo *et al.*, 1996) se encontraron 72 especies de invertebrados, es decir tres veces más que el número registrado en Quequén-Necochea.

Sin embargo, estos dos estudios no pueden compararse estrictamente, porque Scelzo *et al.* (1996) también incluyeron especies meiofaunales así como muestras submareales en su análisis, mientras que el presente trabajo está restringido a la macrofauna y flora intermareal.

La fauna de los bancos intermareales de *B. rodriguezii* en la provincia de Buenos Aires contrasta marcadamente con la fauna asociada a los bancos de otros mitílidos del mundo, por ejemplo, de *Mytilus californianus* en la costa Pacífica de los Estados Unidos, donde se registró la presencia de más de 300 especies (Suchanek, 1992).

La significativa caída de la diversidad durante la primavera en sustratos horizontales (QH, N), pero no en los verticales (Tabla 7.1), así como los altos valores del ANOSIM en el contraste estacional entre primavera y verano (Tabla 7.3), sugieren que las altas temperaturas y/o el estrés por desecación podrían ser factores importantes en la mortalidad de los organismos intermareales. En Quequén, López Gappa *et al.* (1993) observaron grandes extensiones de algas

intermareales [principalmente *Ulva rigida* (citada allí como *U. lactuca*) y *Corallina officinalis*] muertas después de temperaturas elevadas al comienzo de la primavera durante las bajamares máximas del mediodía durante dos años consecutivos, concluyendo que el estrés por desecación es uno de los principales disturbios físicos que afectan la estructura de esta comunidad.

El presente estudio indicaría que, además de las algas, otros organismos intermareales también son afectados por este fenómeno. De ser así, los sustratos verticales actuarían como refugio, minimizando el efecto de las condiciones físicas extremas en la zona intermareal.

➤ ¿Existen diferencias a distintas escalas espaciales en la estructura de la comunidad asociada a *B. rodriguezii*?

Los cambios en la estructura de la fauna asociada a *B. rodriguezii* sobre sustratos horizontales fueron mucho más importantes entre localidades (QH vs. N), es decir a una escala de varios kilómetros, que entre réplicas separadas por decenas de metros dentro de una misma localidad (Fig. 7.3). El principal responsable de los cambios a escala espacial fue el poliqueto spiónido *Boccardia polybranchia*. Su producción fue dos órdenes de magnitud mayor en Quequén que en Necochea. La abundancia del spiónido podría ser interpretada como un síntoma de enriquecimiento orgánico ya que este sitio de muestreo se encuentra cerca (500 m) de una descarga de efluentes cloacales (López Gappa *et al.*, 1990, 1993). El nereido *Perinereis* sp. en cambio, fue más abundante en Necochea que en Quequén (Tabla 7.3). Si bien la dieta de *Perinereis* sp. en esta zona aún no ha sido estudiada, según estudios realizados sobre el contenido estomacal de varias especies del género, ésta posiblemente consista en algas (Fauchald y Jumars, 1979).

La presencia de poliquetos oportunistas de pequeña talla próximos a sitios impactados por contaminación orgánica es bien conocida (Pearson y Rosenberg, 1978; Elías, 1992; Vallarino, 2002).

Grandes densidades de *Boccardia* se registraron en áreas contaminadas donde *B. rodriguezii* estaba completamente ausente (López Gappa *et al.*, 1990). Estos autores encontraron que la cobertura normal del mejillinar se restableció a 150 m de la fuente de contaminación. El presente estudio (ver también Vallarino, 2002) demuestra, sin embargo, que los cambios en la estructura de la comunidad asociada al mejillinar pueden ser detectados a distancias aún mayores.

Otro factor que contribuiría a las diferencias de estructura entre ambas localidades podría ser el hecho de que el área de Quequén suele estar afectada por episodios esporádicos de baja salinidad, cuando la pluma del estuario del Río Quequén es desviada por los vientos hacia la zona costera. Aunque las fluctuaciones de salinidad pueden no ser un factor limitante para *B. rodriguezii*, ya que el mismo ha sido encontrado en aguas salobres (2,5 a 33 psu) dentro de Puerto Quequén (Bastida y Brankevich, 1981, 1982; Brankevich *et al.* 1984), sí pueden serlo para otras especies intermareales.

- ¿Existen diferencias en la estructura de la comunidad asociada a *B. rodriguezii* según la pendiente del sustrato?

Se registraron claras diferencias en la estructura de la comunidad asociada entre sustratos horizontales y verticales dentro de una misma localidad (QV vs. QH). Ambos grupos se separaron perfectamente en el gráfico del MDS (Fig. 7.3). Las muestras verticales se caracterizaron principalmente por *Sphaeroma serratum* y el mejillón *Mytilus edulis platensis* (Tabla 7.4).

Sphaeroma serratum fue detectado en la Argentina en 1960 como un componente de las incrustaciones biológicas del Puerto de Mar del Plata (Roux y Bastida, 1990; Kittlein, 1991; Orensanz *et al.*, 2002). Desde entonces, este

organismo ha invadido las costas rocosas naturales, siendo muy abundante en los bancos intermareales de *B. rodriguezii* en Mar del Plata (Scelzo *et al.*, 1996). Al ser una especie altamente móvil, las superficies verticales le resultarían favorables como lugar de reposo, para evitar las altas temperaturas durante las bajamares. Las fluctuaciones temporales de la población de este isópodo, con un mínimo en invierno y un máximo en verano, fueron también la principal causa de las diferencias significativas en la estructura de la comunidad intermareal entre estaciones (Tabla 7.5). En el Puerto de Mar del Plata, Kittlein (1991) encontró un gran número de individuos jóvenes de *S. serratum* en verano, principalmente en diciembre – enero.

En esta región *Mytilus edulis platensis* es una especie principalmente circalitoral (Penchaszadeh, 1979; Lasta *et al.*, 1986), escasamente representada en el intermareal (Penchaszadeh, 1973). Se han registrado mortalidades masivas de *Mytilus edulis* causadas por altas temperaturas en otras costas rocosas (Tsuchiya, 1983). El marcado contraste encontrado en este estudio en cuanto a la abundancia entre sustratos horizontales y verticales sugiere que *B. rodriguezii* es competitivamente superior a *Mytilus edulis platensis* en superficies horizontales, porque estaría mejor adaptado para soportar las altas temperaturas y/o el estrés por desecación.

Al estar las superficies verticales menos expuestas a la radiación solar, actúan como refugio contra el estrés por desecación, de modo que allí *M. edulis platensis* no sería desplazado por un competidor más tolerante.

Otra especie que mostró diferencias significativas según la inclinación del sustrato fue el spiónido *Boccardia polybranchia*, con una producción un orden de magnitud mayor en sustratos horizontales que en verticales (Tabla 7.4). Los bancos de mejillín en sustratos horizontales actúan como trampas de sedimento, donde éste no sólo es más abundante sino también más fino que en las superficies verticales (punto 7.3.1; ver también Penchaszadeh, 1973), generando un hábitat más favorable para los sedimentívoros superficiales como *B. polybranchia*.

Tokeshi (1995) ha demostrado que los ambientes creados por los bancos de mejillones sobre sustratos duros son un hábitat favorable para los poliquetos.

En las costas rocosas que analizamos en este estudio, la depredación no parece cumplir un rol decisivo como agente estructurador de estas comunidades, en cambio serían más importantes el sustrato primario disponible, las tasas de reclutamiento, la competencia intra e interespecífica y las condiciones ambientales, como por ejemplo la desecación y las altas temperaturas.

Debido a la escasez de depredadores tope, *B. rodriguezii* sería la especie clave que regula esta comunidad, gracias a su capacidad para generar un sustrato secundario que permite el desarrollo de varias especies infaunales.

De acuerdo con lo anterior, el enriquecimiento orgánico, los disturbios y las interacciones competitivas serían probablemente los procesos más importantes que determinan la estructura de esta comunidad rocosa intermareal.

8. Efecto del forrajeo de la lapa pulmonada *Siphonaria lessoni* sobre la comunidad asociada a *B. rodriguezii*

8.1. Introducción

En los niveles medios de la zona intermareal los moluscos son importantes herbívoros. Particularmente en bajas latitudes y en el hemisferio sur predominan las lapas pulmonadas pertenecientes al género *Siphonaria* (Underwood, 1980; Branch, 1981; Underwood y Jernakoff, 1981). Los quitones también son importantes en algunas regiones, pero sobre todo en el nivel intermareal inferior (Paine, 1980; López Gappa y Tablado, 1997). A pesar de que existen numerosos estudios empíricos sobre la interacción planta-herbívoro en sistemas marinos (Underwood, 1980; Lubchenco y Gaines, 1981; Hawkins y Hartnoll, 1983; Lubchenco, 1983; Chapman, 1995), la mayoría de los mismos han analizado la respuesta de una población al impacto del forrajeo, y en menor grado han explorado cómo estos procesos afectan a grupos de especies (Anderson y Underwood, 1997).

Se han estudiado las relaciones entre lapas y macroalgas en distintas regiones del mundo (Lubchenco y Gaines, 1981; Hawkins y Hartnoll, 1983). Sin embargo, se conoce muy poco sobre este tipo de interacciones en las costas rocosas del Atlántico sudoccidental.

Se han propuesto algunos mecanismos de interacción a lo largo de un gradiente rocoso expuesto (Hawkins *et al.*, 1992) y a distintos niveles (Underwood, 1980).

La herbivoría es considerada la interacción biológica más importante en las costas rocosas. Ciertos invertebrados pueden afectar a las poblaciones de algas efímeras en el intermareal superior, así como a las macroalgas, determinando frecuentemente el límite superior de su distribución (Lubchenco y Gaines, 1981; Sousa *et al.*, 1981; Underwood y Jernakoff, 1981; Hawkins y Hartnoll, 1983;

Cubit, 1984). La existencia de complejas interacciones entre las distintas especies de una comunidad puede hacer que la actividad de los herbívoros resulte en múltiples efectos sobre toda su estructura (Himmelman *et al.*, 1983; Farrell, 1988; Anderson y Underwood, 1997). Por ejemplo, los herbívoros pueden mejorar indirectamente el reclutamiento o la supervivencia de los cirripedios eliminando ciertas algas (Denley y Underwood, 1979; Sousa, 1979; Creese, 1982; Petraitis, 1983; Underwood, 1983; Jernakoff, 1985; Dungan, 1986, 1987). También pueden tener efectos directos negativos sobre los cirripedios por ingestión o desprendimiento de los individuos recientemente asentados sobre el sustrato (Dayton, 1971; Denley y Underwood, 1979; Petraitis, 1983, 1987; Farrell, 1988, Turner y Todd, 1991). Dado que algunas ostras y mejillones requieren la presencia de algas para reclutarse, los herbívoros tienen un efecto indirecto negativo sobre estas especies (Dayton, 1971; Menge *et al.*, 1986; Petraitis, 1990).

Distinguir los efectos directos de los indirectos es crucial para entender los mecanismos de interacción entre las especies de una comunidad, ya que los efectos indirectos pueden interpretarse de muchas formas en ecología (ver Miller y Kerfoot, 1987; Wootton, 1993; Billick y Case, 1994).

