



Universidad de Buenos Aires

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**Efectos de la fragmentación de bancos de mejillín,
Brachidontes rodriguezii, sobre las comunidades de ambientes
rocosos intermareales**

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

Lic. Sabrina Andrea Soria

Director de tesis: Dra. María Gabriela Palomo

Director asistente: Dr. Jorge Luis Ceferino Gutiérrez

Consejero de estudios: Dr. David Bilenca

Lugar de trabajo: División Ecología Marina, Museo Argentino de Ciencias Naturales
“Bernardino Rivadavia”.

Fecha de defensa: 16 de marzo del 2020

RESUMEN

El nivel medio de los intermareales rocosos de la costa bonaerense está ocupado principalmente por el mejillín, *Brachidontes rodriguezii*. Este bivalvo es un ingeniero ecosistémico que forma una capa continua, denominada mejillinar, que aumenta la complejidad tridimensional del sustrato y genera microhábitats para otros organismos. Los hábitats creados por los mejillines pueden fragmentarse y generar espacios de roca expuesta debido a desprendimientos causados por la energía disipada por el oleaje. En este contexto se evaluó el impacto de la fragmentación sobre la biodiversidad asociada al mejillinar, y el efecto del disturbio sobre la recolonización de los espacios libres de mejillín en ambientes intermareales rocosos. La tesis se compone de cuatro capítulos donde se investigó: (I) si existen diferencias en la abundancia y riqueza de especies, en la disposición de los mejillines y en distintas variables físicas (*e. g.*, temperatura, desecación, sedimento acumulado) entre el interior y borde de los parches de mejillines, (II) si el aumento en la relación borde/superficie de los parches de roca expuesta afecta la abundancia y riqueza de especies, (III) si la frecuencia de los disturbios sobre los parches de mejillines afecta al proceso de recolonización y a la biodiversidad y (IV) si la presencia del cirripedio no nativo, *Balanus glandula*, afecta la recolonización por mejillines de parches de roca expuesta. Los resultados indican que la abundancia de algunas especies fue mayor en el borde, en cambio la biomasa de los mejillines y el sedimento que entrapan fue mayor en el interior. El aumento del tamaño y la frecuencia anual del disturbio disminuye la recolonización del área. La presencia del cirripedio *Balanus glandula* aceleró la recolonización de las áreas de roca expuesta. Los resultados obtenidos proveen información novedosa sobre la respuesta de los organismos en los intermareales rocosos de la región ante un disturbio natural, a la vez que aportan conocimiento que nos permite predecir cómo podrían comportarse los organismos si aumentaran estos disturbios por causas antropogénicas.

Palabras clave: Fragmentación de hábitat, ingenieros ecosistémicos, disturbio, intermareal rocoso.

Effects of mussel beds fragmentation, *Brachidontes rodriguezii*, on communities in rocky shores environments

ABSTRACT

The mid intertidal level of rocky shores in the Buenos Aires province is dominated by the mussel, *Brachidontes rodriguezii*. This ecosystem engineer increases the three-dimensional complexity of the substrate and creates microhabitats for other organisms. In a context of increased storminess and wave action resulting from climate change, the habitat created by mussels might become increasingly fragmented due to dislodgement and concomitant formation of bare rock patches. This thesis evaluates the consequences of mussel bed fragmentation on rocky shore biodiversity and the effect of the disturbance on the recolonization bare rock spaces. The different chapters investigated: (I) the abundance and richness of species in the interior and edge of mussel patches, as well as the arrangement of mussels and physical variables (e. g, temperature, desiccation, accumulated sediment), (II) if the increase in the edge/surface ratio of exposed rock patches affects recolonization and biodiversity, (III) if the frequency of disturbances on mussel patches affects the recolonization process and biodiversity and (IV) the role of *Balanus glandula* on the recolonization of exposed rock patches. The abundance of some species increased at the edge of mussel patches, while mussel biomass of and sediment retention was higher in the interior of the mussel bed. The size and frequency of disturbance affected mussel recolonization. The presence of the barnacle *Balanus glandula* at early successional stages accelerates the recolonization of bare rock areas. The results obtained provide novel information on response of the organisms in the rocky intertidal areas of the region to a natural disturbance, and they also provide data that allow us to predict how they might behave in the event of anthropogenic disturbances.

Keywords: Habitat fragmentation, ecosystem engineers, disturbance, rocky shore.

AGRADECIMIENTOS

A mis directores, Gabriela Palomo y Jorge Gutiérrez, por haberme dado la oportunidad de trabajar con ellos, por las campañas y sus consejos a lo largo de estos años.

A Pablo Penchaszadeh por permitirme ser parte de su laboratorio.

A los jurados Demetrio Boltovskoy, Gustavo Darrigran y Paulina Martinetto por brindarme muy buenos comentarios que enriquecieron la tesis.

A mis compañeros y compañeras del laboratorio de ecosistemas costeros por acompañarme en este camino con aliento, risas y cariño. En especial:

A las leyendas del laboratorio, Lore y María, y a Mariano, Juanjo, Vale, Daniel, Flor y Guido por acompañarme durante los primeros años en el MACN.

A las chicas de la terraza (Pame, Sonia, Noe y Reni) y a mis compañeras del 408 (Sofi, Ceci y Juli) por hacer los días en el laboratorio, los congresos y las campañas más divertidas y sobre todo por alentarme siempre. En particular a Sofi por incentivar-me a viajar al curso de Pit en México y a Juli por el aguante de estos últimos meses. Muchas gracias, son todas grandes compañeras.

A Peter Feinsinger e Iralys Ventosa Rodríguez, el equipo de pollo y sus víctimas por todo lo aprendido juntos.

A Paula Iribarne y Patricia Isbert por acompañarme en el desarrollo de la tesis desde su profesión con dedicación y paciencia.

A mi banda amiga que me aguanta el corazón por todos los momentos felices que me regalan en cada encuentro. En especial:

A Juli N., Sol, Juli Bona, Flor, Nadia, Pablo, Anto, Chu, Mati, Eli, Male, Pame, Ale, por compartir grandes viajes, sueños, risas y bancarme siempre.

A los mejores grupos “Las calzas de María Marta” y “Los toquetones” por jugar y por divertirnos siempre.

A mi familia por acompañarme durante todos los años de estudios, apoyarme en mis decisiones y disfrutar mis logros. En especial:

A mis abuelos: Mercedes, Ángel, Venus, Elisa y Arnoldo, mi prima Denise y mis tíos, en especial Gustavo y Lili por acompañarme. En particular a mi abuela Mercedes por celebrar y disfrutar cada logro y a Elisa por su cariño de abuela.

A chiquito Uli por su compañía incondicional.

A mi hermano, Juan, y Brenda por siempre estar presentes y alentarme con cariño.

A mi mamá y papá por el amor, y confiar en que siempre puedo hacer lo que me proponga.

A mi gran compañero de vida, José, por ayudarme en las campañas y, lo más importante, acompañarme en todo con mucho amor. Gracias por hacer mi mundo más lindo.

¡Gracias a todos los que me acompañaron día a día!

A mi familia

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL	1
ÁREA DE ESTUDIO GENERAL	6
Capítulo I: Estructura de los bancos de mejillines, cambios en las variables físicas y en la biodiversidad asociados a distintos microhábitats.	
Introducción	10
Materiales y métodos	12
Resultados	17
Discusión	22
Tablas y Figuras	27
Anexo	52
Capítulo II: Efecto del área y la relación borde/superficie de los espacios libres de mejillines sobre la recolonización.	
Introducción	56
Materiales y métodos	58
Resultados	62
Discusión	65
Tablas y Figuras	68
Capítulo III: Efecto de la frecuencia de disturbios sobre la recolonización de espacios libres de mejillín.	
Introducción	86
Materiales y métodos	87
Resultados	90
Discusión	92
Tablas y Figuras	96
Capítulo IV: El rol del cirripedio invasor <i>Balanus glandula</i> en la recolonización de espacios libres de mejillín.	
Introducción	115
Materiales y métodos	116
Resultados	118
Discusión	120
Tablas y figuras	122
CONCLUSIONES GENERALES	131
ABREVIATURAS	136
BIBLIOGRAFÍA	137

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los impactos de las actividades humanas, tales como la sobreexplotación de los recursos naturales, la contaminación, y la transformación de hábitats, han afectado el clima global y los ecosistemas tan profundamente que han determinado una nueva época geológica: el Antropoceno (Luypaert *et al.* 2020). Estos impactos han llevado a una pérdida de biodiversidad global que es comparable con eventos previos de extinción masiva a gran escala (Barnosky *et al.* 2011, Ceballos *et al.* 2015). Por ejemplo, en el caso de ambientes costeros como las marismas se registró una reducción del 1-2 % por año de su superficie a nivel global (Lotze *et al.* 2006, Duarte *et al.* 2008). La disminución en área y fragmentación de estos ambientes, tiene importantes consecuencias sobre la biodiversidad ya que numerosas especies dependen de la estructura física provista por pastos marinos y manglares, además de los recursos tróficos asociados a estos (Layman *et al.* 2004, Hirst y Attrill 2008, Montefalcone *et al.* 2010).

La fragmentación de un hábitat es la discontinuidad en la distribución espacial de recursos y condiciones presentes en un área que afecta la ocupación, reproducción o supervivencia de una o más especies (Franklin *et al.* 2002). En aquellos ambientes cuya estructura física está dada mayormente por la presencia de plantas o animales sésiles (selvas, manglares, praderas de pastos marinos, arrecifes de coral) la fragmentación implica la remoción localizada de estos organismos. A su vez, los eventos que generan alteraciones en el ambiente, como la pérdida de la biomasa, son comúnmente llamados disturbios (Rykiel 1985). La fragmentación del ambiente causada por los disturbios genera un aumento en las zonas de transición entre hábitats adyacentes – o *bordes* – dando lugar a posibles interacciones entre estos, denominadas efecto borde (Murcia 1995). Asimismo los disturbios poseen un patrón con características espaciales y temporales, como la frecuencia, la intensidad y la escala que alteran las estructuras biológicas y físicas

de las comunidades que conforman el paisaje, dando lugar a un proceso de sucesión (Smith y Smith 2006). Muchos de estos disturbios surgen de causas naturales como los incendios, las tormentas de vientos y la energía disipada por el oleaje sobre las costas. Sin embargo, las actividades humanas pueden generar cambios en el patrón de disturbio y, en consecuencia, generar modificaciones en el ambiente físico y en la respuesta de los organismos durante el proceso de sucesión.

Las zonas intermareales varían sus condiciones ambientales periódicamente debido a la alternancia de períodos de inundación y emersión mareal por lo que los organismos que los habitan están adaptados a estos cambios bruscos (Levinton 1995). A su vez, estos ambientes están afectados por disturbios naturales episódicos (*e. g.*, la exposición al oleaje y las temperaturas extremas), sin embargo los organismos tienen capacidad de resiliencia hacia estos disturbios (Paine y Levin 1981, Sousa 1984). Los ambientes intermareales suelen estar dominados espacialmente por organismos sésiles capaces de tolerar estas variaciones ambientales y que, a la vez, modulan el impacto de estas variaciones sobre otros organismos (Gutiérrez *et al.* 2003). Estos organismos que modifican la estructura física del ambiente y, como consecuencia, la disponibilidad de recursos para otros organismos, son llamados ingenieros ecosistémicos (Jones *et al.* 1994, 1997). Los ingenieros ecosistémicos modifican el ambiente a partir de su sola presencia física (*i. e.*, ingenieros autogénicos; Jones *et al.* 1994, 1997). A menudo, este tipo de ingenieros establece dominancia espacial en un ambiente, ocupando grandes extensiones y formando hábitats esenciales para otros organismos (*e. g.*, manglares, marismas, bancos de bivalvos; Gutiérrez *et al.* 2011). La pérdida de parches de ingenieros tiene consecuencias en el hábitat que generan y, a su vez, impactos en las especies que viven asociadas a estos hábitats (Coleman y Williams 2002). Por ejemplo, distintas especies de bivalvos epibentónicos se agregan en altas densidades formando extensos bancos (Hunt y

Scheibling 2001, Kostylev y Erlandsson 2001, Crawford *et al.* 2006). Dichos bancos proveen una estructura tridimensional y un hábitat intersticial que favorece el reclutamiento y supervivencia de otros organismos (Suchanek 1992, Seed 1996, Prado y Castilla 2006, Borthagaray y Carranza 2007). Si bien estos bivalvos se adhieren a la roca o a sus conespecíficos mediante los filamentos del biso (Burzio *et al.* 1997), el oleaje intenso puede causar desprendimientos de parches con la consiguiente fragmentación del banco (Paine y Levin 1981, Sousa 1984, Denny 1995). Una consecuencia de la fragmentación es el aumento en la relación borde/superficie de los fragmentos que forman los bancos de bivalvos y la superficie de roca expuesta entre los mismos, lo cual podría generar cambios en la composición y abundancia de los organismos asociados (Fahrig, 2003).

El mejillín *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny 1842) es un bivalvo epibentónico que se distribuye desde Rio Grande do Sul (Brasil, 30° S) hasta el norte del Golfo San Matías (Argentina, 41° S; Penchaszadeh *et al.* 2007, Rios 2009, Wieters *et al.* 2012, Arribas *et al.* 2013). Esta especie es dominante en el nivel medio de los intermareales rocosos de la costa bonaerense y forma bancos que ocupan hasta el 90% de la superficie de dicho nivel, denominados mejillinar (Penchaszadeh *et al.* 2007, Palomo *et al.* 2019). Asimismo, *B. rodriguezii* es un ingeniero ecosistémico autogénico que ha sido extensamente estudiado, como así también la comunidad asociada al mismo (Olivier *et al.* 1966, Olivier y Penchaszadeh 1968, Penchaszadeh 1973, López Gappa *et al.* 1990, Scelzo *et al.* 1996, Elías y Vallarino 2001, Adami *et al.* 2004, Penchaszadeh *et al.* 2007, Borthagaray y Carranza 2007, Bastida *et al.* 2007, Arribas *et al.* 2013, 2019). Entre los bancos de mejillines hay espacios de roca expuesta donde es común encontrar a las algas incrustantes *Hildenbrandia* sp. y *Ralfsia* sp., el cirripedio no nativo *Balanus glandula* Darwin 184 y la lapa pulmonada *Siphonaria lessonii* Blainville 1827 (hasta 1082 ind m⁻²

²; Soria *et al.* 2017, Palomo *et al.* 2019). Además, sobre el mejillinar y en los espacios de roca expuesta se encuentran distintas especies de macroalgas (*e. g.*, *Ulva* sp. y *Porphyra* sp.) desde mediados del invierno hasta principios del verano (Gutiérrez *et al.* 2019).

En las últimas décadas, se ha registrado un incremento de la frecuencia de las marejadas ciclónicas y del nivel del mar en la costa argentina, con el consecuente incremento de la energía disipada por el oleaje (López *et al.* 2008, Fiore *et al.* 2009, Dragani *et al.* 2013, Barros y Camillioni 2016). Asimismo, es de esperar que estos incrementos generen un mayor desprendimiento de parches de mejillines (Denny 1995, Penchaszadeh *et al.* 2007) y cambios en la riqueza y abundancia relativa de las especies asociadas al mejillinar debido a la fragmentación del hábitat y al aumento del efecto borde. Además, un eventual aumento en la frecuencia y el tamaño de los desprendimientos podría afectar la dinámica de recolonización de las nuevas áreas de roca expuesta. Estas posibles consecuencias relacionadas con el incremento de la energía disipada por el oleaje están asociadas al cambio climático y aún no han sido debidamente estudiadas. Por otro lado, en América Latina la ausencia de estudios de base compromete seriamente la predicción confiable sobre los efectos del cambio climático, siendo importante evaluar los riesgos a nivel de organismos y ecosistemas (Turra *et al.* 2013).

El objetivo general de esta tesis fue evaluar el impacto de la fragmentación del banco del mejillín, *Brachidontes rodriguezii*, sobre la biodiversidad asociada y el proceso de recolonización. La tesis se organizó en los siguientes capítulos, cada uno de los cuales trata un objetivo particular:

En el **Capítulo I** se estudió la estructura del mejillinar, las variables físicas y la biodiversidad asociada al interior y borde de los parches y a las zonas de roca expuesta circundantes a los mismos. Primero, se realizó un muestreo observacional en donde se pesó, contó y midió la talla de los mejillines en ambas zonas. Segundo, se cuantificó la

cantidad de sedimento en el interior y borde de los parches, así como la desecación y la temperatura en el interior y borde de los bancos de mejillines y las áreas de roca expuesta circundantes. Luego, se identificaron los macroinvertebrados que viven asociados al mejillinar en el interior, borde y fuera de los bancos de mejillines. Por último, se discutieron las variaciones en el ambiente físico del interior y borde de los bancos de mejillines y las áreas adyacentes de roca expuesta y su relación con invertebrados encontrados en cada caso.

En el **Capítulo II** se estudió si la relación borde/superficie de los espacios de roca expuesta afecta a la recolonización del área por *Brachidontes rodriguezii*. Para llevar a cabo este objetivo, se realizaron dos experimentos en los cuales se generaron áreas de roca expuesta simulando un desprendimiento de parches de mejillines. En el primero se comparó la composición y abundancia de los organismos que se establecieron en áreas con diferentes tamaños generados en febrero y octubre; mientras que en el segundo se comparó la composición y abundancia de los organismos en áreas con distintas formas y tamaños. Por último, se discutió la existencia de un tamaño límite de roca expuesta por encima del cual la recolonización no tiene lugar en el corto plazo (6 meses).

En el **Capítulo III** se evaluó cómo la frecuencia de un disturbio físico – la remoción de parches de mejillines – afecta a la sucesión de especies. Para llevar a cabo el objetivo se realizó un experimento donde se generaron áreas de roca expuesta a las cuales se les aplicaron diferentes frecuencias de disturbio durante 24 meses. Al finalizar el experimento se comparó la estructura del ensamble de organismos, la cobertura de mejillines y la abundancia de especies dominantes entre las diferentes áreas. Por último, se discutió si un eventual aumento de la frecuencia e intensidad de los disturbios bajo un escenario de marejadas ciclónicas más extensas y frecuentes podría afectar a la recolonización de las áreas.

En el **Capítulo IV** se evaluó el rol del cirripedio no nativo *Balanus glandula* sobre la sucesión de especies tras el disturbio. Esto se llevó a cabo a partir de un experimento comparando la estructura del ensamble de organismos y la cobertura de mejillines durante 17 meses en áreas de roca expuesta en presencia y ausencia del cirripedio.

ÁREA DE ESTUDIO GENERAL

La presente tesis se llevó a cabo en cuatro zonas intermareales rocosas de la costa bonaerense: Playa Chica y Playa Grande, en el centro de la ciudad de Mar del Plata (separados por 500 metros, 38° 01' S, 57° 31' O), el sector rocoso aledaño al faro de Mar del Plata (38° 05' S, 57° 32' O, en adelante Faro) y el afloramiento al pie del acantilado aledaño a la playa del barrio Copacabana, 5 km al norte de la ciudad de Miramar (38° 14' S, 57° 46' O, en adelante Copacabana; Fig. 1).

La zona costera de la Provincia de Buenos Aires se caracteriza por presentar playas de arena alternadas con afloramientos rocosos (Elías *et al.* 2003). Playa Chica, Playa Grande y Faro presentan sustrato de roca cuarcítica, mientras que Copacabana se caracteriza por un sustrato de limos consolidados con abundante calcita (ver Gutiérrez *et al.* 2018). Asimismo, Playa Chica y Playa Grande presentan mayor exposición al oleaje que Faro y Copacabana (Olivier *et al.* 1966, Gutiérrez *et al.* 2018). En esta zona el régimen de marea es mixto preponderantemente semidiurno con un rango de amplitud promedio de 0,91 m y con una amplitud máxima de hasta 1,68 m (Servicio de Hidrografía Naval, 2019). La temperatura del agua en la zona varía entre 9°C (julio) y 20°C (febrero), mientras que la salinidad oscila entre 32 y 34 ups (Martos *et al.* 2004, Adami *et al.* 2004).

Los intermareales rocosos de la costa bonaerense presentan el siguiente patrón de zonación biológica: el nivel alto del intermareal se encuentra dominado por el cirripedio no nativo, *Balanus glandula*, algas incrustantes (como *Hildenbrandia* sp. y *Ralfsia* sp.) y

la lapa *Siphonaria lessonii* en grietas y otros microhábitats húmedos (Spivak 2005, Palomo *et al.* 2019). En el nivel medio, la especie dominante es *Brachidontes rodriguezii* y coexiste con la lapa *S. lessonii* y el cirripedio *B. glandula* en menor proporción (Penchaszadeh 1973, Elías y Vallarino 2001, Adami *et al.* 2004, Penchaszadeh *et al.* 2007, Palomo *et al.* 2019). Además, durante parte del año algas como *Ulva* sp. y *Porphyra* sp. cubren parte del mejillinar (Penchaszadeh 1973, Becherucci *et al.* 2014, Miloslavich *et al.* 2016). Por último, en el nivel inferior del intermareal predominan las algas coralinas *Corallina officinalis* y *Jania rubens*, siendo más abundante la primera (Liuzzi y López Gappa 2008, Miloslavich *et al.* 2016).

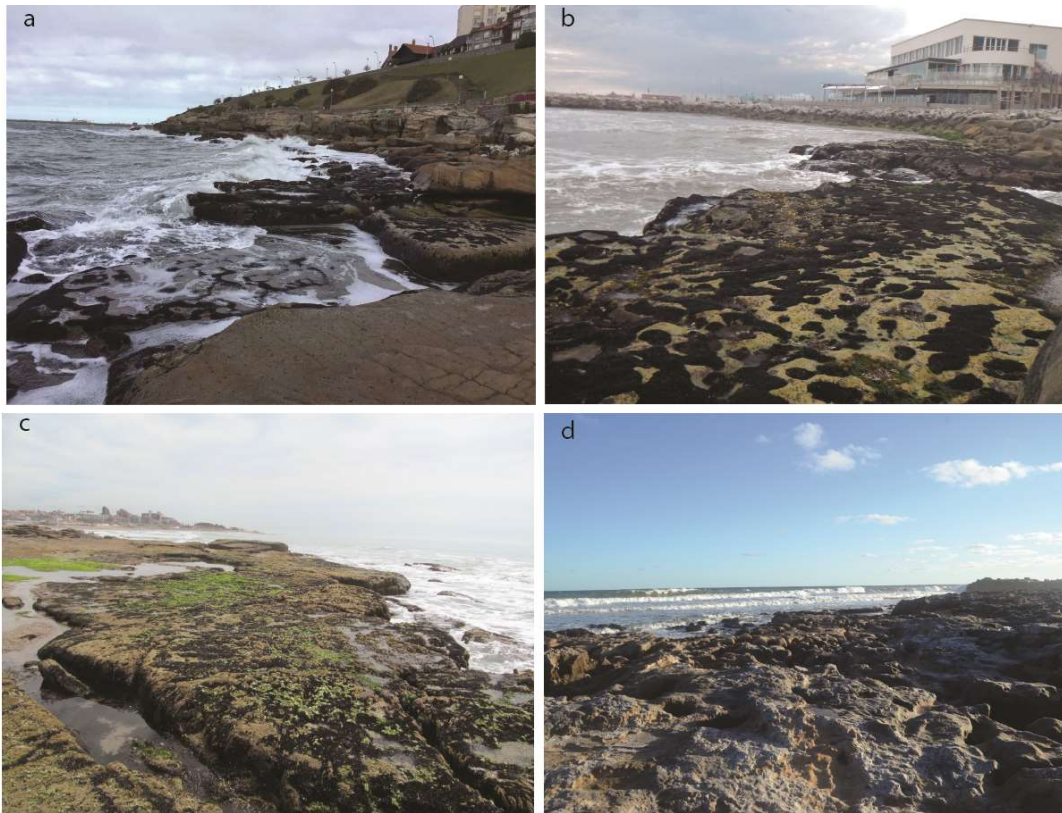


Figura1: Intermareales rocosos de la costa bonaerense donde se realizó el trabajo de campo. (a) Playa Chica, (b) Playa Grande, (c) Faro y (d) Copacabana. La foto correspondiente al intermareal del Faro se tomó en invierno, por lo que se observa el mejillinar parcialmente cubierto por macroalgas.

Capítulo I

Estructura de los bancos de mejillines, cambios en las variables físicas y en la biodiversidad asociados a distintos microhábitats.

Introducción

La fragmentación de hábitats, en general, provoca cambios en la abundancia y distribución de los organismos (Fahrig 2003, Fahrig *et al.* 2019). Una de las características de los hábitats fragmentados es el aumento de la cantidad de áreas que están contiguas a otras con características diferentes, a estas áreas generalmente se las denominan bordes (Laurence y Yensen 1991, Matias *et al.* 2013). Los bordes forman zonas de transición entre diferentes hábitats que pueden tener propiedades emergentes que dependen de la estructura espacial y las características funcionales de esta zona (Strayer *et al.* 2003). Asimismo, algunos hábitats son creados por la presencia de organismos que modifican estructuralmente el medio ambiente afectando los recursos y las condiciones abióticas de las que dependen otros organismos, llamados ingenieros de ecosistemas físicos (Jones *et al.* 1994, 1997). La alternancia de parches con organismos ingenieros de ecosistemas y parches sin su presencia en el paisaje generan zonas de transición que afectan a los organismos que dependen de ellos. Por ejemplo, la diversidad taxonómica asociada a los bancos de mejillones varía en el borde con respecto al centro de los parches que forman (Paquette *et al.* 2019).

La estructura física de los intermareales rocosos puede ser alterada por especies que son consideradas ingenieras de ecosistemas tales como distintas especies de bivalvos epibentónicos (Gutiérrez *et al.* 2003, 2011). Estos bivalvos se agregan en altas densidades creando bancos que proveen una estructura tridimensional y, a su vez, generan hábitat para distintos invertebrados bentónicos (Suchanek 1992, Seed 1996, Prado y Castilla 2006). Los bancos de bivalvos pueden ocupar grandes extensiones y estar formados por una o varias capas interrumpidos por espacios de roca expuesta que son generados principalmente por el desprendimiento de individuos debido a la acción de las olas

(Dayton 1971, Menge 1976, Paine y Levin 1981, Sousa 1984). Asimismo, los bancos se establecen en diferentes tipos de sustrato y en áreas con grados de exposición variable a factores como el oleaje o la luz solar (O'Connor y Crowe 2007, Tam y Scrosati 2014). Se observó que las condiciones físicas en el interior de los parches de bivalvos difieren del borde, por ejemplo en el interior de los parches la velocidad de la corriente se reduce favoreciendo la deposición de sedimentos (Paquette *et al.* 2019). Además, las zonas de borde tienen mayor acceso a los recursos adyacentes para los consumidores móviles y proporcionan un refugio contra la desecación y las altas temperaturas durante la marea baja, por ejemplo para las lapas (Dayton 1971, Sousa 1984, Tanaka y Magalhães 2002). Por lo tanto, el efecto de los bordes de los parches de bivalvos puede ser positivo o negativo dependiendo de la historia de vida o los rasgos ecológicos de cada especie que vive asociada a estos ingenieros.

El mejillín *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1842) es la especie dominante en el nivel medio de los intermareales rocosos de la costa argentina (Penchaszadeh *et al.* 2007, Wieters *et al.* 2012). Este ingeniero ecosistémico forma un mosaico de parches que están alternados por espacios de roca expuesta creando un hábitat heterogéneo para las especies que viven asociadas al ingeniero (Penchaszadeh *et al.* 2007, Borthagaray y Carranza 2007). Observaciones preliminares indicaron que los individuos que se encuentran en los bordes de los parches generalmente tienen tamaño medio menor y las valvas están posicionadas con el eje dorso-ventral paralelo al sustrato; mientras que en el interior se ubican los individuos de mayor tamaño y con las valvas perpendicular al sustrato (Soria, Gutiérrez y Palomo, datos no publicados). Estas diferencias en el tamaño y la posición de los individuos podrían generar estructuras con diferentes características físico-químicas que por ejemplo difieran en su capacidad para entrapar sedimento, retener la humedad y regular la temperatura durante la marea baja, modificando la calidad del ambiente para

otros organismos (Tsuchiya 1980, Jurgens y Gaylord 2016). Por lo tanto, estos cambios podrían afectar notoriamente la identidad y abundancia relativa de las especies intermareales que viven asociadas a los parches de mejillines.

El objetivo general de este capítulo fue estudiar la estructura de los bancos de mejillines, las variables abióticas y la biodiversidad asociada al interior y borde de los bancos de mejillines y a las zonas circundantes a los mismos en tres intermareales rocosos de la Provincia de Buenos Aires. En particular se evaluó (a) la biomasa, densidad y talla de los mejillines en el interior y borde de los parches, (b) la cantidad de sedimento retenido en el interior y borde de los parches, así como la desecación y la temperatura en el interior y borde de los bancos de mejillines y las áreas de roca expuesta circundantes. Por último, (c) se evaluó la identidad y abundancia de los invertebrados que viven asociados al mejillinar en el interior, borde y fuera de los bancos de mejillines.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en los intermareales rocosos de Playa Chica, Faro y Copacabana (en lo sucesivo PC, FA y CO, ver “Área de Estudio General”).

Para llevar a cabo los objetivos se definieron dos áreas sobre los parches de mejillines de la zona media horizontal de los intermareales rocosos en cada sitio – Interior y Borde – y dos áreas sobre la roca expuesta contigua a los parches – Adyacente y 10 cm, (de ahora en más denominadas microhábitats; Fig. I.1). Se consideró como “Borde” a la franja de 8 cm en el contorno del parche de mejillines contigua a un espacio de roca expuesta. El “Interior” se definió como el área dentro de un parche de mejillín ubicada al menos a 10 cm del contorno del mismo. Las áreas circundantes a los parches sobre la roca

expuesta fueron: la franja contigua a un parche de hasta 8 cm (en adelante, “Adyacente”) y el área ubicada al menos a 10 cm del borde del contorno del mismo (en adelante, “10 cm”, Fig. I.1).

Caracterización de los parches de mejillines en el Interior y Borde de los mismos.

Durante enero de 2017 se recolectaron doce muestras del Interior y Borde del banco de mejillines (5 x 5 cm) en superficies horizontales del intermareal medio utilizando una espátula. Las muestras se fijaron en alcohol (al 96%), se llevaron al laboratorio y se secaron en estufa durante 15 horas a 60°C. Los mejillines fueron pesados con una balanza (precisión de 0,01 g) y contados para calcular la biomasa y la densidad de los individuos por muestra, respectivamente. Se tomaron 50 mejillines al azar de cada muestra y se les midió el largo del eje antero-posterior utilizando calibre digital (precisión: 0,01 mm).

Las variaciones en la biomasa de mejillín fueron analizadas con un modelo lineal con microhábitat y sitio como variables explicativas de efectos fijos. Debido a que los datos presentaron heteroscedasticidad se realizó un modelado de la varianza, utilizando el paquete nlme en R (R Core Team 2016). La densidad de mejillines fue evaluada con un modelo lineal generalizado con distribución binomial negativa y función de enlace log con microhábitat y sitio como variables exploratorias de efecto fijo. Se utilizó una distribución binomial negativa debido a que los datos mostraron sobredispersión (Allison 2012). Los parámetros del modelo se calcularon con el método de máxima verosimilitud utilizando el paquete MASS en R (Venables y Ripley 2002). Las diferencias a posteriori entre los microhábitats se evaluaron con la prueba de Tukey utilizando el paquete emmeans (Lenth 2019). Se consideraron significativas aquellas pruebas con $p < 0,05$. Finalmente, las diferencias en las distribuciones de frecuencia de talla de mejillines en el

Interior y el Borde del banco en cada sitio fueron evaluadas mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1984; n = 300).

Factores ambientales en el Interior y Borde de los parches de mejillines y en las zonas de roca expuesta circundantes a los mismos.

Para cuantificar la acumulación de sedimentos, se tomaron 40 muestras (12 x 6 cm) del Interior y el Borde del banco de mejillines en diciembre de 2014. Las muestras fueron extraídas por medio de espátula y colocadas en alcohol. Para separar las partículas de sedimento de los invertebrados, las muestras fueron tamizadas con mallas de 62 y 500 μm . Las partículas de sedimento, entre 62-500 μm , fueron secadas en un horno durante 72 horas a 70°C y pesadas con una balanza (precisión: 0,0001 g).

La capacidad para retener agua durante un período de exposición aérea del banco de mejillines y las superficies de roca expuesta circundantes, se evaluó en los tres sitios de forma simultánea el 6 de diciembre de 2017. La marea baja mínima pronosticada para el Puerto de Mar del Plata tuvo lugar a las 16:39 y el clima fue caluroso con una temperatura máxima de 31°C y sin nubes. La desecación se cuantificó como la diferencia en la pérdida de humedad de los paños absorbentes que fueron previamente embebidos en agua marina. Los paños absorbentes de humedad (6 x 6 cm, n = 5) fueron colocados debajo de los parches de mejillines (tratamiento Interno y Borde) y sobre la roca expuesta (Adyacente y 10 cm, Fig. I.2). Para los tratamientos Interior y Borde se cortó la capa de mejillín (7 x 7 cm), se la levantó con espátula, se colocó el paño sobre la roca y luego se cubrió el paño nuevamente con la capa de mejillín. Los paños fueron pesados antes de colocarlos y a las 2 horas de iniciado el experimento con una balanza en el campo (precisión 0,01 g).

La temperatura debajo de los parches de mejillines y en áreas de roca expuesta circundantes, fue evaluada en CO durante la marea baja del 31 de marzo de 2019. Estas mediciones se realizaron únicamente en CO, debido a que este intermareal presenta un sustrato de sedimentos consolidados, lo que permite realizar orificios para colocar los registradores de temperatura por debajo del banco de mejillín sin producir cambios significativos en su elevación y topografía (en PC y FA la dureza de la roca cuarcítica complica la inserción de los sensores). La marea baja durante el día del muestreo fue a las 11:06. El clima fue caluroso con una temperatura máxima del aire durante el período experimental de 24 °C y sin nubes. Los sensores de temperatura utilizados fueron marca Hobo modelo MX2201 (n = 3) y modelo UA-001-64 (n = 1), se colocaron bajo los parches de mejillines (microhábitat: Interior y Borde) y sobre la roca expuesta (Adyacente y 10 cm) y se registró la temperatura cada un minuto durante aproximadamente tres horas (10:45-14:20, Fig. I.3).

Las diferencias en el peso de sedimento acumulado se analizaron utilizando un modelo lineal con modelado de varianza, debido a que los datos mostraron heteroscedasticidad, utilizando el paquete nlme en R (Pinheiro *et al.* 2019). Diferencias en la desecación (porcentaje de pérdida de peso de agua en paños absorbentes) entre los microhábitats y sitios fueron analizadas utilizando un modelo lineal generalizado con una distribución beta y una función de enlace logit usando el paquete betareg en R (Cribari-Neto y Zeileis 2010). Las diferencias en la temperatura máxima y mínima entre los microhábitats (Interior, Borde, Adyacente y 10 cm) fueron evaluadas con modelos lineales. Para todas las variables de respuesta, las diferencias entre microhábitats en cada sitio se analizaron con contrastes planeados de Tukey mediante el paquete emmeans en R (Lenth 2019). Se consideraron significativas aquellas pruebas con $p < 0,05$.

Biodiversidad asociada al Interior y Borde de los parches de mejillines y a las zonas circundantes a los mismos.

