Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis Doctoral

Efecto de los factores físico-químicos y biológicos en la estructura de la comunidad del intermareal rocoso en las provincias de Buenos Aires y Río Negro

Arribas, Lorena Pilar

2014-03-17

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

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

Cita tipo APA:
Arribas, Lorena Pilar. (2014-03-17). Efecto de los factores físico-químicos y biológicos en la estructura de la comunidad del intermareal rocoso en las provincias de Buenos Aires y Río Negro. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:
Arribas, Lorena Pilar. "Efecto de los factores físico-químicos y biológicos en la estructura de la comunidad del intermareal rocoso en las provincias de Buenos Aires y Río Negro". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2014-03-17.

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Efecto de los factores físico-químicos y biológicos en la estructura de la comunidad del intermareal rocoso en las provincias de Buenos Aires y Río Negro

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

Lorena Pilar Arribas

Director de tesis: Dra. María Gabriela Palomo
Consejero de Estudios: Dr. Javier López de Casenave
Lugar de trabajo: Laboratorio de Ecosistemas Costeros y Malacología, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"

Buenos Aires, 2013

EFECTO DE LOS FACTORES FÍSICO-QUÍMICOS Y BIOLÓGICOS EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DEL INTERMAREAL ROCOSO EN LAS PROVINCIAS DE BUENOS AIRES Y RÍO NEGRO

Lic. Lorena Pilar Arribas

Director: Dra. María Gabriela Palomo

Tesis presentada para optar por el título de Doctor en Ciencias Biológicas

BUENOS AIRES, 2013

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Efecto de los factores físico-químicos y biológicos en la estructura de la comunidad del intermareal rocoso en las provincias de Buenos Aires y Río Negro

Resumen

Las comunidades intermareales se encuentran reguladas por factores físicos y biológicos. El objetivo general de este trabajo fue estudiar la estructura de la comunidad del intermareal rocoso, en especial los ingenieros ecosistémicos que allí habitan (*e.g.* mitílidos) y las especies asociadas a los mismos, en 6 localidades a lo largo de la costa argentina. Se analizó la variación a nivel espacial y estacional de los mitílidos y sus organismos asociados, además de procesos ecológicos como el reclutamiento de las dos especies de mejillines a lo largo de la costa argentina y la competencia de los mismos en la zona de coexistencia. Se encontró un reemplazo de mitílidos a lo largo de la costa, y se observaron diferencias en sus características poblacionales, en las especies asociadas y en el reclutamiento. Las fluctuaciones en la comunidad estuvieron relacionadas con características locales (sedimento y dureza de la roca) y factores físico-químicos (SST, clorofila-*a*, salinidad, pH). Además, el reclutamiento estuvo influenciado por la presencia de coespecíficos. La competencia dentro y entre mitílidos fue débil, siendo los procesos oceanográficos los que regulan las poblaciones de mitílidos en la zona de coexistencia. Resulta de gran importancia estudiar la comunidad intermareal, ya que preservando la biodiversidad permite a un ecosistema resistir mejor a los cambios ambientales extremos, haciéndolo menos vulnerable.

Palabras claves: Intermareal rocoso, mitílidos, estructura de la comunidad, variación espacial y temporal, factores físico-químicos y biológicos.

Effects of physical-chemical and biological factors over the rocky intertidal community in Buenos Aires and Río Negro provinces

Abstract

Intertidal communities are governed by physical and biological factors. The overall objective of this work was to study the community structure of rocky intertidal and especially ecosystem engineers that live there (*e.g.* mussels) and associated species, in 6 locations along Argentinean coast. The spatial and seasonal variation in mussels and their associated organisms were analyzed, in addition to ecological processes such as along coast recruitment of the two species of small mussels and competition of mussels in the area of coexistence. Replacement of mussels along the coast was found, and differences in population characteristics, associated species and recruitment were observed. Fluctuations in the community were related to local characteristics (sediment and rock hardness) and physical-chemical factors (SST, chlorophyll-*a*, salinity, pH). In addition, recruitment was influenced by the presence of conspecifics. Competition within and between mussels was weak, being oceanographic processes that regulate populations of mussels in the region of coexistence. It is of great importance to study the intertidal community, preserving the biodiversity allows an ecosystem better withstand extreme environmental changes, making it less vulnerable.

Keywords: Rocky intertidal, mytilids, community structure, spatial and temporal variation, physical-chemical and biological factors

Agradecimientos

Quiero agradecer a todas las personas que estuvieron a mi lado durante estos años de mi doctorado.

A mi directora, Gabriela Palomo, por haberme dado la oportunidad de trabajar con ella, por guiarme, enseñarme sobre los intermareales, por los viajes de campaña y por sus correcciones y comentarios para mejorar la calidad de mis trabajos.

A Pablo Penchaszadeh, por permitirme ser parte de su laboratorio y por su calidez humana.

A María Bagur, por ser mi co-equiper, por las horas de ruta y por ayudarme en tantos experimentos y horas de bricolage.

A Jorge Gutiérrez por ser parte de las campañas y especialmente caminar hasta el sitio 3 de La Lobería, y por la ayuda en la estadística.

A Guido Pastorino, por haberme transmitido su gran conocimiento en mitílidos.

A todos los chicos/as del laboratorio, ya que no solo fueron compañeros de trabajo sino también de salidas y largas charlas, por sus consejos de todo tipo. A Mariano, Tincho, Diego, Vale, Majo, Charly, Daniel, Javier, Sabrina, JJ y Jony.

A los chicos del museo que si bien no forman parte del laboratorio compartieron estos 5 años como parte del grupo. A Nacho, Pili, Mati, Lucho, Vani, Naty, Lau y Boris.

A mis papas, Daniel y Laura; a mis hermanos, Natalia, Alejandro y Micaela, y a mis sobrinos Florencia y Agustín por apoyarme en todas las decisiones de la vida.

A los jurados Marcelo Scelzo, Gustavo Darrigran y Fabiana Capitanio, los cuales brindaron tiempo y conocimiento para mejorar mi tesis.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL…….1

ÁREA DE ESTUDIO GENERAL……6

CAPÍTULO I: **Variación latitudinal en la comunidad del intermareal rocoso de las provincias de Buenos Aires y Río Negro**…….10

Resumen…….11

Introducción…….12

Metodología…….15

Área de estudio……...15

Muestreo…….15

Análisis de datos……18

Resultados……20

Mitílidos…….20

Comunidad de invertebrados……..24

Variables ambientales……27

Discusión…….33

Mitílidos…….33

Comunidad de invertebrados……..36

Variables ambientales……38

CAPÍTULO II: **Variación temporal y espacial en la comunidad del intermareal rocoso en relación a variables ambientales**……...……..42

Resumen……..43

Introducción…….44

Metodología……..……...46

Área de estudio……...47

Muestreo…….47

Análisis de datos……49

Resultados……50

Mitílidos…….50

Fauna y flora asociada a la matriz de mitílidos……..54

Variables ambientales……59

Discusión…….63

CAPÍTULO III: R**eclutamiento de mitílidos a lo largo del intermareal rocoso del Atlántico sudoccidental: comparación entre sustratos naturales y artificiales**…...70

Resumen……..71

Introducción…….73

Metodología…….76

Área de estudio……...76

Muestreo…….76

Análisis de datos……78

Resultados……80

Discusión…….84

CAPÍTULO IV: **Competencia intra- e interespecífica entre los mitílidos *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* en el intermareal rocoso de La Lobería, Río Negro**……89

Resumen……..90

Introducción…….……91

Metodología…….……93

Área de estudio…….....93

Muestreo…….93

Análisis de datos……..…….....96

Resultados……97

Experimento con duración de seis meses……...97

Experimento con duración de doce meses…….98

Discusión……...……101

CAPÍTULO V: **Estudio del intermareal rocoso en el hemisferio norte y su relación con la exposición al oleaje**……..…….106

Resumen……107

Introducción……...……108

Metodología……..…….……112

Diseño experimental…….112

Análisis de datos……..115

Resultados……..117

Hemisferio norte……...117

Comparación entre hemisferios……124

Discusión……...……126

CONCLUSIONES GENERALES……..……..…131

BIBLIOGRAFÍA……...135

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las especies que habitan actualmente el planeta y cómo estas especies se distribuyen en el espacio son el resultado de miles de años de evolución, en el cual han sobrevivido a periodos interglaciales y glaciales que producían cambios climáticos de alcance global (Dawson *et al*. 2011). El hecho de que la biodiversidad actual ha pasado por estos eventos demuestra su capacidad para persistir en condiciones extremas y/o cambiantes (Jackson *et al.* 2009). En este contexto es importante el conocimiento de las comunidades, de las interacciones entre las especies que las componen así como, el efecto de los factores ambientales y las escalas espaciales y temporales de los diferentes procesos. Los estudios de procesos ecológicos (dispersión, reclutamiento, crecimiento, y dinámica de comunidades) proveen una base para poder predecir las respuestas locales, regionales y a escala global de las especies y estimar sus futuras distribuciones y abundancias bajo condiciones de cambio climático (Harley *et al*. 2006).

Ambientes como el intermareal rocoso han sido intensamente estudiados, ya que presenta una mayor accesibilidad dentro de los hábitats marinos, y las especies allí presentes suelen ser fácilmente manipulables para la experimentación (Nybakken 1993). De esta forma se han podido investigar las fuerzas físicas y biológicas que interactúan para darle forma a las comunidades intermareales, basándose en la presencia de organismos sésiles o de locomoción lenta y en el gradiente de fluctuaciones físicas a los cuales se encuentran expuestos (Bertness *et al.* 2006).

Los estudios ecológicos actuales se enfocan en entender los procesos que determinan la estructura de las comunidades a escala local y su consistencia a escala regional (Sugden *et al.* 2008, Navarrete *et al.* 2008). Los factores biológicos como interacciones tróficas, la depredación, exclusión competitiva y el asentamiento de larvas,

son importantes estructuradores de la comunidad intermareal (Paine 1966, Nybakken 1993). El rol de los predadores en la determinación de la distribución de organismos está bien documentado en el intermareal rocoso (Connell 1961, Dayton 1971, Menge 1976, Nybakken 1993). La facilitación en el reclutamiento a través de coespecíficos u otras especies (Bertness 1989, Gaines y Roughgarden 1985, Navarrete y Castilla 1990, Alvarado y Castilla 1996, Bertness *et al*. 1996, Vargas *et al.* 2004, Navarrete *et al.* 2008) generan variaciones a distintas escalas temporales (Watson y Barnes 2004). Por otra parte, la exclusión competitiva por el espacio podría generar el desplazamiento de organismos claves para el asentamiento larval de otras especies, afectando su abundancia (Paine 1966, Menge 1976). Estos estudios han sido de gran importancia para entender los procesos que modelan la comunidad del intermareal a escala local.

Así como los factores biológicos, los factores ambientales generan características particulares en la comunidad a distintas escalas. Dentro de los factores que regulan las especies está la temperatura, generando un efecto sobre el metabolismo de los organismos del intermareal, los cuales se encuentran sujetos a muerte por desecación; otro factor que modifica la comunidad intermareal es la salinidad, que dependiendo de las variaciones climáticas (*e.g.* abundantes lluvias o la alta radiación solar), exponen a los organismos a diferentes concentraciones salinas durante la marea baja, algunas de las cuales no son tolerables (Nybakken 1993, Bertness *et al.* 2006). El grado de exposición a las olas es otro de los factores ambientales que influye sobre el reclutamiento, crecimiento, distribución, y capacidad competitiva de los organismos (Bertness *et al.* 2006, Prado y Castilla 2006, McQuaid y Lindsay 2007, Lagos *et al.* 2008), así como el grado de exposición al aire y los vientos con sus implicancias sobre la desecación, stress fisiológico y supervivencia (Bertness *et al.* 2006, Helmuth *et al.* 2006).

Tanto las variaciones temporales como la heterogeneidad espacial provocan fluctuaciones en la comunidad (Nugent 1986). Los procesos importantes a escala local arriba mencionados pueden ser sensibles a cambios que tienen lugar a una escala espacial más amplia como regímenes climáticos u oceanográficos (Thrush *et al.* 2006, Coleman *et al.* 2006, Navarrete *et al.* 2008). Por lo tanto, las interacciones entre procesos locales y regionales generan patrones en la abundancia de organismos a diferentes escalas (Hughes y Connell 1999, Andrew *et al.* 2003). Entender dichos patrones permite identificar la importancia relativa de los factores locales y regionales sobre la estructura comunitaria y, a su vez, anticipar posibles consecuencias de modificaciones a escala regional (*e.g.* cambio climático) sobre las comunidades locales (Helmuth *et al.* 2006).

El intermareal rocoso en climas templados, especialmente en el norte y centro de la costa argentina, se encuentra sometido a temperaturas extremas y fuertes vientos durante los períodos de marea baja, generando un aumento en la desecación y pudiendo, como consecuencia, causar la muerte de organismos no adaptados a este ambiente (Bertness *et al*. 2006, Silliman *et al.* 2011). A lo largo del nivel medio de estos intermareales es muy común observar una amplia cobertura de bivalvos mitílidos, los cuales resisten estas condiciones extremas y a su vez, controlan la disponibilidad de recursos para otros organismos. Los organismos que modulan la disponibilidad de recursos y generan hábitats para otras especies, las cuales no podrían sobrevivir sin su presencia, se los consideran ingenieros ecosistémicos. Por ejemplo, los árboles de ecosistemas terrestres generan cambios en las condiciones físicas como el mantenimiento de la humedad y niveles de luz (Jones *et al.* 1994, Gutiérrez *et al*. 2003); las macroalgas proporcionan refugio a otras especies en el intermareal rocoso, como *Corallina officinalis* (Liuzzi y López Gappa 2008). Por lo tanto, estos ingenieros tienen

un impacto a nivel de comunidades y ecosistemas, encontrándose en todo tipo de ambientes. Debido a que los mitílidos aumentan la complejidad del hábitat se los considera dentro de este grupo (Jones *et al.* 1994, 1997, Borthagaray y Carranza 2007).

Los mitílidos son los componentes más comunes de la comunidad del intermareal rocoso y generan densos agregados en muchas partes del mundo (Menge 1976, Tsuchiya y Nishihira 1985, Seed y Suchanek 1992, Seed 1996). El rol más importante de los mitílidos como ingenieros ecosistémicos es aumentar el número de especies así como la complejidad estructural de su matriz y la heterogeneidad de hábitats (Commito y Rusignuolo 2000). Algunos estudios han investigado el rol que la estructura de los mitílidos desarrolla en las comunidades intermareales como facilitadores de la diversidad. El aumento en la complejidad ocurre a través de los densos agregados de mitílidos vivos, valvas de mitílidos muertos y una compleja red de bisos, la cual entrampa sedimento, partículas orgánicas (Ricciardi *et al.* 1997, Crooks y Khim 1999, Palomo *et al.* 2007) y retiene humedad (Montalto y Ezcurra de Drago 2003, Seed 1969). De esta manera, dentro de la matriz de mitílidos, la temperatura y el riesgo a la desecación es reducida, mientras que se genera un aumento de un sustrato adecuado para las especies asociadas (Lintas y Seed 1994, Crooks y Khim 1999, Gutiérrez *et al.* 2003). Por otra parte, dichos bioingenieros facilitan la creación y el mantenimiento de las comunidades de invertebrados mediante la reducción de los disturbios físicos (Jones *et al*. 1994, Koivisto y Westerbom 2010), proporcionando refugio a la fauna móvil (Seed 1996, Borthagaray y Carranza 2007), contra la depredación (Witman 1985) y proporcionando biodepósitos para la fauna asociada (Thiel y Ullrich 2002).

Los mitílidos *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) y *Brachidontes purpuratus* (Lamarck, 1819) son comunes en el intermareal rocoso de la costa argentina (Adami *et al.* 2004, Luizzi y López Gappa 2008). Los mismos coexisten entre los 41º y

43º S (Luizzi y López Gappa 2008, Adami *et al*. 2013). El rango de distribución de *B. rodriguezii* está restringido a la región templado-cálidas de la Provincia Biogeográfica Argentina (Balech y Ehrlich 2008), mientras que *B. purpuratus* ocurre en la región templado-frías de la Provincia Biogeográfica Magallánica (Adami *et al*. 2013). Si bien el mitílido *Brachidontes purpuratus* se encontraba dentro del género *Perumytilus*, este último género es una categoría subjetiva; Adami *et al.* (2013) en un estudio de diferenciación fenotípica decidió mantener la especie en el género *Brachidontes*. Por lo tanto, en este estudio se considera usar el nombre *Brachidontes purpuratus* como sinónimo de *Perumytilus purpuratus*.

El objetivo de este trabajo fue evaluar los efectos directos de los factores físico-químicos y biológicos que estructuran las comunidades intermareales en la costa de Buenos Aires y Río Negro. El estudio se focaliza en la estructura de los mitílidos que habitan los intermareales rocosos de esas costas y en las especies asociadas a las matrices de los mismos.

En el **primer capítulo** se estudian los patrones dependientes de la escala espacial en las tallas y abundancia de las poblaciones de los mitílidos *B. rodriguezii* y *B. purpuratus* y el límite en el rango de distribución de estas dos especies de bioingenieros, las cuales pueden afectar la diversidad y estructura de las especies asociadas. Además se estudia si la estructura de la comunidad está influenciada por condiciones oceanográficas (*e.g.* temperatura superficial del agua) y factores locales (*e.g.* dureza del sustrato) a lo largo de 4 grados de latitud.

En el **segundo capítulo** se estudian las variaciones espaciales y temporales de la comunidad del intermareal rocoso a lo largo de dos años. En este capítulo se relacionan las variables ambientales con la estructura de la comunidad en cuatro localidades dentro

de dos regiones distanciadas 700 km, así como las variaciones en las estaciones del año (verano, otoño, invierno y primavera) durante el periodo 2009 - 2011.

En el **tercer capítulo** se estudia el reclutamiento de mitílidos en estructuras artificiales y naturales, realizando comparaciones con la densidad natural de mitílidos adultos a diferentes escalas espaciales y temporales. Así mismo se analiza la influencia de los mitílidos adultos en la cantidad de reclutas en las áreas naturales. Estas variaciones se comparan con la concentración de clorofila-*a* y exposición al oleaje en las diferentes localidades.

En el **cuarto capítulo** se estudia el efecto de la competencia intra- e interespecífica entre las dos especies de mitílidos, *B. rodriguezii* y *B. purpuratus* en La Lobería, provincia de Río Negro. En esta localidad las dos especies coexisten en el nivel medio del intermareal rocoso. Mediante un experimento con estructuras artificiales, utilizando combinaciones a diferentes densidades de las dos especies de mitílidos, se midieron las tallas al inicio y al final del experimento.

En el **quinto capítulo** se estudia la comunidad de mejillones *Mytilus* spp. y las especies asociadas en el hemisferio norte, y se comparan con las especies asociadas a *Brachidontes* spp. en el hemisferio sur. Se estudia si la riqueza de las especies asociadas a las matrices de mitílidos presentan patrones similares a altas latitudes debido a encontrarse en condiciones ambientales extremas.

ÁREA DE ESTUDIO GENERAL

El trabajo de campo se realizó en las localidades del norte de la costa Argentina desde 38º 01'S hasta 41º 43'S, en las costas de las provincias de Buenos Aires y Río Negro. *Brachidontes rodriguezii* es la especie dominante en el norte de la costa

argentina hasta 41º, donde *B. rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* coexisten (Adami *et al.* 2004, Bertness *et al.* 2006, Prado y Castilla 2006). En la zona costera de Buenos Aires, playas de arena alternan con afloramientos cuarcíticos y plataformas de abrasión, con un régimen micromareal (Elías *et al.* 2003). El área costera de la Provincia de Río Negro está formado por una amplia zona de acumulación constituida por depósitos de cordones litorales gravo-arenosos y arenosos en las regiones del norte y hacia el sur afloran un conjunto de volcanitas (Kokot *et al.* 2004). Esta provincia presenta un régimen macromareal con acantilados y plataformas de abrasión sedimentarias que se alternan con playas de arena. El rango promedio de marea en Buenos Aires es de ~ 0,8 m con un rango anual máximo de 1,6 m, mientras que en Río Negro el rango es de ~ 4 m. Los intermareales del nivel medio de las localidades muestreadas fueron Santa Elena (37° 51' 8,81'' S - 57° 30' 21,65'' O; en adelante SE), Mar del Plata (38° 1' 26,04'' S - 57° 31' 37,96'' O; en adelante MDQ), El Espigón (41° 7' 2,5" S - 63° 0' 11" O; en adelante ES), La Lobería (41° 9' 19,32'' S - 63° 7' 26,24'' O; en adelante LO), Playa Los Suecos (41° 40' 6,52'' S - 65° 1' 33,31'' O; en adelante PS) y Punta Colorada (41° 42' 7,20'' S - 65° 1' 22,65'' O; en adelante PC; Fig. 1).

A lo largo de los intermareales rocosos de la costa argentina (Fig. 2), los organismos presentan una zonación, describiéndose tres niveles en los intermareales expuestos al oleaje: un nivel alto, donde los organismos dominantes son algas incrustantes como *Hildenbranchia* sp., *Ralfsia* sp. y el cirripedio *Balanus glandula* Darwin, 1854, encontrándose también en grietas la lapa *Siphonaria lessoni* Blainville, 1827. En el nivel medio se encuentran los mitílidos *B. rodriguezii* hacia el norte y *B. purpuratus* hacia el sur de la costa Argentina como especies dominantes; sobre estas especies se encuentran algas como *Ulva* sp., *Enteremorpha* sp., *Porphyra* sp. y la lapa *S. lessoni* (Olivier *et al.* 1966, Penchaszadeh 1973, Scelzo *et al.* 1996, Vallarino y Elías

1997). En el nivel inferior del intermareal la diversidad cambia dependiendo de la latitud, siendo más diversa hacia el sur, pero estando siempre presentes especies como mitílidos y el alga roja *Corallina officinalis* Linnaeus 1758.

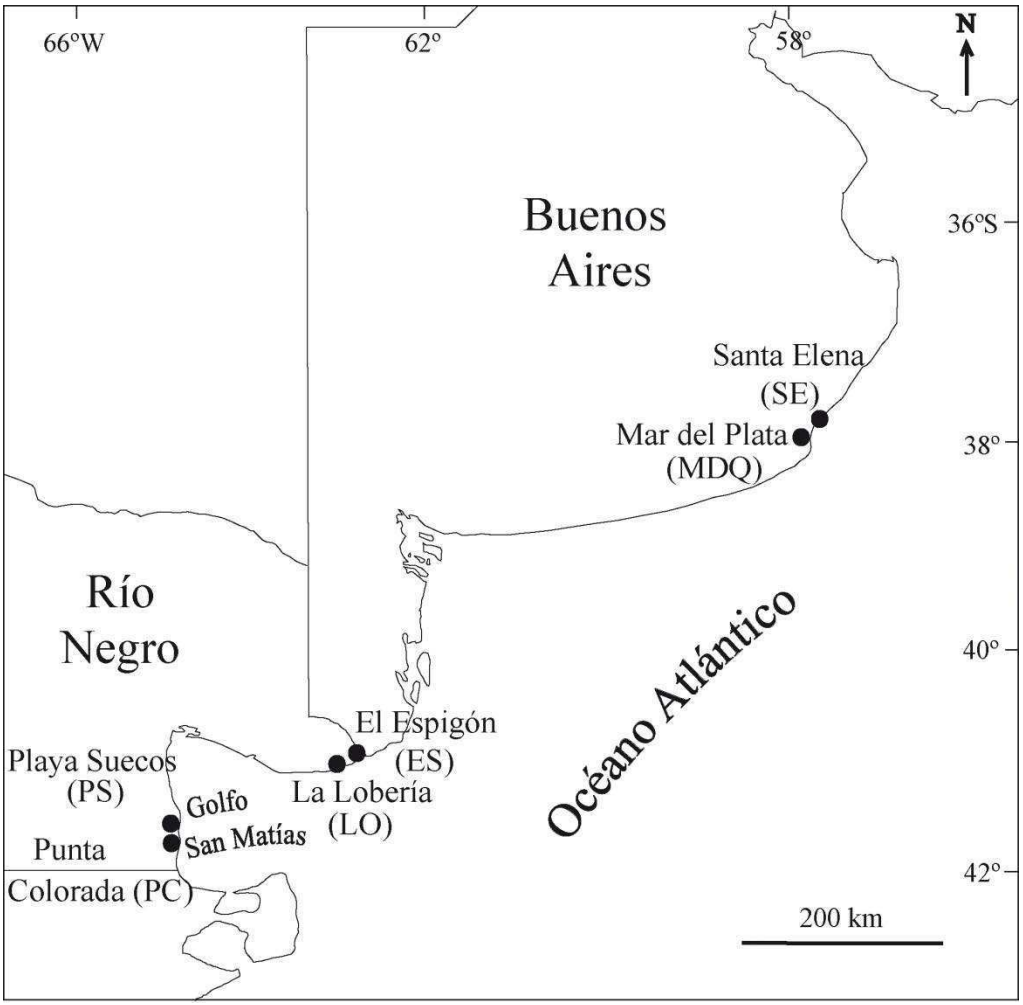

Figura 1. Mapa mostrando los sitios de estudio a lo largo de la costa Argentina

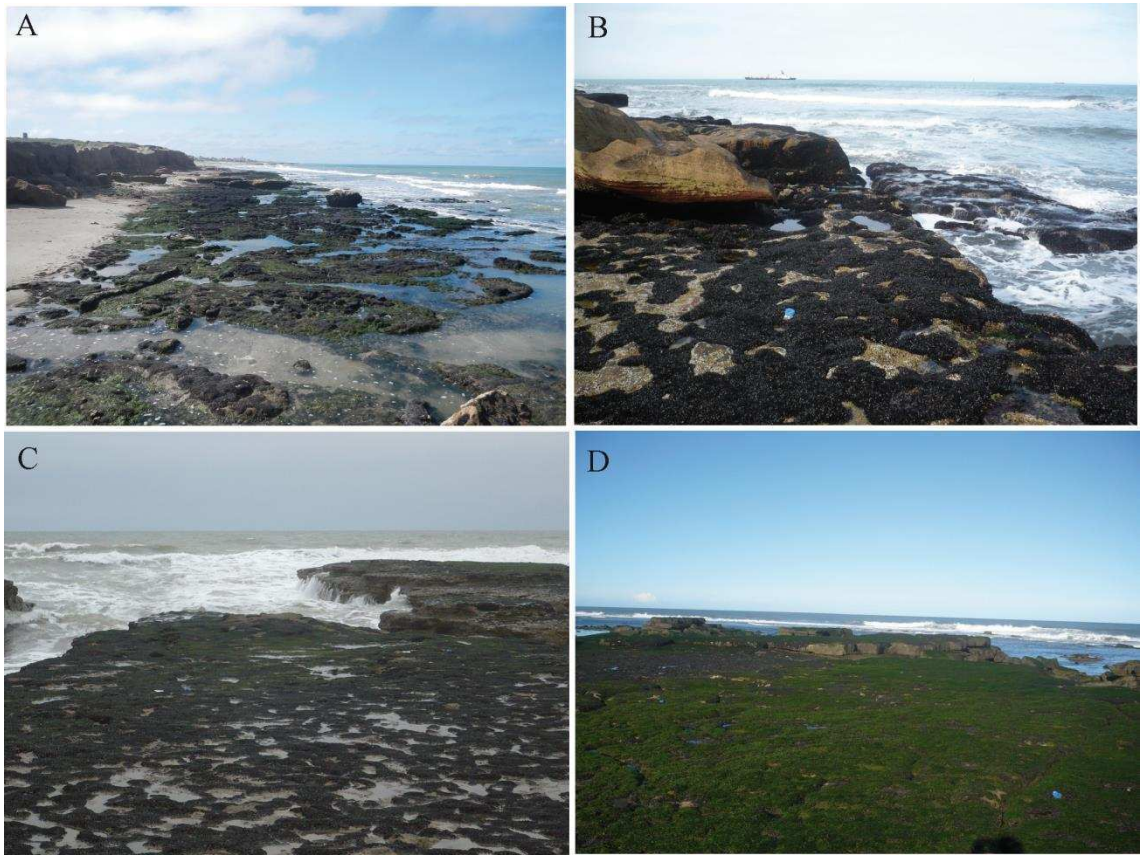

Figura 2. Intermareales rocosos de la costa argentina A) Santa Elena, B) Mar del Plata, C) El Espigón y D) La Lobería.

CAPÍTULO I

Variación latitudinal en la comunidad del intermareal rocoso de las provincias de Buenos Aires y Río Negro

Una versión de este capítulo ha sido publicada: Arribas LP, Bagur M, Klein E, Penchaszadeh P, Palomo MG (2013) Geographic distribution of two mussel species and associated assemblages along the northern Argentinian coast. Aquatic Biology 18: 91-103.

Resumen

Los ingenieros ecosistémicos pueden beneficiar la riqueza de especies mediante la generación de microhábitats. Los bioingenieros marinos pueden producir efectos locales en combinación con variables ambientales. El objetivo de este trabajo fue estudiar la relación entre la morfología de los mitílidos y los factores ambientales. Se pusieron a prueba las hipótesis de que si existe una relación entre la morfología de los mejillines y los factores ambientales, los mejillines deberían presentar mayores tallas en las áreas cálidas que en las frías, y en las áreas donde las dos especies de mitílidos se solapan, la talla y la biomasa decrecerán y la densidad aumentará. A una escala de cientos de metros, se predijo que hay una relación entre la estructura de la comunidad, la dureza del sustrato y el sedimento acumulado en la matriz de mitílidos. Utilizando un diseño anidado, se midió la densidad, biomasa y talla de los mejillines, y la diversidad de las especies asociadas con las matrices de mejillines en 4 localidades, a lo largo de la costa norte Argentina. Estas variables fueron correlacionadas con las condiciones oceanográficas y las características locales. Correlaciones significativas fueron encontradas entre la comunidad intermareal y los factores locales. Las tallas más grandes de *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* fueron encontradas en las localidades más cálidas. En las áreas donde los mitílidos coexisten, la talla, biomasa y la densidad de *B. purpuratus* fue menor, aunque *B. rodriguezii* no presentó cambios. La abundancia media de los invertebrados asociados a la matriz de mejillines mostró diferencias significativas entre localidades. Las dos especies de mitílidos coexisten a través de una pequeña área y a pesar que estas especies son muy similares en sus funciones biológicas y ecológicas, la fauna asociada a sus matrices es muy diferente.

INTRODUCCIÓN

El intermareal rocoso experimenta cambios durante los ciclos de marea, estando el nivel alto expuesto a condiciones físicas extremas durante largos periodos (Murray 2002). Las condiciones meteorológicas locales, como el viento y la precipitación, pueden causar grandes impactos sobre el ecosistema (Mantua y Hare 2002). Las especies que habitan este ambiente sobreviven bajo condiciones físicas extremas y variables. Uno de los factores con mayor efecto sobre la abundancia y diversidad de especies es la temperatura del agua, especialmente a lo largo del gradiente latitudinal (Rohde 1992). Además, otros factores se correlacionan con la distribución de especies y los patrones de abundancia, como por ejemplo las interacciones físicas entre los organismos, su hábitat, su comportamiento y las adaptaciones fisiológicas (Burrows y Hughes 1989).

Las diferencias en el tipo de sustrato, exposición al oleaje, o variación en la productividad primaria producen también cambios en las especies que estructuran la comunidad del intermareal a la escala de cientos de kilómetros y cientos de metros (Araujo *et al.* 2005, Liuzzi y López Gappa 2008, Burrows *et al*. 2009). Las variaciones espaciales a la escala de diez a cientos de metros entre localidades son principalmente una consecuencia de las diferencias en el reclutamiento o la mortalidad de organismos, así como de la topografía y la elevación del intermareal (Underwood y Chapman 1996, Bownes y McQuaid 2009). A una escala espacial pequeña, tales diferencias pueden ser explicadas por una dispersión al azar de los microhábitats adecuados para su supervivencia y por el comportamiento de las especies las cuales presentan una dispersión limitada en la etapa de adultos (Underwood y Chapman 1996).

En los ambientes costeros rocosos, las algas y los animales sésiles cubren la

mayoría de las superficies, pudiendo ser importantes en la estructuración de la comunidad (Tsuchiya y Nishihira 1985, Prado y Castilla 2006). Algunas especies pueden modular la disponibilidad de recursos creando microhábitats para otras especies, (i.e. ingenieros ecosistémicos sensu Jones *et al.* 1994, 1997). La modificación del ambiente físico puede tener un efecto en la fauna asociada (Badano y Marquet 2008, Cole y McQuaid 2010). Por ejemplo, la riqueza de especies y la abundancia de las taxa aumentan por la actividad de facilitación de las especies de mitílidos a través de la producción de valvas que introduce complejidad a la comunidad bentónica (Gutiérrez *et al.* 2003, Borthagaray y Carranza 2007, Palomo *et al.* 2007). Dada las condiciones físicas y climáticas extremas que un organismo puede tolerar en la zona intermareal, la expectativa es encontrar mayor diversidad de especies en áreas asociadas a la presencia o actividad de los ingenieros ecosistémicos que en áreas en las cuales no están presentes. En los intermareales rocosos la estructura compleja de las matrices de mejillines provee refugio del estrés térmico, entrampa sedimento y partículas orgánicas, favoreciendo un nuevo hábitat para pequeños animales. Los mejillines también pueden proveer sustrato para el asentamiento de algas y epifauna, y mayor protección contra los predadores (Tsuchiya y Nishihira 1985, Prado y Castilla 2006, Cole 2010), generando así, un aumento en la riqueza de especies que se ve favorecida por la presencia de estos ingenieros ecosistémicos.

Las condiciones oceanográficas costeras han sido expresadas como determinantes de la estructura de la comunidad a lo largo de la costa (Menge *et al.* 1997, Blanchette *et al.* 2006) como por ejemplo en los patrones de distribución de larvas. Además, periodos de estrés fisiológico o ambiental pueden reflejar irregularidades en el crecimiento de las valvas, generando un periodo en el que la deposición es interrumpida (Richardson 2001). La tasa de crecimiento anual en muchos bivalvos está relacionada con la temperatura

superficial del agua (Jones 1981), aunque la talla puede variar debido a diferencias en longevidad, tasas de depredación (Peacor *et al.* 2007) o algún estrés ambiental diferente a la temperatura.

En este estudio se examinó el patrón de la estructura de tallas y la abundancia de los mejillines *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* a diferentes escalas espaciales, el rango límite de dinamismo de estas dos especies de ingenieros ecosistémicos, los cuales pueden modificar la diversidad y la estructura de las especies asociadas a sus matrices. Además, se estudió si la estructura de la comunidad está influenciada por condiciones oceanográficas (*e.g.* temperatura superficial del agua) y/o factores locales (*e.g.* dureza del sustrato) a lo largo de 4 grados de latitud. Debido a que los ingenieros ecosistémicos marinos son capaces de generar efectos locales en combinación con variables ambientales, se evaluaron diferentes hipótesis a diferentes escalas espaciales. A la escala de cientos de kilómetros, se predijo una asociación entre la estructura de la comunidad con la temperatura superficial del agua (SST) y con la concentración de clorofila-*a*. La talla promedio de los mejillines aumenta con la temperatura (Blanchette *et al.* 2007); por lo tanto se puso a prueba la hipótesis que los mejillines serán de mayor tamaño en las localidades norte de la costa argentina, donde la temperatura es más cálida que hacia el sur. Además, en las áreas de solapamiento, se espera una competencia interespecífica. La competencia podría estar afectando la abundancia y la tasa de crecimiento de los mejillines (Blanchette y Gaines 2007). Se puso a prueba la hipótesis de que en las áreas donde *B. rodriguezii* y *B. purpuratus* coexisten, la talla y biomasa van a ser menores, y la densidad mayor que en las áreas a latitudes similares donde no coexisten. Se espera que una disminución en la talla genere más sustrato disponible por metro cuadrado y como consecuencia un aumento en la densidad de mitílidos. Además, se planteó que las especies de invertebrados asociadas a

las matrices de mitílidos van a ser diferentes entre las dos especies de mejillín. A la escala de cientos de metros se predice una relación entre la estructura de la comunidad y la dureza del sustrato y el sedimento contenido en la matriz. Se cree que la dureza del sustrato podría generar cambios en la estructura de los mitílidos debido a que los sedimentos blandos son menos estables y más apropiados a la erosión que los sustratos duros.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la costa norte de Argentina desde los 38° 01' S hasta los 41° 43' S en Mayo 2009. Las especies dominantes en estas costas son los mitílidos *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus*; dichas especies presentan un rango de solapamiento a lo largo de la costa argentina desde los 41º hasta los 43º (Adami *et al.* 2004, Bertness *et al.* 2006, Prado y Castilla 2006). Las localidades muestreadas fueron Mar del Plata (38° 1' 26,04'' S - 57° 31' 37,96'' O; en adelante MDQ), La Lobería (41° 9' 19,32'' S - 63° 7' 26,24'' O; en adelante LO), Playa Los Suecos (41° 40' 6,52'' S - 65° 1' 33,31'' O; en adelante PS) y Punta Colorada (41° 42' 7,20'' S - 65° 1' 22,65'' O; en adelante PC, Fig. 1, Ver Área de estudio general).

Muestreo

Para poner a prueba la hipótesis de que las condiciones oceanográficas (temperatura superficial del agua y clorofila-*a*) y las características locales (sedimento y

dureza de la roca) presentan una asociación entre la estructura de las matrices de mejillines y las especies que habitan entre los intersticios, se tomaron muestras en 4 intermareales rocosos a lo largo de 900 km de costa, estando las localidades separadas entre 4 y 570 km. Cada una de las localidades incluye dos sitios separados entre 100 y 500 m; en cada sitio se tomaron 4 réplicas con un cilindro, separadas 1 a 3 metros entre cada una. Las muestras fueron recolectadas en el intermareal medio realizando el raspado del área delimitada por el cilindro (10 cm de diámetro) sobre la matriz de mejillines, tomando todo el contenido dentro del mismo. Las muestras fueron almacenadas en alcohol 96 % y todos los organismos mayores a 0,5 mm fueron identificados y contados. El sedimento entrampado en la matriz de mejillines fue recolectado con el cilindro, secado y pesado. Las partículas de sedimento fueron separadas por tamaño, tamizando el sedimento a través de 6 mallas diferentes, desde 2000 µm hasta 62 µm. La distribución de tamaños de las partículas se calculó de acuerdo con la escala phi (Gray 1981).

Para poner a prueba la hipótesis de que los mejillines, *B. rodriguezii* y *B. purpuratus*, presentarán menor biomasa en las áreas donde coexisten, los mismos fueron secados (a 70 ºC durante 72 hs) hasta peso constante para calcular su biomasa (B, g m^{-2}). Para los mitílidos mayores a 5 mm, se midió el largo de las valvas de 50 individuos en cada réplica utilizando un calibre. La distribución de tamaños de los individuos de cada especie, fue calculada agrupando los sitios dentro de cada localidad en rangos de clases de largo desde los 4 a los 32 mm.

Para poner a prueba la hipótesis de que la diversidad es diferente entre las matrices de *B. rodriguezii* y *B. purpuratus*, los organismos encontrados en las muestras fueron identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible. En número total de especies, el índice de diversidad (Shannon-Wiener's H'), la igualdad (J') y la abundancia de

especies fueron calculadas para cada unidad muestreal. Las especies de algas solo fueron incluidas en el número total de especies ya que únicamente se midió la presencia/ausencia de las mismas.

Para poner a prueba la hipótesis que el sustrato rocoso está asociado con la estructura de la comunidad del intermareal, la dureza del mismo fue calculada realizando perforaciones en la roca con un taladro por un tiempo fijo (6 mm de broca taladrando durante 10 segundos). La profundidad de los agujeros (3 réplicas) en cada sitio fue medido con calibre. La profundidad media fue convertida a un índice de dureza usando su valor recíproco. Una escala de dureza se estableció a partir de los resultados de los experimentos de perforación. A la roca más blanda (La Lobería en el área de estudio) se asignó arbitrariamente una dureza de 1,0. La escala consiste en la relación entre la profundidad de la penetración de la roca en LO / profundidad de la penetración en otra roca (ver Evans 1968, Pinn *et al.* 2005). Para asegurarse de que la fuerza utilizada para perforar fue idéntica en todos los casos, la misma persona accionó el taladro sin ejercer ninguna fuerza hacia abajo.

Para poner a prueba la hipótesis de que la temperatura superficial del agua (SST) y la concentración de clorofila-*a* están relacionadas con la abundancia y diversidad de la comunidad, se estimaron datos extraídos de imágenes satelitales (NOAA, www.oceancolor.gsfc.nasa.gov). Se usaron imágenes de la temperatura superficial del mar y de la concentración de clorofila-*a* de mapas estandarizados temporales (SMI), de Modis Aqua (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) para el período Mayo 2008 a Mayo 2009. Las imágenes tienen una resolución espacial de aproximadamente 4 km. Los datos globales de SMI fueron submuestreados para la región limitada entre 33-43º S y 49-65º O. Las concentraciones de clorofila-*a* se encuentran en mg m^{-3}. Los datos

satelitales se extrajeron a unos 2 km de la costa debido a que los sedimentos en suspensión dificultan la toma de datos más cerca de la línea de costa.

