



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

## **Relación entre organismos sésiles y la erosión en sedimentos consolidados intermareales**

Tesis presentada para optar al título de Doctora de la Universidad de Buenos

Aires, área Ciencias Biológicas

**Lic. Juliana Andrea Gonzalez**

**Directora de Tesis:** Dr. Jorge L. Gutiérrez

**Co-directora de Tesis:** Dra. María Gabriela Palomo

**Consejero de Estudios:** Javier López de Casenave

**Lugar de trabajo:** Laboratorio de Ecosistemas Costeros, Plataforma y Mar Profundo-Malacología, Museo Argentino de Ciencias Naturales, "Bernardino Rivadavia" MACN-CONICET; Departamento de Ecología, Genética y Evolución, FCEN.

**Fecha de presentación:** Buenos Aires, 07/2024

# Relación entre organismos sésiles y la erosión en sedimentos consolidados intermareales

## RESUMEN

Los organismos sésiles que cubren la superficie de las plataformas intermareales pueden tener efectos bioprotectores al reducir los impactos de la meteorización física y los agentes de erosión. Los objetivos de esta Tesis fueron (i) estudiar si la cobertura del mejillín protege a la roca de la meteorización y la erosión; (ii) evaluar si el reemplazo del mejillín por el alga *Ulva intestinalis* en áreas con influjo de agua dulce afecta la erosión y meteorización de la roca y la biodiversidad asociada; y (iii) comparar tasas de erosión y recolonización de superficies de roca expuesta como resultado de distintos procesos. Se observó que la cubierta de mejillines reduce el potencial de meteorización de la roca al morigerar los ciclos de calentamiento-enfriamiento y humectación-secado, los impactos del flujo de agua y la abrasión, así como la cristalización de sal intersticial. En sectores con influjo de agua dulce, la cubierta de *U. intestinalis* también atenuó las variaciones de temperatura y humedad, y el impacto del flujo de agua. No obstante, se observó un mayor número de especies asociadas a los mejillines que a *U. intestinalis*, sugiriendo que el reemplazo del mejillín por *U. intestinalis* podría disminuir la biodiversidad y la retención de sedimentos. Por último, se observó que la tasa de erosión y recolonización de roca expuesta difiere dependiendo de si estas son resultado de mortalidad de mejillines o fractura de la plataforma.

**Palabras claves:** Intermareal rocoso, erosión, meteorización, bioprotección, mejillines, *Ulva intestinalis*, agua dulce, recolonización.

## Relation between sessile organisms and erosion in consolidated intertidal sediments

### ABSTRACT

Sessile organisms covering the surface of intertidal platforms may have bioprotective effects by reducing the impacts of physical weathering and erosion agents. The objectives were to study whether the mussel cover protects the rock from weathering and erosion; evaluate whether the replacement of the mussel by the algae *Ulva intestinalis* in areas with freshwater influx affects the erosion and weathering of the rock and the associated biodiversity; and compare erosion and recolonization rates of exposed rock surfaces as a result of different processes. It was observed that the mussel cover reduces the weathering potential of the rock by attenuating the heating-cooling and wetting-drying cycles, the impacts of water flow and abrasion, as well as the crystallization of interstitial salt. In sectors with freshwater influx, the *U. intestinalis* cover also attenuated temperature and humidity variations, and the impact of water flow. However, a greater number of species was registered associated with mussels than with *U. intestinalis*, suggesting that the replacement of mussels by *U. intestinalis* could decrease biodiversity and sediment retention. Finally, it was noted that the rate of erosion and recolonization of exposed rock differs depending on whether these are the result of mussel mortality or platform fracture.

**Keywords:** Rocky intertidal, erosion, weathering, bioprotection, mussels, *Ulva intestinalis*, freshwater, recolonization.

## **AGRADECIMIENTOS**

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

A mis directores, Gabriela Palomo y Jorge Gutiérrez, por haberme dado la oportunidad de trabajar con ellos, por guiarme, darme la libertad de cuestionarme y elaborar ideas propias, por los viajes de campaña y por sus correcciones y comentarios para mejorar la calidad de mis trabajos.

A mi consejero de estudios, Javier López de Casenave.

A los miembros del Laboratorio 57, y al Dr. Pablo Penchazadeh por recibirme y darme la oportunidad de trabajar con ellos.

A mis compañeras del Laboratorio 408: Lu y Sofi, por el día a día, los consejos y las campañas; María, Sabri y Ceci, por su ayuda en mi entrada al mundo doctoral.

A Noe, Reni y So, infinitas gracias por todo su apoyo

A Nico, Gokú y Gobo, por el día a día y el amor.

A mi familia; mis papás, Meche, mis abuelas, Patri y Brida y Juani, por acompañarme.

A mis amigas y amigos que me acompañaron en todo el proceso.

A los jurados, la Dra. Florencia Arrighetti, el Dr. Pedro Daleo y el Dr. Jerónimo Pan, por sus correcciones y sugerencias que enriquecieron mi tesis. Gracias por el tiempo y la dedicación.

A las personas que me acompañaron a hacer las múltiples salidas de campo, con mucha energía, tolerando el calor, el frío, la lluvia y la marea; muchos ya mencionados anteriormente y además, Santi, Lu y Alex.

A mi grupo marino de la facultad que me acompañó en mi primera aproximación por este mundo: Meli, Sofi y Mar y es todo más agradable con su compañía.

Al Museo Argentino de Ciencias Naturales por darme el espacio para formarme.

A la Universidad de Buenos Aires que inspira al conocimiento y a través de la educación pública me permitió llegar hasta este punto.

## INDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
ÁREA DE ESTUDIO GENERAL.....	7
<b>CAPÍTULO 1: EFECTOS DE LOS MEJILLINES SOBRE LAS CARACTERÍSTICAS FÍSICAS Y LA EROSIÓN EN PLATAFORMAS DE SEDIMENTO CONSOLIDADO.....</b>	<b>12</b>
RESUMEN .....	13
1.1. INTRODUCCIÓN.....	14
1.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
Mediciones de las variables.....	21
Análisis de datos.....	31
1.3. RESULTADOS.....	32
1.4. DISCUSIÓN .....	39
<b>CAPÍTULO 2: EFECTO DEL REEMPLAZO DE LA CUBIERTA DE MEJILLINES POR EL ALGA <i>Ulva intestinalis</i> SOBRE LAS CARACTERÍSTICAS FÍSICAS Y LA EROSIÓN EN PLATAFORMAS DE SEDIMENTO CONSOLIDADO.....</b>	<b>47</b>
RESUMEN .....	48
2.1. INTRODUCCIÓN .....	49
2.2. MATERIALES Y MÉTODOS .....	52
Área de estudio.....	52
Experimentos de campo .....	54
Medición de las variables.....	55
Análisis de datos.....	58
2.3. RESULTADOS.....	61
2.4. DISCUSIÓN .....	67
<b>CAPÍTULO 3: COMUNIDADES ASOCIADAS A LA CUBIERTA DE MEJILLINES Y AL ALGA <i>Ulva intestinalis</i> EN PLATAFORMAS DE SEDIMENTO CONSOLIDADO AFECTADAS POR DESCARGAS DE AGUA DULCE.....</b>	<b>72</b>

RESUMEN .....	73
3.1. INTRODUCCIÓN .....	75
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS .....	78
Área de estudio.....	78
Análisis de datos.....	80
2.3. RESULTADOS.....	82
3.4. DISCUSIÓN .....	90
<b>CAPÍTULO 4: EFECTO DE DISTURBIOS DE DISTINTO ORIGEN SOBRE LA EROSION Y LA COLONIZACIÓN DE ORGANISMOS EN PLATAFORMAS DE SEDIMENTO CONSOLIDADO .....</b>	<b>94</b>
RESUMEN .....	95
4.1. INTRODUCCIÓN .....	97
4.2. MATERIALES Y MÉTODOS .....	101
Área de estudio.....	101
Diseño experimental .....	101
Análisis estadístico .....	108
4.3. RESULTADOS.....	109
4.4. DISCUSIÓN .....	120
CONCLUSIONES GENERALES.....	124
BIBLIOGRAFIA.....	127

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Las plataformas costeras son superficies rocosas horizontales o de suave pendiente que se encuentran en zonas intermareales generalmente al pie de los acantilados (Trenhaile, 1987; Sunamura, 1992). Tradicionalmente, se ha considerado que estas geoformas son moldeadas por la acción de olas (por ejemplo, por las fuerzas hidráulicas y la abrasión producida por el transporte de arena y gravas), los procesos subaéreos (por ejemplo, la meteorización *in situ* de rocas impulsada por variaciones climáticas y de humedad asociadas a los ciclos de exposición aérea que caracterizan la zona intermareal) o la combinación de ambos factores (Trenhaile, 2002; Mottershead, 2013; Coombes, 2014; Moses, 2014). La sumatoria de estos procesos tiene como consecuencia la alteración de las propiedades y el comportamiento de los materiales que constituyen la plataforma, así como a la producción de sedimentos y su subsiguiente erosión y transporte (Coombes, 2014).

Las tasas de meteorización y erosión de las plataformas dependen de factores físicos (por ejemplo, las propiedades de la roca, la exposición al oleaje y el régimen climático), pero también de factores biológicos. Si bien estos últimos han sido poco tenidos en cuenta en relación a los factores físicos, numerosos estudios dan cuenta de su importancia como mediadores de procesos geomorfológicos en plataformas intermareales (por ejemplo, Naylor et al., 2012). Tradicionalmente, estos estudios se han enfocado en la *bioerosión*, es decir, la erosión causada por organismos por medios mecánicos y/o químicos. Casos típicos de bioerosión en plataformas intermareales son la acción de los organismos que perforan la roca y habitan su interior (por ejemplo, bivalvos, poliquetos, sipuncúlidos: Bagur et al., 2014) y la de los herbívoros que raspan o

remueven fragmentos de roca al alimentarse (por ejemplo, gasterópodos, equinoideos; Glynn y Manzello, 2015). Sin embargo, más recientemente se ha comenzado a poner el foco en los efectos *bioprotectores* (*sensu* Carter y Viles 2005) de las algas e invertebrados sésiles, quienes al cubrir la superficie de las plataformas limitan impacto de los agentes físicos y disminuyen su susceptibilidad a la erosión (Naylor et al., 2012).

Los efectos "bioprotectores" de la cubierta de organismos sésiles en plataformas intermareales incluyen la atenuación de las variaciones de temperatura y humedad y, por lo tanto, la reducción de la meteorización de las rocas debida a los ciclos de calentamiento-enfriamiento, humectación-secado y cristalización de la sal (ver Coombes et al., 2013, 2017, La Marca et al., 2014, Gowell et al., 2015, Naylor y Coombes, 2015). Dichos efectos pueden ser llevados a cabo por distintos tipos de organismos sésiles, tales como macroalgas, biofilms de microalgas, cirripedios y mejillones. Por ejemplo, estudios realizados en condiciones controladas muestran que la temperatura máxima bajo las cubiertas de algas es entre 25 y 56% menor que en superficies rocosas descubiertas (Coombes et al., 2013). Asimismo, las cubiertas de cirripedios reducen la temperatura de la roca, su desecación, y la concentración de sales intersticiales, lo que conjuntamente reduce su tasa de meteorización (Coombes et al., 2017).

Los organismos sésiles con capacidad o potencial de actuar como bioprotectores en plataformas rocosas son, por lo general, especies fundadoras (i.e., organismos que en virtud de su tamaño y/o abundancia contribuyen sustancialmente a la estructura del hábitat determinando la diversidad de otros organismos principalmente mediante interacciones no tróficas; Dayton, 1972;

Ellison et al., 2005; Ellison, 2019). Por caso, algas, mejillines, cirripedios, o tunicados comúnmente recubren la superficie en plataformas rocosas intermareales, incrementando su complejidad tridimensional, y generando un espacio intersticial protegido del stress físico (por ejemplo, desecación, oleaje) y los depredadores que sirve como hábitat a muchos organismos que, de lo contrario, no podrían sobrevivir en estos ambientes (Wright et al., 2014, Martins et al., 2016, Gutiérrez et al., 2022). No obstante, estos organismos son susceptibles a distintos disturbios antropogénicos, tales como eventos climáticos extremos (olas de calor y de frío, tormentas y oleajes severos), descarga de efluentes, explotación comercial y el pisoteo asociado al tránsito humano (Denny, 1995; Denny y Gaylord, 2002; Nehls y Thiel; 1993, Brosnan et al.; 1994; Schiel, 2004; Gutiérrez et al., 2023). Estos eventos pueden llevar a la mortalidad en masa de estos organismos sésiles con la consiguiente pérdida de su cobertura e incluso su reemplazo por otras especies con distintas características estructurales y, por lo tanto, distinta función en términos de bioprotección y creación de hábitat intersticial (Resh et al., 1988). Por lo tanto, la pérdida de la cubierta de estas especies puede tener consecuencias tanto a nivel ecológico y geomorfológico (i.e., afectando a la estabilidad del sustrato) como ecológico (i.e., afectando a la biodiversidad intermareal).

Investigar el rol de las especies sésiles como bioprotectoras aparece como particularmente relevante en el caso de la costa argentina, donde predominan las plataformas intermareales de sustratos relativamente blandos y erodables (por ejemplo, areniscas o limos consolidados). No obstante, estas plataformas, se encuentran generalmente cubiertas por mejillones y algas cuyo efecto bioprotector podría ralentizar su erosión. Además, al estar ubicadas

frecuentemente en la base de acantilados, estas plataformas actúan como defensa contra la acción hidráulica del oleaje (Balson et al., 2006; Moses, 2014) por lo que los efectos bioprotectores de los organismos sobre estas podrían indirectamente moderar el retroceso de los acantilados. Por otro lado, comparar distintos organismos sésiles en cuanto a su función como bioprotectores y especies fundadoras podría ayudar a predecir las consecuencias geomorfológicas y ecológicas de cambios antropogénicos que involucren reemplazo de especies sésiles.

Las elevaciones medias a altas de las plataformas intermareales rocosas de la provincia de Buenos Aires (36-41°S) se encuentran mayormente cubiertas por densos bancos de mejillín *Brachidontes rodriguezii*. Como es el caso de los mejillones en general, los mejillines son especies fundadoras que modifican estructuralmente los ambientes bentónicos, afectando las condiciones y los recursos abióticos disponibles para otros organismos (Gutiérrez et al., 2003, 2011, 2022). Por ejemplo, las velocidades de flujo, el transporte de sedimentos, y las fluctuaciones de temperatura y humedad son menores entre los intersticios de los bancos intermareales de mejillines que en superficies adyacentes de roca descubierta (por ejemplo, Bagur et al., 2019, Gutiérrez et al., 2019, Soria et al., 2022). Debido a que los mejillines atenúan dichas variables, podrían al mismo tiempo tener efectos bioprotectores sobre las plataformas intermareales, reduciendo las tasas de meteorización y erosión.

Distintos tipos de disturbios antropogénicos pueden inducir la mortalidad en masa, pérdida de cobertura y, eventualmente, el reemplazo de *B. rodriguezii*. El incremento en la magnitud, frecuencia y duración de las olas de calor y las tormentas costeras pueden causar mortalidad de mejillines (Paine y Levin, 1981;

Tsuchiya, 1983; Sousa, 1984; Denny, 1995; Mislan y Wethey, 2015; Gutiérrez et al., 2023) y en consecuencia generar superficies de roca desnuda cuya recolonización puede llevar varios años (por ejemplo, Micheli et al., 2016, Soria et al., 2023). Además, la urbanización costera y el consiguiente incremento en la descarga de agua dulce en la zona intermareal debido la presencia de desagües y el mayor escurrimiento superficial puede generar el reemplazo de mejillines por algas tolerantes a las variaciones en salinidad, tales como *Ulva intestinalis* (Budd & Pizzola, 2008). Por otro lado, el uso recreativo de la zona intermareal y la carga física derivada del tránsito peatonal también pueden ser causa de mortalidad de mejillines que generen superficies de roca expuesta (Brosnan y Crumrine, 1994, Micheli et al., 2016, Mendez et al., 2017) En el caso de disturbios mecánicos, tales como las olas de tormenta o el tránsito peatonal, las superficies expuestas pueden producirse como resultado de mortalidad/desprendimiento de mejillines o fractura y desprendimiento de bloques de roca blanda (obs. pers.), Estos dos procesos dan lugar a superficies de roca expuesta que difieren en rugosidad y que también podrían diferir en cuanto a su posterior dinámica de recolonización y erosión.

Los objetivos de esta tesis fueron evaluar el posible rol bioprotector de los mejillines en plataformas intermareales de roca blanda características de la costa bonaerense, investigar las implicancias del reemplazo de la cubierta de mejillín por *U. intestinalis*, en la estabilidad de estas plataformas y en su biodiversidad; y cuantificar la erosión y posterior recolonización en superficies de roca expuesta generadas como resultado de distintos procesos (desprendimiento/mortalidad de mejillines vs. fractura y desprendimiento de bloques).

En el **primer capítulo** se estudió el impacto de la cubierta de mejillines sobre el potencial de meteorización y la erosión de las plataformas intermareales blandas mediante experimentos de remoción. Específicamente, se evaluó el efecto de la cubierta de mejillines sobre el flujo del agua y la abrasión, las variaciones de temperatura y humedad de la roca, y la acumulación de sales intersticiales.

En el **segundo capítulo** se estudiaron las consecuencias del reemplazo de la cubierta de mejillín por *U. intestinalis* en la estabilidad de plataformas intermareales cohesivas de limos consolidados. Específicamente, se evaluó el impacto de la cubierta de *U. intestinalis* y de la cubierta de mejillines sobre el potencial de meteorización y la erosión de las plataformas intermareales mediante experimentos de remoción.

En el **tercer capítulo** se estudiaron las consecuencias del reemplazo de la cubierta de mejillín por *U. intestinalis* en la comunidad de invertebrados asociada a cada una de estas especies fundadoras. Específicamente, se evaluó la riqueza y abundancia de invertebrados asociada a mejillines y a *U. intestinalis* en plataformas intermareales de limos consolidados.

En el **cuarto capítulo** se compararon la tasa de erosión y de recolonización de superficies de roca expuesta como resultado de distintos tipos de disturbios antropogénicos (desprendimiento/mortalidad de mejillines y fractura de la plataforma). Específicamente se estudió el retroceso de perfiles verticales de roca expuesta como resultado de ambos procesos y la colonización de organismos en ambos tipos de superficie.

## ÁREA DE ESTUDIO GENERAL

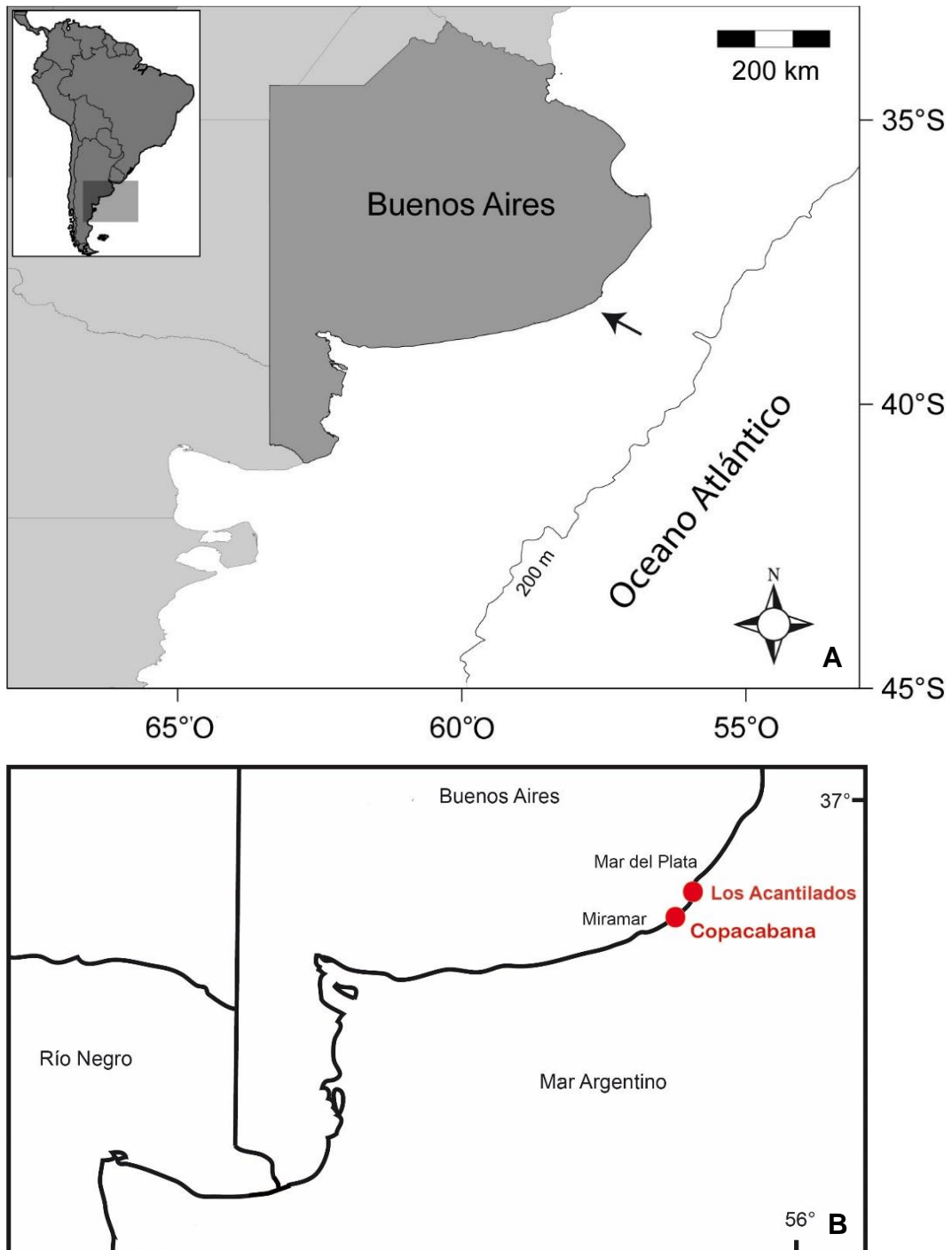
El trabajo de campo para poner a prueba los objetivos planteados se llevó a cabo en dos sitios intermareales de plataformas cohesivas en la Provincia de Buenos Aires (Figura 1): - el sector rocoso al pie del acantilado, en las playas pertenecientes al barrio Los Acantilados ( $38^{\circ} 07' S$ ,  $57^{\circ} 35' O$ ) (de ahora en más Los Acantilados), situado al sur de Mar del Plata, Partido de General Pueyrredón; - y el afloramiento al pie del acantilado aledaño a la playa del barrio Copacabana ( $38^{\circ} 14' S$ ,  $57^{\circ} 46' O$ ) (de ahora en más Copacabana) ubicada a 5 km al noreste de Miramar. Estos dos sitios consisten en plataformas intermareales (Figura 2), compuestas de roca sedimentaria comúnmente denominada “tosca”, a veces cementada con carbonato de calcio cristalino, de color y dureza variable (Amor et al., 1991).

En *Los Acantilados*, la estructura rocosa presenta una altura de 6 metros de en promedio, y pertenece a la Formación Chapadmalal (3,2 a 4,5 millones de años AP). Su parte superior se encuentra alterada por la acción antrópica resultante de la construcción de una avenida costera. Las plataformas que se encuentran en la base de estos acantilados, están compuestas principalmente por limo con contenido de gravas y numerosos niveles de tosca de variadas formas, estructuras y tamaños. En *Copacabana*, las plataformas se encuentran ubicadas en la base de un acantilado cohesivo de 8 a 12 m de altura (conocido como Barranca Parodi en la literatura estratigráfica) perteneciente a la misma Formación Chapadmalal. Las plataformas, están compuestas principalmente por sustrato marrón rojizo y limolita arenosa provenientes de depósitos de *loess* consolidado (Zárate y Fasano, 1989; Isla et al., 2015; Rico et al., 2020).

En estos dos sitios, la costa se orienta hacia el sureste, que coincide con la dirección de las marejadas más fuertes (Fiore et al., 2009), por lo tanto, se la puede clasificar como “una costa expuesta” de acuerdo con las categorías de exposición de olas de MarLin (una costa abierta opuesta a los vientos dominantes, pero con un alcance largo, donde los vientos fuertes son frecuentes). La velocidad de la corriente en la superficie de las plataformas pueden alcanzar los  $13 \text{ m.s}^{-1}$  (Gutiérrez et al., 2018). Estas áreas se caracterizan por un régimen de mareas semidiurno y micromareal (0,80 m de amplitud media; Servicio de Hidrografía Naval, Argentina).

Las plataformas en estudio se encuentran interrumpidas por surcos interconectados, en su mayoría perpendiculares a la línea de costa, generando bancos alargados de varios tamaños, desde decímetros hasta metros cuadrados. Esto suele ser común en las plataformas de roca blanda y cohesivas (por ej., Ledesma-Vázquez y Johnson, 1994; Gómez-Pujol et al., 2014; Moses, 2014). La altura media de estos bancos intermareales varía entre 50 y 80 cm, aunque las superficies están relativamente niveladas entre sí (es decir, las diferencias de altura se asocian principalmente con variaciones en la profundidad de los surcos). Los lados inferiores y los fondos de los bancos son periódicamente enterrados y erosionados por arena y grava (ambos provenientes de playas cercanas; ver Lamarchina et al., 2021) y, por lo tanto, carecen de cobertura biótica. La abrasión y socavación de los bancos es probablemente un mecanismo importante de la erosión general de la plataforma, y también los efectos hidrodinámicos (i.e. oleaje, corrientes, mareas) independientemente de los efectos bióticos estudiados.

En estos sitios el mejillín *Brachidontes rodriguezii* forma densas aglomeraciones a lo largo de la parte superior y lados superiores de los bancos ubicados en la zona intermareal media, principalmente de una sola capa (200 – 800 ind.dm<sup>-2</sup>; Arribas et al., 2015; Gutiérrez et al., 2015). Estos individuos poseen un tamaño de hasta 55 mm de longitud, con una mayoría de individuos con mayor a 30 mm de longitud (Trovant et al., 2013).



**FIGURA 1.** | Área de estudio **A)** Localización en la costa de Buenos Aires indicada con una flecha. **B)** Ubicación de los dos sitios estudiados: Los Acantilados y Copacabana.



**FIGURA 2.** | Plataformas intermareales cohesivas de la costa bonaerense en la base de un acantilado durante la marea baja **A)** *Los Acantilados*: Vista panorámica de la plataforma estudiada y el acantilado por detrás y **B)** *Copacabana*; Vista de la plataforma desde arriba del acantilado. La plataforma está atravesada por canaletas y fragmentada en bancos de diferentes tamaños (típicamente  $<4\text{ m}^2$ ).

# **CAPÍTULO 1: EFECTOS DE LOS MEJILLINES SOBRE LAS CARACTERÍSTICAS FÍSICAS Y LA EROSIÓN EN PLATAFORMAS DE SEDIMENTO CONSOLIDADO**

Una versión de este capítulo ha sido publicada: **Gonzalez J.A., Coombes M.A., Palomo M.G., Isla F.I., Soria S.A., Gutiérrez J.L.** (2021) Enhanced weathering and erosion of a cohesive shore platform following the experimental removal of mussels. *Frontiers in Marine Science*: 756016

## RESUMEN

Los organismos sésiles que habitan las plataformas intermareales pueden afectar sus tasas de meteorización y erosión. Estudios recientes ilustran que la cubierta de organismos sésiles en las superficies de las plataformas intermareales puede tener efectos bioprotectores al reducir el impacto de los agentes de erosión y meteorización física. En este capítulo, se investigó si la cubierta de mejillín (*Brachidontes rodriguezii*) modula la meteorización y la erosión de una plataforma cohesiva de limos consolidados y de la costa bonaerense. Tras la remoción experimental de mejillines, se observó que estos atenúan las variaciones de temperatura de la superficie de la plataforma, favorecen la retención de humedad durante la marea baja, reducen las tasas de cristalización de sal dentro de los poros de la roca y moderan la acción del flujo de agua y la abrasión en la superficie de la plataforma. La remoción de mejillines también condujo a una disminución del 10 % en la dureza de la superficie rocosa y una reducción de 2 mm en la altura de la plataforma después de 5 meses. En conjunto, los resultados indican que los lechos de mejillines reducen la meteorización del sustrato a través de la atenuación de los extremos de los ciclos de calentamiento-enfriamiento y humectación-secado y la cristalización de sal y brindan algunas de las primeras pruebas de campo experimentales de los impactos directos de la cubierta biótica sobre la erosión de plataformas intermareales. Como las plataformas intermareales constituyen la primera línea de defensa de los acantilados ante el impacto de las olas la cubierta de mejillines podría estar moderando indirectamente el retroceso de la línea de costa, especialmente en costas formadas por rocas blandas.

## 1.1. INTRODUCCIÓN

Las plataformas costeras son superficies horizontales o de pendiente suave que se sitúan en la zona intermareal y, por lo general, en la base de acantilados (Trenhaile, 1987; Sunamura, 1992). El retroceso de los acantilados depende principalmente de los aspectos físicos de la roca intermareal que se encuentra en la base. Tradicionalmente, se ha considerado que las plataformas son moldeadas por factores físicos como la acción de las olas (por ejemplo, la acción hidráulica y la abrasión producida por fragmentos de roca móviles), la meteorización subaérea (por ejemplo, ruptura *in situ* de la roca causada por variaciones climáticas y ciclos de exposición a las mareas) o ambos (Trenhaile, 2002, Coombes, 2014, Moses, 2014). Por otro lado, el rol de los factores bióticos en la dinámica de las plataformas costeras ha sido relativamente poco estudiados, especialmente si se consideran la diversidad de taxones y mecanismos biogeomórficos involucrados (Naylor et al. 2012, Coombes, 2014). Dichos estudios se han centrado en el rol de los bioerosionadores (es decir, organismos que raspan ó perforan los sustratos por medios mecánicos y/o químicos; Healy, 1968, Trudgill, 1987, Bagur et al., 2014, Coombes, 2014, Dodge-Wan y Nagarajan, 2020). Por el contrario, las posibles funciones "bioprotectoras" (ver Carter y Viles 2005) de los organismos sésiles que cubren las superficies de las plataformas costeras sólo han comenzado a ser investigadas recientemente (por ejemplo, Coombes et al., 2013, 2017, Gowell et al., 2015, Naylor y Coombes, 2015).