Para evaluar la identidad y abundancia relativa de invertebrados entre los distintos microhábitats del banco de mejillines y la roca expuesta circundante, se tomaron 10 muestras de 6 x 12 cm al azar en cada microhábitat en los tres sitios. Las muestras fueron tomadas durante las cuatro estaciones del 2014 (Verano: 1-2 de febrero, Otoño: 10-11 de mayo, Invierno: 9-10 de agosto y Primavera: 6-7 de diciembre). El tamaño de las unidades muestrales fue definido teniendo en cuenta el tamaño de los parches de mejillines. La forma rectangular de las muestras fue seleccionada debido a que el Borde y Adyacente fueron microhábitats definidos por franjas, donde se tomaron las muestras colocando el eje mayor paralelo a la zona de transición (Ver Fig. I.1). Las muestras de los microhábitats Interior y Borde, fueron extraídas del banco de mejillines mediante espátula, fijadas en alcohol y tamizadas en una malla de 500 μm donde se separaron todos los invertebrados que se encontraron en el tamiz. Luego, los invertebrados fueron identificados y cuantificados utilizando un microscopio estereoscópico. Las muestras de los microhábitats sobre la roca expuesta (Adyacente y 10 cm) fueron cuantificadas en el campo identificando todos los organismos que se encontraban en las unidades muestrales. Dicha identificación se realizó al nivel taxonómico más bajo posible mediante claves taxonómicas y guías de identificación.

Para visualizar las posibles diferencias en la composición y abundancia de invertebrados asociados a los parches de mejillines entre los 4 microhábitats se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), usando Manhattan como medida de disimilitud debido a que este índice está menos dominado por valores grandes en el programa PRIMER (Clarke 1993).

Para evaluar cómo las especies de invertebrados intersticiales variaron en predominio, rareza y composición de la diversidad en el Interior y Borde, se construyeron curvas de rango-abundancia (también conocida como curvas de dominancia-diversidad; Feinsinger 2003, Feinsinger y Rodríguez Ventosa 2014). El análisis se realizó mediante la construcción de una curva por cada réplica (ver anexo), sin embargo, a modo de simplificar visualmente los datos se construyeron curvas sumando las réplicas obtenidas en cada microhábitat/estación/sitio. Además, los resultados de la riqueza de invertebrados (número de especies por muestra) fueron analizados mediante un modelo lineal generalizado con microhábitat, sitio y estación como variables explicativas de efectos fijos. Se utilizó una distribución de Conway-Maxwell Poisson y función de enlace log, debido a que los datos presentaron subdispersión. La densidad de taxa comunes (aquellos presentes en todos los sitios con densidades generales promedio en exceso de 1 individuo por muestra), fueron analizadas con modelos lineales generalizados con una distribución binomial negativa y una función de enlace log, debido a que los datos de conteos mostraron sobredispersión en todos los casos (Allison 2012). Todos los modelos lineales generalizados fueron realizados utilizando el paquete MASS con R (Venables y Ripley 2002, R Core Team, 2016). Las diferencias entre los microhábitats en cada sitio se evaluaron con pruebas de Tukey planeadas utilizando el paquete emmeans con R (Lenth 2019). Se consideraron significativas aquellas pruebas con $p < 0,05$.

Resultados

Caracterización de los parches de mejillines en el Interior y Borde de los mismos.

La biomasa media general de mejillines fue mayor en el Interior que en el Borde (Tabla I.1, Fig. I.4) sin embargo la densidad general de mejillines fue menor en el Interior

que en el Borde (Tabla I.2, Fig. I.5). La distribución de frecuencias de talla de los mejillines difirió significativamente entre el Interior y el Borde en los tres sitios (Kolmogorov-Smirnov test, PC: $D_{\max} = 0,103$; FA: $D_{\max} = 0,123$; CO: $D_{\max} = 0,09$; $p < 0,05$ en todos los casos, Fig. I.6). Se observó en PC que los organismos con tallas mayores fueron más frecuentes en el Interior respecto al Borde, en cambio en FA y CO los organismos de menor talla fueron más frecuentes en el Borde que en el Interior.

Factores abióticos en el Interior y Borde de los parches de mejillines y en las zonas circundantes a los mismos.

El peso medio del sedimento retenido en el Interior de los parches de mejillines fue mayor (aproximadamente 80 g) y más variable que en el Borde en los tres sitios (Tabla I.3, Fig. I.7). La desecación relativa (pérdida de agua de paños absorbentes) mostró un patrón diferente entre las microhábitats y los sitios (Tabla I.4, Fig. I.8). El Interior de la capa de mejillín retuvo la humedad relativa en comparación con el Borde solo en uno de los sitios (ver FA, Fig. I.8). La desecación fue similar entre los microhábitats Adyacentes y a 10 cm en todos los sitios (Fig. I.8). En PC, se observó que la pérdida de agua de los paños absorbentes fue significativamente mayor dentro de los parches (Interior y Borde) que fuera de ellos (Adyacente y a 10 cm), pero no entre Interior y Borde (Fig. I.8). En CO, la pérdida de agua fue similar entre los microhábitats (Fig. I.8).

Debajo de los parches de mejillines de CO la temperatura máxima y mínima registrada fue significativamente menor ($5-6^{\circ} \text{C}$) a la registrada sobre la roca expuesta. Sin embargo, la temperatura máxima y mínima promedio entre el Interior y el Borde de los parches de mejillines fue similares, así como entre las áreas de roca expuesta Adyacentes y a 10 cm a los mismos (Tabla I.5, Fig. I.9 b). La temperatura en el Interior

y Borde de los parches presentó menor variabilidad que la registrada sobre la roca expuesta (Fig. I.9 a).

Biodiversidad asociada al Interior y Borde de los parches de mejillines y a las zonas circundantes a los mismos.

En los tres sitios a lo largo de las estaciones se identificaron 20 taxa de invertebrados (ver Tabla I.6). La ordenación de datos nMDS fue similar entre los diferentes microhábitats a lo largo de los sitios/estación (Fig. I.10). Las curvas rango-abundancia mostraron que la composición y estructura de los invertebrados fue similar entre el Interior y Borde en un mismo sitio/estación, no encontrándose taxa exclusivos en cada uno de estos microhábitats (Fig I.11). La lapa pulmonada *Siphonaria lessonii* fue el taxón más abundante en todos los sitios y estaciones, excepto en la primavera, PC Interior y CO Borde, donde las larvas- pupas de Chironomidae fueron las más abundantes. En contraste, la identidad y las densidades de los taxa que ocupan desde el segundo ranking de abundancia en las curvas fueron diferentes entre los sitios a lo largo de las estaciones del año. PC se caracterizó por los poliquetos del género *Syllis* (*Syllis gracilis* y *Syllis prolixa*) debido a que fueron los segundos más abundantes en todas las muestras del Interior y Borde en otoño y entre 0-60% de las muestras en las otras estaciones. Otros poliquetos, se encontraron en menor densidad como *Protoariciella* sp., *Halosydnella australis* y *Boccardia polybranchia*. El anfípodo *Hyale grandicornis* ocupó un ranking de abundancia mayor en el Borde respecto al Interior en algunas muestras (entre 1-4% más). Además, los nemertinos (Nemertea) estuvieron presentes en el 70 % de las muestras ocupando un ranking de abundancia medio. La densidad de *Balanus glandula* (Cirripedia) fue media-baja a lo largo de las estaciones del año y solo en una única muestra se encontró un picnogónido (Ammotheidae). Algunos poliquetos de la familia Nereididae se encontraron durante el verano (Fig. I.11a, ver Anexo I.1). FA se caracterizó por la

dominancia de *B. glandula* y *B. polybranchia*, Nemertea y Chironomidae. *Syllis* spp. se encontró en el 55% de las muestras ocupando un ranking de abundancia media - baja, excepto en Borde/Invierno donde fueron especies dominantes en dos muestras. Se encontraron Tanaidaceae en 6% de las muestras ocupando un ranking de abundancia medio. Los poliquetos de la familia Nereididae fueron de menor frecuencia y abundancia (Fig. I.11b, ver Anexo I.2). Finalmente, en CO Nereididae y *B. polybranchia* se encontraron en mayor abundancia y frecuencia a lo largo de las estaciones. *Syllis* spp. se encontró en la mayoría de las muestras en invierno y en dos muestras de otoño y una en verano. *B. glandula*, *H. grandicornis* y Nemertinos se encontraron con menor frecuencia y abundancia (Fig. I.11c, ver Anexo I.3).

La riqueza de invertebrados varió entre los microhábitat, sitios y estaciones del año (es decir que se observó una interacción significativa entre las variables exploratorias, Tabla I.7, Fig. I.12). La riqueza entre Interior y Borde presentó únicamente diferencias significativas en CO/otoño, donde se observó en el Borde un incremento significativo del 71% de la densidad de especies respecto al Interior (Fig. I.12). La densidad de especies del Interior y Borde fue significativamente mayor que en Adyacente y 10 cm en las 34 de las 48 comparaciones (Interior vs Adyacente, Interior vs 10 cm, Borde vs Adyacente, Borde vs 10 cm) de las 4 estaciones en los 3 sitios. Esto se debe a que *Siphonaria lessonii* y *Balanus glandula* fueron las únicas especies encontradas en los microhábitats de roca expuesta (Adyacente y 10 cm; Tabla I.8, Fig. I.12).

La densidad de *Siphonaria lessonii* y de *Balanus glandula* varió entre los diferentes microhábitats en los tres sitios durante las cuatro estaciones, es decir que se observó una interacción significativa entre las variables explicativas microhábitat, sitio y estación (Tabla I.8 y Tabla I.9). La densidad de *S. lessonii* únicamente difirió significativamente entre el Interior y Borde en CO/primavera, donde la densidad de *S.*

lessonii en el Borde fue 7,46% mayor significativamente que en el Interior (Fig. I.13a). En algunas estaciones, dependiendo el sitio, la densidad de *S. lessonii* fue similar entre los microhábitats (PC/primavera, FA/otoño, FA/verano, CO/invierno, CO/primavera; Fig. I.13a). La densidad de *S. lessonii* fue significativamente mayor 14.6 % y 44% en Adyacente que a 10 cm en PC/verano e invierno, respectivamente (Fig. I.13a). Asimismo, la densidad de *B. glandula* fue significativamente mayor en los microhábitats fuera del banco de mejillín (Adyacente y 10 cm) que en los microhábitats dentro del banco (Interior y Borde) en FA y PC en la mayoría de las estaciones y fue similar entre los microhábitats Interior y Borde y entre Adyacente y a 10 cm en los tres sitios (Tabla I.9). En FA, la densidad fue mayor con respecto a los otros sitios, ya que se observaron parches formados por *B. glandula* durante el año que duró el muestreo (Fig. I.13b).

Syllis spp. y las larvas/pupas de Chironomidae fueron los taxa más abundantes dentro del mejillinar (Fig. I.14). Para la densidad de *Syllis* spp. se observó interacción significativa entre las variables sitio y estación (Tabla I.10, Fig. I.14a). Del análisis de pares a posteriori, la densidad de *Syllis* spp. fue significativamente mayor (1070 %) en el Borde que en el Interior, únicamente en PC/Verano (Fig. I.14a). En Invierno, se observó que la densidad de *Syllis* spp. fue mayor que en el resto de las estaciones en PC y FA (Fig. I.14a). En CO la densidad de este poliqueto es baja en todas las estaciones, salvo en Invierno (Fig. I.14a). La densidad de larvas-pupas de Chironomidae varió significativamente entre las diferentes estaciones en los distintos sitios, sin embargo, no se encontraron diferencias significativas con los microhábitats (Tabla I.11, Fig. I.14b). En Primavera, la densidad fue mayor que en el resto de las estaciones en todos los sitios (Fig. I.14b).

Discusión

Los resultados de este capítulo sugieren que el banco de mejillines genera distintos microhábitats en la zona intermareal media. La biomasa de mejillines y la talla de los individuos, fue mayor en el Interior respecto al Borde, como así también el peso del sedimento retenido. Las diferencias en la desecación entre los microhábitats no presentaron un patrón a lo largo de los distintos sitios y únicamente varió entre el Interior y Borde en el FA (menor en el Interior). Sin embargo, la temperatura fue menor debajo del parche de mejillines (Interior y Borde) que sobre la roca expuesta (Adyacente y 10 cm), no encontrándose diferencias entre el Borde y el Interior de cada microhábitat. La identidad y dominancia de las especies de invertebrados que habitan dentro de los parches de mejillines no difirió entre los microhábitats. No obstante, cuando se analizó la densidad de los distintos taxa, se observó que la lapa *S. lessonii* fue más abundante en las zonas Adyacentes y los poliquetos del género *Syllis* spp. fueron más abundantes en el Borde.

La mayoría de los estudios de fragmentación se enfocan en estudiar la riqueza y abundancia de los organismos que viven asociados a los hábitats fragmentados (Fahrig 2003, 2019). Sin embargo, hay pocos estudios que evalúen cómo los ingenieros de ecosistemas, generadores de hábitats, pueden cambiar la calidad del hábitat que ofrecen al fragmentarse. La mayor biomasa de mejillines y, en general, las tallas mayores encontradas en el Interior podrían generar un hábitat de mayor calidad debido a una mayor disponibilidad de hábitat intersticial (Palomo *et al.* 2007, Hegeman *et al.* 2014). La mayor acumulación de sedimento en el Interior puede generar condiciones ambientales que podrían ser favorables o desfavorables dependiendo de la cantidad del sedimento acumulado. Sin embargo, no se encontraron especies particulares ni aumentos de densidad de especies móviles o sedimentarias en el interior de los parches de mejillines. En algunas muestras con gran acumulación de sedimento en el Interior presentaron

indicios de condiciones anóxicas (*e. g.*, sedimentos muy oscuros con olor desagradable), las cuales podrían ser favorables para algunos poliquetos de la familia Capitellidae, sin embargo son desfavorables para la mayoría de las especies que se encontraron en el sedimento retenido por el banco de mejillines. Estas condiciones podrían tener origen en la descomposición anaeróbica de biodepositos (heces y pseudoheces), tejidos muertos de invertebrados y algas (*e. g.*, Tsuchiya 1980, Paquette *et al.* 2019). Por lo tanto, el interior de los parches de *Brachidontes rodriguezii* no ofrecería un hábitat de mayor calidad para las especies asociadas en cuanto a su estructura y acumulación de sedimentos.

La magnitud de las diferencias en los factores abióticos entre el Borde y el Interior de un parche determina el tipo de borde. Si el borde tiene cambios bruscos en la complejidad estructural y separa el interior de los parches, se lo denomina borde abrupto, por el contrario, si el borde es similar al interior del parche, se lo denomina borde gradual (Strayer *et al.* 2003). La desecación y la temperatura en los microhábitats presentaron resultados contrarios. La desecación varió entre el Interior y el Borde de los parches de mejillines únicamente en un sitio, FA. La ausencia de diferencias en la desecación en los otros sitios puede deberse a que el intermareal de PC tiene mayor exposición al oleaje y permanece salpicado por las olas durante la marea baja, y el intermareal de CO tiene roca de limos consolidado que podría estar proporcionando humedad a las telas absorbentes durante la marea baja (Olivier *et al.* 1966, Gutiérrez *et al.* 2018; 2019). Por lo tanto, la pérdida de humedad debajo del banco de mejillines podría no solo depender de la estructura del ingeniero sino también de las condiciones de cada intermareal, como el tipo de sustrato rocoso o la exposición al sol y al viento (Silliman *et al.* 2011, Gutiérrez *et al.* 2018). Por otro lado, la temperatura solo se midió en un sitio (ver “Capítulo I: Materiales y métodos”), donde fue similar debajo del banco de mejillines entre el Interior y el Borde. La ausencia de diferencias puede deberse a que *Brachidontes rodriguezii* forma una sola

capa (hasta 3 cm de profundidad) indistintamente de las diferencias en la estructura del Interior y Borde de los parches, a diferencia de otras especies de bivalvos que forman multicapas (Gutiérrez *et al.* 2015, Jurgens y Gaylord 2016). Si la capa fuese más fina en el borde de los parches, la temperatura podría disminuir respecto al interior, por ejemplo *Mytilus californianus* en el intermareal rocoso de California, Estados Unidos, forma multicapas en las que se registró una disminución de 10 ° C entre los 6-10 cm de profundidad en comparación con la superficie (Jurgens y Gaylord 2016). En este contexto, los resultados sugieren que los Bordos de los parches de mejillines son bordes de tipo gradual con respecto a la desecación y la temperatura dado que no tienen mayores diferencias con respecto al Interior del parche.

La estructura de la comunidad está determinada por las respuestas de las especies al medio ambiente y por las interacciones interespecíficas (Menge 1995). La identidad y abundancia de las especies de invertebrados varió entre los diferentes sitios y estaciones, mostrando que las abundancias de las especies depende de factores a escala espacial y temporal de sitio, lo cual coincide con otros trabajos (Arribas *et al.* 2013, 2019). Entre PC y FA se encontró mayor similitud en cuanto a la identidad de especies de macroinvertebrados y sus abundancias que con CO. Esto podría estar relacionado con el tipo de roca, ya que PC y FA son intermareales de roca cuarcita a diferencia de CO que tiene limo consolidado (Tokeshi 1995, Arribas *et al.* 2013). Sin embargo, la identidad de los invertebrados entre el Interior y el Borde de los parches de mejillines fue similar y la densidad de especies en los Bordos tiende a ser mayor que en el Interior de los parches de mejillines. La tendencia en los aumentos en la densidad de especies en los Bordos podría estar relacionados con la mayor conexión que tienen las especies móviles entre los parches y la baja cantidad de sedimento que se encuentra en el Borde (Shaban y Abdel-Gaid 2019). La mayoría de las especies de invertebrados asociadas al mejillinar son

móviles que se mueven a través de los parches de mejillines y de otros tipos de ingeniero, como algas laminares que acumulan algunos granos de arena (*e. g.*, *Schyzymenia dubyi*, Palomo *et al.* 2016) en busca de alimento, apareamiento o evitando depredadores. Asimismo la tendencia al aumento de la densidad de poliquetos *Syllis* spp. en el Borde de los parches de mejillines se asemeja a la distribución de poliquetos encontrada en los bordes de bancos de pastos marinos (Shaban y Abdel-Gaid 2019). La preferencia de los poliquetos por los bordes podría deberse a que los animales se mueven a través de los parches en busca de alimento, oportunidades de apareamiento o evitando depredadores (Shaban y Abdel-Gaid 2019). Además, se observó que el género *Syllis* se encuentra con mayor frecuencia en áreas con menor cantidad de materia orgánica (Elías *et al.* 2003). Esto podría estar relacionado con la menor preferencia por el Interior de los parches de mejillines donde se observó mayor concentración de sedimento. Por último, la densidad de las larvas y pupas de los Chironomidae no difirió entre el Interior y Borde, aunque variaron a lo largo de las estaciones observándose valores máximos en Primavera lo cual coincide con lo reportado previamente en la zona (Arribas *et al.* 2013). Por lo tanto, el Borde de los parches de mejillines puede proporcionar una zona preferencial en términos de conectividad entre los parches, pero una zona de refugio y reproducción similar con el interior de los parches (*e. g.*, para los Chironomidae) debido a que no se encontraron diferencias en cuanto a la desecación y temperatura entre los microhábitats en los parches de mejillines.

Siphonaria lessonii y *Balanus glandula* fueron las únicas dos especies que ocuparon los microhábitats de rocas expuesta. *Siphonaria lessonii* fue más abundante en los microhábitats dentro del mejillinar y en las zonas Adyacente en algunas estaciones en PC y FA. Esta lapa pulmonada es una especie móvil que mantiene un rango de acción limitado, desplazándose siempre dentro del mismo hasta 5 m² (Olivier y Penchaszadeh

1968, Crowe 1996). Por este motivo, las lapas podrían resguardarse dentro del mejillinar (donde se observó en este estudio una disminución de la temperatura) o en los microhábitats Adyacentes durante la marea baja (período en el cual se tomaron las muestras; Vallarino y Elías 1997). *Balanus glandula* fue más abundante en los microhábitats sobre la roca expuesta, tal como se esperaba según la ecología de la especie (Vallarino y Elías 1997). En FA, se observó que *B. glandula* formó parches a diferencia de los otros sitios lo cual se ve reflejado en la alta densidad encontrada en los muestreos de este sitio; sin embargo, los parches de *B. glandula* no se volvieron a encontrar durante los años subsiguientes (2015-2018, observaciones personales).

Estudios recientes en la costa bonaerense registraron un aumento en la frecuencia e intensidad de las marejadas ciclónicas, y el consiguiente incremento en la energía disipada por el oleaje intensificando los procesos de erosión (López *et al.* 2008, Fiore *et al.* 2009, Dragani *et al.* 2013). Además, estos eventos aumentan la probabilidad de desprendimiento de individuos y/o áreas del banco de mejillines (Denny 1995, Denny y Gaylord 2002) y, en consecuencia, ocasionan una mayor fragmentación del banco. La fragmentación del banco de mejillines varía la relación entre los microhábitats, ofreciendo mayor cantidad de zonas de borde y adyacente, y, en consecuencia, generando cambios en la densidad de especies más frecuentes. Sin embargo, los bordes ofrecen un hábitat preferencial para algunos taxa (*e. g.*, *Syllis* spp.). No obstante, los resultados de este capítulo indican que los efectos de borde en bancos de mejillines difieren entre sitios y estaciones por lo cual las consecuencias ecológicas de su fragmentación no son generalizables.

Tablas y Figuras

Tabla I.1. Resultados del modelo lineal para comparar la biomasa de mejillines entre microhábitats (Interior y Borde) y sitios (PC: Playa Chica, FA: Faro y CO: Copacabana). Los asteriscos indican efectos significativos. El intercepto incluye al sitio Copacabana y microhábitat Borde. EE: error estándar.

Coefficientes	Estimado	EE	t-valor	p-valor
(Intercepto)	4,627	0,517	8,946	<0,001 *
SitioFA	5,248	0,869	6,038	<0,001 *
SitioPC	9,517	0,957	9,941	<0,001 *
MicrohábitatInterior	1,633	0,779	2,096	0,045 *
SitioFaro:MicrohábitatInterior	-1,497	1,260	-1,187	0,244
SitioPC:MicrohábitatInterior	1,082	1,415	0,764	0,451

Tabla I.2. Resultados del análisis de varianza para el modelo lineal generalizado con distribución binomial negativa y función de enlace log link, que compara la densidad de mejillines entre microhábitats (Interior y Borde) y sitios (Playa Chica, Faro y Copacabana). Los asteriscos indican efectos significativos. χ^2 : chi-cuadrado, gl: grados de libertad.

	χ^2	gl	p-valor
Sitio	127,44	2	<0,001 *
Microhábitat	12,10	1	<0,001 *
Sitio: Microhábitat	1,33	2	0,513

Tabla I.3. Resultados del modelo lineal con modelado de varianza que compara el peso del sedimento retenido por los parches de mejillines entre microhábitats (Interior y Borde) y sitios (PC: Playa Chica, FA: Faro y CO: Copacabana). El intercepto incluye al sitio Playa Chica y microhábitat Borde. Los asteriscos indican efectos significativos. EE: error estándar.

Coeficientes	Estimado	EE	t-valor	p-valor
(Intercepto)	47,97	11,29	4,25	<0,001 *
SitioFA	-23,67	12,47	-1,90	0,063
SitioCO	21,91	20,55	1,07	0,291
MicrohábitatInterior	104,52	42,46	2,46	0,017 *
SitioFA:MicrohábitatInterior	-50,55	47,02	-1,08	0,287
SitioCO:MicrohábitatInterior	-47,25	56,71	-0,83	0,408

Tabla I.4. Resultados del modelo lineal generalizado que compara el porcentaje de peso húmedo de los paños entre microhábitats (Interior, Borde, Adyacente y 10 cm) y sitios (PC: Playa Chica, FA: Faro y CO: Copacabana). El modelo se ajustó utilizando una distribución beta y una función de enlace logit. El intercepto incluye al sitio Copacabana y microhábitat 10 cm. Los asteriscos indican efectos significativos. EE: error estándar.

Coefficientes	Estimado	EE	z valor	p-valor
(Intercepto)	0,275	0,400	0,688	0,491
MicrohábitatAdyacente	-0,255	0,565	-0,452	0,651
MicrohábitatBorde	-0,484	0,566	-0,855	0,392
MicrohábitatInterior	-0,055	0,565	-0,097	0,922
SitioFaro	0,124	0,567	0,220	0,826
SitioPC	-2,817	0,623	-4,521	<0,001 *
MicrohábitatAdyacente:SitioFA	0,204	0,801	0,255	0,798
MicrohábitatBorde:SitioFA	-0,093	0,800	-0,117	0,907
MicrohábitatInterior:SitioFA	-1,61	0,818	-1,966	0,049 *
MicrohábitatAdyacente:SitioPC	0,282	0,857	0,329	0,742
MicrohábitatBorde:SitioPC	2,64	0,840	3,140	0,001 *
MicrohábitatInterior:SitioPC	2,298	0,838	2,743	0,006 *

Tabla I.5. Resultados del análisis de varianza para el modelo lineal que compara la temperatura máxima y mínima entre los microhábitats (Interno, Borde, Adyacente y 10 cm) en Copacabana. Asteriscos indican las diferencias significativas. CM: cuadrados mínimos, gl: grados de libertad.

	Fuente de variación	CM	gl	F valor	p-valor	
Temperatura máxima						
	Microhábitat	43,16	3	69,52	0,005	*
	Residual	6,21	12			
Temperatura mínima						
	Microhábitat	40,93	3	70,83	0,005	*
	Residual	5,78	12			

Tabla I.6. Lista de taxa encontrados en los diferentes microhábitats y sitios a lo largo de las estaciones.

Especies	Abreviación	Taxa
<i>Siphonaria lessonii</i>	Sles	Mollusca Gastropoda
<i>Balanus glandula</i>	Bgla	Crustacea Decapoda
<i>Hyale grandicornis</i>	Hgra	Crustacea Amphipoda
<i>Monocorophium</i> sp.	Mu	Crustacea Amphipoda
Tanaidacea indet.	Tan	Crustacea Tanaidacea
<i>Sphaeroma serratum</i>	Sse	Crustacea Isopoda
<i>Idotea balthica</i>	Ibal	Crustacea Isopoda
<i>Halosydnella australis</i>	Hau	Annelida Polychaeta
<i>Syllis</i> spp.	Sy	Annelida Polychaeta
Nereididae sp	Ner	Annelida Polychaeta
<i>Boccardia polybranchia</i>	Bpo	Annelida Polychaeta
<i>Protoariciella</i> sp.	Pl	Annelida Polychaeta
<i>Caulleriella</i> sp	Ca	Annelida Polychaeta
<i>Capitella</i> sp.	Csp	Annelida Polychaeta
Nemertea indet.	NN	Nemertea
Actiniaria indet.	Anm	Cnidaria Anthozoa
Chironomidae sp.	Chir	Insecta Diptera
<i>Pachycheles laevidactylus</i>	Plaev	Crustacea Decapoda
Ammonotheidae	Ammo	Insecta Pycnogonida
Turbellaria indet.	PP	Platyhelminthes

Tabla I.7. Resultados del análisis de devianza para el modelo lineal generalizado que compara la riqueza de invertebrados entre microhábitats (Interior, Borde, Adyacente y 10 cm), sitios (Playa Chica, Faro y Copacabana) y estaciones (Verano, Otoño, Invierno y Primavera). El modelo se ajustó utilizando una distribución de Conway-Maxwell-Poisson y una función de enlace log. Los asteriscos indican efectos significativos. χ^2 : chi- cuadrado, gl: grados de libertad.

	χ^2	gl	p-valor
Sitio	70,23	2	<0,001 *
Microhábitat	788,71	3	<0,001 *
Estación	97,86	3	<0,001 *
Sitio:Microhábitat	30,47	6	<0,001 *
Sitio:Estación	65,74	6	<0,001 *
Microhábitat:Estación	77,69	9	<0,001 *
Sitio:Microhábitat:Estación	53,58	18	<0,001 *

Tabla I.8. Resultados del análisis de devianza del modelo lineal generalizado que compara la densidad de *Siphonaria lessonii* entre microhábitats (Interior, Borde, Adyacente y 10 cm), sitios (Playa Chica, Faro y Copacabana) y estaciones (Verano, Otoño, Invierno y Primavera). El modelo fue ajustado utilizando una distribución binomial negativa con una función de enlace log. Los asteriscos indican efectos significativos. χ^2 : chi- cuadrado, gl: grados de libertad.

	χ^2	gl	p-valor	
Sitio	554,6	2	<0,001	*
Microhábitat	90,87	3	<0,001	*
Estación	202,03	3	<0,001	*
Sitio:Microhábitat	76,73	6	<0,001	*
Sitio:Estación	63,78	6	<0,001	*
Microhábitat:Estación	133,6	9	<0,001	*
Sitio:Microhábitat:Estación	64,16	18	<0,001	*

Tabla I.9. Resultados del análisis de devianza para el modelo lineal generalizado que compara la densidad de *Balanus glandula* entre microhábitats (Interior, Borde, Adyacente y a 10 cm), sitios (Playa Chica, Faro y Copacabana) y estaciones (Verano, Otoño, Invierno y Primavera). El modelo fue ajustado utilizando una distribución binomial negativa con una función de enlace log. Los asteriscos indican efectos significativos. χ^2 : chi- cuadrado, gl: grados de libertad.

	χ^2	gl	p-valor
Sitio	137,25	2	<0,001 *
Microhábitat	279,84	3	<0,001 *
Estación	7,491	3	0,058
Sitio:Microhábitat	17,86	6	0,006 *
Sitio:Estación	28,47	6	<0,001 *
Microhábitat:Estación	24,28	9	0,003 *
Sitio:Microhábitat:Estación	29,99	18	0,037 *

Tabla I.10. Resultados del análisis de devianza para el modelo lineal generalizado que compara la densidad de *Syllis* spp. entre microhábitat (Interior y Borde), sitios (Playa Chica, Faro y Copacabana) y estaciones (Verano, Otoño, Invierno y Primavera). El modelo fue ajustado usando una distribución binomial negativa y una función de enlace log. Los asteriscos indican efectos significativos. χ^2 : chi- cuadrado, gl: grados de libertad.

Variable	χ^2	gl	p-valor
Sitio	98,419	2	<0,001 *
Estación	60,856	3	<0,001 *
Microhábitat	7,561	1	0,006 *
Sitio:Estación	58,380	6	<0,001 *
Sitio:Microhábitat	3,704	2	0,157
Estación:Microhábitat	7,437	3	0,059
Sitio:Estación:Microhábitat	11,337	6	0,078

Tabla I.11. Resultados del análisis de devianza para el modelo lineal generalizado que compara la densidad de Chironomidae entre microhábitats (Interior y Borde), sitios (Playa Chica, Faro y Copacabana) y estaciones (Verano, Otoño, Invierno y Primavera). El modelo fue ajustado usando una distribución binomial negativa y una función de enlace log link. Los asteriscos indican efectos significativos. χ^2 : chi- cuadrado, gl: grados de libertad.

Variable	χ^2	gl	p-valor
Sitio	6,55	2	0,037 *
Microhábitat	0,07	1	0,798
Estación	430,18	3	<0,001 *
Sitio:Microhábitat	5,1	2	0,078
Sitio:Estación	45,19	6	<0,001 *
Microhábitat:Estación	10,52	3	0,015 *
Sitio:Microhábitat:Estación	9,54	6	0,145

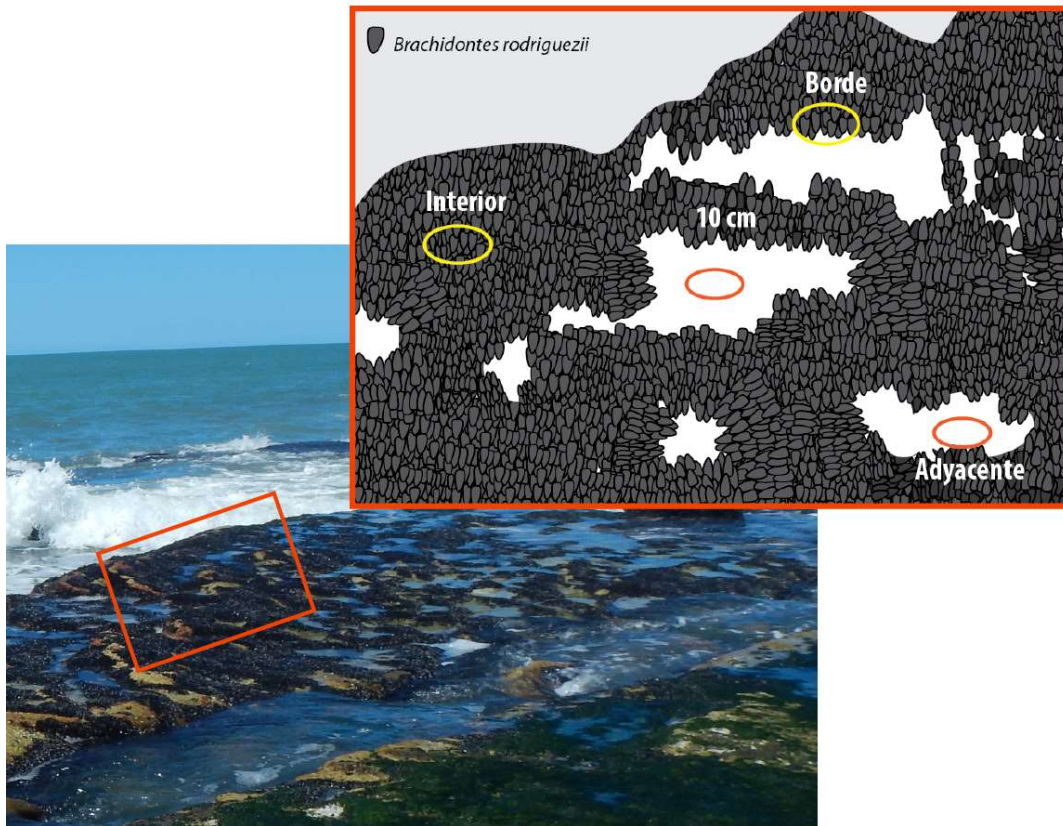


Figura I.1. Microhábitats muestreados en cada sitio. Los óvalos amarillos representan los microhábitats dentro del mejillinar (Interior y Borde) y los rojos a las áreas de roca expuesta por fuera del mejillinar (Adyacente y 10 cm). Los individuos de *Brachidontes rodriguezii* y los espacios de roca expuesta se muestran en gris y blanco, respectivamente.



Figura I.2. Toma de datos de desecación. Los recuadros amarillos muestran las áreas dentro del parche de mejillines donde se colocaron los paños absorbentes utilizados para medir la desecación en el Interior y Borde. Además, se observan los paños absorbentes sobre la roca expuesta contiguos y distanciados de un parche de mejillines (Adyacente y a 10 cm).



Figura I.3. Toma de datos de temperatura. Los recuadros rojos muestran las áreas dentro del parche de mejillines donde se colocaron los sensores de temperatura utilizados para medir la temperatura en el Interior y Borde. Además, se observan los sensores colocados sobre la roca expuesta contiguos y distanciados de un parche de mejillines (Adyacente y a 10 cm).