Análisis de datos

Para poner a prueba la hipótesis de la diferencia entre tallas de mejillines en áreas cálidas y frías, y en áreas de coexistencia de las dos especies, se realizó una prueba de ANOVA anidado. La densidad, biomasa y talla de *B. rodriguezii* fueron analizadas mediante un ANOVA incluyendo el factor sitios (2 niveles, al azar) anidado dentro de las localidades (2 niveles, al azar); la densidad, biomasa y talla de *B. purpuratus* fueron analizadas mediante una prueba de ANOVA incluyendo el factor sitios (2 niveles, al azar) anidado dentro de las localidades (3 niveles, al azar). La heterogeneidad de varianzas fue chequeada mediante una prueba de Cochran y los datos fueron transformados cuando fue necesario (Underwood 1997). La comparación de tallas de *B. purpuratus* se realizó utilizando una prueba de ANOVA, incluso cuando los datos resultaron heterocedásticos, ya que el análisis de varianzas es robusto para estos supuestos cuando hay muchas repeticiones independientes y los tamaños muestreales son iguales (Underwood 1997). Para este caso en particular se consideraron resultados significativos, los valores de $p < 0,01$.

Para comparar la distribución de frecuencia de tallas de las dos especies de mejillines en las cuatro localidades se realizaron pruebas de Chi-cuadrado.

Para evaluar la hipótesis de diferencias entre comunidades de invertebrados estarán en las matrices de las diferentes especies de mejillines, el índice de diversidad de Shannon, igualdad, el número total de especies y la abundancia media de los invertebrados asociados con las matrices de mejillines fueron examinados con una

prueba de ANOVA anidado, donde el factor sitios (2 niveles, al azar) está anidado dentro de las localidades (4 niveles, al azar).

La estructura de la comunidad fue comparada entre localidades y sitios usando PERMANOVA (análisis de varianza multivariado, con base en permutaciones) utilizando el índice de disimilitud de Bray-Curtis calculadas para la raíz cuarta de los datos transformados para cumplir con el supuesto de homogeneidad de varianza. La trasformación fue aplicada para reducir el efecto de los grupos dominantes de las muestras. En algunas situaciones, en el análisis de PERMANOVA no hay suficientes permutaciones posibles para conseguir un análisis razonable. Cuando hay un gran número de permutaciones posibles, el valor-P y el P de Monte Carlo deberían estar muy cercanos el uno del otro, pero cuando el número de permutaciones es bajo, el valor-P asociado al análisis de permutaciones podría ser muy diferente. Debido a esta limitación, en estos casos se usa el valor P de Monte Carlo en preferencia (Anderson 2005).

Un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), usando el índice de disimilitud de Bray-Curtis (Bray y Curtis 1957) fue hecho para visualizar las posibles diferencias en la comunidad del intermareal rocoso medio y en la abundancia de los invertebrados asociados a las matrices de mejillines en las 4 localidades.

Para determinar la relación entre las especies del intermareal y las variables ambientales (SST y clorofila-*a*) a la escala de cientos de kilómetros, y los factores locales (latitud, sedimento entrampado y dureza de la roca) a la escala de cientos de metros, se utilizó un análisis de correspondencia canónica (CCA, Legendre y Legendre 1998). La significación estadística se evaluó por la prueba de permutaciones de Monte-Carlo que implica 999 permutaciones con un $P < 0,05$.

RESULTADOS

Mitílidos

Brachidontes rodriguezii alcanzó densidades medias de 55.000 hasta 172.000 ind m^{-2}, con una talla media de 13,70 ± 4,72 mm (talla máxima de 29,67 mm). *Brachidontes purpuratus* alcanzó densidades medias de 5.400 a 42.000 ind m^{-2}, una talla media de 15,41 ± 6,23 mm (talla máxima de 25,94 mm) (Fig. I.1 a, c). Individuos de *B. rodriguezii* solo se encontraron en las localidades de MDQ y LO, decreciendo su biomasa hacia el sur. *B. purpuratus* estuvo presente en las localidades de PS y PC.

La densidad y biomasa de *B. rodriguezii* fue mayor en el sitio 1 de MDQ que en el sitio 2. *B. purpuratus* mostró menor densidad y biomasa en LO que en PS y PC. El sitio 2 en PS y el sitio 1 en PC presentaron menor biomasa (Fig. I.1 a, b, Tabla I.1). La talla media de *B. purpuratus* disminuyó desde PS hacia PC y LO (Fig. I.1 c) mostrando diferencias significativas entre localidades (Tabla I.1).

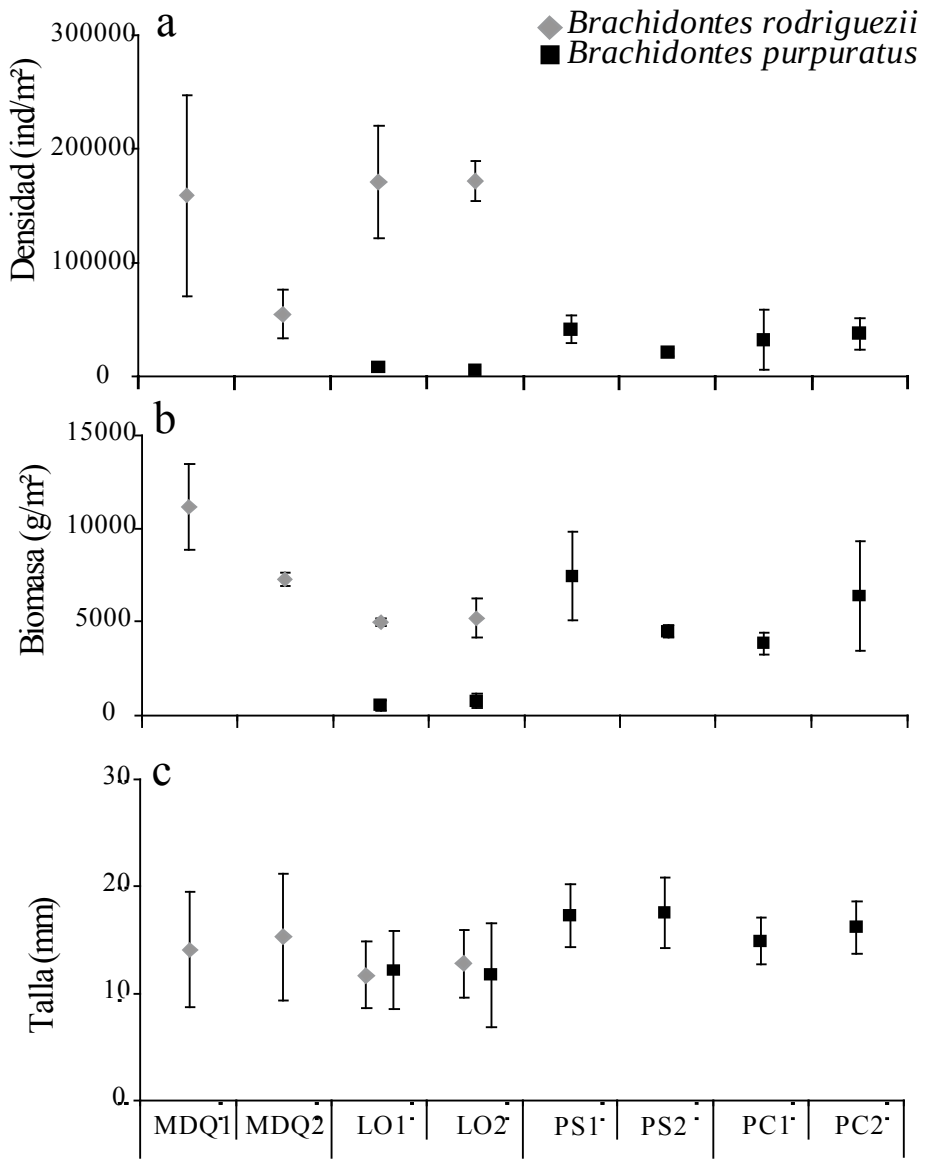

Figura I.1. *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus*. Media ± DS (a) densidad (b) biomasa (peso seco) y (c) talla en todas las localidades muestreadas (ver Fig. 1). 1 y 2 corresponden a los diferentes sitios.

Tabla I.1. Prueba de ANOVA anidado probando los factores que rigen la densidad de mitílidos (ind m^{-2}), biomasa promedio por m^2 y tallas promedio de mejillines por cilindro (mm) en cuatro localidades de la costa argentina. Diferencias en los grados de libertad entre especies son debidas a la presencia de *Brachidontes rodriguezii* en 2 localidades y *Brachidontes purpuratus* en 3 localidades de las 4 analizadas. *p < 0,05; **p < 0,01

	Brachidontes rodriguezii			*Brachidontes purpuratus*		
	gl	CM	F	gl	CM	F
Densidad[a, b]						
Localidades	1	42044,21	1,71	2	7,34	15,82*
Sitios (Localidades)	2	24612,34	5,78*	3	0,46	1,71
Residual	12	4260,73		18	0,27	
Promedio de tallas[c]						
Localidades	1	23,91	8,99	2	56,65	48,24**
Sitios (Localidades)	2	2,66	2,44	3	1,17	2,18
Residual	12	1,09		18	0,54	
Promedio de biomasa[a, b]						
Localidades	1	1,32	7,98	2	6325,31	14,74*
Sitios (Localidades)	2	0,16	7,36**	3	429,06	4,03*
Residual	12	0,02		18	106,42	

[a] Transformación de raíz cuadrada se aplicó a la densidad de *B. rodriguezii* y a la biomasa de *B. purpuratus*.
[b] Transformación ln(x) se aplicó a la biomasa de *B. rodriguezii* y a la densidad de *B. purpuratus*.
[c] La varianza fue heterogénea en la talla de *B. purpuratus* (Prueba de Cochran *C*, p < 0,05).

La frecuencia de distribuciones de la población de *B. rodriguezii* y *B. purpuratus* fueron significativamente diferentes entre localidades (Fig. I.2, Tabla I.2). *B. rodriguezii* presentó un mayor rango de tallas en MDQ que en LO. Por otro lado, *B. purpuratus* exhibió un mayor rango de tallas en LO que en las localidades de PS o PC.

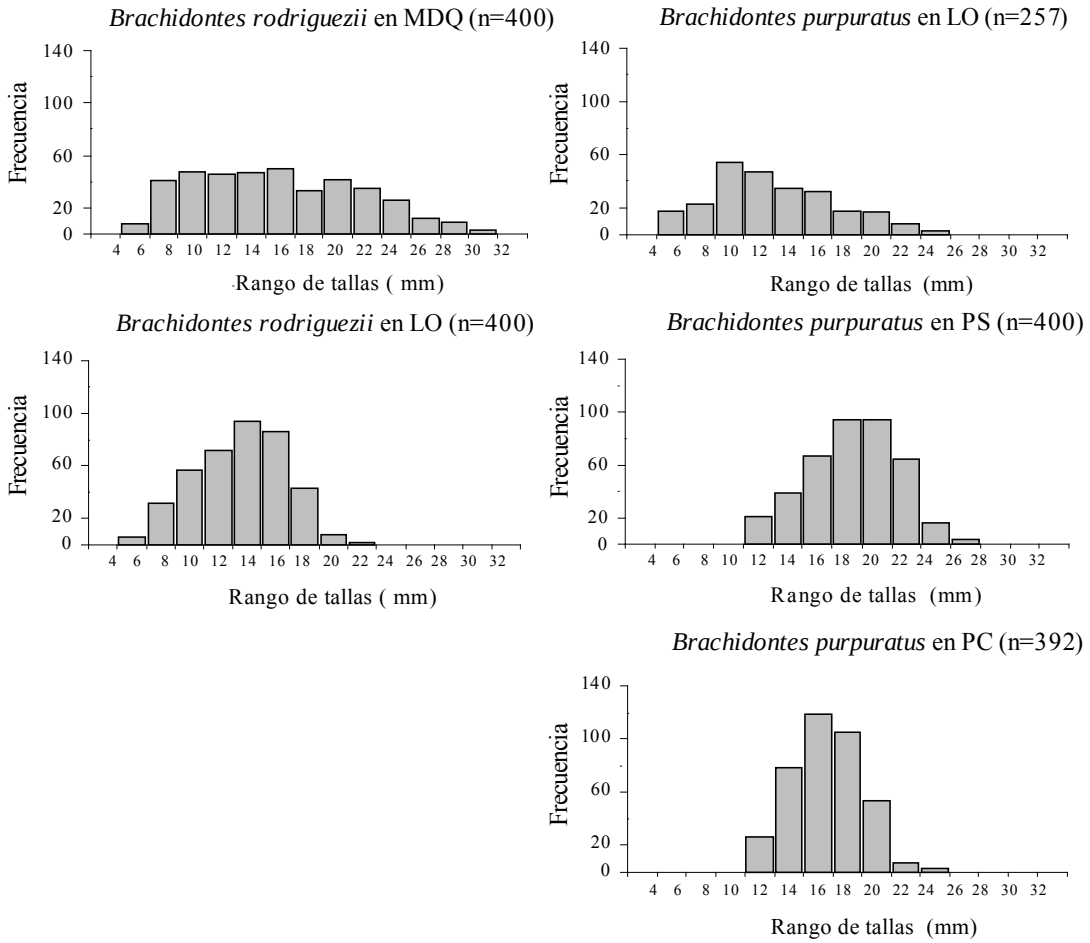

Figura I.2. *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus*. Frecuencia de tallas (> 5 mm) para poblaciones de ambos mitílidos en todas las localidades muestreadas (ver Fig. 1), medido para 50 individuos por réplica cuando fue posible (sitios combinados por localidades) mostrando el tamaño de la muestra (n).

Tabla I.2. *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus*. Prueba de Chi-cuadrado para las diferencias en la distribución de la frecuencia de tallas de las dos especies de mejillines (> 5 mm) en 4 localidades de la costa argentina. Ver Fig. 1 para los sitios y abreviaturas. En todos los casos, gl = 13, p < 0,001.

	X^2
B. rodriguezii MDQ-LO	743,90
B. purpuratus LO-PS	238,92
B. purpuratus LO-PC	174,77
B. purpuratus PS-PC	613,71
B. rodriguezii y *B. purpuratus* LO	256,55

Comunidad de invertebrados

En total, 24 taxones de invertebrados fueron encontrados. La taxa más abundante fue el isópodo *Sphaeroma serratum* (Fabricius, 1787) en MDQ, Tanaidacea en LO y el isópodo *Exosphaeroma* sp. en PS y PC. Las algas encontradas incluyen a *Enteromorpha* sp. en MDQ y LO, *Ulva rigida* C.Agardh 1823 en LO, *Ceramium virgatum* Roth 1797 y *Polysiphonia fucoides* (Hudson) Greville 1824 en MDQ.

H' y el número total de especies se diferenció significativamente entre sitios, aunque no presentó diferencias entre localidades (Fig. I.3 a, c, Tabla I.3). La igualdad (J') no presentó diferencias entre localidades ni sitios (Fig. I.3 b, Tabla I.3). La abundancia media de invertebrados asociados a los mejillines mostró diferencias significativas entre localidades (Fig. I.3 d, Tabla I.3).

Tabla I.3. Prueba de ANOVA anidado para el índice de diversidad Shannon-Wiener, igualdad Pielou, número total de especies y la abundancia media de invertebrados, en 4 localidades de la costa argentina. *p < 0,05; **p < 0,01

	gl	CM	F
Índice Shannon-Wiener			
Localidades	3	0,19	0,56
Sitios (Localidades)	4	0,35	3,40*
Residual	24	0,10	
Igualdad			
Localidades	3	0,09	2,31
Sitios (Localidades)	4	0,04	1,95
Residual	24	0,02	
Número total de especies			
Localidades	3	5,58	0,49
Sitios (Localidades)	4	11,44	4,77**
Residual	24	2,39	
Abundancia media de invertebrados			
Localidades	3	6543,1	7,63*
Sitios (Localidades)	4	857,2	1,19
Residual	24	721,8	

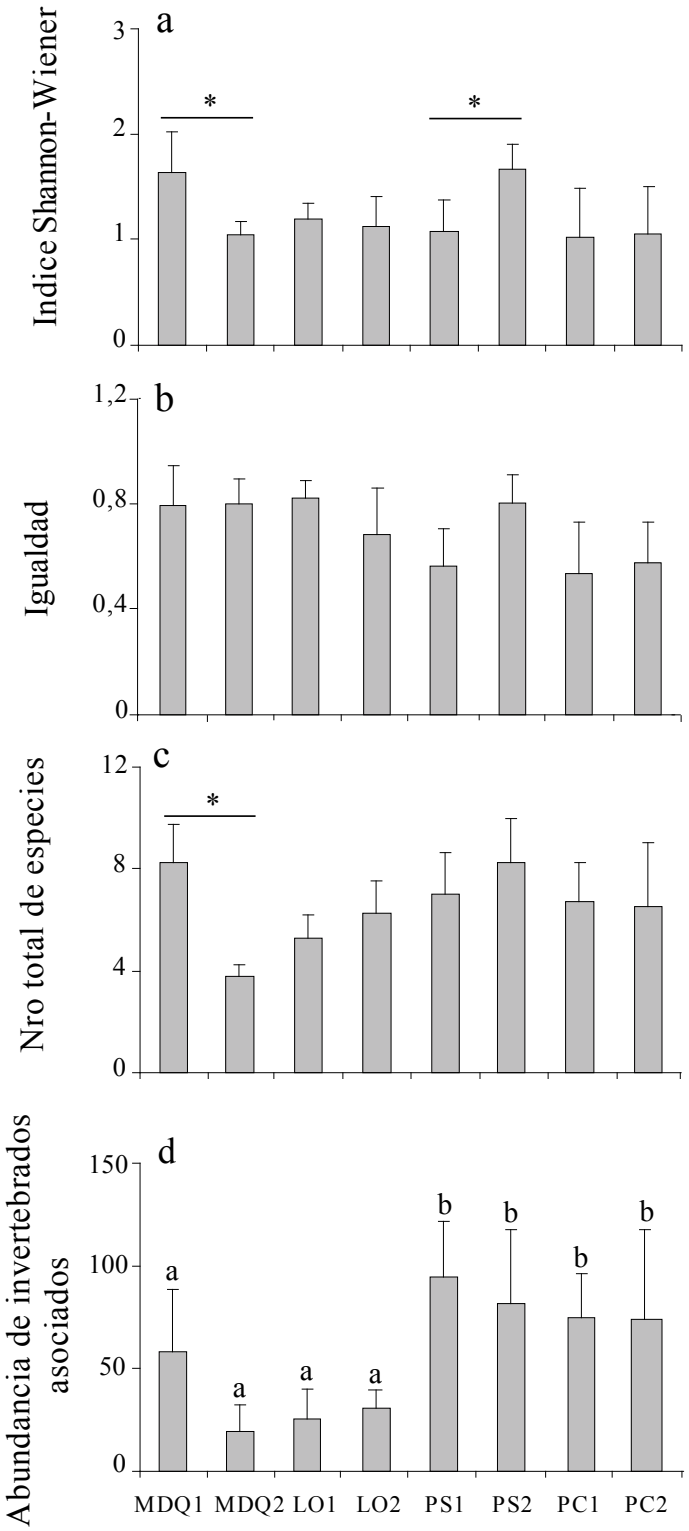

Figura I.3. *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus.* Media (± DS, n = 4 réplicas) para (a) índice de diversidad Shannon-Wiener, (b) igualdad de Pielou, (c) número total de especies y (d) abundancia de invertebrados asociados a la matriz de mejillines (ver Fig. 1 y I.1). Las algas solo fueron incluidas en el número total de especies. Letras diferentes y asterisco (*) corresponden a diferencias significativas.

Cuando las dos especies de mejillín coexistieron en su distribución, H' presentó una ligera disminución, aunque no se encontraron diferencias significativas (ANOVA, CM = 0,07; $F_{2, 29}$ = 0,49; p > 0,05, Fig. I.4).

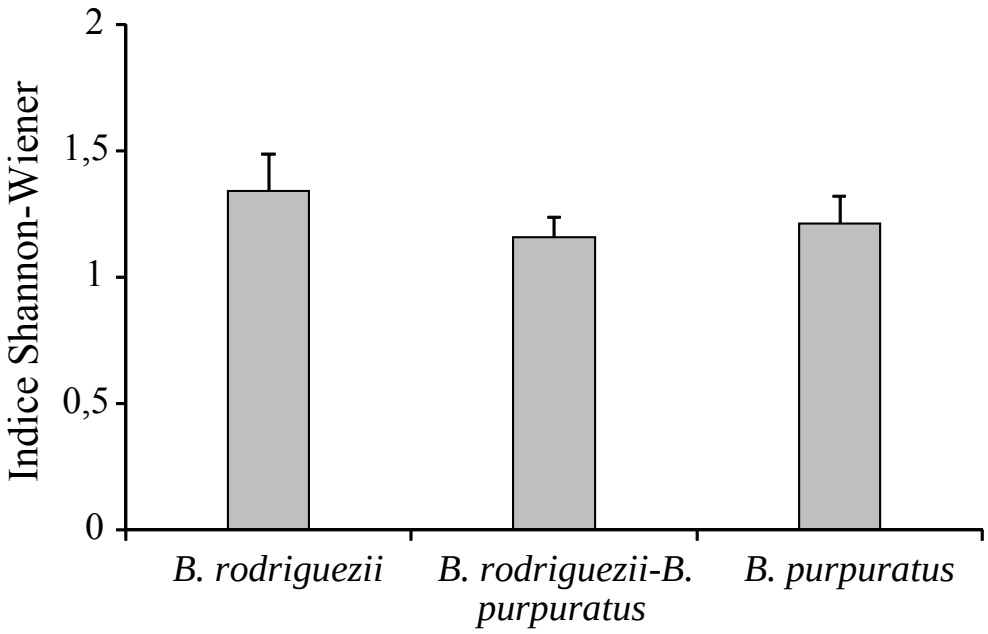

Figura I.4. *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus*. Media (± DS) del índice de diversidad Shannon-Wiener asociado con las diferentes especies de mejillín en el área de estudio.

La estructura de la comunidad del intermareal rocoso presentó diferencias significativas en ambas escalas espaciales (PERMANOVA, Localidades, CM = 13670, $F_{3, 31}$ = 12,96; p (Monte Carlo) < 0,001; Sitios, CM = 1054, $F_{4, 31}$ = 2,87; p (permutaciones) < 0,05; Fig. I.5).

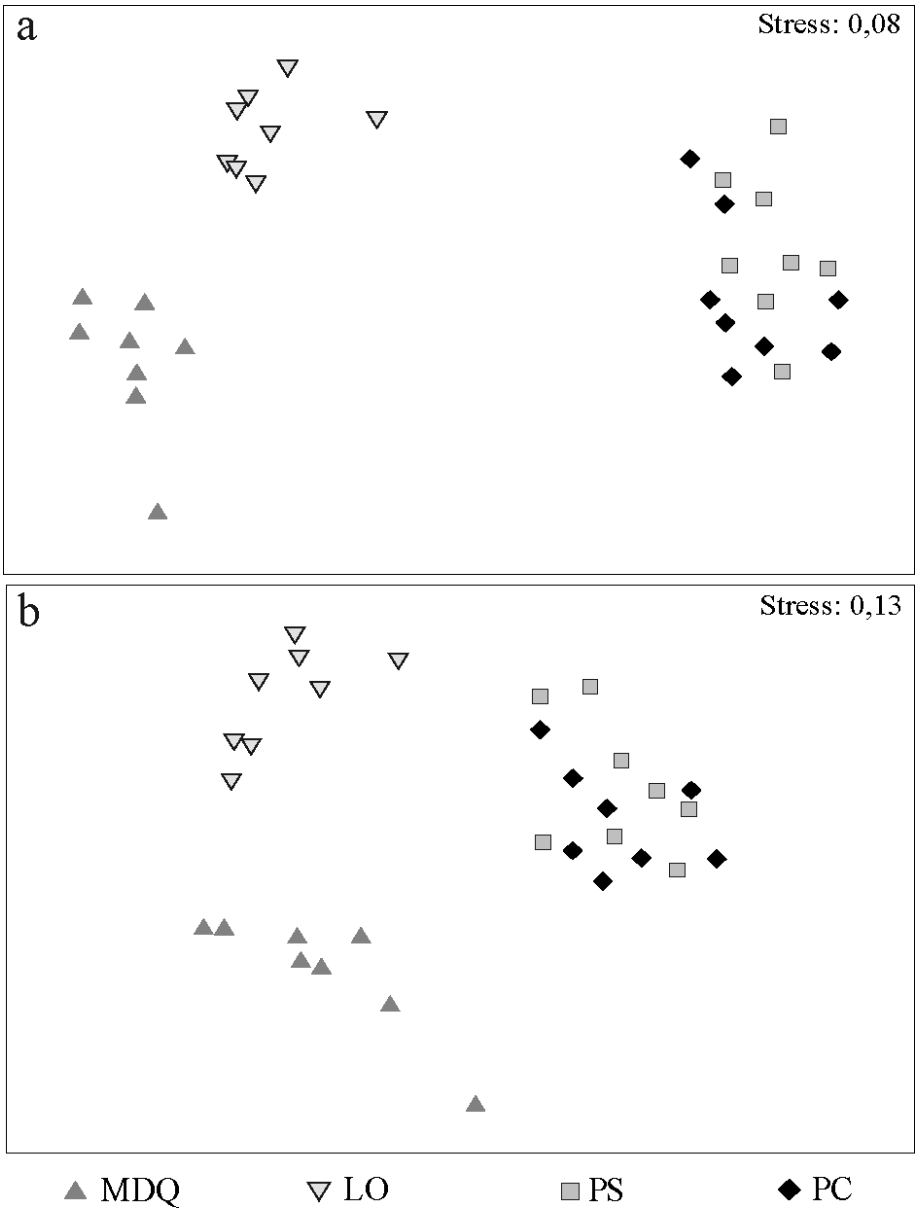

Figura I.5. Escalamiento multidimensional no métrico (n = 8 sitios) comparando (a) la comunidad del intermareal medio (transformación raíz cuarta) y (b) abundancia de las especies de invertebrados del intermareal asociadas a las matrices de mejillines (transformación raíz cuadrada) en 4 localidades (ver Fig. 1).

Variables ambientales

El sedimento retenido en las matrices de mejillines en MDQ y LO estuvo compuesto principalmente por arena fina (valor de phi medio = 3), en PS y PC estuvo principalmente compuesto por arena gruesa (valor de phi medio = -1). El peso máximo

de sedimento entrampado en la matriz de mejillines fue de 6591 g m^{-2} en MDQ y un mínimo de 122 g m^{-2} en LO (Fig. I.6). LO tuvo significativamente menor cantidad de sedimento que las otras localidades (ANOVA, CM = 7868, $F_{3, 31} = 15,67$; $p < 0,05$). La dureza de la roca fue mayor en MDQ (índice de dureza 4) seguido por PS y PC (índice de dureza 3) y LO (índice de dureza 1).

La temperatura superficial del agua extraída de las imágenes satelitales fue 15,76 ± 3,52 °C en MDQ seguidos por PS, LO y PC (Fig. I.7 a), y la concentración de clorofila-*a* máxima fue de 3,78 ± 1,39 mg m^{-3} en MDQ seguido por PC, LO y PS (Fig. I.7 b).

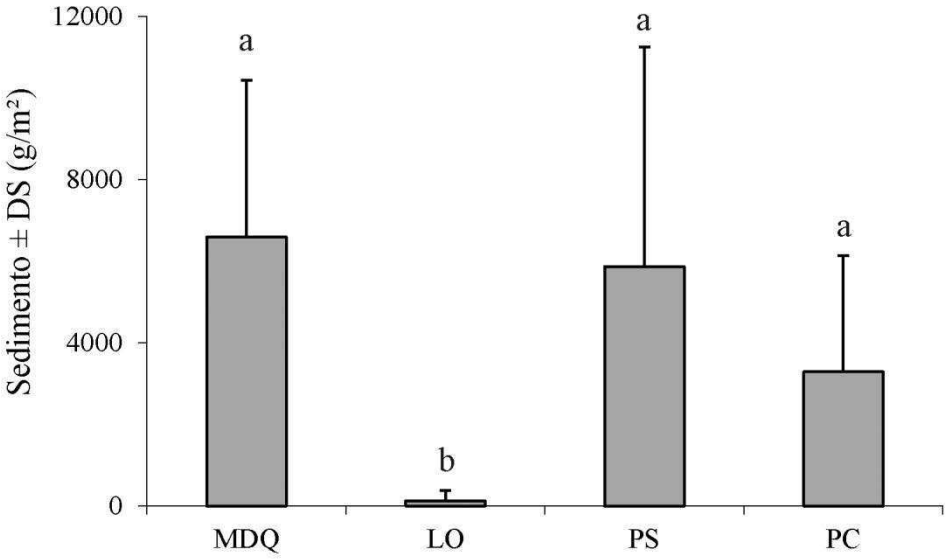

Figura I.6. Sedimento entrampado en la matriz de mejillines en las diferentes localidades (ver Fig. 1 para abreviaturas). Letras distintas muestran diferencias significativas.

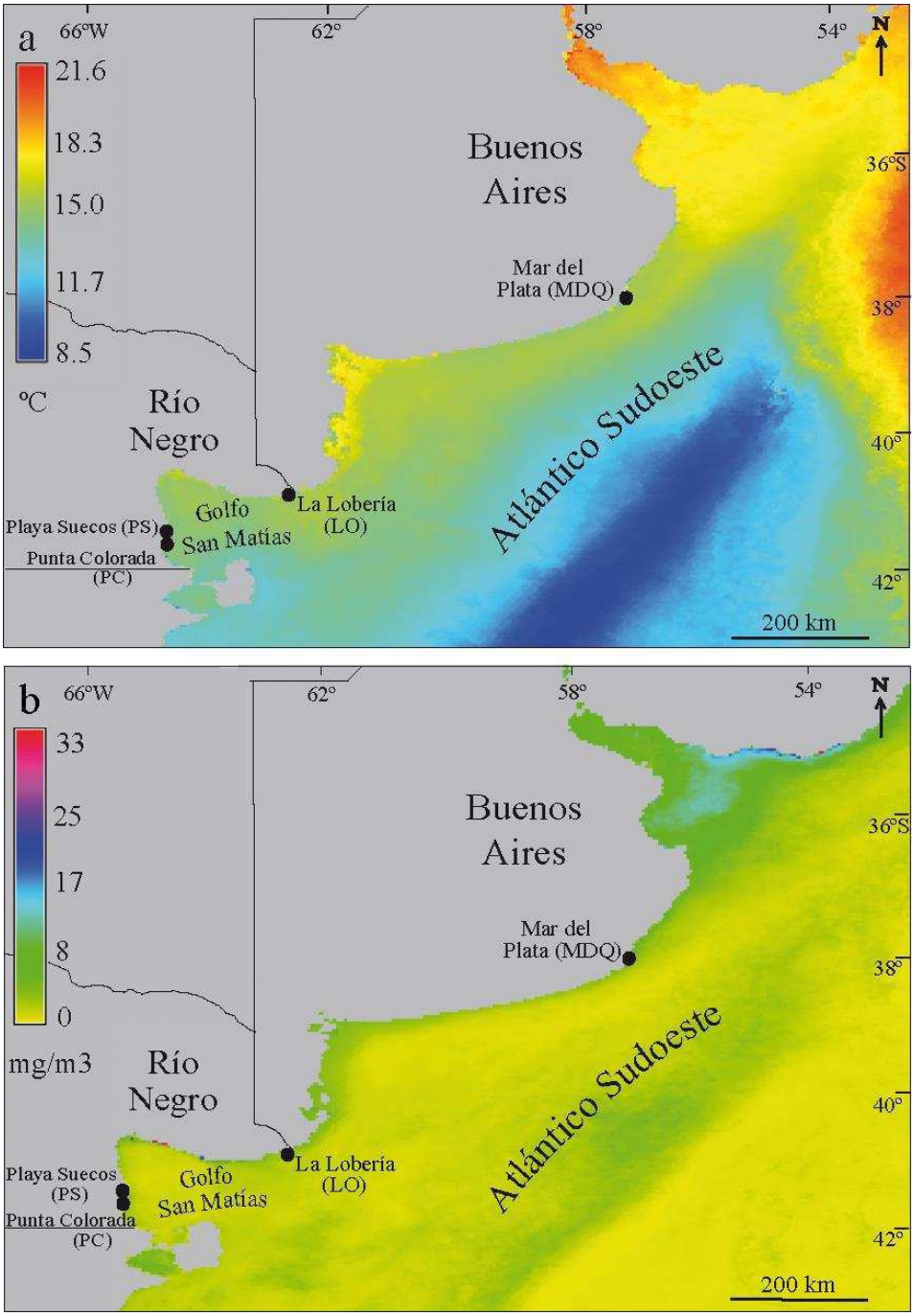

Figura I.7. MODIS Aqua (a) temperatura superficial del agua (ºC) y (b) concentración de clorofila-*a* superficial (mg m^{-3}) entre Mayo 2008 y Mayo 2009 en las 4 localidades muestreadas (MDQ, LO, PS y PC).

El análisis de correspondencia canónica (CCA) indicó que hubo diferencias significativas entre la estructura de la comunidad y los factores locales (p = 0,004),

aunque no hubo diferencias significativas entre la estructura de la comunidad y las variables ambientales (p = 0,842). El eje 1 del CCA, entre la comunidad y los factores locales, explicó un 33,14 % de la variación en la estructura de la comunidad y los ejes 2 y 3 explicaron un 17,47 y 10,06 % respectivamente (Tabla I.4 a). La latitud fue el factor local más correlacionado con el eje 1 seguido por la dureza de la roca; con respecto al eje 2 el más correlacionado fue la dureza de la roca seguido por el sedimento entrampado, sin embargo con el eje 3 la magnitud de la latitud y la dureza del sustrato fueron débiles. El sedimento fue la variable más correlacionada con el eje 3 (Tabla I.5 a, Fig. I.8 A). El eje 1 del CCA entre la comunidad y las variables ambientales explicó un 30,86 % de la variación en la estructura de la comunidad y el eje 2 un adicional de 5,61 % (Tabla I.4 b). La temperatura superficial del agua (SST) fue la variable más fuertemente correlacionada con el eje 1 y la concentración de clorofila-*a* con el eje 2 (Tabla I.5 b, Fig. I.8 B).

Tabla I.4. Resumen de los ejes de análisis de correspondencia canónica (CCA) (a) Estructura de la comunidad y factores locales (b) Estructura de la comunidad y variables ambientales. VC: variación acumulada.

(a)	Ejes canónicos		
	1	2	3
Valores propios	0,419	0,221	0,127
Varianza explicada (%)	33,14	17,47	10,06
VC explicada (%)	33,14	50,61	60,67

(b)	Ejes canónicos	
	1	2
Valores propios	0,275	0,050
Varianza explicada (%)	30,86	5,610
VC explicada (%)	30,86	36,47

Tabla I.5. Resultados del biplot y coeficientes de correlación de (a) los factores locales y (b) las variables ambientales en el análisis de correspondencia canónica. SST: temperatura superficial del mar.

(a)	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Latitud	-0,969	0,192	0,153
Sedimento	-0,109	0,774	0,624
Dureza de la roca	-0,334	0,935	0,116
(b)	Eje 1	Eje 2	
SST	-0,945	0, 327	
Clorofila-*a*	-0,811	-0,585	

Brachidontes purpuratus estuvo fuertemente correlacionado con las latitudes del sur (sitios: PS1, PS2, PC1 y PC2), mientras que *Brachidontes rodriguezii* estuvo correlacionado con las latitudes del norte (sitios: MDQ1, MDQ2, LO1 y LO2) a lo largo del eje 1 (Fig. I.8 a). A lo largo del eje 2, CCA separó a *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758, los reclutas de los mejillines, *Idotea bhaltica* (Pallas, 1772), *Syllis prolixa* Ehlers, 1901, larvas de chironomidae, nemertinos y las algas *Enteromorpha* sp. y *Ulva rigida*, correlacionándose con las latitudes del norte, bajo sedimento acumulado y baja dureza de la roca. Los sitios LO1 y LO2 estuvieron también asociados con baja concentración de sedimento y baja dureza de la roca. Los poliquetos (*Syllis gracilis* Grube, 1840, *Harmothoe* sp., Cirriformia y los poliquetos no identificados), el isópodo *Sphaeroma serratum*, el anfípodo *Hyale grandicornis* Krøyer, 1845, la lapa *Siphonaria lessoni*, el cirripedio *Balanus glandula*, los bivalvos pequeños (*Phlyctiderma semiaspera* (Philippi, 1836) y *Lasaea adansoni* (Gmelin, 1791) y las algas *Polysiphonia fucoides* y *Ceramium virgatum* mostraron un patrón opuesto, asociado a las altas concentraciones de sedimento y alta dureza de roca (Fig. I.8 a).

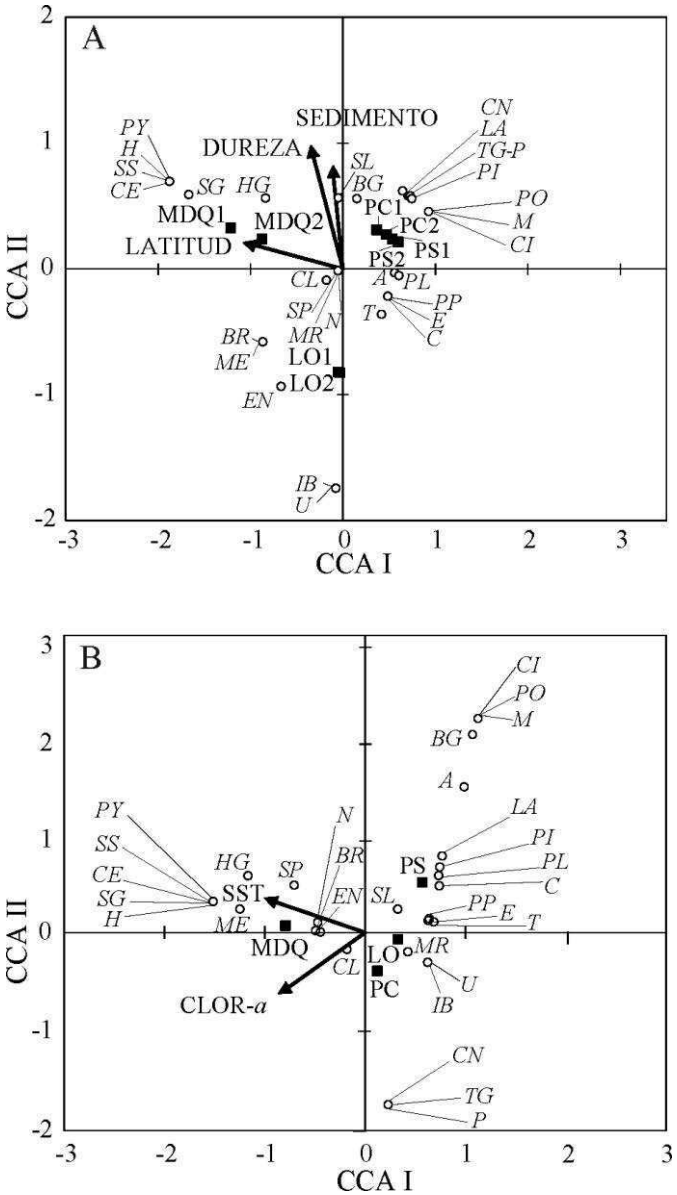

Figura I.8. Diagramas de ordenación del análisis de correspondencia canónica (CCA). (a) Biplot representando la presencia de las especies en el intermareal rocoso (puntos blancos), sitios (cuadrados negros) y variables locales (flechas). (b) Biplot representando la presencia de especies en el intermareal rocosos (puntos blancos), localidades (cuadrados negros) y variables ambientales (flechas). SST: temperatura superficial del agua, Clor-*a*: concentración de clorofila *a*, MDQ: Mar del Plata, LO: La Lobería, PS: Playa los Suecos, PC: Punta Colorada. 1 y 2 corresponden a los sitios. A: Anfípodos indefinidos, BG: *Balanus glandula*, BR: *Brachidontes rodriguezii*, CE: *Ceramium virgatum*, CL: Larvas de chironomidos, CI: Cirriformia, CN: Cnidaria indefinidos, C: *Cyrtograpsus* sp., EN: *Enteromorpha* sp., E: *Exospaheroma* sp., H: *Harmothoe* sp., HG: *Hyale grandicornis*, IB: *Idotea balthica*, LA: *Lasaea adansoni*, MR: reclutas de mitílidos, M: Myodocopida, ME: *Mytilus edulis*, N: Nemertea, PP: *Brachidontes purpuratus*, P: *Phlyctiderma semiaspera*, PL: *Platynereis* sp., PO: Podocopida, PI: Polychaeta indefinidos, PY: *Polysiphonia fucoides*, SL: *Siphonaria lessoni*, SS: *Sphaeroma serratum*, SP: *Syllis prolixa*, SG: *Syllis gracilis*, T: Tanaidacea, TG: *Trophon geversianus*, U: *Ulva rigida*.

Si bien no se encontraron diferencias significativas con las variables ambientales se observó una fuerte correlación entre MDQ con la SST y clorofila-*a* (Fig. I.8 b), mientras que LO, PS y PC estuvieron asociadas con bajas SST y bajas concentraciones de clorofila-*a*. Especies como *B. rodriguezii*, poliquetos (*S. prolixa*, *S. gracilis* y *Harmothoe* sp.), nemertinos, larvas de chironomidos, el anfípodo *H. grandicornis*, el isópodo *S. serratum* y las algas estuvieron más correlacionadas con altas SST y altas concentraciones de clorofila-*a*.