Los estudios realizados indican que la cubierta de organismos sésiles, como algas ó cirripedios, puede limitar el impacto de los agentes de meteorización física en las plataformas costeras a través de diversos

mecanismos. Estos mecanismos incluyen: la retención de humedad y la moderación de las variaciones de temperatura, que se cree que reducen la meteorización debida a enfriamiento-calentamiento, humectación-secado, y cristalización de sal (Moura et al., 2012, Gowell et al., 2015). A través de estos mecanismos, la bioprotección puede reducir las tasas generales de pérdida de altura y retroceso de la plataforma, particularmente en las costas y en los lugares donde la cubierta biológica está bien desarrollada (por ejemplo, Naylor et al., 2012).

Sin embargo, no hay evidencia experimental de campo de los impactos directos de la cubierta biótica en la meteorización y erosión de la plataforma (véase evidencia comparativa en Moura et al., 2012). La evaluación de estos efectos es especialmente relevante en plataformas cohesivas (es decir, aquellas formadas por sedimentos poco consolidados con un alto contenido de limo y arcilla), donde la erosión puede avanzar rápidamente en relación con el tiempo que demanda la recuperación de la cobertura de algunos organismos sésiles (por ejemplo, 5 años para mejillones y macroalgas; Micheli et al., 2016) después de la mortandad y/o el desprendimiento (Moses, 2014). Entender estos procesos biogeomorfológicos puede ayudar a predecir las respuestas de la costa al cambio climático, incluidos los cambios en la distribución espacial de los organismos y los procesos físicos como resultado del aumento del nivel del mar.

La mayor parte de la costa argentina (37° – 52° S) se caracteriza por la presencia de plataformas cohesivas ubicadas al pie de acantilados de roca blanda. La zona intermareal media de estas plataformas se encuentran dominadas por mejillones de talla relativamente pequeña – o mejillines – que forman extensos bancos (*Brachidontes rodriguezii* y/o *Perumytilus purpuratus*;

Arribas et al., 2013; Trovant et al., 2015). Es sabido que los mejillones modifican físicamente el ambiente (ingenieros ecosistémicos; *sensu* Jones et al., 1994) de manera que afectan las condiciones abióticas y los recursos disponibles para otros organismos en la zona intermareal (Gutiérrez et al., 2003, 2011). Por ejemplo, la velocidad de flujo del agua, el transporte de sedimentos y las fluctuaciones de temperatura y humedad son menores en el espacio intersticial de los lechos de mejillones que en superficies de roca desnuda (por ejemplo, Silliman et al., 2011; Bagur et al., 2016, Gutiérrez et al., 2019). Si bien los efectos ecológicos de los mejillones como ingenieros ecosistémicos han sido bien documentados (por ejemplo, Borthagaray y Carranza, 2007; Silliman et al., 2011; Bagur et al., 2016; Gutiérrez et al., 2019), se desconoce en gran medida su potencial para reducir la meteorización y la erosión de la roca subyacente (ver Baxter, 2015).

Evaluar los efectos de la cubierta de mejillones en la meteorización y la erosión de las plataformas costeras cohesivas es importante si se tiene en cuenta que distintas actividades antrópicas llevan a su pérdida o disminución. Entre ellas se encuentran la recolección de individuos, el pisoteo asociado a distintos usos de la zona intermareal, así como el aumento de desprendimientos y mortalidad debido a la mayor frecuencia, magnitud y duración de tormentas y olas de calor (por ej., Tsuchiya, 1983; Micheli et al., 2016; Seuront et al., 2019). En este capítulo se investigó el impacto de la cubierta de mejillines sobre el potencial de meteorización y la erosión de las plataformas intermareales mediante experimentos de remoción. Específicamente, se evaluó el efecto de la cubierta de mejillines sobre el flujo del agua y la abrasión, las variaciones de temperatura y humedad de la roca, y la acumulación de sales intersticiales.

Se establecieron como predicciones (a) que el impacto hidráulico y abrasivo de las olas y la arena que estas transportan, así como la meteorización térmica, por hidratación y secado, y por acumulación de la sal intersticial serán menores en el sustrato cubierto de mejillines que en superficies de roca expuesta tras su remoción, y (b) que el aumento de la meteorización y la erosión después de la remoción de mejillines conducirá al ablandamiento de la roca sustrato y la pérdida de altura de la plataforma.

## 1.2. MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio*

El estudio se llevó a cabo en plataformas intermareales cohesivas en Copacabana. La especie dominante en el intermareal medio de este sitio es el mejillín *B. rodriguezii*. (Figura 1.1, Ver “Área de estudio general”).



**FIGURA 1.1. | A)** Vista panorámica de la plataforma estudiada y el acantilado por detrás (8 –12 m de altura) durante una marea baja. **B)** Vista de la plataforma desde arriba del acantilado durante la marea baja. La plataforma está atravesada por canaletas y fragmentada en bancos de diferentes tamaños (típicamente  $<4\text{ m}^2$ ).

## Experimentos de campo

El experimento comenzó el 29 de junio de 2018. Se seleccionaron dieciséis bancos ( $0,4 - 0,8 \text{ m}^{-2}$  de superficie superior) y se retiraron los mejillines de la mitad de ellos, mientras que los ocho bancos restantes se dejaron como controles cubiertos de mejillines. La cubierta de mejillín se arrancó a mano o con la ayuda de una espátula cuando estaba bien adherida, pero con cuidado de no raspar la superficie del banco. Los tratamientos se asignaron sistemáticamente para asegurar una adecuada intercalación (Figura 1.2.). En el transcurso del experimento se midieron las siguientes variables en cada uno de los bancos: la altura de la plataforma, la dureza del sustrato, la tasa de flujo de agua/abrasión sobre la superficie del banco, la temperatura al nivel de la superficie rocosa, el contenido de humedad del sustrato y la concentración de sal subsuperficial.



**FIGURA 1.2.** | Experimento de remoción: un banco con tratamiento de remoción de mejillines (a la izquierda) y un banco control (sin remoción de mejillines; a la derecha).

### **Mediciones de las variables**

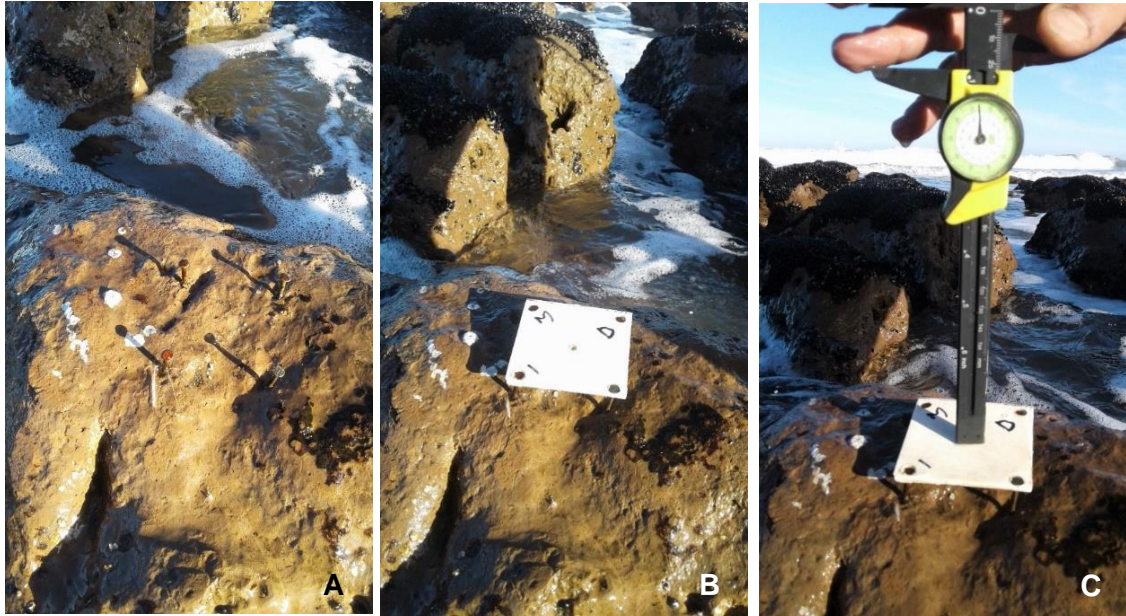
#### *Altura de la plataforma*

El cambio en la altura de la plataforma en los bancos experimentales se evaluó mensualmente durante aproximadamente 5 meses (hasta el 20 de noviembre de 2018). Las variaciones en la altura del banco se evaluaron como cambios en el nivel de la superficie en relación con los puntos de referencia

establecidos dentro de la plataforma. Para ello, se ha usado una versión modificada del medidor de microerosión (Stephenson y Finlayson, 2009).

En cada banco, se colocaron cuatro clavos (1,5 pulgadas de largo) conformando los vértices un cuadrado de 15 cm<sup>2</sup>, dejando aproximadamente 1,5 cm de la longitud del clavo sobresaliendo de la superficie (ver Figura 1.3.A.). Para realizar la medición, se colocó una placa de PVC removible (15,5 cm de lado) sobre los cuatro clavos (Figura 1.3.B.) y se midió la altura del sustrato en relación con la placa de PVC (es decir, el nivel de referencia) insertando un calibre Vernier a través de un orificio ajustado hecho en el centro de la placa (Figura 1.3.C.).

La placa de PVC se retiró después de cada medición (solo los clavos permanecieron en el campo durante el período de estudio). Para garantizar que la placa de PVC se colocara en la misma posición cada vez y que se obtuvieran datos de altura relativa en los mismos puntos de las superficies del banco, se hicieron orificios circulares en cada esquina de la placa donde encastrar las cabezas de los clavos. Las cabezas de los clavos en sí mismas no pudieron usarse como puntos de referencia (Turowski y Cook, 2017) ya que la superficie de la roca resulta dañada alrededor de los mismos en un radio aproximado de 0,5 cm. Tampoco fue posible utilizar tornillos en lugar de clavos ya que el sustrato se desagrega al asegurarlos.



**FIGURA 1.3.** | Medición de la altura de la plataforma. **A.** Se colocaron cuatro clavos sobre la plataforma sobresaliendo 1,5 cm por encima de la superficie y formando los vértices de un cuadrado de 15 cm de lado, **B.** Se colocó una placa de PVC removible por encima de los clavos. La misma tenía cuatro aberturas para que encastre la cabeza de los clavos. **C.** Se colocó la sonda de un calibre de precisión en un agujero realizado en el medio de la placa. Se midió la altura entre el sustrato y la placa (altura de referencia)

#### *Dureza del sustrato*

La dureza de la superficie de los bancos se midió inmediatamente después de las mediciones finales de altura (el 21 de noviembre de 2018), ya que esto implicó un muestreo destructivo. Específicamente, se extrajo una porción de sustrato ( $300 - 400 \text{ cm}^3$ ) de cada banco experimental, con un martillo y un cincel. Para minimizar cualquier diferencia inicial en el contenido de humedad, que puede haber afectado las mediciones, las muestras se secaron al

sol al aire libre durante un total de 10h durante los dos días siguientes (en condiciones secas) y se almacenaron en el interior durante la noche para evitar la absorción de humedad del rocío y la niebla. Las muestras no se secaron en horno hasta peso constante, ya que se rompen fácilmente impidiendo posteriores mediciones de dureza.

Luego, se midió la dureza de la cara expuesta de las muestras (i.e., la cara superficial en condiciones de campo) mediante un durómetro Shore A. Este tipo de durómetro se ha utilizado para medir la dureza de distintos materiales (por ejemplo., Wang et al., 2015; Santos et al., 2018, 2020). Posee un pequeño punzón en su extremo (un cono truncado de 35° con una punta de 0,79 mm de diámetro y una base de 1,40 mm) que se usa para marcar el material de prueba aplicando una fuerza fija al resorte que tiene incorporado. Los valores de dureza se miden en "Unidades Shore A" que van 0 a 1 (lo que indica una fuerza de indentación baja y alta, respectivamente), y se leen en una pantalla LCD digital. Aunque existen varios métodos alternativos para medir la dureza de la superficie *in situ* y de forma no destructiva que se aplican cada vez más en la investigación geomorfológica (por ejemplo, Knight y Burningham, 2020), aquí se optó por la toma de muestras y el uso del durómetro Shore A en el laboratorio para controlar el impacto potencial de variaciones del contenido de humedad en la dureza del sustrato, que se sabe que influye en otros dispositivos de medición (por ejemplo, Viles et al., 2011; Wilhelm et al., 2016 ; Desarnaud et al., 2019).

### *Tasas de flujo de agua/abrazión*

Los efectos del flujo del agua y la abrazión en la superficie de los bancos se evaluaron del 27 al 29 de agosto de 2018. Para ello, se utilizaron discos de yeso de 5 cm de diámetro y 1,5 cm de altura (aproximadamente el grosor del banco de mejillines) previamente secados en estufa (48h a 60°C) y pesados. Estos discos se prepararon con tres partes de yeso París y cuatro partes de agua y se moldearon con moldes de silicona. Los discos se fijaron en los bancos experimentales mediante clavos y arandelas de goma insertados a través de su orificio central (un disco de yeso por banco, n = 8; Figura 1.4.). Los discos se instalaron a una distancia mínima de 40 cm de los puntos donde se realizaron las mediciones de altura para minimizar cualquier posible interferencia. En los bancos cubiertos de mejillines, los discos se instalaron después de retirar una pequeña cantidad de mejillines, de modo que pudieran fijarse directamente sobre el sustrato con su perímetro en contacto con los mejillines circundantes. Después de 48 h de exposición (es decir, cuatro mareas semidiurnas), los discos se retiraron, se llevaron al laboratorio, se secaron al horno y se volvieron a pesar. La pérdida de peso del yeso se usó como una medida relativa de las tasas de turbulencia y abrazión dentro de los lechos de mejillines y las áreas despejadas (ver también Guichard y Bourget, 1998; Baxter, 2015).



**FIGURA 1.4.** | Medición de la tasa de flujo de agua y abrasión. **A.** Disco de yeso en el banco control (con cobertura de mejillines). **B.** Disco de yeso en el banco con exclusión de mejillines. **C.** Vista conjunta de disco de yeso en el banco con exclusión y en el banco control.

### *Temperatura de la superficie del sustrato*

Se instalaron registradores de temperatura a prueba de agua (HOBO Pendant MX2201) en los bancos de remoción y control de mejillines (dos bancos por tratamiento, un solo registrador por banco). Como estos registradores son pequeños y planos (3 cm de diámetro y 2 cm de espesor), nos permitieron medir la temperatura del aire en la superficie del sustrato, y entre la roca y el lecho de mejillines que la recubre. Para tal fin, se realizaron orificios en la superficie de los bancos donde se colocaron los registradores de modo que su parte superior quedara al ras con la superficie (los agujeros fueron del mismo ancho, largo y profundidad que los registradores). Posteriormente, los registradores se fijaron en los agujeros mediante clavos insertados en su orificio de montaje.

En el caso de los *bancos control*, primero se eliminó cuidadosamente una pieza cuadrada de la capa de mejillines (15 x 15 cm) con la ayuda de una espátula (Figura 1.5.). Luego se hizo un orificio en el que se colocó y se fijó el registrador y, por último, se colocó la pieza cuadrada de mejillines en su posición original. No se encontró bibliografía previa, por lo tanto, esta sería la primera vez que se obtienen datos de temperatura por debajo de una cubierta existente de invertebrados sésiles, en una plataforma costera. Si hay datos previos de estudios similares sobre algas (Coombes et al., 2013).

Estos datos se registraron en un día soleado y excepcionalmente caluroso de finales de primavera, – el 21 de noviembre de 2018 – durante el cual la plataforma estuvo expuesta al aire al mediodía (horario de marea baja: 11:50). Las temperaturas en esta fecha alcanzaron los 31°C, según lo registrado por la estación meteorológica más cercana del Servicio Meteorológico Nacional (Aeropuerto de Mar del Plata, 37° 55' S, 57° 34' O, aprox. 40 km del sitio de

estudio), siendo temperaturas más típicas de un día caluroso de verano en esta zona (temperatura media máxima diaria en enero = 25°C; Giampietri y Piccolo, 2000). La toma de datos se realizó durante el período de marea baja entre las 11:10 am y las 14:05 pm, cuando la plataforma comenzó a inundarse nuevamente por la marea creciente.



. **FIGURA 1.5.** | Medición de temperatura superficial con registradores de temperatura en una roca control. **A)** Registrador de temperatura fijado en un orificio realizado en el sustrato. **B)** Registrador de temperatura instalado en un banco control habiéndose quitado previamente la capa de mejillines. **C)** Registrador de temperatura fijado en un banco control una vez que la capa de mejillines ha sido reposicionada en su sitio original

### *Contenido de humedad del sustrato*

Además de las muestras utilizadas para el análisis de dureza, se tomaron otras dos muestras de roca por banco experimental en la misma fecha (21 de noviembre de 2018) en este caso utilizando un sacabocado de acero de 2 cm de diámetro a una profundidad de 1,5 cm. El día estuvo soleado y caluroso, la plataforma estuvo expuesta al aire al mediodía; y las muestras se tomaron entre las 13:00. y las 14:00 hs, (más de dos horas y media después de que la plataforma comenzara a quedar expuesta al aire).

Todas las muestras se cortaron en tres secciones de 0,5 cm de profundidad con la ayuda de una espátula. Una muestra de cada banco (es decir, un conjunto de tres secciones de 0,5 cm) se destinó al análisis de contenido de sales (ver abajo *Contenido de sal intersticial*) mientras que en las muestras restantes se determinó la humedad como la diferencia entre su peso húmedo y su peso seco. Todas las mediciones de peso húmedo se realizaron en el campo inmediatamente después de recolectar las muestras utilizando una balanza portátil de campo (precisión = 0,001 g). Para determinar el peso seco de estas muestras se las llevó al laboratorio donde fueron secadas en estufa (60°C) hasta peso constante y posteriormente pesadas.

### *Contenido de sal intersticial*

Muestras secas de cada banco tomadas a tres profundidades distintas (0 a 0,5 cm, 0,5 a 1 cm y de 1 a 1,5 cm; ver arriba *Contenido de humedad del sustrato*) se molieron con un mortero de vidrio hasta obtener un polvo y,

posteriormente, se analizó su contenido de iones de cloruro y sulfato mediante cromatografía iónica (Dionex IC DX500; ver Coombes et al., 2017).

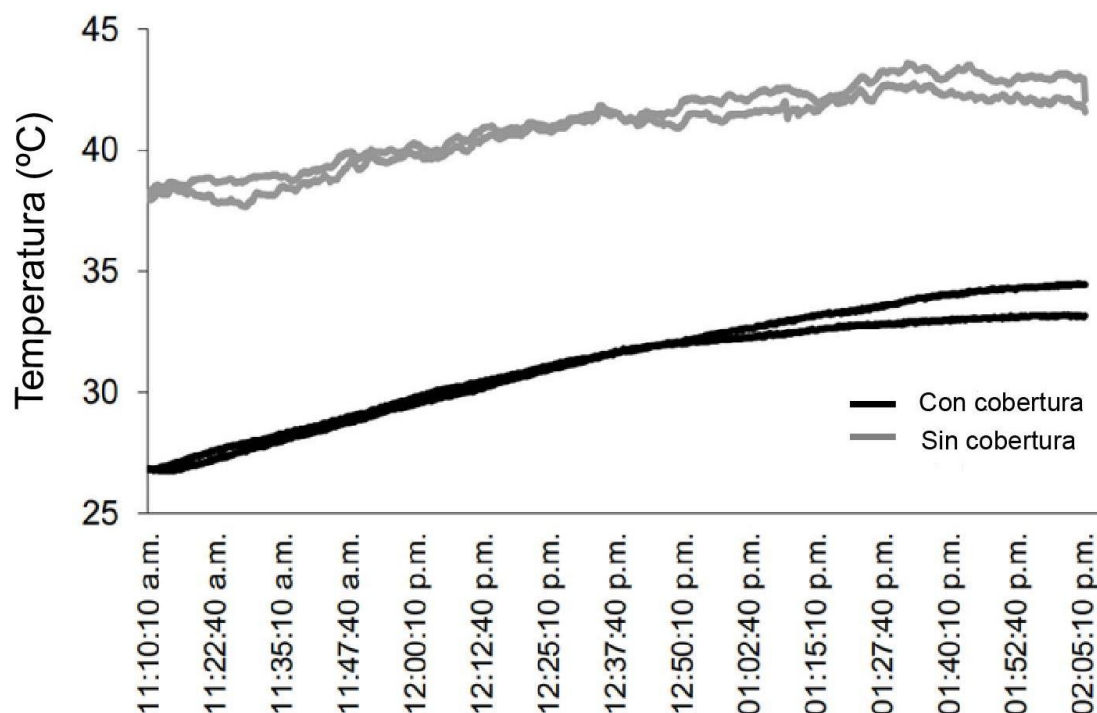
### **Análisis de datos**

Para evaluar el efecto del Tratamiento (es decir, la remoción de mejillines; factor fijo) y el Tiempo (es decir, fecha de muestreo; variable aleatoria de medidas repetidas) en la pérdida de altura de la plataforma se usó un ANOVA de medidas repetidas (Neter et al., 1990). Para evaluar el efecto del tratamiento en las tasas de flujo/abrasión (pérdida de peso de discos de yeso) y la dureza del sustrato (unidades Shore A entre 0 y 1), así como el efecto del Tratamiento y la Profundidad (variable fija) sobre la humedad del sustrato (pérdida de peso proporcional después del secado en horno) y el contenido de sal (peso de sal/peso de muestra), se utilizaron análisis de regresión beta (esto es, una técnica para modelar variables aleatorias continuas que asumen valores en el intervalo 0–1; consultar Cribari-Neto y Zeileis, 2010). Todos los análisis se realizaron en R (R Core Team, 2020) utilizando los paquetes "lme4" (Bates et al., 2015) y "betareg" (Cribari-Neto y Zeileis, 2010) para las medidas repetidas ANOVA y regresión beta, respectivamente.

### 1.3. RESULTADOS

#### *Temperatura de la superficie del sustrato*

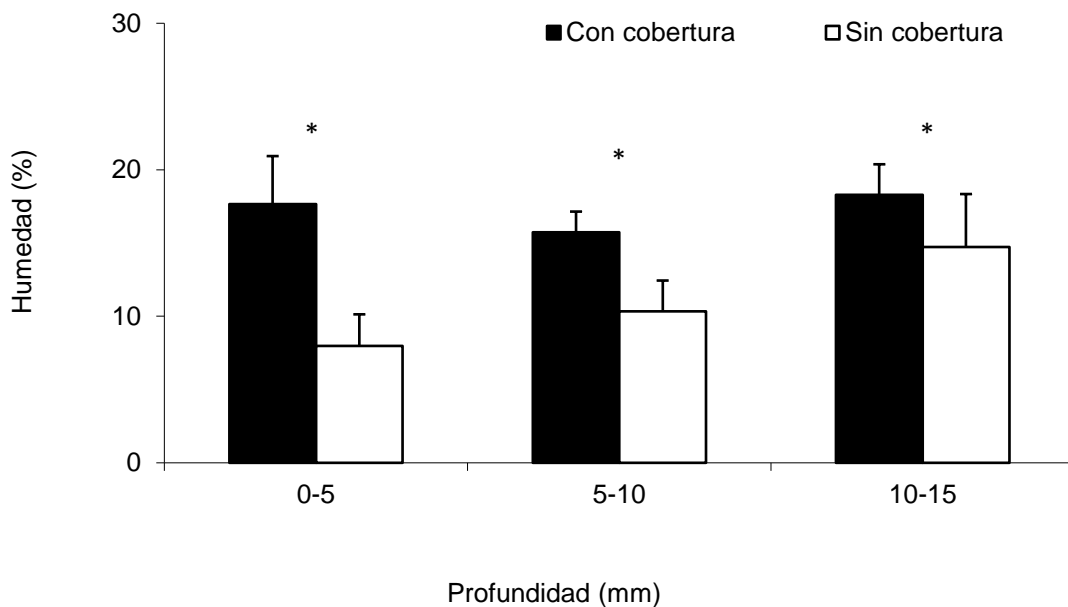
En las rocas sin cobertura de mejillines se registraron valores más altos de temperatura que en las rocas con cobertura, diferencia que osciló entre los 7 y 12°C a lo largo del periodo de medición. Las rocas con cobertura de mejillines también mostraron menores oscilaciones de temperatura a corto plazo (segundos a minutos) que, en las rocas expuestas (Figura 1.6.).



**FIGURA 1.6.** | Temperatura del aire en la superficie de bancos cubiertos de mejillines (con cobertura) y en bancos donde los mejillines fueron removidos experimentalmente (sin cobertura) durante un período de exposición al aire de 3 horas al mediodía en un día excepcionalmente caluroso de finales de primavera (21 de noviembre de 2018). Cada curva representa los datos registrados cada 15 segundos por registradores de temperatura instalados en bancos con y sin cobertura (dos de cada tipo).

### Contenido de humedad del sustrato

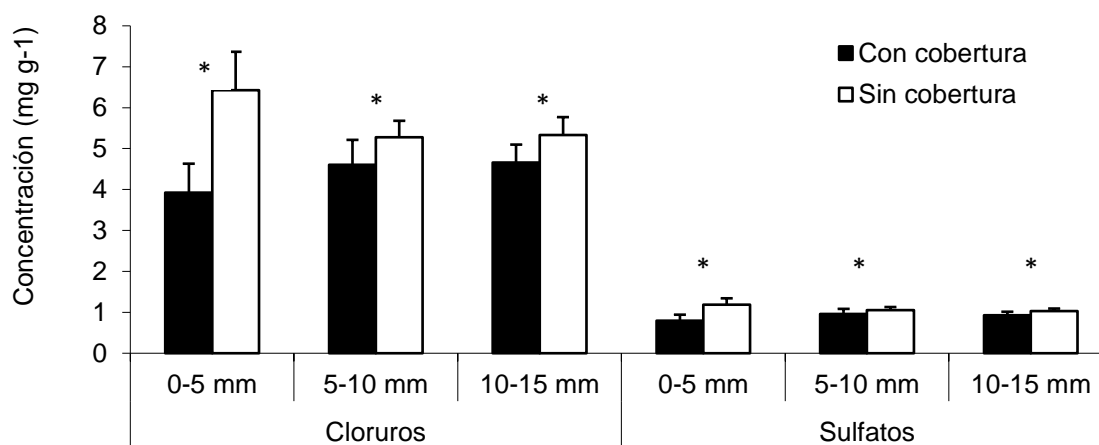
El contenido de humedad (%) de las rocas tras de unas pocas horas de exposición aérea fue mayor en las rocas con cobertura de mejillín que en las rocas donde estos fueron removidos experimentalmente. Este patrón se observó consistentemente en las tres secciones de 5 mm profundidad de las muestras (Figura 1.7.)



**FIGURA 1.7.** | Contenido de humedad en rocas con cobertura de mejillín (Con cobertura) y de rocas donde estos fueron removidos experimentalmente (Sin cobertura) y en tres rangos de profundidad. Las líneas verticales sobre las barras indican 1 desvío estándar. Los asteriscos indican efectos estadísticamente significativos de la remoción de mejillines en el nivel de profundidad correspondiente ( $p < 0,05$ ).

### Contenido de sal intersticial

En sus 5 mm superficiales, los tratamientos de remoción de mejillines mostraron mayores concentraciones de iones de cloruro y sulfato que los controles cubiertos de mejillines (48 y 64% mayores, respectivamente). No se observó diferencias en la concentración de estos iones en las secciones más profundas de las muestras (5-10 mm y 10-15 mm; Tabla 1.1, Figura 1.8.).



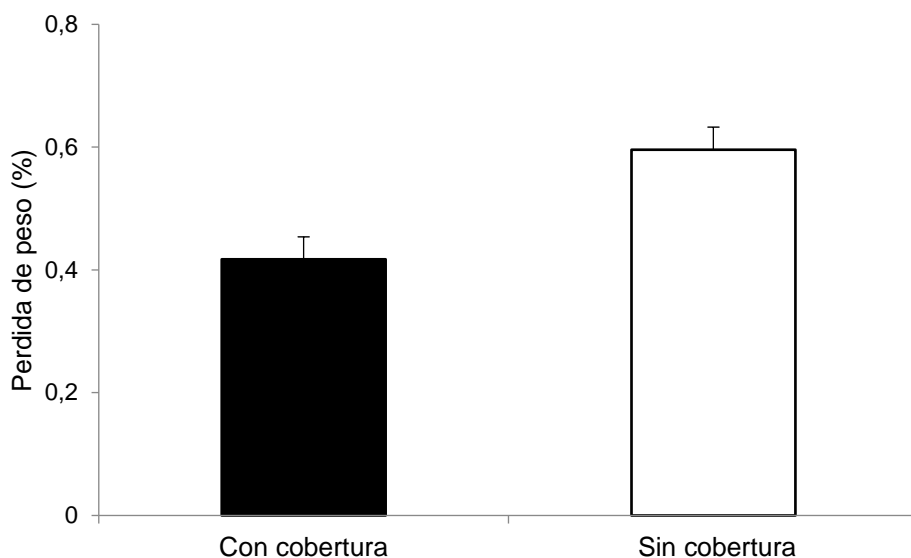
**FIGURA 1.8.** | Contenido de sal en los sustratos de bancos cubiertos (Con cobertura) y con remoción de mejillines (Sin cobertura) en tres rangos de profundidad. Las líneas verticales sobre las barras indican 1 desvío estándar. Los asteriscos indican efectos estadísticamente significativos de la remoción de mejillines en el nivel de profundidad correspondiente ( $p < 0,05$ ).

**TABLA 1.1.** | Análisis de devianza para modelos de regresión beta que relacionan el contenido de sal del sustrato con el tratamiento (remoción de mejillines vs. control) y tres niveles de profundidad del sustrato (0–5, 5–10 y 10–15 mm). Los asteriscos indican efectos significativos ( $p < 0,05$ ).

Variable respuesta	$\chi^2$	gl	p
Variable explicativa			
<b>(a) Cloruros</b>			
Tratamiento	58,28	1	< 0,001*
Profundidad	1,31	2	0,52
Tratamiento x Profundidad	25,50	2	< 0,001*
<b>(b) Sulfatos</b>			
Tratamiento	41,04	1	< 0,001*
Profundidad	0,58	2	0,75
Tratamiento x Profundidad	22,24	2	< 0,001*

#### *Tasas de flujo de agua/abrasión*

La pérdida de peso de los discos de yeso fue un 42% mayor en los bancos donde los mejillines se removieron experimentalmente que en los controles con cobertura de mejillín (Figura 1.9.).