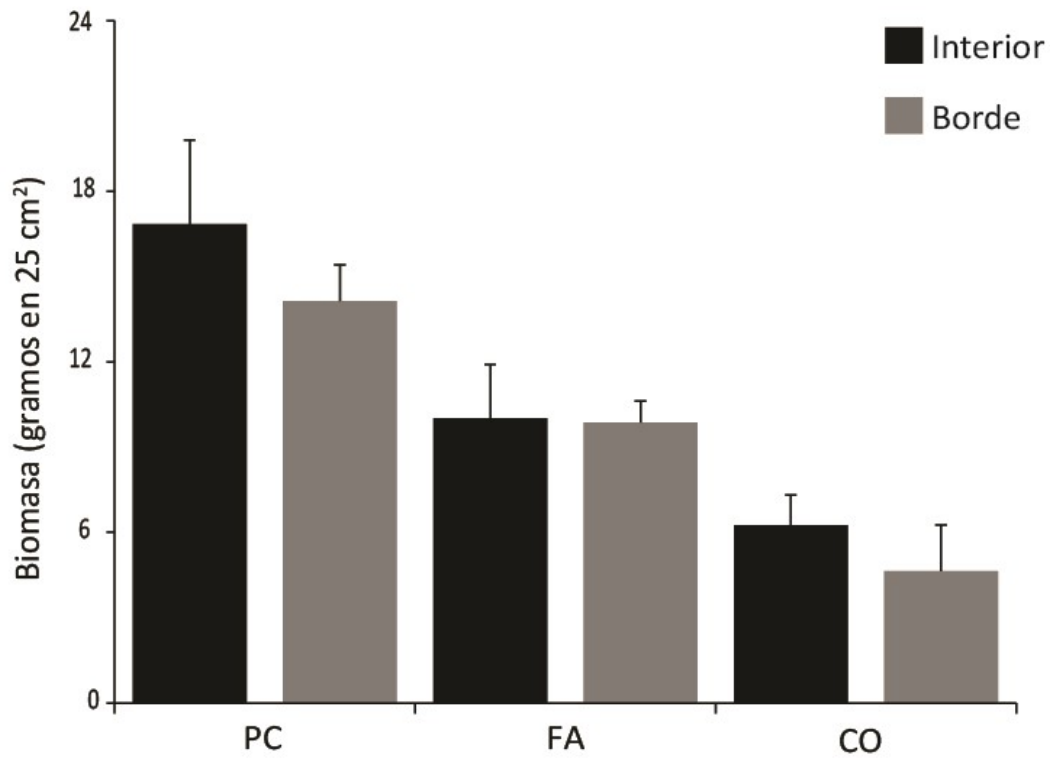


Figura I.4. Biomasa de mejillines \pm DE (gramos en 25 cm²) en el Interior y Borde de parches de mejillines en los tres sitios (PC: Playa Chica, FA: Faro y CO: Copacabana). DE: desvío estándar.

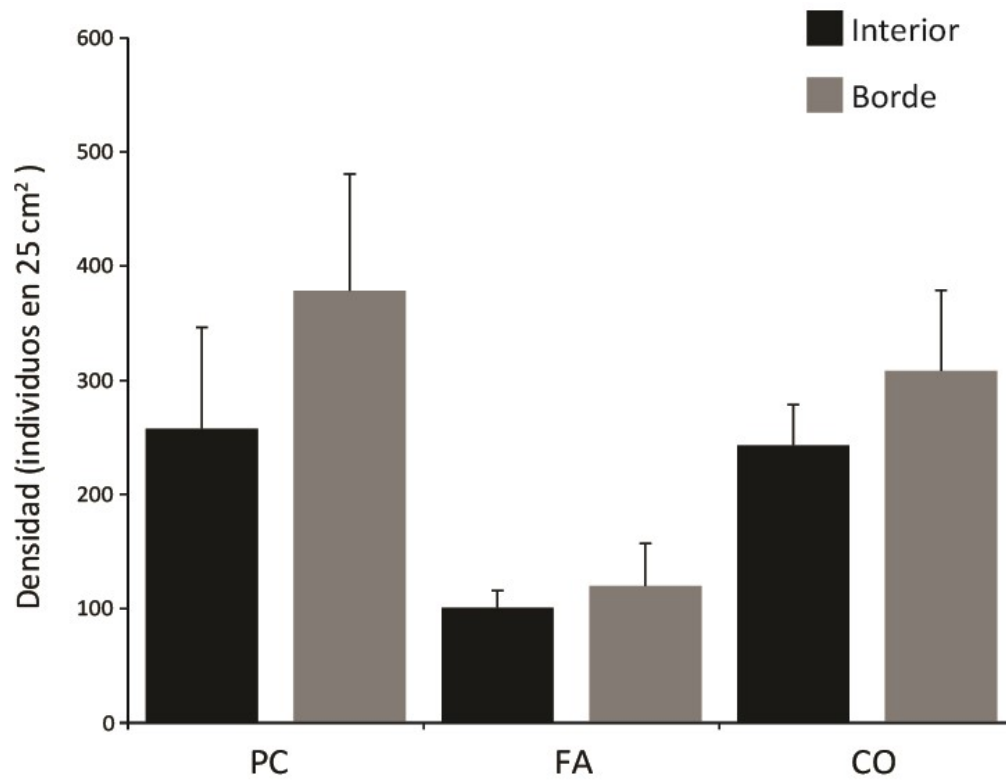


Figura I.5. Densidad de mejillines (número de individuos en 25 cm²) ± DE en el Interior y Borde de los parches de mejillines en los tres sitios (PC: Playa Chica, FA: Faro y CO: Copacabana). DE: desvío estándar.

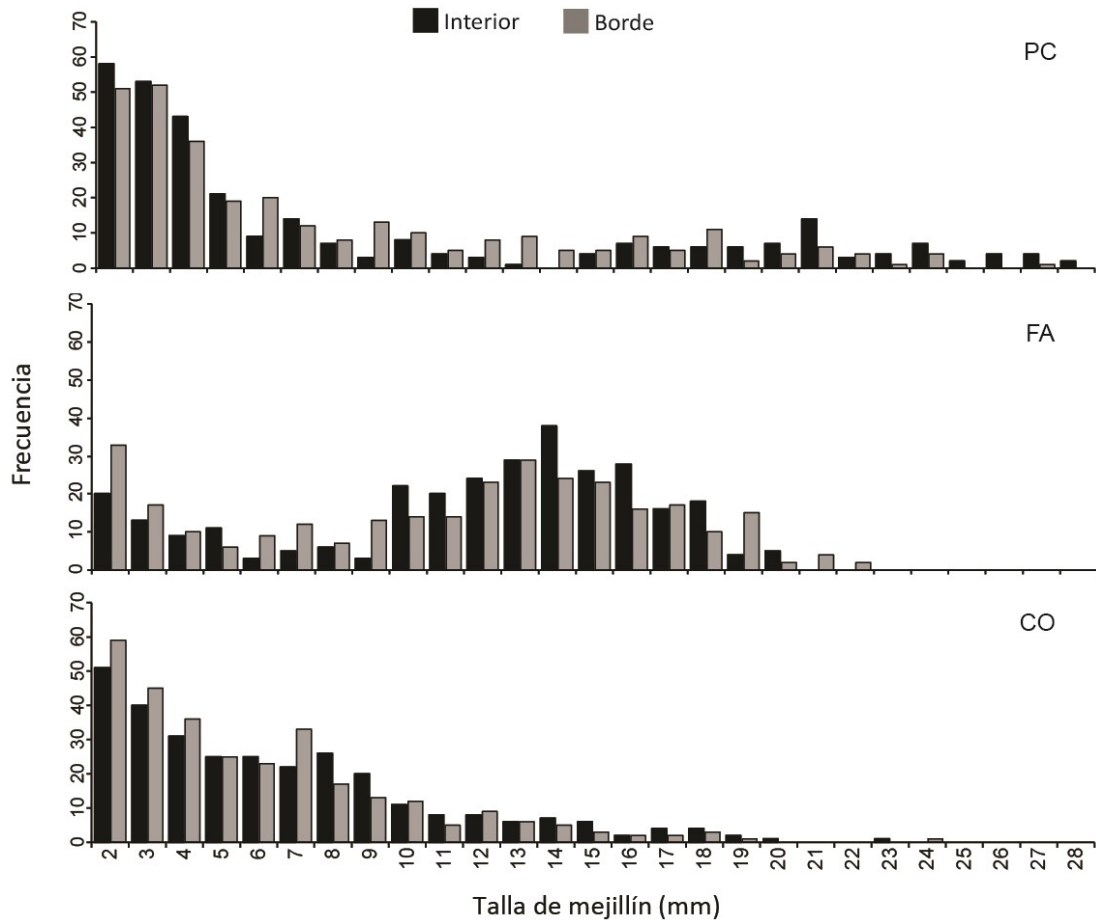


Figura I.6. Distribución de talla de los mejillines (mm) en el Interior y Borde en los tres sitios (PC: Playa Chica, FA: Faro y CO: Copacabana).

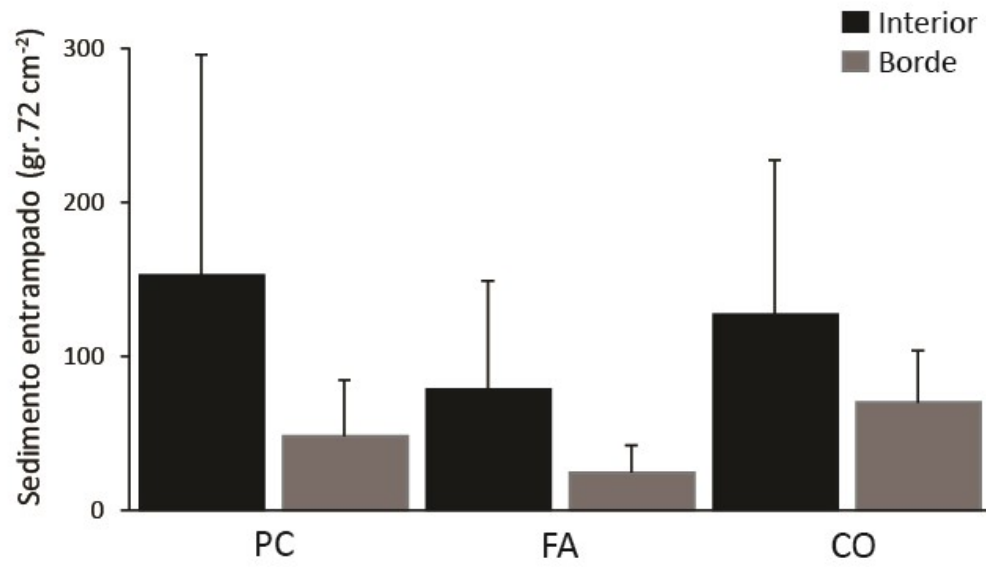


Figura I.7. Peso seco del sedimento retenido ($\text{g } 72 \text{ cm}^{-2}$) \pm DE en el Interior y Borde de los parches de mejillines. DE: desvío estándar.

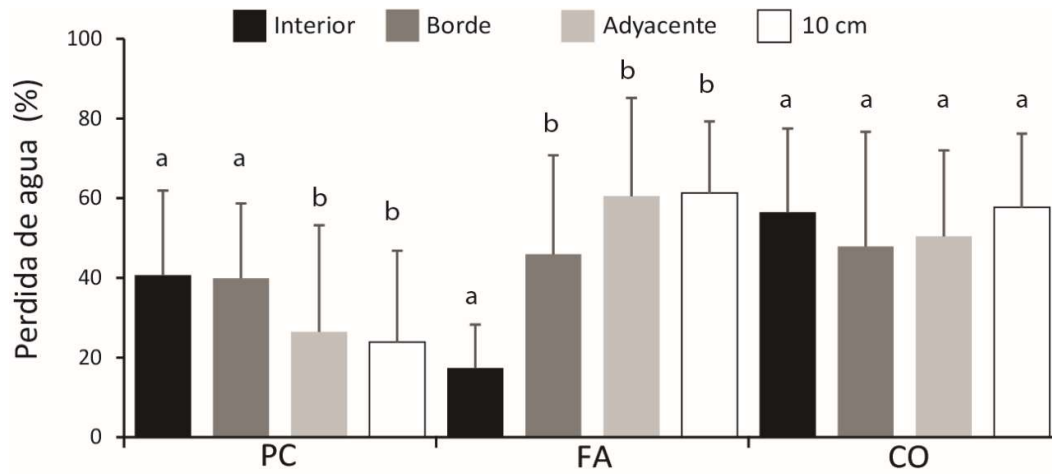


Figura I.8. Porcentaje medio de la pérdida de agua en los paños absorbentes \pm DE debajo de los parches de mejillines (Interior y Borde) y sobre la roca expuesta (Adyacente y 10 cm) en los tres sitios (PC: Playa Chica, FA: Faro y CO: Copacabana). Letras diferentes corresponden a diferencias significativas entre los niveles de la variable microhábitat en cada sitio según test de Tukey. DE: desvío estándar.

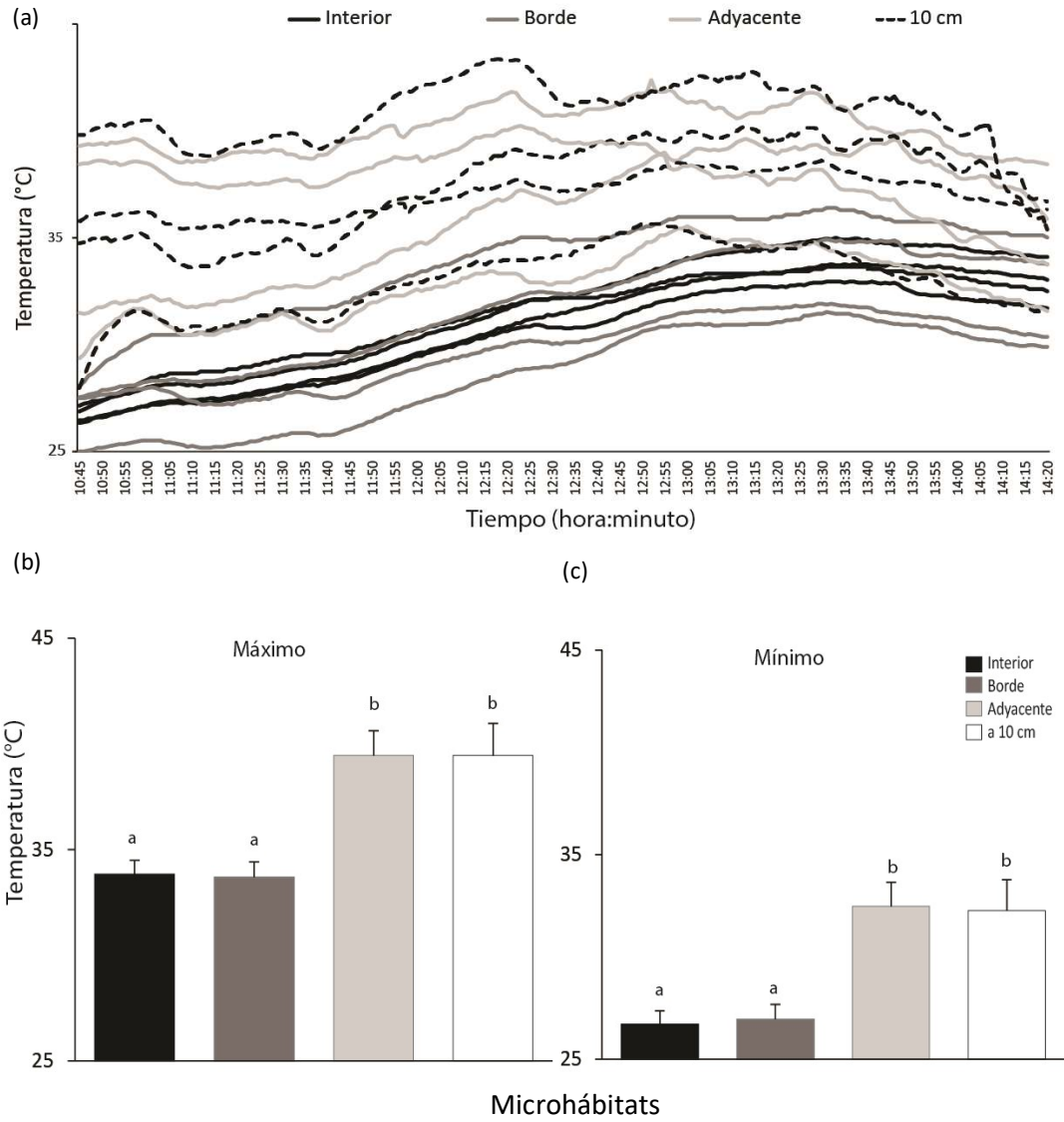


Figura I.9. Serie temporal de la temperatura (°C) registrada por los sensores (a) en los cuatro microhábitats durante la marea baja en Copacabana. Temperatura promedio máxima (b) y mínima (c) \pm DE en los cuatro microhábitats. Las letras indican diferencias significativas entre los microhábitats. DE: desvío estándar.

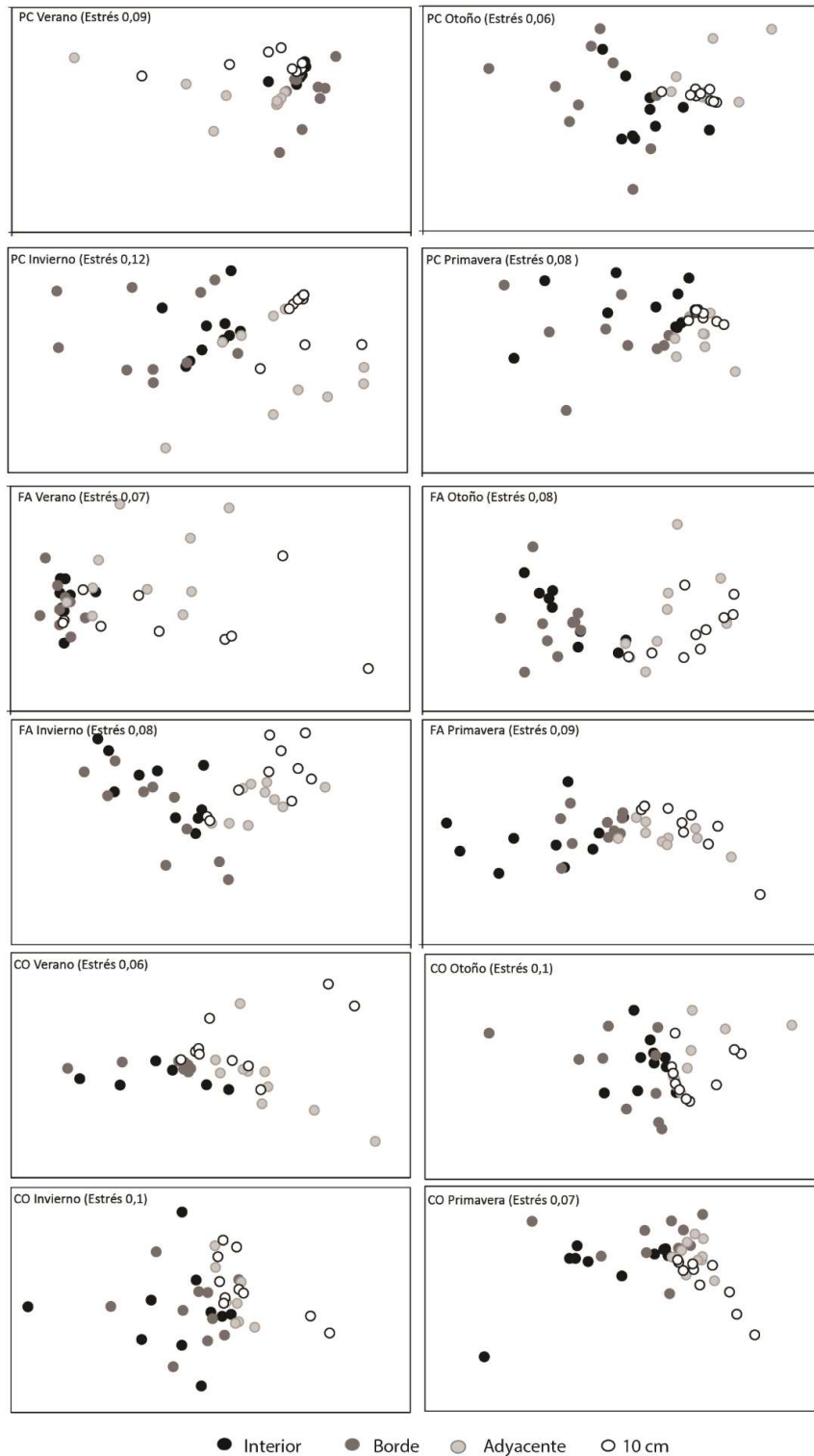


Figura I.10. Escalonamiento multidimensional no métrico (nMDS) de la composición y abundancia de invertebrados entre los distintos microhábitats (Interior, Borde, Adyacente y 10 cm) en los tres sitios (PC: Playa Chica, FA: Faro y CO: Copacabana) en las cuatro estaciones (Verano, Otoño, Invierno y Primavera). Los puntos representan las densidades de los organismos que fueron encontrados en cada unidad muestral.

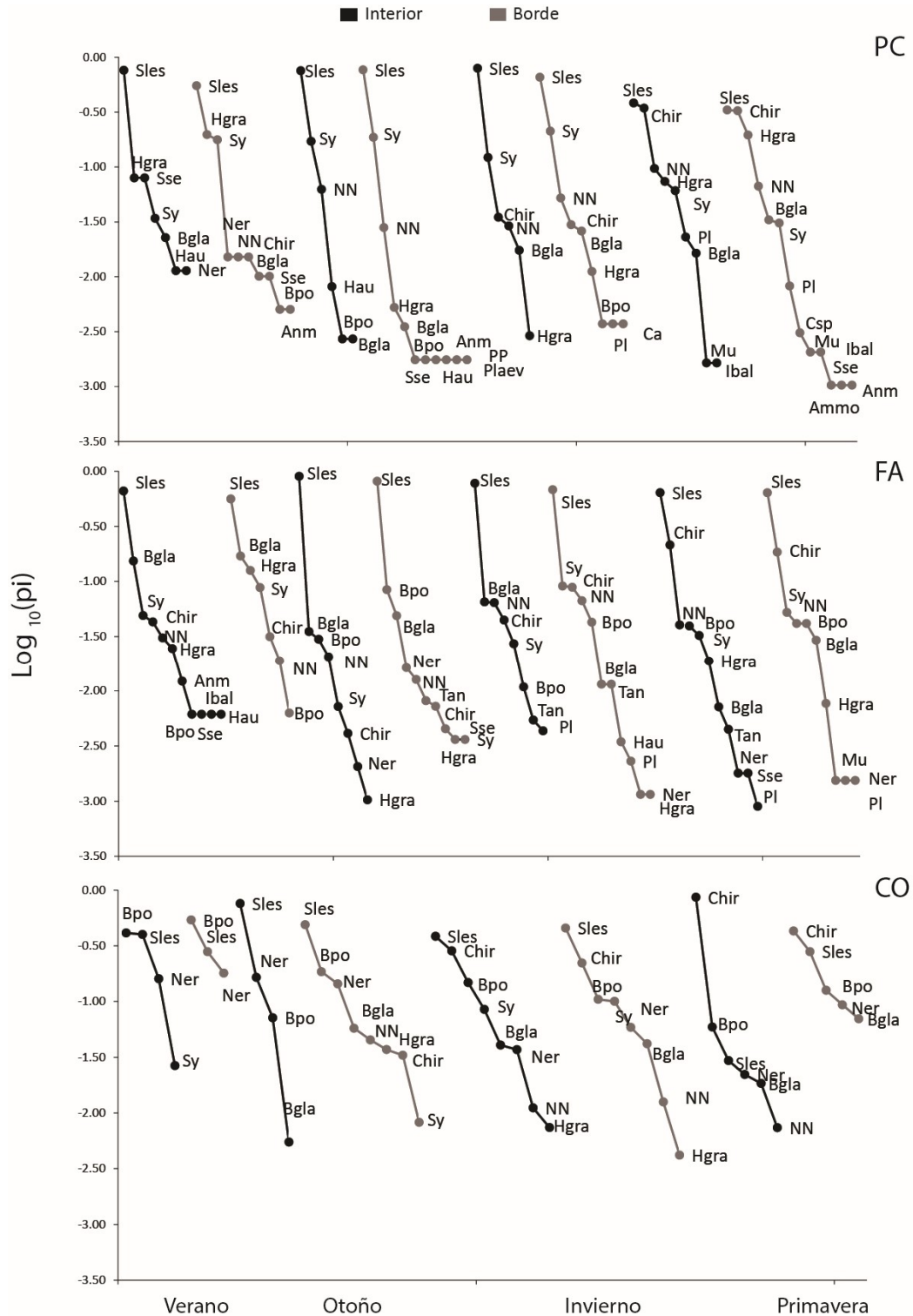


Figura I.11. Curvas de rango-abundancia sumando los datos de las réplicas en cada microhábitat/sitio/estación en los parches de mejillines. Interior (líneas y puntos negros) y Borde (líneas y puntos grises) en cada estación. La abundancia se expresa como $\log_{10}(\pi_i)$ ($\pi_i = n_i / N$, donde n_i = número de individuos de los taxa y N = número total de individuos). Ver abreviatura de taxa en la Tabla I.6.

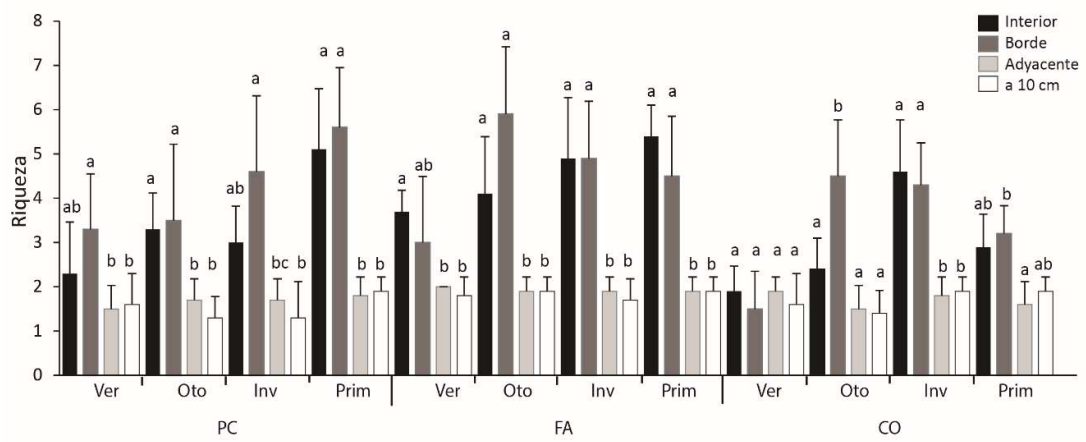


Figura I.12. Riqueza media en 72 cm² ± DE en los cuatro microhábitats muestreados (Interior, Borde, Adyacente y a 10 cm), en los tres sitios (PC: Playa Chica, FA: Faro y CO: Copacabana) y en las cuatro estaciones (Ver: Verano, Oto: Otoño, Inv: Invierno y Prim: Primavera). Las letras diferentes corresponden a diferencias significativas entre los microhábitats en cada sitio/estación. DE: desvío estándar.

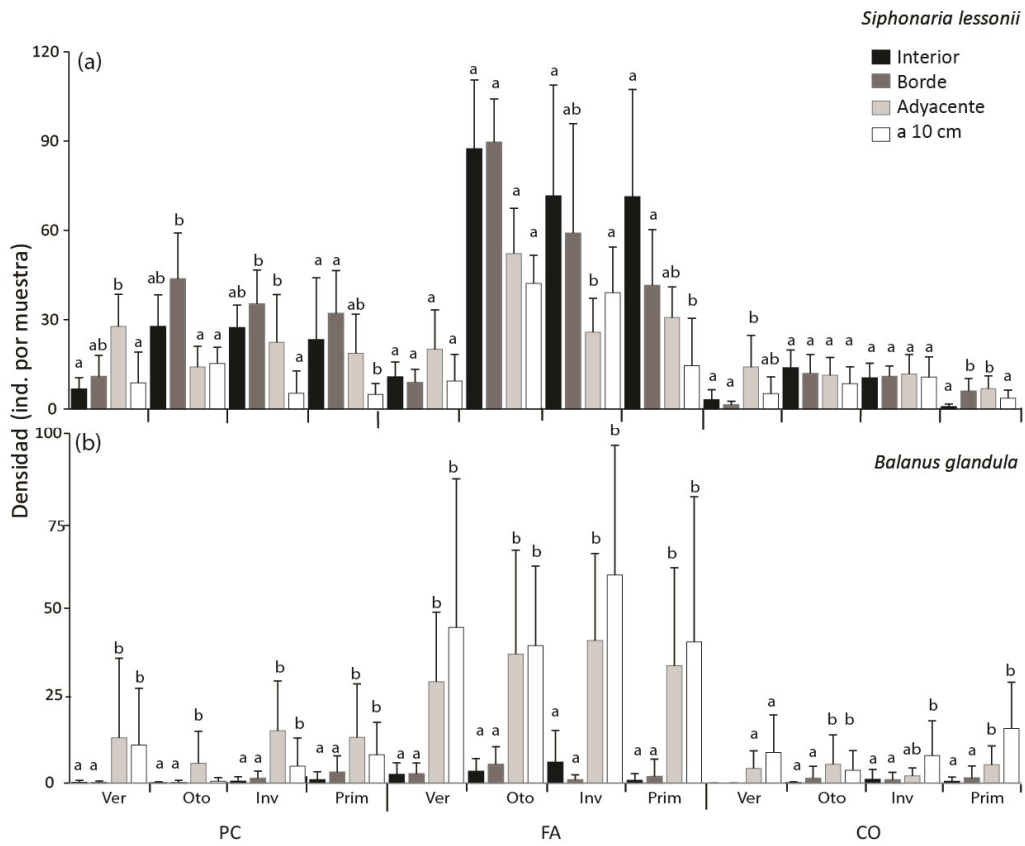


Figura I.13. Densidad media (número de individuos en 72 cm²) de *Siphonaria lessonii* (a) y *Balanus glandula* (b) ± DE en los cuatro microhábitats muestreados (Interior, Borde, Adyacente y a 10 cm), en los tres sitios (PC: Playa Chica, FA: Faro y CO: Copacabana) y en las cuatro estaciones (Ver: Verano, Oto: Otoño, Inv: Invierno y Prim: Primavera). Las letras diferentes corresponden a diferencias significativas entre los microhábitats en cada sitio/estación. DE: desvío estándar.

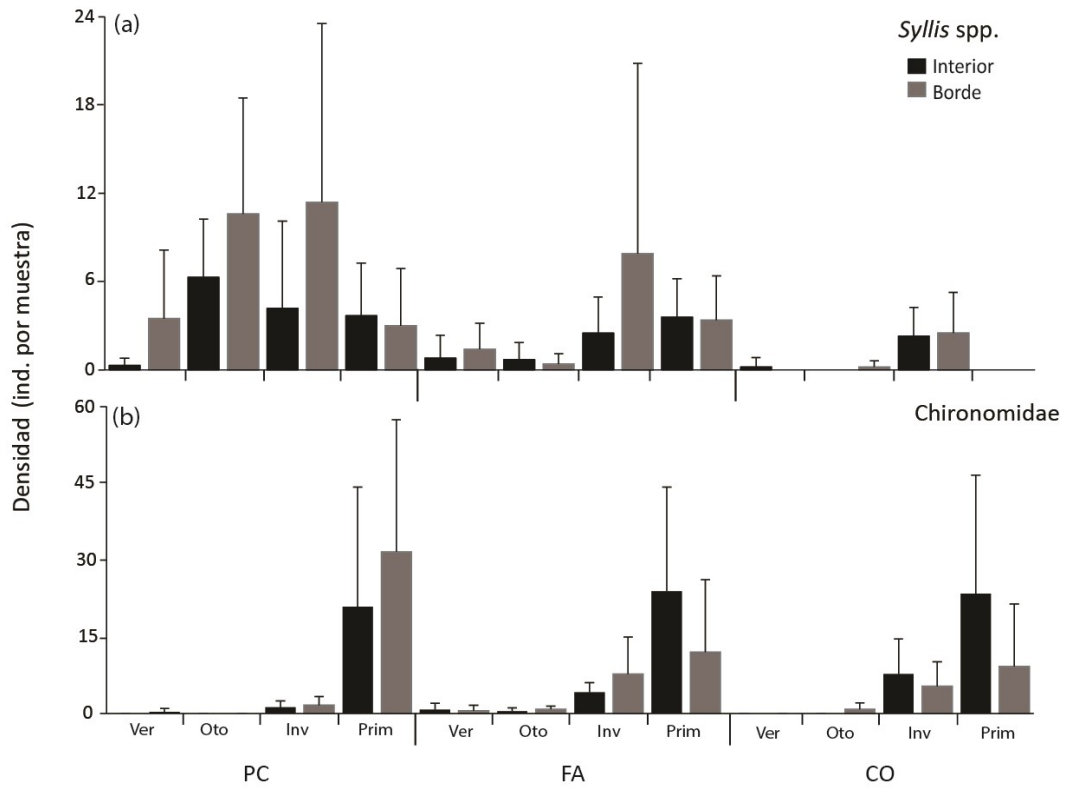
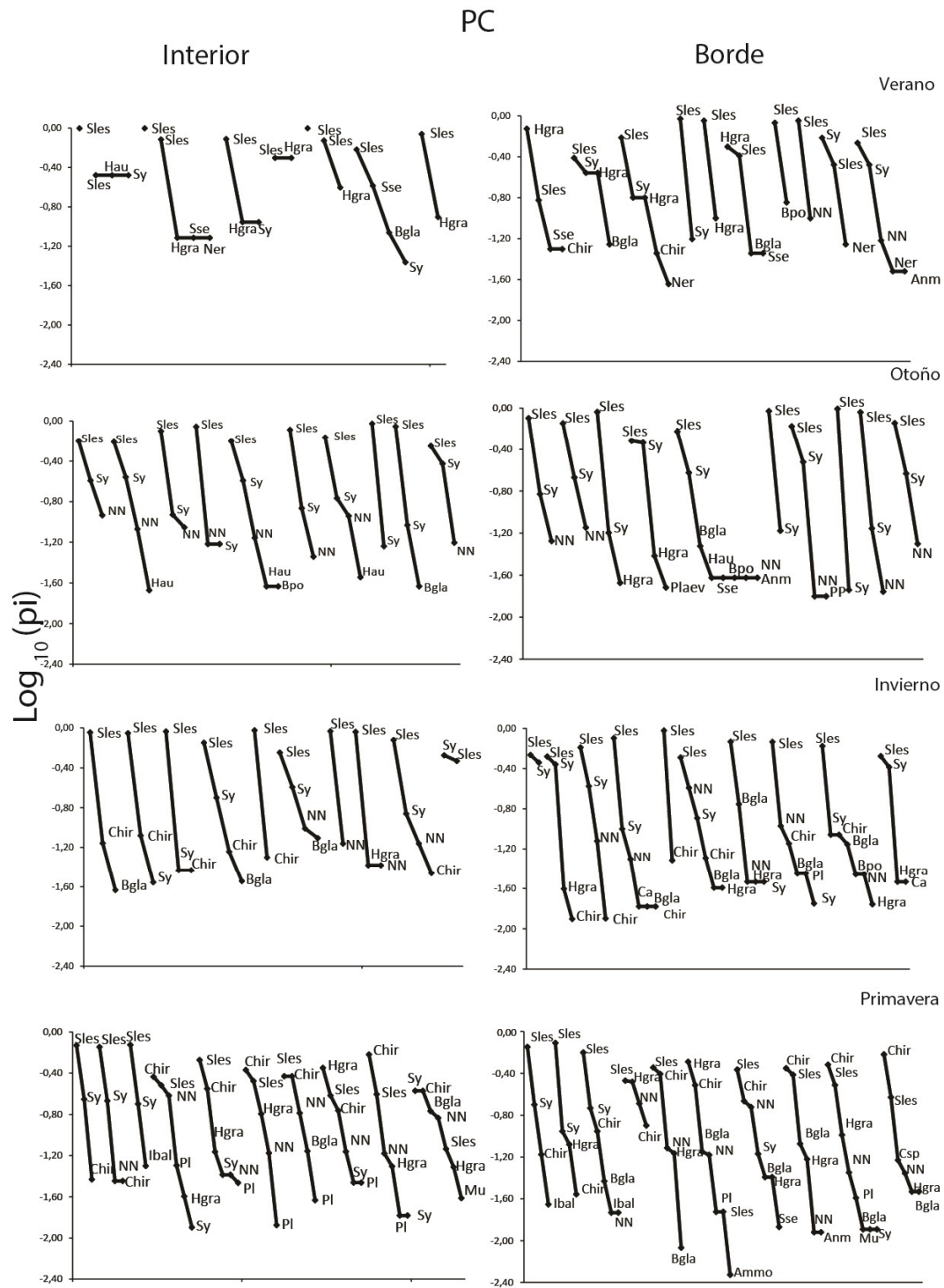
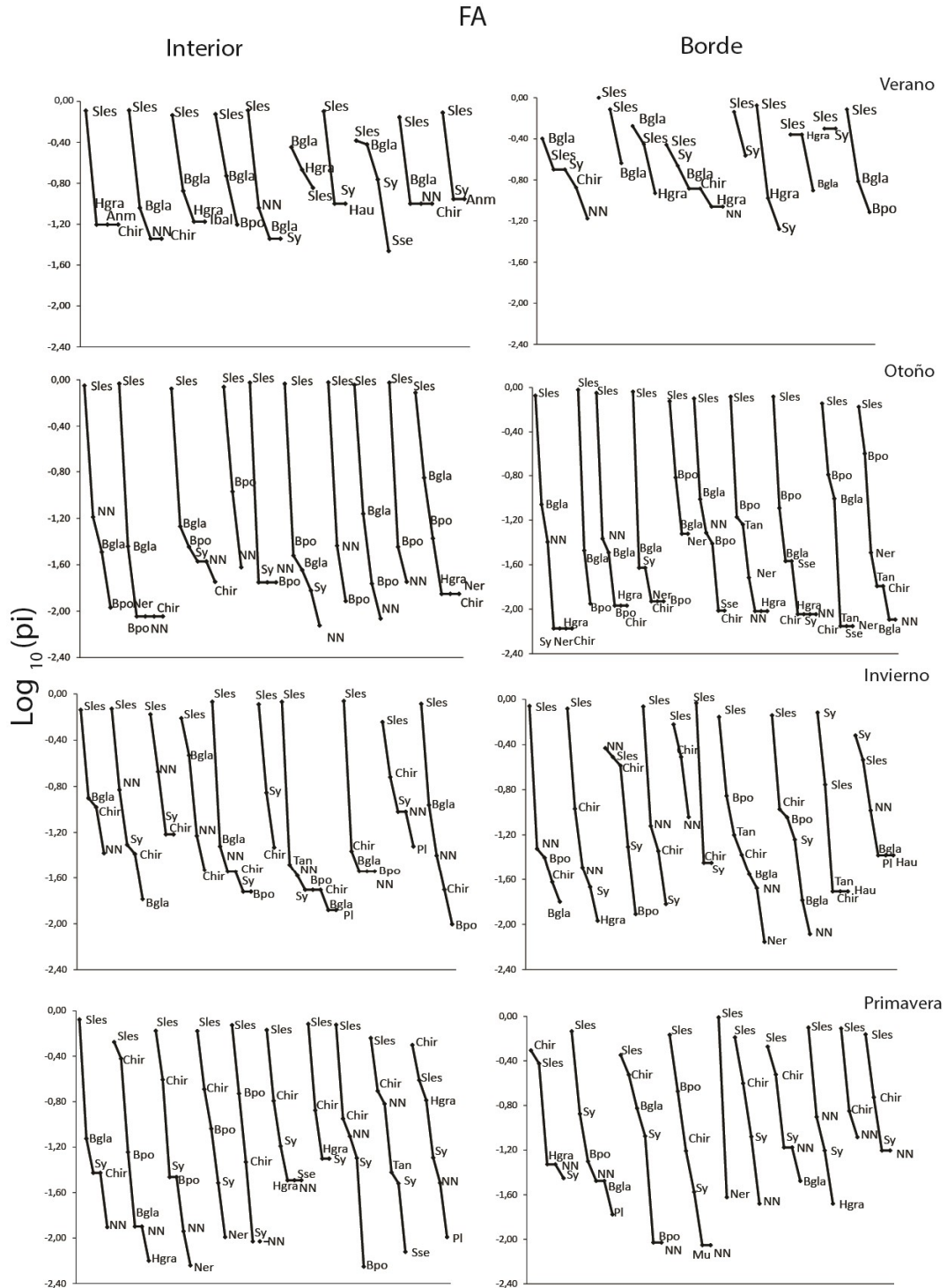