DISCUSIÓN

En este trabajo se encontró un reemplazo de especies a lo largo de la costa; *Brachidontes rodriguezii* está presente en MDQ y LO, y hacia el sur es reemplazado por *Brachidontes purpuratus* en PS y PC. En una de las localidades ambas especies de mejillines coexisten generando tendencias particulares. Aunque ambas especies de mejillines son similares en morfología y biología, la estructura de sus matrices es diferente. Por último, ambas especies modulan las condiciones físicas del hábitat y generan en su matriz ensamblajes de organismos bentónicos distintos.

Mitílidos

A lo largo de la costa de Buenos Aires, *B. rodriguezii* es la especie dominante en el intermareal rocoso medio, la cual es reemplazada hacia el sur por *B. purpuratus* que es una de las especies dominantes en la costa patagónica. En el área de estudio, las dos especies de mejillín fueron muy diferentes en densidad y biomasa. *B. rodriguezii* mostró diferencias a pequeña escala y *B. purpuratus* a gran escala. La distribución de tallas de

ambas especies también fue diferente entre localidades. Para cada especie, la talla más grande desapareció o se volvió menos abundante hacia el límite biogeográfico de cada una de las especies (hacia el sur, hacia LO para *B. rodriguezii* y hacia el norte, hacia LO para *B. purpuratus*). En Sudáfrica, *Perna perna* y *Mytilus galloprovincialis* mostraron el mismo patrón (Cole y McQuaid 2010).

Con respecto a la hipótesis que los mejillines parapátricos mostrarán distintos patrones en la estructura de talla, biomasa y densidad en la localidades en la cual coexisten (es decir LO), no hemos observado variaciones en la estructura de *B. rodriguezii*, sin embargo, hemos visto diferencias en la matriz de *B. purpuratus*. En las matrices de *B. purpuratus*, la densidad, la biomasa y el tamaño, fueron siempre menores en LO. Las variables oceanográficas y físicas tales como la exposición al oleaje, la productividad primaria o las condiciones meteorológicas locales podrían estar modulando tal variabilidad. La abundancia y la tasa de crecimiento de los mejillines también podrían verse afectados por la competencia intra- e interespecífica (Boaventura *et al*. 2002, Rius y McQuaid 2006, Firth y Crowe 2010). Cuando la competencia intraespecífica del competidor superior es más fuerte que la competencia entre las especies, la coexistencia puede producirse (Boaventura *et al.* 2002). En este estudio, la biomasa, la densidad y el tamaño de *B. purpuratus* en LO, fueron menores que en PS y el PC. Esto podría atribuirse a la competencia entre las dos especies. Por ejemplo, la lapa *Scutellastra argenvillei* presenta tallas menores cuando se encuentra viviendo en las matrices de mejillones en comparación con los individuos que viven en parches desnudos (Steffani y Branch 2005). Un aumento en la densidad puede causar un aumento en la mortalidad, reduciendo la longitud y la biomasa de las especies de un mismo género (*e.g*. *Patella*, Boaventura *et al.* 2002).

La presencia de depredadores puede generar cambios en la comunidad intermareal (Paine *et al.* 1985). En la costa oeste del Atlántico sur la estrella de mar *Anasterias minuta* depreda sobre el mejillín *B. purpuratus* (Gil y Zaixso 2008). Para comprobar la presencia de depredadores se realizó un censo mediante transectas paralelas a la costa para evaluar la presencia y la alimentación de *A. minuta* en los lugares de muestreo. En PS y PC, se encontró que dicha estrella se alimenta principalmente del mitílido *B. purpuratus* y en menor medida de la lapa *Siphonaria lessoni* y de los isópodos *Exosphaeroma* sp. pudiendo ser la causante de las diferencias de biomasa entre sitios. En las localidades de MDQ y LO no se encontró la presencia de dicha estrella, por lo tanto, las variaciones en densidad y biomasa podrían ser atribuidas a la presencia de alguna depredación por parte de aves, generando diferentes patrones en las características de los mitílidos además de la posible competencia interespecífica.

En la estructura de *B. rodriguezii* las diferencias encontradas entre los sitios podrían ser causadas por un comportamiento larval, reflejada por la variación en el reclutamiento o por la mortalidad después del reclutamiento (Underwood y Chapman 1996).

Se esperaba que las tallas de los mejillines sean más grandes debido a un crecimiento más rápido como resultado de temperaturas más cálidas en los sitios del norte. El tamaño medio mayor de *B. purpuratus* fue encontrado en PS donde la temperatura superficial del mar fue más cálida que en otras áreas donde la especie está presente. En concordancia con un trabajo realizado en Punta Concepción, California, la abundancia de *Mytilus californianus* fue mayor en los sitios del sur, donde la temperatura del agua cálida es característica (Blanchette y Gaines 2007). Las diferencias en el tamaño de mejillines entre localidades se podrían atribuir a crecimiento diferencial, que tiende a ser mayor en aguas más cálidas. Se observó un aumento de

tamaño de las valvas de *B. rodriguezii* desde las costas más frías a las más cálidas, aunque no se encontraron diferencias significativas (Fig. I.2 c, Tabla I.1).

En este caso estas dos especies de mitílidos son muy similares en morfología y biología. Como resultado, la competencia por alimento o por sustrato (Dayton 1971, Boaventura *et al.* 2002), podría generar una disminución en la densidad o biomasa.

Comunidad de invertebrados

Muchos trabajos descriptivos sobre las comunidades de los intermareales rocosos a lo largo de la costa norte de Argentina han presentado pruebas de la baja biodiversidad en estas áreas (Adami *et al*. 2004, Bertness *et al.* 2006, Penchaszadeh *et al*. 2007). Se encontraron veinticuatro especies de invertebrados y 4 algas asociados con las matrices de mejillines, los cuales son valores similares a otro estudio (24 taxones de invertebrados y 3 algas, Adami *et al.* 2004 en Quequén, Argentina), pero menores de lo reportado en algunos estudios previos (por ejemplo, 32 taxones de invertebrados, Scelzo *et al.* 1996 en substratos artificiales en Mar del Plata, Argentina; 41 taxones de invertebrados en el proyecto NaGISA en Mar del Plata, Palomo *et al.* datos no publicados). En este estudio, la especie más abundante asociada con *B. rodriguezii* fue el isópodo *Sphaeroma serratum*, mientras que el isópodo *Exosphaeroma* sp. fue el más abundante en las matrices de *B. purpuratus*.

En los intermareales rocosos, la diversidad de invertebrados se ve afectada por las especies fundadoras las cuales disminuyen el estrés físico (Bertness *et al*. 2006) y proveen refugio (Burrows *et al.* 2009). Si bien el número total de especies mostró un aumento de especies del norte hacia el sur a lo largo de la costa argentina, solo se encontraron diferencias significativas entre sitios. En este estudio, algunas especies

fueron encontradas asociadas solamente con una especie de mejillín, por ejemplo el bivalvo *Lasaea adansoni* con *B. purpuratus*, o *Mytilus edulis* con *B. rodriguezii*. *M. edulis* fue también encontrado en el nivel bajo del intermareal en PS y PC (observación personal), por lo tanto la tolerancia de las especies al estrés en el intermareal medio podría ser un factor importante en la determinación de la presencia de algunas especies en los diferentes niveles del intermareal (Cole 2010) y dependiente del régimen mareal de la costa (Benedetti-Cecchi 2001). En localidades como LO, la presencia de ambos bioingenieros podrían estar generando un hábitat inestable para las especies asociadas ya que una disminución en la talla o un aumento en la densidad podría estar afectando el asentamiento larval de las especies asociadas o generando una disminución en la protección contra las condiciones físicas, mostrando como consecuencia, menores niveles de biodiversidad. Aunque no se encontraron diferencias significativas en el número total de especies, la biodiversidad y la igualdad de especies a la escala de localidades, se encontraron diferencias en la abundancia de los invertebrados. Los mejillines en las localidades del sur proveen refugio a los invertebrados que generalmente no serían capaces de sobrevivir en la roca desnuda (Bertness *et al.* 2006). El modo de reproducción de las especies podría generar variaciones en la abundancia de organismos a lo largo de la costa, por ejemplo especies incubantes como *Lasaea adansoni* presentan una distribución no uniforme entre las matrices de mitílidos, liberando sus crías en la población ya establecida y así generando una distribución irregular (Seed 1996).

Las diferencias entre sitios, de los invertebrados asociados a los mitílidos, es probable que estén influenciados por las características físicas del hábitat que crean heterogeneidad espacial, y como consecuencia una variación espacial en los organismos (Benedetti-Cecchi 2001, Burrows *et al.* 2009). Por otra parte, los organismos

intermareales con larvas sin dispersión presentan una mayor variabilidad a pequeña escala (Burrows *et al*. 2009). Como resultado, los invertebrados asociados a los mejillines en el nivel medio del intermareal mostraron diferencias claras entre localidades debido a las especies fundadoras y a su estructura.

Variables ambientales

El patrón latitudinal del número de especies podría estar relacionado con algún factor climático, o una combinación de factores, que cambia de una manera consistente con la latitud (Rohde 1992). Por ejemplo, un factor que afecta a la distribución del mejillín es el tipo de sustrato, ya que los mejillines requieren sustrato apropiado para asentarse (Harman 1972, Morales *et al.* 2006). Por otra parte, las corrientes cercanas y la estabilidad estructural también pueden afectar a su distribución (Holland-Bartels 1990, Hardison y Layzer 2001). En este estudio, se encontraron pocas especies asociadas a los mejillines en zonas de baja dureza de la roca. Por lo tanto, estas disminución de la fauna podría explicarse debido a la estabilidad del sustrato, ya que baja dureza se asocia generalmente a una alta proporción de erosión (Pinn *et al.* 2005), que influye en la susceptibilidad de las especies de mejillines al desalojo y como consecuencia podría generar un hábitat inestable para la fauna asociada.

El número de especies encontradas en las matrices de los mitílidos aumenta con la cantidad de sedimento entrampado (Prado y Castilla 2006). Es posible que la acumulación de una gran cantidad de sedimento pueda producir un cambio en la fauna o una disminución en la densidad o diversidad de animales asociados (Tsuchiya y Nishihira 1985). En este estudio se encontró una correlación entre la dureza del sustrato, la cantidad de sedimento retenido y la comunidad de invertebrados. En LO, la localidad

con la menor cantidad de sedimento entrampado y el menor índice en la dureza de la roca, la diversidad de los invertebrados no fue significativamente diferente de las otras localidades, aunque podemos ver que la abundancia de los invertebrados fue menor comparada con las otras localidades. El análisis de CCA mostró que los organismos como los anélidos o los pequeños bivalvos y artrópodos parecerían beneficiarse de la alta cantidad de sedimentos acumulados, posiblemente debido a los biodepósitos retenidos en la matriz de mejillines (Thiel y Ullrich 2002). Por lo tanto, la acumulación de los sedimentos en la matriz de los mejillines es un factor importante que modula la composición de especies a lo largo de la costa. La gran correlación entre la estructura de la comunidad y las características locales sugieren que estas tienen una larga influencia sobre los patrones en la estructura de la comunidad del intermareal a lo largo de la costa norte argentina.

Los procesos a gran escala como las condiciones oceanográficas influyen la presencia de especies a lo largo de la costa (Anderson *et al.* 2005). La mayoría de los organismos intermareales se enfrentan al riesgo de desecación; por lo tanto el rol del estrés térmico sobre los organismos asociados con los hábitats generados por los ingenieros ecosistémicos parecería ser un importante factor impulsor (Bertness *et al*. 2006, Cole 2010). Por consiguiente, las diferencias en la composición de las especies en las matrices de los mejillines probablemente sean debido a los procesos a gran escala mientras que la variación en la abundancia relativa sea guiada por los procesos de mediana escala. Los gradientes de salinidad a gran escala y la exposición al oleaje a escala intermedia son buenos predictores de la distribución de los mejillines (Westerbom *et al.* 2008). Uno de los conductores identificados con más frecuencia en la distribución de las especies es la temperatura, la cual está relacionada con gradientes latitudinales (Gray 2001). Por otra parte, la abundancia de las comunidades

intermareales han sido correlacionadas con la temperatura de la superficie del mar (Kelaher *et al.* 2007). El resultado no mostró una correlación significativa entre las variables ambientales y la comunidad de invertebrados, sin embargo esto no significa que la temperatura y la clorofila-*a* no modelen la comunidad como ha sido demostrado en otros estudios (Blanchette *et al*. 2006, Menge *et al*. 1997). En este caso la no significancia en dicha correlación podría ser atribuida al hecho que estas localidades no son tan diferentes con respecto a las variables ambientales como lo son en las características locales.

Este estudio mostró que la diferencia principal entre las especies de mejillines es que la estructura de tallas de la población de *B. rodriguezii* se diferenció significativamente entre sitios, mientras que *B. purpuratus* varió a la escala de localidades. Los factores locales fueron buenos predictores de los patrones a escala espacial de la composición de la comunidad del intermareal rocoso, y en la distribución de los mejillines a lo largo de la costa. La Lobería se diferenció de las otras localidades, con cada una de las especies de mejillín teniendo menor talla y biomasa. Interacciones competitivas entre las dos especies de mejillín podrían generar poblaciones con diferentes características y arreglos de individuos. Los dos mitílidos coexisten sobre un rango geográfico pequeño y la fauna asociada difiere de otras localidades, aunque se asemeja más a MDQ que a PS o PC. Una revisión de los efectos de los ingenieros ecosistémicos sobre otras especies sugiere que proporcionan refugio y microhábitats (Gutiérrez *et al.* 2003). A pesar de que las especies de mejillines son muy similares en su hábitat y fuente de alimento, las comunidades asociadas a ellos son muy diferentes y la distribución de estas especies asociadas y las especies de mejillines están claramente vinculadas con los factores locales. Este estudio mostró que las matrices de mejillines en el borde de su área de distribución, a pesar de su escasa biomasa y pequeño tamaño

individual, promueven y mantiene una rica y diversa fauna. Las diferentes especies de mejillines, junto con los factores locales, son el principal determinante de las comunidades de las especies asociadas que viven dentro de las matrices de mejillines. Los esfuerzos dirigidos a investigar los ingenieros ecosistémicos beneficiarán la identificación y cuantificación de los recursos afectados, incluyendo el desarrollo y la utilización de indicadores biológicos significativos de la estructura del hábitat (Crooks 2002).

CAPÍTULO II

Variación temporal y espacial en la comunidad del intermareal rocoso en relación a variables ambientales

Resumen

El intermareal rocoso se encuentra afectado por fluctuaciones climáticas en las diferentes épocas del año. Dichas variables afectan de manera diferente en los distintos niveles del intermareal así como en los diferentes ambientes (*e.g* protegidos o expuestos de la acción de las olas). El objetivo de este capítulo fue estudiar la variación espacial y temporal en la densidad y biomasa de las dos especies de mitílidos, *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus*, en la costa de Buenos Aires y Rio Negro, e identificar el rol de las variables ambientales en las fluctuaciones latitudinales y entre estaciones climáticas de dichos parámetros, así como en la abundancia y riqueza de la macrofauna bentónica asociada a las matrices de mitílidos. Se puso a prueba la hipótesis de que las diferencias espaciales y estacionales en la densidad y biomasa de mitílidos se verán reguladas por cambios en los parámetros físico-químicos en cada estación climática y por las características locales a lo largo de la costa. Además, dichas variaciones también afectarán a la fauna y flora asociada a las matrices de mitílidos. Se encontraron diferencias espaciales en los parámetros poblacionales de las dos especies de mitílidos, en el número de especies y abundancia de individuos. Dentro de cada escala espacial los parámetros poblacionales y biológicos difirieron entre las estaciones climáticas muestreadas. Las variaciones a grandes escalas en la densidad y biomasa de mitílidos, y en el número de especies pueden ser atribuidas a variaciones físico-químicas como salinidad, pH y clorofila-*a*; por otro lado, las variaciones a menor escala de estos parámetros poblacionales, así como, en la abundancia de individuos, pueden ser adjudicadas a las variaciones en las características locales a lo largo de la costa como es el sedimento entrampado dentro de las matrices de mitílidos. Por lo tanto, los cambios estacionales así como la heterogeneidad del sustrato son variables importantes para predecir y entender los cambios de las comunidades intermareales.

INTRODUCCIÓN

Los patrones de distribución de especies en los diferentes niveles del intermareal así como el ensamblaje de organismos dentro de los niveles (Benedetti-Cecchi 2001), se ven influenciados por condiciones climáticas extremas durante los periodos de marea baja, quedando expuestos a altas temperaturas, fuertes vientos y/o aumento de salinidad (Bertness *et al.* 2006, Valdivia *et al.* 2011). Especies sensibles a variaciones en temperatura así como fuertes vientos se localizan en zonas protegidas como grietas o buscan la protección de otras especies como algas o mitílidos (Rossi *et al*. 2000, Bertness *et al*. 2006). Los mitílidos son muy importantes en los ambientes intermareales, aumentando la biodiversidad de hábitats y brindando protección a especies sensibles a las variaciones ambientales extremas (Jones *et al.* 1994, Lintas y Seed 1994, Borthagaray y Carranza 2007).

La composición y estructura de las comunidades son variables en el espacio y tiempo (Underwood y Chapman 1996, Paiva 2001, Vallarino 2002). Las fluctuaciones que sufren las comunidades costeras, tanto latitudinal como estacional, se encuentran vinculadas a procesos como diferencias en el reclutamiento, heterogeneidad del sustrato y exposición al oleaje entre otras (Archambault y Bourget 1996, Underwood y Chapman 1996). Por ejemplo, la composición de especies de un ensamblaje o las características poblacionales de una especie pueden variar a lo largo del gradiente de exposición al oleaje (Underwood y Jernakoff 1984, McQuaid y Branch 1985, Hammond y Gritffin 2004). Tanto los factores climáticos, como los factores físico-químicos del agua de mar y los biológicos son importantes en la conformación de los patrones de distribución y abundancia de las especies y su variación temporal.

Los procesos asociados a la comunidad intermareal pueden ser específicos para determinada área o zona (Archambault y Bourget 1999, Navarrete *et al.* 2002), generando patrones particulares. A gran escala, las variaciones en la abundancia y/o riqueza de especies han sido asociadas a cambios en el tipo de sustrato o exposición al oleaje (Araujo *et al.* 2005, Liuzzi y López Gappa 2008, Burrows *et al*. 2009). A una escala intermedia, las variaciones podrían ser consecuencia del reclutamiento o mortalidad de organismos, así como, de la topografía del ambiente (Archambault y Bourget 1996, Underwood y Chapman 1996, Bownes y McQuaid 2009). A una escala pequeña, las especies se distribuyen de acuerdo a su comportamiento e interacciones con otras especies (Underwood y Chapman 1996). Por lo tanto, es importante estudiar los patrones de distribución de las especies a distintas escalas espaciales (ver Underwood *et al.* 2008).

Los cambios estacionales que generan variaciones temporales en la distribución, abundancia y supervivencia de organismos (Nybakken 1993, Vallarino 2002), se encuentran generalmente asociados a cambios en la temperatura del agua, productividad primaria, así como al grado de exposición al oleaje (Barry *et al.* 1995, Blanchette *et al.* 2006). Las interacciones poblacionales, como la agregación y el desove asociado al éxito reproductivo, parecerían estar afectados por variables ambientales como temperatura y fotoperíodo (Hamel y Mercier 1995, Marzinelli *et al*. 2006, Mercier y Hamel 2009). Además, variables ambientales como el pH juegan un rol importante mediando las reacciones fisiológicas, pudiendo interferir en procesos críticos como la fijación de carbono (Wootton *et al.* 2008). En el caso de las fluctuaciones en el pH oceánico, los organismos calcáreos son los más afectados en su estructura, pudiendo generar a largo plazo cambios sobre su reproducción, biomasa o crecimiento, teniendo consecuencias en los ecosistemas bentónicos (Dupont *et al.* 2010). La salinidad es otro

de los factores oceanográficos que puede afectar a las especies, desencadenando una reducción en la tasa de supervivencia (MacGinitie 1939, Watts y Lawrence 1990) disminuyendo su tasa de alimentación y el coeficiente de actividad como respuesta al estrés generado al estar expuestos a diferentes concentraciones de salinidad (Held y Harley 2009). Por lo tanto, estudiar las variables ambientales que generan fluctuaciones en el número de especies así como, sus variaciones biológicas, es muy importante para predecir cambios potenciales en la comunidad ante un eventual cambio climático o un impacto antropogénico que afecte la diversidad de especies (Helmuth *et al.* 2002, Underwood *et al*. 2008).

El objetivo de este capítulo fue estudiar los cambios estacionales y espaciales en la densidad y biomasa de las dos especies de mitílidos, *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus*, así como la biomasa de algas, y la abundancia de individuos y número de especies en la macrofauna bentónica asociadas a las matrices de dichos mitílidos. Las variaciones en las características poblacionales y en la diversidad de especies presentes en el intermareal rocoso de las provincias de Buenos Aires y Río Negro, se analizaron a la escala de sitios, localidades y regiones, abarcando 700 km de costa. La comunidad intermareal se muestreo en 4 estaciones climáticas (verano, otoño, invierno y primavera) durante el periodo 2009-2011. En el siguiente estudio se puso a prueba la hipótesis de que las variaciones estacionales y espaciales en la densidad y biomasa de mitílidos a la escala de sitios, localidades y regiones, se verán reguladas por cambios en los parámetros físico-químicos de cada estación y por las características locales a lo largo de la costa. Además, dichas variaciones también afectarán a la fauna y flora asociada a las matrices de mitílidos.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El trabajo se realizó en la costa de las provincias de Buenos Aires y Río Negro, desde 38º 01’ S hasta 41º 09’ S (Fig. 1). Las localidades muestreadas (Ver Área de estudio general) fueron Santa Elena (37° 51’ 8,81’’ S - 57° 30’ 21,65’’ O; en adelante SE), Mar del Plata (38° 1’ 26,04’’ S - 57° 31’ 37,96’’ O; en adelante MDQ), El Espigón (41° 7’ 2,5” S - 63° 0’ 11” O; en adelante ES) y La Lobería (41° 9’ 19,32’’ S - 63° 7’ 26,24’’ O; en adelante LO).

Muestreo

Los muestreos se realizaron estacionalmente en el intermareal medio durante dos años (Septiembre 2009 - Agosto 2011). Dentro de cada región (Buenos Aires y Río Negro) se muestrearon 2 localidades, tomando 4 réplicas en dos sitios al azar con un cilindro de 10 cm de diámetro sobre la comunidad del intermareal, con 100 % de cobertura de mitílidos (Fig. II.1). Por lo tanto, se muestrearon un total de 256 réplicas a lo largo de la costa de Buenos Aires y Río Negro.

Dentro de cada réplica se midió la densidad de mitílidos adultos y reclutas (ind m^{-2}), así como la biomasa de adultos (g m^{-2}). Las especies dentro de cada cilindro se identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible y se cuantificó la abundancia de cada una de las especies presentes. El sedimento retenido dentro de la matriz de mejillines fue separado, secado y pesado. Las algas presentes fueron identificadas, secadas y pesadas para calcular su biomasa (g m^{-2}). Para cuantificar el sedimento así

como la biomasa de las muestras, las mismas se colocaron en estufa a 70 ºC durante 72 hs.

Figura II.1. Muestra de 10 cm de diámetro realizada con un cilindro sobre la comunidad de mejillines.

Para relacionar las variaciones biológicas con la temperatura superficial del agua (SST) y la concentración de clorofila-*a*, se extrajeron datos de imágenes satelitales (Modis Aqua, NOAA). Se usaron imágenes de mapas estandarizados temporales (SMI) de SST y clorofila-*a* para el período Septiembre 2009 - Agosto 2011. Las imágenes tienen una resolución espacial de 4 km y los datos obtenidos se extrajeron a unos 2 km de la línea de costa. Los datos globales de SMI fueron submuestreados para la región limitada entre 33-43º S y 49-65º O. Las mediciones de salinidad se realizaron a través de un salinómetro que cubre un rango de 0-100% y el pH fue medido utilizando instrumental Hanna. En uno de los muestreos (Verano 2010), los valores de salinidad y pH no pudieron ser tomados en las localidades de SE y MDQ.

Análisis de datos

Los datos fueron analizados utilizando un diseño de análisis de varianza jerárquico. Los parámetros poblacionales y la biodiversidad fueron examinados a lo largo de la costa (escala de sitios, localidades y regiones) en 4 estaciones climáticas (verano, otoño, invierno y primavera) durante el periodo 2009-2011.

Para poner a prueba la hipótesis que las variaciones en las características poblacionales de los mitílidos, y en la fauna y flora asociada a los mismos, se verán reguladas por cambios en los factores físico-químicos de cada estación climática y por las características locales a lo largo de la costa, los mismos se analizaron mediante una prueba de ANOVA anidado, tomando como factor fijo estaciones (8 niveles), las regiones (2 niveles) anidadas en estaciones, las localidades (2 niveles) anidadas en regiones, y los sitios (2 niveles) anidados en localidades, regiones y estaciones. Con respecto a la densidad y biomasa de *Brachidontes purpuratus* se analizó solo en una región debido a su distribución. El sedimento retenido se analizó mediante una prueba de ANOVA anidado, tomando los factores estaciones (8 niveles, fijo), regiones (2 niveles) anidadas en estaciones, localidades (2 niveles) anidadas en regiones, y sitios (2 niveles) anidados en localidades, regiones y estaciones. Mediante la prueba de Cochran se puso a prueba el supuesto de homogeneidad de varianzas y los datos fueron transformados cuando fue necesario (Underwood 1997). Comparaciones a posteriori se realizaron con un análisis SNK (Student-Newman–Keuls). Se realizó una transformación de raíz cuadrada a los valores de sedimento entrampado para alcanzar la homogeneidad de varianzas. En el caso de las densidades de mitílidos, tanto en adultos como reclutas, y en la biomasa de algas, la homogeneidad de varianzas no pudo ser alcanzada por ninguna transformación, sin embargo los datos fueron analizados ya que

el análisis de varianzas es robusto cuando hay muchas repeticiones independientes y los tamaños muestreales son iguales (Underwood 1997). Se recomienda una prudente interpretación de estos resultados utilizando un $p < 0,01$.

Se realizó un análisis de los porcentajes de similitud (SIMPER, Clarke 1993) entre las estaciones muestreadas. SIMPER identifica las especies que contribuyen en mayor porcentaje a los patrones observados (por ejemplo, las especies que más contribuyen a la disparidad entre los niveles) por desagregar las similitudes Bray-Curtis entre las muestras.

Para poner a prueba la hipótesis que las variables biológicas y poblacionales (densidad de mitílidos adultos y reclutas, biomasa de mitílidos, biomasa de algas, número de especies y abundancia de individuos) se ven afectadas por las variables ambientales (sedimento, temperatura superficial del agua, clorofila-*a*, salinidad y pH), se realizaron correlaciones entre las mismas.

RESULTADOS

Mitílidos

En la región de Buenos Aires la densidad de *Brachidontes rodriguezii* fue mayor en SE que en MDQ en Invierno 2011; en la región de Río Negro, LO fue la localidad con mayor densidad en todas las estaciones muestreadas (Tabla II.1, Fig. II.2). La biomasa de *B. rodriguezii* fue mayor en la región de Buenos Aires que en Río Negro en la mayoría de las estaciones muestreadas (excepto Verano 2010). En Primavera 2009, la biomasa de *B. rodriguezii* fue mayor en MDQ que en SE, en Invierno 2011 el resultado fue opuesto (Tabla II.1, Fig. II.3).

Tabla II.1. Prueba de ANOVA anidado de la densidad y biomasa de los mitílidos *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* mostrando las diferencias entre factores. La varianza fue heterogénea en las densidades de los mitílidos (Prueba de Cochran *C*, p < 0,05). *p < 0,05; **p < 0,01; ***p < 0,01

		Densidad *Brachidontes rodriguezii*		Biomasa *Brachidontes rodriguezii*	
	gl	CM	F	CM	F
Estaciones	7	1401807049,39	0,26	33026537,81	0,18
Regiones (Est.)	8	5320775943,54	1,18	181953377,25	8,85***
Localidades (Est. x Reg.)	16	2936154357,16	12,23***	20568643,38	2,92**
Sitios (Est. x Reg. x Loc.)	32	239998326,47	1,81**	7036852,27	2,04**
Residual	192	132691403.95		3445651,84	
		Densidad *Brachidontes purpuratus*		Biomasa *Brachidontes purpuratus*	
	gl	CM	F	CM	F
Estaciones	7	20554278,50	0,10	9,12	0,15
Localidades (Est.)	8	213227083,25	6,15**	62,33	25,22***
Sitios (Est. x Loc.)	16	34661522,78	4,53***	2,47	1,83*
Residual	96	7656708,52		1,35	

Entre las localidades muestreadas, las especies de mitílidos difieren en su distribución, no encontrándose *Brachidontes purpuratus* en SE y MDQ. La densidad del mejillín *B. purpuratus* fue mayor en la localidad de LO que en ES, excepto en Primavera 2009, Invierno 2010 e Invierno 2011, donde no se encontraron diferencias significativas (Tabla II.1, Fig. II.2). La biomasa de *B. purpuratus* fue mayor en la localidad de LO para todas las fechas muestreadas (Tabla II.1, Fig. II.3). Las diferencias entre sitios en la densidad y biomasa de *B. rodriguezii* y *B. purpuratus* se expresan en la Tabla II.2.

Dentro de las estaciones climáticas del año 2011, la localidad de SE presentó valores altos de mitílidos reclutas (Fig. II.2). En la región de Buenos Aires, la localidad SE presentó mayor densidad de reclutas que MDQ en las estaciones Verano, Otoño e Invierno 2011.

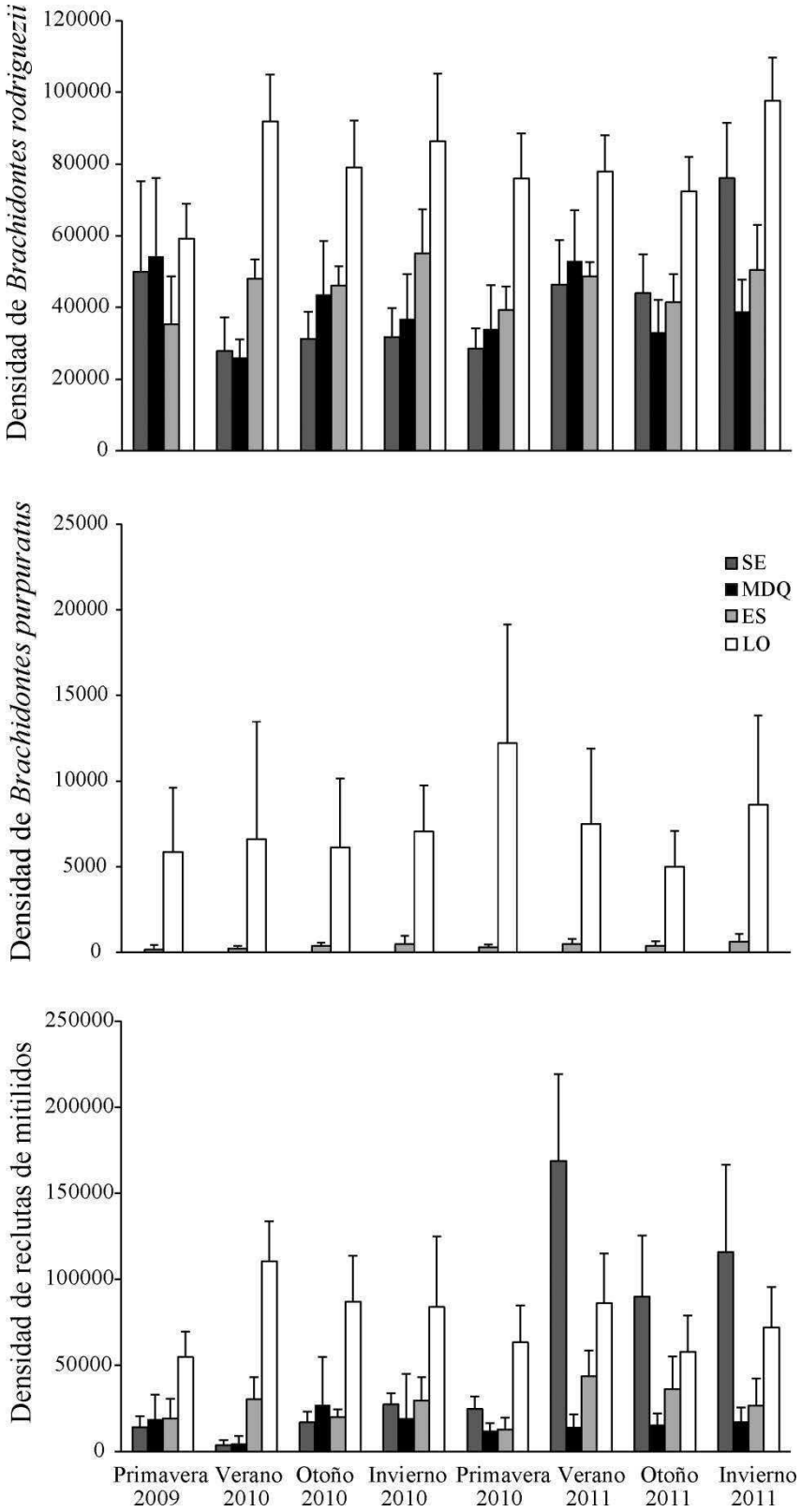

Figura II.2. Densidad ± DS (ind m^{-2}) de los mitílidos *Brachidontes rodriguezii* y *B. purpuratus* y de sus reclutas durante el período muestreado (Primavera 2009 - Invierno 2011) en las cuatro localidades (ver Fig. 1). Se presentan diferentes escalas en el eje *y* para una mejor visualización de los resultados.

En la región de Río Negro, la densidad de reclutas fue mayor en LO que en ES excepto en la estación Otoño 2011 (ANOVA, CM = 15402280773; $F_{16, 32} = 19,11$; $p < 0,01$; Fig. II.2). El sitio 2 en SE-Otoño 2011 y LO-Invierno 2010 fue mayor que el sitio 1, por otro lado el sitio 1 en SE-Invierno 2011 presentó valores mayores que el sitio 2 (ANOVA, CM = 806027375; $F_{32, 192} = 1,92$; $p < 0,01$; Tabla II.2).

Tabla II.2. Diferencias entre el Sitio 1 y Sitio 2 en la densidad y biomasa de *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* y en la densidad de los reclutas de mitílidos dentro de cada Localidad (ver abreviaturas Fig. 1) en las estaciones muestreadas. La especie *B. purpuratus* no se encuentra presente en las localidades de SE y MDQ.

			Primavera 2009	Verano 2010	Otoño 2010	Invierno 2010	Primavera 2010	Verano 2011	Otoño 2011	Invierno 2011
Densidad	***Brachidontes rodriguezii***	SE	2 < 1	1 = 2	1 = 2	2 = 1	1 = 2	1 < 2	2 = 1	1 = 2
		MDQ	1 < 2	1 = 2	1 = 2	1 = 2	1 = 2	1 = 2	2 = 1	1 = 2
		ES	1 = 2	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1	1 = 2
		LO	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 < 1	2 = 1	1 = 2	2 = 1	2 = 1
	Brachidontes purpuratus	SE	-	-	-	-	-	-	-	-
		MDQ	-	-	-	-	-	-	-	-
		ES	1 = 2	2 = 1	2 = 1	2 = 1	1 = 2	1 = 2	2 = 1	1 = 2
		LO	2 = 1	2 < 1	2 = 1	2 < 1	2 < 1	2 < 1	2 = 1	2 < 1
	Reclutas de mitílidos	SE	2 = 1	1 = 2	2 = 1	1 = 2	2 = 1	2 = 1	2 < 1	1 < 2
		MDQ	1 = 2	2 = 1	1 = 2	2 = 1	2 = 1	1 = 2	2 = 1	2 = 1
		ES	1 = 2	1 = 2	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1
		LO	1 = 2	2 = 1	2 = 1	2 < 1	2 = 1	1 = 2	2 = 1	2 = 1
Biomasa	***Brachidontes rodriguezii***	SE	2 = 1	2 = 1	1 = 2	2 < 1	1 < 2	1 = 2	1 = 2	2 = 1
		MDQ	1 < 2	1 = 2	1 < 2	1 = 2	2 = 1	1 < 2	1 = 2	2 = 1
		ES	1 = 2	2 = 1	2 = 1	2 = 1	1 = 2	1 = 2	1 = 2	1 = 2
		LO	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1
	Brachidontes purpuratus	SE	-	-	-	-	-	-	-	-
		MDQ	-	-	-	-	-	-	-	-
		ES	1 < 2	1 = 2	1 = 2	2 < 1	2 = 1	1 = 2	1 = 2	1 = 2
		LO	1 = 2	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1

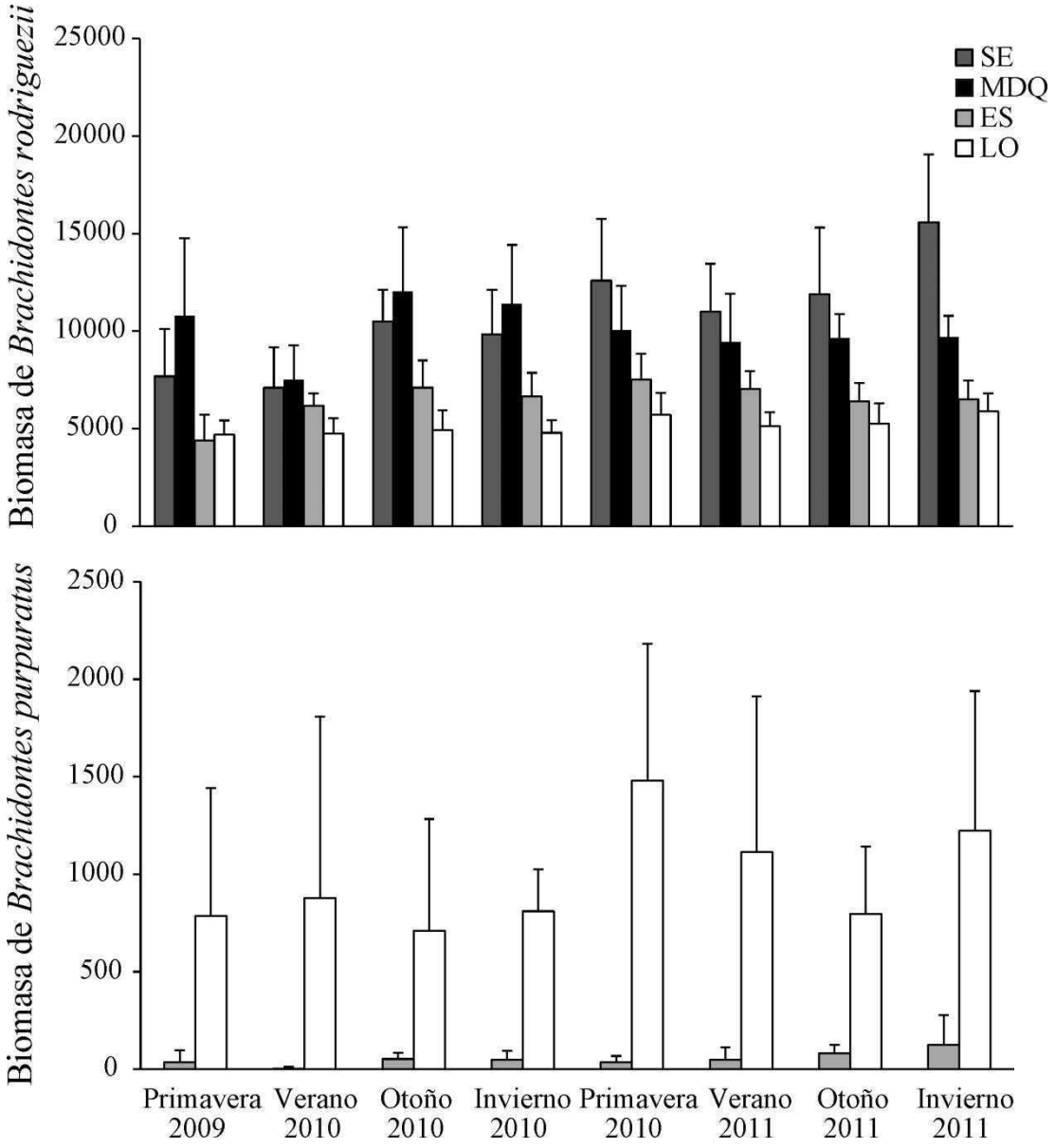

Figura II.3. Biomasa ± DS (g m^{-2}) de los mitílidos *Brachidontes rodriguezii* y *B. purpuratus* durante el período muestreado (Primavera 2009 - Invierno 2011) en las cuatro localidades (ver Fig. 1). Gráficos a diferente escala para mejor visualización de los resultados

Fauna y flora asociada a la matriz de mitílidos

El número de especies fue variable a todas las escalas espaciales estudiadas (sitios, localidades y regiones). Los sitios dentro de las localidades de SE y MDQ presentaron una gran variabilidad dependiendo de la estación climática analizada. La variabilidad

entre localidades en Primavera 2010 y Verano 2011 fue dada por mayor número de especies en MDQ que en SE. A la escala de regiones, el número de especies fue mayor en Buenos Aires que en Río Negro en Primavera 2010, e inversamente en Invierno 2010 y Otoño 2011 (Tabla II.3, Fig. II.4A). La abundancia de individuos fue variable solo a la escala de sitios siendo dependiente de la escala temporal analizada (Tabla II.3, II.4, Fig. II.4B).