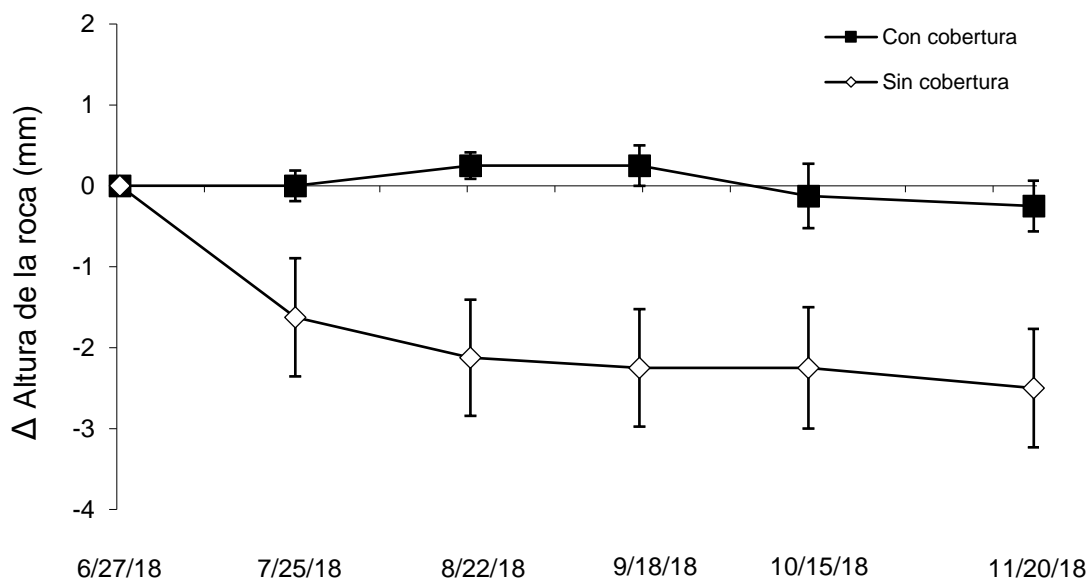
**FIGURA 1.9.** Tasas de flujo/abrazión en las superficies de los bancos cubiertos de mejillines y sin cubierta de mejillines (expuestos), basados en las pérdidas de peso de los discos de yeso (5 cm de diámetro; 1,5 cm de altura). Las líneas verticales sobre las barras indican 1 DS. Las diferencias entre tratamientos fueron estadísticamente significativas ( $p < 0,01$ ).

#### *Altura de la plataforma*

La remoción de mejillines provocó disminuciones significativas en la altura de la plataforma (Tabla 1.2.). La pérdida de altura en los bancos con remoción de mejillines fue de 2 mm en promedio después de 5 meses, mientras que la altura de los bancos cubiertos de mejillines se mantuvo relativamente constante durante el mismo período (Figura 1.10.).

**TABLA 1.2.** | Resultados del ANOVA de medidas repetidas que prueban los efectos del tratamiento (remoción de mejillines vs. control) y la fecha de muestreo sobre la pérdida de altura de la plataforma.

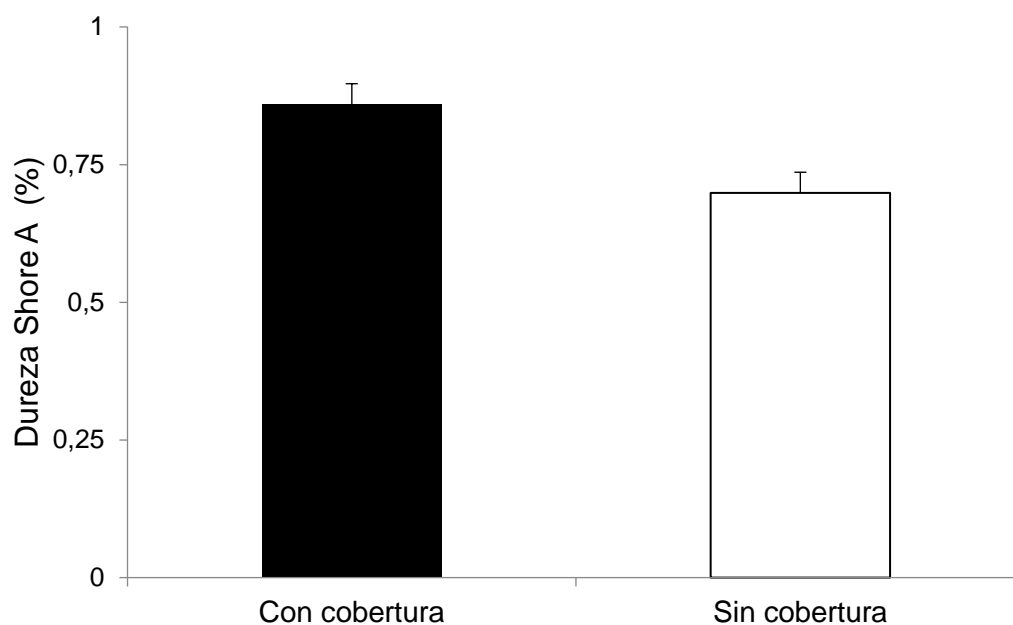
Variable respuesta Variable explicatoria	df	CM	F	p
Tratamiento	1	2,48	8,55	<0,01*
Tiempo	4	0,78	2,69	<0,01*
Tratamiento Tiempo	x	0,46	1,57	0,18



**FIGURA 1.10.** | Variaciones en la altura de la plataforma en bancos cubiertos de mejillines y en bancos donde estos fueron removidos experimentalmente (Sin cobertura). Las diferencias entre tratamientos fueron estadísticamente significativas en todas las fechas de muestreo posteriores al inicio de las observaciones ( $p < 0,05$ ). Las líneas verticales por encima y por debajo de los puntos de datos indican 1 desvío estándar.

## Dureza de la roca

La dureza de la superficie del sustrato fue más baja en los bancos donde se removió la cobertura de mejillines que en los controles cubiertos por estos ( $\chi^2 = 12,36$ ;  $gl = 1$ ,  $p < 0,001$ ; Figura 1.11).



**FIGURA 1.11.** | Dureza del sustrato en los bancos con cobertura de mejillines y aquellos donde los mejillines fueron removidos experimentalmente. La dureza se midió en unidades Shore A, que varían de 0 (menor) a 1 (mayor). Las líneas verticales sobre las barras indican 1 desvío estándar. Las diferencias entre tratamientos fueron estadísticamente significativas ( $p < 0,01$ ).

## 1.4. DISCUSIÓN

Los resultados observados en este trabajo ilustran que tanto los regímenes de meteorización como la erosión por acción del oleaje pueden ser atenuados por la cobertura de mejillines en plataformas cohesivas intermareales. Específicamente, se encontró que la cubierta de mejillín (a) modera múltiples agentes de meteorización subaérea, tales como variaciones de temperatura y humedad, y la cristalización de sal intersticial, y (b) modula las fuerzas hidrodinámicas y de abrasión que actúan sobre la superficie de la plataforma y contribuyen a la erosión a través de sus impactos mecánicos y/o mediante la eliminación de material previamente meteorizado. En concordancia, también se ha observado que (c) la remoción de mejillines de estas plataformas es seguida por disminuciones en la dureza de la superficie y la altura de la plataforma.

La cubierta de mejillín atenuó eficientemente las altas temperaturas en la superficie de la roca durante la exposición aérea. Esto está en línea con estudios previos que muestran los efectos moduladores de las cubiertas de invertebrados sésiles sobre la temperatura de sustratos consolidados intermareales durante la exposición aérea diurna (Coombes et al., 2013, 2017; Baxter, 2015; Gowell et al., 2015; Scrosati y Ellrich, 2018). En este estudio, la modulación de altas temperaturas puede atribuirse al sombreado del sustrato por parte de los mejillines y, quizás, a un aumento del enfriamiento por evaporación debido al agua retenida en sus espacios intersticiales lechos de mejillines, así como en sus propios cuerpos (ver Helmuth, 1998).

Además, la cubierta de mejillines también, modula las fluctuaciones a corto plazo (segundos a minutos) en la temperatura (atribuibles al paso de nubes

y ráfagas de viento), así como la amplitud de los ciclos térmicos diarios (asociados con los regímenes de mareas y los ciclos día-noche, por ejemplo, Coombes, 2011; Pappalardo y D'Olivo, 2019), Por lo tanto, se espera que los mejillines reduzcan la frecuencia, magnitud y tasa de expansión/contracción del sustrato. También se puede inferir que se producen disminuciones repentinas de temperatura cuando los sustratos expuestos al aire calentados por el sol se enfrían rápidamente por las mareas entrantes (la temperatura típica del agua en esta área y época del año es 16 C). Como objetivo a futuro, que se desprende de estos hallazgos, queda por evaluar hasta qué punto la modulación de estos cambios bruscos de temperatura por parte de los mejillines reduce la probabilidad de meteorización por shock térmico en estas plataformas (ver Coombes, 2011; 2014).

El mayor contenido de humedad en las rocas con cobertura de mejillín indica que esta reduce las tasas de desecación del sustrato y la desecación neta, al menos durante los períodos calurosos de exposición a las mareas. Esto tiene implicancias para la eficacia de los ciclos de humectación-secado y la consiguiente expansión-contracción del sustrato como mecanismo de meteorización en las zonas intermareales (por ej., Kanyaya y Trenhaile, 2005; Trenhaile, 2006; Porter y Trenhaile, 2007). La modulación de los ciclos de humectado y secado por parte de los organismos intermareales puede tener implicancias importantes para la meteorización de distintas rocas intermareales y especialmente aquellas que contienen arcilla, tales como las lutitas (por ej., Stephenson y Kirk, 2000; Baxter, 2015) y las limolitas arenosas que componen la plataforma estudiada las cuales contienen un 60-70 % de limo y arcilla finos (Rico et al., 2020).

La menor cristalización de la sal intersticial en la superficie de la plataforma en presencia de mejillines aparece como una consecuencia lógica de sus efectos moduladores sobre la temperatura y la evaporación. Si bien este tipo de efectos han sido propuestos a partir de simulaciones de laboratorio (Gowell et al., 2015), estos resultados proporcionan alguna de las primeras evidencias directas de campo de que la cubierta biótica puede reducir la eficacia de la cristalización de sal en las capas superficiales de las plataformas intermareales (Baxter, 2015 y Coombes et al., 2017). Se considera que la erosión salina es importante en las costas rocosas durante períodos cálidos, cuando la desecación durante la exposición aérea diurna provoca la cristalización de sales disueltas en los poros de la roca y las fuerzas destructivas asociadas a esta (Mottershead, 1989, 2013; Stephenson y Kirk, 2000; Porter y Trenhaile, 2007; Coombes, 2014). Además de la menor cantidad de sal en rocas cubiertas por mejillines, es de esperar que su tasa de cristalización también sea menor debido a los efectos moderadores de los mejillines sobre las variaciones de temperatura y humedad y, por lo tanto, que la tasa de meteorización por sales sea menor en su presencia (Gowell et al., 2015; Coombes et al., 2017). La disminución de las fuerzas hidrodinámicas y abrasivas en presencia de mejillines coincide con lo reportado por Carrington et al. (2008), quienes observaron que el flujo de agua en los espacios intersticiales de los lechos de mejillines es muy bajo en comparación con el flujo por encima de los lechos de mejillines y en los fondos sin presencia de estos. Esto proporciona cierto apoyo inicial respecto al rol de los mejillines como reductores de impactos mecánicos de las olas y los sedimentos que transportan sobre la plataforma ya sea al acorazar físicamente la superficie como al moderar los flujos de agua cercanos a la superficie. Baxter (2015) informó

efectos similares de parches colonizados por mejillones, *Mytilus edulis*, en una plataforma intermareal de lutitas en Gales (Reino Unido). Nuevos estudios son necesarios para determinar si tales efectos se traducen en tasas alteradas de erosión y pérdida directa de material de las superficies de roca intermareal.

Las pérdidas de altura en los tratamientos de eliminación de mejillines (2 mm después de 6 meses) no pueden atribuirse directamente a los procesos nombrados anteriormente, ya que las ocurrieron principalmente durante los primeros 2 meses del experimento y en condiciones invernales. En comparación con otras épocas del año, se espera que los ciclos de humectación-secado la meteorización salina sea menos eficiente durante el invierno, cuando la desecación es limitada debido a las temperaturas y radiación solar relativamente bajas. Por otro lado, las fluctuaciones térmicas de corto plazo podrían continuar en invierno y, por lo tanto, podrían contribuir a la disminución de la altura observada. La probabilidad de que se produjera erosión por heladas durante estos meses también es baja, ya que las temperaturas mínimas del aire estuvieron por debajo del punto de congelación del agua de mar (-2,5 °C) sólo en dos ocasiones y la plataforma estuvo expuesta a tales temperaturas durante menos de 2 h. Esto sugiere que la duración de los períodos de congelación y el número de ciclos de congelación-descongelación fueron muy inferiores a los necesarios para la erosión de los sustratos intermareales consolidados (Robinson y Jerwood, 1987; Dewez et al., 2015). Sin embargo, los impactos potenciales de la cubierta biótica en la meteorización por congelamiento de las rocas costeras ameritan una mayor investigación, ya que estos procesos podrían ser importantes en algunas situaciones (por ejemplo, Trenhaile y Rudakas, 1981; Trenhaile y Mercan, 1984; Robinson y Jerwood, 1987; Dewez et al., 2015). Los

mejillones podrían ser especialmente adecuados para proteger las rocas intermareales de la erosión por heladas, ya que han desarrollado adaptaciones locales para sobrevivir a temperaturas bajo cero (por ejemplo, hasta  $-13\text{ }^{\circ}\text{C}$  en el caso de las poblaciones árticas de *Mytilus edulis*; Thyrring et al., 2020).

Es también improbable que los impactos hidráulicos y abrasivos de las olas cargadas de sedimentos sean la causa del descenso medido de los bancos de remoción de mejillines durante los dos primeros meses del experimento. Dentro del período de ejecución de este experimento, no se ha encontrado evidencia de un aumento en la frecuencia o intensidad de las tormentas durante los primeros meses de invierno.

Una posible explicación de la mayor pérdida de altura de la plataforma durante los dos primeros meses del experimento es que los mejillines debiliten la roca a la que están adherido, (por ejemplo, al estimular la erosión química mediante la retención de agua y materia orgánica; Moura et al., 2012), pero que continúen manteniendo estas superficies consolidadas mientras permanecen en su lugar. Una vez que los mejillines son desprendidos o removidos, se esperaría que la tasa de erosión sea relativamente rápida al principio para luego estabilizarse. Este proceso es análogo a la erosión rápida de rocas en el ambiente terrestre tras la remoción de costras (matas) microbianas lo cual deja expuesto el material ablandado y altamente erosionable que se encuentra por debajo (por ejemplo, Smith et al., 2010). Si bien es difícil confirmar tales efectos, es posible que los impactos de los mejillines y otras formas de cubierta biótica puedan implicar un equilibrio complejo de efectos bioprotectores (cuando están en su lugar) y bioerosivo (una vez desprendidos/eliminados). Otra posible explicación es que la extracción experimental de los mejillines haya debilitado la

superficie de los bancos. El desprendimiento del mejillín, sea este experimental o natural, implica la ruptura o desprendimiento de los filamentos de colágeno del biso que producen para adherirse al sustrato (Bell y Gosline, 1997, Gutiérrez et al. 2018). Los casos donde los filamentos se desprenden del sustrato son frecuentes y, por lo general, conllevan el desprendimiento de una pequeña porción de roca adherida a los mismos (Gutiérrez et al., 2018). Esto último podría derivar en un debilitamiento y astillado de la superficie de la roca y la remoción relativamente rápida de ese material por acción de las olas y corrientes. Por otro lado, si bien la mayor parte de la disminución de altura de la plataforma tras la remoción de mejillines se produjo dentro de los primeros 2 meses y el ritmo de descenso se ralentizó a partir de entonces, no es posible descartar que a más largo plazo pudiera darse un nuevo período de pérdida rápida de altura. Desafortunadamente, el asentamiento de cirripedios impidió extender el experimento durante más tiempo. Sin embargo, las mediciones de la dureza del sustrato, indicaron durezas superficiales más bajas en los parches descubiertos al final del experimento. Esto sugiere que la meteorización progresiva de la superficie durante los 5 meses transcurridos tras la remoción de mejillines derivó en superficies de bancos más débiles en comparación con aquellas con mejillones todavía adheridos.

Este estudio muestra que la cubierta de mejillín tiene un claro potencial bioprotector al (1) modular los regímenes de temperatura, desecación y cristalización de sal; y (2) reducir los impactos del flujo de agua y la abrasión, lo que concuerda con hallazgos previos sobre algas y percebes (Coombes et al., 2013, 2017; Gowell et al., 2015). Además, se ilustra por primera vez que la cubierta biótica puede limitar la erosión de las plataformas costeras en función

de las tasas observadas de descenso de la superficie. Además de los posibles mecanismos de descenso de la plataforma después de la extracción de los mejillines (es decir, pérdida de la cubierta protectora del mejillín y/o exposición de superficies más débiles/blandas, debilitamiento de la superficie de la plataforma durante el desprendimiento del mejillín, o una combinación de estos); nuestras observaciones resaltan la importancia de las cubiertas bióticas persistentes en la estabilidad de las plataformas blandas y friables. De hecho, en el caso de plataformas costeras semiconsolidadas, que pueden sufrir meteorización y erosión en períodos de tiempo relativamente cortos, esto implica que la dinámica de pérdida y recuperación de comunidades ecológicas puede tener implicaciones geomorfológicas particularmente importantes. Ahora se necesitan estudios que involucren otras formas de cobertura biótica y diferentes entornos físicos para explorar estos vínculos.

Además de los efectos estabilizadores sobre las plataformas costeras cohesivas, los mejillines también pueden tener impactos estabilizadores indirectos en los acantilados que se encuentran por detrás. Las plataformas costeras son un producto del retroceso de los acantilados, pero también actúan como una defensa natural contra las olas (Balson et al., 2006; Brew, 2007; Moses, 2014; Payo et al., 2015). En consecuencia, el papel protector de las plataformas disminuye gradualmente a medida que van decayendo progresivamente por la meteorización y la erosión (Trenhaile, 2002). De ello se deduce que, al estabilizar las plataformas estudiadas, los mejillines, que normalmente forman lechos en elevaciones intermareales medias y persisten durante todo el año, ayudan a mantener la función protectora de estas plataformas con respecto al embate de las olas y la erosión de los acantilados.



**CAPÍTULO 2: EFECTO DEL REEMPLAZO DE LA CUBIERTA DE MEJILLINES POR EL ALGA *Ulva intestinalis* SOBRE LAS CARACTERÍSTICAS FÍSICAS Y LA EROSIÓN EN PLATAFORMAS DE SEDIMENTO CONSOLIDADO**

## RESUMEN

Las descargas de agua dulce en áreas intermareales pueden deberse a causas naturales o antropogénicas y afectar a sus comunidades biológicas y los procesos geomorfológicos. Sin embargo, los efectos que generan sobre la erosión y meteorización de las plataformas rocosas intermareales siguen siendo en gran medida desconocidos. Las elevaciones medias a altas de las plataformas intermareales rocosas de la provincia de Buenos Aires, están dominadas por el mejillín *Brachidontes rodriguezii*, excepto en áreas con descarga de agua dulce, donde el alga *Ulva intestinalis* se vuelve dominante. Es sabido que los mejillines tienen un papel bioprotector, pero se desconoce en qué medida *U. intestinalis* desempeña un papel similar. En este capítulo se investigaron las consecuencias del reemplazo de la cubierta de mejillín por *U. intestinalis*, en el potencial de meteorización y la erosión de las plataformas cohesivas de la costa bonaerense. Tras la remoción experimental se observó que *U. intestinalis* modera la acción del flujo de agua y la abrasión, atenúa las variaciones de temperatura en la superficie de la plataforma; y favorecen la retención de humedad durante la marea baja. En conjunto, los resultados indican que la cubierta de *U. intestinalis*, al igual que los mejillines, reducen la meteorización del sustrato a través de los ciclos de calentamiento-enfriamiento y humectación-secado y brindan algunas de las primeras pruebas de campo experimentales de los impactos directos de la cubierta de algas sobre la erosión de plataformas intermareales. Como las descargas de agua dulce llevan al reemplazo de la cubierta de mejillines por *U. intestinalis*, la cubierta de *U. intestinalis* podría mantener los efectos bioprotectores, especialmente en costas formadas por rocas blandas.

## 2.1. INTRODUCCIÓN

Las entradas de agua dulce en áreas rocosas intermareales son un factor clave que influye en sus comunidades biológicas y los procesos geomorfológicos. Estas áreas pueden recibir descargas de agua dulce desde arroyos y acuíferos, o a partir del escurrimiento superficial y los desagües provenientes de áreas urbanas aledañas. Debido al aumento de las poblaciones urbanas costeras, es esperable que, en las próximas décadas estas entradas de agua dulce aumenten (Kløve et al., 2014; Stigter et al., 2014). Los aportes de agua dulce a las costas rocosas son un factor clave que influye en sus comunidades biológicas (Maggi et al., 2015, Félix et al., 2015, Rodellas et al., 2018). Pueden alterar la calidad, turbidez, salinidad, temperatura y pH del agua en la que ingresan (Corcoran et al., 2010), afectando la diversidad y estructura de los ensamblajes naturales (Pratt et al., 1981). Por ejemplo, *Ulva intestinalis* y otras algas verdes proliferan en presencia de flujos de agua dulce (Budd y Pizzola, 2008; Wong et al., 2012). Sin embargo, los efectos de estas algas sobre la erosión y meteorización de las plataformas intermareales siguen siendo en gran medida desconocidos.

Las elevaciones medias a altas de las plataformas intermareales rocosas de la provincia de Buenos Aires (36-40°S), se encuentran dominadas por el mejillín *Brachidontes rodriguezii*, que forma densos y extensos bancos. Este bivalvo ocupa hasta el 90% de la superficie en el nivel medio de estos ambientes (Penchaszadeh et al., 2007) excepto en sitios con descarga de agua dulce, donde el alga *Ulva intestinalis* (anteriormente *Enteromorpha intestinalis*; ver Hayden et al., 2003) se vuelve dominante. *Ulva intestinalis* (de ahora en más *Ulva*) es un alga verde eurihalina con un talo laminar que puede alcanzar hasta

los 30 cm. de largo y que cubre la superficie de la roca, creando un dosel irregular (Tillin y Budd, 2015, Budd y Pizzola, 2008). La presencia de *Ulva* en vez de mejillines en zonas con descarga de agua dulce podría tener consecuencias importantes sobre los procesos ecológicos y geomorfológicos.

Estudios recientes demuestran que los mejillines tienen un papel bioprotector (*sensu* Carter y Viles, 2005) sobre la roca subyacente, al limitar los impactos de distintos agentes de meteorización física y reducir la susceptibilidad de las rocas a la erosión (Gonzalez et. al, 2021; Capítulo 1). No obstante, se desconoce en qué medida *Ulva* podría desempeñar un papel similar en áreas con descarga de agua dulce. Es sabido que diversas algas modifican físicamente el ambiente (ingenieros ecosistémicos; *sensu* Jones et al., 1994) afectando las condiciones abióticas y los recursos disponibles para otros organismos en la zona intermareal (Leonard, 1999, Coleman et al., 2002, Schubert et al., 2020). Sin embargo, no hay evidencia experimental de campo de los impactos directos de la cubierta de algas en el potencial de meteorización de las plataformas. Estudios previos realizados bajo condiciones controladas de laboratorio muestran que la cubierta de algas reduce las fluctuaciones térmicas en la superficie de la roca asociadas a los ciclos de exposición aérea e inundación generados por las mareas, (Coombes et al. 2013a, Gowell et al., 2015). Otros estudios, por ejemplo, postulan una estabilización de la temperatura bajo las cubiertas de algas, una disminución de los máximos de temperatura y una reducción de la frecuencia de los ciclos de humectación-secado (por ejemplo, Stephenson y Kirk, 2000). Es de esperar que la modulación de las variaciones térmicas y de humedad por parte de las algas se traduzca en ciclos de expansión-contracción de la roca de menor amplitud, con una consiguiente reducción en su potencial de meteorización.

Evaluar los posibles efectos bioprotectores de *Ulva* en comparación con los de los mejillines es importante en un contexto de creciente urbanización, donde se espera que aumenten las afluencias de agua dulce en la costa y, en consecuencia, la proporción de plataformas cubiertas por *Ulva*. En este capítulo se investigaron las consecuencias del reemplazo de la cubierta de mejillín por *Ulva* en la estabilidad de las rocas blandas características de la costa bonaerense. Específicamente, se evaluó el impacto de la cubierta de *Ulva* y de la cubierta de mejillines sobre el potencial de meteorización y la erosión de las plataformas intermareales mediante experimentos de remoción. Se espera que (a) que el impacto hidráulico y abrasivo de las olas y la arena que estas transportan sea menor en sustratos cubiertos (ya sea por mejillines o por *Ulva*) que en superficies de roca expuesta tras su remoción y, (b) que el potencial de meteorización asociado a fluctuaciones térmicas y de humedad sea menor en el sustrato cubierto (ya sea por mejillines o por *Ulva*) que en superficies de roca expuesta tras su remoción.

## 2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en plataformas intermareales cohesivas de limos consolidados de Copacabana (38° 14' S, 57° 46' S) y Los Acantilados (38° 07' 10" S) (ver Área de Estudio General). En ambos casos se trata de plataformas recortadas por canales y subdivididas en bancos de roca de tamaño variable (generalmente menores a 6 m<sup>2</sup> de area; ver Figura 2.1.A, B, C y D, Figura 2.2. y Área de Estudio General).

Los experimentos se realizaron en bancos de roca con cobertura de *Ulva* o de mejillines cercanos entre si (ver, por ejemplo, Figura 2.1.). En Copacabana, *Ulva* se encuentra en el sector de plataforma y bancos de roca lindantes a la desembocadura del Arroyo Las Brusquitas. En Los Acantilados, en cambio, *Ulva* se encuentra en un sector de la plataforma en el cual aguas subterráneas provenientes del acuífero de Mar del Plata descargan desde el acantilado (ver Isla et al., 2018).



**FIGURA 2.1.** | Plataformas intermareales cohesivas de la costa bonaerense durante la marea baja. **A.** *Copacabana*: Plataforma cubiertas por *Ulva*, aledañas a la desembocadura del arroyo Las Brusquitas. **B.** *Los Acantilados*: Plataforma cubiertas por *Ulva*, en un sector con descarga del acuífero Mar del Plata. **C.** *Copacabana*: Plataformas cubiertas por mejillines. **D.** *Los Acantilados*: Plataformas cubiertas por mejillines.



**FIGURA 2.2.** | Bloques contiguos de roca próximos a la desembocadura del Arroyo Las Brusquitas donde se puede ver el límite entre la zona con cobertura de mejillines (lado izquierdo) y la zona con cobertura de *Ulva* (lado derecho).

### **Experimentos de campo**

En cada sitio se seleccionaron 10 bancos (0,4 – 0,8 m<sup>-2</sup> de superficie superior) cubiertos por *Ulva* y 10 bancos de tamaño similar cubiertos por mejillines (Figura 2.1. y Figura 2.3.). En la mitad de los bancos con cobertura de *Ulva* de cada sitio (5 bancos) se delimitó un cuadrado de 20 x 20 cm del cual se retiró toda la cobertura de *Ulva* presente (Tratamiento U: “Sin Cobertura”). Lo mismo se realizó con las rocas cubiertas de mejillines, de la mitad de los bancos (5 bancos) de cada sitio (Tratamiento M: “Sin Cobertura”). En ambos casos, la cubierta biótica se arrancó a mano o con la ayuda de una espátula cuando estaba bien adherida, Los bancos restantes quedaron como controles sin alterar, ya sea con cobertura de *Ulva* (Control U: “Con Cobertura”), o de mejillines (Control M: “Con Cobertura”). Los tratamientos se asignaron sistemáticamente para

asegurar una adecuada intercalación. En cada uno de los bancos experimentales se midieron las siguientes variables: la tasa de flujo de agua/abrasión sobre la superficie del banco, la temperatura al nivel de la superficie rocosa, y el contenido de humedad del sustrato.