Figura I.14. Densidad media (número de individuos en 72 cm²) de *Syllis* spp. (a) y Chironomidae (b) ± DE en los dos microhábitats muestreados dentro del banco de mejillines (Interior y Borde), en los tres sitios (PC: Playa Chica, FA: Faro y CO: Copacabana) y en las cuatro estaciones (Ver: Verano, Oto: Otoño, Inv: Invierno y Prim: Primavera). DE: desvío estándar.

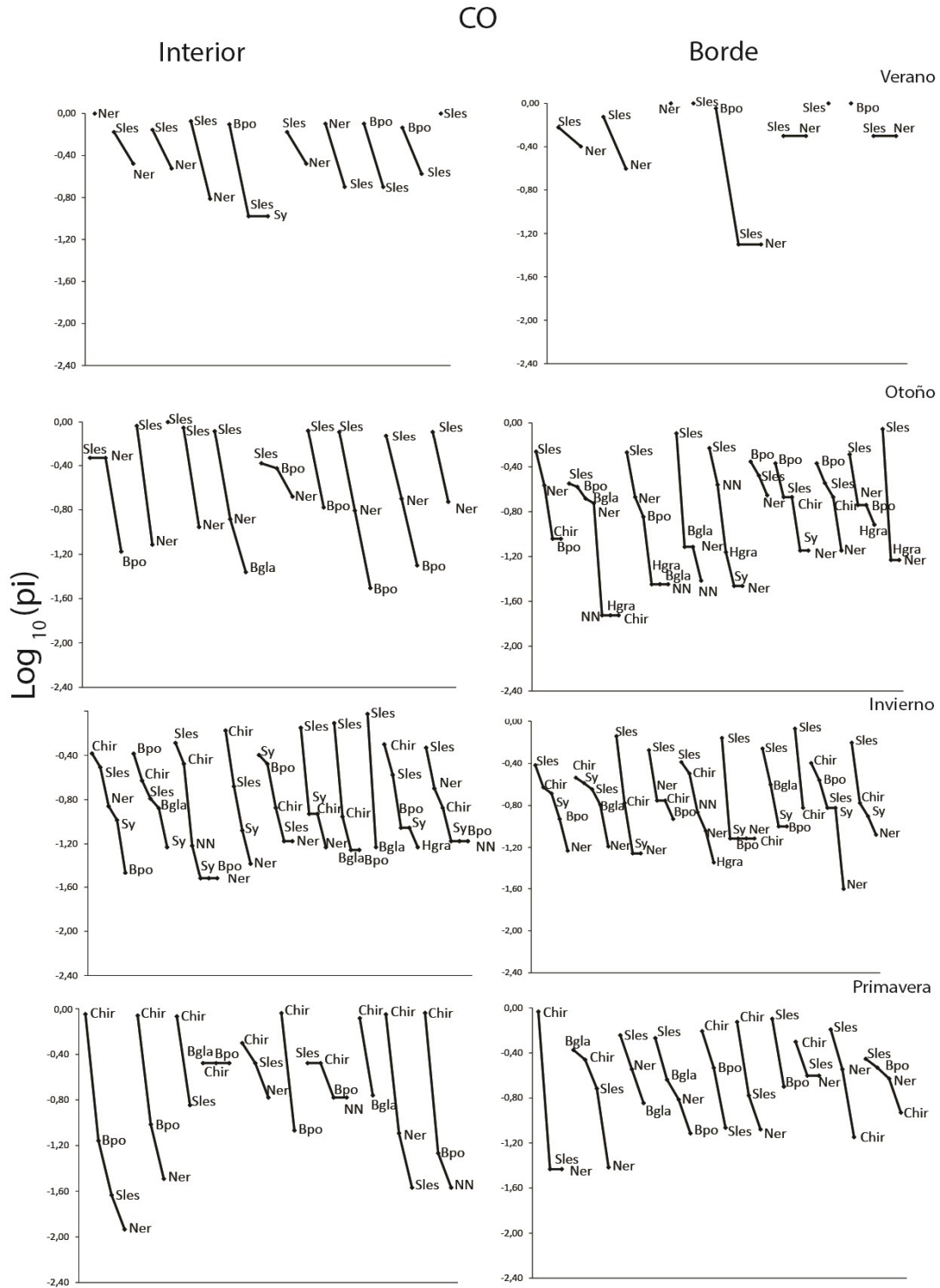
Anexo



Anexo I.1. Curvas de rango-abundancia para los invertebrados encontrados en cada parche de mejillines en el Interior (paneles de la izquierda) y Borde (paneles de la derecha) en Playa Chica (PC). La abundancia se expresa como $\log_{10}(\pi_i)$ ($\pi_i = n_i / N$, donde n_i = número de individuos de los taxa y N = número total de individuos). Ver abreviatura de taxa en la Tabla I.10.



Anexo I.2. Curvas de rango-abundancia para los invertebrados encontrados en cada parche de mejillines en el Interior (paneles de la izquierda) y Borde (paneles de la derecha) en Faro (FA). La abundancia se expresa como $\log_{10}(\pi_i)$ ($\pi_i = n_i / N$, donde n_i = número de individuos de los taxa y N = número total de individuos). Ver abreviatura de taxa en la Tabla I.10.



Anexo I.3. Curvas de rango-abundancia para los invertebrados encontrados en cada parche de mejillines en el Interior (paneles de la izquierda) y Borde (paneles de la derecha) en Copacabana (CO). La abundancia se expresa como $\log_{10}(\pi_i)$ ($\pi_i = n_i / N$, donde n_i = número de individuos de los taxa y N = número total de individuos). Ver abreviatura de taxa en la Tabla I.10.

Capítulo II

Efecto del área y la relación borde/superficie de los espacios libres de mejillines sobre la recolonización.

Introducción

La estabilidad de un ecosistema varía en función de la cantidad e intensidad de los disturbios que recibe, así como de su capacidad de resiliencia ante los mismos (Hillebrand *et al.* 2017). Los disturbios son eventos que disrumen la estructura de la comunidad o población y cambian la disponibilidad de los recursos y las variables ambientales durante un intervalo de tiempo (Resh *et al.* 1988). El tamaño de las áreas disturbadas influye sobre la disponibilidad de recursos y afecta al tiempo de recuperación de las áreas perturbadas (Paine y Levin 1981, Sousa 1984, Levinton 1995). A su vez, como consecuencia de los disturbios se generan bordes entre hábitats, esto es zonas de transición entre las áreas perturbadas y las no perturbadas (Cadenasso *et al.* 2003, Strayer *et al.* 2003). Los bordes pueden proporcionar zonas de refugio y ser fuente de individuos para la recolonización de las áreas disturbadas (Levinton 1995). El tamaño y la forma del disturbio definen la relación entre los bordes y la superficie de las zonas perturbadas, teniendo aquellas de menor tamaño mayor relación borde/superficie.

Los ambientes rocosos intermareales sufren disturbios naturales y los organismos que los habitan se caracterizan por tener gran capacidad de resiliencia frente a estos disturbios (Levinton 1995). A su vez, la estructura física de estos ambientes puede ser alterada sustancialmente por ingenieros de ecosistemas (Jones *et al.* 1994) como las especies de bivalvos epibentónicos que se agregan en altas densidades formando bancos (Suchanek 1992, Seed 1996, Prado y Castilla 2006). Los bancos de bivalvos están frecuentemente expuestos al desprendimiento de fragmentos, generando espacios de roca expuesta de diferentes tamaños y formas (Paine y Levin 1981, Sousa 1984). Estos espacios son ocupados por gasterópodos herbívoros, por ejemplo lapas, que se desplazan entre el banco y los espacios libres de bivalvos en donde se alimentan de microalgas (incluyendo estadios juveniles de macroalgas). Estos herbívoros pueden afectar la forma

en la que las áreas disturbadas se recuperan del impacto del disturbio debido a que regulan la densidad de las algas que se asientan en la roca expuesta (Paine y Levin 1981, Sousa 1984, Benedetti-Cecchi 2000, Bertocci *et al.* 2005). Además, se observó que las áreas de roca expuesta de mayor tamaño (menor relación borde/superficie) suelen presentar menor densidad de lapas y mayor cobertura de algas incrustantes, lo cual podría deberse a la menor cantidad de bordes donde las lapas pueden refugiarse de la desecación y la depredación durante la marea baja (Suchanek 1979). Por lo tanto, se espera que a mayor área disturbada la tasa de recolonización sea mayor.

El nivel medio de los intermareales rocosos bonaerenses están ocupados principalmente por bancos de *Brachidontes rodriguezii* (Miloslavich *et al.* 2016, Palomo *et al.* 2019). El oleaje intenso durante una tormenta causa el desprendimiento de parches de mejillines que dejan expuesto espacios de roca de diferentes tamaños (Penchaszadeh *et al.* 2007, Gutiérrez *et al.* 2015). La lapa pulmonada *Siphonaria lessonii* podría estar afectando la recolonización de estos espacios debido a que regula la presencia de las algas que se establecen en la roca expuesta durante los primeros días posteriores al desprendimiento (Adami 2008, Gonzalez 2017). En este contexto, resulta importante entender la dinámica de los procesos de recolonización en función del área disturbada y su relación borde-superficie.

El objetivo de este capítulo fue evaluar si la relación borde-superficie de los espacios de roca expuesta afecta la recolonización por parte del mitílido, *Brachidontes rodriguezii*. Para llevar a cabo este objetivo, se realizaron dos experimentos. En el primero de ellos se evaluó si el área de roca expuesta afecta la recolonización del mejillín y la abundancia de los organismos en dos épocas del año (fines del verano y mediados de primavera). En el segundo experimento, se utilizó un diseño factorial para evaluar el

efecto del tamaño y la forma del área disturbada sobre la recolonización del mejillín y la abundancia de los organismos que se asentaron en estas áreas.

Materiales y métodos

Área de estudio

Los experimentos se llevaron a cabo en el intermareal rocoso aledaño al Faro de Mar del Plata (en los sucesivos FA, ver “Área de Estudio General”).

Experimento 1: Efecto del tamaño del disturbio sobre la recolonización

Para evaluar el efecto del área disturbada sobre la recolonización de mejillín y las abundancias de los organismos se removieron parches de mejillines creando áreas cuadradas de roca expuesta de 25, 50, 100, 200, 400 cm² (n = 6) en dos épocas del año (28 de febrero de 2018, denominada “Febrero” y 28 de octubre de 2018, denominada “Octubre”; Fig. II.1). Las medidas seleccionadas se encuentran dentro del rango de espacios de roca expuesta que se encuentran entre el banco de mejillines en este intermareal. Los mejillines fueron eliminados mediante el uso de espátula. Durante seis meses con una frecuencia aproximadamente mensual (28-40 días entre muestreos, Tabla II.1) se cuantificó la superficie de roca expuesta, como así también la cobertura y densidad de los organismos en las distintas unidades experimentales.

Experimento 2: Importancia relativa del tamaño del disturbio y su relación borde-superficie

Para evaluar el efecto del área disturbada y su relación borde-superficie sobre la recolonización por mejillín y las abundancias de los organismos, se removieron parches de mejillines generando espacios de roca expuesta con diferentes combinaciones de tamaño y forma (n = 6; Fig. II.2). Los mejillines fueron removidos mediante el uso de

espátula en enero de 2017. Las áreas de roca expuesta fueron de forma circular (denominado “Redondo”) de (i) 314 cm² (20 cm de diámetro, denominados “Grande”), (ii) 177 cm² (15 cm de diámetro, denominados “Mediano”) y (iii) 78.5 cm² (10 cm de diámetro, denominados “Pequeño”) y áreas de forma cuadrangular (denominadas “Cuadrado”) de (iv) 314 cm² (lado de 17.7 cm, “Grande”), (v) de 176.7 (13.3 cm de lado, “Mediano”) y (vi) de 78.5 (8.8 cm de lado, “Pequeño”). Luego de 67 días del inicio se cuantificó la superficie de roca, como así también la cobertura y densidad de los organismos en los distintos tratamientos.

Cuantificación de las variables independientes

En ambos experimentos, se cuantificó la superficie de roca expuesta (*i. e.*, área sin mejillín pero incluyendo la cobertura de algas incrustantes) y la cobertura de macroalgas y algas incrustantes mediante conteo de intersecciones de puntos con una grilla de 2 x 2 cm. La cobertura de algas incrustantes fue relativizada al número de las intersecciones de roca expuesta contadas en cada fecha de muestreo, de modo de obtener valores comparables independientes del tamaño del área muestreada. Además, se cuantificó la densidad de *Siphonaria lessonii* y *Balanus glandula* contando todos los organismos en la superficie de roca expuesta. La densidad de *S. lessonii* se relativizó por área a 1 dm² de roca expuesta.

Análisis de datos

Para evaluar si el tamaño del disturbio afecta la composición y abundancia de las especies que se encontraron en los distintos tratamientos a lo largo del tiempo se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) con el programa PRIMER (Clarke 1993). Los datos de cobertura y densidad fueron estandarizados con el objetivo de unificar las unidades y evitar distorsiones espurias (Quinn y Keough 2002). A cada observación de una variable se le restó la media de la variable y se dividió dicha distancia por el desvío

estándar de la misma (Quinn y Keough 2002). El nMDS se realizó en base a los promedios de los datos de abundancia estandarizada de los grupos de especies más abundantes: *Brachidontes rodriguezii*, *Siphonaria lessonii*, algas incrustantes (*Hildenbrandia* sp. y *Ralfsia* sp.) y *Balanus glandula*. Las macroalgas no fueron consideradas en este análisis debido a que solo estuvieron presentes en algunas réplicas de la estación primavera. La ordenación presentada tiene niveles de estrés $< 0,15$, lo que indica que nMDS proporcionó una representación adecuada de las relaciones entre las muestras (Clarke 1993).

La superficie de roca expuesta, la cobertura de algas incrustantes y la densidad de *Siphonaria lessonii* fueron analizadas mediante un modelo lineal generalizado de tipo marginal con ecuaciones de estimación generalizadas (GEE) con tamaño, época del año y tiempo como variables explicativas de efectos fijos. La variable tamaño fue cualitativa con 5 niveles, 25, 50, 100, 200, 400 cm², época fue cualitativa con 2 niveles y tiempo fue una variable continua con 6 niveles (Zuur *et al.* 2009). En el caso de la superficie y cobertura se utilizó una distribución de probabilidad binomial con función de enlace logit, y para la densidad una distribución de probabilidad Poisson y función de enlace log. Estos modelos se seleccionaron entre otros con diferentes matrices de correlación utilizando el criterio de información de cuasi-probabilidad. Las matrices de correlación usadas fueron autoregresivas de orden 1, no estructuradas e independientes. Todas las variables de respuesta tuvieron un buen ajuste con una matriz no estructurada. Los modelos fueron ajustados mediante el paquete *geepack* en R (Halekoh *et al.* 2006). Los coeficientes informados son valores del odds ratio que es una medida de la magnitud del efecto. El odd es el cociente entre la probabilidad de que ocurra un suceso y la probabilidad de que no ocurra (Zuur *et al.* 2009). El odds ratio expresa cuantas veces es mayor el odd del evento en un nivel del factor respecto al odd del nivel a comparar. Por último, debido a que la densidad de *Balanus glandula* fue baja se evaluó la presencia/ausencia a lo largo

del experimento, considerando que estuvo presente en las réplicas si se registró al menos un individuo durante los tiempos muestreados. Estos modelos fueron analizados mediante un modelo lineal generalizado con distribución Bernoulli y función de enlace logit con la función glm en R (R Core Team 2016).

Para evaluar si el tamaño del área disturbada y la forma afectan la composición y abundancia de las especies que se establecen en las áreas se realizó un PERMANOVA (análisis de varianza multivariado, con base en permutaciones e índice de disimilitud Euclideo). Los datos de abundancia relativa (cobertura y densidad) fueron relativizados al área de roca expuesta y luego estandarizados con el objetivo de unificar las unidades (Quinn y Keough 2002). Para analizar las diferencias entre los tratamientos en cada sitio a posteriori, se realizó una prueba de pares de Tukey. Además, se realizó un gráfico de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), usando el índice de disimilitud Euclideo para visualizar las posibles diferencias entre la composición y abundancia de las especies que se establecieron en los espacios con diferentes tamaños de área y relación borde-superficie. El análisis PERMANOVA y el nMDS fueron realizados con el programa PRIMER (Clarke 1993). La ordenación presentada tiene niveles de estrés < 0,15.

Además, se analizaron las variaciones de la superficie de roca expuesta y la cobertura de las algas incrustantes mediante un modelo lineal generalizado con distribución binomial con tamaño y forma como variables explicativas de efectos fijos. La variable tamaño fue cualitativa con 3 niveles, Grande, Mediano y Pequeño, y la variable forma fue cualitativa con 2 niveles, Cuadrado (mayor relación perímetro-superficie) y Redondo (menor relación perímetro-superficie). El modelo presentó sobredispersión por lo que se seleccionó, a partir del Criterio de Akaike, un modelo con distribución beta-binomial y función enlace logit. Los coeficientes informados son

valores del odds ratio. Para evaluar la variación en la densidad de *Siphonaria lessonii* se realizó un modelo lineal generalizado con distribución Poisson con tamaño y forma como variables explicativas de efectos fijos. Considerando que el modelo para la densidad de *S. lessonii* presentó sobredispersión, se compararon dos modelos con distintas distribuciones y por Criterio de Akaike fue seleccionado el modelo con distribución binomial negativa y función de enlace log. Este análisis se llevó a cabo con el paquete MASS en R (Brooks *et al.* 2017). Por último, se analizó la presencia/ausencia del *Balanus glandula* en las muestras mediante un modelo lineal generalizado con distribución Bernoulli y función de enlace logit con el paquete glm en R (R Core Team 2016).

Para todos los modelos realizados las diferencias a posteriori entre los niveles de las variables explicativas se evaluaron con la prueba de Tukey utilizando el paquete emmeans (Lenth 2019). Se consideraron significativas aquellas pruebas con $p < 0,05$.

Resultados

Experimento 1: Efecto del tamaño del disturbio sobre la recolonización

El tamaño del área disturbada influyó sobre la estructura del ensamble de organismos que se establecen en estas áreas durante los 6 meses (nMDS, Fig. II.3). En el primer muestreo, los puntos que representan a la composición y abundancia de las especies, ocuparon el mismo espacio multidimensional independientemente del tamaño del área disturbada. Los tratamientos iniciados en Febrero se mantuvieron dentro del espacio multidimensional que ocuparon inicialmente. En los tratamientos iniciados en Octubre y a partir del segundo tiempo del muestreo, las áreas disturbadas mayores a 100 cm² se fueron diferenciando del grupo inicial hacia ubicaciones contrarias a las que ocuparon las de 25 y 50 cm².

La superficie de roca expuesta difirió significativamente entre los tratamientos a lo largo del tiempo (la interacción triple entre las variables explicativas tamaño, época del año y tiempo fue significativa; Tabla II.2). En las áreas generadas en Febrero el odd de la superficie de roca expuesta en áreas de 25 cm² fue 72,3 - 75 % menor que el de las áreas de más de 100 cm² (Fig. II.4). Asimismo, en las áreas generadas en Octubre el odd de la proporción de roca expuesta en áreas de 25 cm² fue 72,3 - 99,95 % menor que el de las otras áreas, lo que indica que se recolonizaron más rápidamente (Fig. II.4). La recolonización de las áreas de roca expuesta de 25 y 200 cm² difirió entre los disturbios iniciados en ambas épocas.

Durante el experimento se registró predominantemente la cobertura del alga incrustante *Hildenbrandia* sp. y en menor proporción de *Ralfsia* sp. La cobertura de algas incrustantes difirió significativamente a lo largo del tiempo entre las áreas con diferentes tamaños iniciales del disturbio y las distintas épocas del año. Se observó que la interacción entre las variables explicativas tamaño, época y tiempo fue significativa (Tabla II.3, Fig. II.5). El odd de la cobertura de las algas incrustantes fue significativamente mayor en las áreas iniciales de 100 cm² que las de 25, 50, 400 cm² generadas en Octubre. En cambio, la cobertura fue similar entre las áreas de diferentes tamaños generadas en Febrero (Fig. II.5).

La densidad de *Siphonaria lessonii* difirió significativamente a lo largo del tiempo entre áreas con diferentes tamaños y épocas iniciales de disturbio. Se observó que la interacción entre las variables explicativas tamaño, época y tiempo fue significativa (Tabla II.3, Fig. II.6). La densidad de *S. lessonii* fue 153% mayor en las áreas de 50 cm² iniciales generadas en Febrero con respecto a las de 400 cm² en la misma época (Fig. II.6). En las áreas generadas en Octubre se observaron diferencias significativas entre las áreas disturbadas de 25 cm² y el resto de los tamaños (Fig. II.6). Además, se observó que la

densidad de *S. lessonii* fue mayor en los tratamientos de 100, 200, 400 cm² generados en Octubre en comparación con el mismo tratamiento iniciado en Febrero. La presencia de *Balanus glandula* no difirió significativamente entre los tratamientos (Tabla II.4).

Experimento 2: Importancia relativa del tamaño del disturbio y su relación borde-superficie

Los resultados de una réplica de Redondo/Grande presentaron valores fuera del espacio multidimensional que definían las demás réplicas, por lo cual fue excluida del análisis de nMDS. La estructura del ensamble de organismos que se estableció sobre la superficie de roca fue afectada por el tamaño inicial del área disturbada pero no por su forma (Tabla II.5). La composición y abundancia de las especies en los disturbios de tamaño Pequeño difirió significativamente respecto al encontrado en los disturbios de tamaño Mediano y Grande, no encontrándose diferencias entre estos últimos (Test de Tukey, $t_{\text{Grande-Mediano}; \text{gl}=20} = 0,80, p= 0,65$; $t_{\text{Grande- Pequeño}; \text{gl}=20} = 2,08, p= 0,01$; $t_{\text{Mediano-Pequeño}; \text{gl}=20} = 2,17, p= 0,01$, Fig. II.7).

La superficie de roca expuesta difirió significativamente entre los niveles de la variable explicativa tamaño pero no entre forma (Tabla II.6). El odd de las áreas de roca expuesta con tamaño Pequeño fue 44% y 47% menor que el de las áreas de tamaño Grande y Mediano, respectivamente (Fig. II.8).

Hildenbrandia sp. fue la única alga incrustante que se registró en el experimento. La cobertura de *Hildenbrandia* sp. no difirió significativamente entre los tratamientos (Tabla II.7, Fig. II.9). En cambio, la densidad de *Siphonaria lessonii* fue 44,62 % mayor en las áreas Redondas que las Cuadradas (Tabla II.7, Fig. II.10). Se encontraron individuos de *Balanus glandula* en el 19% de las réplicas (7 de 36 réplicas totales) las cuales tenían una densidad de entre 1-6 individuos en toda el área descubierta, excepto en una réplica que se encontraron 99 individuos (Redonda-Grande). La presencia de *Balanus glandula* no

difirió significativamente entre los tratamientos (Tabla II.7). No se observó cobertura de macroalgas al final del experimento (marzo de 2017).

Discusión

Los resultados de este capítulo muestran que el tamaño del área disturbada afecta al proceso de recolonización por parte del bivalvo, *Brachidontes rodriguezii*. Áreas disturbadas menores a 50 cm², con mayor relación borde/superficie, se recolonizaron en menor tiempo, tal como se esperaba debido principalmente al desplazamiento de individuos desde las zonas aledañas (Penchaszadeh 1973, Levinton 1995). Asimismo, en estas áreas generalmente no se observó una ampliación de su tamaño por desprendimientos del mejillín contiguo, lo cual también favoreció la recolonización de las mismas. En cambio, las áreas mayores a 100 cm² tardan más en recolonizarse y mostraron de forma más frecuente incrementos en su superficie de roca expuesta. En este contexto, los datos sugieren que hay un umbral de tamaño ubicado entre los 50 y 100 cm² por encima del cual las áreas disturbadas tienen poca probabilidad de que el mejillín las cubra en menos de 6 meses.

Siphonaria lessonii fue más abundante en las áreas redondas y su densidad fue similar entre áreas disturbadas de diferentes tamaños. La diferencia en la densidad de *S. lessonii* entre los tratamientos en las áreas generadas en Octubre no fue considerada ya que se debe a que la densidad se midió sobre la roca expuesta y las áreas de menor tamaño se cubrieron rápidamente de mejillines, por lo que la diferencia está enmascarada por este factor. Por lo tanto, los resultados no mostraron evidencias suficientes para demostrar que *S. lessonii* es más abundante en áreas de roca expuesta de menor tamaño (mayor relación borde-superficie). Este resultado difiere a lo esperado según otros trabajos que muestran que las áreas de menor tamaño de roca descubierta pueden sufrir diferentes patrones de

sucesión, en comparación con los más grandes, porque tienen mayores densidades de lapas que se alimentan sobre el área facilitando la recolonización de los bivalvos (Sousa 1984, Farrell 1989, Benedetti-Cecchi 2000, Bertocci *et al.* 2005). La ausencia de diferencias entre tratamientos en la cobertura de algas incrustantes podría deberse (a) a la ausencia de diferencias en la densidad de lapas o (b) a que la cobertura de las algas incrustantes está dada principalmente por *Hildenbrandia* sp., la cual pareciera ser resistente a la herbivoría de la lapa *S. lessonii* (Underwood 1980). En este caso, la densidad de *Balanus glandula* entre las áreas disturbadas no fue suficientemente alta como para afectar el proceso de sucesión (ver “Capítulo IV: Discusión”).

Las áreas disturbadas de 200 y 400 cm² tendieron a cubrirse de mejillines entre octubre y abril pero no entre febrero y agosto, período en que el área de roca expuesta se mantuvo constante. A pesar de que el reclutamiento generalmente ocurre en el interior de los bancos, la diferencia en la cobertura podría estar relacionada con la época (febrero a junio) y la variación interanual en el reclutamiento de los mejillines, ya que el mayor número de individuos reclutados y el crecimiento de los mismos podrían generar mayor desplazamiento hacia las zonas aledañas de roca expuesta (Adami *et al.* 2008, Arribas *et al.* 2015). Por lo tanto, en el caso de las áreas disturbadas en octubre, los últimos tres meses medidos (febrero, marzo y abril) coinciden con la época de reclutamiento a diferencia de los últimos meses de las áreas disturbadas en febrero (junio, julio y agosto). Finalmente, si bien se realizó una comparación entre dos periodos únicamente, los resultados sugieren que la época del año en que se produce un disturbio podría influir en el proceso de recolonización (Benedetti-Cecchi 2000).

Finalmente, los resultados indican que el tamaño del área disturbada afecta la recolonización por parte del mejillín pero no influye sobre la presión de herbivoría ejercida por *Siphonaria lessonii*. Estudios sobre el efecto del tamaño de las áreas

disturbadas sobre la recolonización permiten ampliar el conocimiento sobre la respuesta de las comunidades de las costas rocosas bonaerenses ante un disturbio natural. En un contexto de cambio climático, tales como el aumento de la frecuencia de las tormentas y del nivel del mar que producen mayor erosión en la costa (IPCC 2019), los conocimientos obtenidos en este trabajo podrían ser utilizados para confeccionar modelos que permitan predecir el futuro de los intermareales rocosos bonaerenses (Paine y Levin 1981, Benedetti-Cecchi 2000).

Tablas y Figuras

Tabla II.1. Fechas de muestreo a lo largo del experimento y los días transcurridos desde el inicio hasta cada fecha de muestreo.

Época del año	Tiempo	Fecha de muestreo	Días desde el inicio
Febrero	0	28/02/2018	
	1	27/03/2018	28
	2	24/04/2018	56
	3	26/05/2018	88
	4	26/06/2018	119
	5	25/07/2018	148
	6	28/08/2018	172
Octubre	0	28/10/2018	
	1	26/11/2018	31
	2	23/12/2018	58
	3	23/01/2019	88
	4	05/03/2019	129
	5	01/04/2019	155
	6	28/04/2019	182

Tabla II.2. Resultados del análisis de devianza del modelo lineal generalizado con ecuaciones de estimación generalizadas que compara la superficie de roca sin mejillín entre áreas disturbadas con diferentes tamaños iniciales (25, 50, 100, 200 y 400 cm²) generadas en dos épocas del año (Febrero y Octubre) a lo largo del tiempo (6 meses). Los asteriscos indican efectos significativos. gl: grados de libertad, χ^2 : chi- cuadrado.

	gl	χ^2	p-valor
Tamaño	4	27,2	<0,001 *
Época	1	0,11	0,743
Tiempo	1	0,13	0,723
Tamaño:Época	4	11,60	0,021 *
Tamaño:Tiempo	4	25,79	<0,001 *
Época:Tiempo	1	2,14	0,143
Tamaño:Época:Tiempo	4	13,78	0,008 *

Tabla II.3. Resultados del análisis de devianza del modelo lineal generalizado con ecuaciones de estimación generalizadas que compara la cobertura de algas incrustantes y la densidad de *Siphonaria lessonii* en un dm² entre áreas disturbadas con diferentes tamaños (25, 50, 100, 200 y 400 cm²) generadas en dos épocas del año (Febrero y Octubre) a lo largo del tiempo (6 meses). Los asteriscos indican efectos significativos. gl: grados de libertad, χ^2 : chi- cuadrado.

	gl	χ^2	p-valor
Algas incrustantes			
Tamaño	4	18,9	<0,001 *
Época	1	4,6	0,032 *
Tiempo	1	45,7	<0,001 *
Tamaño:Época	4	8,2	0,083
Tamaño:Tiempo	4	16	0,003 *
Época:Tiempo	1	0,8	0,385
Tamaño:Época:Tiempo	4	70,1	<0,001 *
<i>Siphonaria lessonii</i>			
Tamaño	4	98,83	0,042 *
Época	1	11,99	0,273
Tiempo	1	13,28	0,249
Tamaño:Época	4	172,41	0,002 *
Tamaño:Tiempo	4	222,9	<0,001 *
Época:Tiempo	1	43,8	0,036
Tamaño:Época:Tiempo	4	293,341	<0,001 *

Tabla II.4. Resultados del análisis de devianza del modelo lineal generalizado que compara la presencia de *Balanus glandula* entre áreas disturbadas con diferentes tamaños (25, 50, 100, 200 y 400 cm²) generadas en dos épocas del año (Febrero y Octubre) al final del experimento (Tiempo 6). gl: grados de libertad, χ^2 : chi- cuadrado.

	gl	χ^2	p-valor
Tamaño	5	8,72	0,12
Época	2	3,26	0,2
Tamaño:Época	4	2,09	0,72

Tabla II.5. Resultados del PERMANOVA de dos-vías comparando las abundancias estandarizadas de las especies entre diferentes tamaños (Grande, Mediano y Pequeño) y formas (Cuadrado y Redondo) de las áreas disturbadas a los 67 días de generado el disturbio. Los asteriscos indican efectos significativos. gl: grados de libertad, CM: cuadrado medio.