Tabla II.3. Prueba de ANOVA anidado del número de especies y abundancia de individuos asociados a las matrices de mitílidos mostrando las diferencias entre los factores. La varianza fue heterogénea en la abundancia de invertebrados (Prueba de Cochran *C*, $p < 0,05$). *$p < 0,01$; **$p < 0,001$

	gl	CM	F
Número de especies			
Estaciones	7	42,82	1,26
Regiones (Est.)	8	33,91	2.80*
Localidades (Est. x Reg.)	16	12,09	2,41*
Sitios (Est. x Reg. x Loc.)	32	5,03	1,80**
Residual	192		
Abundancia de invertebrados			
Estaciones	7	55616,62	2,61
Regiones (Est.)	8	21310,55	1,85
Localidades (Est. x Reg.)	16	11523,18	1,17
Sitios (Est. x Reg. x Loc.)	32	9807,13	7,51**
Residual	192		

La biomasa de algas en la región de Buenos Aires fue mayor en SE que en MDQ en Primavera 2009 e Invierno 2011; en Verano 2011 el patrón fue inverso. En la región de Río Negro la biomasa de algas fue mayor en LO que en ES en Otoño 2010, Invierno 2010, Otoño 2011 e Invierno 2011 (ANOVA, CM = 0,61, $F_{16, 32} = 6,64$, $p < 0,01$; Fig. II.4C).

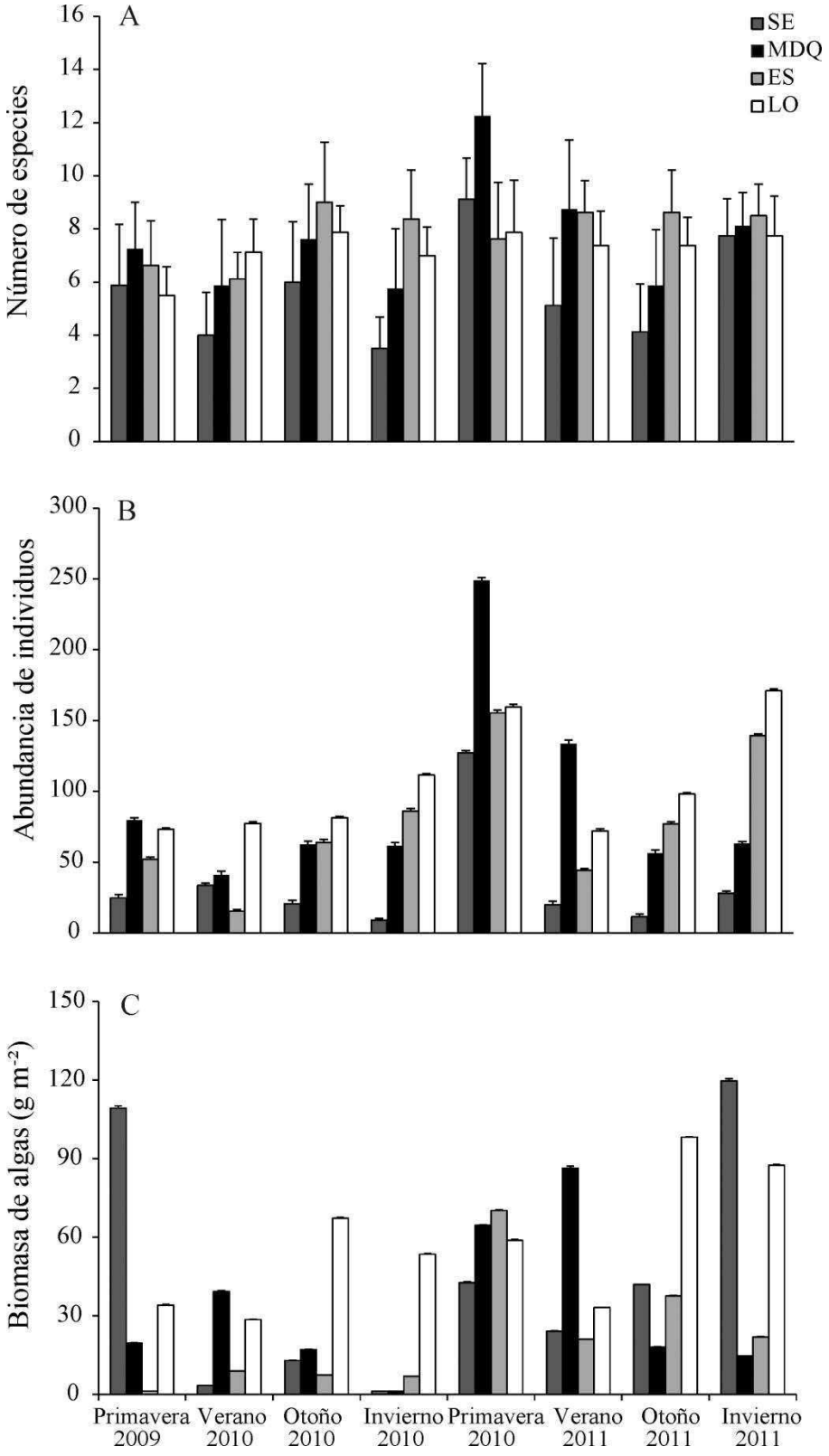

Figura II.4. A) Número de especies promedio ± DS (invertebrados y algas), B) abundancia de individuos promedio ± DS y C) biomasa de algas promedio ± DS (g m^{-2}) asociadas a las matrices de mitílidos en las cuatro localidades muestreadas (ver Fig. 1) durante el período Primavera 2009 - Invierno 2011.

Tabla II.4. Diferencias en el número de especies y abundancia de individuos asociadas a las matrices de mitílidos entre el Sitio 1 y Sitio 2 dentro de cada Localidad (ver abreviaturas Fig. 1) en las estaciones muestreadas.

		Primavera 2009	Verano 2010	Otoño 2010	Invierno 2010	Primavera 2010	Verano 2011	Otoño 2011	Invierno 2011
Número de especies	SE	2 < 1	2 < 1	2 < 1	2 = 1	1 = 2	1 < 2	1 = 2	2 = 1
	MDQ	1 < 2	2 < 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1	2 < 1	2 = 1	1 = 2
	ES	1 = 2	1 = 2	1 = 2	1 = 2	2 < 1	2 = 1	1 = 2	1 = 2
	LO	1 = 2	2 = 1	1 = 2	2 = 1	1 = 2	2 = 1	1 = 2	2 = 1
Abundancia de individuos	SE	2 = 1	2 = 1	1 = 2	1 = 2	2 < 1	2 = 1	2 = 1	2 = 1
	MDQ	1 < 2	2 = 1	2 < 1	2 = 1	1 < 2	1 < 2	1 = 2	1 = 2
	ES	1 = 2	1 = 2	1 = 2	1 = 2	1 = 2	1 = 2	1 = 2	2 = 1
	LO	1 = 2	1 < 2	1 < 2	1 = 2	1 < 2	1 < 2	1 = 2	1 < 2

El análisis SIMPER identificó la macrofauna asociada a las matrices de mitílidos que caracterizaron las estaciones (Tabla II.5) y las especies que son responsables de las diferencias entre los niveles (Tabla II.6). La similitud promedio fue de 27% para el grupo primavera, 18% para el grupo verano, 22 % para el grupo otoño y 24 % para el grupo invierno. En Verano y Otoño Tanaidacea, y en Invierno y Primavera las larvas de Chironomidae, consistentemente contribuyeron a la similitud dentro de los grupos y diferencias entre los grupos. La lapa *Siphonaria lessoni*, los nemertinos y los poliquetos *Syllis prolixa* y *Syllis gracilis* también fueron importantes contribuyentes a la similitud intra-grupo, disimilitud entre los grupos, o los dos.

Tabla II.5. Resultados del análisis SIMPER para la costa de Buenos Aires y Río Negro durante dos años, en las 4 estaciones muestreadas: abundancia media de las especies en cada estación, su contribución (%) para la similitud dentro de los grupos, y acumulativo total (%) de la contribución (interrumpido en 90%).

	Abundancia	Contribución	Acumulativo
Estaciones			
Verano			
Tanaidacea	17,86	32,45	32,45
Siphonaria lessoni	9,97	24,93	57,39
Nemertea	6,05	19,41	76,80
Larvas de Chironomidae	1,86	6,86	83,65
Syllis prolixa	2,81	5,48	89,13
Hyale grandicornis	1,69	3,76	92,89
Otoño			
Tanaidacea	21,86	29,89	29,89
Nemertea	3,63	16,25	46,14
Larvas de Chironomidae	8,36	16,09	62,23
Syllis prolixa	7,92	13,48	75,71
Siphonaria lessoni	6,02	12,51	88,22
Syllis gracilis	2,16	5,17	93,39
Invierno			
Larvas de Chironomidae	25,77	40,02	40,02
Tanaidacea	29,38	26,05	66,07
Siphonaria lessoni	7,88	11,79	77,86
Nemertea	3,72	7,99	85,86
Syllis prolixa	6,11	6,76	92,62
Primavera			
Larvas de Chironomidae	51,78	73,08	73,08
Siphonaria lessoni	34,55	9,18	82,27
Tanaidacea	8,97	5,50	87,77
Nemertea	3,03	3,65	91,47

Tabla II.6. Resumen de los resultados del análisis SIMPER para las estaciones muestreadas en la costa de Buenos Aires y Río Negro: abundancia media de las especies en cada grupo, su contribución (%) a la disimilitud entre grupos y acumulación total (%) de la contribución. La lista fue truncada cuando el porcentaje acumulado alcanzó el 60%.

	Abundancia		Contribución	Acumulativo
Especies	Primavera	Verano		
Larvas de Chironomidae	51,78	1,86	34,43	34,43
Siphonaria lessoni	34,55	9,97	19,56	53,99
Tanaidacea	8,97	17,86	15,37	69,86
	Primavera	Otoño		
Larvas de Chironomidae	51,78	8,36	33,84	33,84
Siphonaria lessoni	34,55	6,02	18,55	52,39
Tanaidacea	8,97	21,86	16,96	69,34
	Verano	Otoño		
Tanaidacea	17,86	21,86	29,05	29,05
Siphonaria lessoni	9,97	6,02	15,72	44,78
Larvas de Chironomidae	1,86	8,36	9,96	54,74
Syllis prolixa	2,81	7,92	9,22	63,95
	Primavera	Invierno		
Larvas de Chironomidae	51,78	25,77	33,85	33,85
Siphonaria lessoni	34,55	7,88	19,42	53,27
Tanaidacea	8,97	29,38	18,57	71,84
	Verano	Invierno		
Tanaidacea	17,86	29,38	27,09	27,09
Larvas de Chironomidae	1,86	25,77	20,07	47,16
Siphonaria lessoni	9,97	7,88	15,31	62,48
	Otoño	Invierno		
Tanaidacea	21,86	29,38	27,99	27,99
Larvas de Chironomidae	8,36	25,77	21,65	49,63
Siphonaria lessoni	6,02	7,88	13,34	62,98

Variables ambientales

El sedimento entrampado en la matriz de mitílidos presentó una gran variabilidad espacial entre las fechas de muestreo. En la región de Buenos Aires fue mayor en la

localidad de SE que en MDQ en Primavera 2009, Primavera 2010, Verano 2011, Otoño 2011 e Invierno 2011; en la región de Río Negro el sedimento fue mayor en la localidad de ES que en LO en las estaciones Otoño 2010, Invierno 2010, Primavera 2010, Verano 2011, Otoño 2011 e Invierno 2011 (ANOVA, CM = 18233; $F_{16, 32} = 9{,}99$; $p < 0{,}01$). En Primavera 2009 el sitio 1 del ES presentó mayor sedimento entrampado que el sitio 2; en la localidad de LO el patrón fue inverso. En Otoño 2010, el sedimento en el sitio 2 de la localidad de MDQ fue mayor que en el sitio 1; en Primavera 2010 e Invierno 2011 el patrón fue inverso (ANOVA, CM = 1826; $F_{32, 192} = 2{,}09$; $p < 0{,}01$; Fig. II.5).

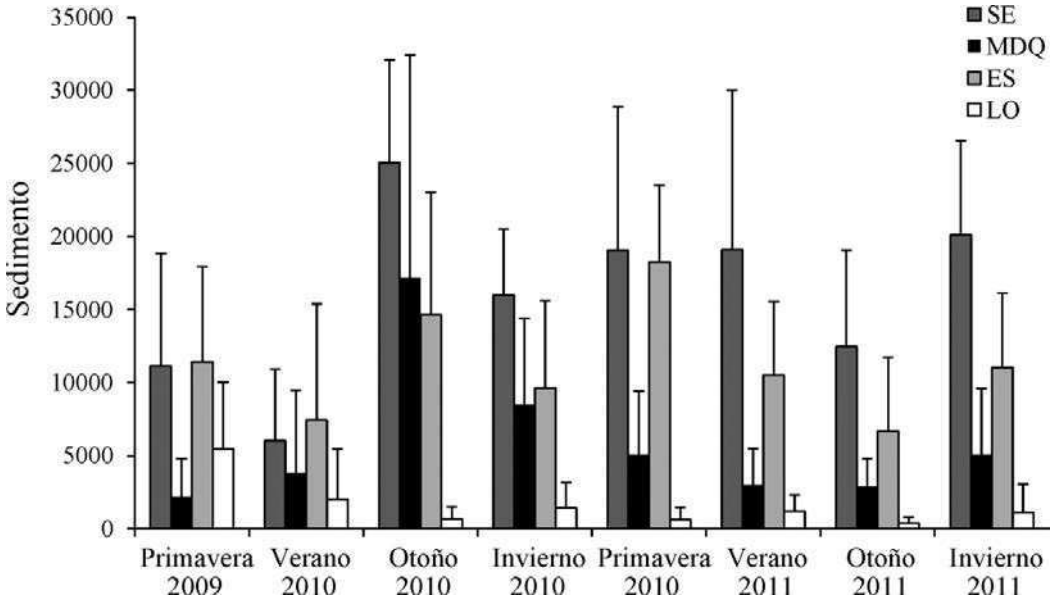

Figura II.5. Sedimento promedio ± DS (g m^{-2}) retenido dentro de la matriz de mejillines durante el periodo Primavera 2009 - Invierno 2011 en las cuatro localidades muestreadas (ver Fig. 1).

Se encontraron correlaciones entre las variables biológicas, poblacionales y las variables ambientales. El sedimento entrampado en los bancos de mejillines mostró una correlación negativa con la densidad de mitílidos y la abundancia de individuos, y una correlación positiva con la biomasa de mitílidos (Tabla II.7). La salinidad mostró una

correlación positiva con la densidad de mitílidos y el pH una correlación negativa con la biomasa de los mismos (Tabla II.7, Fig. II.6). La concentración de clorofila-*a* mostró una correlación negativa con el número de especies. La SST no se correlacionó con ninguna de las variables biológicas. La biomasa de algas así como los reclutas de los mitílidos no se correlacionaron con ninguna de las variables analizadas (Tabla II.7, Fig. II.7).

Tabla II.7. Correlaciones de Pearson entre las variables biológicas y las variables ambientales mostrando el coeficiente de correlación (r) y el valor p. SST = temperatura superficial del agua. Valores p en negro indican correlaciones positivas o negativas. DM = densidad de mitílidos, BM = biomasa de mitílidos, RM = densidad de reclutas de mitílidos, NE = número de especies, AI = abundancia de individuos y BA = biomasa de algas.

	Sedimento		SST		Clorofila-*a*		Salinidad		pH	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
DM	-0,36	**< 0,001**	-0,18	0,31	-0,25	0,17	0,64	**< 0,001**	0,35	0,05
BM	0,46	**< 0,001**	-0,16	0,38	0,25	0,16	-0,34	0,07	-0,37	**0,04**
RM	-0,07	0,24	0,07	0,72	0,20	0,27	0,28	0,13	0,15	0,41
NE	-0,08	0,20	-0,23	0,19	-0,36	**0,04**	0,35	0,05	0,09	0,62
AI	-0,26	**< 0,001**	-0,26	0,15	-0,28	0,12	0,30	0,10	0,25	0,18
BA	-0,17	0,38	-0,08	0,67	-0,09	0,65	0,21	0,28	0,06	0,76

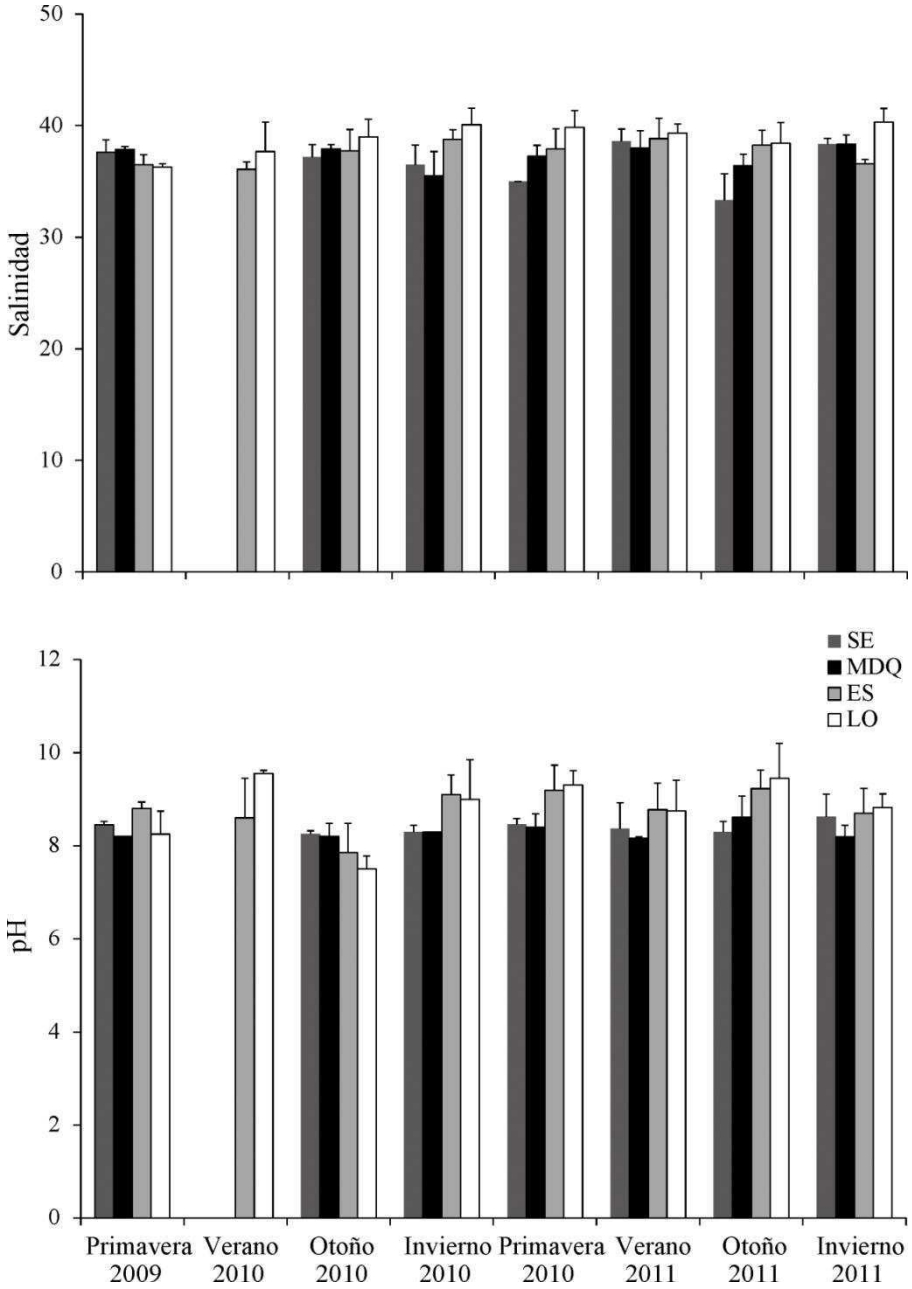

Figura II.6. Salinidad promedio ± DS (psu) y pH promedio ± DS durante el periodo Primavera 2009 - Invierno 2011 en las cuatro localidades muestreadas (ver Fig. 1).

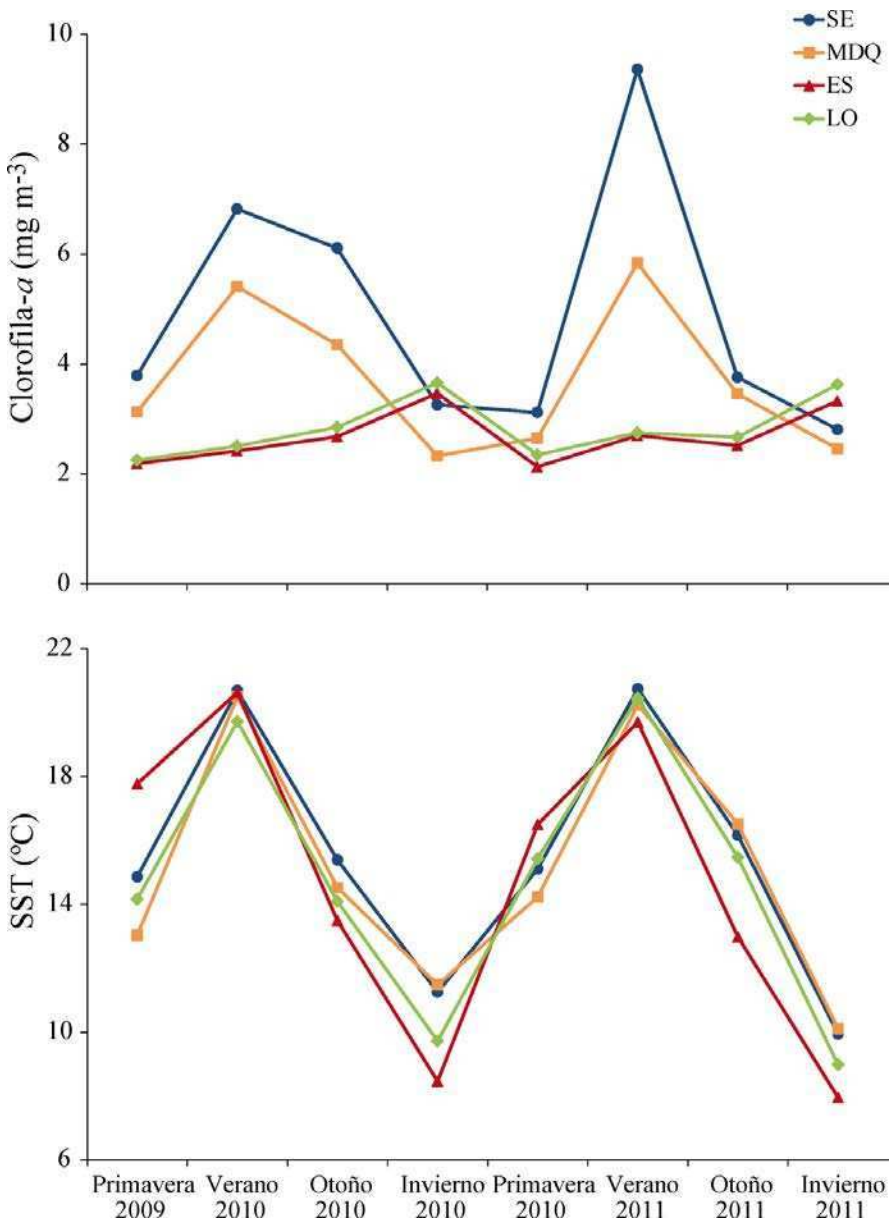

Figura II.7. Clorofila-*a* (mg m^{-3}) y temperatura superficial del agua (SST, ºC) obtenidas de Modis Aqua durante el periodo Primavera 2009 - Invierno 2011 en las cuatro localidades muestreadas (ver Fig. 1).

DISCUSION

Las comunidades, además de variar a distintas escalas espaciales, varían a diferentes escalas temporales (Menconi *et al*. 1999, Ysebaert y Herman 2002). En este estudio, la biomasa de *Brachidontes rodriguezii* fue mayor en la región de Buenos Aires

que Río Negro (excepto Verano 2010), y la densidad fue mayor en la localidad de LO que en ES. Por otro lado, *Brachidontes purpuratus* presentó mayores valores de biomasa en la localidad de LO que en ES. Con respecto a la densidad y biomasa de *B. rodriguezii* en la región de Buenos Aires, así como, la densidad de *B. purpuratus* en la localidad de ES y LO, las mismas fueron muy variables en las diferentes escalas espaciales dentro de las estaciones climáticas estudiadas. Al igual que las características poblacionales de los mitílidos, el número de especies, dependiendo de la estación climática estudiada, presentó diferentes patrones entre regiones y localidades. En Primavera 2010, el número de especies resultó mayor en la región de Buenos Aires que en Río Negro; en Invierno 2010 y Otoño 2011 el resultado fue inverso. En la región de Buenos Aires el número de especies fue mayor en la localidad de MDQ que en SE en las estaciones Primavera 2010 y Verano 2011. Tanto las características poblacionales de los mitílidos, como las variables biológicas de la fauna asociada, presentaron una gran variación en la escala espacial más pequeña (sitios) entre las estaciones climáticas (Tabla II.2, II.4).

La heterogeneidad de sustratos y las corrientes superficiales, podrían tener efectos en la estructura de las poblaciones sobre una amplia área geográfica (Bertness *et al*. 1991), teniendo un efecto directo sobre el reclutamiento o mortalidad de organismos (Ysebaert y Herman 2002). Los cambios observados en la estructura de las comunidades a la escala de cientos de kilómetros (regiones), pueden ser atribuidos a diferencias climáticas y/o debido a variación en productividad primaria (Araujo *et al.* 2005, Liuzzi y López Gappa 2008, Burrows *et al.* 2009). Si bien la composición de especies en la comunidad y la abundancia de las especies dependen de las condiciones climáticas de cada estación (Ysebaert y Herman 2002), los patrones de distribución de la macrofauna a escala de cientos de metros (localidades) parecerían estar más

relacionada a factores locales como topografía (Underwood y Chapman 1996, Legendre *et al*. 1997), mientras que a la escala de metros (sitios) una combinación entre el asentamiento larval, los procesos post-asentamiento y las condiciones hidrodinámicas parecerían generar heterogeneidad en las especies (Underwood y Chapman 1996, Paiva 2001, Ysebaert y Herman 2002). Estudios previos en costas rocosas, encontraron diferencias significativas en el número de especies y abundancia de individuos a diferentes escalas (Archambault y Bourget 1996, Underwood y Chapman 1996), proponiendo que las variaciones en el comportamiento de los organismos son causadas por los pequeños parches de microhábitats, generados por la complejidad del sustrato, en contraposición a la variabilidad a escalas más grandes debido a reclutamiento y/o mortalidad (Underwood y Chapman 1996, Menconi *et al.* 1999, Bownes y McQuaid 2009). En este estudio, las variaciones en densidad de mitílidos, biomasa de mitílidos, y en el número de especies, a la escala de 100s metros a 10s de kilómetros, podrían deberse a los procesos de reclutamiento, crecimiento y mortalidad de organismos, así como a fluctuaciones ambientales, las cuales podrían diferir entre localidades y regiones. Con respecto a las diferencias encontradas en el reclutamiento de mitílidos, podemos inferir que variaciones en este factor, estarían afectando la estructura de la comunidad de mitílidos intermareales entre las escalas estudiadas. Además, las diferencias en los patrones como exposición al oleaje, disponibilidad de alimento y tipo de sustrato, pueden tener efectos importantes en la estructura poblacional a dichas escalas (Bertness *et al.* 1991).

Tanto la variación espacial como estacional están reguladas por cambios en las variables ambientales (Vallarino 2002). Las especies fluctúan entre estaciones climáticas ya sea por diferencias temporales en el periodo reproductivo (Coleman 2002) o por un aumento en la concentración de clorofila-*a* disponible en determinadas

estaciones (Marin y Olivares 1999). Al mismo tiempo, los patrones de distribución en organismos pueden cambiar entre las estaciones por cambios en temperatura (Blanchette *et al.* 2006), u otros factores que son temporalmente variables y por lo tanto, resultar en cambios en la composición, distribución y abundancia de especies. Por ejemplo, en este estudio así como en el de Airoldi y Cinelli (1997) algunas de las estaciones climáticas muestreadas presentaron valores mayores de sedimento entrampado, generando variaciones a diferentes escalas espaciales, así como, en la abundancia de individuos. El análisis SIMPER mostró que las especies que más afectan a las diferencias entre estaciones son las larvas de Chironomidae y los tanaidaceos. Posiblemente la corta dispersión de adultos o la incubación en el caso de algunas especies causan la homogeneización de las abundancias poblacionales a diferentes distancias (Ysebaert y Herman 2002) y debido a su alimentación y/o reproducción presentan diferentes abundancias en las estaciones climáticas analizadas, siendo las larvas de Chironomidae abundantes en primavera y los tanaidaceos en verano, otoño e invierno. Además, los cambios en abundancia y el número de especies observados pueden ser por patrones de distribución de algunas especies, evitando de esta manera periodos de altas temperaturas durante el verano o la acción de los fuertes vientos que embisten las áreas rocosas en determinadas épocas del año. Con respecto a la biomasa de algas la región de Río Negro presentó un patrón interesante ya que, en ambas estaciones climáticas y años muestreados (Verano e Invierno, 2010 y 2011), se vieron picos máximos de biomasa en la localidad de LO en comparación con ES. Si bien hay evidencias que invasiones parciales de arena perturban la cobertura algal (García y Díaz-Pulido 2006), en este estudio ninguna de las variables ambientales analizadas se correlacionó con dicho resultado, por lo tanto características especie-específicas frente a determinadas condiciones locales no medidas como topografía del sustrato, desecación o estrés frente

al oleaje podrían ser las causantes de las diferencias espaciales en las estaciones climáticas muestreadas.

Relaciones entre los parámetros biológicos y poblacionales con las variables ambientales, podrían estar modelando la comunidad del intermareal rocoso. Un aumento en el sedimento entrampado en las matrices de los mejillines puede modificar las especies asociadas (Prado y Castilla 2006). El menor sedimento entrampado al aumentar la densidad de mitílidos puede ser un efecto de la disminución de intersticios para su acumulación. La abundancia de individuos asociados a las matrices de mejillines se correlacionó negativamente con el sedimento entrampado, pudiendo estar dicho patrón generado por ambientes anóxicos al incrementar los valores de sedimento, y ser un motivo de mortalidad de individuos (Airoldi y Cinelli 1997). Algunas especies pueden no estar adaptadas a la alta acumulación de sedimento llegando a niveles letales (Rogers 1990). Por otro lado, la correlación positiva entre la biomasa de mitílidos y el sedimento podría ser una consecuencia de la disminución en la abundancia de especies, las cuales compiten por alimento con los mitílidos, generando así un aumento en la biomasa de los mejillines.

El número de especies presentó una correlación negativa con la concentración de clorofila-*a*. Si bien es esperable un patrón opuesto, o sea un incremento en el número de especies a medida que aumenta la concentración de clorofila-*a*, ya que dicho pigmento es importante en la fotosíntesis y tanto las algas como el fitoplancton son fuente de alimento para varias especies, estos picos de clorofila se dan en áreas recreacionales, cercanas a ciudades (*e.g.* SE y MDQ), y casualmente durante el verano, donde por un aumento del turismo se podrían estar incrementando los desechos cloacales (López Gappa *et al*. 1990, Vallarino *et al*. 2002), pudiendo ser la causa de una excesiva

floración de algas, la cual podría estar generando una mortalidad de organismos (Elías *et al*. 2009).

Los valores de densidad de mitílidos presentaron una correlación positiva con la salinidad; si bien los mitílidos tienen una amplia tolerancia a las fluctuaciones en salinidad (Westerbom *et al*. 2002), los mismos no pueden tolerar valores muy bajos, por lo que se esperaría un aumento de la densidad en función de la salinidad. Sarà *et al.* (2008) encontraron que una disminución de la salinidad genera una reducción en la tasa de alimentación y en el crecimiento del mitílido *Brachidontes pharaonis*, por lo tanto es de esperarse que las densidades estén influenciadas por las fluctuaciones en salinidad en *B. rodriguezii* y *B. purpuratus*, siendo beneficiadas por un aumento de dicho factor.

Valores bajos de pH pueden causar una reducción en la tasa de calcificación en especies calcáreas (Wootton *et al.* 2008). En este estudio el pH se correlacionó negativamente con la biomasa de mitílidos o sea que en regiones con menor pH se encontró mayor biomasa. Si bien en las áreas de estudio las concentraciones de pH no presentaron valores tan bajos como para ver un efecto negativo en la biomasa como se esperaría por cambio climático u otro factor que este provocando un aumento en el CO_2, podríamos decir que a los niveles más bajos, las especies de mitílidos se ven beneficiadas en su biomasa. Si el pH disminuyera a niveles inferiores de los valores encontrados en este estudio (7,50 - 7,85) podría comenzar a afectar la fijación de carbonato de calcio en las especies *B. rodriguezii* y *B. purpuratus* afectando así su biomasa, tallas o densidades.

La temperatura superficial del agua no explicó los patrones encontrados en las especies, aunque estudios previos han mostrado la influencia de la misma en parámetros biológicos y/o poblacionales (McQuaid y Branch 1984, Blanchette *et al*. 2006); por lo tanto se puede suponer que la variabilidad de temperatura entre sitios, localidades o

regiones no es tan importante como para afectar los patrones de distribución o abundancia de las especies. Seguramente, a mayores escalas espaciales podrían encontrarse relaciones entre estos parámetros.

Un análisis adecuado de la variabilidad, tanto espacial como temporal, puede ayudar en la identificación de los procesos propuestos que explicarían las variaciones observadas en las comunidades. Uno de los mayores beneficios del diseño experimental anidado o jerárquico es asegurar la replicación apropiada, permitiendo que la interpretación de las variaciones intrínsecas de cada lugar sea adecuada y no se confunda con las diferencias que podrían ser debidas a los tratamientos experimentales. Este diseño experimental es muy útil para conocer a que escala espacial y/o temporal ciertos procesos están operando (Underwood 1997). Diferencias en factores físicos-químicos como topografía, inclinación del sustrato y/o pH, así como ambientales, SST y/o clorofila-*a*, podrían afectar a los organismos generando diversos patrones y así explicar la variabilidad espacial y temporal en su distribución y abundancia (Camus y Andrade 1999, Vallarino 2002). Los resultados de este trabajo demuestran que variaciones en los factores físico-químicos y en la heterogeneidad espacial generan fluctuaciones tanto en las poblaciones de mitílidos dominantes como en la fauna y flora acompañante, resultando dicha información de gran importancia para la conservación y preservación de especies ante un eventual cambio en los procesos que regulan las comunidades.

CAPÍTULO III

Reclutamiento de mitílidos a lo largo del intermareal rocoso del Atlántico sudoccidental: comparación entre sustratos naturales y artificiales

Resumen

Comprender los procesos que generan patrones en el reclutamiento de las especies es un objetivo central en la ecología. El reclutamiento de las especies puede cambiar en el espacio y el tiempo, y esta diferenciación, junto con las variaciones en la supervivencia larval luego del asentamiento se han propuesto como impulsores en la estructuración de las comunidades. En este estudio se examinaron las fluctuaciones en el reclutamiento de dos especies de mitílidos, *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus*, en estructuras artificiales y naturales del intermareal rocoso medio de la costa de Buenos Aires y Río Negro. Se puso a prueba la hipótesis que el reclutamiento varía a lo largo de la costa, así como entre los meses del año, y que estas variaciones latitudinales son las responsables de las diferencias en la densidad de mitílidos adultos a lo largo de la costa. Además, se puso a prueba la hipótesis que la presencia de coespecíficos genera un aumento en el reclutamiento. Las condiciones ambientales pueden producir cambios en los patrones de reclutamiento a lo largo de la costa, para poner a prueba esta hipótesis se planteó que el reclutamiento va a estar afectado por la concentración de clorofila-*a* y por la acción del oleaje en cada localidad. El reclutamiento se cuantificó en cuatro localidades, espaciadas entre 10 y 25 km, dentro de dos regiones. Se muestrearon cuatro réplicas de mallas plásticas (Tuffy ®) como estructuras artificiales, y cuatro réplicas tomadas con cilindros en las áreas naturales, en dos sitios separados entre 100-500 m dentro de cada localidad. Se realizó una prueba de ANOVA anidado para examinar las posibles diferencias a lo largo de la costa y entre los meses del año. Se realizaron regresiones entre la densidad de reclutas y adultos, y entre la concentración de clorofila-*a* y el reclutamiento en sustratos artificiales y naturales. El reclutamiento en ambos tipos de sustratos, y la densidad de mejillines adultos mostraron diferencias significativas entre las localidades. Además, los reclutas en áreas naturales

mostraron diferencias significativas entre sitios. En los meses Marzo 2011 y Junio 2011, SE presentó mayor reclutamiento que MDQ en ambos sustratos; en Agosto 2011 también se observó dicha diferencia en sustratos naturales. LO presentó mayor reclutamiento que ES en casi todos los meses muestreados en áreas naturales. En la región de Buenos Aires, SE, y en la región de Río Negro, LO, presentaron la mayor densidad de adultos. Se encontraron relaciones positivas entre los mitílidos adultos y los reclutas en áreas naturales, y entre el reclutamiento en las estructuras artificiales y la clorofila-*a*. En áreas naturales parecería que la presencia de coespecíficos es la responsable del aumento de los reclutas, y en sustratos artificiales, donde los mitílidos adultos no se encuentran presentes, dicho reclutamiento se encontraría favorecido por un aumento en la concentración de clorofila-*a*. Las características ambientales locales en cada punto de muestreo, así como un aumento en la densidad de mitílidos, estarían generando características particulares que facilitan el reclutamiento de mejillines y como consecuencia una estabilidad en la población de mitílidos adultos.

INTRODUCCION

Las especies marinas se encuentran acotadas en su distribución por limitaciones como barreras para la dispersión y/o por distintos tipos de hábitats (Levinton 2009). Por ejemplo descargas de ríos, corrientes oceánicas o la temperatura del agua pueden ser las causantes de un flujo larval discontinuo, generando diferencias en la comunidad intermareal a lo largo de la costa (Levinton 2009, Menge y Menge 2013). Por lo tanto entender los procesos que determinan patrones en la estructura de la comunidad a diferentes escalas, y principalmente, las variaciones en el reclutamiento y asentamiento de las especies marinas con dispersión planctónica, sigue siendo un objetivo central en la ecología (Bertness *et al*. 1996, Navarette *et al.* 2008).

Los patrones en el reclutamiento de organismos son consecuencia de procesos extremadamente complejos y variables (Underwood 1999, Watson y Barnes 2004). La escala de variación es probablemente producida por diferencias oceanográficas (Navarrete *et al.* 2008) o condiciones físicas locales mediando el arribo de las larvas hacia la costa y/o perturbando su asentamiento (Gaines y Roughgarden 1985, Bertness *et al*. 1996, Archambault y Bourget 1999, Vargas *et al.* 2004). Costas dominadas por corrientes ascendentes intermitentes, con altas concentraciones de fitoplancton, generan condiciones favorables para el transporte de larvas hacia la costa, lo que resulta en mayores tasas de reclutamiento (Menge *et al*. 1999, Menge y Menge 2013). Fenómenos oceanográficos o climáticos como la Oscilación del Sur-El Niño, son los causantes de las diferencias en el número de reclutas observados en los bancos del mitílido *Perumytilus purpuratus* en la costa sureste del Pacífico, afectando directamente el éxito reproductivo de la especie, y produciendo un reclutamiento episódico o estacional (Alvarado y Castilla 1996). Las condiciones locales también pueden generar

fluctuaciones en el reclutamiento y el asentamiento larval. Los patrones en la circulación del viento, el tipo de régimen mareal, la exposición al oleaje y/o la presencia de coespecíficos pueden alterar el transporte de las larvas hacia la costa y su posterior asentamiento (Bertness *et al.* 1991, Bertness *et al.* 1996, Levinton 2009). En la costa del pacifico, se ha demostrado que el reclutamiento en la matriz de mejillines esta facilitada por las poblaciones de adultos y por otros organismos sésiles como los cirripedios (Navarrete y Castilla 1990, Alvarado y Castilla 1996, Menge y Menge 2013). Así como las condiciones físicas locales y los factores hidrodinámicos interactúan con las larvas generando variaciones en su asentamiento a pequeña escala (Navarette *et al.* 2008), el reclutamiento de invertebrados sésiles puede estar influenciado por las concentraciones de alimento disponible para los distintos tipos de larvas (Menge *et al*. 1999). Por lo tanto, analizar los cambios en el reclutamiento y asentamiento a lo largo de la costa es importante para evaluar qué tipo de procesos son los que generan fluctuaciones en las comunidades costeras a diferentes escalas espaciales y/o temporales (Jenkins *et al.* 2009).