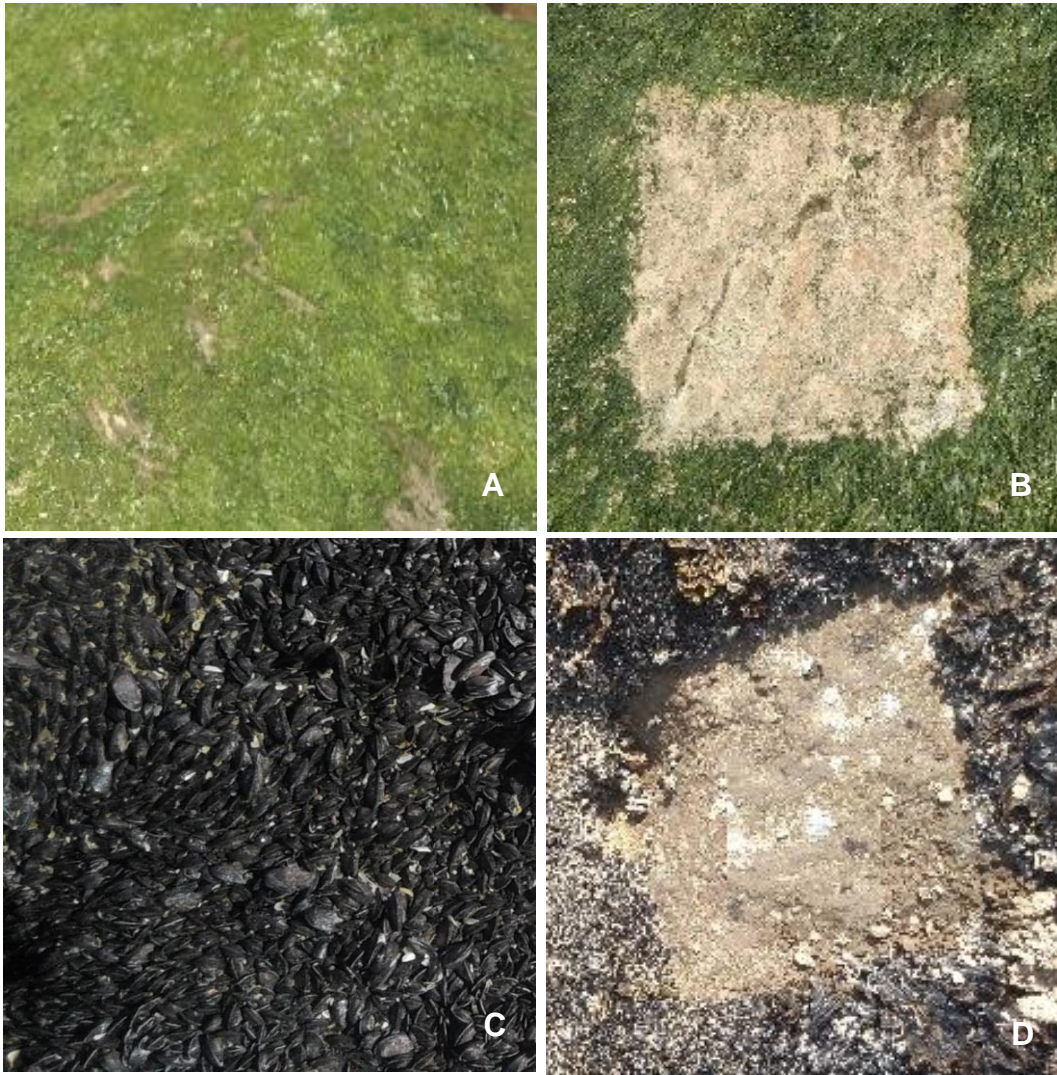
## **Medición de las variables**

### *Tasa de flujo de agua/abrasión*

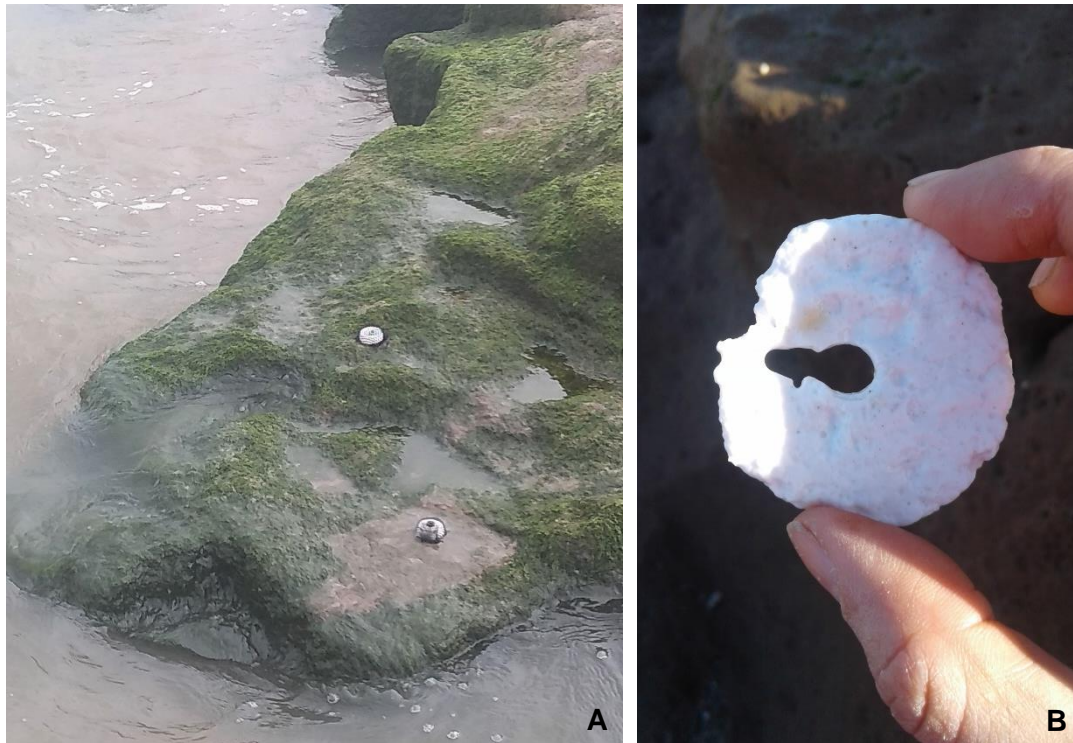
Los efectos del flujo del agua y la abrasión en la superficie de los bancos se evaluaron el 10 de febrero del 2020 en Copacabana y el 15 de febrero de 2022 en Los Acantilados. Para ello, se utilizaron discos de yeso de 5 cm de diámetro y 1,5 cm de altura, previamente secados en estufa (48 h a 60°C) y pesados. Estos discos se prepararon y se fijaron al sustrato siguiendo el mismo protocolo y los mismos procedimientos que en el Capítulo 1. Se colocó un disco de yeso por banco experimental, tanto en los controles como en los tratamientos (Figura 2.4.). Después de 48 h de exposición (es decir, cuatro ciclos de marea), los discos se retiraron, se llevaron al laboratorio, se secaron al horno y se volvieron a pesar. La pérdida de peso del yeso se usó como una medida relativa de las tasas de turbulencia y abrasión dentro de los lechos mejillines, dentro de la cubierta de *Ulva* y en las áreas despejadas (ver también Guichard y Bourget, 1998; Baxter, 2015).

CON COBERTURA

SIN COBERTURA



**FIGURA 2.3.** | Experimento de remoción. **A.** *Control U:* Superficies con cobertura de *Ulva* (sin alterar). **B.** *Tratamiento U:* Remoción de *Ulva* (área: 20 x 20 cm); **C.** *Control M:* Superficies con cobertura de mejillines (sin alterar). **D.** *Tratamiento M:* Remoción de mejillines (área: 20 x 20 cm).



**FIGURA 2. 4.** | Medición de la tasa de flujo de agua y abrasión. **A.** Disco de yeso en el banco *Control U*, con cobertura de *Ulva*, y disco de yeso en el banco con *Tratamiento U*, con exclusión de *Ulva*. **B.** Disco de yeso, retirado de la plataforma intermareal luego de dos ciclos de marea (tratamiento).

#### *Temperatura de la superficie del sustrato*

Se instalaron registradores de temperatura a prueba de agua (HOBO Pendant MX2201) en los bancos con remoción y los bancos control, tanto de mejillines como de *Ulva* (Figura 2.5.). Se utilizó un registrador por banco siguiendo el mismo protocolo que en el Capítulo 1. En los bancos con cobertura de *Ulva* los registradores se instalaron de la misma manera que en los bancos con cobertura de mejillines (ver Capítulo 1). Primero, se removió una pieza cuadrada de la capa de *Ulva* (5 x 5 cm) con la ayuda de una espátula. Luego se

hizo un orificio en la roca donde se colocó y se fijó el registrador y, por último, se colocó la pieza cuadrada de *Ulva* en su posición original, cubriendo el registrador.

Estas mediciones se realizaron en horas del mediodía durante el verano y en condiciones de cielo despejado y exposición área durante la marea baja (11 de febrero de 2020 entre las 13:30 y las 16:30 en Copacabana.).

### *Contenido de humedad del sustrato*

El experimento se realizó en Copacabana en un día soleado y caluroso (12 de febrero de 2020), donde la plataforma estuvo expuesta al aire al mediodía (horario de marea baja 14:36 hs). Las muestras se tomaron más de dos horas después de que la plataforma quedara expuesta al aire por la marea retrocedente. Tanto en los tratamientos como en los controles se tomaron muestras de roca (2 cm de diámetro x 1,5 cm de profundidad), utilizando un núcleo de acero y un cincel. Inmediatamente después de recolectar las muestras, se las pesó en el campo utilizando una balanza portátil (precisión = 0,001 g). Posteriormente se llevaron las muestras al laboratorio donde se secaron en estufa (60°C) hasta peso constante y se pesaron. Se determinó el contenido de humedad de la roca como la diferencia entre el peso húmedo y seco de las muestras.

### **Análisis de datos**

Para evaluar el efecto del tratamiento en las tasas de flujo/abrasión (pérdida de peso de discos de yeso), así como el efecto del Tratamiento sobre

la humedad del sustrato, se utilizaron análisis de regresión beta (una técnica para modelar variables aleatorias continuas que asumen valores en el intervalo 0-1; ver Cribari-Neto y Zeileis, 2010). Todos los análisis se realizaron en R (R Core Team, 2020) utilizando el paquete "betareg" (Cribari-Neto y Zeileis, 2010).

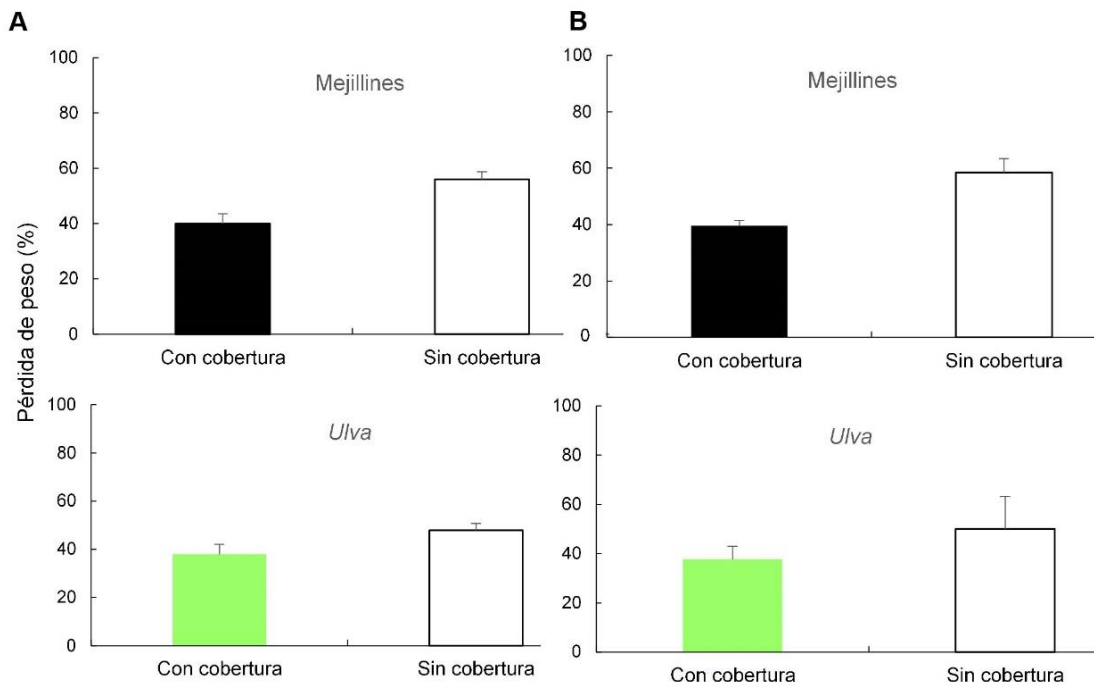


**FIGURA 2.5.** | Medición de temperatura superficial con registradores de **A.** Registrador de temperatura fijado en un área con remoción (*Tratamiento A*) y sin remoción de *Ulva* (*Control A*) y **B.** Registrador de temperatura fijado en un área con remoción de mejillines (*Tratamiento M*) y sin remoción de mejillines (*Control M*). Los registradores en las áreas control se encuentran ubicados por debajo de la cubierta biótica, sea esta *Ulva* o mejillines.

## 2.3. RESULTADOS

### *Tasas de flujo de agua/abrazión*

En Copacabana, la pérdida de peso de los discos de yeso fue un 40% mayor en los bancos donde los mejillines se removieron experimentalmente que en los controles con cobertura de mejillín. En los bancos con remoción de *Ulva*, la pérdida de peso de los discos fue un 26% mayor que en los bancos con cobertura de *Ulva* (Figura 2.7.A., Tabla 2.1.). En Los Acantilados, la pérdida de peso de los discos de yeso fue un 47% mayor en los bancos con remoción de mejillines que en los bancos con cobertura de mejillines. En este sitio, no se observaron diferencias en la pérdida de peso de los discos de yeso en bancos con remoción de *Ulva* y en los bancos con cobertura de *Ulva*. En los bancos con remoción de *Ulva* se observó una alta variabilidad entre muestras (Figura 2.7.B., Tabla 2.1.). La pérdida de peso fue similar en los controles con cobertura de mejillín y *Ulva* en ambos sitios (38-40%)



**FIGURA 2. 7.** | Tasa de flujo/abrasión en la superficie de los bancos con cobertura de mejillines (Control M), y en los bancos sin cobertura de mejillines (Tratamiento M); y en las superficies de los bancos con cobertura de *Ulva* (Control U) y en los bancos sin cobertura de *Ulva* (Tratamiento U); en **A.** Copacabana y en **B.** Los Acantilados. Las medidas están basadas en las pérdidas de peso de los discos de yeso. Las líneas verticales sobre las barras indican 1 DE. Las diferencias son estadísticamente significativas en mejillines para ambos sitios y en *Ulva* sólo en Copacabana.

**TABLA 2. 1.** | Análisis de devianza para un modelo de regresión Beta que relaciona la tasa de flujo/abrasión de la roca con el tratamiento (Con cobertura/ Sin cobertura) con la especie dominante (mejillines y *Ulva*) en **A)** Copacabana y **B)** Los Acantilados. Los asteriscos indican diferencias significativas.

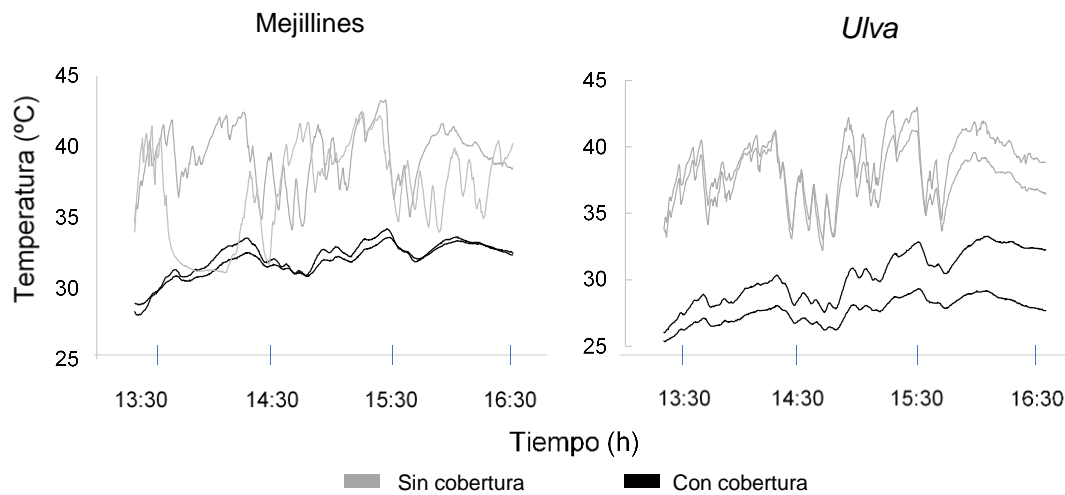
Variable respuesta Variable explicativa	gl	X <sup>2</sup>	p
<i>A) Copacabana</i>			
Tratamiento	1	22,26	<0,01*
Especie dominante	1	27,78	0,009*
Tratamiento x Especie	1	6,05	0,20
<i>B) Acantilados</i>			
Tratamiento	1	25,13	<0,01*
Especie dominante	1	19,48	0,09
Tratamiento x Especie	1	7,22	0,26

*Temperatura de la superficie del sustrato*

Las temperaturas cercanas a la superficie en los bancos cubiertos de mejillines fueron más bajas que en las superficies de los bancos sin cobertura. Esta diferencia osciló entre 8 y 12°C. Además, se observó menor oscilación de temperatura a corto plazo (segundos a minutos) en las rocas cubiertas que en las rocas expuestas (Figura 2.8.).

En los bancos colonizados por *Ulva* se observó el mismo patrón que en los dominados por mejillines. Se observaron temperaturas mayores para las

rocas despejadas, que en las rocas cubiertas de *Ulva*. Esta diferencia osciló entre 8 y 14°C a lo largo del periodo de medición. También se observó una mayor oscilación de temperaturas en las rocas expuestas (Figura 2.8.).



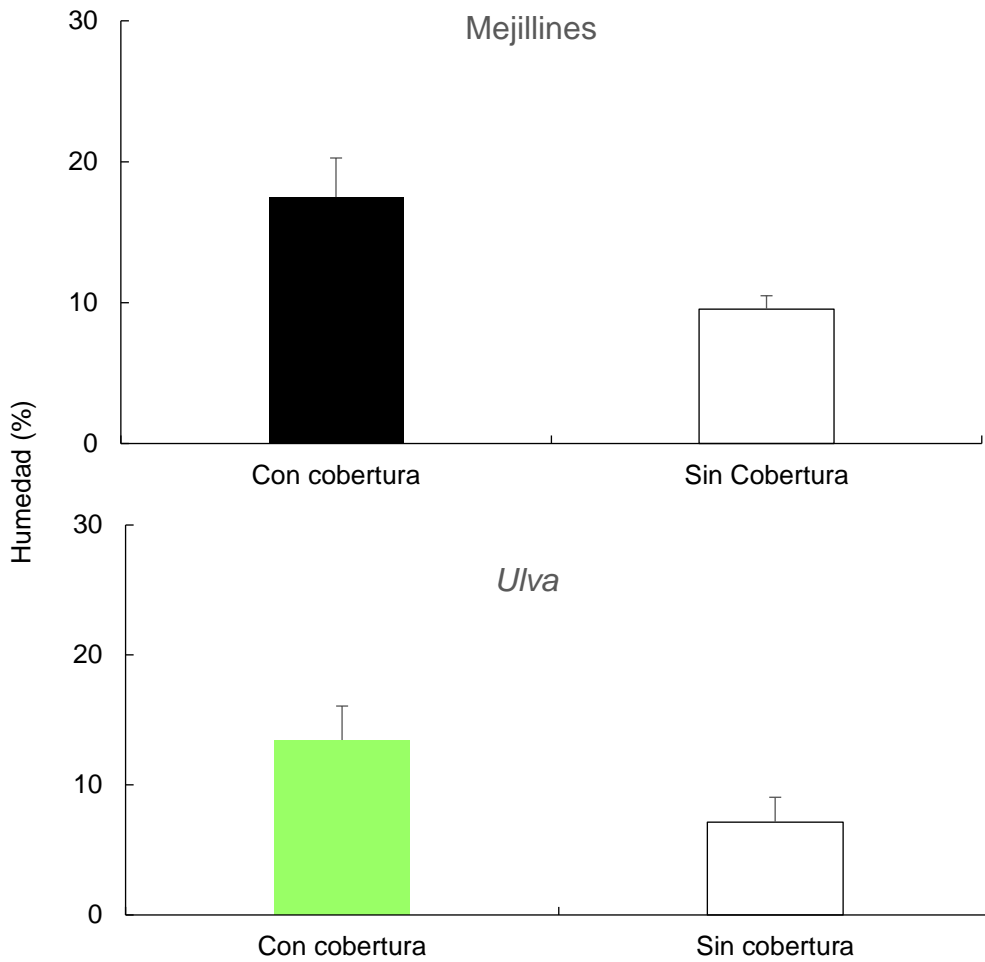
**FIGURA 2. 8.** | Temperaturas del aire en la superficie de los bancos con cobertura (*Control M*) y sin cobertura, de mejillines (*Tratamiento M*); y en plataformas con cobertura de *Ulva* (*Control U*) y sin cobertura de *Ulva* (*Tratamiento U*). El experimento se realizó en Copacabana durante un período de exposición al aire de 3 h. Cada curva representa los datos registrados cada 15 segundos por registradores de temperatura.

### Contenido de humedad del sustrato

El porcentaje de humedad de las rocas tras unas pocas horas de exposición aérea fue mayor en las rocas con cobertura de mejillín que en las rocas donde se removió la cubierta experimentalmente. Del mismo modo, el contenido porcentual de humedad fue mayor en las rocas con cobertura de *Ulva* que en las rocas donde esta fue removida (Figura 2.9.; Tabla 2.2.).

**TABLA 2. 2.** | Análisis de devianza para un modelo de regresión Beta que relaciona el contenido de humedad de la roca con el tratamiento (con cobertura y sin cobertura) y con la especie dominante (mejillín y alga) en Copacabana.

<b>Variable respuesta Variable explicativa</b>	<b>gl</b>	<b>X<sup>2</sup></b>	<b>p</b>
Tratamiento	1	8,51	<0,01*
Especie dominante	1	0,03	0,85
Tratamiento x Especie	1	0,01	0,91



**FIGURA 2. 9.** | Contenido de humedad (masa de agua como porcentaje de la masa de la muestra) en plataformas con cobertura de mejillín (*Control M*) y sin cobertura (*Tratamiento M*); y en plataformas con cobertura de *Ulva* (*Control U*) y sin cobertura (*Tratamiento U*). El experimento se realizó en Copacabana. Las líneas verticales sobre las barras indican 1 DE. Las diferencias fueron estadísticamente significativas en ambos casos ( $p < 0.05$ ).

## 2.4. DISCUSIÓN

Los resultados observados en este capítulo ilustran que la cubierta de *Ulva* tiene un claro efecto bioprotector al modular los regímenes de temperatura y desecación, y reducir los impactos del flujo de agua y la abrasión, lo que es análogo al efecto bioprotector de los mejillines. Específicamente, se encontró que la cubierta biótica de *Ulva*, (a) modera múltiples agentes de meteorización subaérea, tales como variaciones de temperatura y humedad y (b) modula las fuerzas hidrodinámicas y de abrasión que actúan sobre la superficie de la plataforma y contribuyen a la erosión a través de sus impactos mecánicos y/o mediante la eliminación de material previamente meteorizado. Además, se ilustró por primera vez el rol bioprotector de *Ulva* experimentalmente en el campo. Por lo tanto, se infiere que el reemplazo de la cubierta de mejillines por la cubierta de *Ulva*, mantiene la modulación de los regímenes de meteorización y la erosión por la acción del oleaje, en plataformas cohesivas intermareales. Los resultados observados para la cubierta de mejillines en este Capítulo, son consistentes en magnitud y dirección con los datos observados en el Capítulo 1.

Al igual que otros organismos sésiles intermareales (como macroalgas, cirripedios y mejillones, por ejemplo, Coombes et al., 2013, 2017 y Gowell et al., 2015), en este estudio se observó que *Ulva* tiene un potencial bioprotector al moderar distintas fuentes de meteorización. La cubierta biótica de *Ulva*, protegió a la roca de la exposición a la temperatura extrema y los rayos del sol. En este estudio, la modulación de las altas temperaturas puede atribuirse al sombreado del sustrato por parte de las algas. La sombra producida por *Ulva*, también puede reducir el flujo de calor y la evaporación, como en los mejillines, lo cual puede limitar la eficiencia de la descomposición mecánica de la roca y, por lo tanto,

puede constituir una bioprotección de la superficie (Camuffo, 1995; Carter y Viles, 2005; Sternberg et al., 2011). Este efecto amortiguador se observó en otros estudios en algas (por ejemplo, Coombes et al, 2013), en el cual la temperatura fue 70% menor bajo las cubiertas de algas, durante los períodos de marea baja. Otra causa posible de la modulación de la temperatura puede deberse al aumento del enfriamiento por evaporación debido al agua retenida en las algas. Además, las rocas con remoción de *Ulva* reflejaron ciclos definidos de calentamiento y enfriamiento, que se atribuyen a las interrupciones de la insolación por el paso de nubes y a las ráfagas de viento (Coombes, 2011; Pappalardo y D'Olivo, 2019). Esas fluctuaciones fueron amortiguadas en las rocas con cubiertas bióticas. Además, las fuerzas hidrodinámicas y abrasivas se redujeron en presencia de *Ulva*. No existen trabajos previos que estudien el efecto de la cubierta de algas sobre el flujo de agua en las escalas consideradas en este estudio. Por lo tanto, estos resultados, proporcionan un apoyo inicial respecto al rol de las algas, como reductor del flujo de agua y abrasión.

El mayor contenido de humedad en las rocas con cobertura de *Ulva* indica que su cubierta reduce las tasas de desecación del sustrato, al menos durante los períodos calurosos de exposición a las mareas (Figura 2.10.). Las observaciones de campo muestran que la roca desnuda se seca más rápido que la roca cubierta, además de observar la presencia de sedimento húmedo y de color más oscuro. En algunos trabajos previos, como por ejemplo Jayakumar et al, 2010 observan que la humedad debajo de la cubierta de algas es entre un 20 y 30% mayor que en las superficies desnudas. Estos resultados son de particular importancia para los intermareales compuestos de roca de sedimento consolidado, que están sujetos a hinchamientos y encogimientos repetidos en

respuesta a los ciclos de humedad-secado (Stephenson y Kirk, 2001; Kanyaya y Trenhaile, 2005; Trenhaile, 2006; Porter y Trenhaile, 2007; Doostmohammadi et al., 2009; Porter et al., 2010; Zhang et al., 2010).



**FIGURA 2.10.** | Sedimento húmedo y de color oscuro en el sustrato que se encuentra por debajo de **A)** la cobertura de *Ulva* y **B)** de la cobertura de mejillines.

Si bien el mejillín y *Ulva* son especies que dan lugar a coberturas bióticas muy distintas en cuanto a sus propiedades físicas, en este Capítulo (y en el Capítulo 1) se observó que ambos tienen un efecto bioprotector en las plataformas a las cuales están adheridos. A pesar de las diferencias físicas/estructurales de la cubierta, ambos incrementan la rugosidad de la superficie rocosa (lo cual reduce la velocidad del flujo de agua y la abrasión), aíslan la roca de la radiación solar directa (reduce los máximos de temperatura y las variaciones de temperatura) y retienen agua en sus tejidos, así como en el espacio intersticial (reducen desecación, posiblemente contribuye a reducir temperatura mediante enfriamiento evaporativo). Todas esas similitudes podrían explicar su rol comparable como organismos bioprotectores.

Por otro lado, el reemplazo de los mejillines por *Ulva* podría tener distintas implicancias geomorfológicas, en función de lo discutido anteriormente y en cuestiones no evaluadas en este trabajo. Por ejemplo, el tiempo de recolonización en una superficie, es distinto para ambas especies. *Ulva* se reproduce rápidamente y tiene una tasa de recuperabilidad muy alta (Kitching y Thain, 1983), sus talos crecen en unas pocas semanas (Budd, y Pizzola, 2008), mientras que los mejillines tardan entre 6-12 meses en recolonizar un área pequeña (15 x 15 cm<sup>2</sup>; ver Soria et al., 2023). Por lo tanto, se infiere que tardarían más en recolonizar un sitio de área similar al estudiado en este capítulo. Esto es importante, ya que tanto mejillines como *Ulva* son susceptibles a mortalidad por calor extremo. No obstante, al recuperarse más rápido *Ulva*, que los mejillines, el tiempo que la superficie rocosa estaría expuesta y desprotegida, podría ser menor. Otro aspecto, es el caso de la meteorización por cristalización de la sal dentro de los poros de la roca que ocurre en las plataformas

intermareales. En este trabajo se observó que las rocas cubiertas por mejillines reducen la cristalización de la sal en la capa superior de los bancos. En el caso de *Ulva*, que crece donde hay influjos de agua dulce, se infiere que el proceso de meteorización por cristalización de la sal sea menor.

Por lo tanto, se podría inferir que los efectos bioprotectores sobre las plataformas costeras cohesivas, se mantienen, aun en zonas donde hay entradas de agua dulce, donde los mejillines son reemplazados por el alga *U. intestinalis*. Y no tendría impactos importantes sobre las plataformas. Explorar estos efectos son cada vez más importantes ya que se espera un incremento en las tasas de erosión en las plataformas costeras, dada la aceleración del aumento del nivel del mar (Church y White, 2006) y el aumento de la frecuencia e intensidad de las tormentas en las zonas costeras (Easterling et al., 2000, Bender et al. 2010). Además de los efectos estabilizadores sobre las plataformas costeras cohesivas, los mejillines y *Ulva* también pueden tener impactos estabilizadores indirectos en los acantilados que se encuentran por detrás. En consecuencia, el papel protector de las plataformas disminuye gradualmente a medida que van decayendo progresivamente por la meteorización y la erosión (Trenhaile, 2002). De ello se deduce que, al estabilizar las plataformas estudiadas, los mejillines y el alga *U. intestinalis*, que ocupan las elevaciones intermareales medias y persisten durante todo el año, ayudan a mantener la función protectora de estas plataformas con respecto al embate de las olas y la erosión de los acantilados.

**CAPÍTULO 3: COMUNIDADES ASOCIADAS A LA CUBIERTA DE MEJILLINES Y AL ALGA *Ulva intestinalis* EN PLATAFORMAS DE SEDIMENTO CONSOLIDADO AFECTADAS POR DESCARGAS DE AGUA DULCE**

## RESUMEN

Las descargas de agua dulce en áreas rocosas intermareales pueden deberse a causas naturales o antropogénicas y suelen afectar a las comunidades biológicas. Las elevaciones medias a altas de las plataformas intermareales rocosas de la provincia de Buenos Aires, están dominadas por el mejillín *Brachidontes rodriguezii*, excepto en áreas con descarga de agua dulce, donde el alga *Ulva intestinalis* se vuelve dominante. Ambas especies, pueden ser considerados especies fundadoras en estos ambientes ya que establecen dominancia y generan un hábitat físico que determina la riqueza y abundancia de otras especies. No obstante, se desconoce en qué medida difieren las comunidades asociadas a estas especies fundadoras, ni hasta qué punto las diferencias entre estas comunidades podrían atribuirse a diferencias en el hábitat físico generado por ambas especies o a diferencias en salinidad. En este capítulo se compararon las comunidades asociadas a los lechos de mejillín y a la cobertura de *U. intestinalis* en dos plataformas intermareales características de la costa bonaerense afectadas por descargas de agua dulce. El ensamble de invertebrados difirió entre las áreas dominadas por mejillines y aquellas cubiertas por *U. intestinalis*. El ensamble asociado a los mejillines presentó un mayor número de especies, mayor abundancia de organismos y mayor cantidad de sedimento asociado, respecto a la comunidad asociada a *U. intestinalis*. El ensamble asociado a *U. intestinalis* se caracterizó por la presencia de mejillines de tamaño pequeño y estadios larvales de insectos, tratándose en todos los casos de especies tolerantes a fluctuaciones en la salinidad que usarían este hábitat de manera temporal. Esto sugiere (1) que las diferencias en los ensamblajes asociados a uno y otro hábitat no están dadas exclusivamente por

las diferencias en la salinidad, sino que intervienen también las diferencias físicas entre sus especies fundadoras y, (2) que las descargas de agua dulce pueden llevar a un marcado empobrecimiento de la biodiversidad en los ambientes rocosos intermareales de esta región.