Wootton (1993) aclaró las diferencias entre una “cadena de interacción” y una “modificación de la interacción”. En una cadena de interacción, los efectos indirectos se pueden predecir conociendo la interacción directa entre pares de especies (ej. A afecta a B, B afecta a C, por lo tanto A afecta indirectamente a C; Wootton, 1993). En cambio, la modificación de una interacción no es predecible a partir de las interacciones conocidas entre pares de especies, porque A modifica una interacción directa ya existente entre B y C (Wootton, 1993).

Existen muy pocos trabajos experimentales que muestren cómo los efectos indirectos pueden cambiar la composición de toda una comunidad (Bertness, 1984; Bach, 1994). Las teorías de los efectos indirectos se limitan a analizar a las especies individualmente sin aportar conocimientos sobre el rol potencial de

estos efectos en la modificación del conjunto. Tal información puede obtenerse mediante análisis multivariados. Por tal motivo, en este estudio se llevaron a cabo una serie de pruebas multivariadas que puedan explicar más detalladamente los efectos que produce la exclusión *S. lessoni* en la estructura de la comunidad intermareal asociada a *B. rodriguezii*.

Las respuestas multivariadas suelen reflejar un fuerte efecto directo sobre un pequeño grupo de algas, efectos indirectos sobre otras algas e invertebrados y efectos débiles sobre algunos otros componentes de estas asociaciones (Menge *et al.*, 1994; Menge, 1995; Anderson y Underwood, 1997; Benedetti-Cecchi, 2000). La ejecución de experimentos de campo requiere la intervención humana para crear un conjunto de circunstancias bajo las cuales pueden evaluarse las predicciones de uno o más modelos explicativos (Underwood, 1990). Sin embargo, la metodología puede influenciar los resultados de los experimentos y por lo tanto es necesario aplicar procedimientos de control apropiados para no confundir los resultados (Dayton y Oliver, 1980; Underwood, 1986).

Dependerá del tipo de manipulación, del hábitat y de las especies involucradas, si los errores metodológicos realmente ocurren y causan problemas en la interpretación de los resultados. Algunos estudios sobre la interacción depredador - presa en sistemas intermareales y submareales brindan ejemplos sobre los procedimientos de control de las metodologías realizadas con cajas, cercos o pintura de cobre (Robles y Cubit, 1981; Kennely, 1983, 1991; Lubchenco, 1983; Cubit, 1984; Stocker, 1986; Farrell, 1988). Ciertos tratamientos pueden limitar el movimiento de los organismos, alterando su comportamiento, como también los factores ambientales dentro de la unidad experimental (Peterson y Black, 1994). Estos efectos suelen evaluarse comparando controles con barreras parciales que intentan reproducir las circunstancias bajo la cual el artefacto podría ocurrir sin recrear el tratamiento experimental.

La extrapolación de los resultados de este tipo de experimentos debe realizarse con cautela, ya que muchos estudios sobre comportamiento de herbivoría se

llevan a cabo una sola vez en una única área y sin embargo los resultados son presentados como si ellos demostraran patrones fijos de comportamiento (Chapman, 2000).

En la zona intermareal de la provincia de Buenos Aires existe una única especie de lapa, *S. lessoni* (Fig. 8.1). Es el herbívoro dominante y se halla distribuido a lo largo de todo el intermareal rocoso (Olivier y Penchaszadeh, 1968; Tablado *et al.*, 1994).

Los picos de reclutamiento de esta especie tienen lugar entre octubre y noviembre (Tablado *et al.*, 1994). Éstos se registran en niveles medios de la zona intermareal, disminuyendo notablemente en niveles superiores. Como consecuencia de estas variaciones, las poblaciones que se encuentran asociadas a la comunidad de *B. rodriguezii* en el intermareal medio poseen tallas pequeñas, (longitud media: 6,5 mm) en comparación con los ejemplares de las zonas más altas (longitud media: 10,1 mm), (Olivier y Penchaszadeh, 1968; Tablado y López Gappa, 2001). Este fenómeno podría ser explicado, sin embargo, por una baja competencia intraespecífica y un aprovechamiento más eficiente de los períodos de pastoreo en los niveles superiores (Olivier y Penchaszadeh, 1968; Martín y Estebenet, 1993; Tablado *et al.*, 1994; López Gappa *et al.*, 1996; Tablado y López Gappa, 2001).

El crecimiento y los hábitos alimenticios de *S. lessoni* fueron estudiados en poblaciones sobre balsas dentro del puerto de Mar del Plata, en donde *S. lessoni* se alimenta principalmente de algas microscópicas, esporas y propágulos de *Ulva* y *Enteromorpha* (Bastida *et al.*, 1971).

La dieta de las lapas del género *Siphonaria* está restringida por su estructura radular multidentada, consistiendo principalmente en macroalgas como *Enteromorpha* y *Ulva* (Creese, 1978; Underwood y Jernakoff, 1981). En la costa de Chile, esta especie se alimenta de macroalgas (Godoy y Moreno, 1989; Moreno y Jaramillo, 1983). En nuestra zona de estudio, su patrón de pastoreo está controlado principalmente por la humedad del sustrato. La actividad

comienza cuando las lapas quedan expuestas por la bajamar y finaliza cuando el sustrato se seca (López Gappa *et al.*, 1996).

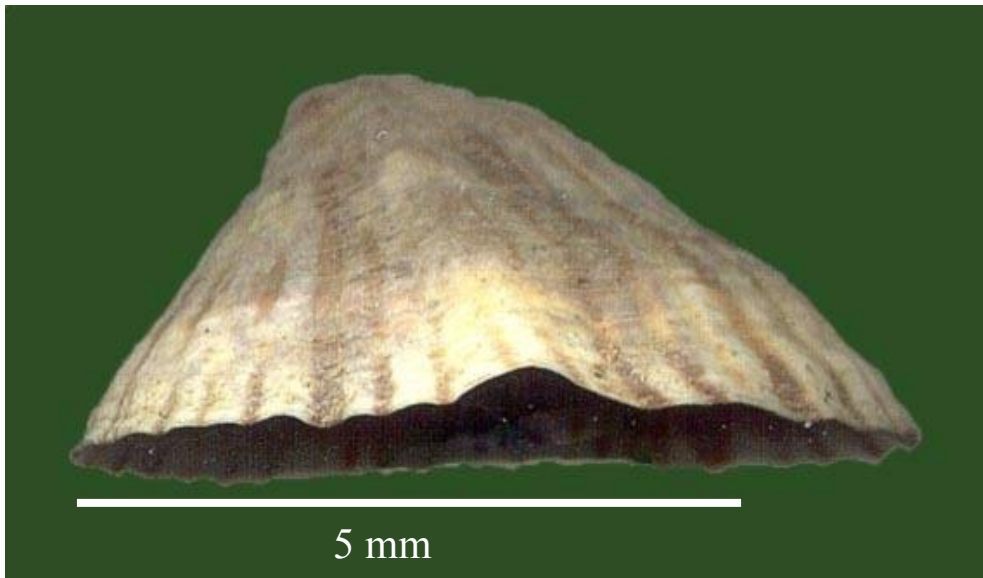
Las principales algas que colonizan la zona intermareal en el área de estudio son las clorofitas *Ulva lactuca*, *Cladophora* sp. y *Enteromorpha compressa*, las rodofitas *Porphyra* cf. *leucosticta*, *Ceramium* sp., *Corallina officinalis* y *Polysiphonia* cf. *urceolata*, y diatomeas coloniales como *Navicula* sp.. Sus abundancias presentan cambios estacionales muy marcados, algunas con picos en invierno y otras en primavera (López Gappa *et al.*, 1993).

Los datos sobre los depredadores de *S. lessoni* en la Provincia de Buenos Aires son escasos. Sólo se hallaron unos pocos ejemplares de esta lapa en la dieta de una anémona de mar muy frecuente (Zamponi, 1979).

Si bien se conoce parcialmente la dieta de *S. lessoni*, sus períodos de pastoreo, su tasa de crecimiento y su anatomía (Olivier y Penchaszadeh, 1968; Tablado *et al.*, 1994; López Gappa *et al.*, 1996; Tablado y López Gappa, 2001; Bastida *et al.*, 1971) hasta el momento no se han llevado a cabo experimentos de herbivoría con exclusión de esta especie en el litoral argentino, ni tampoco se ha estudiado el efecto de su exclusión sobre la fauna y flora asociada al mitílido *B. rodriguezii*.

Continuando con el estudio de los factores y procesos que afectan la estructura y dinámica de la comunidad intermareal, en este capítulo se analizan los efectos de la exclusión del principal herbívoro en las costas rocosas bonaerenses.

Fig. 8.1. Vista lateral de la valva de un ejemplar de *S. lessoni* que habita en la comunidad de *B. rodriguezii*.



8.2. Metodología

8.2.1. Diseño del muestreo

La experiencia de campo se llevó a cabo en el intermareal rocoso ubicado unos 4 km al este de la desembocadura del río Quequén Grande, entre las localidades de Quequén y Costa Bonita, denominado en el punto 4.1 como Quequén (Fig. 4.2).

En el punto 4.1 también se describen en detalle algunos parámetros ambientales registrados durante la fecha del experimento.

El área seleccionada estaba ubicada en la zona intermareal media, donde la cobertura de *B. rodriguezii* era homogénea, cubriendo casi todo el sustrato rocoso (Fig. 8.2).

La metodología utilizada para este experimento de campo fue seleccionada teniendo en cuenta que el área de estudio presenta una costa muy expuesta al oleaje.

La experiencia se inició el 12 de enero y finalizó el 19 de julio de 2002. Las parcelas estudiadas fueron fotografiadas al comenzar y al terminar la experiencia. El experimento constó de 12 parcelas en total, separadas entre sí por una distancia de 1-2 m. La ubicación y el tratamiento para cada parcela fueron asignados aleatoriamente.

Se delimitaron 4 parcelas tratadas, 4 controles metodológicos y 4 controles biológicos de 20 x 20 cm. En las parcelas tratadas, se extrajeron manualmente los individuos y se aplicaron barreras de cobre granulado adherido al sustrato con masilla epóxica marina. El cobre ya ha sido utilizado con excelentes resultados en otros experimentos de exclusión de moluscos (Cubit, 1984; Johnson, 1992).

Los controles metodológicos consistieron en 4 parcelas con barreras de masilla epóxica sin cobre y sin extracción de lapas.

Los controles biológicos consistieron en parcelas de la comunidad natural marcadas en sus ángulos con clavos pintados de rojo a fin de identificarlos con rapidez en el área de muestreo.

Las parcelas tratadas se inspeccionaron semanalmente hasta el final de la experiencia, extrayéndose las lapas que por su pequeño tamaño no fueron detectadas a simple vista al comienzo de la experiencia, o que tal vez fueron arrastradas por la marea hasta la zona de estudio. En una única oportunidad hubo que reparar las barreras con cobre ya que se encontraron dañadas. Al terminar la experiencia se removieron las 12 parcelas estudiadas junto con el sedimento. El área recolectada que se extrajo del centro de la parcela de 20 x 20 cm fue de menor tamaño (200 cm²), o sea el tamaño correspondiente al área mínima de muestreo (ver Punto 4.2). El material fue llevado al laboratorio para su posterior análisis.

Fig. 8.2. Área de estudio. Se observan algunas de las parcelas distribuidas al azar en la zona intermareal.