La variabilidad latitudinal y temporal en el reclutamiento, además de ser explicada por las variaciones ambientales y por el suministro de larvas, podría estar afectada por los procesos de post-asentamiento tales como la competencia y la depredación (Connolly y Roughgarden 1998, Menge 2000, Connolly *et al.* 2001). Factores biológicos como la presencia de coespecíficos generan interacciones, especialmente a través de la relación adulto-larva (Comtet y Desbruyeres 1998, Jenkins *et al.* 2009). La presencia de coespecíficos puede generar ventajas o desventajas en el reclutamiento, siendo denso-dependiente de la cantidad de larvas y de las condiciones ambientales del hábitat (Bertness 1989, Bertness y Leonard 1997). Además, la depredación por los adultos filtradores bentónicos podría tener un efecto sobre la densidad de larvas de su

misma especie como sobre otros organismos (Navarrete y Wieters 2000, Beadman *et al*. 2004). La presencia de coespecíficos puede determinar la densidad local y la distribución de especies tanto en la etapa de asentamiento como de reclutamiento. Las diferencias poblacionales en el rendimiento reproductivo, en el suministro y/o la mortalidad de larvas, pueden llevar a grandes diferencias dentro y entre las poblaciones de animales sésiles, mostrando patrones estacionales y latitudinales (Gaines y Roughgarden 1985, Gaines y Roughgarden 1987, Bertness *et al*. 1992, Underwood *et al.* 2010, Hidas *et al.* 2013).

Los mitílidos *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* son las especies dominantes del intermareal rocoso medio a lo largo de la costa de Buenos Aires y Río Negro (Bertness *et al*. 2006, Penchaszadeh *et al*. 2007, Arribas *et al*. 2013). Aunque los individuos de *B. rodriguezii* reclutan durante todo el año (Penchazsadeh 1973), el reclutamiento varia significativamente dependiendo de la estación del año, siendo mayor en verano y otoño (Adami *et al*. 2008). El mitílido *B. purpuratus* (anteriormente *Perumytilus purpuratus*, ver Adami *et al.* 2013, Trovant *et al.* 2013), al igual que *B. rodriguezii*, presenta reclutamiento larval durante todo el año con máximos en verano y otoño (Navarrete *et al*. 2002).

En este estudio se examinaron las fluctuaciones espaciales y temporales en el reclutamiento de los mitílidos *B. rodriguezii* y *B. purpuratus*, y su relación con la variación en la densidad de los mitílidos adultos, mediante la utilización de sustratos artificiales y naturales en el intermareal rocoso medio, en cuatro localidades a lo largo de la costa argentina. Se puso a prueba la hipótesis que el reclutamiento varía a lo largo de la costa así como entre los meses del año, y que dichas variaciones son responsables de las diferencias en las densidades de mitílidos adultos a lo largo de la costa. El uso de estructuras artificiales es de gran importancia para separar los efectos de los factores

físicos de los biológicos, pudiendo de esta manera determinar que tanta influencia tiene cada uno sobre los patrones a analizar (Crooks y Khim 1999, Kelaher 2002, Palomo *et al.* 2007). A través de un experimento con estructuras artificiales se puso a prueba la hipótesis que la presencia de coespecíficos genera un aumento en el reclutamiento. Las variables ambientales son las responsables de los patrones biológicos a lo largo de la costa. Se puso a prueba la hipótesis que el reclutamiento se ve beneficiado por las altas concentración de clorofila-*a* en los diferentes meses del año y con la acción del oleaje en cada localidad.

METODOLOGÍA

Área de estudio

Los muestreos se realizaron en las provincias de Buenos Aires y Río Negro (Ver Área de estudio general). Dentro de la región de Buenos Aires, las localidades muestreadas fueron Santa Elena (37° 51’ 8,81’’ S - 57° 30’ 21,65’’ O, en adelante SE) y Mar del Plata (38° 1’ 26,04’’ S - 57° 31’ 37,96’’ O, en adelante MDQ); dentro de la región de Río Negro las localidades fueron El Espigón (41° 7’ 2,5” S - 63° 0’ 11” O, en adelante ES) y La Lobería (41° 9’ 19,3’’ S - 63° 7’ 26,24’’ O, en adelante LO, Fig. 1).

Muestreo

El reclutamiento de los mitílidos se monitoreo cada dos meses desde Febrero 2010 hasta Agosto 2011 en las 4 localidades a lo largo de 700 km de costa. Se eligieron dos regiones dentro de las cuales se tomaron 2 localidades separadas entre 10 y 25 km. En cada localidad, se eligieron dos sitios al azar separados entre 100-500 m y dentro de los

mismos se tomaron cuatro réplicas espaciadas entre 1 a 3 metros. El reclutamiento se cuantificó en mallas plásticas de 7 cm de diámetro (Tuffy ®, Fig. III.1). En cada sitio, se realizaron cuatro perforaciones en la roca y los Tuffy individuales se sujetaron con tarugo, arandela y tornillo tirafondo. Treinta y dos Tuffy se colocaron en el intermareal rocoso medio y fueron reemplazadas cada 34-87 días, retirando las primeras réplicas en Mayo 2010. En el laboratorio, los reclutas de los Tuffy fueron removidos mediante agitación vigorosa en el agua, la cual luego se filtró a través de un tamiz de 500 µm de tamaño de malla. Para cada Tuffy se contaron todos los mejillines. Las muestras se almacenaron en etanol al 96%.

Aunque dos especies de mitílidos, *B. rodriguezii* y *B. purpuratus*, ocurren en los intermareales de ES y LO, es imposible separarlas en la etapa larval, por consiguiente se analizaron las post-larvas (< 3 mm) de ambas especies juntas.

Los datos se expresaron como individuos reclutas de ambos mejillines por Tuffy por día, dividido por el número de días que las mallas permanecieron en el campo (Navarrete *et al.* 2008). El reclutamiento en los Tuffy fue comparado con los reclutas dentro de las matrices de mejillines, raspando 4 réplicas con un cilindro de 10 cm de diámetro sobre la matriz de mitílidos en dos sitios, dentro de cada localidad arriba mencionada, durante el mismo periodo de estudio que para los Tuffy.

La densidad de los mitílidos adultos se midieron tomando muestras al final del período experimental (Agosto 2011) siguiendo la misma metodología utilizada que para los reclutas de los mejillines en las áreas naturales.

La concentración de clorofila-*a* (mg m^{-3}) se estimó a través de imágenes satelitales (NOAA). Se utilizaron imágenes mapeadas diarias (SMIs) de las concentraciones de clorofila-*a* procedentes de MODIS Aqua, en el periodo Enero 2010 - Diciembre 2011. Las imágenes tienen una resolución espacial de aproximadamente 4 km. Los datos

globales SMI fueron submuestreados a la región limitada entre 33 a 43° S y 49 a 65° O. Los datos del satélite se extrajeron a unos 2 km de la costa.

Ya que la costa puede estar afectada por la acción del oleaje en relación al ángulo a través del cual está expuesta al impacto de las olas (Thomas 1986), se midió la intensidad del oleaje en las diferentes localidades, realizando un índice de exposición. El índice fue calculado tomando los datos locales del viento y utilizando las cartas náuticas de cada localidad, siguiendo la metodología en Thomas 1986. En este estudio la fórmula del índice de exposición utilizada fue W x F (modificado por CS) donde W es la energía eólica, F es el alcance en millas náuticas (máximo de 100 millas náuticas) y CS es la distancia en millas náuticas del agua < 6 m de profundidad bordeando la orilla (6 m se ha utilizado como la profundidad crítica).

Figura III.1. Tuffy de 7 cm de diámetro utilizados para cuantificar el reclutamiento en el intermareal rocoso medio.

Análisis de datos

Debido a la gran pérdida de Tuffy, no se pudo analizar su variación a nivel de sitios y tampoco en el mes Mayo 2010. Los reclutas en los Tuffy fueron analizados mediante una prueba de ANOVA anidado, incluyendo el factor meses (6 niveles, fijo), regiones (2 niveles) anidados en meses, y localidades (2 niveles) anidadas en meses y regiones, con tres réplicas por localidad. La densidad de reclutas y adultos en áreas naturales se analizaron mediante una prueba de ANOVA anidado, incluyendo los factores meses (7 niveles, fijo), regiones (2 niveles) anidados en meses, localidades (2 niveles) anidadas en meses y regiones, y sitios (2 niveles) anidados en meses, regiones y localidades. La homogeneidad de varianza fue examinada mediante la prueba de Cochran. Una transformación raíz cuadrada (x + 1) se aplicó a los datos de los reclutas de mitílidos en áreas naturales para alcanzar la homogeneidad de varianzas. No se pudo alcanzar la homogeneidad de la varianza en los datos de los reclutas en los Tuffy mediante ninguna transformación. Dichos datos se analizaron igualmente ya que el análisis de varianzas es robusto para estos supuestos cuando hay muchas repeticiones independientes y los tamaños muestréales son iguales (Underwood 1997). Para este caso en particular se consideraron resultados significativos los valores de $p < 0,01$.

Para poner a prueba la hipótesis que la presencia de coespecíficos beneficia el reclutamiento de individuos en áreas naturales se realizó una regresión entre los reclutas acumulados en el año y medio muestreado, y la densidad de adultos al final del experimento (Agosto 2011). Además se realizaron regresiones para investigar la relación entre la densidad de reclutas en sustratos artificiales y naturales con la concentración de clorofila-*a* en las distintas localidades y en los meses muestreados.

La intensidad del oleaje se calculó para las localidades en el periodo 2010 - 2011 y aunque no se realizó una regresión por tener solo 4 datos de intensidad, se realizaron inferencias respecto a la relación entre la intensidad del oleaje y el reclutamiento.

RESULTADOS

Brachidontes rodriguezii y *Brachidontes purpuratus* reclutaron en los Tuffy y en las áreas naturales durante todo el período de estudio en todas las escalas espaciales.

En la región de Buenos Aires el reclutamiento en los Tuffy fue mayor en la localidad de SE que en MDQ en los meses Marzo 2011 y Junio 2011. En la región de Río Negro no se encontraron diferencias entre las localidades en los meses muestreados (Tabla III.1, Fig. III.2A).

Tabla III.1. Prueba de ANOVA anidado probando los factores que rigen el reclutamiento de mejillines en los Tuffy en cuatro localidades de la costa Argentina durante Julio 2010 - Agosto 2011. La prueba de Cochran fue significativa ($p < 0,01$).* $p < 0,001$

	gl	CM	*F*
Meses	5	12315902,77	1,81
Regiones (Mes.)	6	6804016,70	0,86
Localidades (Mes. x Reg.)	12	7930879,86	8,48*
Residual	48	935178,82	

Para las áreas naturales, el reclutamiento en la región de Buenos Aires fue mayor en SE que en MDQ en los meses Marzo 2011, Junio 2011 y Agosto 2011. En la región de Río Negro el reclutamiento resultó mayor en LO que en ES en casi todos meses muestreados, excepto Junio 2011 (Tabla III.2, Fig. III.2B). Con respecto a las diferencias entre sitios, el reclutamiento en el sitio 1 de LO fue mayor que el sitio 2 en Julio 2010 y Septiembre 2010, y en la localidad de ES en Marzo 2011 y Junio 2011. En la localidad de SE el sitio 1 fue mayor que el sitio 2 en Junio 2011 e inversamente en Agosto 2011.

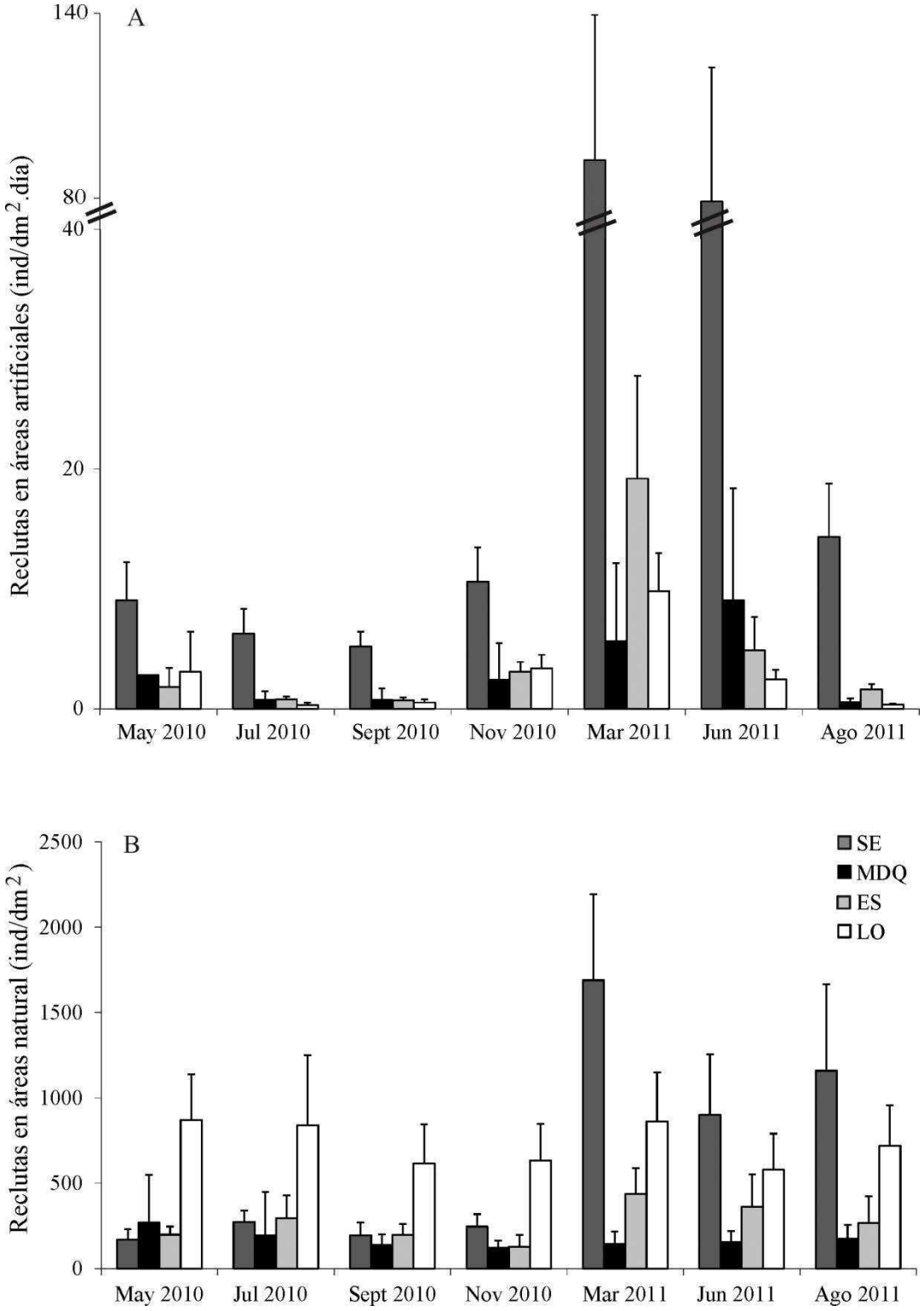

Figura III.2. Reclutamiento promedio (± DS) en todos las localidades muestreadas (ver Fig. 1) para el periodo Mayo 2010 - Agosto 2011. A) Reclutamiento en los Tuffy (ind/dm².día). B) Reclutamiento en áreas naturales (ind/dm²). Notar las diferencias en la escala del eje *y* entre las figuras, para destacar diferencias, y la falta de desvío estándar en la localidad MDQ Mayo 2010 debido a la perdida de réplicas.

Tabla III.2. Prueba de ANOVA anidado probando los factores que rigen la densidad de mejillines reclutas para ambas especies en áreas naturales en dos sitios, 4 localidades y 2 regiones de la costa Argentina en el periodo Mayo 2010 - Agosto 2011. Transformación de raíz cuadrada (x + 1) aplicada a la densidad de reclutas. *p < 0,01; **p < 0,001

	Densidad de reclutas		
	gl	CM	*F*
Meses	6	414,78	1,84
Regiones (Mes.)	7	224,98	0,32
Localidades (Mes. x Reg.)	14	709,69	20,99**
Sitios (Mes. x Reg. X Loc.)	28	33,80	1,99*
Residual	168	16,95	

En la región de Buenos Aires la densidad de mitílidos adultos en SE fue mayor que en MDQ. En la región de Río Negro, LO presentó mayores valores de densidad que ES (Tabla III.3, Fig. III.3).

Tabla III.3. Prueba de ANOVA anidado probando los factores que rigen la densidad de mejillines adultos para ambas especies de mitílidos en áreas naturales en dos sitios, 4 localidades y 2 regiones de la costa Argentina en Agosto 2011. *p < 0,01

	Densidad de adultos		
	gl	CM	*F*
Regiones	1	3612500000,42	0,41
Localidades (Reg.)	2	8872413181,38	29,92*
Sitios (Reg. X Loc.)	4	296572376,48	2,02
Residual	24	147071720,19	

En áreas naturales el promedio de reclutas por localidad (periodo Febrero 2010 - Agosto 2011) mostró una relación positiva con la densidad de adultos (Agosto 2011; $r^2 = 0,65$; $p < 0,05$). Además, se encontró un regresión positiva entre el reclutamiento de mejillines en los Tuffy y la concentración de clorofila-*a* ($r^2 = 0,19$; $p < 0,05$), sin embargo no se encontró una regresión entre la clorofila-*a* y el reclutamiento en áreas naturales ($r^2 = 0,09$; $p > 0,05$). Los índices de exposición al oleaje por localidad se

muestran en la Tabla III.4, siendo la localidad de SE la que presentó mayor influencia de oleaje en su costa.

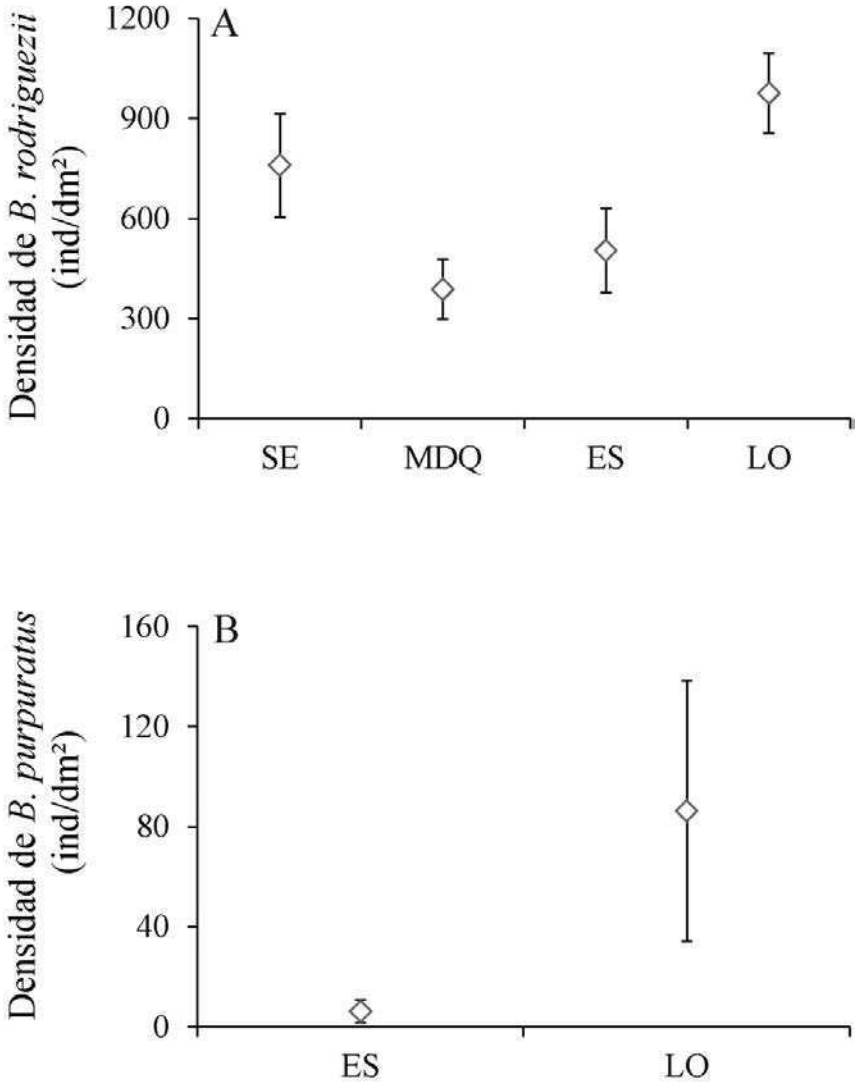

Figura III.3. Densidad de mitílidos adultos promedio (± DS) en los puntos de muestreo (ver Fig. 1) durante Agosto 2011 en áreas naturales. A) Densidad de *Brachidontes rodriguezii* (ind/dm²) B) *Brachidontes purpuratus* (ind/dm²). Notar las diferencias en la escala del eje *y* entre los paneles para destacar diferencias.

Tabla III.4. Índice de exposición al oleaje, W x F (modificado por CS) utilizando dirección de vientos y cartas náuticas, en 4 localidades (ver abreviaturas Fig. 1) para el periodo 2010-2011.

	Índice de exposición
SE	8,96
MDQ	7,30
ES	4,80
LO	7,62

DISCUSIÓN

En este trabajo se encontraron reclutas de mejillines durante todo el periodo de muestreo del mismo modo que en trabajos previos (Adami *et al.* 2008, Navarrete *et al*. 2002), siendo el reclutamiento de los mitílidos *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* variable en tiempo y espacio a lo largo de la costa argentina.

El reclutamiento, así como la densidad de mitílidos adultos, difirieron entre las localidades en algunos de los meses muestreados. En la región de Buenos Aires, SE, y en la región de Río Negro, LO, presentaron los mayores valores de reclutamiento y densidad de adultos. Las diferencias en el reclutamiento a la escala de cientos de kilómetros están relacionadas con variaciones iniciales en el número de reclutas, distribución no uniforme de larvas planctónicas, o procesos físicos de transporte influenciando como consecuencia, la densidad y distribución de los organismos juveniles y adultos bentónicos (Underwood 1999, Jenkins *et al*. 2009). El éxito reproductivo de las especies depende de factores climáticos y oceanográficos que generan diferencias en el suministro larval a lo largo de la costa (Eckman 1983, Mercier y Hamel 2009, Menge *et al.* 2003). Luego del asentamiento, la mortalidad causada por variaciones climáticas, competencia o depredación, puede ser muy elevada en algunas poblaciones intermareales (Lagos *et al.* 2007, Navarrete y Wieters 2000, Bohn *et al.*

2013, Wood 2013). Por lo tanto las variaciones en el reclutamiento como la supervivencia larval luego del asentamiento generan diferentes ensambles de especies latitudinalmente.

Los intermareales rocosos de la región de Buenos Aires presentan distinto tipo de sustrato, SE está compuesto por sustratos limo-loessoides y MDQ por sustratos cuarcíticos (Amor *et al.* 1991, Isla 2004). La metamorfosis de las larvas planctónicas se da al encontrar un sustrato adecuado, causando variaciones en el asentamiento larval a lo largo de la costa (Jenkins *et al*. 2009). El mayor reclutamiento en la localidad de SE se debería a variaciones en la densidad de larvas alcanzando la costa y no al tipo de sustrato ya que las diferencias no fueron constantes a lo largo de los meses del año . Además de las variaciones en el suministro de propágulos, los procesos de post-asentamiento larval como competencia y depredación generan diferencias en las poblaciones de mitílidos adultos a lo largo de la costa (Gaines y Roughgarden 1985, Blanchette y Gaines 2007). Características locales como la topografía y/o corrientes costeras que generan remolinos que concentran larvas planctónicas y fitoplancton (Menge *et al.* 2003, Acha *et al*. 2004) son las responsables del reclutamiento en áreas puntuales, siendo el patrón sugerido para el mayor reclutamiento en LO. Las características físicas de los hábitats crean heterogeneidad a lo largo de la costa, generando como consecuencia una variación espacial en los organismos a diferentes escalas (Benedetti-Cecchi 2001, Burrows *et al.* 2009). En los sitios dentro de cada localidad una dispersión aleatoria de microhábitats adecuados y el comportamiento larval de las especies (Underwood y Chapman 1996), en combinación con las condiciones locales del medio ambiente en los diferentes meses del año, puede explicar las diferencias en la densidad de reclutas a pequeña escala encontradas en este estudio.

Variaciones en el reclutamiento de las especies marinas con larvas planctónicas están asociadas a los procesos que determinan las tasas de suministro de larvas (Bertness *et al.* 1992, Levinton 2009) o por la presencia de coespecíficos que facilitan el reclutamiento de larvas (Bertness 1989, Navarrete y Castilla 1990, Alvarado y Castilla 1996, Bertness y Leonard, 1997). El éxito en el asentamiento de los reclutas de mejillines es altamente dependiente de la disponibilidad de matrices de mejillines adultos, los cuales regulan las condiciones ambientales y generan protección (Bertness y Leonard 1997). La relación positiva entre la densidad de mejillines adultos y reclutas muestreados en matrices de mejillines naturales, sugiere que los reclutas de *B. rodriguezii* y *B. purpuratus* se ven facilitados por coespecíficos, así como, el mantenimiento de las poblaciones de mitílidos se ven beneficiadas por el arribo de larvas.

Algunas especies tienen un efecto negativo sobre la abundancia de otras especies a través de un aumento en la mortalidad por competencia y una disminución en la cantidad de sustrato disponible (Connolly y Roughgarden 1998, Underwood 1999), aunque algunas especies, como por ejemplo *Perna perna* y *Mytilus galloprovincialis*, exhiben diferentes patrones temporales de reclutamiento (Bownes y McQuaid 2009), haciendo de dicho retraso en el asentamiento una ventaja para evitar la competencia por recursos entre especies. Como en este estudio no se pudieron diferenciar las especies de mitílidos en la etapa larval, se propone que algún tipo de competencia entre especies, procesos oceanográficos y/o procesos locales están generando un mantenimiento de la producción local de larvas, que a su vez están conectadas al tamaño de la población adulta (Hunt y Schebiling 1996, Connolly y Roughgarden 1998), y como consecuencia afectan el reclutamiento de *B. purpuratus* en el extremo norte de su distribución (ES). Posiblemente una combinación entre la baja cantidad de larvas de *B. purpuratus* en la

columna de agua, así como competencia con las larvas de *B. rodriguezii* y depredación en la etapa post-larval por otras especies, generen como consecuencia una disminución en la densidad de *B. purpuratus* adultos. Por otro lado, los adultos de *B. rodriguezii* fueron numerosos en todas las localidades, lo que sugiere que las larvas de dicha especie presentan mayor tolerancia frente a los procesos oceanográficos y/o a las condiciones ambientales locales, y que a su vez es un competidor superior en la selección del hábitat en comparación a las larvas de *B. purpuratus* (Moksnes 2002, Pardo *et al.* 2007).

Procesos ecológicos generan diferencias en la abundancia de especies a varias escalas espaciales y además, la dispersión de las larvas crea dichos gradientes, estando a su vez afectadas por condiciones ambientales (Underwood 1997, Jenkins *et al*. 2009). Patrones espaciales y temporales en el asentamiento de los invertebrados bentónicos pueden estar fuertemente vinculados a las condiciones climáticas locales, a través del transporte de larvas hacia la costa (Bertness *et al*. 1996, Lucas *et al*. 2005, Levinton 2009) como a las variaciones en la productividad pelágica costera (Menge *et al*. 1997). Las larvas de *Brachidontes* son planctotróficas (Cunha *et al.* 2011), es decir que se alimentan durante su dispersión en la columna de agua, sugiriendo que su distribución está regulada por el alimento disponible durante sus migraciones. En ambas regiones las localidades presentaron fluctuaciones en el reclutamiento dentro de los meses del año. En este estudio, se encontró una relación positiva entre la concentración de clorofila-*a* con los reclutas de los Tuffy, sin embargo no se encontró una correlación con los reclutas en las áreas naturales; por lo que se concluye que, los reclutas se ven afectados en su distribución por la concentración de clorofila-*a* pero que en las matrices naturales este patrón queda enmascarado, teniendo mayor influencia la presencia de coespecíficos. La exposición frente a diferentes intensidades de oleaje afecta al

reclutamiento (McQuaid y Lindsay 2007). Las localidades con mayor índice de exposición al oleaje y reclutamiento fueron SE y LO, si bien los datos son pocos para poder realizar algún análisis estadístico, se podría decir que el grado de exposición al oleaje al cual se encuentran expuestas las localidades, tiene un efecto sobre los reclutas que llegan a la costa, siendo beneficiadas aquellas costas con mayor impacto de olas. MDQ presentó un índice de exposición al oleaje similar a LO pero el tipo de sustrato es muy diferente, por lo tanto procesos como un bajo arribo de larvas hacia la costa o una mortalidad post-asentamiento serían los causantes de la disminución en el reclutamiento.

Se concluye que el asentamiento de larvas depende de los procesos de transporte y del sustrato disponible, así como también de la tasa de producción de larvas (Hunt y Schebiling 1996, Connolly y Roughgarden 1998). Una limitación en el reclutamiento y un asentamiento pobre son responsables de las diferencias en la abundancia de adultos entre localidades (Bownes y McQuaid 2009). Por lo tanto, el patrón espacial en el reclutamiento de mitílidos apoya la idea de que el gradiente en la abundancia de mejillines en la costa es impulsado por el asentamiento larval y que la presencia de coespecíficos beneficia dicho reclutamiento.

CAPÍTULO IV

Competencia intra- e interespecífica entre los mitílidos *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* en el intermareal rocoso de La Lobería, Río Negro

Resumen

Las interacciones competitivas entre individuos de una misma especie o entre especies, pueden regular las densidades poblacionales y permitir la coexistencia de las mismas, así como también desplazar especies del ambiente. Dos especies de mitílidos, *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus*, coexisten en el intermareal rocoso de La Lobería, en la provincia de Río Negro. El objetivo de este trabajo fue analizar el efecto de la competencia intra- e interespecífica en la segregación y/o coexistencia de dichas especies de bivalvos. Se puso a prueba la hipótesis de que la competencia entre individuos de una misma especie y entre las dos especies de mitílidos, producirá una disminución en el crecimiento y un aumento en la mortalidad de ambas especies. Se realizó un experimento utilizando placas de fibrocemento de 10 x 10 cm con diferentes densidades de mitílidos para evaluar la competencia intra- e interespecífica. Se encontró un mayor crecimiento en el ancho de *B. purpuratus* en el tratamiento mixto (25 *B. rodriguezii* - 25 *B. purpuratus*). Con respecto al porcentaje de mortalidad, los mitílidos *B. rodriguezii* y *B. purpuratus* no mostraron diferencias significativas entre tratamientos. Los resultados de este trabajo muestran una tendencia hacia la disminución de tallas de *B. rodriguezii* al aumentar la densidad de coespecíficos y cuando coexiste con *B. purpuratus*, y un aumento en el ancho de *B. purpuratus* al igualar las densidades con *B. rodriguezii*. Una disminución en el arribo de larvas de *B. purpuratus* estaría manteniendo una baja abundancia poblacional, la cual podría generar que los efectos de competencia entre mitílidos sean menos intensos, haciendo posible la coexistencia. Las densidades iniciales de estos bivalvos son importantes en el mantenimiento de las poblaciones ya que la presencia de densos bancos de *B. rodriguezii* estarían facilitando el crecimiento de *B. purpuratus*.

INTRODUCCIÓN

Las teorías ecológicas actuales sugieren que la segregación de especies se debe a competencia interespecífica por los recursos (Paine 1966, MacArthur 1972 según Firth y Crowe 2010); sin embargo otros autores proponen que la tolerancia a las variables ambientales (Menge *et al.* 1997, Menge y Branch 2001), así como la depredación (Connell 1961, Dayton 1971, Menge 1976) y las barreras para la dispersión (Levinton 2009) son las causantes de esta separación. Las características físicas de los ambientes, como por ejemplo la naturaleza del sustrato, también pueden determinar el rango de distribución de las especies (Levinton 2009).

En el caso puntual de los sustratos rocosos, el espacio es usualmente el principal recurso limitante, particularmente si están involucrados organismos sésiles (Branch 1975, Bertness 1989, Levinton 2009). La explotación por los recursos y/o la interferencia con individuos de otras especies genera como resultado una reducción en la supervivencia, crecimiento o en el éxito reproductivo de los individuos de una especie (Branch 1975, Boaventura *et al.* 2002, Iveša *et al*. 2010). Cuando esta competencia ocurre entre individuos de diferentes especies (interespecífica), los organismos que compiten en general coexisten a una escala espacial determinada, aunque presentan distinta distribución a una escala más fina de resolución debido a la complejidad del hábitat (Rius y McQuaid 2006, Levinton 2009).

A menudo se encuentra en la naturaleza que la competencia dentro de una especie es mucho más fuerte que la competencia entre especies (Bertness 1989, Boaventura *et al.* 2002), ya que los individuos de la misma especie tienden a tener requisitos similares por los recursos que en el caso de individuos de diferentes especies (Firth y Crowe 2010, Quinn *et al.* 2012). Una fuerte evidencia fue encontrada para la lapa *Patella vulgata*

Linnaeus, 1758, donde el efecto de la competencia intraespecífica fue mayor que la competencia interespecífica en los intermareales rocosos de Portugal (Boaventura *et al.* 2002). Sin embargo, la competencia es un proceso denso-dependiente, entonces dependiendo de la densidad a la cual se encuentren, algunas especies están más afectadas por efectos interespecíficos (Boaventura *et al.* 2002, Rius y McQuaid 2009, Iveša *et al*. 2010). En el caso de la interferencia entre coespecíficos, una inhibición de la alimentación podría generar como consecuencia una disminución en el peso debido a los efectos intraespecíficos en la captura de alimento (Boaventura *et al.* 2002, Quinn *et al.* 2012). Por otro lado, en la competencia interespecífica, una especie con una alta tasa de crecimiento va a ser el competidor más exitoso (Levinton 2009), pudiendo afectar la abundancia de la especie inferior o incluso excluirla del ambiente.

En la costa norte de Argentina, las especies dominantes en los intermareales rocosos son los bivalvos filtradores sésiles *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* (Adami *et al*. 2013). Estas especies sésiles se asientan mayormente en el intermareal medio, habitan en altas densidades y su biología es muy similar, siendo la competencia intraespecífica un proceso que podría regular las poblaciones, pero también es posible la competencia entre ambas especies, la cual puede ser por los recursos (alimento o fijación al sustrato) o por interferencia física (desplazamiento o reducción corporal). Se puso a prueba la hipótesis que la interacción entre individuos y/o entre especies generará cambios en las tallas de los organismos. Si la competencia intra- e interespecífica no generara ningún efecto en la interacción entre individuos de una misma especie o entre las especies, se esperaría que no haya modificación en las tallas de ninguna de las dos especies de mitílidos ni entre los individuos de una misma especie. Por otro lado, si la competencia intraespecífica fuese menor que la competencia interespecífica se esperaría que las tallas sean mayores a medida que aumenta la

densidad en comparación con las áreas en que las dos especies de mitílidos se encuentran presentes. Además, se podría observar un patrón opuesto en donde al aumentar las densidades el efecto de la competencia intraespecífica sea mayor con respecto a la interespecífica, generando una disminución de tallas en donde la especie es monoespecífica. Como última opción complementaria, si se observara un aumento en las tallas de los individuos de una misma especie al aumentar la abundancia o debido a la presencia de otra especie se podría pensar en una facilitación.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El experimento se realizó en el intermareal rocoso de la localidad de La Lobería en la provincia de Río Negro (41° 09’ S - 63° 07’ O, Fig. 1), donde las dos especies de bivalvos dominantes, *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* coexisten (Adami *et al.* 2004, Luizzi y López Gappa 2008). Dicha localidad presenta un régimen macromareal, conteniendo una amplia zona de acumulación constituida por depósitos de cordones litorales gravoarenosos y arenosos, donde aflora la Formación Río Negro formada por alternancia de bancos de areniscas, de grano fino a mediano, con estratificación laminar a entrecruzada y pelitas limosas (Kokot *et al*. 2004).

Muestreo

Para determinar el efecto de competencia entre las dos especies de mitílidos presentes en el intermareal medio de La Lobería, se realizó un experimento desde Marzo 2012 hasta Marzo 2013. El diseño experimental incluyó tratamientos con

combinación de especies a diferentes densidades, el cual permitió examinar simultáneamente competencia intra- e interespecífica. Los mitílidos fueron extraídos del intermareal, separados por especie, y medidos. Luego, se mantuvieron durante toda la noche en agua de mar con aireadores para que se agrupen y generen bisos nuevamente. Los tratamientos consistieron en placas homogéneamente distribuidas en 2 sitios del intermareal medio. En cada placa de fibrocemento (10 x 10 cm), se colocaron mitílidos entre 10-15 mm de largo y se los cubrió con una malla de 5 mm, la cual mantuvo los mejillines firmes en el lugar hasta que los mismos volvieran a fijarse al sustrato (Fig. IV.1). A los 3 y a los 6 meses las mallas fueron desajustadas para no afectar el crecimiento de los mitílidos. Los tratamientos se detallan en la Tabla IV.1. El número de mejillines en los tratamientos corresponde a la densidad media natural, excepto para el tratamiento con 25 *B. rodriguezii*, que fue agregado para separar el efecto de competencia interespecífica con *B. purpuratus*. El número de réplicas por tratamientos fue de 5. Luego de seis meses, tres réplicas extras de cada tratamiento, colocadas en un área intermedia entre el sitio 1 y 2, se recolectaron para corroborar el avance del experimento y al cabo de doce meses las réplicas restantes fueron retiradas, y llevadas al laboratorio, donde se observó la mortalidad y se tomaron las tallas finales de *B. rodriguezii* y *B. purpuratus* para cada unidad muestreal. Se llevaron a cabo tres medidas de tallas de mitílidos, largo (L), alto (A) y ancho (AN, Fig. IV.2), ya que debido a la competencia por el espacio no solo el largo de las valvas podría estar afectado. Se identificó competencia cuando un tratamiento mostró un efecto negativo significativo en las medidas de la valva o mortalidad de individuos.

Figura IV.1. Placas de fibrocemento (10 x 10 cm) con diferentes densidades de mejillines en el intermareal rocoso medio de La Lobería. Las flechas indican la ubicación de las placas en el intermareal.

Tabla IV.1. Diseño del experimento utilizado para estudiar la competencia intra- e interespecífica entre los mitílidos *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus*. Los valores en las celdas indican el número de mejillines por placa. Las densidades naturales utilizadas fueron de 25 y 150 individuos por 100 cm².

	Tratamientos				
	1	2	3	4	5
Brachidontes rodriguezii	25	150	150	-	25
Brachidontes purpuratus	-	-	25	25	25

Análisis de datos

Los datos del experimento finalizado a los 6 meses fueron analizados mediante una prueba de análisis de la varianza de una vía (ANOVA) con los tratamientos como factor fijo. Los análisis se realizaron para las especies por separado con tres réplicas por tratamiento.

El experimento retirado a los 12 meses sufrió una gran pérdida de réplicas por lo que los datos fueron analizados solo para uno de los sitios muestreados, realizando un ANOVA de una vía para *B. rodriguezii* (tratamientos como factor fijo) y una prueba t de Student para *B. purpuratus*. El tratamiento con 150 *B. rodriguezii* - 25 *B. purpuratus* fue eliminado de los análisis y solo se utilizaron tres réplicas de las cinco iniciales por tratamiento. La homogeneidad de varianzas fue comprobada mediante la prueba de Cochran. El porcentaje de mortalidad presentó mucha variación entre réplicas. Ya que muchas de las placas presentaron 0 % de mortalidad se realizó una transformación agregándole el valor 1 a los datos. Además, debido a la gran pérdida de réplicas se calculó el poder estadístico de la prueba (PE = porcentaje del poder estadístico) de las tallas y la mortalidad de *B. purpuratus* y *B. rodriguezii*.

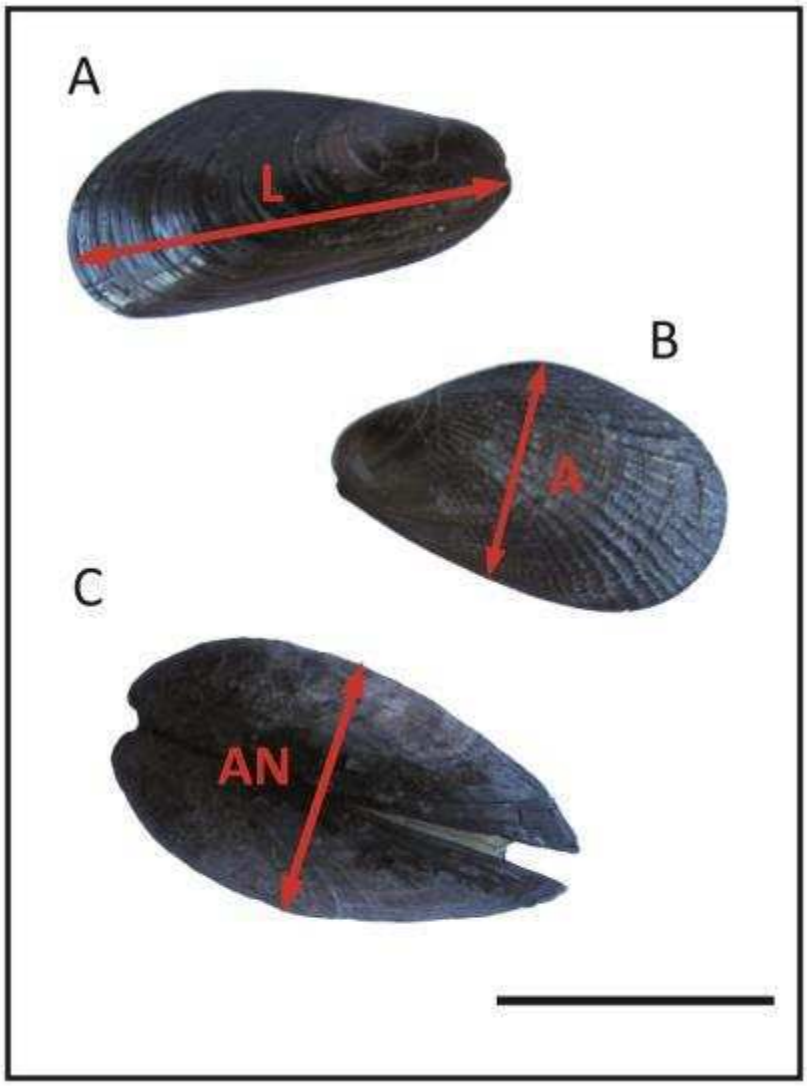

Figura IV.2. Medidas tomadas en ambas especies de mitílidos, antes y después del experimento. A) *Brachidontes rodriguezii*. B y C) *Brachidontes purpuratus*. L = largo, A = alto y AN = ancho. Escala 10 mm.