### 3.1. INTRODUCCIÓN

Los aportes de agua dulce a las áreas rocosas intermareales son frecuentes y afectan a sus comunidades biológicas (Félix et al., 2015). Estas áreas pueden recibir descargas de agua dulce desde ríos, arroyos y acuíferos, o a partir del escurrimiento superficial y los desagües provenientes de áreas urbanas aledañas y edificaciones costeras (Branch et al., 1990, Wong et al., 2012, Isla et al., 2018, Londoño-Londoño et al., 2022). Debido al aumento de las poblaciones urbanas costeras, es esperable que en las próximas décadas estas descargas de agua dulce aumenten en cuanto a su volumen y distribución espacial (Kløve et al., 2014; Stigter et al., 2014). Estas descargas reducen localmente la salinidad y, a menudo, son fuentes importantes de nitrógeno, fósforo y sedimentos (Martin et al., 2001). Dado que la salinidad es una de las principales influencias ambientales sobre la distribución y abundancia de las especies, los cambios provocados por la descarga de agua dulce pueden tener efectos importantes en las comunidades asociadas a las plataformas intermareales rocosas. Por ejemplo, es habitual que *Ulva intestinalis* y otras algas verdes proliferen en áreas intermareales afectadas por descargas de agua dulce (Por ejemplo, Branch et al., 1990, Wong et al., 2012; Budd y Pizzola, 2008).

Las elevaciones medias a altas de las plataformas intermareales rocosas de la provincia de Buenos Aires (36-40°S), se encuentran habitualmente cubiertas por densos y extensos bancos del mejillín *Brachidontes rodriguezii*, Este bivalvo ocupa hasta el 90% de la superficie en el nivel medio de estos ambientes (Penchaszadeh et al., 2007) excepto en sitios con descarga de agua dulce, donde el alga *Ulva intestinalis* (anteriormente *Enteromorpha intestinalis*; ver Hayden et al., 2003) se vuelve dominante. *Ulva intestinalis* (de ahora en más

*Ulva*) presenta las altas tasas de crecimiento y reproducción y puede colonizar rápidamente espacios recién creados en distintos tipos de sustrato (rocas, gravas, sedimentos finos) y alturas del intermareal, y bajo distintas salinidades y grado de exposición a olas (Vermaat y Sand-Jensen, 1987). Mas allá de los impactos directos de los cambios en salinidad, la presencia de *Ulva* en vez de mejillines en zonas con descarga de agua dulce podría tener consecuencias importantes sobre la comunidad intermareal. No obstante, se desconoce en qué medida difieren las comunidades asociadas a estas especies fundadoras, ni hasta qué punto las diferencias entre estas comunidades podrían atribuirse a diferencias en el hábitat físico generado por ambas especies o, simplemente, a diferencias en salinidad.

Los mejillones y las algas son considerados *especies fundadoras* en el ambiente intermareal (Gutiérrez et al. 2003, 2011, 2020, Olafsson, 2016) debido a que suelen dominar la ocupación de espacio modificando sustancialmente la estructura tridimensional del ambiente y determinando la diversidad de otros organismos principalmente mediante interacciones no tróficas (ver Dayton, 1971; Ellison et al., 2005; Ellison, 2019). Por caso, es bien sabido que estos organismos reducen las velocidades de flujo, el transporte de sedimentos, y las fluctuaciones de temperatura y humedad en la superficie de la roca (Por ej., Bertness et al., 1999, Carrington et al., 2008, Silliman et al., 2011, Bagur et al. 2016). Si bien los efectos de la ingeniería ecosistémica por mejillones y algas sobre la biodiversidad intermareal son bien conocidos (por ejemplo, Gutiérrez et al. 2003, 2011, Borthagaray y Carranza 2007, Silliman, et al. 2011, Bagur et al. 2016), no hay estudios previos que estudien el reemplazo de mejillines por *Ulva*, ni sus posibles consecuencias sobre la biodiversidad. Considerando las

diferentes estructuras físicas de los hábitats generados por una y otra especie, es de esperar que estos difieran en cuanto a su función como sustrato para otros organismos sésiles, como áreas de retención de sedimentos, y como refugio ante el estrés físico (Por ej., desecación, corrientes) y los depredadores (ver Gutiérrez et al., 2003). Por lo tanto, las diferencias estructurales entre ambos hábitats podrían traducirse en diferencias en la composición de sus comunidades.

Evaluar los posibles cambios en la composición de las comunidades de invertebrados asociadas a *Ulva* en comparación con los asociados a los mejillines es importante en un contexto de creciente urbanización, donde se espera que aumenten las afluencias de agua dulce en la costa y, en consecuencia, la proporción de plataformas cubiertas por *Ulva*. En este capítulo se investigaron las consecuencias del reemplazo de la cubierta de mejillín por *Ulva* en la biodiversidad en las plataformas intermareales de limos consolidados características de la costa bonaerense. Específicamente, se estudió la comunidad de invertebrados asociada a la cubierta de *Ulva* y asociada a la cubierta de mejillines. Se espera que que la densidad y diversidad de invertebrados, y la cantidad de sedimento asociado difiera en la cubierta de *Ulva* con respecto a la cubierta de mejillines.

## 3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en plataformas intermareales de limo consolidado en Los Acantilados y Copacabana; el 9 y 10 de noviembre del 2021. (ver Área de Estudio General). En ambos casos se trata de plataformas recortadas por canales y subdivididas en bancos de roca de tamaño variable (generalmente menores a 6 m<sup>2</sup> de area; ver Figuras 3.1. y Área de Estudio General). Los muestreos se realizaron en bancos de roca con cobertura de *Ulva* o de mejillines cercanos entre si (ver, por ejemplo, Figura 3.1.; ver Área de Estudio General). En Copacabana, *Ulva* se encuentra en el sector de plataforma y bancos de roca lindantes a la desembocadura del Arroyo Las Brusquitas. En Los Acantilados, *Ulva* se encuentra en un sector de la plataforma en el cual aguas subterráneas provenientes del acuífero de Mar del Plata descargan desde el acantilado (ver Isla et al., 2018).



**FIGURA 3. 1.** | Muestreo en plataformas intermareales de limos consolidados de la costa bonaerense **A.** Plataforma cubierta por *Ulva* **B.** Plataforma cubierta por *Ulva*, una vez sacada la muestra con un cilindro de 10 cm de diámetro. La línea punteada blanca indica el contorno de la superficie raspada. **C.** Plataformas cubiertas por mejillines. **D.** Muestra de mejillines tomada con un cilindro de 10 cm de diámetro y espátula.

## *Caracterización de la comunidad de invertebrados asociada*

En cada sitio se recolectaron 10 muestras de la cubierta de *Ulva* y 10 muestras de la cubierta de mejillines (Figura 3.1.), en superficies horizontales del intermareal medio. Dichas muestras se tomaron en zonas donde la cobertura era exclusivamente de mejillines o de *Ulva* y la cubierta de dicha especie cubría prácticamente toda la superficie. Para esto se utilizó un cilindro plástico (10 cm de diámetro) que fue enterrado en la matriz de mejillines o algas hasta su contacto con el sustrato, y se recogió todo el contenido con espátulas. Las muestras se almacenaron en alcohol 96 % y se trasladaron al Laboratorio de Ecosistemas Costeros y Malacología (MACN-CONICET) donde fueron tamizadas en una malla de 500  $\mu\text{m}$  para obtener los macroinvertebrados. Los organismos fueron separados y cuantificados utilizando un microscopio estereoscópico. El sedimento asociado a la matriz de mejillines y de *Ulva* fue colectado, secado en estufa (60°C) durante 48 hs y pesado con una balanza (precisión = 0,001 g). Para separar las partículas de sedimento de los invertebrados, las muestras fueron tamizadas sucesivamente en mallas de 62 y 500  $\mu\text{m}$ . La contribución de partículas menores a 62  $\mu\text{m}$  (limos y arcillas) al peso total de sedimentos en las muestras se asumió como despreciable por tratarse de un ambiente de alta energía.

### **Análisis de datos**

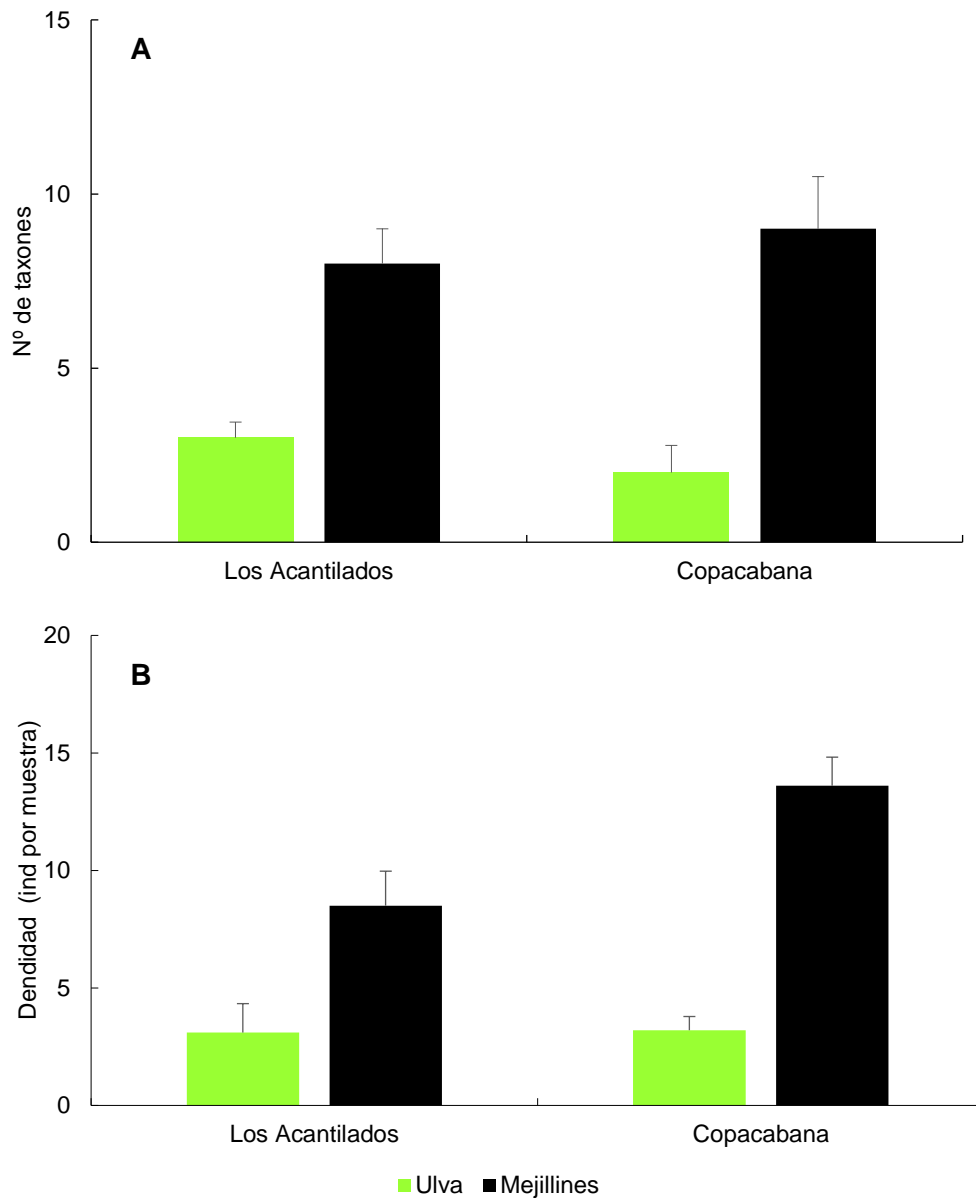
Se llevó a cabo un ANOVA de dos factores para evaluar diferencias en el número de taxones, el número total de individuos y el peso seco de sedimento entre áreas cubiertas por mejillines y a *Ulva*, y entre los dos sitios. Se utilizó un

análisis multivariado basado en permutaciones (PERMANOVA; Anderson 2001) para determinar si la abundancia y composición de especies varía entre mejillines y *Ulva* y entre ambos sitios. Este último análisis fue complementado con un escalamiento, multidimensional no métrico (nMDS o *non-metric multidimensional scaling*, McCune y Mefford, 1999) que permite visualizar el grado de similitud entre las muestras en el espacio multivariado. Además, se realizó un análisis de similitud (SIMPER, Clarke, 1993) para determinar qué especies son las que más contribuyen en las diferencias entre sustratos con cobertura de mejillines y de *Ulva*.

## 2.3. RESULTADOS

El número promedio de taxones y la densidad de invertebrados totales fue mayor en los ensambles asociados a las cubiertas de mejillines, respecto a los asociados a la cubierta de *Ulva*. (Figura 3.2. y Tabla 3.1.). La composición de los ensambles de invertebrados difirió entre las áreas cubiertas por mejillines y por *Ulva* en ambos sitios (Tabla 3.2.). En concordancia con esto, el nMDS indica que dentro cada sitio las muestras de áreas cubiertas por mejillines y las de áreas cubiertas por *Ulva* forman dos grupos bien diferenciados (Figura 3.3.). En Copacabana, se encontraron 11 taxones asociados al mejillín y 2 especies asociadas a *Ulva* (Tabla 3.3). En Los Acantilados, se encontraron 9 taxones asociados al mejillín y 3 taxones asociados a *Ulva*. Entre los invertebrados asociados al mejillín se encontraron poliquetos (*Syllis prolixa*, *Syllis gracilis*, *Boccardia* sp., *Terebellidae* sp.), anfípodos (*Apohyale grandicornis* y *Caprella dilatata*) isópodos (*Sphaeroma serratum*), cirripedios (*Balanus glandula*), nemertinos y moluscos (bivalvos y gasterópodos). Dentro de los organismos más abundantes se encontró la lapa *Siphonaria lessonii* y el anfípodo *Apohyale grandicornis*. Asociado a *Ulva* en cambio, se encontraron larvas de quironómidos (los más abundantes) e insectos. Además, se observó la presencia de mejillines de largo menor a 0,5 mm en los ensambles asociados a *Ulva* en ambos sitios.

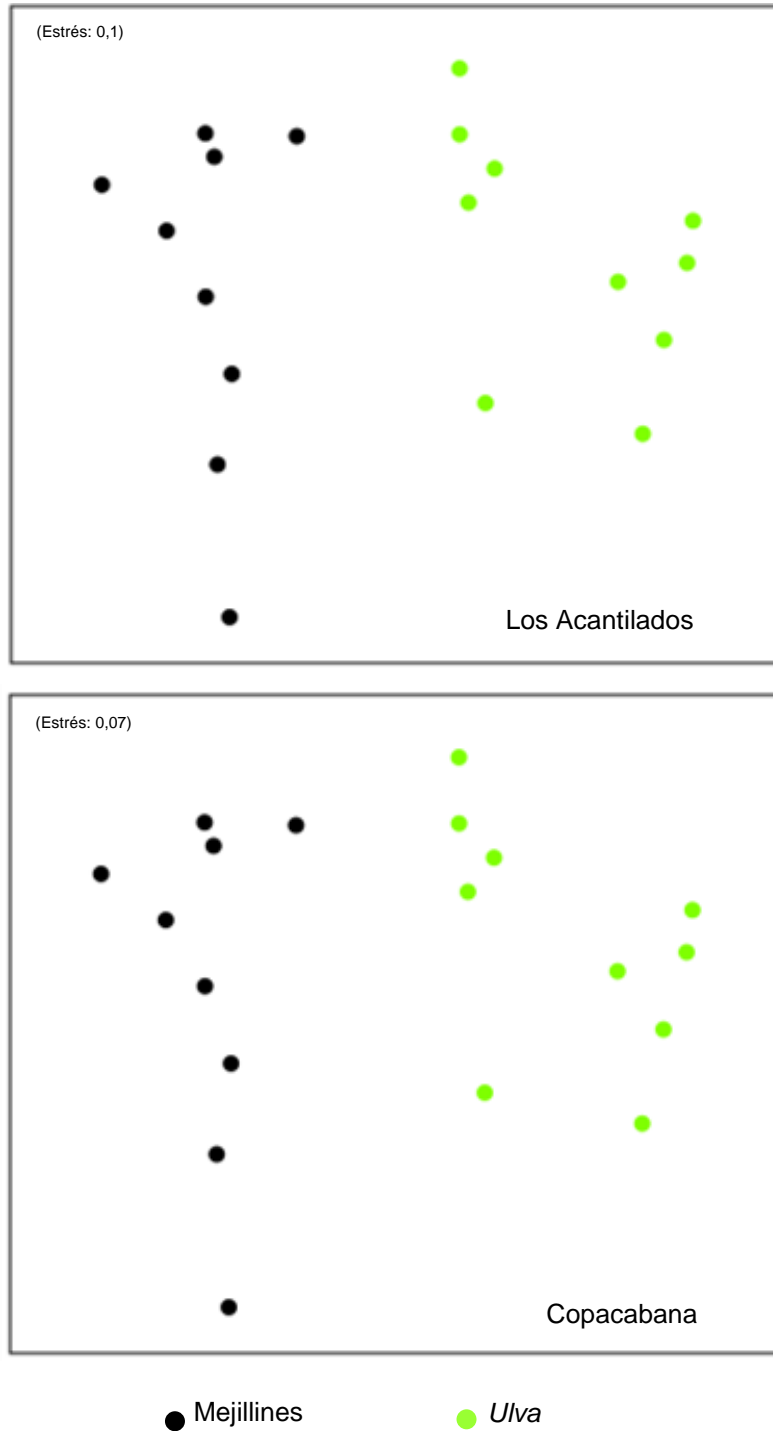
La lapa *Siphonaria lessonii*, las larvas de quironómidos y el anfípodo *Apohyale grandicornis* fueron los taxones que contribuyeron en mayor medida a las diferencias entre áreas cubiertas por *Ulva* y mejillín en ambos sitios (83,61 y 78,48%, respectivamente; Tabla 3.3.).



**FIGURA 3. 2.** | **A.** Número promedio de taxones **B** y densidad promedio de invertebrados **B.** asociados a la cobertura de *Ulva* y a la cobertura de mejillines, en Los Acantilados y en Copacabana. Las diferencias son estadísticamente significativas entre mejillines y *Ulva* en ambos sitios tanto en número de taxones como en densidad total de taxones. Las barras verticales indican 1 ES.

**TABLA 3.1.** | Resultados del ANOVA de dos factores que evalúa los efectos de la Especie Fundadora (mejillines vs. *Ulva*) y el Sitio (Los Acantilados vs. Copacabana) sobre el número de taxones y la densidad de invertebrados totales. Los asteriscos indican diferencias significativas.

	<b>gl</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<b>Nº de taxones</b>				
<i>Especie Fundadora</i>	1	9310,12	24,80	< 0,01 *
<i>Sitio</i>	1	88,13	3,59	0,06
<i>Interacción</i>	1	95,70	4,19	0,40
<b>Densidad de Invertebrados</b>				
<i>Especie Fundadora</i>	1	2615,19	54,38	< 0,01 *
<i>Sitio</i>	1	47,18	4,84	< 0,01 *
<i>Interacción</i>	1	33,15	1,55	0,13



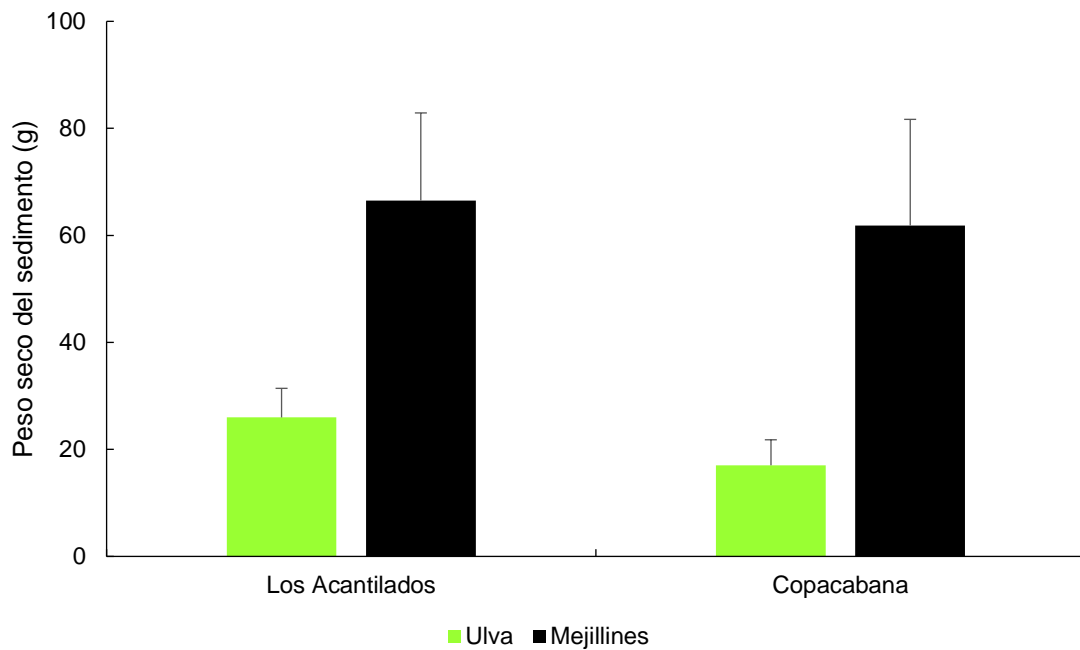
**FIGURA 3.3.** | Escalamiento multidimensional de ordenación no métrica (nMDS) de la composición de especies de invertebrados en áreas con cobertura de mejillines y con cobertura de *Ulva* en cada uno de los sitios (Los Acantilados y Copacabana). Se utilizó el índice de Bray Curtis como medida de disimilaridad.

**TABLA 3. 2.** | Resultados del PERMANOVA de dos-vías en base a las disimilitudes de Bray-Curtis comparando la composición de invertebrados entre Especies Fundadoras (mejillines vs. *Ulva*) y los dos Sitios (Copacabana y Los Acantilados).

	<b>gl</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<i>Sitio</i>	1	55,22	31,43	0,03*
<i>Especie Fundadora</i>	1	328,52	19,84	<0,01*
<i>Interacción</i>	1	36,92	21,02	0,10
Residual	36	17,57		
Total	39			

**TABLA 3.3.** | Abundancia media (por muestra) de los taxones en áreas cubiertas por *Ulva* (**Ulva**) y mejillines (**Mej**) en cada sitio (Los Acantilados y Copacabana) y resultados de SIMPER indicando la contribución porcentual de cada especie a la disimilitud entre hábitats.

Categoría sistemática	Densidad		Contrib (%)	Acumul (%)	
	<b>Ulva</b>	<b>Mej</b>			
<b>Los Acantilados</b>					
<i>Siphonaria lessonii</i>	Mollusca gastropoda	0	5,9	52,88	52,88
Larva Chironomidae	Insecta Diptera	2,8	0,2	19,96	72,84
<i>Apohyale grandicornis</i>	Crustacea Amphipoda	0	1,2	10,77	83,61
<i>Perinereis</i> sp.	Annelida Polychaeta	0	0,4	6,05	89,66
<i>Balanus glandula</i>	Crustacea Decapoda	0	0,4	3,75	93,41
<i>Caprella dilatata</i>	Crustacea Amphipoda	0,1	0,2	3,08	96,48
Staphylinidae indet	Insecta Diptera	0,1	0	1,02	97,56
<i>Boccardia</i> sp.	Annelida Polychaeta	0	0,1	1,01	98,57
Terebellidae indet	Annelida Polychaeta	0	0,1	0,71	99,28
<i>Syllis prolixa</i>	Annelida Polychaeta	0	0,1	0,71	100
<b>Copacabana</b>					
<i>Siphonaria lessonii</i>	Mollusca gastropoda	0	5,1	43,03	43,03
Larva Chironomidae sp.	Insecta Diptera	3	3,7	28,78	71,81
<i>Apohyale grandicornis</i>	Crustacea Amphipoda	0	0,8	6,67	78,48
<i>Balanus glandula</i>	Crustacea Decapoda	0	0,5	4,02	82,50
<i>Syllis prolixa</i>	Annelida Polychaeta	0	0,4	3,76	86,26
<i>Boccardia</i> sp.	Annelida Polychaeta	0	0,4	2,69	88,95
Nemertea	Nemertea	0	0,3	2,61	91,56
Melitidae	Crustacea Amphipoda	0	0,2	2,09	93,65
<i>Perinereis</i> sp.	Annelida Polychaeta	0	0,2	1,84	95,49
Staphylinidae indet	Insecta Diptera	0,2	0	1,79	97,28
<i>Syllis gracilis</i>	Annelida Polychaeta	0	0,2	1,62	98,91
<i>Sphaeroma serratum</i>	Crustacea Isopoda	0	0,1	1,093	100



**FIGURA 3. 4.** | Peso seco del sedimento asociado a *Ulva* y a mejillines en los dos sitios (Los Acantilados y Copacabana). Las líneas verticales sobre las barras indican 1 ES. Las diferencias son estadísticamente significativas entre mejillines y *Ulva* en ambos sitios.

**TABLA 3.4.** | Resultados del ANOVA de dos factores que evalúa el efecto de la Especie Fundadora (mejillines vs. *Ulva*) y el Sitio (Los Acantilados vs. Copacabana) sobre el peso seco de sedimento en las muestras. Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas.

	gl	CM	F	p
<i>Especie Fundadora</i>	1	18503,76	10,35	<0,01*
<i>Sitio</i>	1	418,09	0.23	0.63
<i>Interacción</i>	1	31,79	0.02	0.89

Se encontró mayor cantidad de sedimento asociado a mejillines que a *Ulva* en los dos sitios (Figura 3.4., Tabla 3.4.). No se observaron diferencias en el peso de sedimento entre ambos sitios.

### 3.4. DISCUSIÓN

Los resultados indican que las comunidades asociadas a *Ulva intestinalis* en zonas intermareales con descarga de agua dulce difieren notablemente de las que se encuentran asociadas a los bancos de mejillín típicos de la zona media de ambientes rocosos intermareales de la región. La mayor parte de los taxones de invertebrados asociados a los bancos de mejillín no fue hallada en las áreas cubiertas por *Ulva*. Las únicas excepciones son el anfípodo, *Caprella dilatata*; y las larvas de Chironomidae. *Caprella dilatata* es una especie con poca capacidad natatoria pero que habitualmente se dispersa pasivamente amarrada a objetos flotantes (Por ej., talos de algas desprendidos) y cuya presencia en uno y otro hábitat podría ser transitoria y responder a procesos estocásticos (ver Cabezas et al., 2013, Nuñez Velazquez et al., 2017). Por su parte, cualquier especulación respecto a las causas presencia de larvas de Chironomidae en ambos hábitats sería aventurada ya que, al momento, no es posible afirmar que se trate de una o varias especies.

La ausencia de demás especies características del mejillinar en zonas con descarga de agua dulce cubiertas por *Ulva* no puede atribuirse de forma directa a las diferencias en el régimen de salinidad entre ambos hábitats. De hecho, existen evidencias de que buena parte de estas especies es capaz de tolerar períodos variables de exposición a bajas salinidades (Por ej., *Balanus glandula*; Bergen, 1968; *Sphaeroma serratum*, Charmantier y Charmantier-Daures, 1994) o incluso habitar ambientes estuariales (Por ej., *Siphonaria lessonii*, Gutiérrez y Iribarne, 1999; *Apohyale grandicornis*, MacKay y Cyrus, 2001; *Syllis gracilis*, Tavares Cutrim et al., 2018). Esto sugiere que la ausencia de algunas de estas especies podría deberse a las diferencias físicas entre las especies fundadoras

de ambos tipos de ambientes, y a sus impactos sobre las condiciones abióticas y los recursos disponibles para otros organismos.

Tanto los mejillines como *Ulva* son especies fundadoras que incrementan la complejidad estructural de la superficie rocosa, atrapando sedimentos y generando un ambiente intersticial protegido de los depredadores y de distintas fuentes de estrés físico (Por ej., desecación, corrientes; Gutiérrez et al., 2022). No obstante, esto no implica que sean hábitats de calidad equivalente para otras especies. El caso más obvio en este sentido es el de *B. glandula*; especie sésil que encuentra una superficie para su amarre usa las conchillas de mejillín pero no en los talos filamentosos y los sedimentos que cubren las áreas dominadas por *Ulva*. De modo similar, la lapa *S. lessonii* encuentra en las conchillas de mejillín superficies adecuadas para la adhesión y la herbivoría, pero podría verse excluida de las áreas cubiertas por *Ulva* debido a la acumulación de sedimentos sobre la superficie rocosa, tal como lo observaron Branch et al. (1990) para el caso de *Siphonaria aspera*.

Otro atributo del hábitat que difiere entre las áreas cubiertas por mejillín y por *Ulva* es la acumulación de sedimentos. Si bien esta es menor en el caso de áreas cubiertas por *Ulva*, esta diferencia en sí misma no parece suficiente para explicar la ausencia de poliquetos y otra infauna a excepción de larvas de Chironomidae. De hecho, es habitual observar mayor número de especies infaunales en muestras de mejillín con contenido de sedimento semejante al de las muestras de *Ulva* de este estudio (Por ej., Soria et al., 2022). Por otro lado, la escasez de infauna en las áreas cubiertas por *Ulva* tampoco puede atribuirse a la inestabilidad del sedimento ya que el mismo forma una capa continua y bien definida bajo el dosel de algas (i.e., en concordancia con el conocido rol de estas

algas en el entrapamiento y estabilización de sedimento; ver Romano et al. 2003, Volkenborn et al., 2009, Venier et al., 2012). En este sentido, la menor diversidad de infauna en áreas cubiertas por *Ulva* podría deberse a otras diferencias en las características del ambiente abiótico tales como una mayor desecación en estas áreas (Ver Capítulo 2) o niveles de salinidad por debajo del umbral mínimo de tolerancia de las especies en cuestión.