8.2.2. Análisis de los datos

El sedimento recolectado con cada muestra también fue analizado, procediendo de la misma manera que en el punto 7.2.2.

De cada muestra se obtuvo el Phi medio, el peso seco total del sedimento (g. m^{-2}) y el porcentaje de materia orgánica. Para este último parámetro el total del sedimento fue fraccionado en proporción según cada muestra, secado en estufa y mufla a $600\text{ }^{\circ}\text{C}$ durante 6 horas.

La información granulométrica se procesó mediante el programa Granus versión 1998, cedido gentilmente por el Instituto Argentino de Oceanografía.

Se identificaron todas las especies componentes de la comunidad, calculándose la biomasa (g.m^{-2}) de las algas y estimándose la producción ($\text{g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$) de los invertebrados acompañantes (Brey, 1990), de la misma manera que en 7.2.2.

Los valores de biomasa y producción estimada en las parcelas tratadas (T) fueron comparados con los de los controles metodológicos y biológicos (CM y CB) mediante ANOVA o la Prueba de Kruskal–Wallis en caso de no cumplirse el supuesto de homogeneidad de varianza (Prueba C de Cochran). Las diferencias significativas se analizaron *a posteriori* con la Prueba de Tukey para análisis paramétricos y de Dunn para los análisis no paramétricos (Daniel, 1978). También se aplicaron métodos multivariados, como MDS y ANOSIM a fin de comparar diferencias en la estructura de la comunidad entre los tratamientos (ver puntos 6.2.2 y 7.2.2)

La matriz de datos original (Tabla 8.1), con valores de producción y biomasa recibió el mismo tratamiento que en los capítulos anteriores, siguiendo las recomendaciones de Clarke y Warwick (1994).

Se realizó un ANOSIM para toda la comunidad con los datos de biomasa y posteriormente se realizó otro análisis con valores de producción sólo para la fauna asociada a la comunidad de *B. rodriguezii*. Sólo para el conjunto de las algas se analizó la biomasa total también mediante ANOVA.

8.3. Resultados

8.3.1. Análisis del sedimento

Las características granulométricas del sedimento retenido en las parcelas (Phi, peso seco del sedimento y porcentaje de materia orgánica) no variaron significativamente entre parcelas tratadas y controles (ANOVA, Phi: $F = 2,50$, $P = 0,137$; peso seco del sedimento: $F = 0,38$, $P = 0,689$; porcentaje de materia orgánica: $F = 0,98$, $P = 0,413$) (Figs. 8.3a, b y c).

Fig. 8.3. a. Granulometría, b. Peso seco total del sedimento acumulado en la matriz de *B. rodriguezii* y c. Porcentaje de materia orgánica en sedimento (media y desviación estándar). T: parcelas tratadas, CM: Control metodológico y CB: Control biológico.

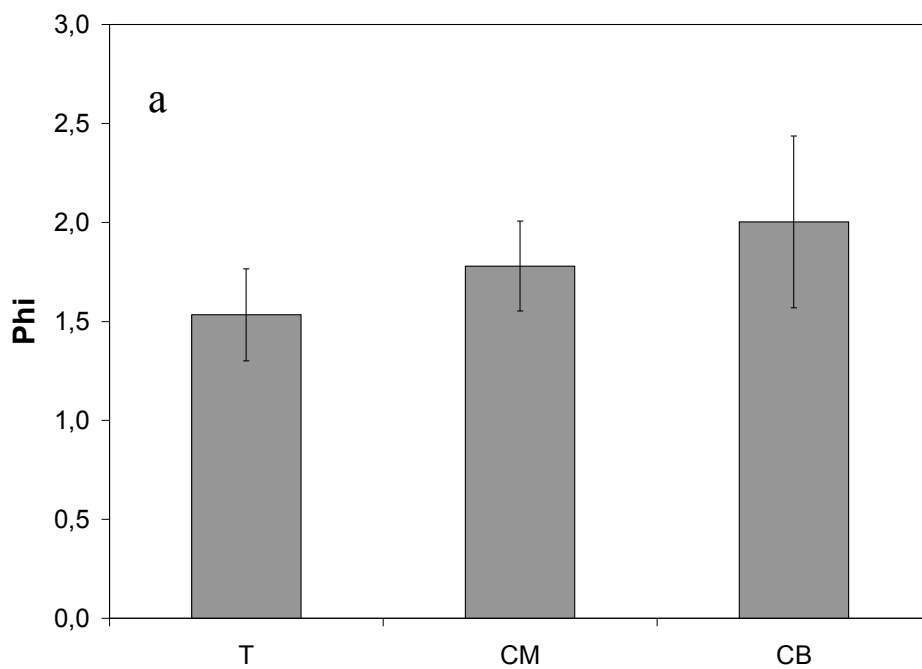
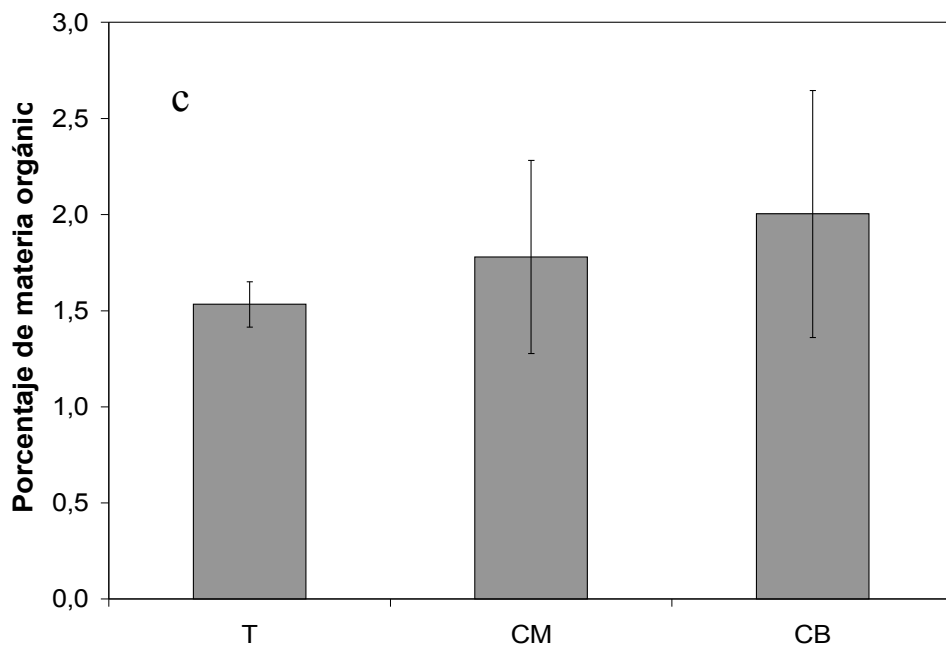
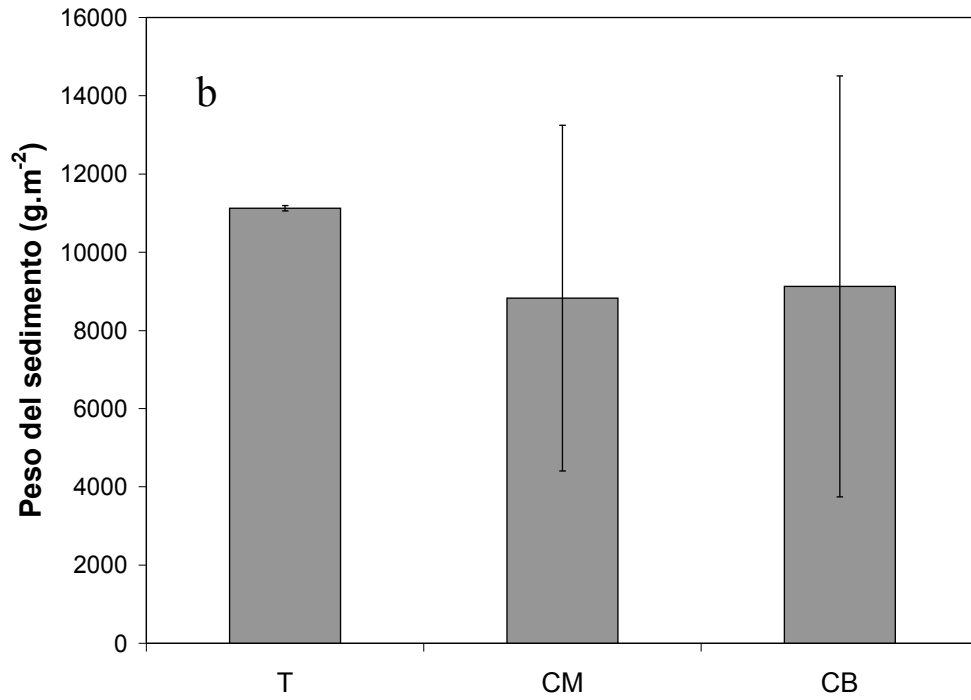


Fig. 8.3. (Continuación)

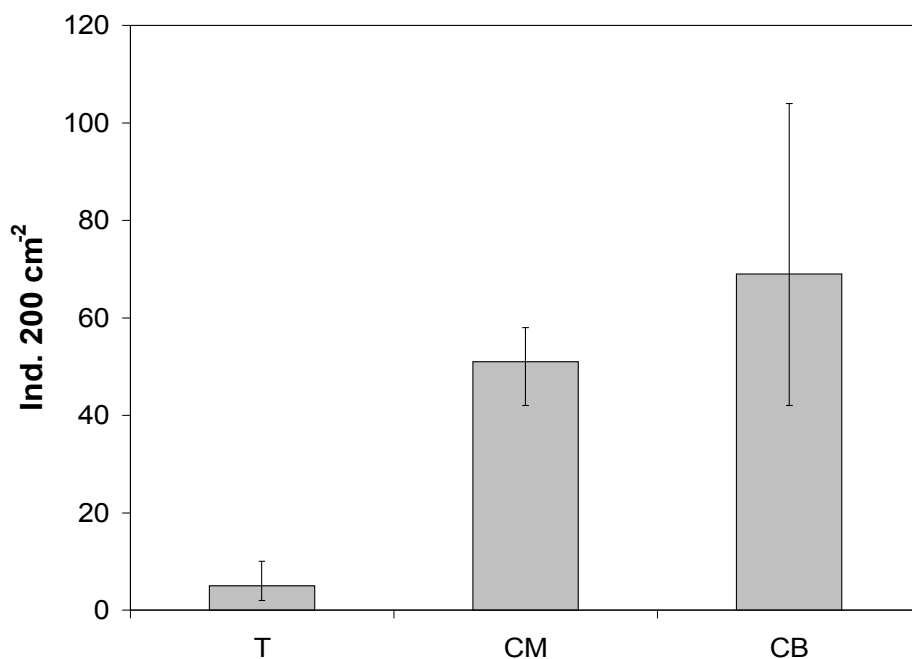


8.3.2. Análisis de la metodología

En nuestra zona de estudio, *S. lessoni* es la segunda especie en importancia en cuanto a la densidad. Datos obtenidos durante este estudio, revelaron que esta lapa puede alcanzar una abundancia de 73000 ind. m⁻² durante los meses de primavera, mientras que en el resto de las estaciones la cantidad de individuos disminuyó un orden de magnitud, alcanzando en promedio 4000 ind. m⁻², dentro de las comunidades rocosas naturales.