Fuente de variación	gl	CM	Pseudo-F	p-valor
Tamaño	2	11,46	3,09	0,005 *
Forma	1	1,65	0,44	0,801
Tamaño x Forma	2	2,07	0,56	0,833
Residuo	30	3,71		

Tabla II.6. Resultados del análisis de devianza del modelo lineal generalizado que compara la superficie de roca sin mejillines entre los tamaños (Grande, Mediano y Pequeño) y las formas (Cuadrado y Redondo) a los 67 días de generado el disturbio. Los asteriscos indican efectos significativos. χ^2 : chi- cuadrado, gl: grados de libertad.

	χ^2	gl	p-valor
Tamaño	16,165	2	<0,001 *
Forma	1,304	1	0,253
Tamaño:Forma	1,684	2	0,431

Tabla II.7. Resultados del análisis de devianza de los modelos lineales generalizados que compara la cobertura de *Hildenbrandia* sp., la densidad de *Siphonaria lessonii* por dm² y la presencia de *Balanus glandula* entre diferentes tamaños (Grande, Mediano y Pequeño) y formas (Cuadrado y Redondo) a los 67 días de generado el disturbio. Los asteriscos indican efectos significativos. χ^2 : chi- cuadrado, gl: grados de libertad.

	χ^2	gl	p-valor
<i>Hildenbrandia</i> sp.			
Tamaño	2,12	2	0,34
Forma	0,14	1	0,68
Tamaño:Forma	0,74	2	0,69
<i>Siphonaria lessonii</i>			
Tamaño	5,68	2	0,06
Forma	4,66	1	<0,03 *
Tamaño:Forma	0,87	2	0,65
<i>Balanus glandula</i>			
Tamaño	1,66	2	0,44
Forma	1,71	1	0,19
Tamaño:Forma	0,67	2	0,71



Figura II.1. Áreas de roca expuesta generados con espátula simulando un disturbio natural de distintos tamaños sobre el nivel medio horizontal del intermareal rocoso aledaño al Faro de Mar del Plata. Las letras en la foto indican los tratamientos en el campo A: 25 cm², B: 50 cm², C: 100 cm², D: 200 cm² y E: 400 cm².

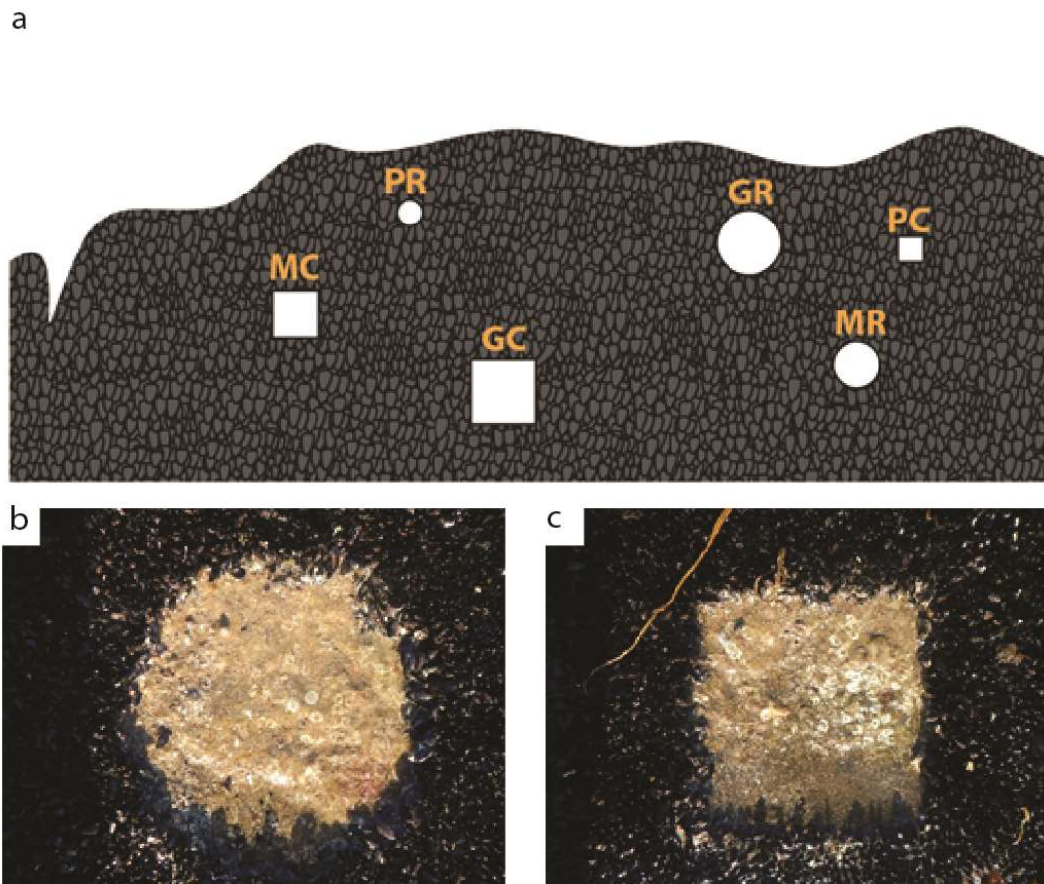


Figura II. 2. Distribución de los tratamientos en el banco de mejillín (a). Tratamientos del mismo tamaño (Grande) con dos formas diferentes: Redonda (b) y Cuadrada (c). Los individuos de *Brachidontes rodriguezii* y los espacios de roca expuesta se muestran en gris y blanco, respectivamente. Abreviaturas significan PC: Pequeño/Cuadrado, PR: Pequeño/Redondo, MC: Mediano/Cuadrado, MR: Mediano/Redondo, GC: Grande /Cuadrado y GR: Grande/Redondo.

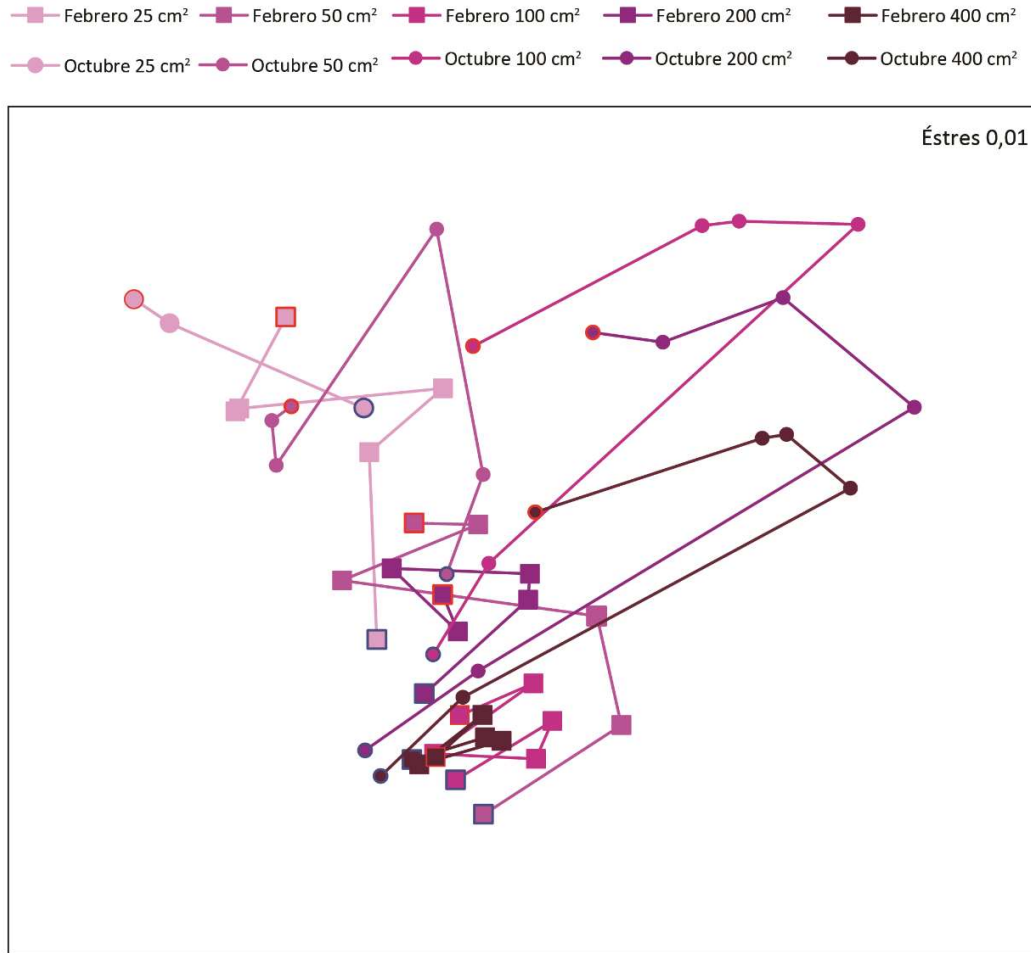


Figura II.3. Escalamiento multidimensional de ordenación no métrica (nMDS) comparando la composición y abundancia de los organismos entre los diferentes tamaños de áreas iniciales (25 cm², 50 cm², 100 cm², 200 cm² y 400 cm²) en dos épocas de inicio (Febrero y Octubre) en los muestreos a lo largo del experimento (6 tiempos). Cada punto se basa en las abundancias estandarizadas de las especies en las 6 réplicas. Se utilizó la distancia Euclideana como índice de disimilitud. Los puntos con el borde azul indican el primer tiempo muestreado y los puntos con bordes rojos el último (ver fechas de muestreos en la Tabla II.1). Las líneas unen los puntos según la fecha de muestreo. La tonalidad del color de los puntos y las líneas representan a los diferentes tamaños iniciales (tonalidad clara: menor tamaño de área inicial, tonalidad oscura: mayor tamaño de área inicial, ver referencia en el gráfico) y las figuras de los puntos representan la época de inicio (cuadrado: Febrero, círculo: Octubre).

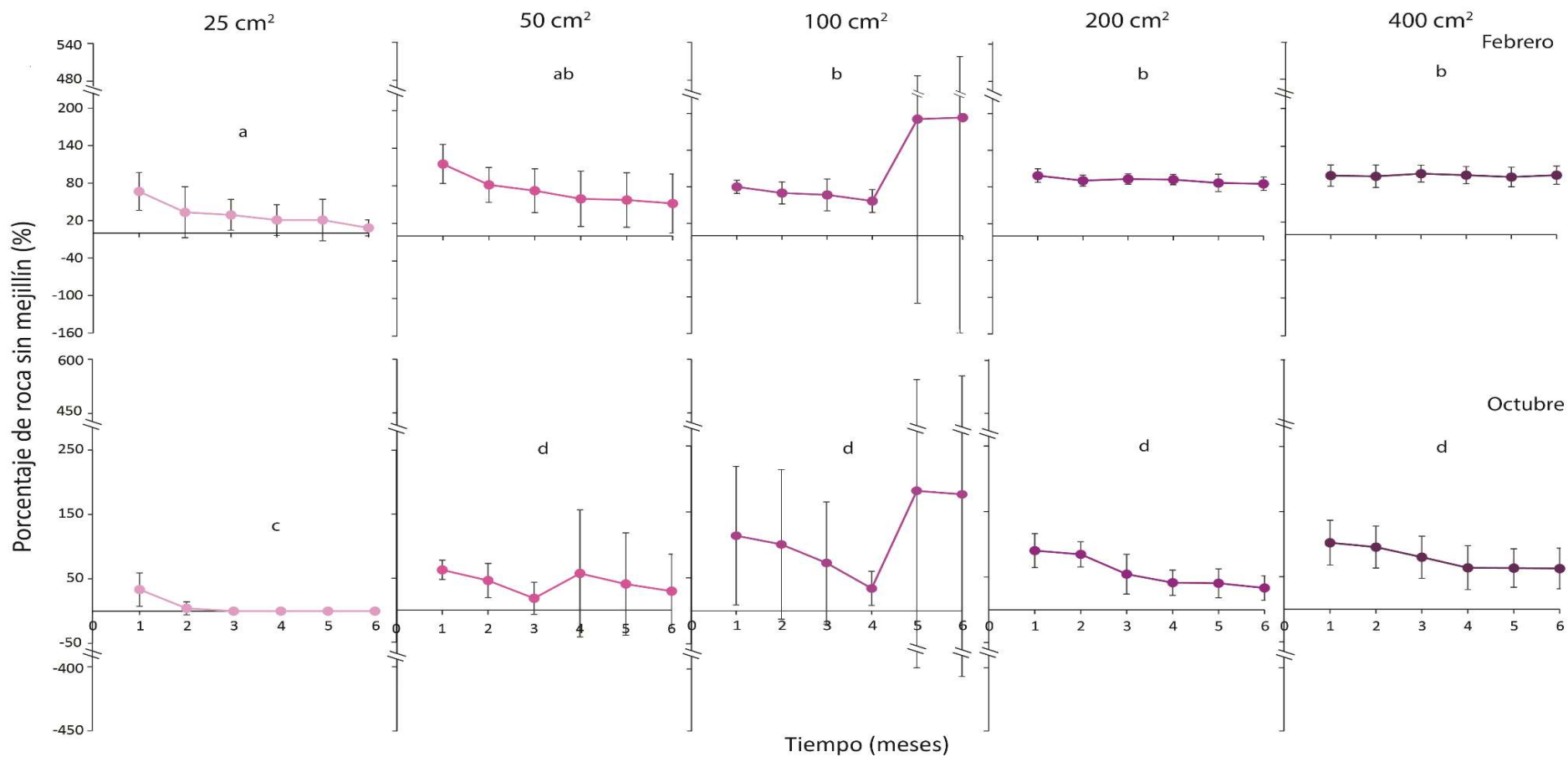


Figura II.4. Porcentaje medio del área de roca sin mejillín (\pm DE) en las unidades experimentales de diferentes tamaños (25, 50, 100, 200 y 400 cm²) generadas en dos épocas del año (Febrero y Octubre) en 6 tiempos posteriores al inicio del experimento (ver fechas de muestreo en la Tabla II.1). Letras diferentes corresponden a diferencias significativas entre los niveles de la variable tamaño en cada época según test de Tukey. DE: desvío estándar.

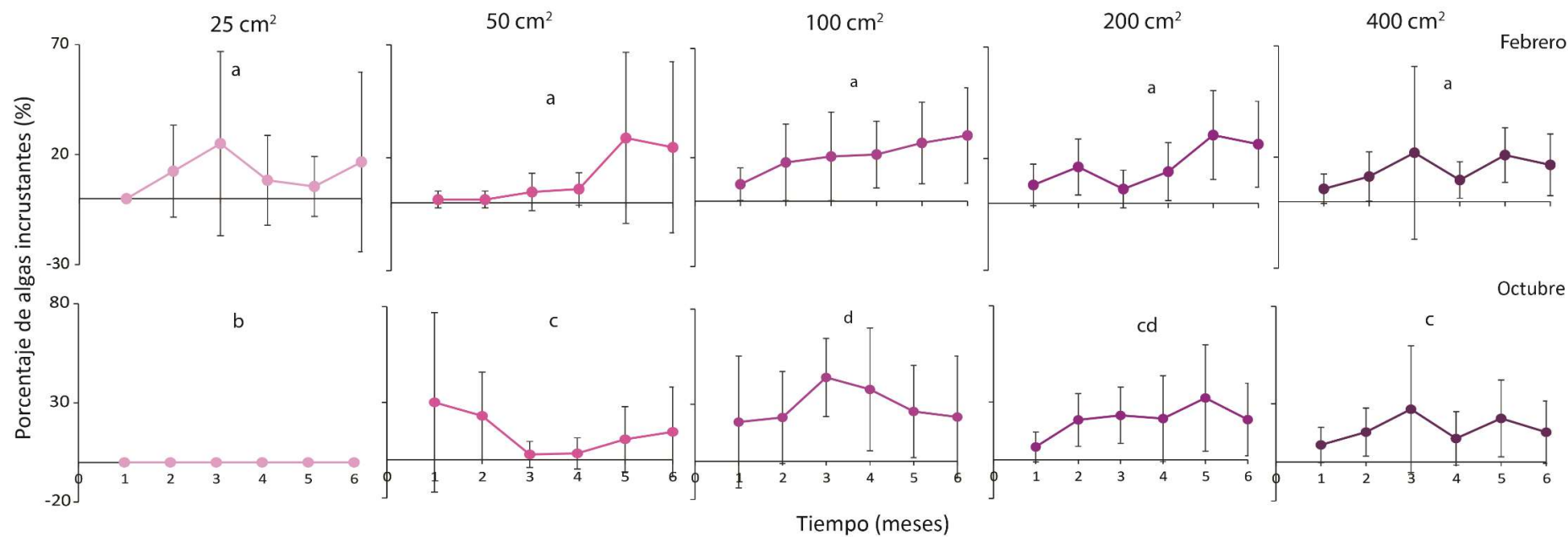


Figura II.5. Porcentaje medio de cobertura algas incrustantes (\pm DE) en las unidades experimentales de diferentes tamaños (25, 50, 100, 200 y 400 cm²) generadas en dos épocas del año (Febrero y Octubre) en 6 tiempos posteriores al inicio del experimento (ver fechas de muestreo en la Tabla II.1). Letras diferentes corresponden a diferencias significativas entre los niveles de la variable tamaño en cada época según test de Tukey. DE: desvío estándar.

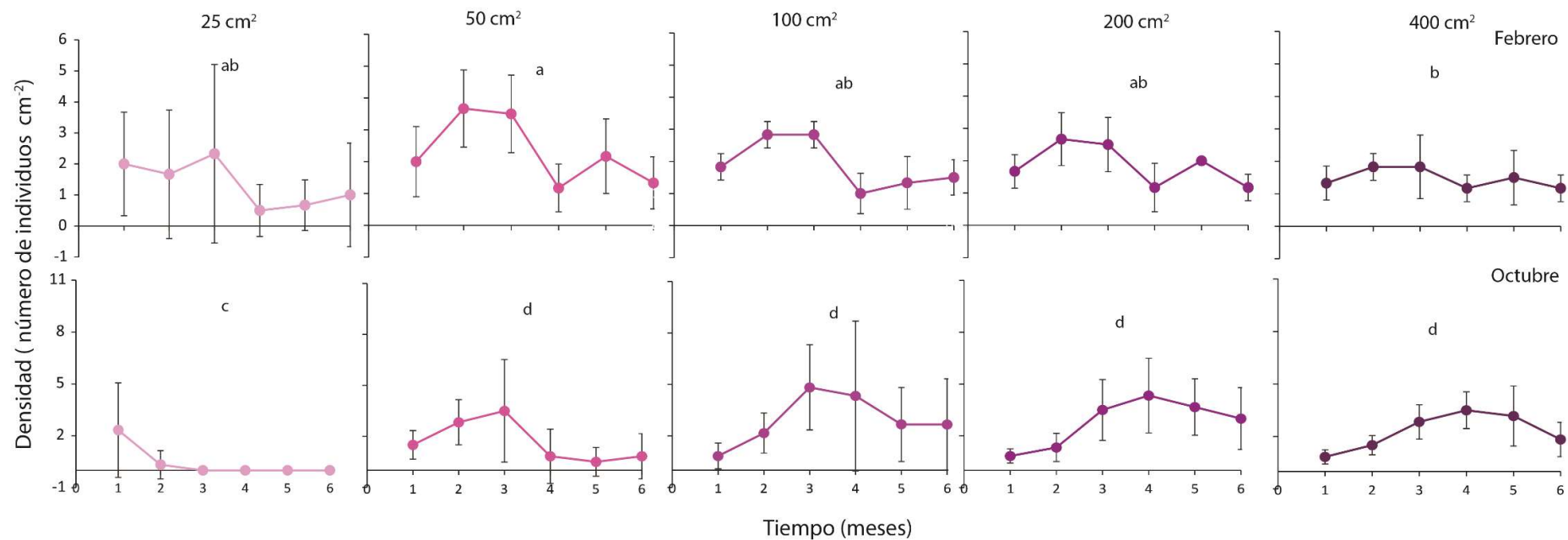


Figura II.6. Densidad media de *Siphonaria lessonii* por dm² (\pm DE) en las unidades experimentales de diferentes tamaños (25, 50, 100, 200 y 400 cm²) generadas en dos épocas del año (Febrero y Octubre) en 6 tiempos posteriores al inicio del experimento (ver fechas de muestreo en la Tabla II.1). Letras diferentes corresponden a diferencias significativas entre los niveles de la variable tamaño en cada época según test de Tukey. DE: desvió estándar.

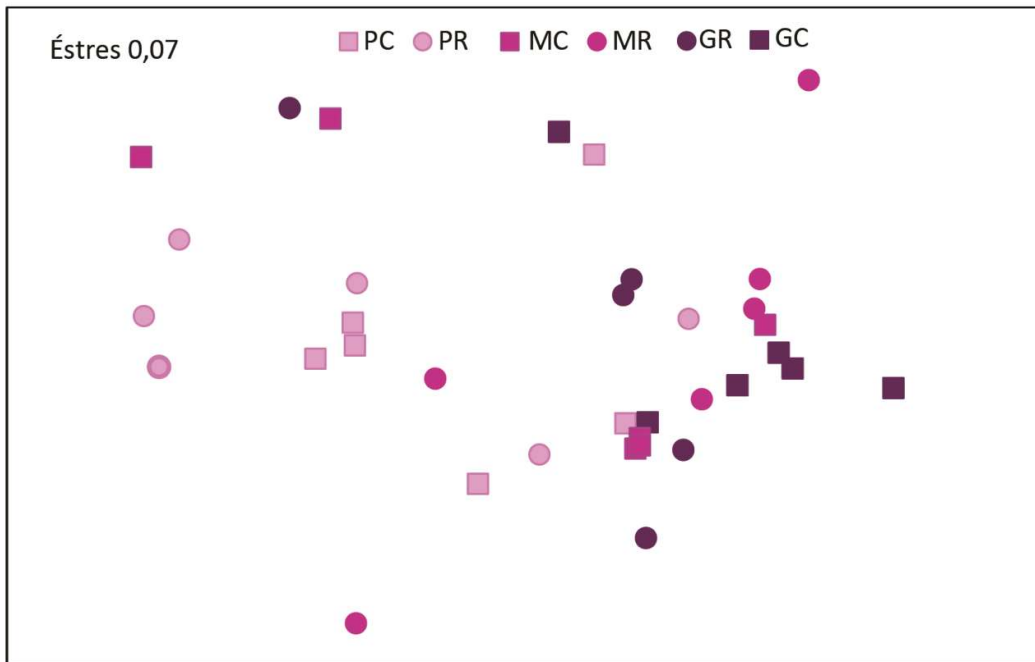


Figura II.7. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS, $n = 6$ tamaño/forma) comparando la composición y abundancia de los organismos en los tratamientos con áreas de diferentes tamaños (Grande, Mediano y Pequeño) y formas (Cuadrado y Redondo) a los 67 días del inicio del experimento. Cada punto representa las abundancias estandarizadas de las especies encontradas en cada unidad experimental. Se utilizó la distancia Euclídeana como índice de disimilitud. La tonalidad del color de los puntos representan a los diferentes tamaños iniciales y las figuras de los puntos representan las formas, ver referencia en el gráfico. Abreviaturas significan PC: Pequeño/Cuadrado, PR: Pequeño/Redondo, MC: Mediano/Cuadrado, MR: Mediano/Redondo, GC: Grande /Cuadrado y GR: Grande/Redondo.

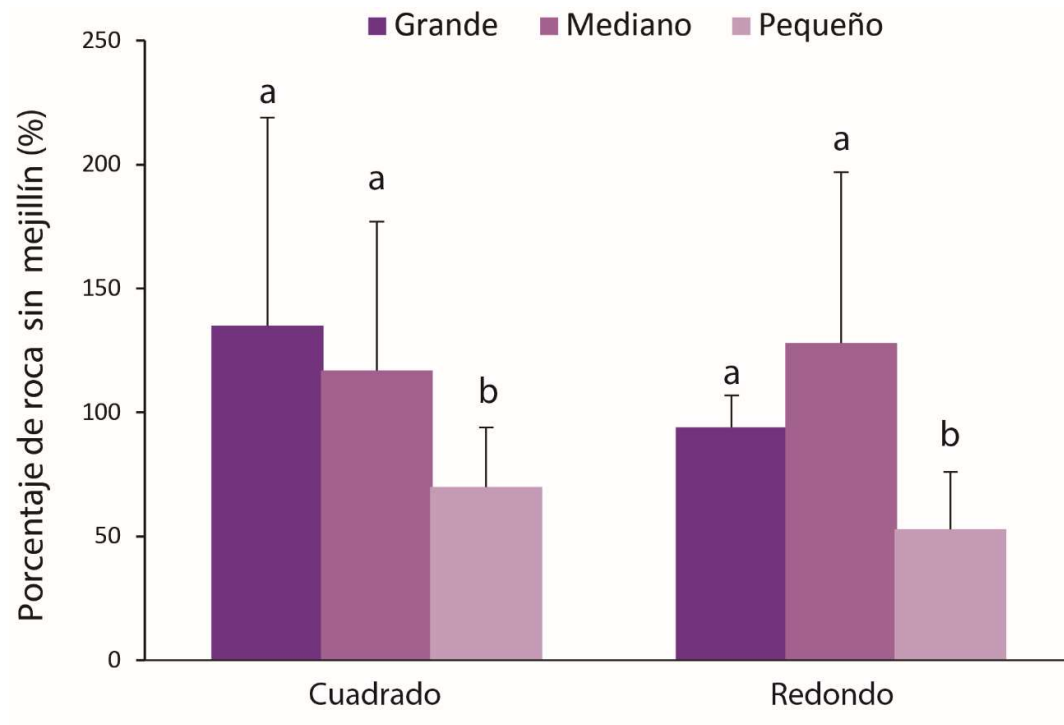


Figura II.8. Porcentaje medio de superficie de roca sin mejillín (\pm DE) en áreas de diferentes tamaños (Grande, Mediano y Pequeño) y formas (Cuadrado y Redondo) a los 67 días del inicio del experimento. Letras diferentes corresponden a diferencias significativas entre los niveles de la variable tamaño. DE: desvío estándar.

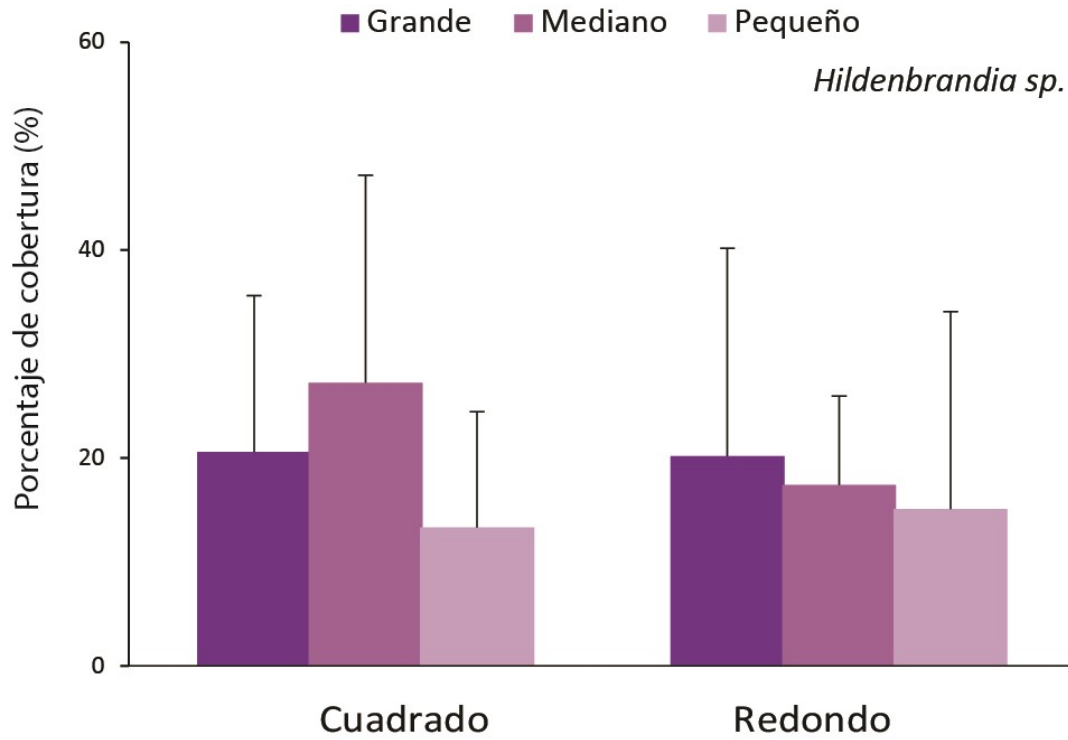


Figura II.9. Porcentaje medio de cobertura de *Hildenbrandia sp.* (\pm DE) en áreas de diferentes tamaños (Grande, Mediano y Pequeño) y formas (Cuadrado y Redondo) a los 67 días del inicio del experimento. DE: desvió estándar.

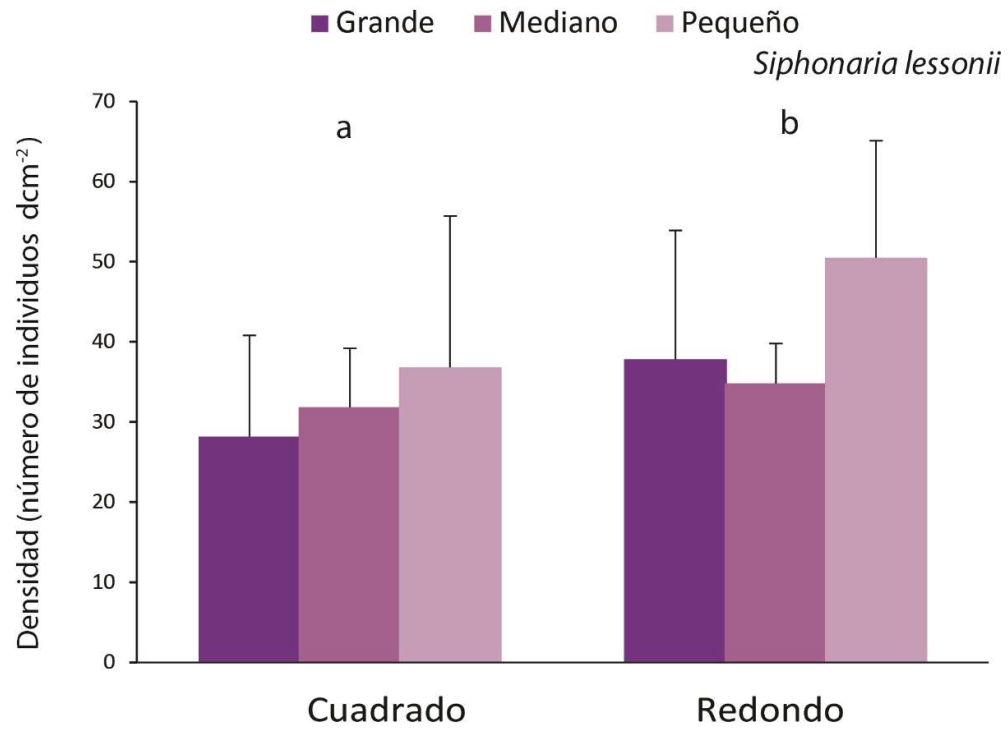


Figura II.10. Densidad de *Siphonaria lessonii* por dm² (\pm DE) en áreas de diferentes tamaños (Grande, Mediano y Pequeño) y formas (Cuadrado y Redondo) a los 67 días del inicio del experimento. Letras diferentes corresponden a diferencias significativas en la densidad global de lapas entre los niveles de la variable forma según test de Tukey. DE: desvío estándar.

Capítulo III

Efecto de la frecuencia de disturbios sobre la recolonización de espacios libres de mejillín.

Introducción

El incremento en los procesos de erosión en la costa bonaerense ha sido relacionado con cambios en la atmósfera y los procesos oceánicos que han tenido lugar en las últimas décadas del siglo pasado (Kokot 1997, 2010). Uno de estos cambios es el aumento en la frecuencia e intensidad de las marejadas ciclónicas, que aumentan la energía disipada por el oleaje debido al aumento del régimen de viento (Fiore *et al.* 2009, Dragani *et al.* 2013). Asimismo, cabe destacar que se registraron aumentos del nivel del mar en el último siglo en estas costas que contribuyen con los procesos de erosión costera (Barros y Camilloni 2016). En este contexto, cabe destacar que incrementos en la energía disipada por oleaje y en los procesos de erosión costera lleven a un mayor desprendimiento de los organismos sésiles que se fijan al sustrato rocoso y en consecuencia generan espacios de roca expuesta (Paine y Levin 1981, Denny 1995, Denny y Gaylord 2002, Penchaszadeh *et al.* 2007).

Los intermareales rocosos de la costa bonaerense están cubiertos por bancos de mejillines, *Brachidontes rodriguezii* (Penchaszadeh *et al.* 2007). Dichos bancos están expuestos al desprendimiento de fragmentos debido al oleaje intenso, lo cual genera espacios de roca expuesta y procesos de sucesión asincrónicos que tienen como resultado una mayor heterogeneidad ambiental (Paine y Levin 1981, Sousa 1984, Penchaszadeh *et al.* 2007). Después de un evento de desprendimiento se observa un proceso de sucesión en las áreas de roca expuesta, en donde primero se asientan algas incrustantes y lapas y posteriormente los mejillines cubren las áreas (Penchaszadeh 1973). Aumentos en la frecuencia e intensidad de eventos que causan mayor desprendimiento de parches de mejillines pueden llevar a que en la misma área ocurra un nuevo evento de desprendimiento antes de que los mejillines cubran la totalidad de las mismas. Por ende, se espera que el aumento de la frecuencia de eventos de desprendimientos, lleven a

encontrar mayor cantidad de espacios de roca expuesta entre el mejillinar con algas incrustantes y lapas.

El objetivo general de este capítulo fue evaluar experimentalmente cómo la frecuencia de un disturbio físico que provoca la remoción de parches de mejillines, afecta a la sucesión de especies en dos intermareales rocosos bonaerenses. En particular, se comparó (a) la estructura del ensamble de organismos, (b) la cobertura de mejillines, y (c) la abundancia de especies dominantes (lapas, cirripedios y algas incrustantes) en áreas con diferentes frecuencias de disturbio a los 24 meses de comenzado el experimento.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en Faro y Copacabana (en lo sucesivo FA y CO, ver “Área de Estudio General”).

Experimento

Para evaluar el efecto de la frecuencia de disturbio sobre la composición y abundancia de las especies se demarcaron 32 unidades experimentales (14 x 14 cm) en cada sitio en mayo del 2015. Las unidades experimentales fueron seleccionadas al azar dentro del intermareal horizontal medio. Los tratamientos consistieron en un control donde la cobertura de mejillines no fue manipulada (en adelante, “Control”) y donde se generó un disturbio: al inicio del experimento únicamente (en adelante, “Inicial”), cada 12 meses (2 disturbios totales, en adelante, “Baja”) y cada 6 meses (3 disturbios totales, en adelante, “Alta”). Los disturbios consistieron en la remoción total de la cobertura biótica (invertebrados y algas) mediante el uso de espátula.