En las áreas con descarga de agua dulce y cobertura de *Ulva* se encontraron solo unos pocos taxones. A excepción de *Caprella dilatata* (Guerra-García et al., 2015), los taxones restantes son conocidos por su potencial de tolerar bajas salinidades en mayor o menor medida. Las larvas de Chironomidae son habituales en áreas de salinidad variable como en estuarios (por ejemplo, Menzie et al., 1978). Los escarabajos de la familia Staphylinidae incluyen representantes que habitan la zona intermareal, así como las márgenes de los arroyos y estuarios (Legner, 1976). Por otro lado, si bien los mejillines son una especie típica de la zona rocosa intermareal en la costa marina, se los suele encontrar en la zona mixohalina de estuarios usando conchillas u ostras como fuentes de sustrato duro (Gutiérrez e Iribarne, 1999, Escapa et al., 2004). Asimismo, en todos estos casos parece tratarse de especies que usan el hábitat de forma temporaria. Los insectos de la familia Chironomidae son organismos voladores en su etapa adulta (Menzie et al., 1978). Los escarabajos de la familia Staphylinidae solo usan la zona intermareal para alimentarse (Legner, 1976). Por su parte, los mejillines encontrados fueron de pequeño tamaño (< 5 mm) lo que indica que se trata de juveniles (ver Torroglosa, 2015) que posiblemente no alcancen la etapa adulta en este ambiente, ya sea debido a mortalidad o dispersión durante el asentamiento secundario (ver Liuzzi et al., 2008).

En sumatoria, los resultados de este capítulo indican que las descargas de agua dulce reducen drásticamente la biodiversidad de invertebrados en los ambientes rocosos intermareales. En un contexto de aumento de la población humana en las costas, acompañado de creciente urbanización costera y desarrollo de infraestructura, es de esperar que se multipliquen los desagües y superficies impermeables que drenen sus aguas en la zona intermareal. En este sentido, es de esperar que los ambientes intermareales dominados por *Ulva* se vuelvan cada vez más comunes en detrimento de las áreas dominadas por mejillín y con el consiguiente empobrecimiento de la biodiversidad a nivel regional. Queda por evaluar hasta qué punto los resultados obtenidos aquí a escala local y de dos fuentes de agua dulce de origen natural son extrapolables a otros sitios y a fuentes de agua dulce de origen antrópico donde los regímenes de salinidad y los materiales en solución (Por ej., nutrientes, contaminantes) pueden diferir. Este, sin duda, deberá ser el foco de estudios futuros. En principio, este estudio es el primero en evaluar el impacto de la descarga de agua dulce en áreas intermareales de la costa argentina y sirve de alerta respecto a posibles impactos negativos de la actividad humana que hoy no son concebidos como perjudiciales para su biodiversidad.

**CAPÍTULO 4: EFECTO DE DISTURBIOS DE DISTINTO ORIGEN SOBRE LA EROSION Y LA COLONIZACIÓN DE ORGANISMOS EN PLATAFORMAS DE SEDIMENTO CONSOLIDADO**

## RESUMEN

Las plataformas rocosas intermareales se caracterizan frecuentemente por la presencia de una o pocas especies sésiles que dominan la comunidad biológica en cobertura y biomasa (“especies fundadoras”). Estas determinan la diversidad de especies de estos ambientes, principalmente a través de interacciones no-tróficas. Los mejillones son especies fundadoras típicas de ambientes intermareales rocosos. Las plataformas rocosas intermareales de la costa bonaerense se encuentran cubiertas por bancos de mejillín, *Brachidontes rodriguezii*. La cobertura de estos bancos es habitualmente discontinua debido la presencia de parches de roca expuesta. Estos parches son, con frecuencia, resultado de desprendimientos y/o mortalidad localizados debidos a la acción del oleaje, las temperaturas extremas, o el pisoteo resultante del tránsito humano. En este capítulo se compararon la tasa de erosión y la recolonización de superficies de roca expuesta como resultado de desprendimiento/mortalidad de mejillines y la fractura de la plataforma. Tras experimentos de campo se generaron superficies expuestas de dos maneras (1) realizando una fractura intencional de la roca de modo de generar una superficie vertical expuesta por fractura; (2) removiendo la capa de mejillines a fines de simular una superficie expuesta por desprendimiento y/o mortalidad de mejillines. Ambas superficies se compararon con perfiles cubiertos de mejillines. Se observó que la remoción de mejillines, sea por desprendimiento/mortalidad de mejillines o por fractura de la plataforma, condujo a un retroceso en el perfil vertical de la roca, a diferencia de la roca cubierta por mejillines. La mayor parte de la erosión en ambos tratamientos se dio durante los primeros dos meses del experimento. La rugosidad de la superficie fue mayor en las superficies generadas por fractura

que las generadas por desprendimiento/mortalidad, al inicio del experimento. La recolonización de especies varió entre los distintos tratamientos a lo largo del experimento. Los diferentes patrones de recolonización en superficies expuestas podrían atribuirse a la diferencia de rugosidad entre ambas superficies.

## 4.1. INTRODUCCIÓN

Las plataformas rocosas intermareales se caracterizan frecuentemente por la presencia de una o pocas especies sésiles que dominan la comunidad biológica en términos de cobertura y biomasa (por ejemplo, algas, mejillones, cirripedios, tunicados; ver Gutiérrez et al. 2022). Estas “especies fundadoras” (ver Ellison 2005, Clausing et al., 2023) contribuyen sustancialmente a la estructura tridimensional de la superficie rocosa y determinan la diversidad de especies de estos ambientes principalmente mediante interacciones no tróficas (o ingeniería ecosistémica, ver Jones et al. 1994; por ej., Castilla et al. 2004, Borthagaray y Carranze 2007, Watt y Scrosati, 2013). Asimismo, la cubierta que forman estas especies puede contribuir a la estabilidad de la plataforma subyacente al atenuar el impacto de distintas fuentes de meteorización y erosión (i.e., bioprotección, ver Carter y Viles 2005; Gowell et al., 2015; Coombes et al., 2013, 2017; Naylor y Coombes, 2015, Gonzalez, et al., 2021, Baxter et al., 2022). Por lo tanto, la pérdida de la cubierta de estas especies puede tener consecuencias tanto a nivel ecológico como geomorfológico.

Los mejillones son especies fundadoras típicas de ambientes intermareales rocosos en las distintas zonas templadas del planeta, donde pueden formar extensos bancos (Suchanek et al., 1985). En estos bancos, la cobertura de mejillones suele ser discontinua debido a la acción de depredadores o por el impacto de distintos disturbios físicos, que provocan desprendimiento y/o mortalidad localizados, con la consiguiente formación de parches de roca expuesta (ver Paine, 1976; Paine y Levin, 1981; Sousa, 1984; Mislán y Wetthey, 2015; Gutiérrez et al., 2023). Entre los disturbios físicos que llevan a la formación de parches de roca expuesta en bancos de mejillones se encuentran el

desprendimiento de organismos debido a las olas de tormentas y la mortalidad asociada a eventos de temperatura extrema (por ej., Paine y Levin, 1981; Mislan y Wethey, 2015; Gutiérrez et al., 2023). Por otro lado, existen impactos directos de la acción humana sobre la cobertura de mejillones en plataformas intermareales tales como su explotación comercial o recreativa, así como el pisoteo asociado a estas actividades o al uso recreativo de las plataformas intermareales (Brosnan et al., 1994, Micheli et al., 2016). Ante los actuales incrementos en la frecuencia y magnitud de eventos climáticos extremos y en el uso humano de las áreas costeras (Burak et al, 2004, Nazar Seidl et al., 2016, Zheng et al., 2022), se vuelve importante entender los efectos de la pérdida de cobertura de mejillones sobre la biodiversidad e integridad de las plataformas intermareales.

Las plataformas rocosas intermareales de la costa bonaerense frecuentemente se encuentran cubiertas por bancos de mejillín, *Brachidontes rodriguezii* (Penchaszadeh et al., 2007). Este mejillón relativamente pequeño (hasta 5,5 cm largo, mayoría de los individuos < 3 cm) alcanza altas densidades en el nivel medio de estas plataformas (hasta 2000 ind. dm<sup>-2</sup>) donde forma bancos extensos mayormente conformados por una sola una sola capa de individuos (Arribas et al., 2015, Gutiérrez et al., 2015). No obstante, la cobertura de estos bancos es habitualmente discontinua debido la presencia de parches de roca expuesta (Soria et al., 2022). Estos parches de roca expuesta son, con frecuencia, resultado de desprendimientos y/o mortalidad localizados debidos a la acción del oleaje, las temperaturas extremas, o el pisoteo resultante del tránsito humano (Méndez et al., 2018, Soria et al., 2022, 2023, Gutiérrez et al., 2023). No obstante, en plataformas rocosas de baja dureza, parches de roca

expuesta pueden darse como resultado de la fractura y desprendimiento en masa del sustrato cubierto por mejillines. El desprendimiento en masa de bloques de roca blanda es generalmente atribuido a la acción mecánica de las olas (Por ej., Dornbusch y Robinson, 2011), aunque la carga impuesta sobre el sustrato por parte del tránsito humano también podría ser un factor a considerar.

En las plataformas intermareales de limos consolidados localizadas entre Santa Clara del Mar (37°49'59" S, 57°30'46" O) y Miramar (38°16'00" S, 57°50'00" O) se pueden observar parches de roca expuesta, ya sea por el desprendimiento/mortalidad de los mejillines o por la fractura y remoción en masa del sustrato. En principio, es de esperar que ambos tipos de superficie expuesta se vean más afectadas por distintas fuentes de meteorización y erosión (por ej., variaciones en temperatura y humedad, fuerzas hidrodinámicas) que aquellas cubiertas por mejillín (Gonzalez et al. 2021, Capítulo 1). No obstante, las superficies expuestas resultantes de ambos procesos difieren en cuanto a su topografía y textura, siendo las originadas por fractura, más rugosas y resquebrajadas, que las que se originan como consecuencia del desprendimiento y/o mortalidad localizada de mejillines (Figura 4.1.). Esto sugiere que la erosión de las superficies expuestas por fractura podría ser mayor que la de las superficies expuestas por desprendimiento/mortalidad como resultado del desprendimiento de fragmentos de roca de mayor tamaño (guijarros). Por otro lado, la diferencia de rugosidad entre ambos tipos de superficie expuesta sugiere que sus patrones de recolonización podrían diferir, dada la importancia de topografía superficial para el reclutamiento, supervivencia, e interacciones entre organismos durante la sucesión (Ej., Bulleri, 2005, Soria et al., 2024).

Para evaluar estas predicciones, en este capítulo se compararon la tasa de erosión y la recolonización de superficies de roca expuesta como resultado de desprendimiento/mortalidad de mejillines y fractura de la plataforma. Específicamente se estudió: (a) el retroceso de perfiles verticales de roca expuesta como resultado de ambos procesos (y en relación al retroceso de perfiles cubiertos de mejillines) y, (b) la colonización de organismos en ambos tipos de superficie expuesta. Complementariamente, se cuantificó la rugosidad de las superficies expuestas dada su potencial importancia para explicar eventuales diferencias en erosión y recolonización.



**FIGURA 4. 1.** | **A.** Superficie de roca expuesta como resultado de una remoción intencional de la cobertura de mejillines, con el uso de espátulas. **B.** Superficie de roca expuesta generada de forma natural, por fractura de la roca.

## **4.2. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

El estudio se llevó a cabo en plataformas intermareales de limo consolidado en playa Copacabana (38° 14' S, 57° 46' W), ubicadas 5 km al noreste de Miramar, Provincia de Buenos Aires (ver Área de Estudio General).

### **Diseño experimental**

Se seleccionaron doce perfiles verticales de bancos de roca de altura similar (50-70 cm de altura) en el nivel medio del intermareal. En cuatro de los bancos se realizó una fractura intencional de la roca de modo de generar una superficie vertical expuesta por fractura (Tratamiento “Fractura” o FR). En otros cuatro perfiles se removió la capa de mejillines a los fines de simular una superficie expuesta por desprendimiento y/o mortalidad de mejillines (Tratamiento “Desprendimiento/Mortalidad” o D/M). En los cuatro perfiles restantes tanto la roca como la cubierta de mejillines se mantuvieron inalterados (Control “Roca Cubierta” o RC; Figura 4.2.).

Para realizar el Tratamiento FR, se fracturó la roca desde la parte superior del banco mediante martillo y cincel, y se removió un bloque de roca del banco de modo de dejar expuesta un perfil vertical como producto de la fractura. Para realizar el Tratamiento D/M, se removió la capa de mejillín del perfil vertical del banco, ya sea a mano o con la ayuda de una espátula en aquellos sectores donde estaba muy adherida, pero con cuidado de no raspar la superficie de la roca. Para realizar el Control RC, se seleccionaron perfiles verticales cubiertos

con mejillín y se los mantuvo inalterados. En todos los tratamientos, los perfiles verticales estuvieron orientados de cara al avance de las olas. Los tratamientos se asignaron sistemáticamente para asegurar intercalación. El retroceso de los perfiles experimentales, los cambios en su rugosidad, y la recolonización por parte de organismos sésiles o poco móviles se evaluaron periódicamente entre agosto de 2022 y junio de 2023, con mediciones intermedias en octubre 2022, diciembre de 2022 y febrero de 2023.

### **Erosión y rugosidad del perfil vertical**

En cada perfil experimental, se colocaron dos clavos alineados verticalmente y separados por una distancia de 13 cm, dejando una sección de aproximadamente 2 cm del clavo sobresaliendo de la superficie. Los clavos permanecieron instalados durante todo el período de estudio. El retroceso del perfil vertical delimitado por ambos clavos fue cuantificado tomando como nivel de referencia a la línea imaginaria que une la cabeza de los mismos (Fig. 4.2.A). Para tal fin, se utilizaron dos aproximaciones complementarias.

Primero, se midió el retroceso de cinco puntos fijos de cada perfil ( $R_P$ ) como la distancia entre los mismos y la línea de referencia. Para ello, se utilizó una placa de madera removible, diseñada para este experimento, de 15 x 4 cm, con siete orificios en el centro de la placa, separados equidistantemente en el eje vertical (ver Figura 4.2.B.C). Para garantizar que la placa se colocara en la misma posición en cada fecha de medición y que se obtuvieran datos de altura vertical relativa en los mismos puntos del perfil, en cada extremo de la placa se hizo una muesca circular donde ajustar las cabezas de los clavos. Al momento de la medición, se montó la placa sobre los clavos y se insertó la varilla de un

calibre Vernier en cada orificio para medir la distancia entre la superficie de la roca y la superficie superior de la placa de madera, estando esta última ubicada a la altura de la cabeza de los clavos (es decir, el nivel de referencia). En el caso de los controles con cobertura de mejillines (RC), los individuos que eventualmente ocuparon los puntos de medición fueron desplazados lateralmente o removidos de modo que la varilla del calibre pueda alcanzar la superficie de la roca. La placa de madera se retiró después cada la medición. El retroceso del perfil vertical en cada punto de medición ( $R_p$ ) en cada fecha de muestreo se midió como:

$$R_p = D_0 - D_i$$

donde  $D_0$  y  $D_i$  son la distancia entre el nivel de referencia y el punto  $p$  al inicio del experimento y al momento del muestreo, respectivamente.

Además, también se midió el retroceso del cada perfil experimental como área perdida de la sección longitudinal de la roca delimitada por ambos clavos ( $R_A$ ). Para tal fin, se utilizó un calibre copiator de perfiles (Tactix 284313) de 15 cm de largo, el cual se apoyó sobre los clavos desde sus extremos de modo de poder copiar el perfil de la roca a partir del nivel de referencia. El área delimitada por el nivel de referencia y el contorno de la roca ( $A$ ) se obtuvo a partir de fotos de la copia obtenida con el calibre tomadas sobre un fondo blanco liso (Fig. 4.3) y se cuantificó mediante el uso del programa ImageJ (Schneider et al., 2012). En cada perfil vertical y cada fecha de muestreo  $R_A$  se calculó como:

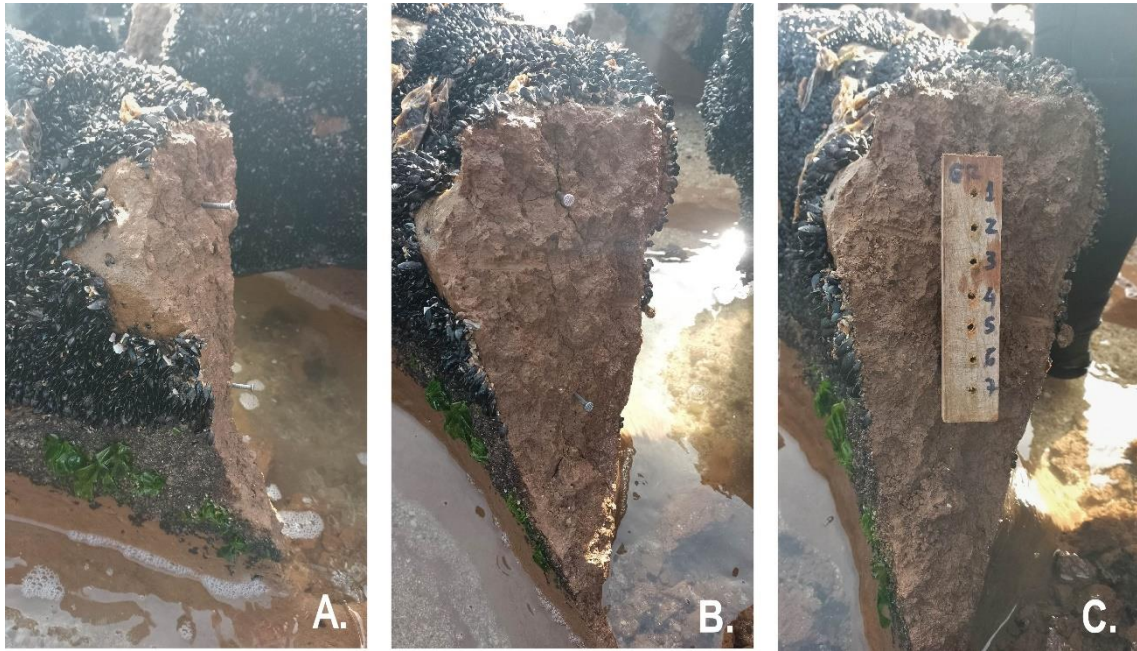
$$R_A = A_0 - A_i$$

siendo  $A_0$  y  $A_i$  el área  $A$  (ver arriba) al inicio del experimento y al momento del muestreo, respectivamente.

Complementariamente, se cuantificó la rugosidad de los perfiles en los tratamientos FR y D/M en cada fecha de muestreo como:

$$Rug = \frac{LC - LP}{LP}$$

donde  $LC$  es la longitud del contorno del perfil obtenido con el copiador y  $LP$  es la distancia lineal entre los extremos del perfil (i.e., la longitud del peine del copiador = 15 cm; ver Fig. 4.3).  $LC$  se cuantificó con el programa ImageJ (Schneider et al., 2012) a partir de las fotos del copiador de perfiles mencionadas con anterioridad.

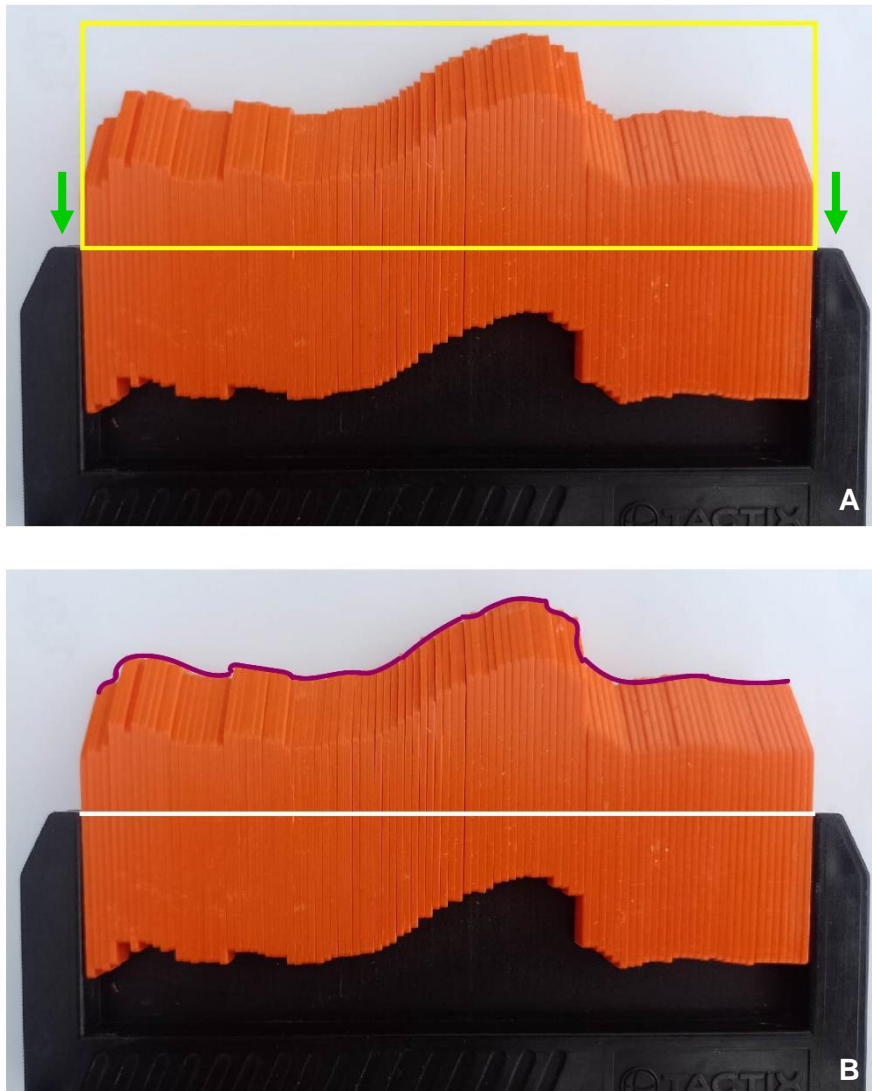


**FIGURA 4. 2.** | Perfil vertical del banco de mejillines: **A.** Vista lateral de los clavos sujetos a la roca. La línea imaginaria que une la cabeza de ambos clavos (15 cm de longitud, en amarillo) representa el nivel de referencia desde el cual se midió el retroceso del perfil. **B.** Vista frontal del tratamiento “Fractura (FR)” con los clavos donde se apoya la placa removible en cada intervalo de medición. **C.** Placa removible apoyada sobre los clavos. Se pueden ver los orificios donde se insertó la varilla del calibre (Los orificios 1 y 7 no fueron tenidos en cuenta en estas mediciones).

### **Recolonización de superficies expuestas**

La recolonización de las superficies expuestas como resultado de los tratamientos FR y D/M por parte de especies sésiles se evaluó mediante muestreos de cobertura con el método de intersección de puntos utilizando una grilla cuadrangular de 10 cm de lado y subdividida en cuadrados de 2 cm de lado.

Los organismos poco móviles presentes en la grilla (Ej., gasterópodos) fueron contados de forma directa.



**FIGURA 4.3.** | **A.** Área perdida de una roca (recuadro amarillo) tomado por el calibre copiator de perfiles. Se indican además los puntos de apoyo del calibre sobre los clavos que delimitan cada perfil experimental (flechas verdes) **B.** Contorno del perfil vertical de una roca tomado por el calibre copiator de perfiles (línea violeta). Se indica además el nivel de referencia definido por estos (línea blanca). La distancia lineal de copiado de este calibre equivale a la distancia entre los clavos (13 cm).

## **Análisis estadístico**

Se utilizó ANOVA de medidas repetidas (Neter et al., 1990) para evaluar el efecto del tratamiento (FR, D/M, RC; factor fijo), el tiempo (fecha de muestreo; medida repetida) y la unidad experimental (el perfil experimental en cuestión; variable aleatoria) sobre el retroceso lineal ( $R_L$ ) de los perfiles verticales de los bancos (Se incluye a la unidad experimental como variable aleatoria para incorporar al modelo la falta de independencia entre las 5 mediciones que se realizaron en cada una de ellas). También se utilizó ANOVA de medidas repetidas para evaluar el efecto del tratamiento (FR, D/M; factor fijo) y el tiempo (fecha de muestreo; medida repetida) sobre el área perdida de la sección longitudinal de la roca ( $R_A$ ), la rugosidad de la superficie, y la densidad/cobertura de las especies dominantes durante el proceso de recolonización. Estos análisis se realizaron en R (R Core Team, 2020) utilizando el paquete “lme4” (Bates et al., 2015).

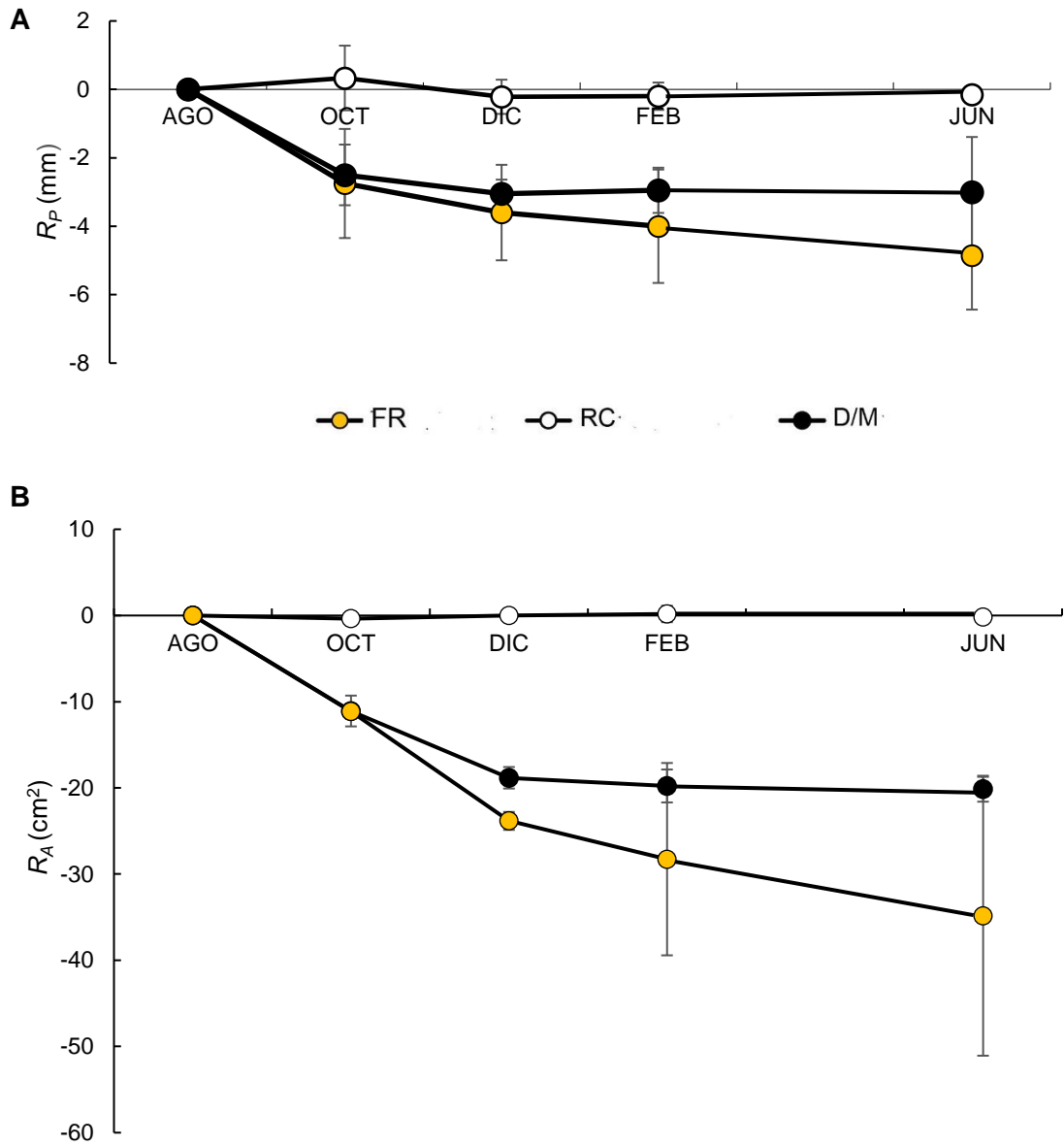
Por último, se realizó un gráfico de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), basado en los datos de abundancia de taxones para los tratamientos (FR y D/M) en los distintos muestreos, y otro para datos de cobertura de taxones para los tratamientos (FR y D/M) en los distintos muestreos. Los niveles de estrés fueron menores a 0,15, indicando una representación adecuada de las relaciones entre las muestras (Clarke, 1993). Además, se realizó un PERMANOVA (análisis de varianza multivariado, con base en permutaciones) para determinar si hay diferencias en la cobertura de especies y otro para la densidad de especies entre los distintos tratamientos (FR y D/M) en los distintos muestreos. Ambos análisis fueron realizados con el programa PAST 4.03®.

### 4.3. RESULTADOS

#### Erosión y rugosidad del perfil vertical

Se observó erosión en los perfiles verticales de los tratamientos FR y D/M, (Figura 4.4.A y B, respectivamente). Los niveles de erosión no difirieron entre estos dos tratamientos, pero fueron mayores a los de los controles con cobertura de mejillines (RC) que se mantuvieron prácticamente sin cambios durante el periodo analizado (Tabla 4.1., Figura 4.4.). Se obtuvieron resultados similares al medir la erosión como retroceso de puntos fijos en cada perfil ( $R_P$ ) o como área perdida de la sección longitudinal de cada perfil ( $R_A$ ) (Figura 4.4.A y B, respectivamente).

El retroceso promedio de los puntos de medición ( $R_P$ ) durante los 10 meses de duración del experimento fue de 2,8 y 3,8 mm para los tratamientos D/M y FR, respectivamente (Figura 4.4.A). El área perdida de la sección longitudinal de los perfiles ( $R_A$ ) durante el mismo período fue, en promedio, de 17,5 y 24,5 cm<sup>2</sup> para los tratamientos D/M y FR, respectivamente (Figura 4.4.B). La mayor parte de la erosión en ambos tratamientos se dio durante los primeros dos meses del experimento (Figura 4.4.).