RESULTADOS

Experimento con duración de seis meses

A los 6 meses de llevado a cabo el experimento, la diferencia entre las tallas iniciales y finales (largo, alto y ancho) de *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* no mostraron diferencias significativas entre tratamientos (Tabla IV.2).

Tabla IV.2. Prueba de ANOVA de una vía mostrando los resultados de las tallas (largo, alto y ancho) de los mitílidos *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* a los seis meses de iniciado el experimento de competencia intra- e interespecífica, utilizando diferentes densidades de mejillines. $p > 0,05$.

	Brachidontes rodriguezii			*Brachidontes purpuratus*		
	gl	CM	F	gl	CM	F
Largo						
Tratamientos	3	0,08	1,09	2	0,05	0,30
Residual	8	0,07		6	0,17	
Alto						
Tratamientos	3	0,01	0,84	2	< 0,01	0,07
Residual	8	0,02		6	0,06	
Ancho						
Tratamientos	3	< 0,01	0,28	2	< 0,01	0,07
Residual	8	0,02		6	0,10	

Experimento con duración de doce meses

El largo de *B. rodriguezii* fue un 21 % mayor en el tratamiento con 25 *B. rodriguezii* que en el tratamiento con 150 *B. rodriguezii*, y un 17 % mayor que en el tratamiento con 25 *B. rodriguezii* - 25 *B. purpuratus*. Por otro lado, el largo de *B. purpuratus* fue un 5 % mayor en el tratamiento con 25 *B. rodriguezii* - 25 *B. purpuratus* que en el de 25 *B. purpuratus*. Si bien el tratamiento con menor densidad de *B. rodriguezii* presentó un crecimiento mayor en el largo, alto y ancho de las valvas de los individuos no se encontraron diferencias significativas con respecto a los otros tratamientos (Tabla IV.3, Fig. IV.3). *B. purpuratus* mostró un aumento en el largo, alto

y ancho en el tratamiento mixto (25 *B. rodriguezii* - 25 *B. purpuratus*) pero solo el ancho difirió en un 19 % del tratamiento con 25 *B. purpuratus* (Tabla IV.4, Fig. IV.3).

Tabla IV.3. Prueba de ANOVA de una vía mostrando los resultados de las tallas (largo, alto y ancho) del mitílido *Brachidontes rodriguezii* a los doce meses de iniciado el experimento de competencia intra- e interespecífica, utilizando diferentes densidades de mejillines. PE = porcentaje del poder estadístico de la prueba. ***** p < 0,05.

	Brachidontes rodriguezii			
	gl	CM	F	PE (%)
Largo				
Tratamientos	2	0,44	2,11	9,40
Residual	6	0,21		
Alto				
Tratamientos	2	0,11	1,82	6,00
Residual	6	0,06		
Ancho				
Tratamientos	2	0,11	2,28*	6,03
Residual	6	0,05		

Tabla IV.4. Prueba t de Student mostrando los resultados de las tallas (largo, alto y ancho) del mitílido *Brachidontes purpuratus* a los doce meses de iniciado el experimento de competencia intra- e interespecífica, utilizando diferentes densidades de mejillines. PE = porcentaje del poder estadístico de la prueba. Valores en negro indican diferencias significativas entre medias (p < 0,05).

	Brachidontes purpuratus		
	t	p	PE (%)
Largo	-2,54	0,06	52,6
Alto	-1,95	0,12	36,5
Ancho	-3,15	**0,03**	81,3

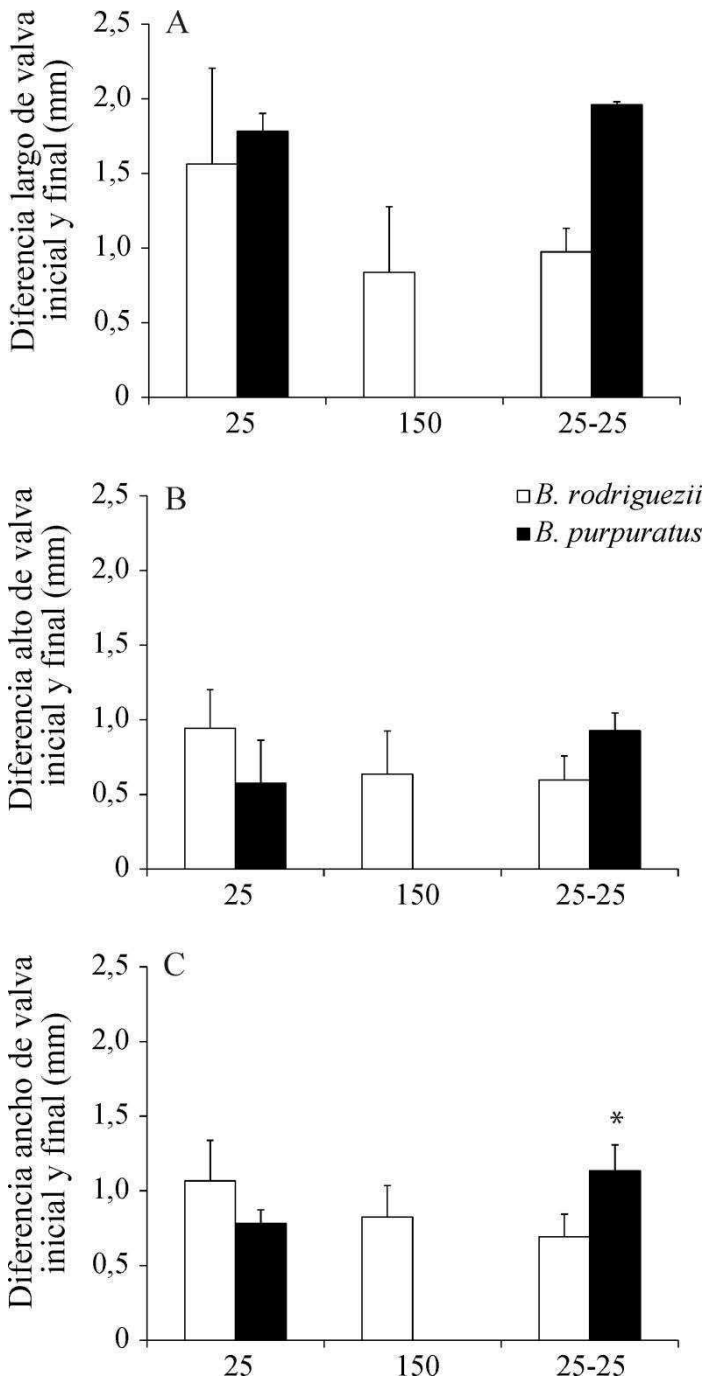

Figura IV.3. Promedio de la diferencia entre tallas iniciales y finales (mm ± DS) de las dos especies de mitílidos *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* con diferentes densidades de individuos (25, 150 y 25-25) en placas de 10 x 10 cm en el intermareal rocoso de La Lobería. A) largo de valvas. B) alto de valvas. C) ancho de valvas. *Diferencias significativas.

El porcentaje de mortalidad en el tratamiento con 150 *B. rodriguezii* fue un 62 % mayor que en el tratamiento con 25 *B. rodriguezii* - 25 *B. purpuratus* y un 52 % mayor que en el tratamiento con 25 *B. rodriguezii*, sin embargo no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, CM = 136,33; $F_{2, 6} = 3,80$; $p > 0,05$; PE = 100 %). El porcentaje de mortalidad promedio de *B. purpuratus* fue muy similar entre ambos tratamientos (Prueba t de Student = -0,005; $p > 0,05$; PE = 5 %, Fig. IV.4).

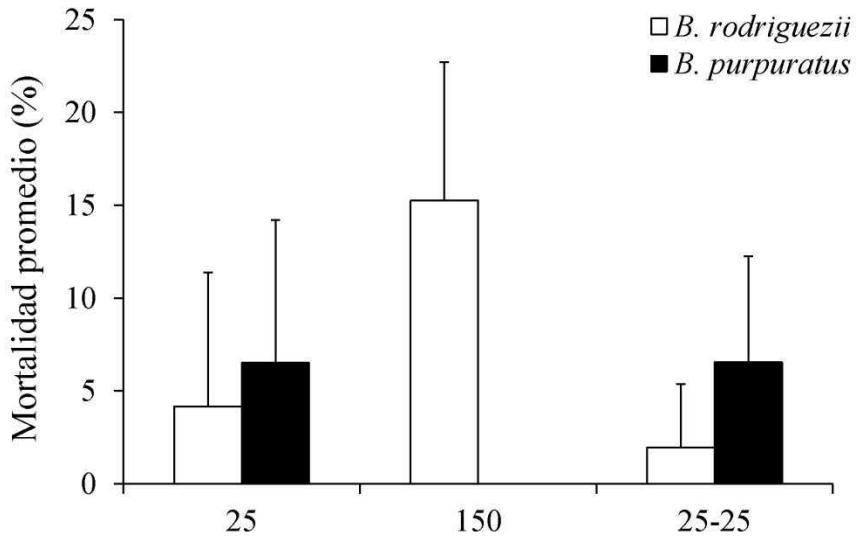

Figura IV.4. Porcentaje de mortalidad promedio (% ± DS) de las dos especies de mitílidos *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* con diferentes densidades de individuos (25, 150 y 25-25) en placas de 10 x 10 cm, en el intermareal rocoso de La Lobería.

DISCUSION

El aumento en la densidad de individuos reduce la supervivencia de coespecíficos (Bertness 1989, Boaventura *et al.* 2002, Iveša *et al*. 2010), siendo además dependiente del ambiente en el cual se encuentran las especies (Bertness 1989, Firth y Crowe 2010). En este estudio, a los seis meses de iniciado el experimento los resultados entre las tallas iniciales y finales de los mitílidos no presentaron diferencias entre tratamientos,

pudiendo concluir que dicho tiempo no fue suficiente para observar patrones de competencia entre los mitílidos del intermareal medio de La Lobería. En el experimento de un año de duración, si bien se observaron variaciones por competencia entre especies, no se pudieron realizar comparaciones de tallas entre sitios y con uno de los tratamientos (150 *Brachidontes rodriguezii* - 25 *Brachidontes purpuratus*) debido a la pérdida de réplicas.

Estudiar el error de Tipo II y especialmente el poder de la prueba es muy importante, ya que representa la probabilidad correcta de rechazar la hipótesis nula cuando es falsa (Underwood 1997, Zar 2010), siendo el nivel mínimo aceptado como un poder de la prueba adecuado del 80 % (Tosta 2013). El poder estadístico fue bajo en casi todos los análisis haciendo que los resultados sean poco confiables a la hora de rechazar la hipótesis nula. La pérdida de placas e individuos dentro de las mismas pueden haber sido las causantes de conclusiones imprecisas. Solo la mortalidad de *B. rodriguezii* y el ancho de *B. purpuratus* mostraron un poder de la prueba con un valor adecuado para la interpretación de resultados (100 % y 81 % respectivamente).

La población del mitílido *B. rodriguezii* en el experimento de un año de duración, mostró una tendencia a disminuir el largo, alto y ancho al aumentar la densidad de individuos. Una alta densidad poblacional podría facilitar la supervivencia a través de la amortiguación frente a los disturbios físicos y biológicos, pero teniendo como consecuencia una lenta tasa de crecimiento, la cual resultaría en una disminución en las interacciones denso-dependientes (Bertness 1989), haciendo que la población de *B. rodriguezii* sea abundante pero presente una disminución en sus tallas. Al incluir la misma cantidad de individuos de ambas especies a las placas experimentales, se observó una disminución en el alto y ancho de *B. rodriguezii*, y un aumento en el alto y ancho de *B. purpuratus* aunque solo el ancho de *B. purpuratus* presentó diferencias significativas.

Parecería que el crecimiento de *B. purpuratus* se ve beneficiado por la presencia de *B. rodriguezii*. Un patrón similar fue observado en la costa sur de Sudáfrica donde el mitílido *Perna perna* aumentó la supervivencia de *Mytilus galloprovincialis* en el nivel bajo del intermareal, generándole protección contra la acción del oleaje (Rius y McQuaid 2006). La presencia del mitílido *B. rodriguezii* en La Lobería podría ser una variable importante para el mantenimiento de la población de *B. purpuratus* ya que si no estuviese presente, la misma podría verse afectada en su crecimiento y como consecuencia en sus funciones biológicas debido a una disminución en la tolerancia fisiológica de los individuos a los cambios en las condiciones abióticas (por ejemplo, temperatura) hacia su límite de distribución.

Este estudio se realizó cercano al límite de distribución de *B. purpuratus*. En el intermareal rocoso de La Lobería, la densidad natural de adultos de *B. rodriguezii* es mayor que *B. purpuratus* (Arribas *et al.* 2013). Esta diferencia en las densidades de los mitílidos, podría deberse a condiciones climáticas, competencia por alimento disponible y/o reclutamiento (Rius y McQuaid 2006, Firth y Crowe 2010). Las variables físicas de los frentes marinos (Acha *et al*. 2004) modulan el rango de distribución de los mitílidos, ya que *B. rodriguezii* está restringido a la región biogeográfica templado-cálidas (Balech y Ehrlich 2008), mientras que *B. purpuratus* ocurre en la región templado-frías (Adami *et al*. 2013). La densidad de los mitílidos *Brachidontes* spp. cambia con la latitud, siendo *B. purpuratus* menos abundante hacia el límite norte de su distribución (Ringuelet *et al.* 1962, Adami *et al.* 2013, Arribas *et al.* 2013, Trovant *et al.* 2013). Interacciones competitivas podrían estar involucrada en la reducción de la abundancia de especies en su límite de distribución geográfica (Boaventura *et al.* 2002). Al examinar las tallas cerca del límite de distribución de *B. purpuratus* se esperaría que *B. rodriguezii* sea un competidor superior a *B. purpuratus*. Sin embargo no se vieron

efectos negativos de *B. rodriguezii* sobre *B. purpuratus* sino que, contrariamente, se vio un incremento en el ancho de las valvas. Por lo tanto se podría pensar que no es la competencia lo que está afectando a la baja densidad poblacional del mitílido *B. purpuratus* sino que quizás una baja abundancia de larvas en la columna de agua o un bajo asentamiento en la costa regulado por variaciones ambientales.

La competencia intra- e interespecífica es la responsable del incremento en la mortalidad de individuos al encontrarse las poblaciones en altas densidades (Bertness 1989, Boaventura *et al.* 2002). En este estudio, se observó una tendencia al incremento en el porcentaje de mortalidad al aumentar la densidad de *B. rodriguezii*. Si bien el poder de la prueba en la mortalidad de *B. rodriguezii* fue el máximo posible, las medias observadas fueron muy diferentes, presentando una gran variabilidad entre réplicas (Fig. IV.4). La pérdida de individuos dentro de las placas fue muy variable en el tratamiento de 150 *B. rodriguezii* siendo uno de los factores que podría haber afectado la varianza dentro del grupo. La presencia de ambas especies no estaría ejerciendo presión en la supervivencia de la otra especie y dicha mortalidad podría estar causada por factores externos. La heterogeneidad del ambiente (*e.g.* mayor concentración de algas y/o sedimento), o una colmatación de las mallas colocadas para el mantenimiento de los mitílidos en las placas podrían haber generado la mortalidad de los individuos.

Debido al bajo número de réplicas en los tratamientos, las conclusiones de este trabajo son solo preliminares y constituyen un punto de partida para realizar experimentos con mayor cantidad de réplicas y con estructuras que puedan permanecer durante 12 meses o más frente a las condiciones ambientales del intermareal rocoso. Los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que la presencia de *B. rodriguezii* generó un aumento en el crecimiento de *B. purpuratus*, y la densidad poblacional de ambas especies parecería estar reguladas por mecanismos como el arribo de larvas a la costa o

condiciones locales en los intermareales que benefician a una especies más que otra (Boaventura *et al.* 2002). *B. purpuratus* alcanza su límite norte de distribución quizás por condiciones ambientales desfavorables, generando que el efecto de competencia de *B. purpuratus* sobre *B. rodriguezii* sea débil al encontrarse *B. rodr*iguezii en altas densidades, haciendo posible la coexistencia.

CAPÍTULO V

Estudio del intermareal rocoso en el hemisferio norte y su relación con la exposición al oleaje

Una versión de este capítulo ha sido publicada: Lorena P. Arribas, Luigia Donnarumma, M. Gabriela Palomo, Ricardo A. Scrosati (2014) Intertidal mussels as ecosystem engineers: their associated invertebrate biodiversity under contrasting wave exposures. Marine Biodiversity, doi 10.1007/s12526-014-0201-z

Resumen

Los ingenieros ecosistémicos son organismos que modulan las características físico-químicas del ambiente. Los mitílidos juegan un papel importante como bioingenieros, ya que generan un aumento en la riqueza de especies debido a la estructura compleja de sus matrices, siendo importantes en el mantenimiento de individuos a diferentes escalas. Este estudio tuvo como objetivos describir las especies que acompañan las matrices naturales de mejillones en la costa del Atlántico noroeste, e investigar cómo la exposición al oleaje afecta la fauna acompañante. Como una posible explicación complementaria de las diferencias en la composición de especies asociadas a los mitílidos en los diferentes niveles de exposición, se analizaron las características de los mejillones (densidad, talla, edad y biomasa). Para realizar comparaciones con el hemisferio sur, se analizaron las especies acompañantes en las matrices de mitílidos en áreas expuestas al oleaje en el Atlántico suroeste. Para poner a prueba si la exposición al oleaje tiene una relación con los invertebrados asociados, tres localidades protegidas y tres expuestas se muestrearon a lo largo de 350 km en la región del Atlántico noroeste. La diversidad, el número de especies, y la abundancia de individuos se calcularon para cada unidad de muestreo. En el hemisferio norte, se identificaron 50 taxones dentro de bancos de mejillones, siendo el taxón más abundante Tubificidae (Oligochaeta). El número de especies fue mayor en las zonas expuestas y la biomasa de los mejillones fue mayor en lugares protegidos. El hemisferio norte y el hemisferio sur presentaron valores similares en el número de especies y abundancia de individuos, mostrando un aumento de especies hacia los polos. Este estudio mostró que los ingenieros ecosistémicos, albergaban una abundante y diversa fauna asociada a sus matrices.

INTRODUCCIÓN

El término biodiversidad es un atributo de un área y particularmente se refiere a la variedad y abundancia de los organismos, y a los procesos que mantienen esta variabilidad (DeLong 1996 según Swingland 2001, Terlizzi y Schiel 2009). La biodiversidad tiene en cuenta aspectos como la diversidad de especies y el número de especies (Swingland 2001, Magurran 2004). La diversidad de especies, en una comunidad, es una medida de la probabilidad de seleccionar al azar dos individuos pertenecientes a diferentes especies (Scrosati *et al.* 2011). Por lo tanto, la diversidad de especies se ve afectada por dos propiedades de las comunidades: la riqueza de especies (el número de especies en una comunidad) y el grado de similitud de la abundancia entre especies (Krebs 1999). La diversidad y la riqueza de especies son características vinculadas con la estabilidad, la invasión y el funcionamiento de los ecosistemas naturales (Lodge 1993, Cohen y Carlton 1998, McCann 2000, Hooper *et al.* 2005). Otro término importante en ecología es la composición de especies, la cual es una medida combinada de la identidad y la abundancia de las especies en una comunidad. La composición y abundancia de especies son modificadas por las condiciones biogeográficas y la estructura del hábitat (McQuaid y Branch 1985, O'Connor y Crowe 2007, Heaven y Scrosati 2008).

La diversidad de especies puede ser controlada por organismos capaces de modular las fuerzas ambientales (Badano y Cavieres 2006). Los ingenieros ecosistémicos son organismos que directa o indirectamente controlan la disponibilidad de recursos para otros organismos, modificando o incluso mediante la creación de hábitats que pueden tener efectos positivos o negativos sobre otras especies (Jones *et al*. 1994). Comparando hábitats con presencia de ingenieros ecosistémicos y sin ellos, los impactos de la

ingeniería tienden a aumentar la complejidad del hábitat, conduciendo a una mayor diversidad en la comunidad (Jones *et al*. 1997, Borthagaray y Carranza 2007).

Los mejillones son componentes comunes de la comunidad del intermareal rocoso y forman densas agregaciones en muchas partes del mundo (Menge 1976, Tsuchiya y Nishihira 1985, Seed y Suchanek 1992, Seed 1996). Los mejillones juegan un papel importante como ingenieros de ecosistema mediante el aumento de la complejidad y la heterogeneidad de los hábitats (Commito y Rusignuolo 2000), a través de la densa acumulación de mejillones vivos, valvas muertas y una compleja red de bisos, que entrampan sedimentos, partículas orgánicas (Ricciardi *et al*. 1997, Crooks y Khim 1999) y retienen humedad (Seed 1969, Suchanek 1992, Montalto y Ezcurra de Drago 2003). Además, tales bioingenieros facilitan el establecimiento y el mantenimiento de comunidades de invertebrados proporcionando refugio para la fauna móvil (Seed 1996, Borthagaray y Carranza 2007), protección contra los depredadores (Witman 1985) y biodepósitos para la fauna asociada (Thiel y Ullrich 2002).

La biodiversidad cumple un rol importante en el control de las funciones y estabilidad del ecosistema. En los últimos años se ha prestado atención a la reducción en la diversidad que está ocurriendo a nivel global, pudiendo generar consecuencias en funciones importantes como la captura de carbono en condiciones de altas concentraciones de dióxido de carbono atmosférico (Singh 2002). Especies como los mejillones albergan una alta diversidad entre sus intersticios por lo que es muy importante el estudio de estos ensambles a altas latitudes, ya que una gran cantidad de especies no pueden sobrevivir a las condiciones extremas de dichas latitudes sin la protección que ofrecen las matrices de los mitílidos (Bertness 2007, Silliman *et al.* 2011). Por ejemplo, en la comunidad del intermareal rocoso del Atlántico sudoeste, Silliman *et al*. (2011) encontró que 43 especies están obligados a vivir dentro de las

matrices de mitílidos en busca de protección. Suchanek (1992) en el Pacifico noreste, documentó una biodiversidad extrema (300 especies incluyendo algas, invertebrados y vertebrados) asociada a matrices de *Mytilus californianus*. Bustamante y Branch (1996) encontraron 231 taxones en el intermareal (incluyendo algas e invertebrados) en la costa del sur de África. En la costa del noroeste Atlántico varios trabajos han investigado las características de los mejillones (Hunt y Scheibling 1996, 2001, Lauzon-Guay *et al*. 2005, Tam y Scrosati 2013), sin embargo solo un estudio parece haber documentado la fauna viviendo en los bancos de mejillones del Atlántico noroeste (Murray *et al*. 2007). Dicho estudio reportó solo 15 especies, probablemente como resultado de una cobertura geográfica limitada (dos sitios abarcando 15 km) y la uniformidad de las condiciones del hábitat analizado (costas protegidas).

En las costas rocosas, las comunidades biológicas están fuertemente influenciadas por la exposición al oleaje (McQuaid y Branch 1985, Alvarado y Castilla 1996, Hammond y Gritffin 2004, Tam y Scrosati 2013). Las características de los mejillones y la composición de especies han mostrado diferencias entre los niveles de exposición (Bustamante y Branch 1996, Tam y Scrosati 2013). En el intermareal rocoso, algunas especies de filtradores (*e.g.* hidrozoos *Clava multicornis*) son susceptibles al daño ocasionado por el impacto de las olas, generando una posible explicación de por qué algunas especies son más abundantes en las costas protegidas que en las costas expuestas a la acción del oleaje (Rossi *et al*. 2000). Para otras especies de filtradores, como mitílidos y cirripedios, las condiciones físicas en áreas expuestas en general los benefician, ya que el movimiento del agua aumenta el suministro de alimento (Menge y Sutherland 1976, McQuaid y Lindsay 2007). Las costas expuestas al oleaje además de recibir mayor alimento reciben mayores flujos de larvas que las costas protegidas (Gaines y Bertness 1993, Bertness *et al*. 2006) generando comunidades más diversas.

Por lo tanto, el conocimiento de la diversidad de las especies y cómo estas especies están relacionadas con diferentes niveles de exposición en el intermareal rocoso es importante para anticipar las posibles consecuencias de los cambios a escala regional (*e.g* el cambio climático) en la comunidad local (Helmuth *et al*. 2006). El principal objetivo de este trabajo fue describir la diversidad de especies asociadas a los bancos de mejillones, a lo largo de 350 kilómetros de intermareal rocoso en la costa del Atlántico noroeste, y predecir cómo la diversidad de especies, número de especies y abundancia de individuos de la fauna asociada al mejillón cambia en dos niveles de exposición al oleaje, protegido y expuesto. Se puso a prueba la hipótesis de que la diversidad, número y abundancia de la fauna asociada, así como la composición de invertebrados, será diferente entre los hábitats expuestos y protegido. El ingeniero ecosistémico *Mytilus* spp. es altamente dependiente del entorno físico en el cual ocurre (Bertness *et al*. 1999). Algunos trabajos han investigado las diferencias en las características de los mejillones entre niveles de exposición al oleaje (Alvarado y Castilla 1996, O'Connor 2010) encontrando una dominancia de individuos más pequeños, jóvenes y mayores abundancias en costas expuestas (Alunno-Bruscia *et al*. 2000, Tam y Scrosati 2013). Dichas diferencias podrían ser las causantes de las variaciones en las especies asociadas por lo tanto se plantea como una hipótesis complementaria que la estructura de los mejillones va a presentar diferencias entre los niveles de exposición al oleaje y que dichos cambios podrían producir fluctuaciones en la biodiversidad asociada. Varios estudios han planteado una disminución de especies desde el ecuador hacia los polos y que dicha disminución de especies presenta una distribución asimétrica, siendo más abrupto hacia el hemisferio norte (ver Chown *et al.* 2004). Los animales sésiles como los mitílidos son comunes en las costas rocosas templadas de todo el mundo (Kotta y Witman 2009) y albergan una gran cantidad de especies infaunales, por lo que

intermareales expuestos a condiciones oceanográficas-atmosféricas parecidas podrían presentar una fauna comparable. Se puso a prueba la hipótesis que el número de especies y la abundancia de individuos, que habitan entre los intersticios de los mitílidos en los intermareales del hemisferio norte y el hemisferio sur a similar latitud, presentarán valores semejantes.

METODOLOGÍA

Diseño experimental

El estudio se llevó a cabo a lo largo de la costa atlántica de Canadá desde 45° 10' N - 61° 21' O hasta 43° 49' N - 64° 50' O. En estos intermareales rocosos están presentes dos especies de mejillones, el mejillón azul *Mytilus edulis* y el mejillón de bahía *Mytilus trossulus* (Tam y Scrosati 2011, 2013). Los mismos son morfológicamente muy similares e imposible de clasificar en condiciones de campo (Pedersen 1991); debido a su difícil identificación, consideramos a los mejillones como un conjunto uniforme genérico, sin distinguir entre las especies (en adelante *Mytilus* spp.).

Para analizar el número de especies que viven entre los intersticios de los mejillones y poner a prueba si las características de las matrices de mejillones e invertebrados asociados tienen una relación con el nivel de exposición, se muestrearon seis costas rocosas, tres costas expuestas al oleaje (sitios que enfrentan por completo el mar abierto) y tres costas protegidas (aguas abiertas no visibles, tierra enfrentada visible a una distancia de unos pocos a cientos de miles de metros) a lo largo de 350 km de la costa de Nueva Escocia. Se eligió el intermareal medio, ya que en las costas del Atlántico noroeste, los bivalvos intermareales se encuentran en mayor abundancia en el

nivel medio y bajo de la zona intermareal (Bertness 2007). Las localidades muestreadas en áreas protegidas de la acción del oleaje fueron: Tor Bay norte (en adelante TN, 45° 11’ 18,05’’ N - 61° 21’ 17,47’’ O), Halifax norte (en adelante HN, 44° 39’ 6,53’’ N - 63° 34’ 25,43’’ O) y Halifax central (en adelante HC, 44° 38’ 53,45’’ N - 63° 34’ 13,09’’ O), y las localidades expuestas al oleaje fueron Tor Bay sur (en adelante TS, 45° 10’ 58,42’’ N - 61° 21’ 11,73’’ O), Halifax sur (en adelante HS, 44° 26’ 50,54’’ N - 63° 37’ 19,97’’ O) y Kejimkujik (en adelante KK, 43° 49’ 7,01’’ N - 64° 50’ 5,09’’ O, Fig. V.1).

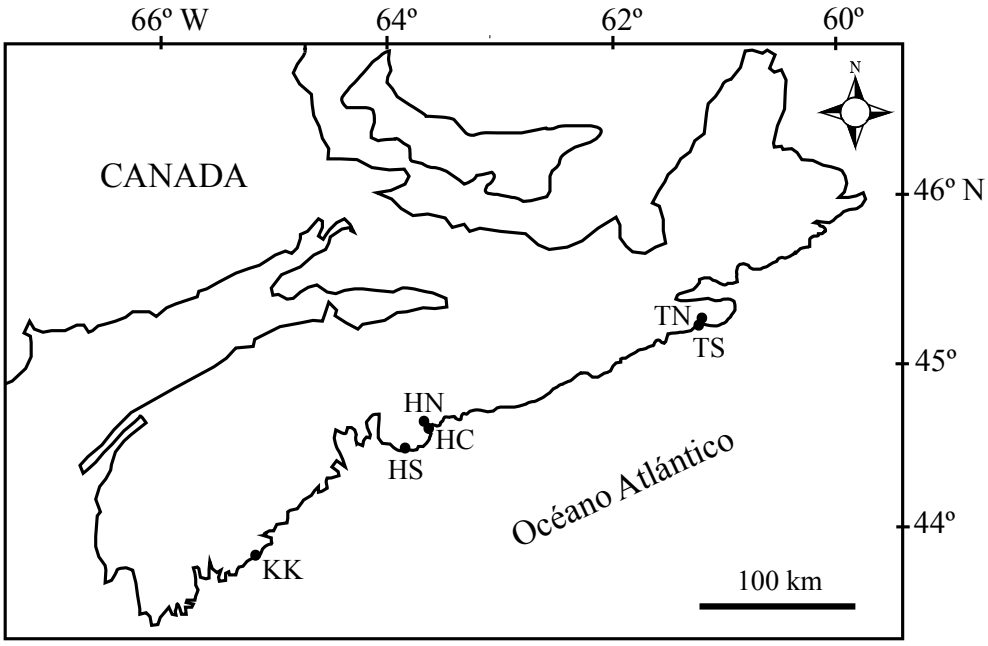

Figura V.1. Mapa del área de estudio. Localidades protegidas: TN: Tor Bay norte, HN: Halifax norte y HC: Halifax central; Localidades expuestas, TS: Tor Bay sur, HS: Halifax sur y KK: Kejimkujik.

En cada localidad del Atlántico noroeste se tomaron 15 réplicas. Las muestras fueron tomadas raspando áreas aleatorias de 10 x 10 cm con una cobertura del 100% de mejillones (Fig. V.2). Los organismos (> 0,5 mm) se identificaron, contaron y se almacenaron en etanol al 96%. Todos los organismos fueron identificados hasta el nivel

taxonómico más bajo posible utilizando un microscopio estereoscópico. La diversidad de especies (Shannon), número de especies y abundancia de individuos totales, se calcularon para cada unidad de muestreo. Para la identificación de las especies se utilizaron guías de campo (Knopf 1981, Gibson 2003) y una clave taxonómica (Pollock 1998).

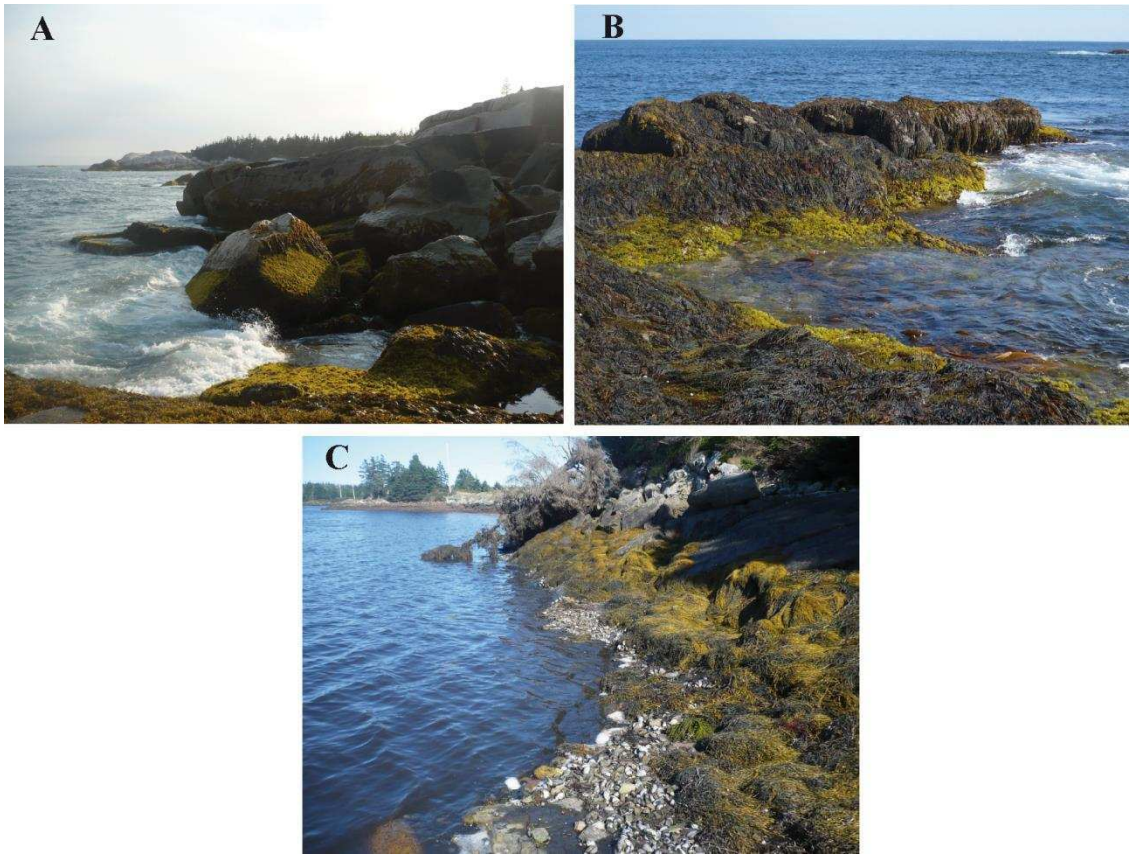

Figura V.2. Algunas de las localidades muestreadas en la costa atlántica de Canadá. A) Halifax sur, B) Kejimkujik, C) Tor Bay norte.

Como una posible explicación complementaria de las diferencias en la composición de las especies asociados a los mejillones entre los diferentes niveles de exposición, se analizaron las características poblacionales de los mejillones (densidad, talla, edad y biomasa). Todos los mejillones recolectados fueron contados para calcular la densidad (individuos dm^{-2}) y pesados para calcular la biomasa (g dm^{-2}). La longitud de la valva

(mm) y la edad (años, establecido como las líneas de crecimiento) se midieron en cincuenta mejillones tomados al azar en cada réplica. La longitud total (distancia entre el umbo y el extremo posterior de la valva) se midió utilizando un calibre.

Comparación entre hemisferios

En el hemisferio sur, las localidades expuestas al oleaje muestreadas fueron: La Lobería (41° 9' 19,32'' S - 63° 7' 26,24'' O, en adelante LO), Playa Los Suecos (41° 40' 6,52'' S - 65° 1' 33,3'' O, en adelante PS) y Punta Colorada (41° 42' 7,20'' S - 65° 1' 22,65'' O, Fig. 1). Cada localidad del hemisferio sur incluyó 8 réplicas raspando áreas de 10 cm de diámetro con un cilindro. Las réplicas tomadas en el hemisferio norte (n = 15) y en el hemisferio sur (n = 8) se expresaron en un área de 100 cm^2. Se calculó el número de especies y la abundancia de individuos para cada unidad muestreal. Los organismos (> 0,5 mm) se identificaron, contaron y se almacenaron en etanol al 96%.

Análisis de datos

Se evaluó el efecto de la exposición al oleaje sobre la diversidad, número de especies, abundancia de individuos, y sobre las características de los mejillones (densidad, talla, edad y biomasa) a través de una prueba de ANOVA anidado de dos vías, con las localidades (3 niveles) anidados en la exposición al oleaje (2 niveles, fijos), realizado separadamente para cada parámetro. La heterogeneidad de las varianzas se comprobó mediante la prueba de Cochran, y los datos fueron transformados cuando fue necesario (Underwood 1997). Comparaciones a posteriori se realizaron con un análisis SNK (Student-Newman–Keuls). Cuando la homogeneidad de las varianzas no se pudo

lograr mediante ninguna transformación, se analizaron los datos igualmente, ya que la prueba de ANOVA es robusta contra la violación de supuestos cuando hay muchas repeticiones independiente y el tamaño muestreal es igual (Underwood 1997). Se recomienda un enfoque prudente en la interpretación de estos resultados, considerando un valor significativo de $p < 0,01$.

Se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), usando pares de similitud Bray-Curtis (Bray y Curtis 1957), con el objetivo de observar diferencias en la composición de las especies asociadas a mejillones en el intermareal medio, entre los niveles de exposición. A continuación, se realizó un análisis de similitudes de una vía (ANOSIM, Clarke 1993), para probar las diferencias entre los niveles de exposición al oleaje. Una transformación log (x + 1) se aplicó en la técnica de la ordenación nMDS y en el análisis ANOSIM para reducir el efecto de los grupos dominantes en las muestras. Además, se realizó un análisis de los porcentajes de similitud (SIMPER, Clarke 1993) para cada nivel de exposición. SIMPER identifica las especies que contribuyen en mayor grado a la disparidad entre los niveles por desagregar las similitudes Bray-Curtis entre las muestras.

Comparación entre hemisferios

Para analizar las diferencias en el número de especies y abundancia de individuos entre hemisferios se realizó un ANOVA anidado desbalanceado con las localidades (3 niveles) anidados en los hemisferios (2 niveles, fijos). Se realizó una transformación raíz cuadrada (x + 1) a los datos de abundancia de individuos para alcanzar la homogeneidad de varianzas.

RESULTADOS

Hemisferio norte

Dentro de los bancos de mejillones se identificaron en total 50 taxones, pertenecientes a 7 phyla. El máximo número de ejemplares compartidos se halló en 2 phyla, Mollusca (26 %) y Arthropoda (24 %), sin embargo el taxón más abundante fue el oligoqueto Tubificidae, seguido por el cirripedio *Semibalanus balanoides*, los cuales fueron abundantes en las costas expuestas, así como el ácaro Halacaridae sp.1 que sólo se encontró presente en costas expuestas (Tabla V.1). Las especies del phylum Platyhelminthes fueron encontradas solamente en hábitats expuestos y las especies de los phyla Bryozoa, Chordata y Echinodermata sólo se encontraron en las costas protegidas del oleaje.

Tabla V.1. Lista de especies y promedio de individuos dm^{-2} ± EE de la fauna asociada a las matrices de mejillones en hábitats protegidos y expuestos (45 réplicas en cada nivel de exposición).