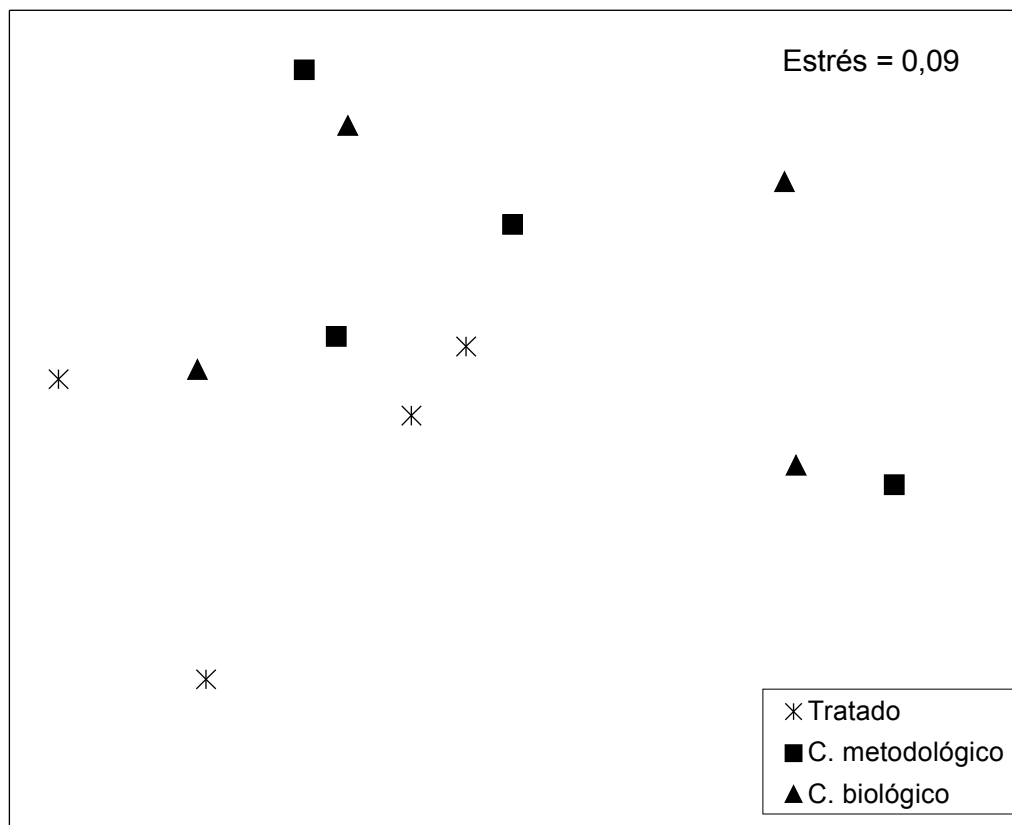
La densidad de *S. lessoni* fue significativamente menor en las parcelas tratadas que en los controles (Prueba de Kruskal-Wallis, $H = 7,911$ $P = 0,019$, Prueba de Dunn, $T < CM$, $P < 0,05$; $CM = CB$, $P > 0,05$) con un promedio de 5 individuos en las exclusiones y un promedio de 51 - 69 individuos en los controles (ver Fig. 8.4). No se observaron diferencias significativas en la densidad de las lapas entre los controles metodológico y biológico.

Fig. 8.4. Efecto del tratamiento sobre la densidad de *S. lessoni*. Valores medios, máximos y mínimos de lapas. Las medias se calcularon sobre las 4 réplicas. T: parcelas tratadas, CM: control metodológico, CB: control biológico.



No se detectaron diferencias significativas en la estructura de la comunidad asociada a *B. rodriguezii* (ANOSIM, CM vs. CB, $R = -0,323$; $P = 1,00$) entre controles metodológicos y biológicos, lo que indica que la metodología experimental no introdujo un sesgo en los resultados. Esto es evidente al observar la configuración MDS, en donde no se observa separación neta entre las muestras de ambos tipos de controles (Fig. 8.5).

Fig. 8.5. Escalamiento multidimensional no métrico con valores de producción ($\text{g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$) para los tres tratamientos. El valor de estrés de 0,09 indica una buena representación.



8.3.3. Efecto del forrajeo sobre la composición de especies.

Durante el transcurso del experimento se registró un total de 22 especies (Tabla 8.1), pero en las parcelas tratadas su número disminuyó y sólo estuvieron presentes 17. Sin embargo, la riqueza específica de la fauna asociada a la comunidad del mejillinar no mostró cambios significativos entre los tratamientos (ANOVA, $F = 0,77$; $P = 0,48$).

En las parcelas tratadas estuvieron ausentes *Pseudoparactis tenuicollis*, *Mytilus edulis platensis*, *Cyrtograpsus angulatus*, los anfípodos eusíridos y los poliquetos spiónidos. Por el contrario, se incrementó el número de algas, apareciendo *Porphyra* cf. *leucosticta* y *Petalonia fascia* y también el poliqueto *Halosydnella australis*.

La comunidad asociada a *B. rodriguezii* no mostró diferencias significativas entre las parcelas tratadas y controles al final del experimento (ANOSIM con datos de biomasa, $R = 0,34$; $P = 0,08$).

Un segundo análisis excluyendo a las algas reveló también que la estructura de la comunidad asociada a *B. rodriguezii* no mostró diferencias significativas en cuanto a la composición faunística entre las parcelas sin *S. lessoni* y los controles después de 5 meses de exclusión (Fig. 8.5) (ANOSIM con datos de producción, $R = 0,031$; $P = 0,37$).

Durante los meses que duró el experimento, abarcando el verano y el otoño, (enero – julio) las algas que estuvieron presentes fueron, en orden de abundancia: *Porphyra* cf. *leucosticta*, *Ulva rigida*, *Navicula* sp. y *Petalonia fascia* (Tabla 8.1, Fig. 8.6).

La biomasa promedio del conjunto de las algas en las parcelas sin lapas fue 50 veces mayor que en los controles (ANOVA, $F = 12,96$; $P = 0,002$; Prueba HSD de Tukey: $T > CM = CB$; Figs. 8.6 y 8.7).

La biomasa de *Navicula* sp. fue significativamente mayor en las parcelas tratadas que en los controles. *Porphyra* cf. *leucosticta* sólo estuvo presente en las parcelas tratadas. La biomasa de *U. rigida* no mostró diferencias significativas entre los tratamientos (Tabla 8.2). *Petalonia fascia* estuvo presente sólo en una muestra y con una baja biomasa, por lo tanto fue excluida del análisis estadístico.

Fig. 8.6. Biomasa ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$) de las cuatro especies de algas presentes durante el período de exclusión de *S. lessoni*. Nótese la escala logarítmica en las ordenadas. T: parcelas tratadas, CM: control metodológico y CB: control biológico.

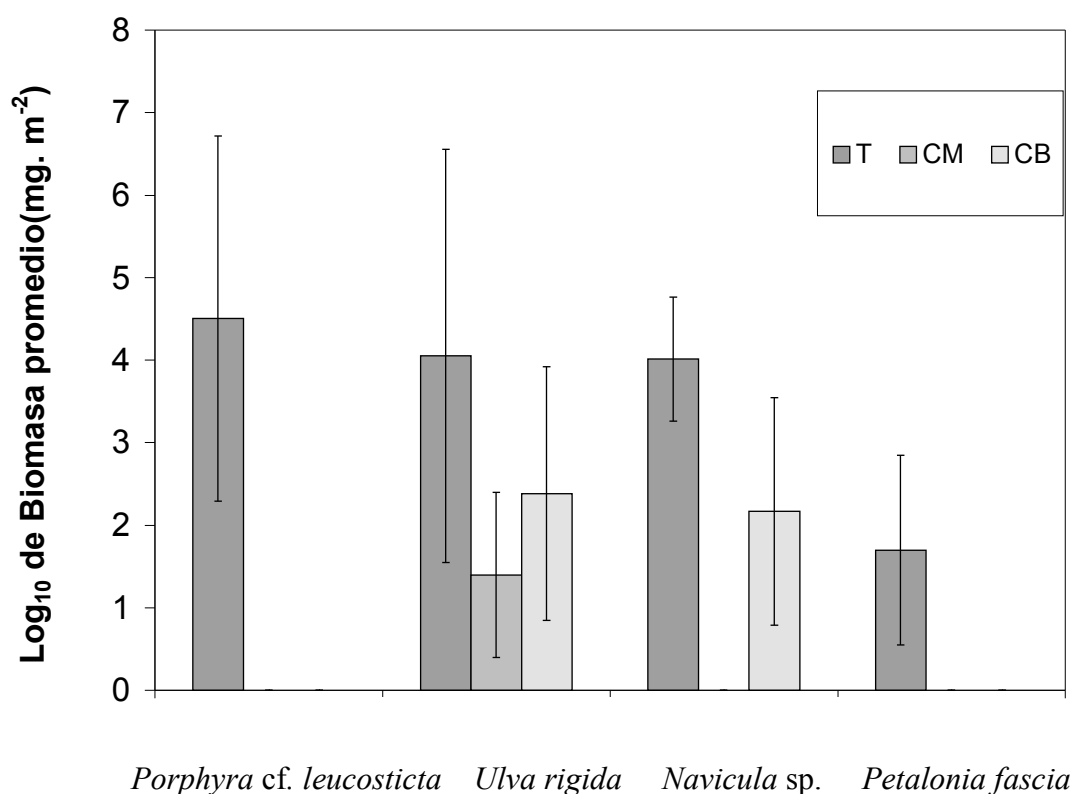


Fig. 8.7. Biomasa total ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$, promedio y desvío estándar de cuatro réplicas) de las algas asociadas a la comunidad de *B. rodriguezii* en los tres tratamientos, al final del experimento de exclusión. T: Tratado, CB: Control biológico, CM: Control metodológico.

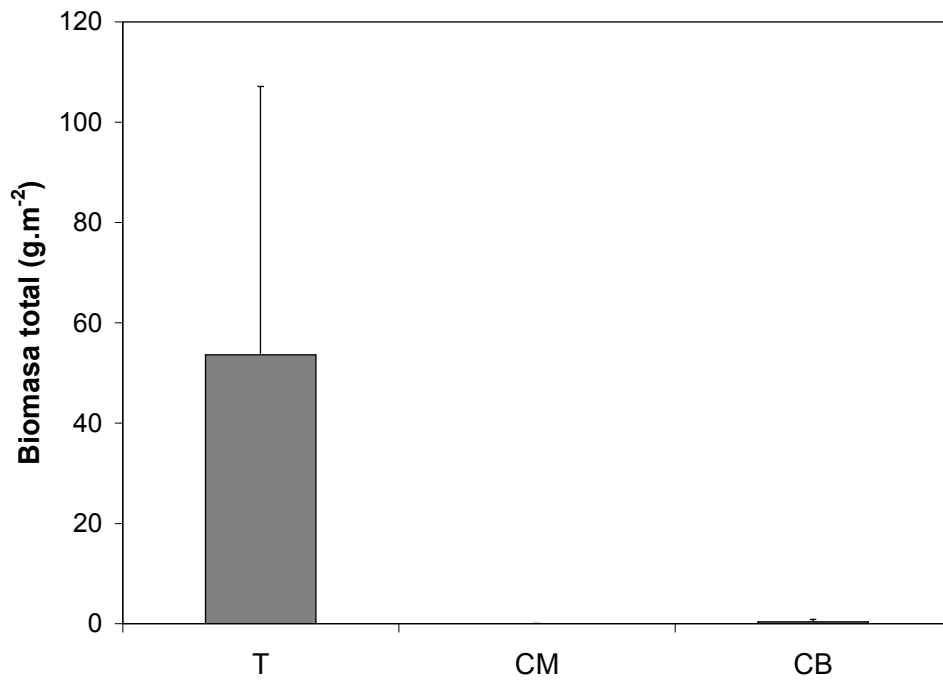


Tabla 8.2. ANOVA y Prueba de Kruskal-Wallis para los valores biomasa de las algas presentes durante el experimento de exclusión.