Las unidades experimentales fueron relevadas cada 6 meses durante los 2 años que duró el experimento (noviembre 2015, mayo 2016, noviembre 2016 y junio 2017) y previo a la aplicación de los disturbios en los tratamientos que correspondiera. En cada unidad experimental, se midió la cobertura y densidad de todos los organismos que se asentaron sobre la roca. La cobertura se cuantificó mediante el método de conteo de intersecciones de puntos con una grilla de 2 x 2 cm de 196 cm² de área (64 puntos totales) y la densidad fue calculada contando la cantidad de individuos de cada especie por unidad experimental. El experimento fue perdiendo réplicas a lo largo del tiempo en ambos sitios debido al desprendimiento de las marcas con cables que indicaban el tratamiento aplicado a cada unidad experimental. El número de réplicas analizadas en cada fecha de muestreo se indica en la Tabla III.1.

Análisis de datos

La estructura del ensamble de organismos a los 24 meses del inicio del experimento fue comparada entre los tratamientos con diferentes frecuencias de disturbio y sitios usando un PERMANOVA (análisis de varianza multivariado, con base en permutaciones) utilizando la distancia Euclídeana como índice de disimilitud. Los datos de cobertura y densidad del ensamble de especies fueron previamente estandarizados (ver “Capítulo II: Materiales y métodos”). Para analizar las diferencias entre los tratamientos en cada sitio a posteriori, se realizó una prueba de pares de Tukey. Además, para visualizar las posibles diferencias entre los tratamientos en ambos sitios se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), usando la distancia Euclídeana como índice de disimilitud. Tanto el PERMANOVA como el nMDS fueron realizados con el programa PRIMER (Clarke 1993). La ordenación presentada tuvo un nivel de estrés < 0,15 indicando que el nMDS proporcionó una representación adecuada de las relaciones entre las muestras (Clarke 1993).

Las variaciones en la cobertura de los mejillines y algas incrustantes a los 24 meses del inicio del experimento fueron analizadas mediante un modelo lineal generalizado con distribución binomial con tratamiento y sitio como variables explicativas de efectos fijos. Los modelos presentaron sobredispersión por lo que se probó con una distribución beta-binomial y usando un modelo con efecto aleatorio a nivel de observación que permite absorber la variación extra paramétrica en los datos (Harrison 2015). Por AIC (Criterio de Akaike) fue seleccionado el modelo con distribución beta-binomial para la cobertura de mejillines y de las algas incrustantes que se realizó con el paquete glmmTMB (Brooks *et al.* 2017). Para la cobertura de las macroalgas (analizada únicamente en CO, debido a que en FA no se observaron macroalgas a los 24 meses) se utilizó un modelo lineal generalizado con distribución quasibinomial y función de enlace logit, debido a que los datos presentaron subdispersión utilizando el paquete glm (R Core Team 2016). Los coeficientes informados son valores del odds ratio que expresa cuantas veces es mayor el odd del evento en un nivel del factor respecto al odd del nivel a comparar (ver “Capítulo II: Materiales y métodos”).

El efecto de los tratamientos sobre la densidad de *Siphonaria lessonii* y *Balanus glandula* fue analizado mediante un modelo lineal generalizado con tratamiento y sitio como variables explicativas de efectos fijos. Considerando que el modelo para la densidad de *S. lessonii* presentó sobredispersión, se compararon dos modelos con distintas distribuciones: Conway-Maxwell-Poisson y con distribución binomial negativa. Por AIC fue seleccionado el modelo con distribución Conway-Maxwell-Poisson con función de enlace log y se llevó a cabo con el paquete glmmTMB en R (Brooks *et al.* 2017). La densidad de *B. glandula* fue analizada con un modelo inflado en ceros, debido a que la densidad de esta especie fue cero en el 81 % de las muestras. Este modelo contempla que haya más ceros en los valores observados que en los esperados por la distribución de

Poisson y utiliza una mezcla de distribuciones, asumiendo que los ceros proceden de dos procesos distintos: el proceso de Bernoulli (modela la probabilidad de observar un falso 0) y el proceso de Poisson (modela la ocurrencia del resto de valores, incluyendo los verdaderos ceros; Zuur *et al.* 2009). Este análisis se realizó con el paquete *pscl* en R (Zeileis *et al.* 2008). Para todos los modelos realizados, las diferencias a posteriori entre los niveles de las variables explicativas se evaluaron con la prueba de Tukey utilizando el paquete *emmeans* (Lenth 2019). Todos los modelos lineales generalizados se realizaron con R (R Core Team 2016). Se consideraron significativas aquellas pruebas con $p < 0,05$.

Resultados

El ensamble de organismos varió entre las áreas tratadas con diferentes frecuencias de disturbio en ambos sitios a los 24 meses de iniciado el experimento. Se observó interacción significativa entre las variables tratamiento y sitio (Tabla III.2, Fig. III.1). En FA, el ensamble de organismos a los 24 meses en las áreas tratadas mostró diferencias significativas entre los tratamientos con diferentes frecuencia de disturbio Control-Alta, Control-Baja, Inicial-Alta e Inicial- Baja (Test de Tukey, $t_{\text{Control-Alta; gl:7}} = 2,99$, $t_{\text{Control-Baja; gl:7}} = 1,95$, $t_{\text{Inicial-Alta; gl:10}} = 2,86$, $t_{\text{Inicial-Baja, gl:10}} = 1,77$, $p < 0,05$ en todos los casos) mientras que no se observaron diferencias entre Inicial-Control, Baja-Alta (Test de Tukey, $t_{\text{Inicial-Control; gl:9}} = 0,89$, $t_{\text{Alta-Baja, gl:8}} = 1,29$, $p > 0,05$ en ambos casos). Las diferencias se deben a que los tratamientos con Alta y Baja frecuencia de disturbio se caracterizaron por presentar mayor densidad de *Siphonaria lessonii* y cobertura de algas incrustantes que los tratamientos Control e Inicial que fueron ocupados principalmente por mejillín. En CO, los tratamientos con Alta frecuencia de disturbio presentaron diferencias significativas de los Control (Test de Tukey, $t_{\text{control-alta, gl:9}} = 2,16$, $p < 0,05$) no observándose diferencias significativas en el resto de los tratamientos (Test de Tukey, t

Inicial-baja, gl:8 = 0,96 , t Inicial-alta, gl:7 = 1,65, t Inicial-Control, gl:8 = 0,62, t Control-Baja, gl:10 = 1,16, t Baja-Alta, gl:9 = 0,82, $p > 0,05$ en todos los casos Fig. III.1). Los tratamientos con Alta frecuencia de disturbio se caracterizaron por presentar mayor densidad de *S. lessonii* y cobertura de algas incrustantes que los tratamientos Control que estaban ocupados principalmente por mejillín

La cobertura de mejillines difirió significativamente entre los tratamientos a los 24 meses del inicio del experimento, y estas diferencias fueron consistentes entre los sitios (Tabla III.3). El odd de la cobertura de mejillines en los tratamientos Control fue 373 % y 367 % mayor que en los tratamientos con Alta y Baja frecuencia de disturbio, respectivamente (Tabla III.4). Por su parte, el odd de la cobertura de mejillín en el tratamiento Inicial fue 318 % y 311 % mayor que en las áreas con Alta y Baja frecuencia de disturbio, respectivamente (Tabla III.4). La cobertura de mejillín fue similar entre los tratamientos Control vs. Inicial y Alta vs. Baja (Tabla III.4, Fig. III.2).

La densidad de la lapa *Siphonaria lessonii* en las diferentes áreas tratadas varió significativamente entre los tratamientos a los 24 meses de iniciado el experimento (Tabla III.5). No obstante, se observó el mismo patrón de diferencias entre tratamientos en ambos sitios (Fig. III.3). Las densidades de lapas en los tratamientos con Alta frecuencia de disturbio fueron un 190 % y 115% mayor que en los tratamientos Control e Inicial, respectivamente y no se encontraron diferencias significativas en el resto de los contrastes (Tabla III.6). La densidad de *Balanus glandula* fue similar entre los tratamientos y los sitios (Tabla III.7, Fig. III.4).

La cobertura de las algas incrustantes (*Hildenbrandia* sp. y *Ralfsia* sp.) difirió significativamente entre los tratamientos a los 24 meses del inicio del experimento (Tabla III.8, Fig.III.5). El odd de la cobertura de las algas incrustantes en los tratamientos con Alta frecuencia de disturbio fue significativamente mayor en un 1144% y 420 % que en

los tratamientos Control e Inicial, respectivamente, mientras que la cobertura fue similar entre el resto de los tratamientos (Tabla III.9).

Durante el transcurso del experimento se registraron distintas especies de macroalgas (*Porphyra* sp., *Ulva* sp., *Polysiphonia* sp., *Bryopsis* sp. y *Nemalion* sp.; Tabla III. 10). En FA no se encontraron macroalgas al final del experimento sin embargo en CO fueron observadas diferencias significativas entre los niveles de la variable tratamiento a los 24 meses (Tabla III.11, Fig. III.6). El odd de la cobertura de las macroalgas fue un 229 % y 520 % mayor en los tratamientos Control e Inicial que en los tratamientos con Baja frecuencia de disturbio (Tabla III.11).

Discusión

Los resultados de este capítulo sugieren que la recolonización de los bancos de mejillines lleva entre 18 y 24 meses (ver también Penchaszadeh 1973) y que la ocurrencia de más de un disturbio sobre una misma área del intermareal durante dicho período inhibe la recolonización. Las áreas con más de un evento de disturbio durante el período experimental presentaron menor cobertura de mejillines y mayor abundancia de algas incrustantes y lapas que aquellas que solo fueron disturbadas inicialmente, las cuales recuperaron la cobertura del mejillín al cabo de los 24 meses.

Estudios previos indican que la recuperación del banco de mejillín se vuelve detectable recién a los 12 meses (a los 6 meses del disturbio las áreas son ocupadas principalmente por especies pioneras como *Siphonaria lessonii* y *Hildenbrandia* sp.; Penchaszadeh 1973, Becherucci *et al.* 2016). Es así que resulta llamativo el hecho de que las áreas disturbadas cada 6 y 12 meses muestren un mismo nivel de recolonización por mejillín al final del experimento ya que, en base a los antecedentes mencionados, debería esperarse un mayor nivel final de recolonización en las áreas disturbadas cada 12 meses.

Esta divergencia respecto a resultados anteriores sugiere que la tasa de recolonización por mejillines podría variar entre sitios con distintas características físicas (*e. g.*, tipo de sustrato), así como la relación al momento en que se aplica el disturbio (*e. g.*, etapa del ciclo de vida de las especies), o el tamaño del área disturbada (ver “Capítulo II: Resultados”).

Si bien no se observaron diferencias en la densidad del cirripedio *Balanus glandula* al final del experimento, se observó una mayor densidad de estos en las áreas disturbadas a seis meses del comienzo del mismo en concordancia con su época de reclutamiento (octubre-noviembre, Vallarino y Elías 1997, Rico *et al.* 2001). Es de destacar que la densidad de *B. glandula* no aumentó durante el mismo período del año subsiguiente, lo cual indica un menor reclutamiento durante este periodo. Esto último podría estar relacionado con las anomalías que tuvieron lugar en el otoño del 2016, que podrían modificar la reproducción del cirripedio y en consecuencia su reclutamiento (Proença *et al.* 2017). En otoño del 2016 se registró un cambio brusco de cálido a frío de la temperatura superficial del mar y aumentos en la salinidad debido a cambios en los regímenes de vientos dados por el Niño (Proença *et al.* 2017) lo que pudo haber afectado a la población *B. glandula*, ya que la anomalía coincide con la época de reproducción (Hines 1978, Gaines *et al.* 1985). En síntesis, más allá de que los cirripedios son considerados organismos pioneros en la sucesión intermareal (Dayton 1971, Benedetti-Cecchi 2000), los resultados sugieren que el papel de *B. glandula* como pionero, estaría limitado a circunstancias donde el reclutamiento tiene lugar en un plazo relativamente breve tras el disturbio.

Las macroalgas presentan un ciclo estacional en las áreas de estudio, estando presentes desde mediados del invierno a principio del verano, por lo que son consideradas especies de fases estacionarias en el proceso de sucesión, ocupando un rol secundario en

el proceso (Penchaszadeh 1973). La mayor abundancia de macroalgas en las áreas control y en el tratamiento de alto disturbio a los 18 meses en CO coincide con áreas que están cubiertas principalmente por mejillines. Esto podría deberse a que algunas especies de macroalgas son más exitosas sobre la cobertura del mejillinar que sobre la roca expuesta (Lohse 1993, Miyamoto y Noda 2004). Por lo tanto, debido a que las macroalgas fueron generalmente encontradas sobre el mejillinar pareciera no haber una competencia por el sustrato con los mismos.

Por otro lado, se observó un descenso en la cobertura de mejillines durante el último período muestreado (noviembre 2016-junio 2017) a diferencia de otros períodos en ambos sitios. A su vez, en el experimento sobre el rol del cirripedio en la recolonización (ver “Capítulo IV: Resultados”) la cobertura de mejillines medida en los mismos meses también desciende. Esta disminución simultánea en la cobertura de mejillín a través de distintos sitios podría estar asociada a condiciones de tormenta y marejadas ciclónicas a nivel regional.

Los disturbios en los intermareales rocosos incrementan la heterogeneidad del ambiente mediante la remoción periódica de especies competitivamente dominantes y la creación de parches de roca expuesta. Dependiendo de la intensidad y periodicidad de los disturbios, es posible que en un mismo lugar y tiempo co-existan parches en distintos estadios sucesionales (Paine y Levin 1981, Sousa 1984, Bertocci *et al.* 2005). No obstante, la reiteración de disturbios sobre un mismo parche en plazos relativamente cortos puede llevar a que una proporción importante de la superficie intermareal se mantenga en estadios tempranos de sucesión o que las algas incrustantes sean las especies dominantes en el nivel medio del intermareal rocoso. En tal sentido, los resultados de este capítulo muestran que una frecuencia anual de disturbio sobre un mismo parche es suficiente para contener la recolonización por parte de la especie competitivamente

dominante (el mejillín). Bajo un escenario de marejadas ciclónicas más frecuentes e intensas, como el predicho en la región (ver Fiore *et al.* 2009, Dragani *et al.* 2013), podrían esperarse ambientes intermareales con una menor cobertura de mejillines y mayores áreas en etapas sucesionales tempranas dominadas por especies pioneras (*e. g.*, *Siphonaria lessonii*, algas incrustantes).

Tablas y Figuras

Tabla III.1. Número de réplicas en cada tratamiento y sitio a lo largo de los muestreos (6 meses: noviembre 2015, 12 meses: mayo 2016, 18 meses: noviembre 2016 y 24 meses: junio 2017).

Sitio	Tratamiento	Tiempo (meses)				
		0	6	12	18	24
FA	Control	8	8	8	7	4
	Inicial	8	8	8	5	7
	Baja	8	8	7	7	5
	Alta	8	8	8	7	5
CO	Control	8	7	8	4	6
	Inicial	8	8	6	6	5
	Baja	8	8	5	4	5
	Alta	8	7	5	5	5

Tabla III.2. Resultados del PERMANOVA de dos-vías comparando las abundancias del ensamble de organismos entre los tratamientos (Control, Inicial, Alta, Baja) y sitios (Faro y Copacabana) a los 24 meses de iniciado el experimento. Los asteriscos indican efectos significativos. gl: grados de libertad, CM: cuadrado medio.

Fuente de variación	gl	CM	Pseudo-F	p-valor
Sitio	1	52,42	9,24	<0,001 *
Tratamiento	3	14,44	2,54	<0,001 *
Sitio x Tratamiento	3	11,29	1,99	0,013 *
Residuo	34	5,68		

Tabla III. 3. Resultados del análisis de devianza del modelo lineal generalizado que compara la cobertura de mejillines entre tratamientos (Control, Inicial, Alta, Baja) y sitios (Faro y Copacabana) a los 24 meses de iniciado el experimento. Los asteriscos indican efectos significativos. χ^2 : chi- cuadrado, gl: grados de libertad.

	χ^2	gl	p-valor
Sitio	0,095	1	0,757
Tratamiento	16,66	3	<0,001 *
Sitio:Tratamiento	6,79	3	0,078

Tabla III.4. Resultados de los contrastes de Tukey que comparan la cobertura de mejillines entre los distintos pares de tratamientos (Control, Inicial, Alta, Baja) a los 24 meses de iniciado el experimento. EE: error estándar, gl: grados de libertad.

Contraste	Estimado	EE	gl	z-ratio	p-valor
Control - Inicial	0,124	0,505	33	0,247	0,995
Control - Alta	1,555	0,514	33	3,026	0,023 *
Control - Baja	1,540	0,512	33	3,011	0,024 *
Inicial - Alta	1,431	0,442	33	3,239	0,014 *
Inicial - Baja	1,416	0,439	33	3,226	0,014 *
Alta - Baja	-0,015	0,437	33	-0,034	1,000

Tabla III.5. Resultados del análisis de devianza del modelo lineal generalizado que compara la densidad de *Siphonaria lessonii* entre los tratamientos (Control, Inicial, Alta, Baja) y sitios (Faro y Copacabana) a los 24 meses de iniciado el experimento. Los asteriscos indican efectos significativos. χ^2 : chi- cuadrado, gl: grados de libertad.

	χ^2	gl	p-valor	
Sitio	34,5	1	<0,001	*
Tratamiento	27,04	3	<0,001	*
Sitio:Tratamiento	5,80	3	0,122	

Tabla III.6. Resultados de los contrastes de Tukey que comparan la densidad de *Siphonaria lessonii* entre tratamientos (Control, Inicial, Alta, Baja) a los 24 meses de iniciado el experimento. Los asteriscos indican efectos significativos. EE: error estándar, gl: grados de libertad.

Contraste	Estimado	EE	gl	t-radio	p-valor	
Control - Inicial	-0,298	0,304	33	0,982	0,761	
Alta - Control	1,068	0,286	33	3,739	0,004	*
Alta - Inicial	0,769	0,260	33	2,958	0,028	*
Baja - Control	0,761	0,295	33	2,577	0,066	
Baja - Inicial	0,463	0,271	33	1,709	0,335	
Alta - Baja	0,306	0,250	33	1,224	0,616	

Tabla III.7. Resultados del análisis de devianza del modelo lineal generalizado que compara la densidad de *Balanus glandula* entre tratamientos (Control, Inicial, Alta, Baja) y sitios (Faro y Copacabana) a los 24 meses de iniciado el experimento. χ^2 : chi- cuadrado, gl: grados de libertad.

	χ^2	gl	p-valor
Sitio	5,9	2	0,052
Tratamiento	2,5	4	0,644
Sitio:Tratamiento	1,1	3	0,776

Tabla III.8. Resultados del análisis de devianza del modelo lineal generalizado que compara la cobertura de algas incrustantes (*Hildenbrandia* sp. y *Ralfsia* sp.) entre tratamientos (Control, Inicial, Alta, Baja) y sitios (Faro y Copacabana) a los 24 meses de iniciado el experimento. Los asteriscos indican efectos significativos. χ^2 : chi- cuadrado, gl: grados de libertad.

	χ^2	gl	p-valor	
Sitio	19,34	1	<0,001	*
Tratamiento	26,5	3	<0,001	*
Sitio:Tratamiento	0,67	3	0,879	

Tabla III.9. Resultados de los contrastes de Tukey que comparan la cobertura de las algas incrustantes (*Hildenbrandia* sp. y *Ralfsia* sp.) entre pares de tratamientos (Control, Inicial, Alta, Baja) a los 24 meses de iniciado el experimento. Los asteriscos indican efectos significativos. EE: error estándar, gl: grados de libertad.

Contraste	Estimado	EE	gl	t-ratio	p-valor	
Control - Inicial	-0,87	0,739	33	-1,180	0,643	
Alta - Control	2,52	0,669	33	3,768	0,003	*
Alta - Inicial	1,65	0,484	33	3,410	0,009	*
Baja - Control	1,74	0,725	33	2,402	0,096	
Baja - Inicial	0,87	0,558	33	1,558	0,416	
Alta - Baja	0,78	0,450	33	1,731	0,324	

Tabla III.10. Macroalgas presentes a lo largo del experimento que fueron analizadas en ambos sitios (FA: Faro, CO: Copacabana).

Sitios Meses Taxa	Presencia							
	FA				CO			
	6	12	18	24	6	12	18	24
<i>Porphyra</i> sp. C.Agardh, 1824	x		x		x	x	x	x
<i>Ulva</i> sp. C.Agardh 1823	x		x		x			x
<i>Polysiphonia</i> sp. Greville, 1823					x			
<i>Bryopsis</i> sp. Lamouroux, 1809			x				x	
<i>Nemalion</i> sp. DUBY, 1930	x		x					

Tabla III.11. Resultados del modelo lineal generalizado que compara la cobertura de las macroalgas entre tratamientos (Control, Inicial, Alta, Baja) en Copacabana a los 24 meses de iniciado el experimento. Los datos presentaron subdispersión. Los asteriscos indican efectos significativos. El intercepto corresponde al tratamiento Alta. EE: error estándar.

	Estimado	EE	t valor	p-valor
(Intercepto)	3,729	0,281	13,28	<0,001 *
Baja	-0,484	0,359	-1,35	0,195
Control	0,705	0,457	1,54	0,141
Inicial	1,339	0,608	2,20	0,042 *

Tabla III.12. Resultados de los contrastes de Tukey que comparan la cobertura de las macroalgas entre tratamientos (Control, Inicial, Alta, Baja) en Copacabana a los 24 meses iniciado el experimento. Los asteriscos indican efectos significativos. EE: error estándar, gl: grados de libertad.

Contraste	Estimado	EE	gl	z-ratio	p-valor
Control - Inicial	-0,634	0,648	33	-0,978	0,762
Alta - Control	-0,705	0,457	33	-1,544	0,412
Alta - Inicial	-1,339	0,608	33	-2,204	0,122
Baja - Control	-1,190	0,424	33	-2,806	0,026 *
Baja - Inicial	-1,824	0,583	33	-3,126	0,009 *
Alta - Baja	0,485	0,359	33	1,350	0,531

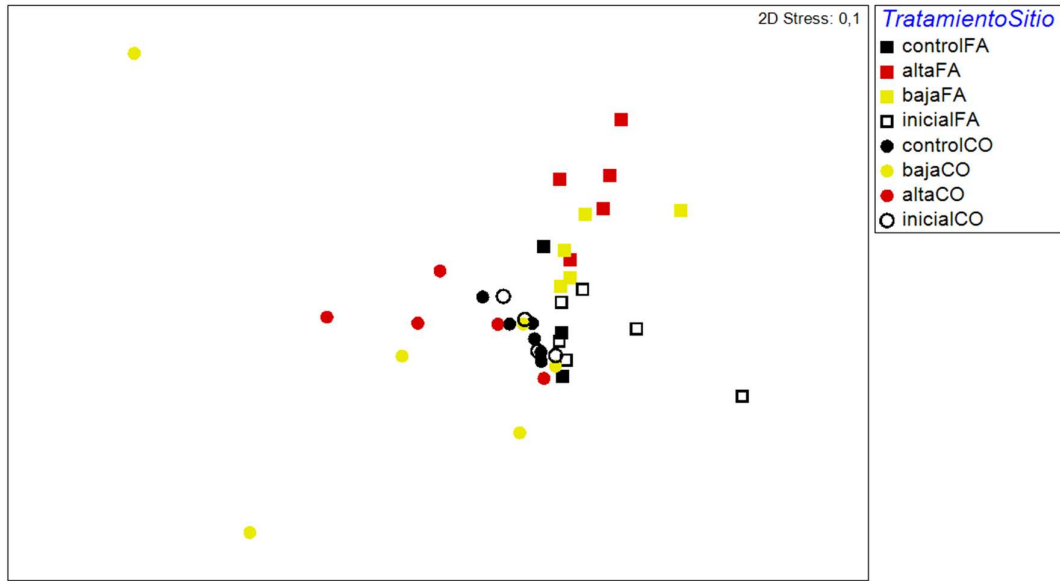


Figura III.1. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS, $n = 5$ tratamiento/sitio) comparando las abundancias del ensamble de organismos entre los diferentes tratamientos (Control, Inicial, Baja, Alta) y sitios (FA y CO) a los 24 meses de iniciado el experimento. Cada punto se basa en las abundancias estandarizadas de las especies en cada réplica. Se utilizó la distancia Euclideana como índice de disimilitud.

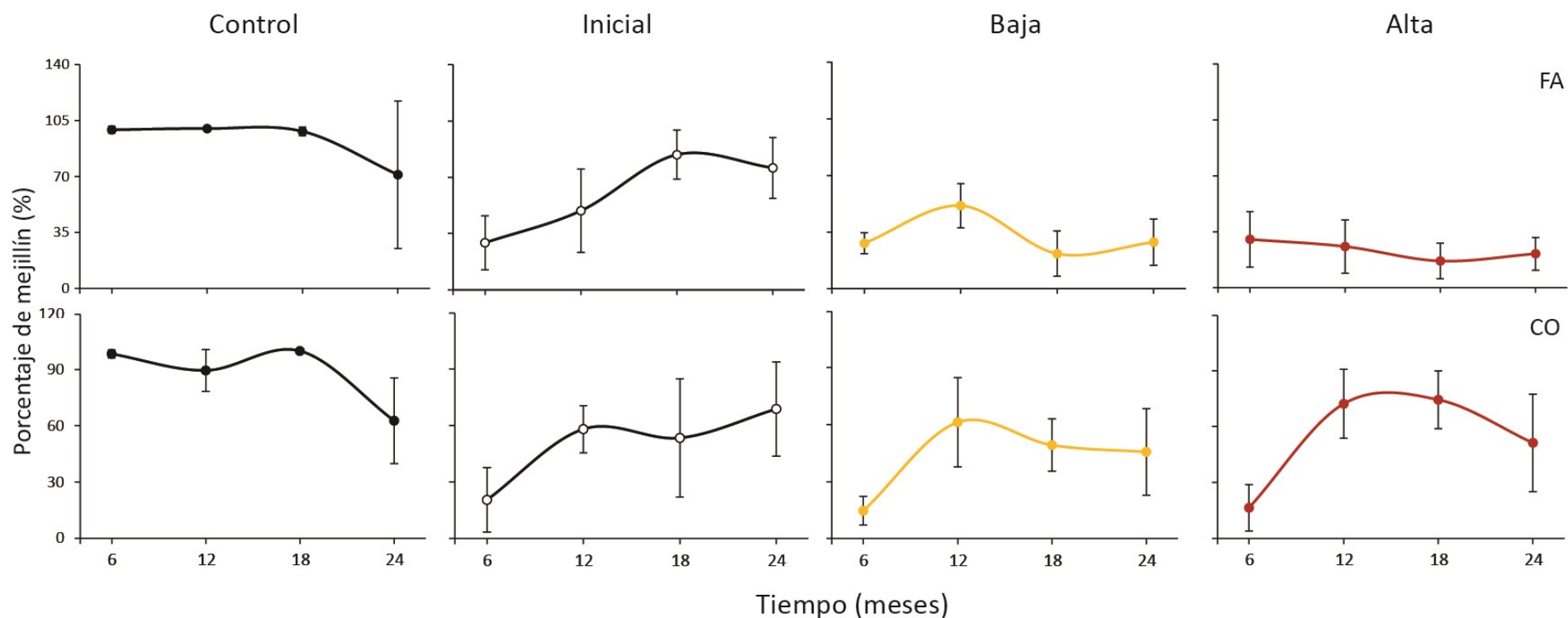


Figura III.2. Porcentaje de la cobertura de *Brachidontes rodriguezii* (\pm DE) en los distintos tratamientos (Control, Inicial, Baja, Alta) a lo largo del tiempo en el Faro (FA) y en Copacabana (CO). Los valores de los tratamientos fueron representados con líneas y puntos de diferentes colores: Control: negro, Inicial: blanco y negro, Baja: amarillo y Alta: rojo. DE: desvío estándar.

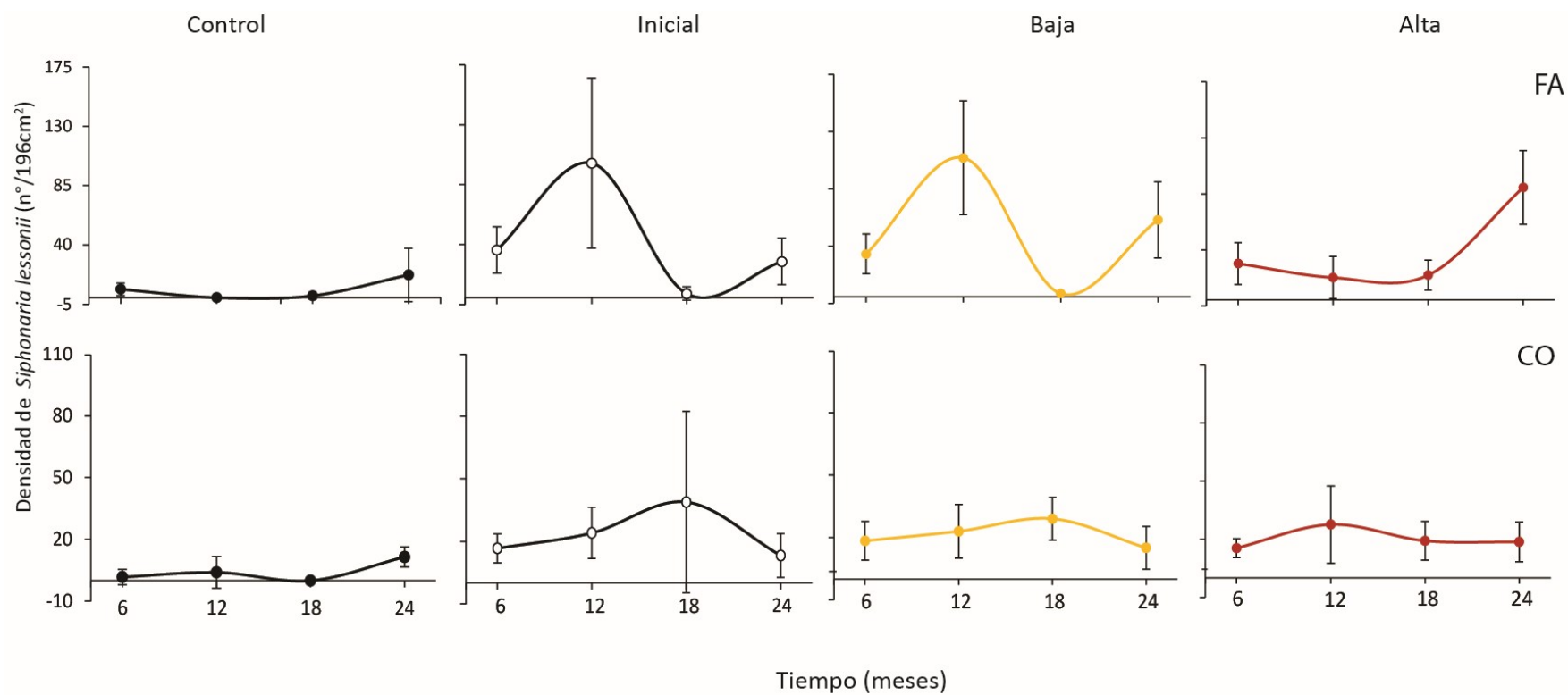


Figura III.3. Densidad de *Siphonaria lessonii* (\pm DE) en el área estudiada (196 cm²) en los distintos tratamientos (Control, Inicial, Baja, Alta) a lo largo del tiempo en el Faro (FA) y en Copacabana (CO). Los valores de los tratamientos fueron representados con líneas y puntos de diferentes colores: Control: negro, Inicial: blanco y negro, Baja: amarillo y Alta: rojo. DE: desvío estándar.

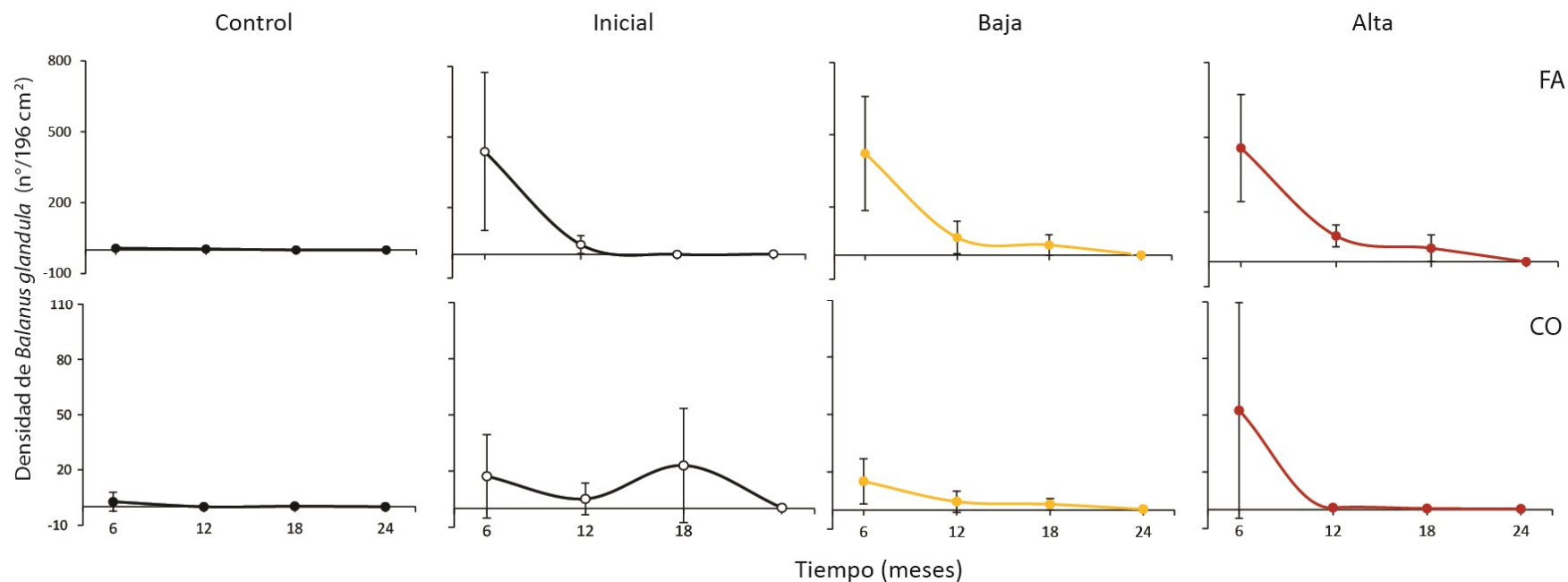


Figura III.4. Densidad de *Balanus glandula* (\pm DE) en el área estudiada (196 cm²) en los distintos tratamientos (Control, Inicial, Baja, Alta) a lo largo del tiempo en el Faro (FA) y en Copacabana (CO). Los valores fueron representados con líneas y puntos de diferentes colores según el tratamiento: Control: negro, Inicial: blanco y negro, Baja: amarillo y Alta: rojo. DE: desvío estándar.