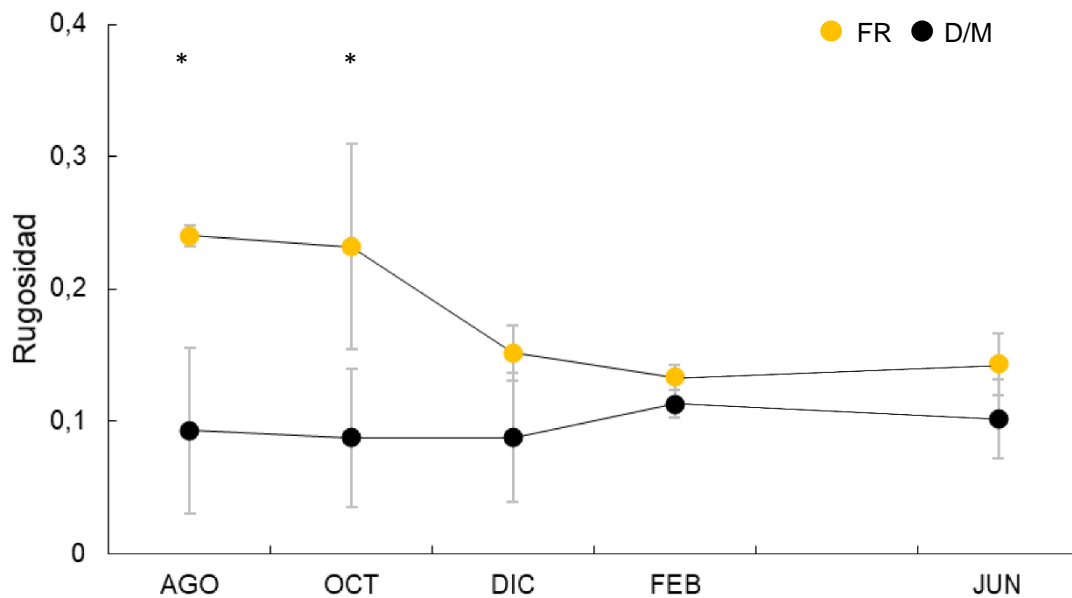


**FIGURA 4.4.** | Variación en el perfil vertical de la roca para los distintos tratamientos (RC: Roca Cubierta, D/M: Desprendimiento/Mortalidad, FR: Fractura) durante el periodo de estudio. **A)** Retroceso de puntos fijos en cada perfil en relación al nivel de referencia (o  $R_P$ ). **B)** Retroceso como área perdida de la sección longitudinal de cada perfil ( $R_A$ ). Las líneas verticales indican  $\pm 1$  DS. El análisis de contrastes indicó que (FR = D/M)  $\neq$  RC en todas las fechas de medición.

**TABLA 4. 1.** | Resultados del ANOVA de medidas repetidas que evalúa los efectos del Tratamiento (FR, D/M, RC) y el Tiempo (fecha de muestreo) sobre A) la erosión medida como retroceso de puntos fijos en cada perfil ( $R_P$ ) y B) la erosión medida como área perdida de la sección longitudinal de cada perfil ( $R_A$ ). Los asteriscos indican efectos significativos ( $p < 0,05$ ). En el caso de  $R_P$  el modelo incluye a la unidad experimental factor aleatorio.

Variable respuesta Variable explicativa	gl	CM	F	p
<b>A) <math>R_P</math></b>				
Tratamiento	2	16,76	20,93	<0,01*
Tiempo	3	1,33	1,66	0,02*
Tratamiento x Tiempo	6	1,30	1,62	0,14
<b>B) <math>R_A</math></b>				
Tratamiento	2	191,09	47,48	<0,01*
Tiempo	3	19,20	4,77	<0,01*
Tratamiento x Tiempo	6	8,17	2,03	0,07

La rugosidad de la superficie de los perfiles experimentales fue mayor en el tratamiento FR que en el tratamiento D/M al inicio del experimento (agosto 2022) y en el muestreo subsiguiente (octubre 2022), no observándose diferencias durante el resto del período experimental (Figura 4.5.; Tabla 4.2.).



**FIGURA 4. 5.** | Rugosidad de los perfiles experimentales durante el periodo de estudio en los tratamientos de superficies de roca expuesta por fractura (FR) y remoción de mejillines simulando desprendimiento/mortalidad de los mismos (D/M). Las líneas verticales indican  $\pm 1DS$ . Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos para la fecha de muestreo en cuestión.

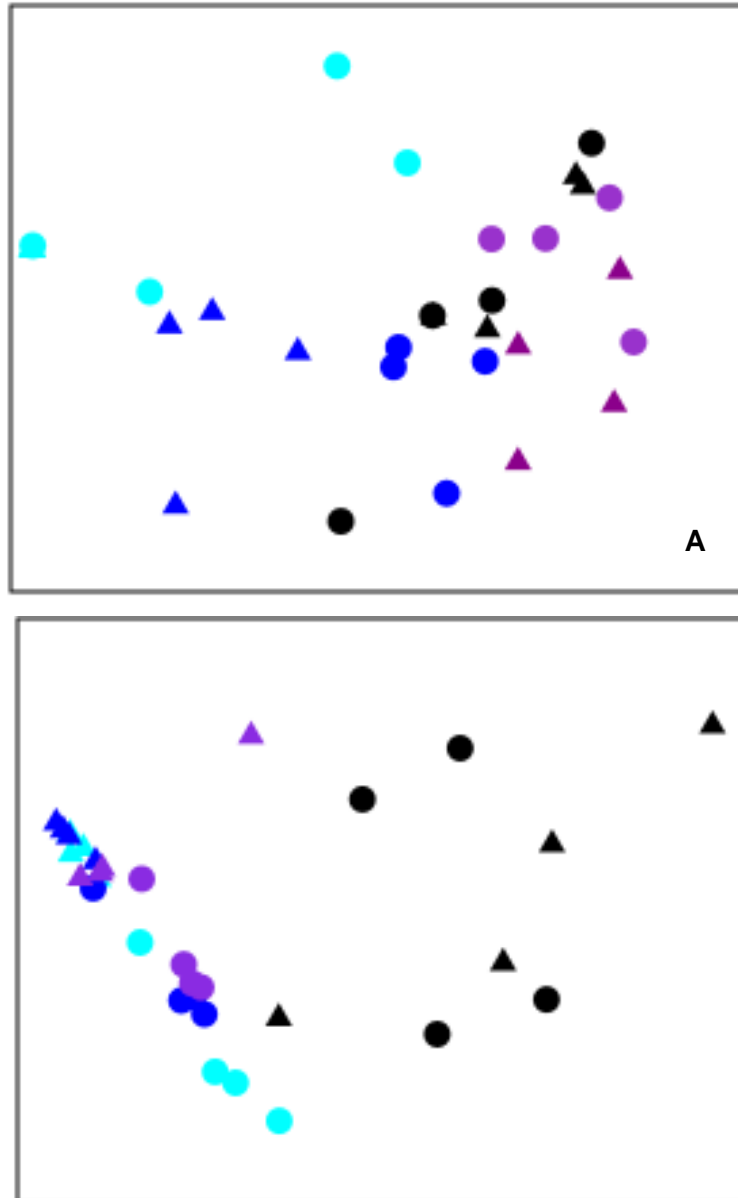
**TABLA 4. 2.** | Resultados del ANOVA de medidas repetidas que evalúa los efectos del Tratamiento (FR, D/M, RC) y el Tiempo (fecha de muestreo) en la rugosidad de los perfiles experimentales. Los asteriscos indican efectos significativos ( $p < 0,05$ ).

Variable explicativa	gl	CM	F	p
Tratamiento	1	0,19	15,53	<0,01*
Tiempo	4	0,03	2,60	0,03*
Tratamiento x Tiempo	4	0,05	4,31	<0,01*

## Recolonización de superficies expuestas

La ordenación de datos nMDS varió entre los distintos tratamientos (D/M y FR) a lo largo de los meses de muestreo, tanto para los datos de densidad de especies, como para los datos de cobertura de especies (Figura 4.6. y Tabla 4.3.). Se observó interacción entre la cobertura de especies y la fecha de muestreo. La densidad de organismos varió para ambos tratamientos y en función a las fechas de muestreo (Tabla 4.4.).

Las primeras especies en colonizar la superficie fueron el alga incrustante *Ralfsia* sp. en el tratamiento D/M, y el alga *Ulva* sp. en el tratamiento FR, y la lapa *S. lessonii* y el cirripedio *B. glandula*, en ambos tratamientos (Tabla 4.4.).



**FIGURA 4. 6.** | Escalamiento multidimensional de ordenación no métrica (nMDS) de los taxones que recolonizaron las superficies expuestas en los distintos tratamientos (D/M y FR) en los distintos meses de muestreos (octubre de 2022, diciembre de 2022, febrero de 2023 y junio de 2023). Los puntos representan **A)** la cobertura de especies y **B)** la densidad de organismos que fueron encontrados en cada unidad muestral. RR: ▲ RE: ●. OCT: ■ , DIC: ■ , FEB: ■ , JUN: ■ .

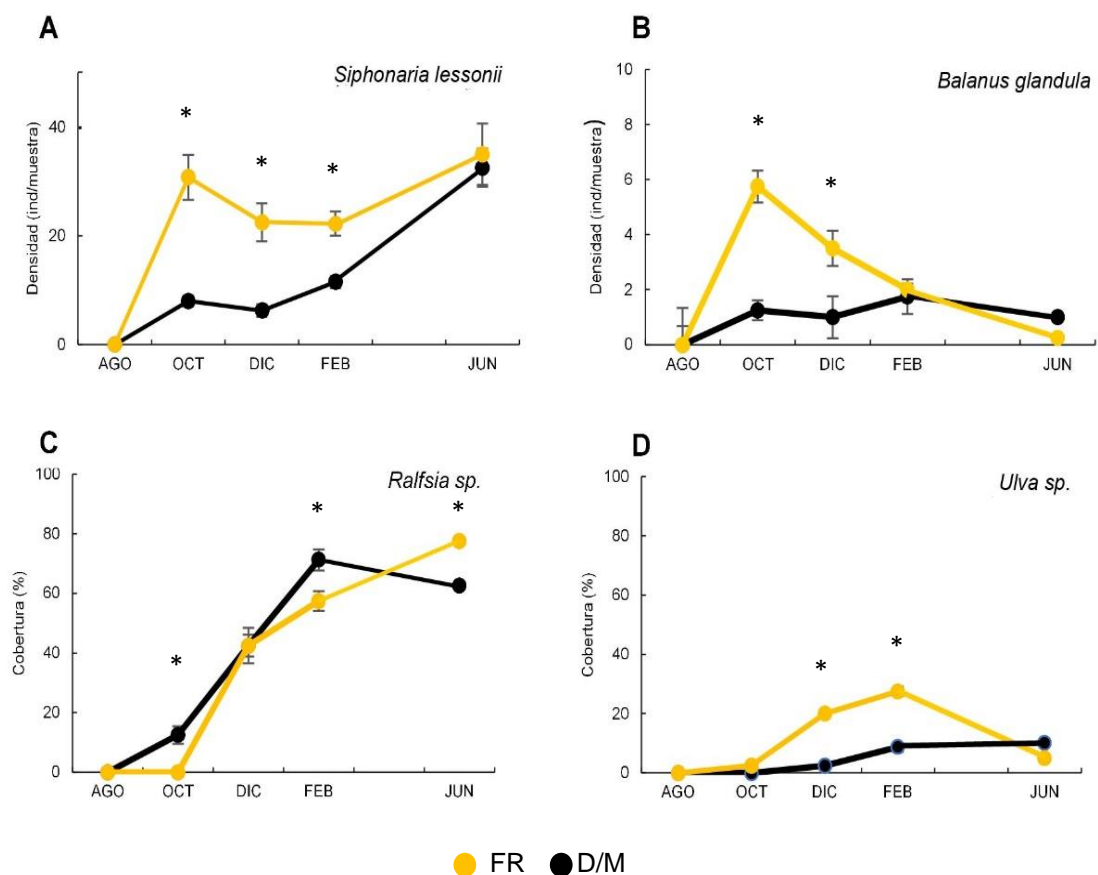
**TABLA 4.3.** | Resultados del PERMANOVA de dos-vías comparando los datos de **A)** Cobertura de especies y **B)** abundancia de especies: entre los diferentes tratamientos (FR y D/M) y tiempos (OCT, DIC, FEB y JUN). Los asteriscos indican efectos significativos. gl: grados de libertad, CM: cuadrado medio.

<b>Fuente de variación</b>	<b>gl</b>	<b>CM</b>	<b>Pseudo F</b>	<b>p</b>
<i>Cobertura de especies</i>				
Tratamiento	1	159,03	5,06	<0,01*
Tiempo	7	276,51	8,80	<0,01*
Tratamiento x Tiempo	7	49,20	1,57	<0,01*
Residuo	16	31,41		
<i>Abundancia de especies</i>				
Tratamiento	1	1094,6	8,01	<0,01*
Tiempo	1	3193,90	22,92	<0,01*
Tratamiento x Tiempo	3	290,65	2,19	0,09
Residuo	31	136,65		

**TABLA 4.4.** | Presencia de especies en los tratamientos de superficies de roca expuesta por fractura (FR) y remoción de mejillines simulando desprendimiento/mortalidad de los mismos (D/M) durante el periodo de estudio (octubre 2022, diciembre 2022, febrero 2023 y junio 2023). X indica presencia.

Especies	OCT		DIC		FEB		JUN	
	D/M	FR	D/M	FR	D/M	FR	D/M	FR
<i>Ralfsia</i> sp	X		X	X	X	X	X	X
<i>Ulva</i> sp.		X	X	X	X	X	X	X
<i>Porphyra</i> sp.			X	X	X	X		
<i>Siphonaria lessonii</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Brachidontes rodriguezii</i>						X	X	X
<i>Balanus glandula</i>	X	X	X	X	X	X		
<i>Plaxiphora aurata</i>								X

*Siphonaria lessonii* fue la especie más abundante, y su densidad fue mayor en el tratamiento FR, que en el tratamiento D/M, a excepción de la última medición (junio de 2023). El cirripedio *Balanus glandula* presentó densidades mayores en el tratamiento FR, que en el tratamiento D/M en las primeras mediciones (octubre 2022 y en diciembre 2023). *Ulva* sp. presentó mayor cobertura en el tratamiento FR, que en el tratamiento D/M, con excepción del último muestreo (junio 2023). El alga incrustante *Ralfsia* sp. presentó mayores densidades en el tratamiento D/M que en el tratamiento FR, en octubre 2022 y febrero 2023. (Figura 4.7.; Tablas 4.4 y 4.5.).



**FIGURA 4. 7.** | Especies más abundantes en los tratamientos de superficies de roca expuesta por fractura (FR) y remoción de mejillines simulando desprendimiento/mortalidad de los mismos (D/M) durante el periodo de estudio **A)** Densidad de *Siphonaria lessonii* **B)** Densidad de *Balanus glandula* **C)** Cobertura de *Ralfsia sp.* **D)** Cobertura de *Ulva sp.* Las líneas verticales indican ES. Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos para la fecha de muestreo en cuestión.

**TABLA 4. 5.** | Resultados del ANOVA de medidas repetidas que evalúa los efectos del tratamiento (D/M y FR) durante el periodo de estudio en la densidad de la lapa *S. lessonii* y el cirripedio *B. glandula* y en la cobertura de las algas *Ralfsia* sp. y *Ulva* sp. Los asteriscos indican efectos significativos ( $p < 0,05$ ).

Variable respuesta Variable explicativa	gl	CM	F	p
<b><i>Siphonaria lessonii</i></b>				
Tratamiento	1	446,40	5,51	0,02*
Tiempo	4	4098,11	50,64	<0,01*
Tratamiento x Tiempo	4	311,29	3,84	0,04*
<b><i>Balanus glandula</i></b>				
Tratamiento	1	1910,34	47,47	<0,01*
Tiempo	4	1919,15	4,79	0,02*
Tratamiento x Tiempo	4	816,01	2,02	0,03*
<b><i>Ralfsia</i> sp.</b>				
Tratamiento	1	0,89	0,09	0,07
Tiempo	4	1338,40	334,60	<0,01 *
Tratamiento x Tiempo	4	43,60	10,90	0,05*
<b><i>Ulva</i> sp.</b>				
Tratamiento	1	18,22	5,83	<0,01*
Tiempo	4	17,78	5,69	<0,01*
Tratamiento x Tiempo	4	9,22	2,95	<0,01*

#### 4.4. DISCUSIÓN

Los resultados ilustran que las superficies verticales expuestas, originadas como resultado del desprendimiento/mortalidad de mejillines, y por fractura de la plataforma, son más afectadas por la erosión que las superficies cubiertas por mejillines; y que la recolonización varía entre superficies expuestas originadas como resultado de ambos procesos. Específicamente, se encontró que (a) el retroceso de perfiles verticales de roca expuesta como resultado de ambos procesos es mayor en relación al retroceso de perfiles cubiertos de mejillines y (b) la colonización de organismos difiere en ambos tipos de superficie expuesta. Los diferentes patrones de recolonización en superficies expuestas podrían atribuirse a la diferencia de rugosidad entre ambas superficies.

Las superficies expuestas generadas como consecuencia de la fractura y desprendimiento/mortalidad de mejillines se vieron más afectadas por distintas fuentes de meteorización que las cubiertas por mejillines. La erosión del perfil vertical en ambas superficies expuestas, sugiere que los efectos dependen más de la eliminación de la cubierta de mejillines por sí misma, que del proceso que genera la roca expuesta, Además, refuerza los hallazgos de los efectos bioprotectores de los mejillines (ver resultados Capítulo 1, Gonzalez et al., 2021, Baxter et al., 2022), esta vez en superficies verticales. La erosión vertical en las rocas generadas por desprendimiento de mejillines, sumaría evidencias a la explicación de que los mejillines mantienen estas superficies consolidadas sólo mientras permanezcan en su lugar. Una vez que los mejillines son desprendidos o removidos, la tasa de erosión es relativamente rápida al principio, para luego estabilizarse. A su vez, los mismos resultados en las rocas generadas por fragmentación podría extender la explicación a que los mejillines no sólo

mantienen consolidada la superficie en la que están adheridos directamente, sino también a todo el banco. Es por eso que, al quedar una superficie nueva sin cubrir de mejillines, se comporte de igual manera.

La diferencia en la erosión de las superficies expuestas generadas como consecuencia de la fractura y desprendimiento/mortalidad de mejillines podría atribuirse al resultado del desprendimiento de fragmentos de roca de mayor tamaño (guijarros). La mayor rugosidad en las superficies originadas por fragmentación aparece como una consecuencia lógica de la fractura de la plataforma, generando superficies más rugosas. Además, la disminución de rugosidad de la superficie después de 6 meses de iniciar el experimento para el tratamiento RR coincide con la pérdida de área de roca, generando superficies más lisas. Esto es esperable, ya que las plataformas estudiadas son rocas blandas y cohesivas, propensas a erosionarse por factores físicos (Moses et al 2021). Estos resultados van en concordancia con el concepto de que la rugosidad de la superficie se asocia como medida del grado de meteorización debido procesos físicos (Mc Carroll, 1996), mientras que las superficies lisas parecen ser la respuesta a los procesos de disolución y abrasión que predominan en las áreas costeras (Gómez Pujol et al., 2006).

Los diferentes patrones de recolonización en superficies expuestas como consecuencia de fractura y desprendimiento/mortalidad de mejillines podrían atribuirse a la diferencia de rugosidad entre ambas superficies. *Siphonaria lessonii* fue la especie más abundante, y la primera en colonizar la superficie en ambos tratamientos. La diferencia en la densidad entre los tratamientos, en los primeros meses, podría deberse a la mayor rugosidad de la superficie generada por la fractura de la roca. Ya que es sabido que las lapas suelen ser especies

pioneras en las superficies intermareales desnudas (Sousa, 1984; Benedetti-Cecchi, 2000; Tanaka y Magalhães, 2002), principalmente en superficies con huecos o grietas (Penchaszadeh, 1973; López Gappa et al., 1990; Soria et al., 2017; Soria et al., 2022), o en zonas donde presentan rugosidades. La mayor densidad del cirripedio *B. glandula* (en estadios juveniles) en el tratamiento FR podría también deberse a la diferencia de rugosidad en las superficies, ya que en estudios previos se observa que la rugosidad influye en el asentamiento inicial y el desarrollo de incrustaciones (Petersen et al., 2020). En sintonía con estos resultados, la cobertura del alga *Ulva* sp. fue mayor en el tratamiento FR, en comparación con el tratamiento D/M, después de 4 meses de comenzado el experimento, donde la rugosidad fue similar entre ambos tratamientos. Es sabido que las características topográficas pueden alterar el asentamiento de las esporas de estas algas, principalmente en ambientes costeros con gran exposición a las olas; y que las rocas con pequeñas grietas y/o rugosidades favorecen al asentamiento (Benedetti-Cecchi, 2000; Granhag et al., 2004). Asimismo, las grietas e intersticios pequeños en el tratamiento FR podrían ser inaccesibles para las lapas y servir como refugio contra la herbivoría para las esporas y talos jóvenes (Por ej., Hesketh et al. 2021).

Por otro lado, las diferencias en la cobertura del alga incrustante *Ralfsia* sp., no podría explicarse con la rugosidad de la superficie. Es sabido que dicha alga se reproduce durante todo el año y sus propágulos colonizan rápidamente nuevos sustratos en casi cualquier momento del año (Dethier, 1981). No obstante, su cobertura fue mayor para el tratamiento D/M en dos de las mediciones, lo cual coincide con mayor densidad de *S. lessonii*. Por lo tanto, la disminución de la cobertura del alga incrustantes (*Ralfsia* sp.) podría estar

relacionada a la mayor densidad de *S. lessonii*, debido a que dicha lapa podía haberse alimentado de estas o de sus esporas (Bastida et al. 1971; Adami 2008).

En sumatoria, en este estudio se comparó por primera vez los impactos de la erosión y la recolonización de organismos, en superficies expuestas generadas como consecuencia de la disminución y mortalidad de mejillines y por la fractura de la superficie en plataformas rocosas cohesivas. Además, se suman evidencias del rol bioprotector de la cubierta biótica de mejillines a la erosión de las plataformas verticales. Los esfuerzos dirigidos a entender las consecuencias de la pérdida de los mejillones en las costas rocosas son importantes ante un actual incremento de la frecuencia y magnitud de los eventos climáticos extremos y en el uso humano de las áreas costeras (Burak et al, 2004, Nazar Seidl et al., 2016, Zheng et al., 2022). Por ejemplo, en los últimos años se han registrado casos de mortalidad en masa de mejillones en costas rocosas argentinas (Mendez et al., 2021) y el uso de las costas ha crecido exponencialmente en el último siglo (Davenport y Davenport, 2006). En este sentido es de esperar que aumente el porcentaje de parches de roca expuesta en las superficies de las plataformas, y que estas rocas sean más susceptibles a la erosión, y por otro lado, que las superficies nuevas generadas por fractura de la roca, tengan mayor rugosidad y una colonización más rápida de especies.

## CONCLUSIONES GENERALES

La presente tesis contribuye al avance en el estudio de la bioprotección y en las consecuencias de distintos impactos antrópicos en los procesos geomorfológicos y ecológicos en las plataformas intermareales costeras cohesivas. El rol de los organismos sésiles, como bioprotectores de sustratos, ha comenzado a estudiarse recientemente (por ej., Carter y Viles, 2005, Naylor y Coombes, 2015) y, sin embargo, pueden tener implicaciones importantes en los sistemas y procesos geomórfológicos. Identificar los mecanismos por los cuales algunos organismos sésiles intermareales protegen las plataformas a las cuales se adhieren, de la erosión y meteorización, y en que intensidad, es un punto clave en dicho estudio. Por otro lado, entender las consecuencias de la pérdida o reemplazo de estos organismos, en cuanto a su función como bioprotectores y especies fundadoras, podría ayudar a predecir las consecuencias geomorfológicas y ecológicas de cambios antropogénicos que involucren pérdida o reemplazo de especies sésiles.

Este estudio muestra que:

- 1) El mejillín *Brachidontes rodriguezii* tiene un claro potencial bioprotector al (A) modular los regímenes de temperatura, desecación y cristalización de sal; y (B) reducir los impactos del flujo de agua y la abrasión. Además, se ilustró por primera vez que la cubierta biótica puede limitar la erosión de las plataformas costeras en función de las tasas observadas de descenso de la superficie.
- 2) La macroalga *Ulva intestinalis*, al igual que los mejillines, reducen el potencial de meteorización del sustrato a través de los ciclos de calentamiento-enfriamiento y humectación-secado. Además, este estudio brinda algunas de las

primeras pruebas de campo experimentales de los impactos directos de la cubierta de algas sobre la erosión de plataformas intermareales. Como las descargas de agua dulce llevan al reemplazo de la cubierta de mejillines por *U. intestinalis*, la cubierta de *U. intestinalis* podría estar manteniendo los efectos bioprotectores, especialmente en costas formadas por rocas blandas y cohesivas

3) El ensamble de invertebrados asociado al mejillín *Brachidontes rodriguezii* difiere del asociado a *Ulva intestinalis*. Esto sugiere (A) que las diferencias en los ensambles asociados a uno y otro hábitat no están dadas exclusivamente por las diferencias en salinidad, sino que intervienen también las diferencias físicas entre sus especies fundadoras y, (B) que las descargas de agua dulce pueden llevar a un marcado empobrecimiento de la biodiversidad en los ambientes rocosos intermareales de esta región

4) Las superficies verticales expuestas, originadas como resultado de distintos tipos de disturbios antropogénicos (desprendimiento/mortalidad de mejillines y fractura de la plataforma) conduce a un retroceso en el perfil vertical de la roca, a diferencia de la roca cubierta por mejillines. Las superficies expuestas resultantes de ambos procesos difieren en cuanto a su topografía y textura, siendo las originadas por fractura, más rugosas, lo que lleva a diferentes patrones de recolonización en superficies expuestas.

Este trabajo resalta la importancia de las cubiertas bióticas persistentes en la estabilidad de las plataformas blandas y friables. De hecho, en el caso de plataformas costeras semiconsolidadas, que pueden sufrir meteorización y erosión en períodos de tiempo relativamente cortos, esto implica que la dinámica de pérdida, recuperación o reemplazo de especies sésiles dominantes puede

tener implicaciones geomorfológicas importantes. Además de los efectos estabilizadores sobre las plataformas costeras cohesivas, los mejillines también pueden tener impactos estabilizadores indirectos en los acantilados que se encuentran por detrás, ya que las plataformas costeras son un producto del retroceso de los acantilados, pero también actúan como una defensa natural contra las olas (Balson et al., 2006; Brew, 2007; Moses, 2014; Payo et al., 2015).

Los esfuerzos dirigidos a entender las consecuencias de los disturbios antropogénicos sobre los procesos ecológicos y geomorfológicos son importantes ante un actual incremento de la frecuencia y magnitud de los eventos climáticos extremos y en el uso humano de las áreas costeras (Burak et al, 2004, Nazar Seidl et al., 2016, Zheng et al, 2022). Por otro lado, si bien la conservación de especies es importante en sí misma, las especies que tienen un rol como especies fundadoras o como especies bioprotectoras son clave, ya que la disminución puede tener efectos negativos sobre la biodiversidad intermareal, y sobre las plataformas a las cuales están adheridas. Se espera que los resultados de esta tesis proporcionen información valiosa para la conservación y mitigación de futuros impactos de las actividades humanas sobre la integridad biológica y física de la zona intermareal.

## BIBLIOGRAFIA

- Adami, M. L.** (2008). The effects of grazing activity by the limpet *Siphonaria lessonii* Blainville, 1824 (Gastropoda) on the *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) (Bivalvia) community. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie*, 10, 309-317.
- Amor, A., López Armengol, M. F., Iñiguez Rodriguez, A. M., Traversa, L. P.** (1991). Intertidal endolithic fauna and its relationship to the mineralogical, physical and chemical characteristics of the substrate. *Marine Biology*, 111, 271-280.
- Anderson, M. J.** (2005). Permutational multivariate analysis of variance. *Department of Statistics, University of Auckland, Auckland*, 26, 32-46.
- Arribas, L. P., Bagur, M., Klein, E., Penchaszadeh, P., Palomo, M. G.** (2013). Geographic distribution of two mussel species and associated assemblages along the northern Argentinean coast. *Aquatic Biology*, 18, 91–103. doi: 10.3354/ab00495
- 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.
- Bagur, M., Gutiérrez, J. L., Arribas, L. P., Palomo, M. G.** (2014). Endolithic invertebrate communities and bioerosion rates in Southwestern Atlantic intertidal consolidated sediments. *Marine Biology*, 161, 2279–2292. doi: 10.1007/s00227-014-2505-8
- Bagur, M., Gutiérrez, J. L., Arribas, L. P., Palomo, M. G.** (2016). Complementary influences of co-occurring physical ecosystem engineers

- on species richness: insights from a Patagonian rocky shore. *Biodiversity and Conservation*, 25, 2787–2802. doi: 10.1007/s10531-016-1203-x
- Bagur, M., Gutiérrez, J.L., Arribas, L.P., Palomo, M.G.** (2019). Vacant bivalve boreholes increase invertebrate species richness in a physically harsh, low intertidal platform. *Diversity* 11: 39.
- Balson, P. S., Brew, D. S., Charman, R. O., Hobbs, P., Moses, C. A., Pearson, S., et al.** (2006). Coastal retreat: the role of eroding cohesive shore platforms. *Proceedings of the Defra Conference on Flood and Coastal Erosion Risk Management* (York, UK), 1–9. doi: 10.1007/978-3-319-48657-4\_288-2
- Bastida, R., Capezzani, A., Torti, M. R.** (1971). Fouling organisms in the port of Mar del Plata (Argentina). I. *Siphonaria lessona*: ecological and biometric aspects. *Marine Biology*, 10, 297-307.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S.** (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
- Baxter, T. I., Coombes, M. A., Viles, H. A.** (2022). The bioprotective properties of the blue mussel (*Mytilus edulis*) on intertidal rocky shore platforms. *Marine Geology*, 445, 106734.
- Bell, E. C., Gosline, J. M.** (1997). Strategies for life in flow: tenacity, morphometry, and probability of dislodgment of two *Mytilus* species. *Marine Ecology Progress Series*, 159, 197–208. doi: 10.3354/meps159197
- Benedetti-Cecchi, L., Acunto, S., Bulleri, F., Cinelli, F.** (2000). Population ecology of the barnacle *Chthamalus stellatus* in the northwest Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 198, 157-170.