ANOVA			
	F	P	
<i>Ulva rigida</i>	0,86	0,45	

Prueba de Kruskal-Wallis			
	H	P	Prueba de Dunn
<i>Porphyra cf. leucosticta</i>	7,15	0,02	
<i>Navicula sp.</i>	9,11	0,01	T > CB = CM

En las fotografías tomadas al comienzo y al final de la experiencia, puede observarse que las parcelas tratadas presentaron mayor cobertura de algas, principalmente *Porphyra cf. leucosticta*, mientras que los controles no mostraron cambios significativos en cuanto a su composición (Figs. 8.8 y 8.9).

Fig. 8.8. Parcelas tratadas, controles metodológicos y biológicos al comienzo del experimento de exclusión de *S. lessoni*.



Parcela tratada con exclusión de *S. lessoni*

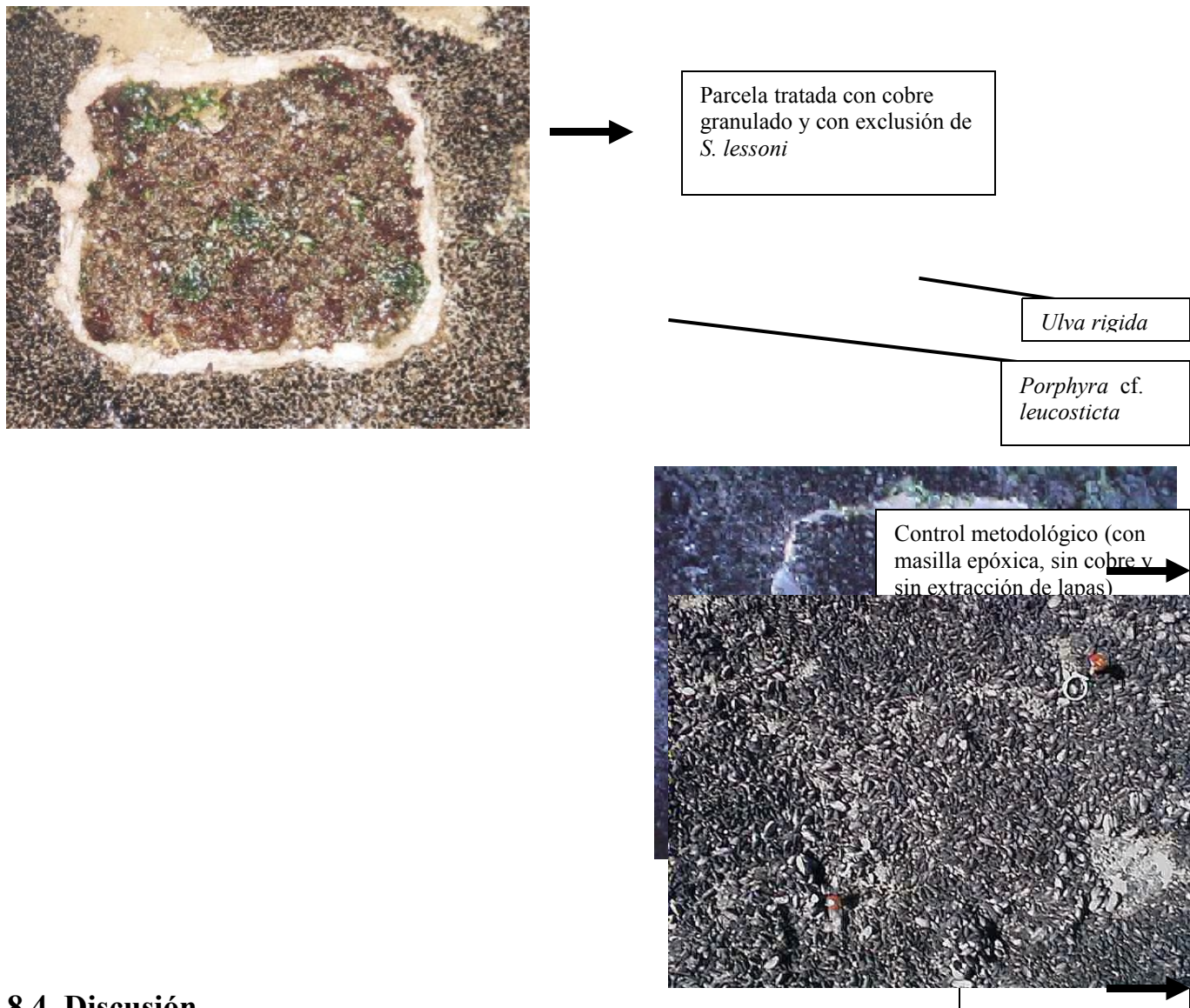


Control metodológico (con masilla epóxica, sin cobre y sin extracción de lapas)



Control biológico

Fig. 8.9. Parcelas tratadas, controles metodológicos y biológicos al final del experimento de exclusión de *S. lessoni*.



8.4. Discusión

- ¿El desarrollo de organismos epibiontes de *B. rodriguezii* se encuentra controlado por la actividad de forrajeo del principal herbívoro, la lapa pulmonada *S. lessoni*?

Puede concluirse que en la época del año en que se realizó la experiencia, la abundancia de algas epibiontes de *B. rodriguezii* estuvo controlada por el forrajeo del principal herbívoro de la comunidad, *S. lessoni*.

La ausencia de diferencias significativas en la estructura de la comunidad entre controles metodológicos y biológicos indica que la metodología experimental no introdujo modificaciones que pudieran confundir los resultados.

Si bien el incremento de la biomasa de algas puede ser interpretado como un efecto directo de la cesación de la actividad de herbivoría por parte de las lapas, otras evidencias durante el experimento sugieren también efectos indirectos sobre otras especies (Tabla 8.1).

Las algas *Porphyra* cf. *leucosticta* y *Petalonia fascia*, que sólo estuvieron presentes en las parcelas en donde se excluyó a *S. lessoni* (Tabla 8.1 y Fig. 8.6), posiblemente estuvieron sometidas a una fuerte presión de herbivoría en parcelas de la comunidad natural. *Navicula* sp. también presentó una biomasa significativamente más alta en las parcelas tratadas, pero no fue exclusiva de éstas (Tabla 8.1). *Petalonia fascia* es una especie que presenta alternancia de fases erectas e incrustantes (rafsioides) a lo largo del año. Lubchenco y Cubit (1980) sugieren que la forma erecta de esta especie es una adaptación a los ambientes con una baja presión de herbivoría, lo cual también se observó en este experimento, ya que sólo estuvo presente en las parcelas con exclusión.

Santelices *et al.* (1981) midió cuali y cuantitativamente la ingestión y digestión de esporas de macroalgas por parte de *Perumytilus purpuratus*, un bivalvo muy común en el intermareal medio en las zonas expuestas de Chile central y evaluó experimentalmente el efecto de estos mitílidos sobre el asentamiento y distribución de los propágulos de macroalgas, así como el efecto de éstos y los herbívoros sobre las algas que se encuentran en el banco de mitílidos. Su hipótesis sostenía que existe interferencia entre los mejillines y las algas, porque por sus hábitos alimenticios filtran a los propágulos evitando o disminuyendo su cobertura. Los resultados del trabajo indicaron sin embargo que los mejillines

pueden estimular el asentamiento algal y el crecimiento en niveles altos del intermareal, aparentemente protegiendo a las algas de la desecación.

Varios autores han sugerido que los organismos filtradores ingieren propágulos de algas marinas en grandes cantidades (Dayton, 1973; Foster, 1975; Santelices y Martínez, 1988). Debe tenerse en cuenta entonces, que además de la presión debida al pastoreo, en estas comunidades los mitílidos intermareales ingieren y digieren propágulos de macroalgas, lo que determina su distribución y ocurrencia en la comunidad del mejillinar. Así, los mejillines no sólo permiten la supervivencia de un gran número de algas, sino que además promueven su desarrollo.

- ¿La macrofauna e infauna asociadas a *B. rodriguezii* se encuentran controladas por la actividad del forrajeo de la lapa *S. lessoni*?

De acuerdo a los análisis multivariados realizados, no se detectaron cambios estadísticamente significativos en la estructura de la comunidad de especies infaunales durante el experimento. Tampoco hubo diferencias en la riqueza específica de la fauna acompañante de la comunidad de *B. rodriguezii*.

Otros autores, sin embargo, comprobaron lo contrario en sustratos rocosos (Lubchenco, 1978) y en estudios realizados en el intermareal inferior (Raffaelli, 1979; Williams, 1993).

Cinco especies de invertebrados estuvieron totalmente ausentes en las parcelas con exclusión de lapas (*Cyrtograpsus angulatus*, *Mytilus edulis platensis*, *Pseudoparactis tenuicollis*, los anfípodos eusíridos y los poliquetos spiónidos).

Las cuatro últimas fueron especies raras por su baja abundancia dentro de la comunidad del mejillinar (Tabla 8.1).

Deberían establecerse *a priori* otras hipótesis sobre la posible cadena de interacciones entre las especies que conforman la comunidad, analizando efectos directos entre pares de especies que no han sido tenidos en cuenta en este estudio. La identificación de efectos indirectos demanda diseños experimentales que comprenden al menos un diseño cruzado de dos factores (Anderson, 1999): (1) manipulación de la abundancia de la especie que se asume ejerce un efecto indirecto y (2) manipulación de una tercera especie directamente responsable de los cambios en la abundancia de la especie cuya dinámica se analiza en el experimento.

La lapa *S. lessoni* tendría un efecto positivo sobre la abundancia *Cyrtograpsus angulatus* y su remoción probablemente estaría afectando su presencia en la comunidad (Tabla 8.1). La actividad de herbivoría de la lapa favorecería la presencia de esta especie en la comunidad natural, creando mejores condiciones ambientales que en las parcelas con una gran cobertura de algas. Sin embargo, no es posible establecer en forma concluyente si el efecto del herbívoro sobre *C. angulatus* fue directo o indirecto, ya que habría que realizar más experimentos de campo excluyendo también a las algas de las parcelas sin lapas.

Los efectos indirectos parecen ser comunes en los sistemas intermareales. Menge (1995) estimó que entre el 40 y 50 % de los cambios que ocurren después de un disturbio tal vez serían producto de efectos indirectos. Estos efectos incluyen una gran variedad de interacciones entre especies, que pueden ser agrupadas dentro de nueve tipos (Menge, 1995). La facilitación de hábitat es uno de ellos y ocurre cuando una especie mejora el hábitat de otra, al alterar la abundancia de una tercera especie (Fairweather, 1990). Es posible que la facilitación del hábitat sea el efecto indirecto que la lapa ejerce sobre *Cyrtograpsus angulatus*.