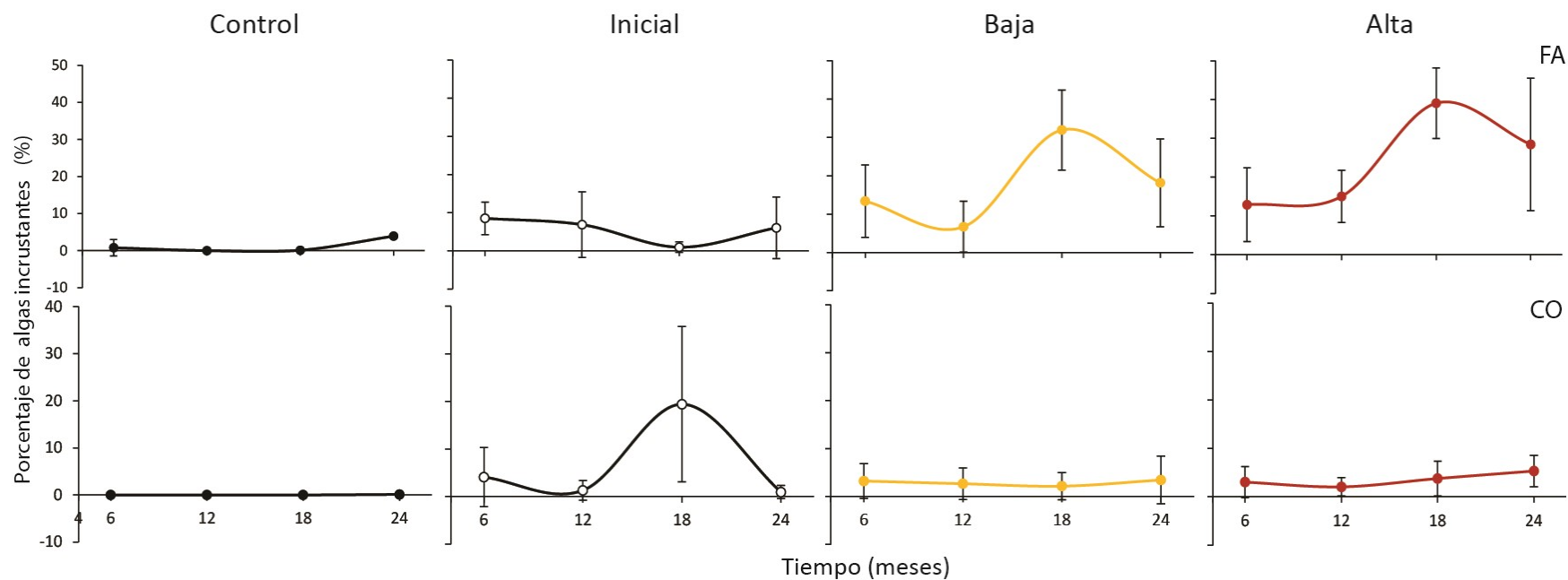


Figura III.5. Porcentaje de la cobertura de algas incrustantes (\pm DE) en los distintos tratamientos (Control, Inicial, Baja, Alta) a lo largo del tiempo en el Faro (FA) y en Copacabana (CO). Los valores fueron representados con líneas y puntos de diferentes colores según el tratamiento: Control: negro, Inicial: blanco y negro, Baja: amarillo y Alta: rojo. DE: desvío estándar.

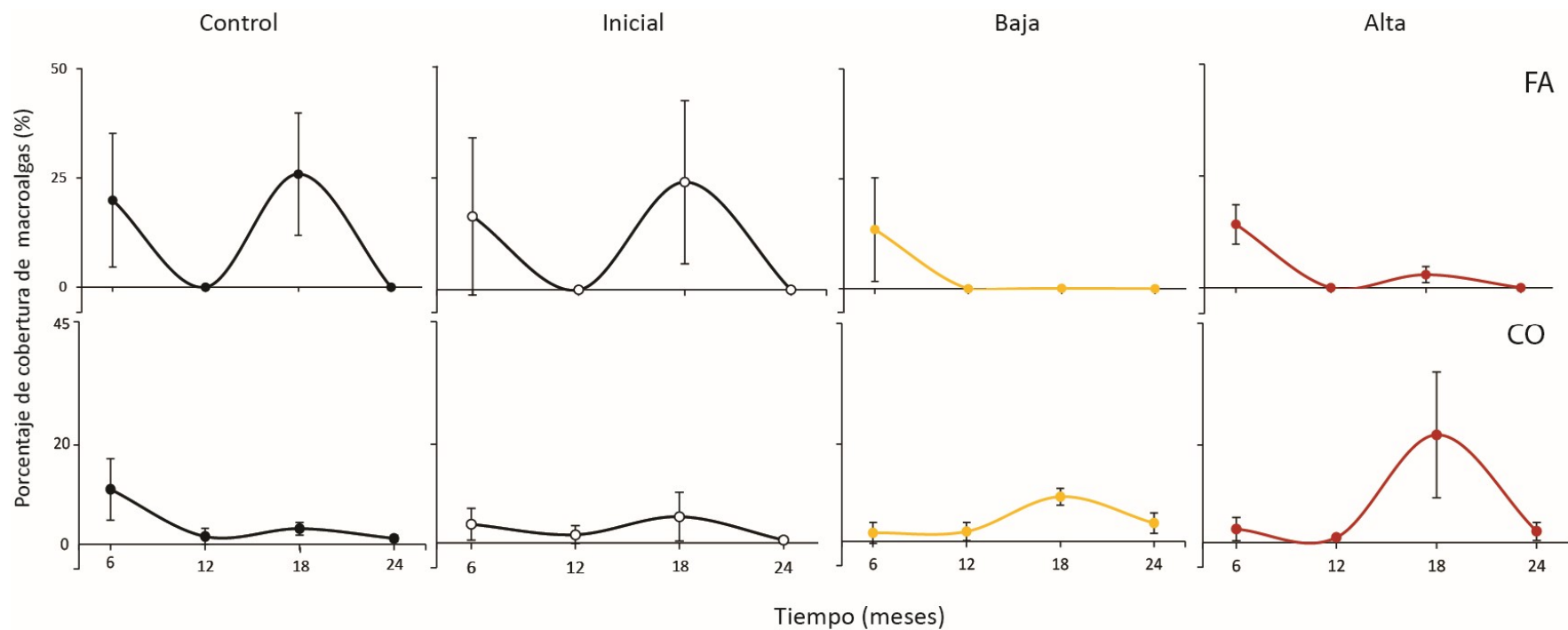


Figura III.6. Porcentaje de la cobertura de macroalgas (\pm DE) en los distintos tratamientos (Control, Inicial, Baja, Alta) a lo largo del tiempo en el Faro (FA) y en Copacabana (CO). Los valores fueron representados con líneas y puntos de diferentes colores según el tratamiento: Control: negro, Inicial: blanco y negro, Baja: amarillo y Alta: rojo. DE: desvío estándar.

Capítulo IV

El rol del cirripedio invasor *Balanus glandula* en la recolonización de espacios libres de mejillín.

Introducción

Los disturbios naturales, como las tormentas y marejadas ciclónicas, frecuentemente alteran las comunidades de los intermareales rocosos desprendiendo organismos, generando espacios libres y desencadenando un proceso de sucesión de especies (Paine y Levin 1981, Levinton 1995). A su vez, los espacios libres permiten a menudo el asentamiento de especies no nativas de invertebrados y algas (Orensanz *et al.* 2002). Las especies no nativas pueden alterar los procesos de sucesión, ya sea compitiendo con otras especies pioneras y/o modificando el espacio donde se desarrollarán las especies tardías con efectos facilitativos o inhibitorios sobre estas últimas (Connell y Slatyer 1977). De este modo, las especies no nativas pueden inhibir o facilitar la colonización por parte de las especies tardías (Rodríguez *et al.* 2006).

Balanus glandula es un cirripedio no nativo en los intermareales rocosos de Argentina originario de la costa oeste de Norte América (Orensanz *et al.* 2002). Esta especie fue detectada por primera vez en el puerto de Mar del Plata en la década de 1960 y luego proliferó en las costas rocosas aledañas (Bastida *et al.* 1980). Actualmente, *B. glandula* está establecido en los intermareales rocosos a lo largo de la costa argentina (Schwindt 2007), ocupando el nivel alto y los espacios de roca expuesta en el nivel medio (Elías y Vallarino 2001, Orensanz *et al.* 2002). En el litoral bonaerense, el nivel medio de los intermareales rocosos está dominado por el mitílido *Brachidontes rodriguezii* (Olivier *et al.* 1966, Penchaszadeh 1973, López Gappa *et al.* 1990, Adami *et al.* 2004, Gutiérrez *et al.* 2015, Palomo *et al.* 2019). Esta especie sufre desprendimientos episódicos durante períodos de tormentas y marejadas ciclónicas (Penchaszadeh *et al.* 2007). Considerando que tales eventos climáticos han aumentado en intensidad y frecuencia en las últimas décadas (ver Fiore *et al.* 2009) es importante considerar el rol que desempeña *B. glandula* en la recuperación de la cobertura de *Brachidontes rodriguezii* tras el disturbio. En este

sentido, podría esperarse que la presencia física de *B. glandula* durante etapas tempranas de la sucesión afecte la subsiguiente recolonización por parte de *B. rodriguezii* y demás especies intermareales (ver Mendez *et al.* 2017).

El objetivo general de este capítulo fue evaluar experimentalmente el rol que ocupa el cirripedio no nativo, *Balanus glandula*, sobre la sucesión de especies tras la remoción de la cubierta de mejillines. En particular, cómo varía la estructura del ensamble de organismos y la cobertura de mejillines a lo largo del tiempo en áreas con presencia y ausencia del cirripedio.

Materiales y métodos

Área de estudio

El experimento se llevó a cabo en el intermareal rocoso de Playa Grande, Mar del Plata, en la provincia de Buenos Aires (ver “Área de Estudio General”). Este intermareal es aledaño al puerto de Mar del Plata, lugar del primer registro de *Balanus glandula* en la Argentina (Bastida *et al.* 1980).

Experimento

Para evaluar el rol de *Balanus glandula* durante el proceso de recolonización, se realizó un experimento desde octubre del 2015 a mayo del 2017. En el nivel horizontal medio del intermareal se demarcaron 12 unidades experimentales cuadradas de 25 x 25 cm. En cada unidad experimental, se removió la cobertura de mejillines con una espátula. Una vez que reclutó *B. glandula*, 28 días más tarde, se removieron todos los reclutas en la mitad de las unidades experimentales y se las mantuvo sin cirripedios durante todo el transcurso del experimento (tratamiento de remoción de *B. glandula*, en lo sucesivo “Sin cirripedios”; Fig. IV.1a). En las unidades experimentales restantes se permitió el

desarrollo de todos los individuos de *B. glandula* que fueron reclutando a lo largo del experimento (tratamiento en presencia de *B. glandula*, en lo sucesivo “Con cirripedios”; Fig. IV.1b). Se analizó la respuesta de los organismos (cobertura de mejillines, algas incrustantes y macroalgas y la densidad de *Siphonaria lessonii*) con una frecuencia aproximadamente mensual (17-40 días entre muestreos, Tabla IV.1). La cobertura se cuantificó mediante el método de conteo de intersecciones de puntos con una grilla de 5 x 5 cm y la densidad cuantificando todos los organismos en el área de roca descubierta mediante la observación directa a campo.

Análisis de datos

La estructura del ensamble de organismos que se asentaron en las áreas en presencia y ausencia de *Balanus glandula* a lo largo del tiempo fue comparado con un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) con el programa PRIMER (Clarke 1993). Se realizaron nMDS en base a promedios de los datos de las abundancias estandarizadas (cobertura y densidad; ver “Capítulo II: Materiales y métodos”) y datos de presencia/ausencia para diferenciar efectos debidos a cambios en la composición de especies de aquellos causados por cambios en las abundancias de las mismas (*e. g.*, Thrush *et al.* 1996). Todas las ordenaciones presentadas tenían niveles de estrés < 0,15 indicando una representación adecuada de las relaciones entre las muestras (Clarke 1993).

La cobertura de los mejillines, algas incrustantes y macroalgas y la densidad de *Siphonaria lessonii* fueron analizadas mediante un modelo lineal generalizado de tipo marginal con ecuaciones de estimación generalizadas (GEE; Zuur *et al.* 2009) con tratamiento (Con y Sin cirripedios) y tiempo como variables explicativas de efecto fijo. La variable tratamiento fue cualitativa con 2 niveles, Con y Sin cirripedios, y tiempo fue una variable continua con 18 niveles. En el caso de la cobertura se utilizó una distribución de probabilidad binomial con función de enlace logit y para la densidad una distribución

de probabilidad Poisson y función de enlace log. Se compararon varios modelos con diferentes matrices de correlación utilizando el criterio de QIC (Criterio de información de cuasi-probabilidad) para seleccionar el modelo usado para cada variable respuesta. Valores más bajos de QIC indican que el modelo ajusta mejor a los datos. Las matrices de correlación usadas fueron la autoregresiva de orden 1, no estructurada e independiente. La cobertura de mejillines y de algas incrustantes tuvo un buen ajuste con una matriz no estructurada y la densidad de *S. lessonii* y la cobertura de macroalgas ajustaron con una matriz independiente. Los modelos fueron ajustados mediante el paquete *geepack* en R (Halekoh *et al.* 2006). Los coeficientes informados son valores del odds ratio que expresa cuantas veces es mayor el odd del evento en un nivel del factor respecto al odd del nivel a comparar (ver “Capítulo II: Materiales y métodos”). Las diferencias a posteriori entre los Tratamientos se evaluaron con la prueba de Tukey utilizando el paquete *emmeans* (Lenth 2019). Todos los modelos lineales generalizados se realizaron con R (R Core Team 2016). Se consideraron significativas aquellas pruebas con $p < 0,05$.

Resultados

Balanus glandula reclutó durante los 28 días posteriores a la remoción de los mejillines en todas las unidades experimentales. En los tratamientos Con cirripedios se observó una disminución escalonada en el porcentaje de cobertura de *B. glandula* debido a que las áreas son cubiertas por mejillines (Fig. IV.2). En los tratamientos Sin cirripedios, se observó que la densidad de *B. glandula* se mantuvo baja a lo largo del tiempo salvo en la época de reclutamiento al siguiente año (320 - 440 días a partir del inicio, Fig. IV.2).

El nMDS basado en datos de abundancia mostró que la presencia de cirripedios influye en la estructura del ensamble durante el proceso sucesión (Fig. IV. 3a). Durante las primeras fases de la sucesión, los puntos que representan a la estructura del ensamble

ocuparon el mismo espacio multidimensional independientemente de la presencia de *Balanus glandula*. A partir de los 3 meses, los tratamientos se fueron diferenciando hacia ubicaciones contrarias dentro del espacio multidimensional. Al final del experimento los ensambles correspondientes a cada tratamiento ocuparon espacios multidimensionales diferentes, formando 2 grupos. Por su parte, el nMDS basado en datos de presencia/ausencia de especies no mostró diferencias en la composición del ensamble a lo largo del tiempo, lo cual indica que *B. glandula* afecta la abundancia relativa de especies a lo largo del tiempo, pero no la composición del ensamble (Fig. IV. 3b).

La cobertura de mejillines difirió entre los tratamientos Con y Sin cirripedios a lo largo del tiempo. Se observó interacción significativa entre las variables explicativas tratamiento y tiempo (Tabla IV.2). El odd de la cobertura de mejillines fue un 6,94 % menor en los tratamientos Sin cirripedios que en tratamientos Con cirripedios (Tabla IV.2, Fig. IV.4a). La cobertura de mejillines máxima fue a los 440 días del inicio del experimento con un $79,17 \pm 8$ % en tratamientos Con cirripedios y de $59,26 \pm 13,57$ % en tratamientos Sin cirripedios (Fig. IV.4a).

La densidad de *Siphonaria lessonii* y la cobertura de las algas incrustantes (*Hildenbrandia* sp. y *Ralfsia* sp.) difirieron entre tratamientos y a lo largo del tiempo. Para ambas variables respuestas, no se observó interacción significativa entre las variables explicativas tratamiento y tiempo (Tabla IV.3 y Tabla IV.4). La densidad de *Siphonaria lessonii* fue significativamente menor en un 33,43 % en tratamientos Sin cirripedios que en aquellos Con cirripedios (Tabla IV.3, Fig. IV.4b). En cambio, el odd de la cobertura de las algas incrustantes fue 254 % mayor en tratamientos Sin cirripedios que en aquellos Con cirripedios (Tabla IV.4, Fig. IV.4c).

La cobertura de las macroalgas fue similar entre tratamientos Con y Sin cirripedios a lo largo del tiempo (Tabla IV.5, Fig. IV.4d).

Discusión

Los resultados de este capítulo sugieren que el cirripedio *Balanus glandula* facilita el restablecimiento de los mejillines en las áreas disturbadas. La estructura del ensamble en tratamientos Con y Sin cirripedios varió de forma divergente a lo largo del tiempo. La densidad de *Siphonaria lessonii* fue mayor en las áreas Con cirripedios a diferencia de la cobertura de las algas incrustantes que fue menor.

La mayor recolonización por parte de mejillines en presencia de cirripedios podría deberse a que estos últimos brindan mayor superficie estructural para el asentamiento de los reclutas de mejillines (Vallarino y Elías 1997, Elías y Vallarino 2001). No obstante, es importante tener en cuenta que gran parte de la recolonización de mejillines en áreas disturbadas se debe a la expansión lateral de los individuos que forman el banco contiguo (Penchaszadeh 1973). En este sentido es posible que la presencia del cirripedio favorezca la migración de mejillines desde el banco contiguo hacia las áreas disturbadas (*e. g.*, brindando una superficie más rugosa para el anclaje de los bisos).

La mayor densidad de la lapa *Siphonaria lessonii* en las áreas Con cirripedios podría deberse al aumento de los bordes que brindan las placas de los cirripedios proporcionándole un lugar de refugio similar al de los bordes de los parches de mejillines (Suchanek 1979, Mendez *et al.* 2017). Asimismo, la mayor densidad de la lapa herbívora *Siphonaria lessonii* en tratamientos Con cirripedios podría estar relacionada con la disminución de la cobertura de las algas incrustantes debido a que la lapa podía haberse alimentado de estas o de sus esporas (Bastida *et al.* 1971, Adami 2008). No obstante, la presencia del cirripedio no afectó la colonización por parte de macroalgas, lo cual sugiere (a) que las macroalgas dominantes podrían ser poco consumidas por *S. lessonii* y (b) que su abundancia estaría principalmente controlada por procesos ajenos a las interacciones

biológicas que tienen lugar durante la sucesión (e. g., suministro de propágulos, fenología).

La disminución de la cobertura de mejillines en ambos tratamientos durante el último mes del experimento (mayo 2017) podría deberse a condiciones de tormenta y marejadas ciclónicas al igual que en lo observado en los resultados del capítulo III para el mismo período (ver “Capítulo III: Discusión”). Es importante destacar, sin embargo, que en los tratamientos Con cirripedios la disminución en la cobertura de mejillín fue menor. Esto sugiere que a mayor recolonización (*i. e.*, mayor cobertura de mejillines y menor área de roca expuesta) la resistencia a las perturbaciones es también mayor. Esto implica que este cirripedio no nativo incrementaría la resiliencia y resistencia de los bancos de mejillines ante el disturbio.

En síntesis, los resultados indican que la presencia de *Balanus glandula* en los estadios tempranos de la sucesión facilita la recolonización de áreas disturbadas por parte del mejillín. En ausencia del cirripedio, la estructura del ensamble de organismos sigue una trayectoria sucesional diferente, con menor densidad de lapas herbívoras (*Siphonaria lessonii*) y una mayor cobertura de algas incrustantes. Por su efecto positivo sobre la recolonización de bancos de mejillines, *B. glandula* podría ser vista como una especie “facilitadora” a pesar de su condición de no nativa (Davis *et al.* 2011). No obstante, es importante tener en cuenta que una recolonización más rápida también implica una menor ventana temporal disponible para el asentamiento de especies que dependen exclusivamente de la disponibilidad de superficies de roca expuesta. Las consecuencias de una más rápida recolonización por mejillines sobre la biodiversidad intermareal merecen ser objeto de estudios futuros.

Tablas y figuras

Tabla IV.1. Fechas de muestreo a lo largo del experimento y las diferencias expresadas en días entre un muestreo y el consecutivo.

Actividad	Tiempo (días)	Fecha de muestreo	Días entre muestreos
Remoción de mejillines	-28	14/10/2015	
Remoción de cirripedios	0	11/11/2015	
Toma de dato 1	36	17/12/2015	36
Toma de dato 2	58	08/01/2016	22
Toma de dato 3	97	16/02/2016	39
Toma de dato 4	125	15/03/2016	28
Toma de dato 5	163	22/04/2016	38
Toma de dato 6	192	21/05/2016	29
Toma de dato 7	226	24/06/2016	34
Toma de dato 8	251	19/07/2016	25
Toma de dato 9	289	26/08/2016	38
Toma de dato 10	320	26/09/2016	31
Toma de dato 11	349	25/10/2016	29
Toma de dato 12	383	28/11/2016	34
Toma de dato 13	423	07/01/2017	40
Toma de dato 14	440	24/01/2017	17
Toma de dato 15	471	24/02/2017	31
Toma de dato 16	504	29/03/2017	33
Toma de dato 17	542	06/05/2017	38

Tabla IV.2. Resultados del modelo lineal generalizado con ecuaciones de estimación generalizadas que compara la cobertura de mejillines entre tratamientos (Con y Sin cirripedios) a lo largo del tiempo. Los asteriscos indican efectos significativos. El intercepto incluye al tratamiento Con. EE: error estándar.

	Estimado	EE	Prueba de Wald	p-valor
(Intercepto)	-0,765	0,046	273,07	<0,001 *
TratamientoSin	0,279	0,089	9,74	0,0018 *
Tiempo	0,115	0,008	206,08	<0,001 *
TratamientoSin:Tiempo	-0,072	0,014	27,86	<0,001 *

Tabla IV.3. Resultados del modelo lineal generalizado con ecuaciones de estimación generalizadas que compara la densidad de *Siphonaria lessonii* entre tratamientos (Con y Sin cirripedios) a lo largo del tiempo. Los asteriscos indican efectos significativos. El intercepto incluye al tratamiento Con. EE: error estándar.

	Estimado	EE	Prueba de Wald	p-valor
(Intercepto)	3,509	0,076	2144	<0,001 *
TratamientoSin	-0,407	0,106	14,6	<0,001 *
Tiempo	-0,001	0,000	16,4	<0,001 *
TratamientoSin:Tiempo	-0,001	0,000	1,2	0,854

Tabla IV.4. Resultados del modelo lineal generalizado con ecuaciones de estimación generalizadas, que compara la cobertura de algas incrustantes entre tratamientos (Con y Sin cirripedios) a lo largo del tiempo. Los asteriscos indican efectos significativos. El intercepto incluye al tratamiento Con. EE: error estándar.

	Estimado	EE	Prueba de Wald	p-valor
(Intercepto)	-3,674	0,187	385,69	<0,001 *
TratamientoSin	1,264	0,211	35,9	<0,001 *
Tiempo	0,003	0,0005	50,93	<0,001 *
TratamientoSin:Tiempo	0,0008	0,0005	3,12	0,077

Tabla IV.5. Resultados del modelo lineal generalizado con ecuaciones de estimación generalizadas que compara la cobertura de macroalgas entre tratamientos (Con y Sin cirripedios) a lo largo del tiempo. Los asteriscos indican efectos significativos. El intercepto incluye al tratamiento Con. EE: error estándar.

	Estimado	EE	Prueba de Wald	p-valor
(Intercepto)	-4,06	0,369	120,97	<0,001 *
TratamientoSin	0,264	0,497	0,28	0,6
Tiempo	0,002	0,001	2,2	0,14
TratamientoSin:Tiempo	-0,0005	0,002	0,05	0,83

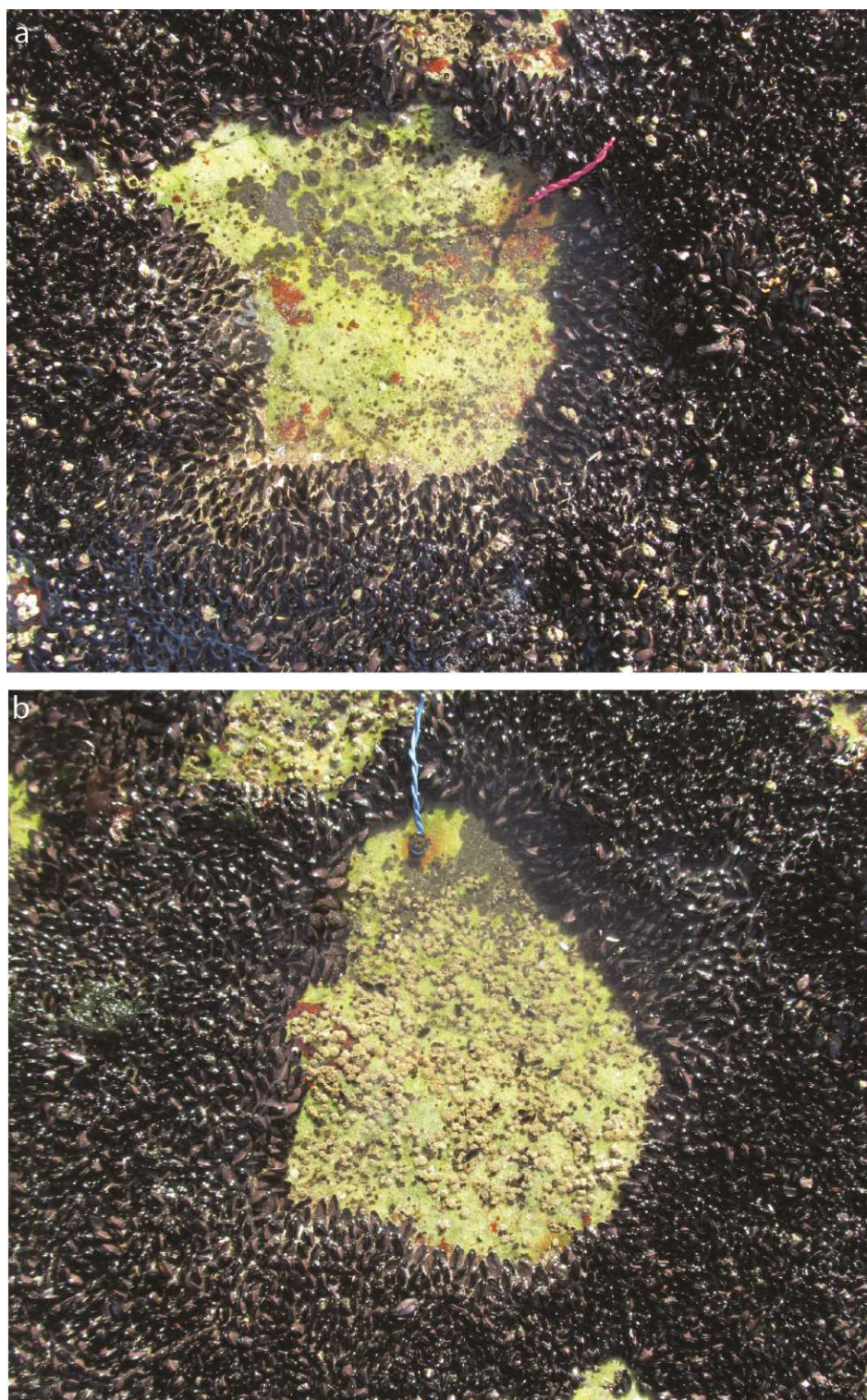


Figura IV.1. Tratamiento Sin cirripedios (a) y Con cirripedios (b) en la toma de datos número 10 (julio del 2016).

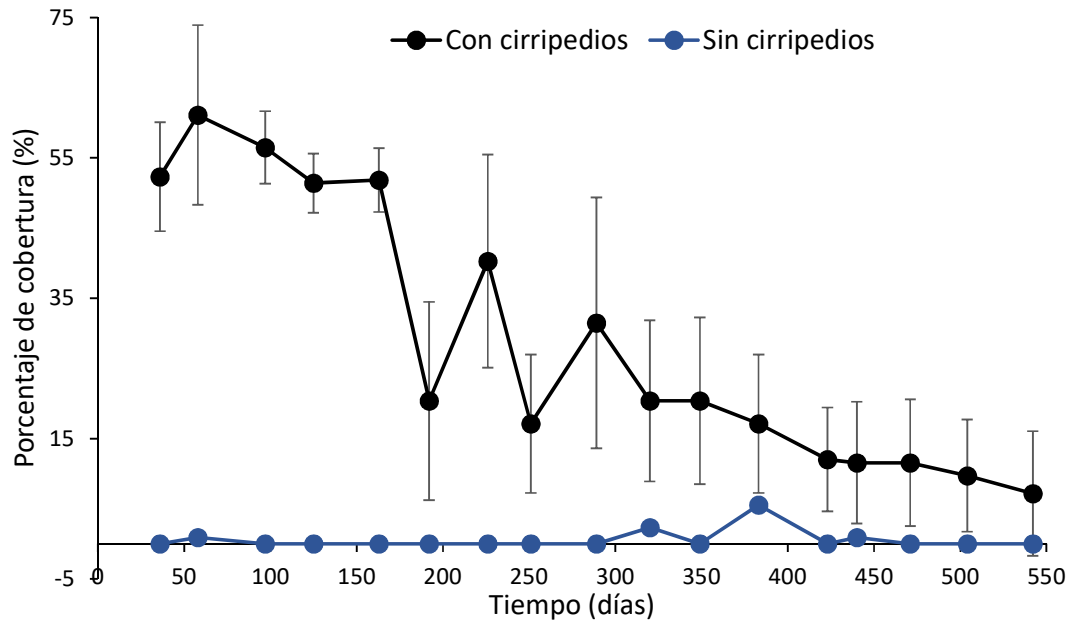


Figura IV.2. Porcentaje de cobertura de *Balanus glandula* (\pm DE) a lo largo del tiempo en las unidades experimentales Sin cirripedios (azul) y Con cirripedios (negro). DE: desvío estándar.

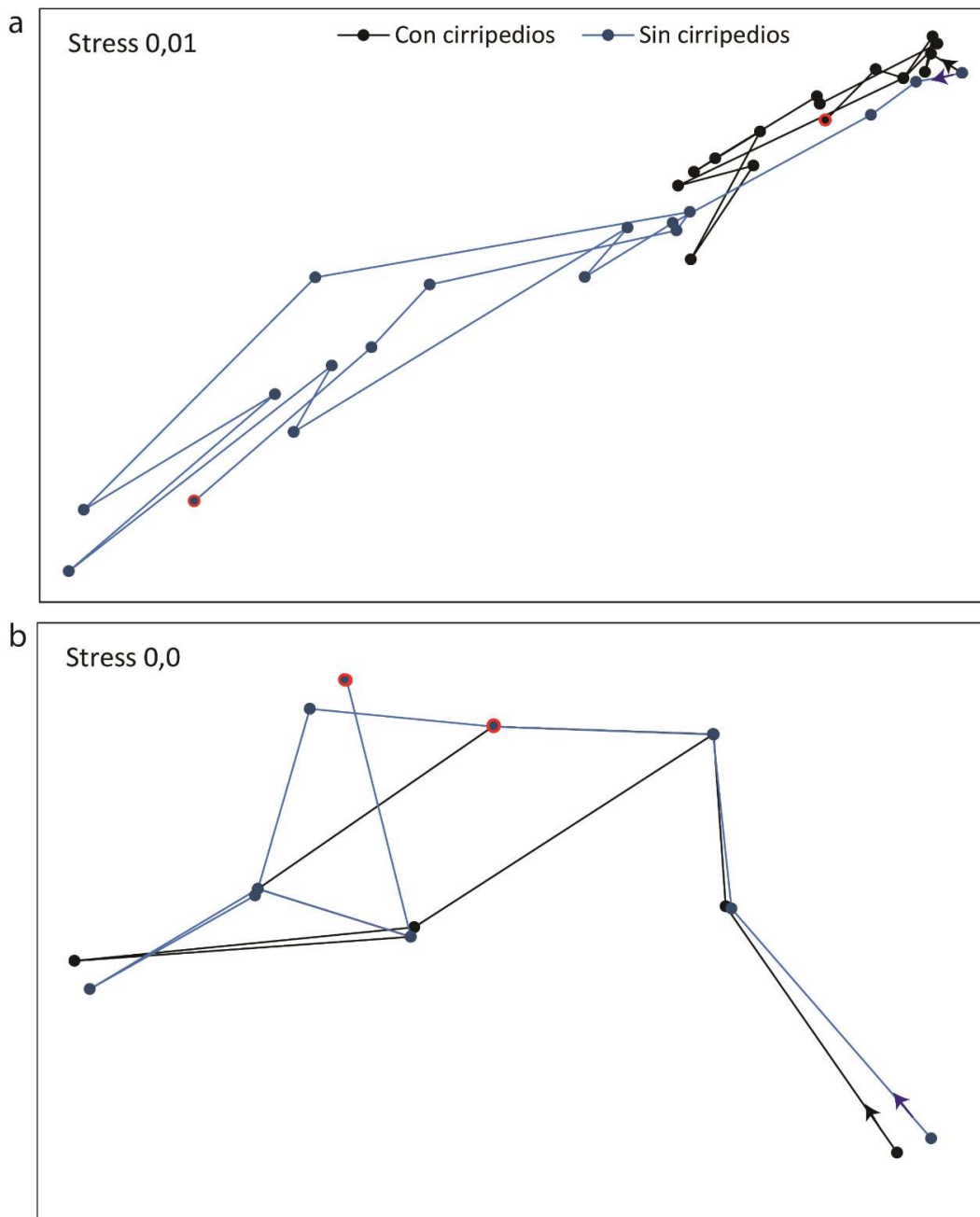


Figura IV.3. Escalamiento multidimensional de ordenación no métrica (nMDS) de la abundancia estandarizada de las especies (a) y la presencia/ausencia de las especies (b) en las áreas Con cirripedios (puntos y líneas negras) y Sin cirripedios (puntos y líneas azules). Cada punto se basa en las abundancias estandarizadas y la presencia/ausencia de las especies en las 6 réplicas. Las líneas unen los puntos según la fecha de muestreo (ver Tabla IV.1). La flecha hace referencia al primer tiempo muestreado y los puntos con bordes rojos al último tiempo.