Taxa	Protegido (Media ± EE)	Expuesto (Media ± EE)
Annelida		
Cirratulus cirratus (Müller)	-	0,02 ± 0,02
Eulalia viridis (Linnaeus)	0,02 ± 0,02	0,16 ± 0,07
Fabricia sabella (Ehrenberg)	-	0,02 ± 0,02
Lepidonotus squamatus (Linnaeus)	-	0,02 ± 0,02
Nereis sp.	-	0,02 ± 0,02
Phyllodoce sp.	-	0,07 ± 0,04
Spionidae	0,11 ± 0,11	-
Spirorbis sp.	0,67 ± 0,58	-
Tubificidae sp.1	39,80 ± 10,44	84,27 ± 7,75
Arthropoda		
Apohyale prevostii (Milne-Edwards)	0,24 ± 0,10	1,53 ± 0,44
Caprella linearis (Linnaeus)	0,02 ± 0,02	-
Carcinus maenas (Linnaeus)	0,24 ± 0,07	-
Cerapus tubularis Say	0,02 ± 0,02	0,02 ± 0,02
Chironomidae larvae	-	2,78 ± 0,60
Copepoda	0,16 ± 0,11	0,47 ± 0,19
Gammarus finmarchicus Dahl	0,38 ± 0,17	-
Halacaridae sp.1	-	6,24 ± 2,51

Tabla V.1. (*continuación*)

Taxa	Protegido (Media ± EE)	Expuesto (Media ± EE)
Halacaridae sp.2	0,82 ± 0,29	2,58 ± 0,38
Jaera marina (Fabricius)	-	0,33 ± 0,11
Semibalanus balanoides (Linnaeus)	0,27 ± 0,11	19,82 ± 3,37
Unciola serrata Shoemaker	-	0,09 ± 0,05
Bryozoa		
Cryptosula pallasiana (Moll)	0,02 ± 0,02	-
Electra sp.	0,02 ± 0,02	-
Chordata		
Botryllus schlosseri (Pallas)	0,71 ± 0,39	-
Cnidaria		
Dynamena pumila (Linnaeus)	0,18 ± 0,06	0,18 ± 0,07
Hexacorallia sp.1	0,07 ± 0,05	-
Hexacorallia sp.2	-	0,02 ± 0,02
Laomedea sp.	-	0,04 ± 0,03
Sertularia cupressina Linnaeus	-	0,02 ± 0,02
Echinodermata		
Asterias rubens Linnaeus	0,07 ± 0,04	-
Mollusca		
Anomia simplex d'Orbigny	1,00 ± 0,72	0,04 ± 0,03
Crepidula fornicata (Linnaeus)	0,22 ± 0,16	-
Crepidula convexa Say	0,09 ± 0,05	-
Hiatella arctica (Linnaeus)	0,09 ± 0,05	0,47 ± 0,15
Lasaea adansoni (Gmelin)	-	4,00 ± 1,51
Littorina littorea (Linnaeus)	1,42 ± 0,34	0,04 ± 0,03
Littorina obtusata (Linnaeus)	0,02 ± 0,02	2,78 ± 0,54
Littorina saxatilis (Olivi)	-	4,96 ± 0,66
Nucella lapillus (Linnaeus)	-	2,18 ± 0,47
Odostomia sp.	0,09 ± 0,04	-
Onoba aculeus (Gould)	0,16 ± 0,06	0,07 ± 0,04
Opisthobranchia	0,02 ± 0,02	-
Testudinalia testudinalis (Müller)	1,13 ± 0,37	0,29 ± 0,17
Nematoda	4,78 ± 2,53	6,78 ± 1,72
Nemertea		
Amphiporus angulatus (Müller)	2,69 ± 0,54	4,00 ± 0,66
Tetrastemma candidum (Müller)	-	0,31 ± 0,13
sp.1	-	0,24 ± 0,08
Platyhelminthes		
Coronadena mutabilis (Verrill)	-	0,04 ± 0,04
Foviella affinis (Ørsted)	-	0,31 ± 0,12
Monoophorum sp.	-	0,07 ± 0,05

El número de especies fue mayor en las localidades expuestas al oleaje. La diversidad de especies y la abundancia de individuos no mostraron diferencias significativas entre niveles de exposición al oleaje (Tabla V.2). La diversidad de especies fue mayor en TN seguido por HN, y estas seguidas por HC; en las localidades expuestas TS y KK presentaron valores mayores que HS (Fig. V.3A). En las localidades protegidas el número de especies fue mayor en TN que en HN y HC; en las localidades expuestas fue superior en TS que en HS y KK (Fig. V.3B). La abundancia de individuos

en lugares protegidos fue mayor en HC que en TN y HN; no se encontraron diferencias significativas entre las localidades expuestas (Fig. V.3C).

Tabla V.2. ANOVA anidado poniendo a prueba los factores que gobiernan la diversidad de especies, número de especies, abundancia de individuos, densidad de mitílidos (ind. dm^{-2}), talla de mitílidos (mm), edad de mitílidos (años) y biomasa (g. dm^{-2}) en tres localidades protegidas y tres localidades expuestas al oleaje a lo largo de la costa noroeste del Atlántico. *p < 0,05; **p < 0,01; ***p < 0,001

	gl	CM	F
Diversidad de especies			
Exposición	1	5,05	2,49
Localidades (Exposición)	4	2,03	21,57***
Residual	84	0,09	
Número de especies [a]			
Exposición	1	31,39	49,23**
Localidades (Exposición)	4	0,64	4,11**
Residual	84	0,15	
Abundancia de individuos [b]			
Exposición	1	55,44	5,19
Localidades (Exposición)	4	10,67	29,55***
Residual	84	0,36	
Densidad de mitílidos [c]			
Exposición	1	2011522,50	3,06
Localidades (Exposición)	4	656340,45	54,14***
Residual	84	12123,84	
Talla de mitílidos [c]			
Exposición	1	6656,68	2,87
Localidades (Exposición)	4	2320,36	215,31***
Residual	84	10,77	
Edad de mitílidos [b]			
Exposición	1	3,59	2,32
Localidades (Exposición)	4	1,55	102,64***
Residual	84	0,01	
Biomasa de mitílidos [a]			
Exposición	1	855,37	18,14*
Localidades (Exposición)	4	47,16	25,71***
Residual	84	1,83	

[a] Transformación raíz cuadrada (x + 1) aplicada a la riqueza de especies y biomasa de mitílidos
[b] Transformación ln (x + 1) aplicada a la abundancia de especies y edad de mitílidos
[c] La varianza fue heterogénea en la densidad y talla de mitílidos (prueba de Cochran, p < 0,01)

La biomasa de mejillones fue mayor en los lugares protegidos (Tabla V.2, Fig. V.4D). La densidad, el tamaño, la edad y la biomasa de los mejillones mostraron diferencias entre las localidades (Tabla V.3, Fig. V.4).

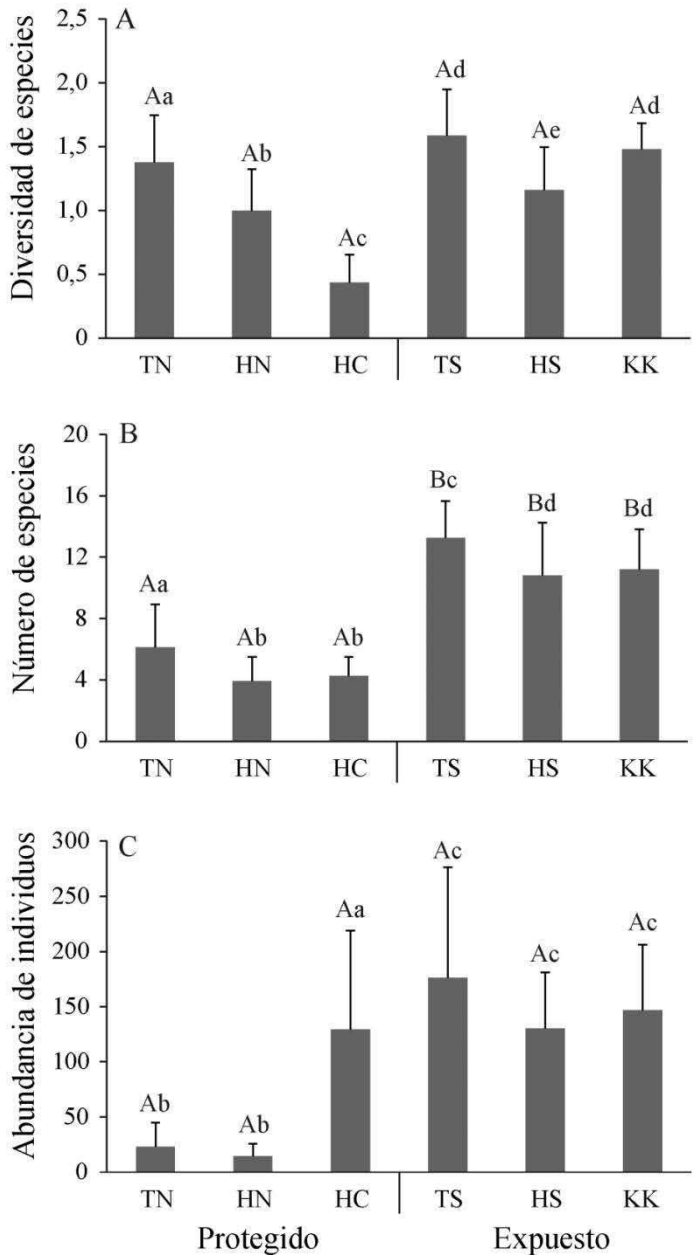

Figura V.3. Media (± EE) de A) diversidad de especies B) número de especies y C) abundancia de individuos en tres localidades en dos niveles de exposición al oleaje (ver abreviaturas Fig. V.1). Letras diferentes significan diferencias significativas; letras mayúsculas muestran diferencias a nivel de exposición y letras minúsculas muestran diferencias entre localidades anidadas en los niveles de exposición.

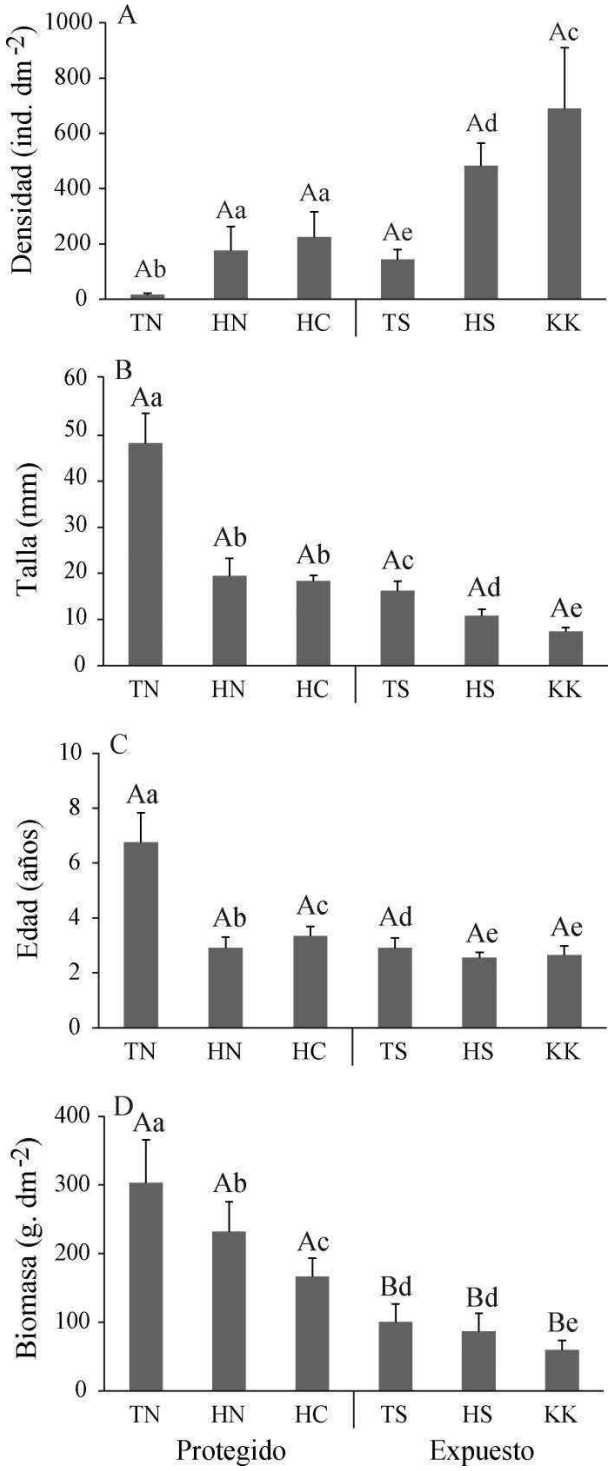

Figura V.4. Media (± EE) de A) densidad de mitílidos (ind. dm^{-2}) B) talla de mitílidos (mm) C) edad de mitílidos (años) y D) biomasa de mitílidos (g. dm^{-2}) entre localidades en dos niveles de exposición al oleaje (ver Fig. V.1). Letras diferentes significan diferencias significativas; letras mayúsculas muestran diferencias a nivel de exposición y letras minúsculas muestran diferencias entre localidades anidadas en los niveles de exposición.

Tabla V.3. Resultado del análisis SNK entre localidades (ver abreviaturas Fig. V.1).

	Protegido	Expuesto
Densidad de mitílidos	HN = HC > TN	KK > HS > TS
Talla de mitílidos	TN > HN = HC	TS > HS > KK
Edad de mitílidos	TN > HC > HN	TS > HS = KK
Biomasa de mitílidos	TN > HN > HC	TS = HS > KK

La ordenación nMDS reveló dos grupos de acuerdo a su nivel de exposición (Fig. V.5). En la prueba de ANOSIM de una vía, el coeficiente de similaridad Bray-Curtis confirmó tales separaciones, mostrando efectos significativos en la exposición al oleaje (R-valores = 0,48; $p < 0,001$), sugiriendo que el nivel de exposición influye en la composición de la comunidad.

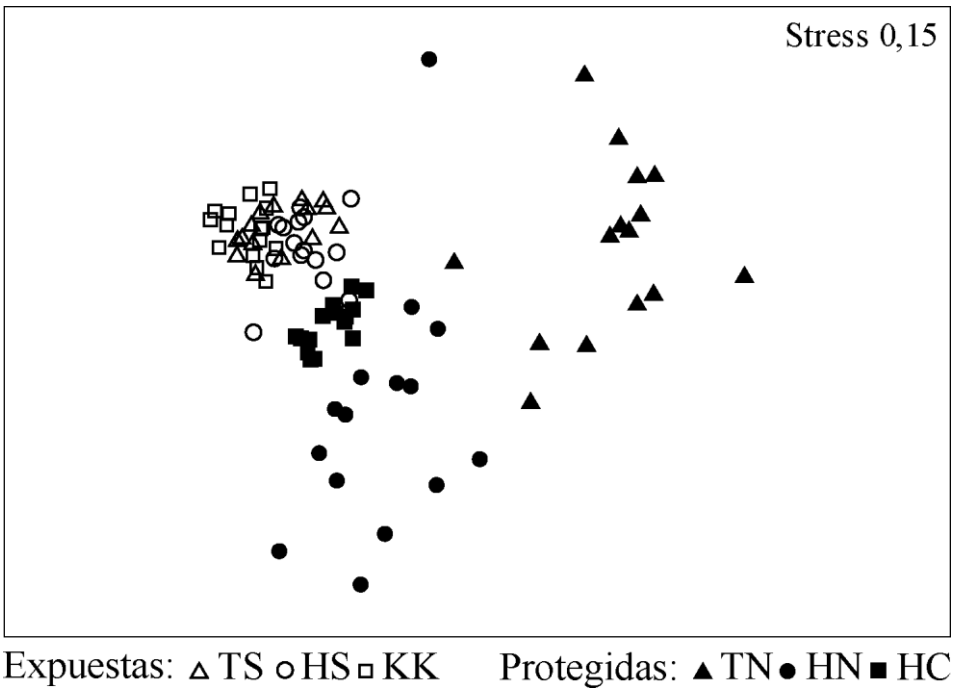

Figura V.5. Escalamiento multidimensional de ordenación no métrica bidimensional (nMDS) de las comunidades muestreadas en Nueva Escocia. Patrones en la composición de la comunidad se revelan sobre la base de las similitudes entre 15 réplicas muestreadas en tres localidades expuestos y tres protegidas (ver Fig. V.1).

El análisis SIMPER identificó las especies que caracterizaron los niveles de exposición (Tabla V.4) y las especies que más contribuyeron a las diferencias entre los niveles (Tabla V.5). La similitud promedio fue de 19% para el grupo de las localidades protegidas, y 55% para el grupo de localidades expuestas. La disimilitud promedio entre ambos grupos de exposición fue del 77%. Los oligoquetos Tubificidae consistentemente son los que más contribuyen a la similitud dentro de los grupos y a las diferencias entre los grupos. El cirripedio *S. balanoides* y el nemertino *Amphiporus angulatus* también fueron importantes contribuyentes a la similitud intra-grupo, disimilitud entre los grupos, o los dos (Tablas V.4 y V.5). El caracol *Littorina littorea* fue un importante contribuyente de la similitud entre grupos en las localidades protegidas (Tabla V.4).

Tabla V.4. Resumen de los resultados del análisis SIMPER de la costa de Nueva Escocia: abundancia media de las especies en cada grupo de exposición, su contribución (%) a la similitud dentro del grupo, y el total acumulado (%) de las contribuciones (80% de corte).

	Abundancia	Contribución	Acumulado
Exposición			
Protegido			
Tubificidae	39,80	62,59	62,59
Littorina littorea	1,42	11,44	74,03
Amphiporus angulatus	2,69	7,97	82,00
Expuesto			
Tubificidae	84,27	71,60	71,60
Semibalanus balanoides	19,82	10,66	82,25

Tabla V.5. Resumen de los resultados del análisis SIMPER de la costa de Nueva Escocia: abundancia media de especies discriminantes en cada grupo de exposición, su contribución (%) a la disimilitud entre los grupos, y el total acumulado (%) de las contribuciones (80% de corte).

	Abundancia		Contribución	Acumulado
Exposición	Protegido	Expuesto		
Tubificidae	39,80	84,27	49,17	49,17
Semibalanus balanoides	0,27	19,82	13,29	62,46
Nematoda	4,78	6,73	5,80	68,26
Littorina saxatilis	0	4,96	3,53	71,79
Halacaridae sp2	0	6,24	3,48	75,26
Littorina sp.	0	5,56	3,43	78,70
Amphiporus angulatus	2,69	4,00	2,82	81,51

Comparación entre hemisferios

En total 21 taxa fueron encontradas en las costas expuestas al oleaje del hemisferio sur. Las taxa más abundantes fueron Tanaidacea y el isópodo *Exosphaeroma* sp.. En las localidades expuestas del hemisferio norte 36 taxa fueron encontradas siendo las más abundantes los oligoquetos Tubificidae y el cirripedio *Semibalanus balanoides*.

El número de especies y abundancia de individuos entre el hemisferio norte y el hemisferio sur fueron similares (Tabla V.6). En el hemisferio sur el número de especies y la abundancia de individuos fueron menores en LO que en PS y PC. En el hemisferio norte el número de especies fue mayor en TS que en KK y HS (Fig. V.6).

Tabla V.6. ANOVA anidado desbalanceado poniendo a prueba los factores que gobiernan el número de especies y la abundancia de individuos en tres localidades expuestas al oleaje entre el hemisferio sur y norte. [a] Se aplicó una transformación de raíz cuadrada (x + 1) a la abundancia de individuos. *p < 0,01.

	gl	CM	F
Número de especies			
Hemisferios	1	130,51	5,04
Localidades (Exposición)	4	27,90	4,48*
Residual	63	6,22	
Abundancia de individuos [a]			
Hemisferios	1	153,36	6,15
Localidades (Exposición)	4	26,87	4,36*
Residual	63	6,16	

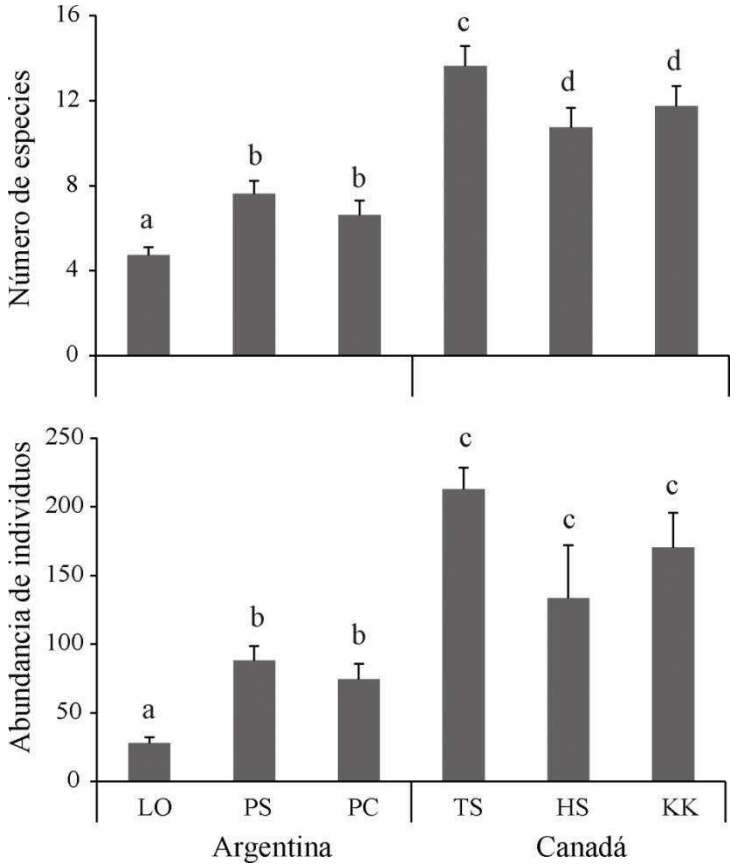

Figura V.6. Media (± EE) del número de especies y abundancia de individuos en tres localidades expuestas al oleaje de Argentina (Hemisferio sur) y tres localidades de Canadá (Hemisferio norte, ver abreviaturas Fig. 1 y Fig. V.1). Letras diferentes muestran diferencias significativas entre localidades.

DISCUSION

Los resultados de este trabajo muestras como la exposición a las olas tiene un impacto sobre los invertebrados asociados a los bancos de mejillones y sobre la biomasa de mejillones en sustratos duros. Los bancos de mejillones en la costa canadiense albergan una abundante y diversa fauna ya que en total se identificaron 50 taxones dentro de los bancos de mejillones.

La abundancia y distribución de cada especie está limitada por la combinación de variables ambientales y bióticas que determinan el nicho multidimensional (Brown 1984, Menge 1995, Badano y Cavieres 2006). En este estudio, el número de especies mostró diferencias entre los niveles de exposición al oleaje. En las costas expuestas, el mayor arribo de larvas hacia el intermareal debido al gran flujo de agua, sumado a un aumento en el suministro de alimento, generaría un incremento de especies asociadas al mejillón en comparación con las costas protegidas. Otros estudios han encontrado patrones similares, por ejemplo en Nueva Inglaterra, los hábitats expuestos a altos flujos tienen una alta cantidad de larvas y alimento, y bajas tasas de depredación dado que la acción de las olas disminuye la eficiencia de los depredadores (Menge 1976, Menge y Sutherland 1987, Etter 1989, Tam y Scrosati 2013), contrariamente a lo que sucede en las costas protegidas donde la poca entrega de larvas, acompañada de una intensa depredación conduce a un intermareal pobre en fauna (Leonard *et al.* 1998, Bertness *et al.* 2006). En la costas protegidas de Canadá los depredadores más importantes son el cangrejo verde *Carcinus maenas* y la estrella de mar *Asterias rubens* (Boudreau y Hamilton 2012, Tam y Scrosati 2013).

La diversidad, número de especies y la abundancia de individuos mostraron diferencias entre localidades en cada nivel de exposición. Lugares protegidos como HN

y HC, presentes en el interior del puerto de Halifax, podrían estar influenciados por el impacto antropogénico, generando un aumento en nutrientes inorgánicos, la eutrofización de las aguas superficiales, y en consecuencia la proliferación de algas, y la disminución de oxígeno. Estos cambios en el hábitat ocasionan que muchas de las especies comunes en los intermareales rocosos no puedan sobrevivir (Elías *et al.* 2009); al mismo tiempo, podría estar aumentando la abundancia de algunas especies tolerantes a esas condiciones. Por ejemplo especies como el cangrejo *Carcinus maenas* se encontró solo en las localidades HN y HC, mientras que *Anomia simplex* y *Testudinalia testudinalis* estuvieron presentes en todas las localidades excepto las del interior del puerto de Halifax. Las localidades expuestas (TS, HS y KK), están situadas en zonas alejadas de ciudades, los resultados sugieren que las diferencias encontradas en el número de especies y abundancia de individuos entre ellas podrían ser debido a condiciones ambientales espaciales que influyen en la fauna de la comunidad, como factores hidrodinámicos afectando el arribo de propágulos e interacciones bióticas como competencia o predación (Connell 2009, Kotta y Witman 2009).

La composición de la comunidad varía en función de la exposición al oleaje. Las especies que más contribuyeron a estas diferencias fueron el oligoqueto Tubificidae, el caracol *Littorina littorea* y el cirripedio *Semibalanus balanoides*. La gran abundancia de carroñeros Tubificidae encontrados en hábitats expuestos, parece estar beneficiado por los depósitos acumulados en los bancos de mejillones; por otro lado, también en las áreas expuestas el filtrador sésil *S. balanoides* es más abundante que en las costas protegidas, posiblemente debido a un aumento en la mezcla de agua y como consecuencia mayor oferta de partículas en suspensión para esta especie filtradora (Crowe *et al.* 2004, O'Connor y Crowe 2007). En las áreas protegidas aumenta la abundancia del caracol pastoreador móvil, *L. littorea*. En ambientes menos severos los

depredadores son más efectivos (Petraitis 1987), por lo cual tienden a ser más abundantes que en áreas expuestas, donde su actividad de alimentación se ve reducida (Menge y Sutherland 1987, Heaven y Scrosati 2008), aunque algunos organismos intermareales, como caracoles pueden resistir el desprendimiento por la acción de las olas utilizando microhábitats protegidos como grietas o adhiriéndose al sustrato (Trussell *et al*. 1993). Por otra parte, el mayor impacto del oleaje en las costas expuestas podría afectar como consecuencia a algunas especies frágiles (*e.g*. *Spirorbis* sp.) que no pueden sobrevivir en estas condiciones extremas, estableciéndose sólo en las costas protegidas (Rossi *et al*. 2000).

Las características intrínsecas de los mejillones también pueden afectar las especies asociadas a las matrices que forman (Norkko *et al.* 2006, Jaramillo *et al.* 2007, Khaitov 2012). En este estudio el oleaje únicamente afectó a la biomasa de *Mytilus* spp. y no se encontraron diferencias en la talla, la edad y la densidad de *Mytilus* spp.. Las diferencias encontradas entre localidades dentro de las áreas protegidas y expuestas, podrían ser las causantes de que no se observen diferencias significativas en la talla, densidad y edad entre los niveles de exposición. Especialmente, dentro de las localidades protegidas, TN fue la que presentó valores muy alejados en comparación con las localidades HC y HN, las cuales se encuentran ubicadas en la zona portuaria de Halifax. El efecto antropogénico podría ser el que está afectando las características poblacionales de los mitílidos en HC y HN, generando como consecuencia diferencias marcadas entre localidades. La variación en la biomasa de los mejillones entre los niveles de exposición al oleaje, pueden generar cambios en las especies asociadas. El aumento en la biomasa de los mejillones se genera al incrementar la talla del cuerpo y a bajas densidades (Richardson y Seed 1990, Alunno-Bruscia *et al.* 2000). Una mayor tasa de filtración (Vaughn *et al.* 2004, Vaughn y Spooner 2006) puede reducir el asentamiento larval. En

las zonas protegidas una combinación entre el bajo flujo de larvas y un aumento en las tasas de filtración por las especies filtradoras generaría una disminución en el número de especies.

El concepto más antiguo sobre los patrones ecológicos a gran escala ha sido el del gradiente latitudinal en la riqueza de especies (Willig *et al.* 2003, Witman *et al*. 2004, Canning-Clode 2009), disminuyendo desde las bajas hacia las altas latitudes, y con una distribución asimétrica entre hemisferios (Chown *et al*. 2004). En este estudio, el número de especies y la abundancia de individuos asociados a la matriz de mitílidos presentaron valores similares entre el hemisferio norte y el hemisferio sur. Si bien el hemisferio norte presenta fluctuaciones más extremas en los factores ambientales (*e.g.* periodos de nieve sobre el intermareal, gradientes de temperatura; Chown *et al*. 2004), las especies con baja tolerancia fisiológica se ven obligadas a vivir dentro de las matrices de los mitílidos en busca de refugio (Silliman *et al.* 2011) en los dos hemisferios por igual. Además, en ambos se observó un aumento en el número de especies desde el ecuador hacia los polos. Este patrón latitudinal de especies inverso al definido globalmente también fue descripto para otros ambientes marinos (López Gappa *et al.* 2006, Underwood *et al*. 2008, Levinton 2009, Doti *et al*. 2013). En comunidades rocosas, se ha visto que los organismos sésiles e infaunales presentan una relación débil con la latitud, ya que este gradiente podría estar regulado por factores regionales, características de los organismos y del hábitat (Hillebrand 2004, Okuda *et al*. 2004). Por lo tanto la distribución en el número de especies infaunales podría estar relacionado con las grandes variaciones climáticas a altas latitudes y con las matrices de mitílidos generando refugio para los mismos.

El control de la diversidad de la comunidad por organismos capaces de modular las fuerzas del medio ambiente (*e.g.* los ingenieros ecosistémicos) puede afectar el número

de especies. Es importante estudiar los mitílidos marinos y de agua dulce, y comprender su impacto, ya que son altamente invasivos (Crooks 2002) y modifican el ambiente, cambiando no solo las condiciones del sustrato, sino también la composición, abundancia y riqueza de especies.

CONCLUSIONES GENERALES

Las costas rocosas son ambientes habitados por diversos grupos de organismos, en donde casi todos los phyla están representados (Barnes *et al.* 2001). Los grupos más abundantes de estos ambientes son en su mayoría sésiles, causando que el espacio sea uno de los recursos limitantes más distintivo (Davis 2009). Los patrones de diversidad y distribución de las especies son el producto de procesos de múltiples factores interactuando unos con otros (Kotta y Witman 2009). Estos factores pueden ser tanto ambientales (oleaje, temperatura, mareas, sustrato), como biológicos (competencia, depredación, facilitación, suministro de larvas, etc.). Los procesos que estructuran las comunidades pueden actuar a escalas locales de centímetros y metros hasta escalas regionales de miles de kilómetros, y en escalas temporales cortas hasta millones de años de historia evolutiva (Goldstien y Schiel 2009). Sin embargo, los patrones de diversidad y distribución de las especies de las costas rocosas son similares en el mundo, siendo las macroalgas, los mitílidos y las lapas los habitantes más comunes (Kotta y Witman, 2009).

El cambio climático ha producido un debilitamiento de las poblaciones en las costas rocosas (Cheong *et al*. 2013, Turra *et al.* 2013). Por ejemplo en el caso de las fluctuaciones en el pH oceánico, los organismos calcáreos como los equinodermos o los arrecifes de corales son los más afectados en su estructura, pudiendo generar a largo plazo cambios sobre su reproducción, biomasa o crecimiento, teniendo consecuencias ecológicas a nivel específico y en los ecosistemas bentónicos por un aumento de especies competitivas (Dupont et al. 2010, Connell *et al*. 2013). Especies que actúan como ingenieros ecosistémicos en los intermareales regulan las condiciones ambientales extremas siendo de gran importancia el estudio de su estructura, dinámica poblacional

(Blicher *et al.* 2013), y su conservación (Alexander y Gladstone 2013). La macrofauna asociada a dichas especies ingenieras fluctúan a lo largo de gradientes ambientales (Wieters *et al.* 2012, Matias 2013, Silliman *et al.* 2013, Watt y Scrosati 2013), por ejemplo por surgencia intermitente en las regiones costeras (Menge y Menge 2013), así como por interacciones biológicas entre especies (Jenkins *et al*. 2009). Técnicas recientes utilizadas en el estudio de la variabilidad de genes mitocondriales y marcadores nucleares en la determinación y distribución de especies de mitílidos (Tam y Scrosati 2013, Trovant *et al*. 2013) han sido de gran ayuda para la identificación de especies y su posterior estudio biológico y/o ecológico. Cambios en la intensidad de los factores climáticos como biológicos pueden generar fluctuaciones abruptas en las comunidades intermareales (Wootton *et al*. 2009) conduciendo a la mortalidad y/o variaciones en la distribución de especies con implicancias en la estabilidad de los procesos del ecosistema (Jackson y Chapman 2009, Noël *et al*. 2009).

En la costa argentina, la zonación de organismos en el intermareal rocoso presenta un patrón similar, estando el nivel medio dominado en su mayoría por mitílidos (Ringuelet *et al*. 1962, Ringuelet 1963, Olivier *et al*. 1966, Escofet *et al.* 1977, Elías y Vallarino 2001, Cuevas *et al.* 2006, Bastida *et al.* 2007, Penchaszadeh *et al*. 2007, Rechimont *et al.* 2013), los cuales generan nuevos microhábitats y protección hacia otras especies (Zaixso 1975, Penchaszadeh 1973, Scelzo *et al.* 1996, Silliman *et al.* 2011). Las matrices de mitílidos y las especies asociadas varían latitudinalmente y entre estaciones climáticas (Penchaszadeh 1973, Zaixso 1975, Scelzo *et al.* 1996, Adami *et al*. 2004, Cuevas *et al.* 2006, Kelaher *et al*. 2007, Adami *et al*. 2008, Wieters *et al.* 2012, Rechimont *et al.* 2013), y dichas fluctuaciones naturales interactúan con efectos antrópicos como la influencia de los desagües cloacales costeros, mermando la población de mitílidos y sus especies asociadas e incrementando la abundancia de

algunas especies como algas y poliquetos (López Gappa *et al.* 1990, Vallarino *et al.* 2002, Elías *et al*. 2003, Elías *et al*. 2009).

En las localidades estudiadas en este trabajo se observó un gran número de especies asociadas a las matrices de mitílidos, influenciadas por variaciones tanto regionales como locales (Capítulo I y Capítulo V). Las características poblacionales de los mitílidos fluctuaron hacia sus límites geográficos de distribución. Dichas tendencias también se vieron afectadas por las fluctuaciones en las variables ambientales dentro de las distintas estaciones climáticas (Capítulo II). Aumentos en la abundancia de individuos o en el número de especies asociadas a los mitílidos entre localidades y/o estaciones climáticas son consecuencia de factores climáticos extremos durante las mareas bajas generando variaciones en los patrones de distribución.

Las interacciones biológicas también cumplen un rol importante en la estructuración de los ensamblajes. En comparación con otras costas, el efecto de depredación es débil en los intermareales de Argentina (Bertness *et al.* 2006, Bazterrica *et al.* 2007, Hidalgo *et al.* 2007, Adami 2008, Gil y Zaixso 2008). El reclutamiento varía en espacio y tiempo (Capítulo III) siendo el causante de las fluctuaciones en la abundancia poblacional de los mitílidos adultos en las distintas escalas espaciales a lo largo de la costa. Además, la presencia de adultos de la misma especie promueve el asentamiento larval. Otra interacción biológica importante en intermareales es la competencia entre especies sésiles. Así como la depredación, la competencia entre las especies de mitílidos también ha resultado ser una interacción débil (Capítulo IV). Si bien estos resultados no son los óptimos para generalizar un patrón, se observó que un aumento en las densidades genera competencia intraespecífica, aumentando el porcentaje de mortalidad de individuos y una disminución en las tallas.

Las especies de mitílidos se encuentran influenciadas en su rango de distribución

por las diferentes regiones biogeográficas, siendo las corrientes que determinan dichas regiones, las que estarían regulando el arribo de larvas a lo largo de la costa, y sumado a las interacciones biológicas, se estaría generando un cambio latitudinal en la densidad de las dos especies de mitílidos. La fluctuación latitudinal en la densidad de individuos sésiles permitiría la coexistencia de especies, haciendo que la competencia por espacio y/o alimento sea débil entre especies.

Las áreas costeras han sufrido un gran impacto antrópico en las últimas décadas (Jackson 2001, Selig *et al.* 2013) debido al asentamiento de grandes ciudades (Airoldi *et al.* 2009) y a la extracción de sus recursos. Una sobrepesca de especies filtradoras (*e.g.* bancos de ostras y mejillones) han generado cambios en la calidad del agua (Jackson 2001, Clynick *et al*. 2009) y la extracción o dragado de sedimento, así como la descarga de aguas residuales han provocado cambios en la distribución y abundancia de la fauna y flora costera (Averbuj y Penchaszadeh 2010, López Gappa *et al*. 1990). Si bien la perturbación del ambiente puede ser de pulsos cortos (*e.g.* la utilización de playas a modo de áreas de recreación durante el verano), también puede ser un disturbio acumulativo de pulsos largos y no reversibles, afectando a las especies presentes (Clynick *et al*. 2009). Resulta de gran importancia estudiar la comunidad intermareal, ya que preservando su biodiversidad permite a un ecosistema resistir mejor a los cambios ambientales extremos, haciéndolo menos vulnerable.

BIBLIOGRAFÍA

Acha EM, Mianzan H, Guerrero R, Favero M, Bava J (2004) Marine fronts at the continental shelves of austral South America: physical and ecological processes. Journal of Marine Systems, 44: 83-105.

Adami ML (2008) Efectos de la herbivoria de la lapa *Siphonaria lessoni* Blainville, 1824 (Gastropoda) sobre la comunidad asociada a *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) (Bivalvia). Revista Museo Argentino Ciencias Naturales, n.s., 10 (2): 309-317.

Adami ML, Tablado A, López Gappa J (2004) Spatial and temporal variability in intertidal assemblages dominated by the mussel *Brachidontes rodriguezii* (d`Orbigny, 1846). Hydrobiologia, 520: 49-59.

Adami ML, Tablado A, Sodor MA (2008) Population dynamics of the intertidal mytilid *Brachidontes rodriguezii* (Bivalvia) on a rocky shore. Thalassas, 24 (1): 19-25.

Adami ML, Pastorino G, Orensanz (Lobo) JM (2013) Phenotypic differentiation of ecologically significant *Brachidontes* species co-occurring in intertidal mussel beds from the southwestern Atlantic. Malacologia (en prensa).

Airoldi L, Cinelli F (1997) Effects of sedimentation on subtidal macroalgal assemblages: an experimental study from a mediterranean rocky shore. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 215: 269-288.

Airoldi L, Connell SD, Beck MW (2009) The loss of natural habitats and the addition of artificial substrata. En Hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity, and change. M. Wahl ed. Germany, Springer Verlag: 269-280.

Alexander TJ, Gladstone W (2013) Assessing the effectiveness of a long-standing rocky intertidal protected area and its contribution to the regional conservation of

species, habitats and assemblages. Aquatic Conservation: Marines Freshwater Ecosystems, 23: 111-123.

Alunno-Bruscia M, Petraitis P, Bourget E, Fréchette M (2000) Body-size density relationship for *Mytilus edulis* in an experimental food-regulated situation. Oikos, 90: 28-42.

Alvarado JL, Castilla JC (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, López Armengol MF, Iñiguez Rodriguez AM, Traversa LP (1991) Intertidal endolithic fauna and it's relationship to the mineralogical, physical and chemical characteristics of the substrate. Marine Biology, 111: 271-280.

Anderson MJ (2005) PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand

Anderson MJ, Connell SD, Gillanders BM, Diebel CE, Blom WM, Saunders JE, Landers TJ (2005). Relationships between taxonomic resolution and spatial scales of multivariate variation. Journal of Animal Ecology, 74: 636-646.

Andrew NR, Rodgerson L, Dunlop M (2003) Variation in invertebrate-bryophyte community structure at different spatial scales along altitudinal gradients. Journal of Biogeography, 30: 731-746.

Araujo R, Bárbara I, Sousa-Pinto I, Quintino V (2005) Spatial variabilty of intertidal rocky shore assemblages in the northwest coast of Portugal. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 64: 658-670.

Archambault P, Bourget E (1996) Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. Marine Ecology Progress Series, 136: 111-121.

Archambault P, Bourget E (1999) Influence of shoreline configuration on spatial variation of meroplanktonic larvae, recruitment and diversity of benthic subtidal communities. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 241: 309-333.

Arribas LP, Bagur M, Klein E, Penchaszadeh P, Palomo MG (2013) Geographic distribution of two mussel species and associated assemblages along the northern Argentinian coast. Aquatic Biology, 18: 91-103.

Averbuj A, Penchaszadeh PE (2010) On the reproductive biology and impact of imposex in a population of *Buccinanops monilifer* from Mar del Plata, Argentina. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom: 1-6. doi: 10.1017/S0025315409990956.

Badano EI, Cavieres LA (2006) Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity? Journal of Biogeography, 33: 304-313.

Badano EI, Marquet PA (2008) Ecosystem engineering affects ecosystem functioning in high-Andean landscapes. Oecologia, 155: 821-829.

Balech E, Ehrlich MD (2008) Esquema biogeográfico del Mar Argentino. Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero, 19: 45-75.

Barnes RSK, Callow P, Olive PJW, Golding DW, Spicer JI (2001) The invertebrates: a synthesis, 3rd edn. Blackwell, Oxford.

Barry JP, Baxter CH, Sagarin RD, Gilman SE (1995) Climate-related, long-term faunal changes in a California rocky intertidal community. Science, 267: 672-675.

Bastida R, Zamponi M, Bremec C, Roux A, Genzano G, Elías R (2007). Las comunidades bentónicas. El Mar Argentino y sus recursos pesqueros 5: 91-125

Bazterrica MC, Silliman BR, Hidalgo FJ, Crain CM, Bertness MD (2007) Limpet grazing on a physically stressful Patagonian rocky shore. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 353: 22-34.

Beadman HA, Kaiser MJ, Galanidi M, Shucksmith R, Willows RI (2004) Changes in species richness with stocking density of marine bivalves. Journal of Applied Ecology, 41: 464-475.

Benedetti-Cecchi L (2001) Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. Marine Ecology Progress Series, 215: 79-92.

Bertness MD (1989) Intraspecific competition and facilitation in northern acorn barnacles. Ecology, 70: 257-268.

Bertness MD (2007) Atlantic shorelines. Natural history and ecology. Princeton Univ. Press.

Bertness MD, Leonard G (1997) The role of positive interactions in communities: lessons from the intertidal. Ecology, 78: 1976-1989.

Bertness MD, Gaines SD, Bermudez D, Sanford E (1991) Extreme spatial variation in the growth and reproductive output of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides*. Marine Ecology Progress Series, 75: 91-100.

Bertness MD, Gaines SD, Stephens EG, Yund PO (1992) Components of recruitment in populations of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 156: 199-215.

Bertness MD, Gaines SD, Wahle RA (1996) Wind-driven settlement patterns in theacorn barnacle *Semibalanus balanoides*. Marine Ecology Progress Series, 137: 103-110.