9. Bibliografía

- Adami, M. L., A. Tablado y J. López Gappa. 2004. Spatial and temporal variability in intertidal assemblages dominated by the mussel *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846). *Hydrobiologia* 520: 49-59.
- Alvarado, J. L. y J. C. Castilla. 1996. Tridimensional matrices of mussels *Perumytilus purpuratus* on intertidal platforms with varying wave forces in central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 133: 135-141.
- 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. *Marine Biology* 111: 271-280.
- Anderson, M. J. 1986. Ecological Succession. En: Kikkawa, J. y M. J. Anderson (Eds.), *Community Ecology: Patterns and Process*. Blackwell Scientific Publications, Melbourne, pp. 269-285.
- Anderson, M. J. y A. J. Underwood. 1997. Effects of gastropod grazers on recruitment and succession of an estuarine assemblage: a multivariate and univariate approach. *Oecologia* 109: 442-453.
- Anderson, M. J. 1999. Distinguishing direct from indirect effects of grazers in intertidal estuarine assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 234: 199-218.
- Bach, C. E. 1994. Effects of a specialist herbivore (*Altica subplicata*) on *Salix cordata* and sand dune succession. *Ecological Monographs* 64: 423-445.
- 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. *Marine Biology* 10: 297-307.
- Bastida, R. y G. Brankevich. 1980. Estudios ecológicos preliminares sobre las comunidades incrustantes de Puerto Quequén (Argentina). *Proceedings*

- of the Fifth International Congress of Marine Corrosion and Fouling, Marine Biology. 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.
- Bayne, B. L. 1964. Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca). Journal of Animal Ecology 33: 513-523.
- Benedetti-Cecchi, L. 2000. The interplay of physical and biological factors in maintaining mid-shore and low-shore assemblages on rocky coasts in the north-west Mediterranean. Oecologia 123: 406-417.
- Bertness, M. D. 1984. Habitat and community modification by an introduced herbivorous snail. Ecology 65: 370-381.
- Billick, I. y T. J. Case. 1994. Higher order interactions in ecological communities: what are they and how can they be detected? Ecology 75: 1529-1543.
- Botsford, L. W., B. D. Smith y J. F. Quinn. 1994. Bimodality in size distributions: the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* as an example. Ecological Applications. 4: 42-50.
- Branch, G. M. 1981. The biology of limpets: physical factors, energy flow, and ecological interactions. Oceanography and Marine Biology. An Annual Review 19: 235-380.
- Brankevich, G., R. Bastida y D. Martínez. 1984. Ecological aspects of marine fouling at the Necochea Power Plant (Puerto Quequén, Argentina). Proceedings of the Sixth International Congress of Marine Corrosion and Fouling, Marine Biology, Athens, pp. 567-583.

- Brankevich, G., J. L. Flaminio y R. Bastida. 1986. Estudios ecológicos sobre las comunidades incrustantes de la toma de agua de la central eléctrica Necochea (Puerto Quequén, Argentina), Período 1981-82. CIDEPINT-Anales 2: 41-99.
- Brankevich, G., R. Bastida y C. Lemmi. 1988. Comparative study of biofouling settlements in different sections of Necochea Power Plant (Quequén Port, Argentina). *Biofouling* 1: 113-135.
- Bray, J. R. y J. T. Curtis. 1957. An ordination of the unland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325-349.
- Bremec, C. S. 1992. Benthic research in Argentina. *Oebalia* 18: 95-107.
- Brey, T. 1990. Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight. *Meeresforschung* 32: 329-343.
- Broekhuysen, G. J. 1940. A preliminary investigation of the importance of desiccation, temperature and salinity as factors controlling the vertical distribution of certain intertidal marine gastropods in False Bay, South Africa *Transactions of the Royal Society of South Africa* 28: 254-292.
- Calcagno, J. A. 1995. Dinámica poblacional del cirripedio *Balanus amphitrite* Darwin en un área afectada por contaminación cloacal. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. 202 pp.
- Clarke, K. R. y R. H. Green. 1988. Statistical design and analysis for a 'biological effects' study. *Marine Ecology Progress Series* 46: 213-226.
- Clarke, K. R. y R. M. Warwick. 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory, U.K.
- Coll, J. y E. C. de Oliveira Filho. 1976. The genus *Porphyra* C. Ag. (Rhodophyta-Bangiales) in the American South Atlantic. II. Uruguayan species. *Botanica Marina* 19: 191-196.

- Commito, J. A. 1987. Adult-larval interactions: predictions, mussels and cocoons. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 25: 599-606.
- Commito, J. A. y B. R. Rusignuolo. 2000. Structural complexity in mussel beds: the fractal geometry of surface topography. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 255: 133-152.
- Connell, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. En: M. L. Cody y J. M. Diamond (Eds.), *Ecology and Evolution of Communities*, Harvard Univ. Press, Cambridge, pp. 440-480.
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Connell, J. H. y M. J. Keough. 1985. Disturbance and patch dynamics of subtidal marine animals on hard substrata. En: Pickett C. H. y P. S. White (Eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, Academic Press, Orlando, pp. 125-151.
- Craeymeersch, J. A., P. M. J. Herman y P. M. Meire. 1986. Secondary production of an intertidal mussel (*Mytilus edulis* L.) population in the Eastern Scheldt (S. W. Netherlands). *Hydrobiologia* 133: 107-115.
- Creese, R. G. 1978. Ecology and reproductive biology of intertidal limpets. Ph. D. thesis, University of Sydney, 381pp.
- Creese, R. G. 1982. Distribution and abundance of the acmaeid limpet, *Patelloida latistrigata*, and its interaction with barnacles. *Oecologia* 52: 85-96.
- Cubit, J. D. 1984. Herbivory and the seasonal abundance of algae on a high intertidal rocky shore. *Ecology* 65: 1904-1917.

- Chapman, A. R. O. 1995. Functional ecology of furoid algae: 23 years of progress. *Phycologia* 34: 1-32.
- Chapman, A. R. O. 2000. Poor design of behavioural experiments gets poor results: examples from intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 77-95.
- Daniel, W.W. 1978. Applied nonparametric statistics. Houghton & Mifflin, Boston.
- Dayton, P. K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 40: 351-389.
- Dayton, P. K. 1973. Dispersion, dispersal and persistence of the annual intertidal alga *Postelsia palmaeformis* Ruprecht. *Ecology* 54: 433-438.
- Dayton, P. K. 1975. Experimental studies of algal canopy interactions in a sea otter-dominated kelp community at Amchitka island, Alaska. *Fisheries Bulletin* 73: 230-237.
- Dayton, P. K. y J. S. Oliver. 1980. Problems in the experimental analysis of population and community patterns in benthic marine environments. En: Tenore, K. L. y B. C. Coull (Eds.), *Marine Benthic Dynamics*, University of South Carolina Press, Columbia, pp. 93-120.
- Dean, T. A. y L. E. Hurd. 1980. Development in an estuarine fouling community: The influence of early colonizers on later arrivals. *Oecologia* 46: 295-301.
- Denley E. J. y A. J. Underwood. 1979. Experiments on factors influencing settlement, survival and growth of two species of barnacles in New South Wales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 36: 269-293.
- Dittman, D. y C. Robles. 1991. Effect of algal epiphytes on the mussel *Mytilus californianus*. *Ecology* 72: 286-296.

- Drury, W. H. y I. C. T. Nisbet. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum* 53: 7-26.
- Dungan, M. L. 1986. Three-way interactions: barnacles, limpets, and algae in a Sonoran Desert rocky intertidal zone. *The American Naturalist* 127: 292-316.
- Dungan, M. L. 1987. Indirect mutualism: complementary effects of grazing and predation in a rocky intertidal community. En: Kerfoot, W. C. y A. Sih (Eds.), *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities*. University Press of New England, Hanover, pp. 188-200.
- Dye, A. H. 1992. Experimental studies of succession and stability in rocky intertidal communities subject to artisanal shellfish gathering. *Netherlands Journal of Sea Research*, 30: 209-217.
- Elías, R. 1992. Quantitative benthic community structure in Blanca Bay and its relationship with organic enrichment. *P.S.Z.N.I.: Marine Ecology* 13: 189-201.
- Elías, R. y C. S. Bremec. 1994. Biomonitoring of water quality using benthic communities in Blanca Bay (Argentina). *The Science of the Total Environment* 158: 45-49.
- Elías, R., E. A. Vallarino y C. S. Bremec. 2001. *Protoariciella uncinata* Hartmann-Schroeder, 1962 (Polychaeta, Orbiniidae): a new record for intertidal mussel beds of the Southwestern Atlantic shore affected by sewage effluents. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 35: 181-184.
- Elías, R. 2002. Clave ilustrada para la identificación de poliquetos bonaerenses asociados a la comunidad intermareal del bivalvo *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846). *Neotrópica* 48: 1-10.

- Fairweather, P. G. 1990. Is predation capable of interacting with other community processes on rocky reefs? *Australian Journal of Ecology* 15: 453-464.
- Farrell, T. M. 1988. Community stability: effects of limpet removal and reintroduction in a rocky intertidal community. *Oecologia* 75: 190-197.
- Farrell, T. M. 1989. Succession in a rocky intertidal community: the importance of disturbance size and position within a disturbed patch. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 128: 57-73.
- Fauchald, K. y P. A. Jumars. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review* 17: 193-284.
- Finegan, B. 1984. Forest succession. *Nature* 312: 109-114.
- Folk, R. L. y W. C. Ward. 1957. Brazos river bar: a study in the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentary Petrology* 27: 3-26.
- Foster, M. S. 1975. Regulation of algal community development in a *Macrocystis pyrifera* forest. *Marine Biology* 32: 331-342.
- Fréchette, M. y D. Lefaivre. 1990. Discriminating between food and space limitation in benthic suspension feeders using self-thinning relationships. *Marine Ecology Progress Series* 65: 15-23.
- Fréchette, M., P. Bergeron y P. Gagnon. 1996. On the use of self-thinning relationships in stocking experiments. *Aquaculture* 145: 91- 112.
- Gaines, S. y J. Roughgarden. 1985. Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proceeding of the National Academy of Science of the USA* 82: 3707-3711.

- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- Glynn, P. W. 1968. Mass mortalities of echinoids and other reef flat organisms coincident with midday low water exposures in Puerto Rico. *Marine Biology* 1: 226-243.
- Godoy, C. y C. A. Moreno. 1989. Indirect effects of human exclusion from the rocky intertidal in southern Chile: a case of cross-linkage between herbivores. *Oikos* 54: 101-106.
- Guiñez, R. y J. C. Castilla. 1999. A tridimensional self-thinning model for multilayered intertidal mussels. *The American Naturalist* 154: 341-357.
- Günther, C. P. 1996. Development of small *Mytilus* beds and its effects on resident intertidal macrofauna. *P.S.Z.N.I.: Marine Ecology* 17: 117-130.
- Hawkins, S. J. y R. G. Hartnoll. 1983. Grazing of intertidal algae by marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review* 21: 195-282.
- Hawkins, S. J., R. G. Hartnoll, J. M. Kain y T. M. Norton. 1992. Plant-animal interactions on hard substrata in the north-east Atlantic. En: John D. M., S. J. Hawkins y J. H. Price (Eds.) *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. Clarendon Press, Oxford, pp. 1-32.
- Himmelman, J. H., A. Cardinal y E. Bourget. 1983. Community development following removal of urchins, *Strongylocentrotus droebachiensis*, from the rocky subtidal zone of the St. Lawrence Estuary, Eastern Canada. *Oecologia* 59: 27-39.
- Hindell, J. S. y G. P. Quinn. 2000. Effects of sewage effluent on the population structure of *Brachidontes rostratus* (Mytilidae) on a temperate intertidal rocky shore. *Marine and Freshwater Research* 51: 543-551.