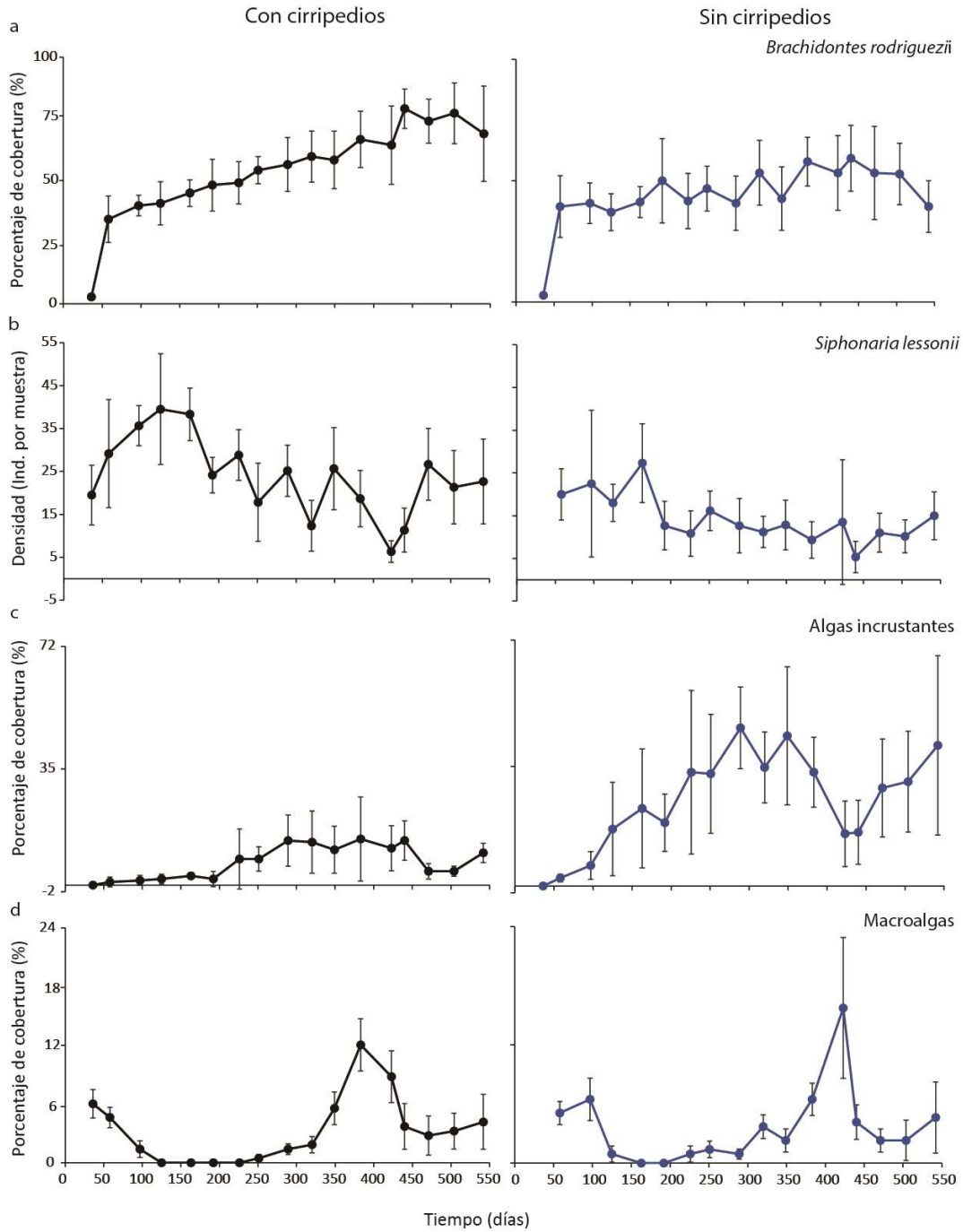


Figura IV.4. Porcentaje de la cobertura de *Brachidontes rodriguezii* (a), densidad de *Siphonaria lessonii* (b), porcentaje de la cobertura de algas incrustantes (c) y porcentaje de la cobertura de macroalgas (d) a lo largo del tiempo en las unidades experimentales Con (izquierda) y Sin (derecha) cirripedios. Las barras de error indican el desvío estándar.

CONCLUSIONES GENERALES

La presente tesis representa un avance en el estudio de las consecuencias de la fragmentación de los bancos de mejillines sobre la biodiversidad asociada, como así también el efecto de los disturbios y el rol de los organismos invasores sobre la recolonización de las áreas disturbadas en zonas intermareales rocosas de la costa bonaerense. Asimismo, los resultados presentados proporcionan información valiosa sobre la respuesta de los organismos de los intermareales rocosos ante un disturbio natural, y una primera aproximación respecto de las consecuencias potenciales de incrementos en la energía disipada por el oleaje y el consiguiente desprendimiento de parches de bivalvos. Estos incrementos están relacionados con el aumento de la frecuencia e intensidad de las marejadas ciclónicas y del nivel del mar que, a su vez, forman parte de las consecuencias dadas por el cambio climático a nivel global (IPCC 2019).

Los bancos de *Brachidontes rodriguezii* difieren en cuanto a la biomasa, la densidad y la cantidad de sedimento que retienen en la parte interna respecto al borde. Sin embargo, no se observan diferencias en cuanto a la temperatura y la desecación. Las áreas de roca expuesta contiguas a los parches podrían ofrecer un lugar de refugio para la lapa *Siphonaria lessonii*. Además, en el borde dentro de los parches también se encontró que la abundancia de los poliquetos del género *Syllis* aumenta. En ambos casos, la mayor abundancia depende de la época del año y del sitio, por lo cual las consecuencias ecológicas de la fragmentación del banco de mejillines no son generalizables.

El tamaño del área disturbada y la frecuencia del disturbio afectan a la recolonización de espacios de roca expuesta por parte del mejillín. Áreas de roca expuesta de menos de 50 cm² se recolonizan a los seis meses del disturbio, a diferencia de áreas de mayor tamaño donde la recolonización es variable y se encontró que es más probable el

desprendimiento del mejillinar en las zonas contiguas. Asimismo, la recolonización del área disturbada no está relacionada con la presión de herbivoría ejercida por la lapa *Siphonaria lessonii*, en contraposición a lo observado en estudios previos sobre el efecto de la herbivoría en la recolonización (Sousa 1984, Farrell 1989, Benedetti-Cecchi 2000, Bertocci *et al.* 2005). En este contexto, se propuso que podría existir un umbral de tamaño de disturbio entre los 50 y 100 cm² por encima del cual la probabilidad de recolonización a corto plazo (6 meses) es baja y es independiente de la densidad de *S. lessonii* en el área.

Una frecuencia anual de disturbio sobre una misma área es suficiente para impedir la recolonización por parte del mejillín. Sobre esta base, y bajo un escenario de marejadas ciclónicas más frecuentes e intensas como el predicho en la región (ver Fiore *et al.* 2009, Dragani *et al.* 2013), podría esperarse que los niveles medios de los intermareales permanezcan ocupados principalmente por especies pioneras (*e. g.*, *Siphonaria lessonii*, algas incrustantes) y que disminuya la cobertura de mejillines. Siendo que el mejillín genera hábitats para otras especies, la disminución de su cobertura podría indirectamente afectar a la biodiversidad intermareal en su conjunto.

Si el cirripedio *Balanus glandula* recluta en áreas de roca expuesta durante los primeros estadios de la sucesión, la recolonización del mejillinar ocurre en menor tiempo. En cambio, en ausencia del cirripedio, las abundancias de los organismos que se establecen siguen una trayectoria sucesional diferente, con menor densidad de lapas pulmonadas (*Siphonaria lessonii*) y una mayor cobertura de algas incrustantes. Por lo tanto, podría considerarse que *B. glandula* facilita la recolonización de los mejillines en los espacios de roca expuesta recuperando la cobertura del banco en menor tiempo. Sin embargo, la mayor tasa de recolonización de mejillines genera una ventana de tiempo menor para el reclutamiento, crecimiento y reproducción de especies que dependen de la disponibilidad de roca expuesta (*e.g.*, algas incrustantes).

En síntesis, los resultados de esta tesis sugieren dos posibles escenarios a futuro en el nivel medio de los intermareales rocosos de la costa bonaerense. En el primero, *Brachidontes rodriguezii* continuará siendo la especie dominante en el nivel medio de estos intermareales al igual que en la actualidad. Este escenario se favorecerá si los disturbios que ocasionan desprendimientos de parches de mejillines generaran áreas de roca expuesta menores a 50 cm² y transcurrieran más de 12 meses hasta que ocurra un nuevo disturbio en la misma área. Además, este escenario se favorecerá si las áreas de roca expuesta son ocupadas por el cirripedio *Balanus glandula* durante los primeros días posteriores al desprendimiento, ya que el cirripedio podría facilitar la recuperación de la cobertura del mejillinar (Fig. 2). En el segundo escenario, se consideran las predicciones climáticas a futuro que plantean un aumento en la frecuencia e intensidad de los eventos que causan mayor desprendimientos de parches de mejillines (Fiore *et al.* 2009, Dragani *et al.* 2013, IPCC 2019). En este caso, si el incremento generara áreas de roca expuesta mayores a 100 cm² y produjera más de un evento de desprendimiento de mejillines anual sobre la misma área, no se recuperaría la totalidad de la cobertura de mejillines en menos de dos años. Por lo tanto, bajo este escenario se esperaría que el banco de mejillines esté principalmente fragmentado y aumenten las áreas de roca expuesta con algas incrustantes y lapas. Además, en este caso se esperaría también que las poblaciones de invertebrados asociadas al hábitat que genera el mejillinar (ingeniero ecosistémico) tengan un impacto contexto dependiente a cada intermareal rocoso (Fig. 2).

En el contexto actual de cambio climático los resultados obtenidos en esta tesis pueden ser útiles en la confección de modelos que permitan predecir el futuro de las costas rocosas frente a los cambios y tomar decisiones políticas acerca del manejo de áreas costeras para la conservación de estos ambientes (Paine y Levin 1981, Benedetti-Cecchi 2000). En América Latina la falta de estudios de base compromete dichas predicciones

(Turra *et al.* 2003), por lo que se vuelve aún más relevante este tipo de estudio en la región. Asimismo, cabe destacar que estos ambientes brindan importantes servicios ecosistémicos, tales como la protección de la línea de costa ante procesos erosivos y la provisión de áreas turísticas y de recreación, siendo relevante aplicar medidas de manejo a corto plazo para su preservación (Ferreira *et al.* 2017). Por otro lado, la conservación de especies es importante en sí misma, pero en el caso de las especies que tienen un rol como ingenieros de ecosistemas es clave, ya que su disminución puede tener efectos negativos sobre la biodiversidad intermareal en su conjunto y a múltiples escalas espaciales. Se espera que los resultados de esta tesis proporcionen información valiosa para predecir y mitigar futuros impactos de las actividades humanas sobre la integridad biológica y física de la zona intermareal.

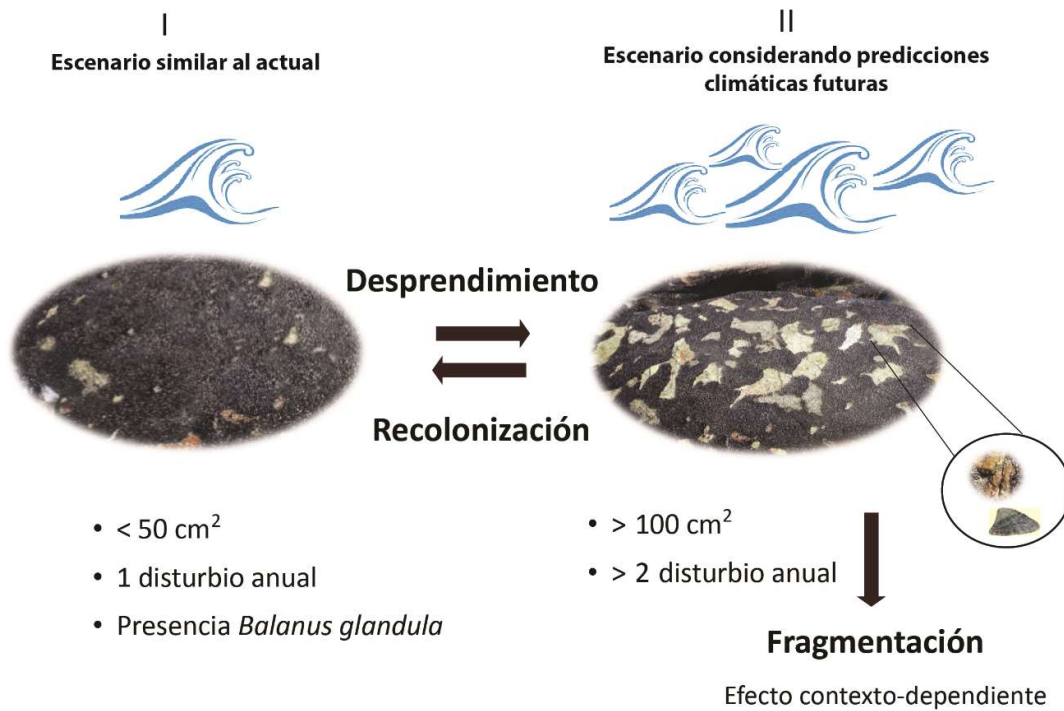


Figura 2: Esquema final sobre los posibles escenarios planteados a partir de los resultados de esta tesis. Las flechas indican los procesos que conducen a cada uno de los escenarios. El círculo con fondo blanco representa las principales especies que están sobre los espacios de roca expuesta entre el mejillinar: la lapa *Siphonaria lessonii* y algas incrustantes.

ABREVIATURAS

%: porcentaje

cm: centímetro

cm²: centímetro cuadrado

DE: desvío estándar

Dmax: Estadístico de Kolmogorov-Smirnov

EE: error estándar

e. g.: abreviación del latín *exempli gratia* que significa “por ejemplo”

et al. : del latín *et alii* que significa “y otros”

g: gramos

gl: grados de libertad

i. e.: abreviación del latín *id est* que significa “es decir”

m²: metro cuadrado

mm: milímetros

n: número de réplica por tratamiento

° C: grados Celsius

p: p-valor

sp.: especie no especificada de un determinado género

spp.: especies de determinado género

t: estimador de la prueba de Tukey

Vs.: versus

µm: micrómetro

BIBLIOGRAFÍA

- Adami, M.L., 2008. Efectos de la herbivoría de la lapa *Siphonaria lessoni* Blainville, 1824 (Gastropoda) sobre la comunidad asociada a *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) (Bivalvia). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 10, 309–317.
- Adami, M.L., Tablado, A., López Gappa, J.J., 2004. Spatial and temporal variability in intertidal assemblages dominated by the mussel *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846). *Hydrobiologia* 520, 49–59.
- Allison, P.D., 2012. Logistic regression using SAS: theory and application. SAS Institute.
- Arribas, L.P., Bagur, M., Klein, E., Penchaszadeh, P.E., Palomo, M.G., 2013. Geographic distribution of two mussel species and associated assemblages along the northern Argentinean coast. *Aquatic Biology* 18, 91–103.
- Arribas, L.P., Bagur, M., Gutiérrez, J.L., Palomo, M.G., 2015. Matching spatial scales of variation in mussel recruitment and adult densities across southwestern Atlantic rocky shores. *Journal of Sea Research* 95, 16–21.
- Arribas, L.P., Gutiérrez, J.L., Bagur, M., Soria, S.A., Penchaszadeh, P.E., Palomo, M.G., 2019. Variation in aggregate descriptors of rocky shore communities: a test of synchrony across spatial scales. *Marine Biology* 166, 44.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51–57.
- Barros, V.R., Camilloni, I., 2016. La Argentina y el cambio climático: de la física a la política. EUDEBA.
- Bastida, R., Capezzani, A., Torti, M.R., 1971. Fouling organisms in the port of Mar del Plata (Argentina). I. *Siphonaria lessoni*: ecological and biometric aspects. *Marine Biology* 10, 297–307.
- Bastida, R., Trivi de Mandri, M., Lichtschein de Bastida, V., Stupak, M., 1980. Ecological aspects of marine fouling at the port of Mar del Plata (Argentina). V Congreso Internacional de Corrosión Marina e Incrustaciones 299–320.
- Bastida, R., Zamponi, M., Bremec, C., Roux, A., Genzano, G., Elías, R., 2007. Las comunidades bentónicas. *El mar Argentino y sus recursos pesqueros* 5, 89–123.
- Becherucci, M.E., Benavides, H., Vallarino, E.A., 2014. Effect of taxonomic aggregation in macroalgae assemblages in a rocky shore of Mar del Plata, Argentina, Southwest Atlantic Ocean. *Thalassas* 30, 9–20.

- Becherucci, M.E., Llanos, E.N., Garaffo, G.V., Vallarino, E.A., 2016. Succession in an intertidal benthic community affected by untreated sewage effluent: A case of study in the SW Atlantic shore. *Marine Pollution Bulletin* 109, 95–103.
- Benedetti-Cecchi, L., 2000. Predicting direct and indirect interactions during succession in a mid-littoral rocky shore assemblage. *Ecological Monographs* 70, 45–72.
- Bertocci, I., Maggi, E., Vaselli, S., Benedetti-Cecchi, L., 2005. Contrasting effects of mean intensity and temporal variation of disturbance on a rocky seashore. *Ecology* 86, 2061–2067.
- Borthagaray, A.I., Carranza, A., 2007. Mussels as ecosystem engineers: their contribution to species richness in a rocky littoral community. *Acta Oecologica* 31, 243–250.
- Brooks, M.E., Kristensen, K., van Benthem, K.J., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A., Skaug, H.J., Machler, M., Bolker, B.M., 2017. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R journal* 9, 378–400.
- Burzio, L.O., Burzio, V.A., Silva, T., Burzio, L.A., Pardo, J., 1997. Environmental bioadhesion: themes and applications. *Current Opinion in Biotechnology* 8, 309–312.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., Weathers, K.C., Jones, C.G., 2003. A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience* 53, 750–758.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1, 1–5.
- Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian journal of ecology* 18, 117–143.
- Coleman, F.C., Williams, S.L., 2002. Overexploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 40–44.
- Connell, J.H., Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111, 1119–1144.
- Crawford, T.W., Commito, J.A., Borowik, A.M., 2006. Fractal characterization of *Mytilus edulis* L. spatial structure in intertidal landscapes using GIS methods. *Landscape Ecology* 21, 1033–1044.
- Cribari-Neto, F., Zeileis, A., 2010. Beta regression in R. *Journal of Statistical Software* 34, 1–24.

- Crowe, T., 1996. Different effects of microhabitat fragmentation on patterns of dispersal of an intertidal gastropod in two habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 206, 83–107.
- Dayton, P.K., 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 41, 351–389.
- Denny, M., 1995. Predicting physical disturbance: mechanistic approaches to the study of survivorship on wave-swept shores. *Ecological Monographs* 65, 371–418.
- Denny, M., Gaylord, B., 2002. The mechanics of wave-swept algae. *Journal of Experimental Biology* 205, 1355–1362.
- Dragani, W.C., Martin, P.B., Alonso, G., Codignotto, J.O., Prario, B.E., Bacino, G., 2013. Wind wave climate change: impacts on the littoral processes at the northern Buenos Aires Province Coast, Argentina. *Climatic Change* 121, 649–660.
- Duarte, C.M., Dennison, W.C., Orth, R.J., Carruthers, T.J., 2008. The charisma of coastal ecosystems: addressing the imbalance. *Estuaries and coasts* 31, 233–238.
- Elías, R., Vallarino, E.A., 2001. The introduced barnacle *Balanus glandula* (Darwin) in the Mar del Plata port as a structuring species in the intertidal community. *Investigaciones Marinas* 29, 37–46.
- Elías, R., Rivero, M.S., Vallarino, E.A., 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, 309–318.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 487–515.
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J.R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D.J., Eigenbrod, F., Ford, A.T., Harrison, S.P., Jaeger, J.A.G., Koper, N., Martin, A.E., Martin, J.-L., Metzger, J.P., Morrison, P., Rhodes, J.R., Saunders, D.A., Simberloff, D., Smith, A.C., Tischendorf, L., Vellend, M., Watling, J.I., 2019. Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation* 230, 179–186.
- Farrell, T.M., 1989. Succession in a rocky intertidal community: the importance of disturbance size and position within a disturbed patch. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 128, 57–73.
- Feinsinger, P., 2003. El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. FAN.
- Feinsinger, P., Ventosa Rodríguez, I., 2014. Suplemento decenal al texto diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. FAN.

- Ferreira, A.M., Marques, J.C., Seixas, S., 2017. Integrating marine ecosystem conservation and ecosystems services economic valuation: implications for coastal zones governance. *Ecological Indicators* 77, 114–122.
- Fiore, M.M.E., D’Onofrio, E.E., Pousa, J.L., Schnack, E.J., Bértola, G.R., 2009. Storm surges and coastal impacts at Mar del Plata, Argentina. *Continental Shelf Research* 29, 1643–1649.
- Franklin, A.B., Noon, B.R., George, T.L., 2002. What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology* 25, 20–29.
- Gaines, S., Brown, S., Roughgarden, J., 1985. Spatial variation in larval concentrations as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle, *Balanus glandula*. *Oecologia* 67, 267–272.
- Gonzalez, J., 2017. Influencia de la orientación del sustrato sobre las comunidades asociadas al mejillín *Brachidontes rodriguezii* (d’Orbigny, 1846) y la abundancia y actividad de la lapa *Siphonaria lessonii* (Blainville, 1824) en el intermareal rocoso de la Provincia de Buenos Aires (tesis de pregrado). Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Gutiérrez, J.L., Jones, C.G., Strayer, D.L., Iribarne, O.O., 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101, 79–90.
- Gutiérrez, J.L., Jones, C.G., Byers, J.E., Arkema, K.K., Berkenbusch, K., Commito, J.A., Duarte, C.M., Hacker, S.D., Lambrinos, J.G., Hendriks, I.E., Hogarth, P.J., Palomo, M.G., Wild, C., 2011. Physical ecosystem engineers and the functioning of estuaries and coasts, en: *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. Elsevier 53–81.
- Gutiérrez, J.L., Palomo, M.G., Bagur, M., Arribas, L.P., Soria, S.A., 2015. Wave action limits crowding in an intertidal mussel. *Marine Ecology Progress Series* 518, 153–163.
- Gutiérrez, J.L., Bagur, M., Arribas, L.P., Palomo, M.G., 2018. Does rock type account for variation in mussel attachment strength? A test with *Brachidontes rodriguezii* in the southwestern Atlantic. *Helgoland Marine Research* 72, 1–11.
- Gutiérrez, J.L., Bagur, M., Palomo, M.G., 2019. Algal epibionts as co-engineers in mussel beds: effects on abiotic conditions and mobile interstitial invertebrates. *Diversity* 11, 1–19.
- Halekoh, U., Højsgaard, S., Yan, J., 2006. The R package geepack for generalized estimating equations. *Journal of Statistical Software* 15, 1–11.
- Harrison, X.A., 2015. A comparison of observation-level random effect and Beta-Binomial models for modelling overdispersion in Binomial data in ecology & evolution. *PeerJ* 3, e1114.

- Hegeman, E.E., Miller, S.W., Mock, K.E., 2014. Modeling freshwater mussel distribution in relation to biotic and abiotic habitat variables at multiple spatial scales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 71, 1483–1497.
- Hillebrand, H., Langenheder, S., Lebet, K., Lindström, E., Östman, Ö., Striebel, M., 2017. Decomposing multiple dimensions of stability in global change experiments. *Ecology letters* 21, 21–30.
- Hines, A. H., 1978. Reproduction in three species of intertidal barnacles from central California. *The Biological Bulletin* 154, 262–281.
- Hirst, J.A., Attrill, M.J., 2008. Small is beautiful: an inverted view of habitat fragmentation in seagrass beds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78, 811–818.
- Hunt, H.L., Scheibling, R.E., 2001. Patch dynamics of mussels on rocky shores: integrating process to understand pattern. *Ecology* 82, 3213–3231.
- IPCC, 2019: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate [Pörtner, H.-O., Roberts, D.C., Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Tignor, M., Poloczanska, E., Mintenbeck, K., Alegría, A., Nicolai, M., Okem, A., Petzold, J., Rama, B., Weyer, N.M. (editores)]. En prensa.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373–386.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78, 1946–1957.
- Jurgens, L.J., Gaylord, B., 2016. Edge effects reverse facilitation by a widespread foundation species. *Scientific Reports* 6, 1–10.
- Kokot, R.R., 1997. Littoral drift, evolution and management in Punta Medanos, Argentina. *Journal of Coastal Research* 13, 192–197.
- Kokot, R.R., 2010. Espigas indicadoras de proveniencia de olas en la costa argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 67, 19–26.
- Kostylev, V., Erlandsson, J., 2001. A fractal approach for detecting spatial hierarchy and structure on mussel beds. *Marine Biology* 139, 497–506.
- Laurance, W.F., Yensen, E., 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55, 77–92.
- Layman, C.A., Arrington, D.A., Langerhans, R.B., Silliman, B.R., 2004. Degree of fragmentation affects fish assemblage structure in Andros Island (Bahamas) Estuaries. *Caribbean Journal of Science* 40, 232–244.
- Lenth, R., 2019. emmeans: estimated marginal means, aka least-squares means. R package v. 1.3. 4.

- Levinton, J.S., 1995. Marine biology: function, biodiversity, ecology. Oxford University Press New York.
- Liuzzi, M.G., 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.
- Lohse, D.P., 1993. The effects of substratum type on the population dynamics of three common intertidal animals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 173, 133–154.
- López, R.A., Penchaszadeh, P.E., Marcomini, S.C., 2008. Storm-related strandings of mollusks on the northeast coast of Buenos Aires, Argentina. *Journal of Coastal Research* 244, 925–935.
- López Gappa, J.J., Tablado, A., Magaldi, N.H., 1990. Influence of sewage pollution on a rocky intertidal community dominated by the mytilid *Brachidontes rodriguezii*. *Marine Ecology Progress Series* 63, 163–175.
- Lotze, H.K., Lenihan, H.S., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R.G., Kay, M.C., Kidwell, S.M., Kirby, M.X., Peterson, C.H., Jackson, J.B.C., 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* 312, 1806–1809.
- Luybaert, T., Hagan, J.G., McCarthy, M.L., Poti, M., 2020. Status of Marine Biodiversity in the Anthropocene, en: YOUMARES 9-The Oceans: Our Research, Our Future. Springer, pp. 57–82.
- Martos, P., Reta, R., Guerrero, R.A., 2004. El ambiente físico de las costas marplatenses: su clima y sus aguas, en: *La Vida Entre Mareas: Vegetales y Animales de Las Costas de Mar Del Plata, Argentina*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero; Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos, pp. 29–42.
- Matias, M.G., Coleman, R.A., Hochuli, D.F., Underwood, A.J., 2013. Macrofaunal responses to edges are independent of habitat-heterogeneity in experimental landscapes. *PLoS ONE* 8, e61349.
- Mendez, M.M., Bortolus, A., Schwindt, E., 2017. Influence of the physical structure of an invasive barnacle in structuring macroinvertebrate assemblages. *Ecología Austral* 27, 296–304.
- Menge, B.A., 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs* 46, 355–393.
- Menge, B. A., 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. *Ecological monographs* 65, 21-74.

- Miloslavich, P., Cruz-Motta, J.J., Hernández, A., Herrera, C., Klein, E., Barros, F., Bigatti, G., Cárdenas, M., Carranza, A., Flores, A., Gil, P., Gobin, J., Gutiérrez, J., Krull, M., Lazarus, J.F., Londoño, E., Lotufo, T., Macaya, E., Mora, E., Navarrete, S., Palomo, G., Parragué, M., Pellizzari, F., Rocha, R., Romero, L., Retamales, R., Sepúlveda, R., Silva, M.C., Soria, S., 2016. Benthic assemblages en South American intertidal rocky shores: biodiversity, services, and threats, en: Marine Benthos. Nova, Nueva York, pp. 83–138.
- Miyamoto, Y., Noda, T., 2004. Effects of mussels on competitively inferior species: competitive exclusion to facilitation. Marine Ecology Progress Series 276, 293–298.
- Montefalcone, M., Parravicini, V., Vacchi, M., Albertelli, G., Ferrari, M., Morri, C., Bianchi, C.N., 2010. Human influence on seagrass habitat fragmentation in NW Mediterranean Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science 86, 292–298.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. Trends in ecology & evolution 10, 58–62.
- O'Connor, N.E., Crowe, T.P., 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.
- Olivier, S.R., Escofet, A., Orensanz, J.M., Pezzani, S.E., Turro, A.M., Turro, M.E., 1966. Contribución al conocimiento de las comunidades bénticas de Mar del Plata. Anales CIC 7, 186-206.
- Olivier, S.R., Penchaszadeh, P.E., 1968. Observaciones sobre la ecología y biología de *Siphonaria* (Pachysiphonaria) *lessoni* (Blainville, 1824) (Gastropoda, Siphonariidae) en el litoral rocoso de Mar del Plata (Bs. As.). Cahiers de Biologie Marine 9, 469–491.
- Orensanz, J.M., Schwindt, E., Pastorino, G., Bortolus, A., Casas, G., Darrigran, G., Elías, R., Lopez Gappa, J.J., Obenat, S., Pascual, M., Penchaszadeh, P., Piriz, M.L., Scarabino, F., Spivak, E.D., Vallarino, E.A., 2002. No longer the pristine confines of the world ocean: a survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. Biological Invasions 4, 115–143.
- Paine, R.T., Levin, S.A., 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. Ecological Monographs 51, 145–178.
- Palomo, M.G., People, J., Chapman, M.G., Underwood, A.J., 2007. Separating the effects of physical and biological aspects of mussel beds on their associated assemblages. Marine Ecology Progress Series 344, 131–142.
- Palomo, M.G., Bagur, M., Quiroga, M., Soria, S., Bugnot, A., 2016. Ecological impacts of two non-indigenous macroalgae on an urban rocky intertidal shore. Marine Biology 163, 178.

- Palomo, M.G., Bagur, M., Calla, S., Dalton, M.C., Soria, S.A., Hawkins, S.J., 2019. Biodiversity and interactions on the intertidal rocky shores of Argentina (South-West Atlantic), en: *Interactions in the Marine Benthos*. Cambridge University Press, pp. 164–189.
- Paquette, L., Archambault, P., Guichard, F., 2019. From habitat geometry to ecosystem functions in marine mussel beds. *Marine Ecology Progress Series* 608, 149–163.
- Penchaszadeh, P.E., 1973. Ecología de la comunidad del mejillín (*Brachydontes rodriguezii* d'Orb.) en el mediolitoral rocoso de Mar del Plata (Argentina): el proceso de recolonización. *Physis A* 32, 51–64.
- Penchaszadeh, P.E., Scelzo, M.A., Palomo, M.G., Cuevas, M., Cleedón, M., 2007. A review of the intertidal rocky shore community at Mar del Plata (Argentina) characterized by the mussel *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846). *Seto Marine Biological Laboratory* 8, 115–123.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., 2019. R Core Team. 2019. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-141.
- Prado, L., Castilla, J.C., 2006. The bioengineer *Perumytilus purpuratus* (Mollusca: Bivalvia) en central Chile: biodiversity, habitat structural complexity and environmental heterogeneity. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 86, 417–421.
- Proença, L.A.O., Schramm, M.A., Alves, T.P., Piola, A.R., 2017. The extraordinary 2016 autumn DSP outbreak in Santa Catarina, Southern Brazil explained by large-scale oceanographic processes. *INCHA Brazil 2016 Marine and fresh-water harmful algae* 42–45.
- Quinn, G.P., Keough, M.J., 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press.
- R Core Team, 2016. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Resh, V.H., Brown, A.V., Covich, A.P., Gurtz, M.E., Li, H.W., Minshall, G.W., Reice, S.R., Sheldon, A.L., Wallace, J.B., Wissmar, R.C., 1988. The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 7, 433–455.
- Rico, A., Lanás, P., López Gappa, J.J., 2001. Temporal and spatial patterns in the recruitment of *Balanus glandula* and *Balanus laevis* (Crustacea, Cirripedia) in Comodoro Rivadavia harbor (Chubut, Argentina). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie* 3, 175–179.
- Rios, E.C., 2009. *Compendium of Brazilian sea shells*. Evangraf, Rio Grande.

- Rodriguez, L.F., 2006. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions* 8, 927–939.
- Rykiel JR, E.J., 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology* 10, 361–365.
- Scelzo, M.A., Elías, R., Vallarino, E.A., Charrier, M., Lucero, N., Alvarez, F., 1996. Variación estacional de la estructura comunitaria del bivalvo intermareal *Brachidontes rodriguezii* (D'Orbigny, 1846) en sustratos artificiales (Mar del Plata, Argentina). *Neritica* 10, 87–102.
- Schwindt, E., 2007. The invasion of the acorn barnacle *Balanus glandula* in the southwestern Atlantic 40 years later. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87, 1219–1225.
- 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.
- Servicio de Hidrografía Naval, 2019. Tablas de Marea de Puerto de Mar del Plata 157-161.
- Shaban, W.M., Abdel-Gaid, S.E., 2019. Temporal variations and edge effects on polychaetes in continuous and fragmented seagrass beds in northern Red Sea, Egypt. *Egyptian Journal of Aquatic Biology and Fisheries* 23, 491–504.
- Smith, R.L., Smith, T.M., 2006. *Elements of ecology*, 6th Edition. Pearson Education.
- Silliman, B.R., Bertness, M.D., Altieri, A.H., Griffin, J.N., Bazterrica, M.C., Hidalgo, F.J., Crain, C.M., Reyna, M.V., 2011. Whole-Community Facilitation Regulates Biodiversity on Patagonian Rocky Shores. *PLoS ONE* 6, e24502.
- Soria, S.A., Teso, V., Gutiérrez, J.L., Arribas, L.P., Scarabino, F., Palomo, M.G., 2017. Variation in density, size, and morphology of the pulmonated limpet *Siphonaria lessonii* along the Southwestern Atlantic. *Journal of Sea Research* 129, 29–35.
- Sousa, W.P., 1984. Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology* 65, 1918–1935.
- Spivak, E.D., 2005. Los cirripedios litorales (Cirripedia, Thoracica, Balanomorpha) de la región del Río de la Plata y las costas marinas adyacentes, en: *Invasores Invertebrados Exóticos En El Río de La Plata y Región Marina Aledaña*. EUDEBA, Buenos Aires, pp. 251–309.
- Strayer, D.L., Power, M.E., Fagan, W.F., Pickett, S.T.A., Belnap, J., 2003. A classification of ecological boundaries. *BioScience* 53, 723–729.
- Suchanek, T.H., 1979. The *Mytilus californianus* community: studies on the

- composition, structure, organization, and dynamics of a mussel bed. PhD Thesis, University of Washington
- Suchanek, T.H., 1992. Extreme biodiversity in the marine environment: mussel and communities of *Mytilus californianus*. Northwest Environment Journal 8, 150–152.
- Tam, J.C., Scrosati, R.A., 2014. Distribution of cryptic mussel species (*Mytilus edulis* and *M. trossulus*) along wave exposure gradients on northwest Atlantic rocky shores. Marine Biology Research 10, 51–60.
- Tanaka, M., Magalhães, C., 2002. Edge effects and succession dynamics in Brachidontes mussel beds. Marine Ecology Progress Series. 237, 151–158.
- Thrush, S.F., Whitlatch, R.B., Pridmore, R.D., Hewitt, J.E., Cummings, V.J., Wilkinson, M.R., 1996. Scale-dependent recolonization: the role of sediment stability in a dynamic sandflat habitat. Ecology 77, 2472–2487.
- Tokeshi, M., 1995. Polychaete abundance and dispersion patterns in mussel beds: a non-trivial “infaunal” assemblage on a Pacific South American rocky shore. Marine Ecology Progress Series 125, 137–147.
- Tsuchiya, M., 1980. Biodeposit production by the mussel *Mytilus edulis* L. on rocky shores. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 47, 203–222.
- Turra, A., Cróquer, A., Carranza, A., Mansilla, A., Areces, A.J., Werlinger, C., Martínez-Bayón, C., Gomes Nassar, C.A., Plastino, E., Schwindt, E., Scarabino, F., Chow, F., Lopes Figueroa, F., Berchez, F., Hall-Spencer, J.M., Soto, L.A., Silveira Buckeridge, M., Copertino, M.S., Menezes de Széchy, M.T., Ghilardi-Lopes, N.P., Horta, P., Coutinho, R., Frascetti, S., Leão, Z.M. de A.N., 2013. Global environmental changes: setting priorities for Latin American coastal habitats. Global Change Biology 19, 1965–1969.
- Underwood, A.J., 1980. The effects of grazing by gastropods and physical factors on the upper limits of distribution of intertidal macroalgae. Oecologia 46, 201–213.
- Vallarino, E.A., Elías, R., 1997. The dynamics of an introduced *Balanus glandula* population in the Southwestern Atlantic rocky shores. The consequences on the intertidal community. Marine Ecology 18, 319–335.
- Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. Random and mixed effects, en: Modern Applied Statistics with S. Springer, pp. 271–300.
- Wieters, E.A., McQuaid, C., Palomo, G., Pappalardo, P., Navarrete, S.A., 2012. Biogeographical boundaries, functional group structure and diversity of rocky shore communities along the Argentinean coast. Plos One 7, 1–16.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.

Zeileis, A., Kleiber, C., Jackman, S., 2008. Regression models for count data in R. *Journal of Statistical Software* 27, 1–25.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media.