Bertness MD, Leonard GH, Levine JM, Schmidt PR, Ingraham AO (1999) Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. Ecology, 80: 2711-2726.

Bertness MD, Crain CM, Silliman BR, Bazterrica MC, Reyna MV, Hidalgo F, Kongo Farina J (2006) The community structure of western Atlantic patagonian rockyshores. Ecological Monographs, 76(3): 439-460.

Blanchette CA, Gaines SD (2007) Distribution, abundance, size and recruitment of the mussel, *Mytilus californianus*, across a major oceanographic and biogeographic boundary at Point Conception, California, USA. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 340: 268279.

Blanchette CA, Broitman BR, Gaines SD (2006) Intertidal community structure and oceanographic patterns around Santa Cruz Island, CA, USA. Marine Biology, 149: 689-701.

Blanchette CA, Helmuth B, Gaines SD (2007) Spatial patterns of growth in the mussel, *Mytilus californianus*, across a major oceanographic and biogeographicboundary at Point Conception, California, USA. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 340: 26-48.

Blicher ME, Sejr MK, Høgslund S (2013) Population structure of *Mytilus edulis* in theintertidal zone in a sub-Arctic fjord, SW Greenland. Marine Ecology Progress Series, 487: 89-100.

Boaventura D, Cancela da Fonseca L, Hawkins SJ (2002) Analysis of competitive interactions between the limpets *Patella depressa* Pennant and *Patella vulgate*on

the northern coast of Portugal. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 271: 171-188.

Bohn K, Richardson CA, Jenkins SR (2013) Larval microhabitat associations of the non-native gastropod *Crepidula fornicata* and effects on recruitment success in the intertidal zone. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 448: 289-297.

Borthagaray AI, Carranza A (2007) Mussels as ecosystem engineers: Their contribution to species richness in a rocky littoral community. Acta Oecologica, 31: 243-250.

Boudreau MR, Hamilton DJ (2012) Seasonal variation in effects of multiple predators on an intertidal mussel bed: implications for interpretation of manipulative experiments. Marine Ecology Progress Series, 465: 137-153.

Bownes SJ, McQuaid CD (2009) Mechanisms of habitat segregation between an invasive and an indigenous mussel: settlement, post-settlement mortality and recruitment. Marine Biology, 156: 991-1006.

Branch GM (1975) Mechanisms reducing intraspecific competition in *Patella* spp.: migration, differentiation and territorial behavior. Journal of Animal Ecology, 44 (2): 575-600.

Bray JR, Curtis JT (1957) An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. Ecological Monographs, 27: 325-49.

Brown JH (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. The American Naturalist, 124 (2): 255-279.

Burrows MT, Hughes RN (1989) Natural foraging of the dogwhelk, *Nucella lapillus* (Linnaeus): the weather and whether to feed. Journal of Molluscan Studies, 55: 285-295.

Burrows MT, Harvey R, Robb L, Poloczanska ES, Mieszkowska N, Moore P, Leaper R, Hawkins SJ, Benedetti-Cecchi L (2009) Spatial scales of variance in abundance of intertidal species: effects of region, dispersal mode, and trophic level. Ecology, 90: 1242-1254.

Bustamante RH, Branch GM (1996) The dependence of intertidal consumers on kelp-derived organic matter on the west coast of South Africa. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 196: 1-28.

Camus PA, Andrade YN (1999) Diversidad de comunidades intermareales rocosas del norte de Chile y el efecto potencial de la surgencia costera. Revista Chilena de Historia Natural, 72: 389-410.

Canning-Clode J (2009) Latitudinal patterns of species richness in hard-bottom communities. En Hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity, and change. M. Wahl ed. Germany, Springer Verlag: 81-87.

Cheong S-M, Silliman B, Wong PP, van Wesenbeeck B, Kim C-K, Guannel G (2013) Coastal adaptation with ecological engineering. Nature Climate Change, 3: 787-791.

Chown SL, Sinclair BJ, Leinaas HP, Gaston KJ (2004) Hemispheric asymmetries in biodiversity-a serious matter for ecology. PLoS Biology, 2(11): 1701-1707.

Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. Australian Journal of Ecology, 18: 117-143.

Clynick BG, Blockley D, Chapman MG (2009) Anthropogenic changes in patterns of diversity on hard substrata: and overview. En Hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity, and change. M. Wahl ed. Germany, Springer Verlag: 247-256.

Cohen AN, Carlton JT (1998) Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. Science, 279: 555-558.

Cole VJ (2010) Alteration of the configuration of bioengineers affects associated taxa. Marine Ecology Progress Series, 416:127-136.

Cole VJ, McQuaid C (2010) Bioengineers and their associated fauna respond differently to the effects of biogeography and upwelling. Ecology, 91(12):3549-3562.

Coleman MA (2002) Small-scale spatial variability in intertidal and subtidal turfing algal assemblages and the temporal generality of these patterns. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 267: 53-74.

Coleman RA, Underwood AJ, Benedetti-Cecchi L, Åberg P, Arenas F, Arrontes J, Castro J, Hartnoll RG, Jenkins SR, Paula J, Della Santina P, Hawkins SJ (2006) A continental scale evaluation of the role of limpet grazing on rocky shores. Oecologia, 147: 556-564.

Commito JA, Rusignuolo BR (2000) Structural complexity in mussel beds: the fractal geometry of surface topography. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 225: 133-152.

Comtet T, Desbruyeres D (1998) Population structure and recruitment in mytilid bivalves from the Lucky Strike and Menez Gwen hydrothermal vent fields (37'17'N and 37"501N on the Mid-Atlantic Ridge). Marine Ecology Progress Series, 163: 165-177.

Connell JH (1961) The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology 42:710-723.

Connell SD (2009) Diversity patterns and their causes. En Hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity, and change. M. Wahl ed. Germany, Springer Verlag: 75-79.

Connell SD, Kroeker KJ, Fabricius KE, Kline DI, Russell BD (2013) The other ocean acidification problem: CO_2 as a resource among competitors for ecosystem dominance. Philosophical Transactions, The Royal Society B, 368:1-9.

Connolly SR, Roughgarden J (1998) A latitudinal gradient in northeast Pacific intertidal community structure: evidence for an oceanographically based synthesis of marine community theory. The American Naturalist, 151: 311-326.

Connolly SR, Menge BA, Roughgarden J (2001) A latitudinal gradient in recruitment of intertidal invertebrates in the Northeast Pacific Ocean. Ecology, 82(7): 1799-1813.

Crooks JA (2002) Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. Oikos, 97: 153-166.

Crooks JA, Khim HS (1999) Architectural vs biological effects of a habitat altering, exotic mussel, *Musculista senhousia*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 240: 53-75.

Crowe TP, Smith EL, Donkin P, Barnaby DL, Rowland SJ (2004) Measurements of sublethal effects on individual organisms indicate community-level impacts of pollution. Journal of Applied Ecology, 41: 114-123.

Cuevas JM, Martin JP, Bastida R (2006) Benthic community changes in a Patagonian intertidal: a forty years later comparison. Thalassas, 22 (1): 29-37.

Cunha RL, Lopes EP, Reis DM, Castilho R (2011) Genetic structure of *Brachidontes puniceus* populations in Cape Verde archipelago shows signature of expansion during the last glacial maximum. Journal of Molluscan Studies 77: 175-181.

Davis AR (2009) Habitat, substrata and communities. En Hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity, and change. M. Wahl ed. Germany, Springer Verlag: 3-5.

Dawson TP, Jackson ST, House JI, Prentice CI, Mace GM (2011) Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. Science 332: 53-58.

Dayton PK (1971) Competition, disturbance, and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. Ecological Monographs, 41(4): 351-389.

Doti BL, Roccatagliata D, Lopez Gappa J (2013) An inverse latitudinal biodiversity pattern in asellote isopods (Crustacea, Peracarida) from the Southwest Atlantic between 35º and 56ºS. Marine Biodiversity, doi: 10.1007/s12526-013-0187-y.

Dupont S, Ortega-Martínez O, Thorndyke M (2010) Impact of near-future ocean acidification on echinoderms. Ecotoxicology 19: 449-462.

Eckman JE (1983) Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. Limnology Oceanography, 28(2): 241-257.

Elías R, Vallarino EA (2001) The introduced barnacle *Balanus glandula* (Darwin) in the Mar del Plata port as a structuring species in the intertidal community. Investigaciones Marinas, Valparaíso, 29(1): 37-46.

Elías R, Rivero MS, Vallarino EA (2003) Sewage impact on the composition and distribution of Polychaeta associated to intertidal mussel beds of the Mar del Plata rocky shore, Argentina. Iheringia, Série Zoologia, 93(3): 309-318.

Elias R, Rivero MS, Sanchez MA, Jaubet L, Vallarino EA (2009) Do treatments of sewage plants really work? The intertidal mussels' community of the southwestern Atlantic shore (38ºS, 57ºW) as a case study. Revista de Biología Marina y Oceanografía, 44(2): 357-368.

Escofet A, Orensanz JM, Olivier SR, Scarabino V (1977) Biocenología bentónica del golfo San Matías (Río Negro, Argentina): Metodología, experiencias y resultados

del estudio ecológico de un gran espacio geográfico en América Latina. Anales Centro Ciencias del Mar y Limnología, 5 (1): 59-82.

Etter RJ (1989) Life history variation in the intertidal snail *Nucella lapillus* across a wave-exposure gradient. Ecology, 70(6): 1857-1876.

Evans JW (1968) The effect of rock hardness and other factors on the shape of the burrow of the rock boring clam *Penitella penita*. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 4: 271-278.

Firth LB, Crowe TP (2010) Competition and habitat suitability: small-scale segregation underpins large-scale coexistence of key species on temperate rocky shores. Oecologia, 162:163-174.

Gaines SD, Roughgarden J (1985) Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA), 82: 3707-3711.

Gaines SD, Roughgarden J (1987) Fish in offshore kelp forests affect recruitment to intertidal barnacle populations. Science, 235: 479-481.

Gaines SD, Bertness M (1993) The dynamics of juvenile dispersal: why field ecologists must integrate. Ecology, 74: 2430-2435.

García CB, Díaz Pulido G (2006) Dynamics of a macroalgal rocky intertidal community in the Colombian Caribbean. Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras, INVEMAR, 35(1): 7-18.

Gibson MA (2003) Seashores of the Maritimes. Nimbus Publishing. 346 pp.

Gil DG, Zaixso HE (2008) Feeding ecology of the subantarctic sea star *Anasterias minuta* within tide pools in Patagonia, Argentina. Revista de Biología Tropical, 56 (3): 311-328.

Goldstien SJ, Schiel DR (2009) Evolutionary patterns of diversity and their causes. En Hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity, and change. M. Wahl ed. Germany, Springer Verlag: 113-125.

Gray JS (1981) The ecology of marine sediments: An Introduction to the structure and function of benthic communities. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 185 pp.

Gray JS (2001) Marine diversity: the paradigms in patterns of species richness examined. Scientia Marina, 65: 41-56.

Gutiérrez JL, Jones CG, Strayer DL, Iribarne OO (2003) Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. Oikos, 101:79-90.

Hamel J-F, Mercier A (1995) Spawning of the sea cucumber Cucumaria frondosa in the St Lawrence Estuary, eastern Canada. South Pacific Commission Beche-de-mer Information Bulletin, 7: 12-18.

Hammond W, Griffiths CL (2004) Influence of wave exposure on South African mussel beds and their associated infaunal communities. Marine Biology, 144: 547-552.

Hardison BS, Layzer JB (2001) Relations between complex hydraulics and the localized distribution of mussels in three regulated rivers. Regulated Rivers: Research and Management, 17: 77-84.

Harley CDG, Hughes AR, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJB, Thornber CS, Rodriguez LF, Tomanek L, Williams SL (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. Ecology Letters, 9: 228-241.

Harman WN (1972) Benthic substrates: their effects on fresh-water Mollusca. Ecology, 53: 271-277.

Heaven CS, Scrosati RA (2008) Benthic community composition across gradients of intertidal elevation, wave exposure, and ice scour in Atlantic Canada. Marine Ecology Progress Series, 369: 13-23.

Held MBE, Harley CDG (2009) Responses to low salinity by the sea star Pisaster ochraceus from high- and low-salinity populations. Invertebrate Biology, 128(4): 381-390.

Helmuth B, Harley CDG, Halpin PM, O'Donnell M, Hofmann GE, Blanchette CA (2002). Climate change and latitudinal patterns of intertidal thermal stress. Science, 298: 1015-1017.

Helmuth B, Broitman BR, Blanchette CA, Gilman S, Halpin P, Harley CDG, O'Donnell MJ, Hofmann GE, Menge BA, Strickland D (2006) Mosaic patterns of thermal stress in the rocky intertidal zone: implications for climate change. Ecological Monograpraphs, 76: 451-479.

Hidalgo FJ, Silliman BR, Bazterrica MC, Bertness MD (2007) Predation on the rocky shores of Patagonia, Argentina. Estuaries and Coasts, 30: 886-894.

Hidas EZ, Russell KG, Ayre DJ, Minchinton TE (2013) Abundance of *Tesseropora rosea* at the margins of its biogeographic range is closely linked to recruitment, but not fecundity. Marine Ecology Progress Series, 483: 199-208.

Hillebrand H (2004) Strength, slope and variability of marine latitudinal gradients. Marine Ecology Progress Series, 273: 251-267.

Holland-Bartels LE (1990) Physical factors and their influence on the mussel fauna of a main channel border habitat of the Upper Mississippi River. Journal of the North American Benthological Society, 9: 327-335.

Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecological Monographs, 75: 3-35.

Hughes TP, Connell JH (1999) Multiple stressors on coral reefs: A long-term perspective. Limnology Oceanography, 44(3, part 2): 932-940.

Hunt HL, Scheibling RE (1996) Physical and biological factors influencing mussel (*Mytilus trossulus*, *M. edulis*) settlement on a wave-exposed rocky shore. Marine Ecology Progress Series, 142: 135-145.

Hunt HL, Scheibling RE (2001) Predicting wave dislodgment of mussels: variationin attachment strength with body size, habitat, and season. Marine Ecology Progress Series, 213: 157-164.

Isla FI (2004) Geología del sudeste de Buenos Aires. En EE Boschi, MB Cousseau, eds. La vida entre mareas: vegetales y animales de las costas de Mar del Plata, Argentina. Mar del Plata, Argentina. INIDEP: 19-28.

Iveša L, Chapman MG, Underwood AJ, Murphy RJ (2010) Differential patterns of distribution of limpets on intertidal seawalls: experimental investigation of the roles of recruitment, survival and competition. Mar Ecol Prog Ser 407: 55-69.

Jackson JBC (2001) What was natural in the coastal oceans?. PNAS, 98(10): 5411-5418.

Jackson AC, Chapman MG (2009) Changing biodiversity. En Hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity, and change. M. Wahl ed. Germany, Springer Verlag: 241-245.

Jackson ST, Betancourt JL, Booth RK, Gray ST (2009). Ecology and the ratchet of events: climate variability, niche dimensions, and species distributions PNAS, 106(2): 19685–19692.

Jaramillo E, Contreras H, Duarte (2007) Community structure of the macroinfauna inhabiting tidal flats characterized by the presence of different species of burrowing bivalves in Southern Chile. Hydrobiologia, 580:85-96.

Jenkins SR, Marshall D, Fraschetti S (2009) Settlement and recruitment. En Hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity, and change. M. Wahl ed. Germany, Springer Verlag: 177-190.

Jones DS (1981) Annual growth increments in shells of *Spisliia solidissima* record marine temperature variability. Science, 211: 165-167.

Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. Oikos, 69: 373–386.

Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1997) Positive and negative effects of organisms as ecosystem engineers. Ecology, 78: 1946-1957.

Kelaher BP (2002) Influence of physical characteristics of coralline turf on associated macrofaunal assemblages. Marine Ecology Progress Series, 232: 141-148.

Kelaher BP, Castilla JC, Prado L, York P, Schwindt E, Bortolus A (2007) Spatial variation in molluscan assemblages from coralline turfs of Argentinean Patagonia. Journal of Molluscan Studies, 73(2): 139-146.

Khaitov V (2012) Life in an unstable house: community dynamics in changing mussel beds. Hydrobiologia, doi:10.1007/s10750-012-1283-x.

Knopf AA (1981) National Audubon Society Field Guide to North American Seashells. New York: Chanticleer Press.

Koivisto ME, Westerbom M (2010) Habitat structure and complexity as determinants of biodiversity in blue mussel beds on sublittoral rocky shores. Marine Biology, 157: 1463-1474.

Kokot RR, Codignotto JO, Elissondo M (2004) Vulnerabilidad al ascenso del nivel del mar en la costa de la provincia de Río Negro. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 59(3): 477-487.

Kotta J, Witman JD (2009) Regional-scale patterns. En Hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity, and change. M. Wahl ed. Germany, Springer Verlag: 89-99.

Krebs CJ (1999) Ecological methodology. Benjamin Cummings, Menlo Park.

Lagos NA, Tapia FJ, Navarrete SA, Castilla JC (2007) Spatial synchrony in the recruitment of intertidal invertebrates along the coast of central Chile. Marine Ecology Progress Series, 350: 29-39.

Lagos NA, Castilla JC, Broitman BR (2008) Spatial environmental correlates of intertidal recruitment: a test using barnacles in northern Chile. Ecological Monographs, 78(2): 245-261.

Lauzon-Guay J-S, Hamilton DJ, Barbeau MA (2005) Effect of mussel density and size on the morphology of blue mussels (*Mytilus edulis*) grown in suspended culture in Prince Edward Island, Canada. Aquaculture, 249: 265-274.

Legendre P, Thrush SF, Cummings VJ, Dayton PK, Grant J, Hewitt JE, Hines AH, McArdle BH, Pridmore RD, Schneider DC, Turner SJ, Whitlatch RB, Wilkinson MR (1997). Spatial structure of bivalves in a sandflat: scale and generating processes. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 216(1-2): 99-128.

Legendre P, Legendre L (1998) Numerical ecology, 2nd English edition. Elsevier, Amsterdam.

Leonard G, Levine JM, Schmidt P, Bertness MD (1998) Flow-generated bottom-up forcing of intertidal community structure in a Maine estuary. Ecology, 79: 1395-1411.

Levinton JS (2009) Marine biology: function, biodiversity, ecology. 3rd ed. Oxford University Press, Inc. pp 588.

Lintas C, Seed R (1994) Spatial variation in the fauna associated with *Mytilus edulis* on a wave-exposed rocky shore. Journal of Molluscan Studies, 60: 165-174.

Liuzzi MG, López Gappa J (2008) Macrofaunal assemblages associated with coralline turf: species turnover and changes in structure at different spatial scales. Marine Ecology Progress Series, 363: 147–156.

Lodge DM (1993) Biological invasions: lessons for ecology. Tree, 8(4): 133-137.

López Gappa JJ, Tablado A, Magaldi NH (1990) Influence of sewage pollution on a rocky intertidal community dominated by the mytilid *Brachidontes rodriguezi*. Marine Ecology Progress Series, 63: 163-175.

López Gappa J, Alonso GM, Landoni NA (2006) Biodiversity of benthic Amphipoda (Crustacea: Peracarida) in the Southwest Atlantic between 35ºS and 56ºS. Zootaxa, 1342: 1-66.

Lucas AJ, Guerrero RA, Mianzán HW, Acha EM; Lasta CA (2005) Coastal oceanographic regimes of the Northern Argentine Continental Shelf (34-43° S). Estuarine, Coastal and Shelf Science, 65: 405-420.

MacGinitie GE (1939) Some effects of fresh water on the fauna of a marine harbor. American Midland Naturalist, 21(3): 681-686.

Magurran AE (2004) Measuring Biological Diversity. Blackwell, Oxford. 256 pp.

Mantua NJ, Hare SR (2002) The Pacific Decadal Oscillation. Journal of Oceanography, 58(1): 35-44.

Marin VH, Olivares GR (1999) Estacionalidad de la productividad primaria en Bahía Mejillones del Sur (Chile): una aproximación proceso-funcional. Revista Chilena de Historia Natural, 72: 629-641.

Marzinelli EM, Bigatti G, Giménez J, Penchaszadeh PE (2006) Reproduction of the sea Urchin Pseudechinus magellanicus (Echinoidea: Temnopleuridae) from Golfo Nuevo, Argentina. Bulletin Marine Science, 79(1): 127-136.

Matias MG (2013) Macrofaunal responses to structural complexity are mediated by environmental variability and surrounding habitats. Marine Biology, 160: 493-502.

McCann KS (2000) The diversity-stability debate. Nature, 405: 228-233.

McQuaid CD, Branch GM (1984) Influence of sea temperature, substratum and wave exposure on rocky intertidal communities: an analysis of fauna1 and floral biomass. Marine Ecology Progress Series, 19: 145-151.

McQuaid CD, Branch GM (1985) Trophic structure of rocky intertidal communities: response to wave action and implications for energy flow. Marine Ecology Progress Series, 22: 153-161.

McQuaid CD, Lindsay TL (2007) Wave exposure effects on population structure and recruitment in the mussel *Perna perna* suggest regulation primarily through availability of recruits and food, not space. Marine Biology, 151(6): 2123-2131.

Menconi M, Benedetti-Cecchi L, Cinelli F (1999) Spatial and temporal variability in the distribution of algae and invertebrates on rocky shores in the northwest Mediterranean. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 233: 1-23.

Menge BA (1976) Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. Ecological Monographs, 46: 355–393.

Menge BA (1995) Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. Ecological Monographs, 65(1): 21-74.

Menge BA (2000) Recruitment vs. post-recruitment processes as determinants of barnacle population abundance on Oregon rocky shores. Ecological Monographs, 70: 265-288.

Menge BA, Branch GM (2001) Rocky intertidal communities, in Marine community ecology. Bertness MD, Gaines SD, Hay ME, eds.

Menge BA, Menge DNL (2013) Dynamics of coastal meta-ecosystems: the intermittent upwelling hypothesis and a test in rocky intertidal regions. Ecological Monographs, 83(3): 283-310.

Menge BA, Sutherland JP (1976) Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. The American Naturalist, 110(973): 351-369.

Menge BA, Sutherland JP (1987) Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. The American Naturalist, 130:730-757.

Menge BA, Daley BA, Wheeler PA, Strub PT (1997) Rocky intertidal oceanography: an association between community structure and nearshore phytoplankton concentration. Limnology Oceanography, 42: 57-66.

Menge BA, Daley BA, Lubchenco J, Sanford E, Dahlhoff E, Halpin PM, Hudson G, Burnaford JL (1999) Top-down and bottom-up regulation of New Zealand rocky intertidal communities. Ecological Monographs, 69(3): 297-330.

Menge BA, Lubchenco J, Bracken MES, Chan F, Foley MM, Freidenburg Tl, Gaines SD, Hudson G, Krenz C, Leslie H, Menge DNL, Russell R, Webster MS (2003) Coastal oceanography sets the pace of rocky intertidal community dynamics. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 100: 12229–12234.

Mercier A, Hamel J-F (2009) Endogenous and exogenous control of gametogenesis and spawning in echinoderms. Advances of Marine Biology, 55: 1-302.

Moksnes P (2002) The relative importance of habitat-specific settlement, predation and juvenile dispersal for distribution and abundance of young juvenile shore crabs *Carcinus maenas* L. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 271: 41-73

Montalto L, Ezcurra de Drago I (2003) Tolerance to desiccation of an invasive mussel, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae), under experimental conditions. Hydrobiologia, 498: 161-167.

Morales Y, Weber LJ, Mynett AE, Newton TJ (2006) Effects of substrate and hydrodynamic conditions on the formation of mussel beds in a large river. Journal of the North American Benthological Society, 25(3): 664-676.

Murray SN, Ambrose RF, Dethier MN (2002) Methods for Performing Monitoring, Impact, and Ecological Studies on Rocky Shores. OCS Study MMS 01-070.

Murray LG, Newell CR, Seed R (2007) Changes in the biodiversity of mussel assemblages induced by two methods of cultivation. Journal of Shellfish Research, 26(1): 153-162.

Navarrete SA, Castilla JC (1990) Resource partitioning between intertidal predatory crabs: interference and refuge utilization. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 143: 101-129.

Navarrete SA, Wieters EA (2000) Variation in barnacle recruitment over small scales: larval predation by adults and maintenance of community pattern. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 253: 131-148.

Navarrete SA, B Broitman, EA Wieters, GR Finke, RM Venegas, Sotomayor A (2002) Recruitment of intertidal invertebrates in the southeast Pacific: Inter-annual

variability and the 1997-1998 El Niño. Limnology and Oceanography, 47: 791-802.

Navarrete SA, Broitman BR, Menge BA (2008) Interhemispheric comparison ofrecruitment to intertidal communities: pattern persistence and scales of variation. Ecology, 89: 1308–1322.

Noël LM-LJ, Griffin JN, Moschella PS, Jenkins SR, Thompson RC, Hawkins SJ (2009) Changes in diversity and ecosystem functioning during succession. En Hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity, and change. M. Wahl ed. Germany, Springer Verlag: 213-223.

Norkko A, Hewitt JE, Thrush SF, Funnell GA (2006) Conditional outcomes of facilitation by a habitat-modifying subtidal bivalve. Ecology, 87(1): 226-234.

Nugent P (1986) Ecología y biología de los mejillinares de *Brachydontes rodriguezi* (D'Orb., 1846) en el litoral bonaerense. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, pp. 86

Nybakken JW (1993) Marine biology: an ecological approach. 3rd. ed., 462 pp.

O'Connor NE (2010) Shore exposure affects mussel population structure and mediates the effect of epibiotic algae on mussel survival in SW Ireland. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 87: 83-91.

O'Connor NE, Crowe TP (2007) Biodiversity among mussels: separating the influence of sizes of mussels from the ages of patches. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 87: 551-557.

Okuda T, Noda T, Yamamoto T, Ito N, Nakaoka M (2004) Latitudinal gradient of species diversity: multi-scale variability in rocky intertidal sessile assemblages along the Northwestern Pacific coast. Population Ecology, 46: 159-170.

Olivier SR, Escofet A, Orensanz JM, Pezzani SE, Turro AM, Turro ME (1966) Contribución al conocimiento de las comunidades bénticas de Mar del Plata. I: El litoral rocoso entre playa Grande y playa Chica. Anales de La Com de Invest Cient de La Provincia de Buenos Aires, 7: 185-206.

Paine RT (1966) Food web complexity and species diversity. The American Naturalist, 100: 65-75.

Paine RT, Castillo JC, Cancino J (1985) Perturbation and recovery patterns of starfish-dominated intertidal assemblages in Chile, New Zealand, and Washington State. The American Naturalist, 125(5): 679-691.

Paiva PC (2001) Spatial and temporal variation of a nearshore benthic community in southern Brazil: implications for the design of monitoring programs. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 52: 423-433.

Palomo MG, People J, Chapman MG, Underwood AJ (2007) Separating the effects of physical and biological aspects of mussel beds on their associated assemblages. Marine Ecology Progress Series, 344: 131-142.

Pardo LM, Palma AT, Prieto C, Sepulveda P, Valdivia I, Ojeda P (2007) Processes regulating early post-settlement habitat use in a subtidal assemblage of brachyuran decapods. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 344: 10-22.

Peacor SD, Schiesari L, Werner EE (2007) Mechanisms of nonlethal predator effect on cohort size variation: ecological and evolutionary implications. Ecology, 88(6): 1536-1547.

Pedersen EM (1991) Population genetics of *Mytilus* from a developing intertidal community in Nova Scotia, Canada. MSc thesis, Dalhousie University, Halifax.

Penchazsadeh PE (1973) Ecologia de la comunidad del mejillín (*Brachydontes rodriguezi* D'Orb.) en el mediolitoral rocoso de Mar del Plata (Argentina): El proceso de recolonización. Physis A, 32 (84): 51-64.

Penchaszadeh PE, Scelzo MA, Palomo MG, Cuevas M, Cledón M (2007) A review of the intertidal rocky shore community at Mar del Plata (Argentina) characterized by the mussel *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846). The Nagisa World Congress, Japan 2007, 1: 115-123.

Petraitis PS (1987) Immobilization of the predatory gastropod, *Nucella lapillus*, by its prey, *Mytilus edulis*. Biological Bulletin, 172: 307-314.

Pinn EH, Richardson CA, Thompson RC, Hawkins SJ (2005) Burrow morphology, biometry, age and growth of piddocks (Mollusca: Bivalvia: Pholadidae) on thesouth coast of England. Marine Biology, 147: 943-953.

Pollock LW (1998) A practical guide to the marine animals of northeastern North America. Rutgers Univ. Press.

Prado L, Castilla JC (2006) The bioengineer *Perumytilus purpuratus* (Mollusca: Bivalvia) in central Chile: Biodiversity, habitat structural complexity andenvironmental heterogeneity. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 86: 5227/1-5.

Quinn BK, Boudreau MR, Hamilton DJ (2012) Inter- and intraspecific interactions among green crabs (*Carcinus maenas*) and whelks (*Nucella lapillus*) foraging on blue mussels (*Mytilus edulis*). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 412: 117-125.

Rechimont ME, Galvan D, Sueiro MC, Casas G, Piriz ML, Diez ME, Primost M, Zabala MS, Márquez F, Brogger M, Alfaya JEF, Bigatti G (2013) Benthic diversity and assemblage structure of a north Patagonian rocky shore: a

monitoring legacy of the NaGISA project. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, doi:10.1017/S0025315413001069.

Ricciardi A, Whoriskey FG, Rasmussen JB (1997) The role of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities on hard substrata. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 54: 2596-2608.

Richardson CA (2001) Molluscs as archives of environmental change. Oceanography and Marine Biology - An Annual Review, 39: 103-164.

Richardson CA, Seed R (1990) Predictions of mussel (*Mytilus edulis*) biomass on an offshore platform from single population samples. Biofouling, 2(4): 289-297.

Ringuelet RA (1963) Estudios ecológicos en el litoral patagónico: El piso supralitoral en la ría Deseado (Santa Cruz, Argentina). Physis, 24(67): 103-106.

Ringuelet RA, Amor A, Magaldi N, Pallares R (1962) Estudio ecológico de la fauna intercotidal de Puerto Deseado, en febrero de 1961 (Santa Cruz, Argentina). Physis, 23: 35-53.

Rius M, McQuaid CD (2006) Wave action and competitive interaction between the invasive mussel *Mytilus galloprovincialis* and the indigenous *Perna perna* in South Africa. Marine Biology, 150: 69-78.

Rius M, McQuaid CD (2009) Facilitation and competition between invasive and indigenous mussels over a gradient of physical stress. Basic and Applied Ecology, 10: 607-613.

Rogers CS (1990) Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. Marine Ecology Progress Series, 62: 185-202.

Rohde K (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. Oikos, 65: 514-527.

Rossi S, Gili JM, Hugues RG (2000) The effects of exposure to wave action on the distribution and morphology of the epiphytic hydrozoans *Clava multicornis* and *Dynamena pumila*. Scientia Marina, 64(1): 135-140.

Sarà G, Romano C, Widdows J, Staff FJ (2008) Effect of salinity and temperature on feeding physiology and scope for growth of an invasive species (*Brachidontes pharaonis* - Mollusca: Bivalvia) within the Mediterranean sea. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 363: 130-136.

Scelzo MA, Elias R, Vallarino EA, Charrier M, Lucero N, Alvarez F (1996) Variación estacional de la estructura comunitaria del bivalvo intermareal *Brachidontesrodriguezii* (D'Orbigny, 1846) en sustratos artificiales (Mar del Plata, Argentina). Neritica, Curitiba, 10: 87-102. Editora da UFPR.

Scrosati RA, Patten RD, Lauff RF (2011) Positive interspecific relationship between temporal occurrence and abundance in insects. PLoS ONE, 6(4): e18982. doi:10.1371/journal.pone.0018982.

Seed R (1969) The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores. I. Breeding and settlement. Oecologia, 3: 277-316.

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.

Seed R, Suchanek TH (1992) Population and community ecology. In: The Mussel *Mytilus*: Ecology, Physiology, Genetics and Culture (ed. E. Gosling), Elsevier, Amsterdam, The Netherlands: 87-170.

Selig ER, Longo C, Halpern BS, Best BD, Hardy D, Elfes CT, Scarborough C, Kleisner KM, Katona SK (2013) Assessing global marine biodiversity status within a

coupled socio-ecological perspective. PLoS ONE, 8(4): e60284. doi:10.1371/journal.pone.0060284.

Silliman BR, Bertness MD, Altieri AH, Griffin JN, Bazterrica MC, Hidalgo FJ, Crain CM, Reyna MV (2011) Whole-community facilitation regulates biodiversity on Patagonian rocky shores. PLoS ONE, 6(10): e24502, doi: 10.1371/journal.pone.0024502.

Silliman BR, McCoy MW, Trussell GC, Crain CM, Ewanchuk PJ, Bertness MD (2013) Non-linear interactions between consumers and flow determine the probability of plant community dominance on Maine rocky shores. PLoS ONE, 8(8): e67625. doi:10.1371/journal.pone.0067625.

Singh JS (2002) The biodiversity crisis: a multifaceted review. Current Science, 82: 638-647.

Steffani CN, Branch GM (2005) Mechanisms and consequences of competition between an alien mussel, *Mytilus galloprovincialis*, and an indigenous limpet, *Scutellastra argenvillei*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 317: 127-142.

Suchanek TH (1992) Extreme biodiversity in the marine environment mussel bed communities of *Mytilus californianus*. The Northwest Environmental Journal, 8: 150-152.

Sugden H, Lenz M, Molis M, Wahl M, Thomason JC (2008) The interaction between nutrient availability and disturbance frequency on the diversity of benthic marine communities on the north-east coast of England. Journal of Animal Ecology, 77: 24-31.

Swingland IR (2001) Biodiversity, definition of. Pages 377–391 in SA Levin, editor-in-chief. Encyclopedia of biodiversity. Volume 1. Academic Press, San Diego, California.

Tam JC, Scrosati RA (2011) Mussel and dogwhelk distribution along the northwest Atlantic coast: testing predictions derived from the abundant-centre model. Journal of Biogeography, 38: 1536-1545.

Tam JC, Scrosati RA (2013) Distribution of cryptic mussel species (*Mytilus edulis and M. trossulus*) along wave exposure gradients on northwest Atlantic rocky shores. Marine Biology Research, doi.org/10.1080/17451000.2013.793809.

Terlizzi A, Schiel DR (2009) Patterns along environmental gradients. En Hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity, and change. M. Wahl ed. Germany, Springer Verlag: 101-112.

Thiel M, Ullrich N (2002) Hard rock versus soft bottom: the fauna associated with intertidal mussel beds on hard bottoms along the coast of Chile, and considerations on the functional role of mussel beds. Helgoland Marine Research, 56: 21-30.

Thomas MLH (1986) A physically derived exposure index for marine shorelines. Ophelia, 25 (1): 1-13.

Thrush S, Dayton P, Cattaneo-Vietti R, Chiantore M, Cummings V, Andrew N, Hawes I, Kim S, Kvitek R, Schwarz A-M (2006). Broad-scale factors influencing the biodiversity of coastal benthic communities of the Ross Sea. Deep-Sea Research II, 53: 959-971.

Tosta MR (2013) El poder estadístico. Diferencias observadas cuando se cambia el alfa establecido en un estudio de investigación. Scientific International Journal, NPERCI, 10 (1): 23-32.

Trovant B, Ruzzante DE, Basso NG, Orensanz JM (Lobo) (2013) Distinctness, phylogenetic relations and biogeography of intertidal mussels (*Brachidontes*,

Mytilidae) from the south-western Atlantic. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1-13.

Trussell GC, Johnson AS, Rudolph SG, Gilfillan ES (1993) Resistance to dislodgement: habitat and size specific differences in morphology and tenacity in an intertidal snail. Marine Ecology Progress Series, 100: 135-144.

Tsuchiya M, Nishihira M (1985) Islands of *Mytilus edulis* as a habitat for small intertidal animals: effects of island size on community structure. Marine Ecology Progress Series, 25: 71-81.

Turra A, Cróquer A, Carranza A, Mansilla A, Areces AJ, Werlinger C, Martínez-Bayón C, Nassar CAG, Plastino E, Schwindt E, Scarabino F, Chow F, Figueroa FL, Berchez F, Hall-Spencer JM, Soto LA, Buckeridge MS, Copertino MS, de Széchy MTM, Ghilardi-Lopes NP, Horta P, Coutinho R, Fraschetti S, Leão ZMdAN (2013) Global environmental changes: setting priorities for Latin American coastal habitats. Global Change Biology, 19: 1965-1969.

Underwood AJ (1997) Experiments in ecology: their logistical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, Cambridge.

Underwood AJ (1999) History and recruitment in structure of intertidal assemblages on rocky shores: an introduction to problems for interpretation of natural change. En: Whitfield M, Matthews J, Reynolds C (eds), Aquatic Life Cycle Strategies: Survival in a variable environment, Marine Biologícal Association of the U.K.: 79-96.

Underwood AJ, Chapman MG (1996) Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. Oecologia, 107: 212-224.

Underwood AJ, Jernakoff P (1984) The effects of tidal height, wave-exposure, seasonality and rock-pools on grazing and the distribution of intertidal macroalgae

in new south wales. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 15: 71-96.

Underwood AJ, Chapman MG, Cole VJ, Palomo MG (2008) Numbers and density of species as measures of biodiversity on rocky shores along the coast of New South Wales. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 366: 175-183.

Underwood JG, D'Agrosa C, Gerber LR (2010) Identifying conservation areas on the basis of alternative distribution data sets. Conservation Biology 24: 162-170

Valdivia N, Scrosati RA, Molis M, Knox AS (2011) Variation in community structure across vertical intertidal stress gradients: how does it compare with horizontal variation at different scales? PLoS ONE, 6(8): e24062. doi:10.1371/journal.pone.0024062

Vallarino EA (2002) La comunidad bentónica intermareal de *Brachidontes rodriguezii* (D'Orb.) y su relación con el efluente cloacal de la ciudad de Mar del Plata (38 °S). Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina. 186 pp.

Vallarino EA, Elías R (1997). The dynamics of an introduced *Balanus glandula* population in the southwestern Atlantic rocky shores. The consequences on the intertidal community. Publicazzione di l'Station Zoologica di Napoles Marine Ecology, 18: 319-335.

Vallarino EA, Rivero MS, Gravina MC, Elías R (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 (1): 25-33.

Vargas CA, Narváez DA, Piñones A, Venegas RM, Navarrete SA (2004) Internal tidal bore warm fronts and settlement of invertebrates in central Chile. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 61: 603-612.

Vaughn CC, Spooner DE (2006) Unionid mussels influence macroinvertebrate assemblage structure in streams. Journal of the North American Benthological Society, 25: 691-700.

Vaughn CC, Gido KB, Spooner DE (2004) Ecosystem processes performed by unionid mussels in stream mesocosms: species roles and effects of abundance. Hydrobiologia, 527: 35-47.

Watson DI, Barnes DKA (2004) Temporal and spatial components of variability in benthic recruitment, a 5-year temperate example. Marine Biology, 145: 201-214.

Watt CA, Scrosati RA (2013) Bioengineer effects on understory species richness, diversity, and composition change along an environmental stress gradient: experimental and mensurative evidence. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 123: 10-18.

Watts SA, Lawrence JM (1990) The effect of temperature and salinity interactions on righting, feeding and growth in the sea star *Luidia clathrata* (Say). Marine Behavior and Physiology, 17: 159-165.

Westerbom M, Kilpi M, Mustonen O (2002) Blue mussels, Mytilus edulis, at the edge of the range: population structure, growth and biomass along a salinity gradient in the north-eastern Baltic Sea. Marine Biology, 140: 991-999.

Westerbom M, Mustonen O, Kilpi M (2008) Distribution of a marginal population of *Mytilus edulis*: responses to biotic and abiotic processes at different spatial scales. Marine Biology, 153: 1153-1164.

Wieters EA, McQuaid C, Palomo G, Pappalardo P, Navarrete SA (2012) Biogeographical boundaries, functional group structure and diversity of rocky shore communities along the Argentinean coast. PLoS ONE, 7(11): e49725. doi:10.1371/journal.pone.0049725.

Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale and synthesis. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 34: 273-309.

Witman JD (1985) Refuges, biological disturbance and subtidal community organization in New England. Ecological Monographs, 55: 421-445.

Witman JD, Etter RJ, Smith F (2004) The relationship between regional and local species diversity in marine benthic communities: a global perspective. PNAS, 101(44): 15664-15669.

Wood HE (2013) Post-settlement processes and early life history dynamics of zebra. mussels (*Dreissena polymorpha*) in the Hudson river estuary. PhD thesis, University of Illinois at Urbana-Champaign, Urbana, Illinois. 128 pp.

Wootton JT, Pfister CA, Forester JD (2008) Dynamic patterns and ecological impacts of declining ocean pH in a high-resolution multi-year dataset. PNAS, 105 (48): 18848-18853.

Wootton JT, Cusson M, Navarrete S, Petraitis PS (2009) Disruption, succession and stochasticity. En Hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity, and change. M. Wahl ed. Germany, Springer Verlag: 201-212.

Ysebaert T, Herman PMJ (2002) Spatial and temporal variation in benthic macrofauna and relationships with environmental variables in an estuarine, intertidal soft-sediment environment. Marine Ecology Progress Series, 244: 105-124

Zaixso HE (1975) Distribución vertical de los moluscos marinos de la ría Deseado (Santa Cruz, Argentina). Sustratos con fracción limosa. Physis, Seccion A, 34(89): 229-243.

Zar JH (2010) Biostatistical analysis. 5th edition, 944 pp.