- Hosomi, A. 1984. Ecological studies on the mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck): rise and fall of recruited cohorts in adult mussel beds. *Venus* 44: 270-277.
- Huston, M. y T. Smith. 1987. Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist* 130: 168-198.
- Huvé, P. 1969. Les types biologiques d'algues marines et leur incidence sur le peuplement des surfaces vierges. *Proceedings of the International Seaweed Symposium* 6: 193-199.
- Isla, F. I. y A. Ferrante. 1997. Corrientes. En: Isla, F. I. (Ed.), *Estudio del sector de plataforma receptor de la descarga cloacal de Camet, Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UNMDP*, pp. 63-116.
- Jernakoff, P. 1985. The effects of overgrowth by algae on the survival of the intertidal barnacle *Tesseropora rosea* Krauss. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 94: 89-97.
- Johnson, L. E. 1992. Potential and peril of field experimentation: the use of copper to manipulate molluscan herbivores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 160: 251-262.
- Kautsky, N. 1982. Growth and size structure in a Baltic *Mytilus edulis* population. *Marine Biology* 68: 117-133.
- Kennely, S. J. 1983. An experimental approach to the study of factors affecting algal colonization in a sublittoral kelp forest. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 68: 257-276.
- Kennely, S. J. 1991. Caging experiments to examine the effects of fishes on understorey species in a sublittoral kelp community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 147: 204 -230.

- Keough, M. J. 1984. Effects of patch size on the abundance of sessile marine invertebrates. *Ecology* 65: 423-437.
- Kim, J. H. y R. E. DeWreede. 1996. Effects of size and season of disturbance on algal patch recovery in a rocky intertidal community. *Marine Ecology Progress Series*. 133: 217-228.
- King, P. A., D. McGrath y W. Britton. 1990. The use of artificial substrates in monitoring mussel (*Mytilus edulis* L.) settlement on a exposed rocky shore in the west of Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 70: 371-380.
- Kittlein, M. J. 1991. Population biology of *Sphaeroma serratum* Fabricius (Isopoda, Flabellifera) at the Port of Mar del Plata, Argentina. *Journal of Natural History* 25: 1449-1459.
- Kruskal, J. B. y M. Wish. 1978. *Multidimensional scaling*. Sage Publications, Beverly Hills.
- Lasta, M. L., A. M. Parma, M. S. Pascual y E. A. Zampatti. 1986. Consideraciones sobre la explotación del mejillón (*Mytilus edulis platensis*) en la costa bonaerense. Resultados de las campañas de prospección del "Banco Faro Querandí" (Junio 1981). *Revista de Investigación de Desarrollo Pesquero* 6: 45-55.
- Lohse, D. P. 1993. The importance of secondary substratum in a rocky intertidal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 166: 1-17.
- 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*. *Marine Ecology Progress Series* 63: 163-175.

- López Gappa, J. J., A. Tablado y N. H. Magaldi. 1993. Seasonal changes in an intertidal community affected by sewage pollution. *Environmental Pollution* 82: 157-165.
- López Gappa, J. J., A. Tablado y N. H. Magaldi. 1996. Observations on activity pattern and resting site fidelity in the pulmonate limpet *Siphonaria lessoni*. *Thalassas* 12: 27-36.
- López Gappa, J. J. y A. Tablado. 1997. Growth and production of an intertidal population of the chiton *Plaxiphora aurata* (Spalowski, 1795). *The Veliger* 40: 263-270.
- López Gappa, J. J., A. Tablado, M. C. Fonalleras y M. L. Adami. 2001. Temporal and spatial patterns of annelid populations in intertidal sediments of the Quequén Grande estuary (Argentina). *Hydrobiologia* 455: 61-69.
- Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *The American Naturalist* 112: 23-39.
- Lubchenco, J. y J. Cubitt. 1980. Heteromorphic life histories of certain marine algae as adaptations to variations in herbivory. *Ecology* 61: 676-687.
- Lubchenco, J. y S. D. Gaines 1981. A unified approach to marine plant-herbivore interaction. I. Populations and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 405-437.
- Lubchenco, J. 1983. *Littorina* and *Fucus*: effects of herbivores, substratum heterogeneity, and plant escapes during succession. *Ecology* 64: 1116-1123.
- Lutz, R. A. 1976. Annual growth patterns in the inner shell layer of *Mytilus edulis* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 56: 107-119.
- Margalef, R. 1977. *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona.

- Marquet, P. A., S. N. Navarrete y J. C. Castilla. 1990. Scaling population density to body size in rocky intertidal communities. *Science* 250: 1125-1127.
- Marquet, P. A., S. N. Navarrete y J. C. Castilla. 1995. Body size, population density, and the energetic equivalence rule. *Journal of Animal Ecology* 64: 325-332.
- Martín, P. R. y A. L. Estebenet. 1993. *Pachysiphonaria lessoni* (Gastropoda: Pulmonata) en Bahía Creek (Rio Negro, Argentina). I. Microhábitat y morfometría. Resúmenes XVI Reunión Argentina de Ecología. Puerto Madryn, p. 194.
- McCook, L. J. 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110: 115-147.
- McGuinness, K. A. 1987. Disturbance and organisms on boulders. I. Patterns in the environment and the community. *Oecologia* 71: 409-419.
- McIntosh, R. P. 1981. Succession and ecological Theory. En: West, D. C., H. H. Shugart y D. B. Botkin (Eds.), *Forest Succession: Concepts and Application*. Springer-Verlag, N. Y., pp. 10-23.
- Menge, B. A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs* 46: 355-393.
- Menge, B. A., J. Lubchenco y L. R. Ashkenas. 1986. Experimental separation of effects of consumers on sessile prey in the low zone of a rocky shore in the Bay of Panama: direct and indirect consequences of food web complexity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 100: 225-269.
- Menge, B. A., E. L. Berlow, C. A. Blanchette, S. A. Navarrete y S. B. Yamada. 1994. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monographs* 64: 249-286.
- Menge, B. A. 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction web: patterns and importance. *Ecological Monographs* 65: 21-74.

- Miles, J. 1987. Vegetation Succession: En: Gray, A. J., M. J. Crawley y P. J. Edward (Eds.), Colonization, Succession and Stability. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 1-29.
- Miller, T. E. y W. C. Kerfoot. 1987. Redefining indirect effects. En: Kerfoot, W. C. y A. Sih (Eds.), Predation: Direct and Indirect Impact on Aquatic Communities. University Press of New England, Hanover, pp. 33-37.
- Moreno, C. A. y E. Jaramillo. 1983. The role of grazers in the zonation of intertidal macroalgae of the Chilean coast. *Oikos* 41: 73-76.
- Mossop, B. K. E. 1922. The rate of growth of the sea mussel *Mytilus edulis* L. *Ecology* 16: 234-243.
- Nalesso R. C. y L. F. L. Duarte. 1992. Phenotypic plasticity in *Brachidontes darwinianus* (Bivalvia: Mytilidae). *Revista Brasileira de Biologia* 52: 245-249.
- Nugent, P. L. 1989. Ecología y biología de los mejillinares de *Brachydonates rodriguezii* (D'Orbigny, 1846). Lamy 1936 en el litoral bonaerense. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 179 pp.
- 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. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires* 7: 185-206.
- Olivier, S. R., I. K. de Paternoster y R. Bastida. 1966b. Estudios biocenóticos en las costas de Chubut (Argentina) 1. Zonación biocenológica de Puerto Pardelas (Golfo Nuevo). *Boletín del Instituto de Biología Marina* 10: 5-71.
- Olivier, S. R. y P. E. Penchaszadeh. 1968. Observaciones sobre la ecología y biología de *Siphonaria (Pachysiphonaria) lessoni* (Blainville, 1924) (Gastropoda, Siphonariidae) en el litoral rocoso de Mar del Plata (Buenos Aires). *Cahiers de Biologie Marine* 9: 469-491.

- Orensanz, J. M., E. Schwindt, G. Pastorino, A. Bortolus, G. Casas, G. Darrigran, R. Elías, J. J. López Gappa, S. Obenat, M. Pascual, P. Penchaszadeh, M. L. Piriz, F. Scarabino, E. D. Spivak y E. A. Vallarino. 2002. No longer the pristine confines of the world ocean - A survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. *Biological Invasions* 4: 115-143.
- Otaegui, A. V. y H. E. Zaixso. 1974. Distribución vertical de los moluscos marinos del litoral rocoso de la Ría de Puerto Deseado (Santa Cruz, Argentina). Una guía para reconocer los diferentes pisos y horizontes litorales. *Physis, Secc. A* 33: 321-334.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100: 65-75.
- Paine, R. T. 1974. Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15: 93-120.
- Paine, R. T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49: 667-685.
- Paine, R. T. y S. A. Levin. 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs* 51: 145-178.
- Pearson, T. H. y R. Rosenberg. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review* 16: 229-311.
- 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, Secc. A* 32: 51-64.
- Penchaszadeh, P. E. 1979. Estructura de la comunidad y procesos que la determinan en bancos circalitorales de mejillón *Mytilus platensis*. *Memorias del Seminario sobre Ecología Bentónica y Sedimentación de la*

- Plataforma Continental del Atlántico Sur. Unesco, Montevideo, pp. 131-147.
- Petersen, J. H. 1984a. Establishment on mussel beds: attachment behavior and distribution of recently settled mussels (*Mytilus californianus*). *The Veliger* 27: 7-13.
- Petersen, J. H. 1984b. Larval settlement behavior in competing species: *Mytilus californianus* Conrad and *Mytilus edulis* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 82: 147-159.
- Peterson, C. H. y R. Black. 1994. An experimentalist's challenge: when artifacts of intervention interact with treatment. *Marine Ecology Progress Series* 111: 289-297.
- Petraitis, P. S. 1978. Distributional patterns in juvenile *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. *The Veliger* 21: 288-292.
- Petraitis, P. S. 1983. Grazing patterns of the periwinkle and their effect on sessile intertidal organisms. *Ecology* 64: 522-533.
- Petraitis, P. S. 1987. Factors organizing rocky intertidal communities of New England: herbivory and predation in sheltered bays. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 109: 117-136.
- Petraitis, P. S. 1990. Direct and indirect effects of predation, herbivory and surface rugosity on mussel recruitment. *Oecologia* 83: 405-413.
- Petraitis, P. S. 1995. The role of growth in maintaining spatial dominance by mussels (*Mytilus edulis*). *Ecology* 76: 1337-1346.
- Pickett, S. T. y M. J. McDonnell. 1989. Changing perspectives in community dynamics: a theory of successional forces. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 241-245.

- Raffaelli, D. 1979. The grazer–algae interaction in the intertidal zone on the New Zealand rocky shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 38: 81-100.
- Ragnarsson, S. A. y D. Raffaelli. 1999. Effects of the mussel *Mytilus edulis* L. on the invertebrate fauna of sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 241: 31-43.
- Reish, D. J. 1964. Studies of the *Mytilus edulis* community in Alamitos Bay, California: I. Development and destruction of the community. *The Veliger* 6: 124-131.
- Ringuelet, R. A., A. Amor, N. Magaldi y R. Pallares. 1962. Estudio ecológico de la fauna intercotidal de Puerto Deseado en febrero de 1961 (Santa Cruz, Argentina). *Physis* 23: 35-53.
- Rios, E. C. 1970. Coastal Brazilian Seashells. Fundação Cidade do Rio Grande, Museu Oceanográfico de Rio Grande, Rio Grande.
- Robles, C. D. y J. D. Cubit, 1981. The influence of biotic factors in an upper intertidal community: dipteran larvae grazing on algae. *Ecology* 62: 1536-1547.
- Roux, A. M. y R. Bastida. 1990. The occurrence of *Sphaeroma serratum* (Fabricius, 1787) in the western south Atlantic (Crustacea: Isopoda). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 103: 350-352.
- Sánchez, V. y H. E. Zaixso. 1995. Secuencias de recolonización mesolitoral en una costa rocosa del Golfo San José (Chubut, Argentina). *Naturalia Patagónica, Ciencias Biológicas* 3: 57-83.
- Santelices, B., S. Montalva y P. Oligier. 1981. Competitive algal community organization in exposed intertidal habitats from central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 6: 267-276.

- Santelices, B. y E. Martínez. 1988. Effects of filter-feeders and grazers on algal settlement and growth in mussel beds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 118: 281-306.
- Scelzo, M. A., R. Elías, E. A. Vallarino, M. Charrier, N. Lucero y F. Alvarez. 1996. Variación estacional de la estructura comunitaria del bivalvo intermareal *Brachidontes rodriguezii* (D'Orbigny, 1846) en sustratos artificiales (Mar del Plata, Argentina). *Neritica* 10: 87-102.
- Seed, R. 1969. The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores. II. Growth and mortality. *Oecologia* 3: 317-350.
- Seed, R. 1976. Ecology. En: Bayne, B. L. (Ed.), *Marine mussels: their ecology and physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 13-65.
- Seed, R. y R. A. Brown. 1978. Growth as a strategy for survival in two marine bivalves, *Cerastoderma edule* (L.) and *Modiolus modiolus* (L.). *Journal of Animal Ecology* 47: 283-292.
- Seed, R. y T. H. Suchanek. 1992. Population and community ecology of *Mytilus*. En: Gosling, E. (Ed.), *The Mussel Mytilus: Ecology, Physiology, Genetics and Culture*. Elsevier Science, Amsterdam, pp. 100-169.
- Seed, R. 1996. Patterns of biodiversity in the macro-invertebrate fauna associated with mussel patches on rocky shores. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 76: 203-210.
- Shannon, C. E. y W. Weaver. 1949. *The mathematical theory of communication*. The University of Illinois Press, Urbana.
- Siegel, S. 1985. *Estadística no paramétrica aplicada a las Ciencias de la Conducta*. Editorial Trillas, México.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf, 1981. *Biometry*. Second Edition, W. H. Freeman and Co., New York.

- Sousa, W. P. 1979. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs* 49: 227-254.
- Sousa, W. P., S. C. Schroeder y S. D. Gaines. 1981. Latitudinal variation in intertidal algal community structure: the influence of grazing and vegetative propagation. *Oecologia* 48: 297-307.
- Sousa, W. P. 1984a. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-391.
- Sousa, W. P. 1984b. Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spatial patterns of succession. *Ecology* 65: 1918-1935.
- Sousa, W. P. 1985. Disturbance and patch dynamics on rocky intertidal shores. En: Pickett, S. T. A. y O. S. White (Eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, pp. 101-124.
- Sousa, W. P. 2000. Natural disturbance and the dynamics of marine benthic communities. En: Bertness, M. D., S. D. Gaines y M. E. Hay (Eds.), *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts, pp. 85-130.
- Southwood, T. R. E. 1977. Habitat, the template for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* 46: 337-365.
- Steel, R. G. D. y J. H. Torrie. 1960. *Principles and Procedures in Statistics*. McGraw-Hill, New York.
- Stewart, J. G. 1989. Establishment, persistence and dominance of *Corallina* (Rhodophyta) in algal turf. *Journal of Phycology* 25: 436-446.
- Stocker, L. 1986. Artifactual effects of caging on the recruitment and survivorship of a subtidal colonial invertebrate. *Marine Ecology Progress Series* 34: 305-307.

- Suchanek, T. H. 1978. The ecology of *Mytilus edulis* L. in exposed rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 31: 105-120.
- Suchanek, T. H. 1979. The *Mytilus californianus* community: studies on the composition, structure, organization, and dynamics of a mussel bed. Ph. D. Thesis, University of Washington, Seattle.
- Suchanek, T. H. 1981. The role of disturbance in the evolution of life history strategies in the intertidal mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. *Oecologia* 50: 143-152.
- Suchanek, T. H. 1985. Mussels and their role in structuring rocky shore communities. En: Moore, P. G. y R. Seed (Eds.), *The Ecology of Rocky Coasts*. Hodder & Stoughton, London, pp. 70-96.
- Suchanek, T. H. 1992. Extreme biodiversity in the marine environment: mussel bed communities of *Mytilus californianus*. *Northwest Environmental Journal* 8: 150-152.
- 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. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 175: 211-226.
- Tablado, A. y J. J. López Gappa. 2001. Morphometric diversity of the pulmonate limpet *Siphonaria lessoni* in different coastal environments. *Scientia Marina* 65: 33-41.
- Tanaka, M. O. y C. A. Magalhães. 2002. Edge effects and succession dynamics in *Brachidontes* mussel beds. *Marine Ecology Progress Series* 237: 151-158.
- Thorson, G. 1957. Bottom communities (sub-littoral or shallow shelf). *Memoirs of the Geological Society of America* 67: 461-534.

- Tokeshi, M. 1995. Polychaete abundance and dispersion patterns in mussel beds: a non-trivial 'infaunal' assemblage on a Pacific South American rocky shore. *Marine Ecology Progress Series* 125: 137-147.
- Tokeshi, M. y L. Romero. 1995. Filling a gap: dynamics of space occupancy on a mussel-dominated subtropical rocky shore. *Marine Ecology Progress Series* 119: 167-176.
- Tokioka, T. 1966. Recovery of the *Echinometra* population in the intertidal zone in the vicinity of Seto with a preliminary note on the mass mortality of some sea urchins in the summer season. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 14: 7-16.
- Tsuchiya, M. 1983. Mass mortality in a population of the mussel *Mytilus edulis* L. caused by high temperature on rocky shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 66: 101-111.
- Tsuchiya, M. y M. Nishihira. 1985. Islands of *Mytilus edulis* as a habitat for small intertidal animals: effect of island size on community structure. *Marine Ecology Progress Series* 25: 71-81.
- Tsuchiya, M. y M. Nishihira. 1986. Islands of *Mytilus edulis* as a habitat for small intertidal animals: effect of *Mytilus* age structure on the species composition of the associated fauna and community organization. *Marine Ecology Progress Series* 31: 171-178.
- Turner, S. J. y C. D. Todd. 1991. The effects of *Gibbula cineraria* (L.), *Nucella lapillus* (L.) and *Asterias rubens* L. on developing epifaunal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 154: 191-213.
- Underwood, A. J. 1980. The effects of grazing by gastropods and physical factors on the upper limits of distribution of intertidal macroalgae. *Oecologia* 46: 210-213.

- Underwood, A. J. 1981. Structure of a rocky intertidal community in New South Wales: patterns of vertical distribution and seasonal changes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 51: 57-85.
- Underwood, A. J. y P. Jernakoff. 1981. Interaction between algae and grazing gastropods in the structure of a low-shore intertidal algal community. *Oecologia* 4: 221-233.
- Underwood, A. J. 1983. Spatial and temporal problems in the design of experiments with marine grazers. En: Baker, J. T., R. M. Carter, P. W. Sammarco y K. P. Stark (Eds.), *Proceedings, Inaugural Great Barrier Reef Conference*. James Cook University Press, Townsville, pp. 251-256.
- Underwood, A. J. y E. Denley. 1984. Paradigms, explanations and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores. En: Strong D. R., D. Simberloff, L. G. Abele y A. B. Thistle (Eds.), *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, New Jersey, pp. 151-180.
- Underwood, A. J. 1986. The analysis of competition by field experiments. En: Kikkawa J. y D. J. Anderson (Eds.), *Community Ecology: Patterns and Processes*; Blackwell, Melbourne, pp. 240-268.
- Underwood, A. J. 1990. Experiment in ecology and management: Their logics, functions and interpretations. *Australian Journal of Ecology* 15: 365-389.
- Vallarino, E. A. 2002. La comunidad bentónica intermareal de *Brachidontes rodriguezi* (D'Orb.) y su relación con el efluente cloacal de la ciudad de Mar del Plata. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, 188 pp.
- Vallarino, E. A., M. S. Rivero, M. C. Gravina y R. Elías. 2002. The community-level response to sewage impact in intertidal mytilid beds of the Southwestern Atlantic, and the use of the Shannon index to assess pollution. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 37: 25-33.

- Warwick, R. M. y K. R. Clarke. 1993. Comparing the severity of disturbance: a meta-analysis of marine macrobenthic community data. *Marine Ecology Progress Series* 92: 221-231.
- Weller, D. E. 1987. A reevaluation of the $-3/2$ power rule of plant self-thinning. *Ecological Monographs* 57: 23-43.
- Westoby, W. 1984. The self-thinning rule. *Advances in Ecological Research* 14: 167-226.
- Williams, G. A. 1993. Seasonal variation in algal species richness and abundance in the presence of molluscan herbivores on a tropical rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 167: 261-275.
- Winer, B. J. 1971. *Statistical Principles in Experimental Design*. 2nd Edition, McGraw-Hill, Kogakusha, Tokyo.
- Wootton, J. T. 1993. Indirect effects and habitat use in an intertidal community: interaction chains and interaction modifications. *The American Naturalist* 141: 71-89.
- Zaixso, H. E. y C. T. Pastor. 1977. Observaciones sobre la ecología de los mitílidos de la ría Deseado. *Ecosur* 4: 1-46.
- Zaixso, H. E., A. Vidal y Z. I. Lizarralde. 1994. Recolonización en un poblamiento de mitílidos del mesolitoral inferior del golfo San José (Chubut, Argentina). *Naturalia Patagónica, Ciencias Biológicas* 2: 71-81.
- Zaixso, H. E. 2000. Poblamientos intermareales de mitílidos del Golfo San José: CCA y modelos HOF. Resúmenes, IV Jornadas Nacionales del Ciencias del Mar. Puerto Madryn, p. 127.
- Zamponi, M. O. 1979. Sobre la alimentación en Actinaria (Coelenterata Anthozoa). *Neotrópica* 25: 195-200.