- Bertness, M. D., Leonard, G. H., Levine, J. M., Schmidt, P. R., Ingraham, A. O.** (1999). Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology*, 80, 2711-2726.
- Borthagaray, A. I., Carranza, A.** (2007). Mussels as ecosystem engineers: their contribution to species richness in a rocky littoral community. *Acta Oecológica* 31, 243–250. doi: 10.1016/j.actao.2006.10.008
- Branch, G. M., Eekhout, S., Bosman, A. L.** (1990). Short-term effects of the 1988 Orange River floods on the intertidal rocky-shore communities of the open coast. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 47, 331-354.
- Brew, D. S., Williams, P. B.** (2007). Managing mud: Predicting how estuary-scale geomorphic changes affect intertidal habitats. The ESA/SER Joint Meeting.
- Brosnan, D. M., Crumrine, L. L.** (1994). Effects of human trampling on marine rocky shore communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 177, 79-97.
- Budd, G. C., Pizzola, P.** (2008). *Ulva intestinalis*. *Gut weed*, 20, 25.
- Bulleri, F.** (2005). Experimental evaluation of early patterns of colonisation of space on rocky shores and seawalls. *Marine Environmental Research*, 60, 355-374.
- Burak, S., Dogan, E., Gazioglu, C.** (2004). Impact of urbanization and tourism on coastal environment. *Ocean & Coastal Management*, 47, 515-527.
- Cabezas, M. P., Navarro-Barranco, C., Ros, M., Guerra-García, J. M.** (2013). Long-distance dispersal, low connectivity and molecular evidence of a new cryptic species in the obligate rafter *Caprella andreae* Mayer, 1890

- (Crustacea: Amphipoda: Caprellidae). *Helgoland Marine Research*, 67, 483-497.
- Camuffo, D. (1995).** Physical weathering of stones. *Science of the total environment*, 167, 1-14.
- Carrington, E., Moeser, G. M., Thompson, S. B., Coutts, L. C., Craig, C. A. (2008).** Mussel attachment on rocky shores: the effect of flow on byssus production. *Integrative and Comparative Biology*, 48, 801–807. doi: 10.1093/icb/icn078
- Carter, N. E. A., Viles, H. A. (2005).** Bioprotection explored: the story of a little known earth surface process. *Geomorphology* 67, 273–281. doi: 10.1016/j.geomorph.2004.10.004
- Castilla, J. C., Lagos, N. A., Cerda, M. (2004).** Marine ecosystem engineering by the alien ascidian *Pyura praeputialis* on a mid-intertidal rocky shore. *Marine Ecology Progress Series*, 268, 119-130.
- Charmantier, G., Charmantier-Daures, M. (1994).** Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in the isopod crustacean *Sphaeroma serratum*. *Marine Ecology-Progress Series*, 114, 93-93.
- Clarke, K. R., Ainsworth, M. (1993).** A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology-Progress Series*, 92, 205-205.
- Clausing R. J., de la Fuente G., Falace A., Chiantore M. (2023).** Accounting for environmental stress in restoration of intertidal foundation species. *Journal of Applied Ecology*, 60, 305–318. doi: 10.1111/1365-2664.14334

- Coleman, M. A.** (2003). Effects of ephemeral algae on coralline recruits in intertidal and subtidal habitats. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 282, 67-84.
- Coombes, M. A.** (2011). Rock warming and drying under simulated intertidal conditions, part I: experimental procedures and comparisons with field data. *Earth Surface Processes and Landforms*, 36, 2114–2121.
- Coombes, M. A., Naylor, L. A., Viles, H. A., Thompson, R. C.** (2013). Bioprotection and disturbance: seaweed, microclimatic stability and conditions for mechanical weathering in the intertidal zone. *Geomorphology* 202, 4–14
- Coombes, M. A.** (2014). The rock coast of the British Isles: weathering and biogenic processes. *Rocky Coasts: a Global Synthesis*, 40, 57–76. doi:10.1144/m40.5
- Coombes, M. A., Viles, H. A., Naylor, L. A., La Marca, E. C.** (2017). Cool barnacles: do common biogenic structures enhance or retard rates of deterioration of intertidal rocks and concrete? *Science of the Total Environment*, 580, 1034–1045. doi: 10.1016/j.scitotenv.2016.12.058
- Corcoran, A. A., Reifel, K. M., Jones, B. H., Shipe, R. F.** (2010). Spatiotemporal development of physical, chemical, and biological characteristics of stormwater plumes in Santa Monica Bay, California (USA). *Journal of Sea Research*, 63, 129-142.
- Cribari-Neto, F., Zeileis, A.** (2010). Beta Regression in R. *Journal of Statistical Software*, 34, 1–24.

- Davenport, J., Davenport, J. L.** (2006). The impact of tourism and personal leisure transport on coastal environments: a review. *Estuarine, coastal and shelf science*, 67, 280-292.
- 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.
- Desarnaud, J., Kiriya, K., Bicer Simsir, B., Wilhelm, K., Viles, H.** (2019). A laboratory study of Equotip surface hardness measurements on a range of sandstones: what influences the values and what do they mean? *Earth Surface Processes and Landforms*, 44, 1419–1429. doi: 10.1002/esp.4584
- Dethier, M. N.** (1981). Heteromorphic algal life histories: the seasonal pattern and response to herbivory of the brown crust, *Ralfsia californica*. *Oecologia*, 49, 333-339.
- Dewez, T. J. B., Regard, V., Duperret, A., Lasseur, E.** (2015). Shore platform lowering due to frost shattering during the 2009 winter at Mesnil Val, English Channel coast, NW France. *Earth Surface Processes and Landforms*, 40, 1688–1700. doi: 10.1002/esp.3760

- Dodge-Wan, D., Nagarajan, R.** (2020). Boring of intertidal sandstones by isopod *Sphaeroma triste* in NW Borneo (Sarawak, Malaysia). *Journal of Coastal Research*, 36, 238–248. doi: 10.2112/jcoastres-d-19-00066.1
- Doostmohammadi, R., Moosavi, M., Mutschler, T., Osan, C.** (2009). Influence of cyclic wetting and drying on swelling behavior of mudstone in south west of Iran. *Environmental Geology*, 58, 999-1009.
- Dornbusch, U., Robinson, D. A.** (2011). Block removal and step backwearing as erosion processes on rock shore platforms: a preliminary case study of the chalk shore platforms of south-east England. *Earth Surface Processes and Landforms*, 36, 661-671
- Ellison A. M., Bank M. S., Clinton B. D., Colburn E. A., Elliott K., Ford C. R.** (2005). Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 479–486. doi:10.1890/1540-9295(2005)003[0479:LOFSCF]2.0.CO;2
- Ellison, A. M.** (2019). Foundation species, non-trophic interactions, and the value of being common. *iScience* 13, 254–268.
- Escapa, C. M., Isacch, J. P., Daleo, P., Alberti, J., Iribarne, O. O., Borges, M. E., Lasta, M.** (2004). The distribution and ecological effects of the introduced Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in northern Patagonia. *Journal of Shellfish Research*, 23, 765-773.
- Félix, P. M., Correia, M. J., Chainho, P., Costa, J. L., Chaves, M. L., Cruz, T., Cancela Da Fonseca, L.** (2015). Impact of freshwater inputs on the spatial structure of benthic macroinvertebrate communities in two landlocked coastal lagoons. *Hydrobiologia*, 758, 197-209.

- Fiore, M. M., D'Onofrio, E. E., Pousa, J. L., Schnack, E. J., Bertola, G. R.** (2009). Storm surges and coastal impacts at Mar del Plata, Argentina. *Continental Shelf Research*, 29(14), 1643-1649.
- Gappa, J. L., Tablado, N. M.** (1990). Influence of sewage pollution on a rocky intertidal community dominated by the mytilid *Brachidontes*. *Marine Ecology Progress Series*, 63, 163-175.
- Giampietri, L., Piccolo, M. C.** (2000). Diferencias climáticas en el área costera de la ciudad de Mar del Plata. *Geoacta* 25, 65–74.
- Glynn, P. W., Manzello, D. P.** (2015). Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance. *Coral reefs in the Anthropocene*, 67-97.
- Gómez-Pujol, L., Fornós, J. J., Swantesson, J. O.** (2006). Rock surface millimetre-scale roughness and weathering of supratidal Mallorcan carbonate coasts (Balearic Islands). *Earth Surface Processes and Landforms* 31, 1792-1801.
- Gómez-Pujol, L., Pérez-Alberti, A., Blanco-Chao, R., Costa, S., Neves, M., Del Río, L.** (2014). Chapter 6: The rock coast of continental Europe in the Atlantic. *Geological Society, London, Memoirs*, 40, 77-88.
- Gonzalez, J. A., Coombes, M. A., Palomo, M. G., Isla, F. I., Soria, S. A., Gutiérrez, J. L.** (2021). Enhanced weathering and erosion of a cohesive shore platform following the experimental removal of mussels. *Frontiers in Marine Science*, 8, 756016.
- Gowell, M., Coombes, M. A., Viles, H. A.** (2015). Rock-protecting seaweed? Experimental evidence of bioprotection in the intertidal zone. *Earth Surface Processes and Landforms*, 40, 1364–1370. doi: 10.1002/esp.3736

- Granhag, L. M., Finlay, J. A., Jonsson, P. R., Callow, J. A., Callow, M. E.** (2004). Roughness-dependent removal of settled spores of the green alga *Ulva* (syn. *Enteromorpha*) exposed to hydrodynamic forces from a water jet. *Biofouling*, 20, 117-122.
- Guerra-Garcia, J. M., Ros, M., Baeza-Rojano, E.** (2015). Seasonal fluctuations and dietary analysis of fouling caprellids (Crustacea: Amphipoda) from marinas of southern Spain. *Marine Biology Research*, 11, 703-715.
- Guichard, F., Bourget, E.** (1998). Topographic heterogeneity, hydrodynamics, and benthic community structure: a scale-dependent cascade. *Marine Ecology Progress Series*, 171, 59–70. doi: 10.3354/meps171059
- Gutiérrez, J., Iribarne, O.** (1999). Role of Holocene beds of the stout razor clam *Tagelus plebeius* in structuring present benthic communities. *Marine Ecology Progress Series*, 185, 213-228.
- 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. doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12322.x
- Gutiérrez, J. L., Jones, C. G., Byers, J. E., Arkema, K. K., Berkenbusch, K., Committo, J. A.** (2011). Physical ecosystem engineers and the functioning of estuaries and coasts. *Treatise on Estuarine and Coastal Science*, 7, 53–81. doi: 10.1016/b978-0-12-374711-2.00705-1
- 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*, 72:10.

**Gutiérrez, J. L., Bagur, M., Palomo, M. G.** (2019). Algal epibionts as coengineers in mussel beds: effects on abiotic conditions and mobile interstitial invertebrates. *Diversity*, 11:17. doi: 10.3390/d11020017

**Gutiérrez, J. L.** (2020). Ecosystem engineers in the world coasts: case studies and conceptual linkages. *Diversity*, 12(6), 243.

**Gutiérrez, J.L., Hacker, S.D., Coombes, M.A., Wild, C., Pereira-Filho, G.H., Palomo, M.G.** (2022). Marine hard bottom communities. *Marine Biology*, 226-267.

**Gutiérrez, J.L., Bagur, M., Lorenzo, R., Palomo, M.G.** (2023). A facultative mutualism between habitat-forming species enhances the resistance of rocky shore communities to heat waves. *Frontiers in Ecology and Evolution* 11: 1278762

**Hayden, H. S., Blomster, J., Maggs, C. A., Silva, P. C., Stanhope, M. J., & Waaland, J. R.** (2003). Linnaeus was right all along: *Ulva* and *Enteromorpha* are not distinct genera. *European Journal of Phycology*, 38, 277-294.

**Healy, T. R.** (1968). Bioerosion on shore platforms developed in the Waitemata Formation, Auckland. *Journal of Earth Science*, 2, 26–37.

**Helmuth, B. S.** (1998). Intertidal mussel microclimates: predicting the body temperature of a sessile invertebrate. *Ecological Monographs*, 68, 51–74. doi: 10.1890/0012-9615(1998)068[0051:immptb]2.0.co;2

- Hesketh, A. V., Schwindt, E., Harley, C. D.** (2021). Ecological and environmental context shape the differential effects of a facilitator in its native and invaded ranges. *Ecology*, 102, e03478.
- Isla, F., Taglioretti, M., Dondas, A.** (2015). Revisión y nuevos aportes sobre la estratigrafía y sedimentología de los acantilados entre Mar de Cobo y Miramar, provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 72, 235-250.
- Isla, F. I., Quiroz Londoño, O. M., Cortizo, L. C.** (2018). Groundwater characteristics within loessic deposits: the coastal springs of Los Acantilados, Mar del Plata, Argentina. *Environmental Earth Sciences*, 77, 610.
- Jayakumar, S., Saravanane, R.** (2010). Biodeterioration of coastal concrete structures by marine green algae. *International Journal of Civil Engineering*, 8, 352-361.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., Shachak, M.** (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373–386. doi: 10.2307/3545850
- Kanyaya, J. I., Trenhaile, A. S.** (2005). Tidal wetting and drying on shore platforms: an experimental assessment. *Geomorphology*, 70, 129–146. doi: 10.1016/j.geomorph.2005.04.005
- Kløve, B., Ala-Aho, P., Bertrand, G., Gurdak, J. J., Kupfersberger, H., Kværner, J., Pulido-Velazquez, M.** (2014). Climate change impacts on groundwater and dependent ecosystems. *Journal of Hydrology*, 518, 250-266.

- Knight, J., Burningham, H.** (2020). Bedrock hardness values and morphological zonation of a shore platform in South Africa. *Transaction of the Royal Society of South Africa*, 75, 40–53. doi: 10.1080/0035919x.2019.1670751
- La Marca, E. C., Coombes, M. A., Viles, H. A., Naylor, L. A., Ruolo, I., Di Un, B. P., Biologica, I.** (2014). The bio-protective role of a biological encrustation. *Biologia Marina Mediterranea*, 21, 345-346.
- Lamarchina, S., Maenza, R. A., Isla, F.** (2021). Mixed sand and gravel beaches of Buenos Aires, Argentina. Morphodynamics and stability. *Journal of Coastal Conservation*, 25, 1-11.
- Legner, E. F.** (1976). Intertidal rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae). *Marine insects*, 521.
- Ledesma-Vázquez, J., Johnson, M. E.** (1994). Late Pliocene abrasion platform from the cantil costero formation of Baja California. *Ciencias Marinas*, 20(2), 139-157.
- Leonard, G. H.** (1999). Positive and negative effects of intertidal algal canopies on recruitment and survival of barnacles. *Marine Ecology Progress Series*, 178, 241-249.
- Liuzzi, M. G., Gappa, J. L.** (2008). Macrofaunal assemblages associated with coralline turf: species turnover and changes in structure at different spatial scales. *Marine Ecology Progress Series*, 363, 147-156.
- Londoño-Londoño, J. E., de Melo, C., Silva, A. C. F.** (2022). Groundwater discharge locally shapes the rocky shore macroinvertebrate community in South-Southwest Portugal. *Marine Environmental Research*, 179, 105672
- Mackay, C. F., Cyrus, D. P.** (2001). Is freshwater quality adequately defined by physico-chemical components? Results from two drought-affected

estuaries on the east coast of South Africa. *Marine and freshwater research*, 52, 267-281.

**Maggi, E., Benedetti-Cecchi, L., Castelli, A., Chatzinikolaou, E., Crowe, T. P., Ghedini, G., Bulleri, F.** (2015). Ecological impacts of invading seaweeds: a meta-analysis of their effects at different trophic levels. *Diversity and distributions*, 21, 1-12.

**Martin, G. D., Vijay, J. G., Laluraj, C. M., Madhu, N. V., Joseph, T., Nair, M., Balachandran, K. K.** (2008). Fresh water influence on nutrient stoichiometry in a tropical estuary, southwest coast of India. *Applied Ecology and Environmental Research*, 6, 57-64.

**Martins, G. M., Neto, A. I., Cacabelos, E.** (2016). Ecology of a key ecosystem engineer on hard coastal infrastructure and natural rocky shores. *Marine Environmental Research*, 113, 88-94.

**McCarroll, D., Nesje, A.** (1996). Rock surface roughness as an indicator of degree of rock surface weathering. *Earth Surface Processes and Landforms*, 21, 963-977.

**McCune, B.** (1999). PC-ord. *Multivariate analysis of ecological data*.

**Mendez, M. M., Livore, J. P., Calcagno, J. A., Bigatti, G.** (2017). Effects of recreational activities on Patagonian rocky shores. *Marine Environmental Research*, 130, 213–220.

**Mendez, M. M., Livore, J. P., Bigatti, G.** (2018). Effects of trampling on intertidal mussel beds: importance of disturbance intensity. *Marine Ecology Progress Series*, 606, 231-235.

- Mendez, M. M., Livore, J. P., Márquez, F., Bigatti, G.** (2021). Mass mortality of foundation species on rocky shores: Testing a methodology for a continental monitoring program. *Frontiers in Marine Science*, 8, 620866.
- Menzie, C. A.** (1978). Productivity of chironomid larvae in a littoral area of the Hudson river estuary. PhD thesis, City University of New York: 127 pp.
- Menzie, C. A.** (1980). The chironomid (Insecta: Diptera) and other fauna of a *Myriophyllum spicatum* L. plant bed in the lower Hudson River. *Estuaries*, 3, 38-54.
- Micheli, F., Heiman, K. W., Kappel, C. V., Martone, R. G., Sethi, S. A., Osio, G. C.** (2016). Combined impacts of natural and human disturbances on rocky shore communities. *Ocean & Coastal Management*, 126, 42–50.
- Mislan, K. A. S., Wethey, D. S.** (2015). A biophysical basis for patchy mortality during heat waves. *Ecology*, 96, 902-907.
- Moses, C.** (2014). The rock coast of the British Isles: shore platforms. *Rocky Coasts: a Global Synthesis*, 40, 39–55. doi: 10.1144/M40.4
- Moses, C., Robinson, D. A.** (2021). Intertidal cohesive foreshores: Erosion rates and processes illustrated by a shore platform at Warden Point, Kent, UK. *Marine Geology*, 442, 106658.
- Mottershead, D. N.** (1989). Rates and patterns of bedrock denudation by coastal salt spray weathering: a seven-year record. *Earth Surface Processes and Landforms*, 14, 383–398. doi: 10.1002/esp.3290140504
- Mottershead, D. N.** (2013). Coastal weathering. *Treatise on Geomorphology* 4, 228–244. doi: 10.1016/b978-0-12-374739-6.0 0064-6
- Moura, D., Gabriel, S., Gamito, S., Santos, R., Zugasti, E., Naylor, L.** (2012). Integrated assessment of bioerosion, biocover and downwearing rates of

- carbonate rock shore platforms in southern Portugal. *Continental Shelf Research*, 38, 79–88. doi: 10.1016/j.csr.2012.03.003
- Naylor, L. A., Coombes, M. A., Viles, H. A.** (2012). Reconceptualising the role of organisms in the erosion of rock coasts: a new model. *Geomorphology*, 15, 17–30. doi: 10.1016/j.geomorph.2011.07.015
- Naylor, L. A., Coombes, M. A.** (2015). Bioprotection: working with nature to manage coastal hazards. *Geography Review*, 28, 37–41.
- Nazar Seidi, A., Gandomkar, A.** (2016). A Study of the uncertainty of detection methods for the climatic changes in temperature variables (case study in Karkheh). *Geography*, 6, 7-21.
- Nehls, G., Thiel, M.** (1993). Large-scale distribution patterns of the mussel *Mytilus edulis* in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein: do storms structure the ecosystem?. *Netherlands Journal of Sea Research*, 31(2), 181-187.
- Neter, J., Wasserman, W., Kutner, M. H.** (1990). Applied Linear Statistical Models. Regression, *Analysis of Variance, and Experimental Designs*. Homewood, IL: Irwin
- Nunez Velazquez, S., Rumbold, C. E., & Obenat, S. M.** (2017). Population dynamics of *Caprella dilatata* and *Caprella equilibra* (Peracarida: Amphipoda) in a Southwestern Atlantic harbour. *Marine Biology Research*, 13, 888-898.
- Olafsson, E.** (2016). Marine macrophytes as foundation species. CRC Press.
- Paine, R. T.** (1976). Size-limited predation: an observational and experimental approach with the *Mytilus-Pisaster* interaction. *Ecology*, 57, 858-873.

- Paine, R. T., Levin, S. A.** (1981). Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological monographs*, 51, 145-178.
- Pappalardo, M., D'Olivo, M.** (2019). Testing a methodology to assess fluctuations of coastal rocks surface temperature. *Journal of Marine Science and Engineering*, 7,315. doi: 10.3390/jmse7090315
- Payo, A., Hall, J. W., Dickson, M. E., Walkden, M. J.** (2015). Feedback structure of cliff and shore platform morphodynamics. *Journal of Coastal Conservation*, 19, 847–859. doi: 10.1007/s11852-014-0342-z
- 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*, 32, 51-64.
- Penchaszadeh, P. E., Scelzo, M. A., Palomo, M.G., Cuevas, M, Cledón, M.** (2007). A review of the intertidal rocky shore community at Mar del Plata (Argentina) characterized by the mussel *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846). *The Nagisa World Congress*, 1, 115-123.
- Petersen, D. S., Schultz, M., Gorb, S. N., Heepe, L.** (2020). A systematic investigation into the effect of fibrillar microstructures on the settlement and attachment strength of the bay barnacle *Balanus improvisus* under natural conditions. *Applied Physics A*, 126, 1-11.
- Porter, N. J., Trenhaile, A. S.** (2007). Short-term rock surface expansion and contraction in the intertidal zone. *Earth Surface Processes and Landforms*, 32, 1379–1397. doi: 10.1002/esp.1479
- Porter, N. J., Trenhaile, A. S., Prestanski, K., Kanyaya, J. I.** (2010). Patterns of surface downwearing on shore platforms in eastern Canada. *Earth Surface Processes and Landforms*, 35, 1793-1810.

- Pratt, J. R., Bowers, N. J., Niederlehner, B. R., Cairns, J.** (1988). Effects of atrazine on freshwater microbial communities. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 17, 449-457.
- Resh, V. H., Brown, A. V., Covich, A. P., Gurtz, M. E., Li, H. W., Minshall, G. W., Wissmar, R. C.** (1988). The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American benthological society*, 7, 433-455.
- Rico, Y., Gómez Samus, L., Bidegain, J. C.** (2020). Magnetoestratigrafía y parámetros magnéticos de los acantilados de San Eduardo del Mar. Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 77, 104–131.
- Robinson, D. A., Jerwood, L. C.** (1987). Sub-aerial weathering of chalk shore platforms during harsh winters in southeast England. *Marine Geology*, 77, 1–14. doi: 10.1016/0025-3227(87)90080-6.
- Rodellas, V., Stieglitz, T. C., Andrisoa, A., Cook, P. G., Raimbault, P., Tamborski, J. J., Radakovitch, O.** (2018). Groundwater-driven nutrient inputs to coastal lagoons: The relevance of lagoon water recirculation as a conveyor of dissolved nutrients. *Science of the total environment*, 642, 764-780.
- Romano, C., Widdows, J., Brinsley, M. D., Staff, F. J.** (2003). Impact of *Enteromorpha intestinalis* mats on near-bed currents and sediment dynamics: flume studies. *Marine Ecology Progress Series*, 256, 63-74.
- Santos, A. R., Veiga, M. D. R., Matias, L., Santos Silva, A., De Brito, J.** (2018). Durability and compatibility of lime-based mortars: the effect of aggregates. *Infrastructures*, 3, 34.

- Santos, T., Gomes, M. I., Silva, A. S., Ferraz, E., Faria, P.** (2020). Comparison of mineralogical, mechanical and hygroscopic characteristic of earthen, gypsum and cement-based plasters. *Construction and Building Materials*, 254. doi: 10.1016/j.conbuildmat.2020.119222
- Schiel, D. R., Steinbeck, J. R., Foster, M. S.** (2004). Ten years of induced ocean warming causes comprehensive changes in marine benthic communities. *Ecology*, 85, 1833-1839.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., Eliceiri, K. W.** (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods*, 9, 671-675.
- Schubert, N., Schoenrock, K. M., Aguirre, J., Kamenos, N. A., Silva, J., Horta, P. A., Hofmann, L. C.** (2020). Coralline algae: Globally distributed ecosystem engineers. *Frontiers in Marine Science*, 7, 352.
- Scrosati, R. A., Ellrich, J. A.** (2018). Thermal moderation of the intertidal zone by seaweed canopies in winter. *Marine Biology*, 165. doi: 10.1007/s00227-018-3374-3.
- Seuront, L., Nicastro, K. R., Zardi, G. I., Goberville, E.** (2019). Decreased thermal tolerance under recurrent heat stress conditions explains summer mass mortality of the blue mussel *Mytilus edulis*. *Scientific Reports*, 9, 17498. doi: 10.1038/s41598-019-53580-w.
- Silliman, B. R., Bertness, M. D., Altieri, A. H., Griffin, J. N., Bazterrica, M. C., Hidalgo, F. J.** (2011). Whole-community facilitation regulates biodiversity on Patagonian rocky shores. *PLoS One* 6:e24502.doi:10.1371/journal.pone.0024502.

- Smith, B. J., Gomez-Heras, M., Viles, H. A.** (2010). Underlying issues on the selection, use and conservation of building limestone. *Geological Society* 331, 1–11. doi: 10.1144/SP331.1
- 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 pulmonate limpet *Siphonaria lessonii* along the Southwestern Atlantic. *Journal of Sea Research*, 129, 29-35.
- Soria, S.A., Gutiérrez, J.L., Gonzalez, J.A., Callá, S.L., Palomo, M.G.** (2022). Habitat properties and invertebrate composition in mussel-dominated rocky shores: a test of edge effects. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 277.
- Soria, S.A., Gutiérrez, J.L., Palomo, M.G.** (2023). How climate-driven changes in disturbance frequency affect the recovery of intertidal mussel beds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 562.
- Soria, S. A., Gutiérrez, J. L., Palomo, M. G.** (2024). Non-native barnacle accelerates the recovery from disturbance of intertidal mussel beds. *Marine Ecology Progress Series*, 732, 73-83.
- Sousa, W. P.** (1984). Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology*, 65, 1918-1935.
- Stephenson, W. J., Kirk, R. M.** (2000). Development of shore platforms on Kaikoura Peninsula. South Island, New Zealand: II: the role of subaerial weathering. *Geomorphology* 32, 43–56. doi: 10.1016/S0169-555X(99)00062-8

- Stephenson, W. J., Kirk, R. M.** (2001). Surface swelling of coastal bedrock on inter-tidal shore platforms, Kaikoura Peninsula, South Island, New Zealand. *Geomorphology*, 41, 5-21.
- Stephenson, W. J., Finlayson, B. L.** (2009). Measuring erosion with the microerosion meter-Contributions to understanding landform evolution. *Earth Science Reviews*, 95, 53–62. doi: 10.1016/j.earscirev.2009.03.006
- Sternberg, T., Viles, H., Cathersides, A.** (2011). Evaluating the role of ivy (*Hedera helix*) in moderating wall surface microclimates and contributing to the bioprotection of historic buildings. *Building and Environment*, 46, 293-297.
- Stigter, T. Y., Nunes, J. P., Pisani, B., Fakir, Y., Hugman, R., Li, Y., El Himer, H.** (2014). Comparative assessment of climate change and its impacts on three coastal aquifers in the Mediterranean. *Regional environmental change*, 14, 41-56.
- Suchanek, T. H.** (1985). Mussels and their role in structuring rocky shore communities. *The Ecology of Rocky Coasts*, 70–96.
- Sunamura, T.** (1992). *Geomorphology of Rocky Coasts*. New York, NY: Wiley.
- Tanaka, M. O., Magalhães, C. A.** (2002). Edge effects and succession dynamics in *Brachidontes* mussel beds. *Marine Ecology Progress Series*, 237, 151-158.
- Tavares Cutrim, A. S., Santos Sousa, L. K., Passos Ribeiro, R., De Oliveira, V. M., Silva De Almeida, Z. D.** (2018). Structure of a polychaete community in a mangrove in the northern coast of Brazil. *Acta Biológica Colombiana*, 23, 286-294.

- Thyrring, J., Tremblay, R., Sejr, M. K.** (2020). Local cold adaption increases the thermal window of temperate mussels in the Arctic. *Conservation Physiology*. 7:coz098. doi: 10.1093/conphys/coz098
- Tillin, H. M., Budd, G.** (2015). *Ulva* spp. on freshwater-influenced and/or unstable upper eulittoral rock. *Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information Reviews*, [on-line]. Plymouth: Marine Biol.
- Torroglosa, M. E.** (2015). Biología reproductiva y crecimiento de *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) en sustratos duros artificiales en playas arenosas de la provincia de Buenos Aires. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. 142 p.
- Trenhaile, A. S., Rudakas, P.** (1981). Freeze-thaw and shore platform development in Gaspé. Québec. *Géographie Physique et Quaternarie*, 35, 171–181. doi: 10.7202/1000435ar
- Trenhaile, A. S., Mercan, D. W.** (1984). Frost weathering and the saturation of coastal rocks. *Earth Surface Processes and Landforms*, 9, 321–331. doi: 10.1002/esp.3290090405
- Trenhaile, A. S.** (1987). *The geomorphology of rock coasts*. Oxford: Oxford University Press.
- Trenhaile, A. S.** (2002). Rock coasts, with particular emphasis on shore platforms. *Geomorphology*, 48, 7–22. doi: 10.1016/S0169-555X(02)00173-3
- Trenhaile, A. S. (2006).** Tidal wetting and drying on shore platforms: an experimental study of surface expansion and contraction. *Geomorphology* 76, 316–331. doi: 10.1016/j.geomorph.2005.11.006

- Trovant, B., Ruzzante, D. E., Basso, N. G., Orensanz, J. L.** (2013). Distinctness, phylogenetic relations and biogeography of intertidal mussels (*Brachidontes*, Mytilidae) from the south-western Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93, 1843-1855.
- Trovant, B., Orensanz, J. L., Ruzzante, D. E., Stotz, W., Basso, N. G.** (2015). Scorched mussels (Bivalvia: Mytilidae: Brachidontinae) from the temperate coasts of South America: phylogenetic relationships, trans Pacific connections and the footprints of Quaternary glaciations. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82, 60–74. doi: 10.1016/j.ympev.2014.10.002
- Trudgill, S. T.** (1987). Bioerosion of intertidal limestone, Co. Clare, Eire 3: zonation, process and form. *Marine Geology*, 74, 111–121. doi: 10.1016/0025-3227(87)90009-0
- Tsuchiya, M.** (1983). Mass mortality in a population of the mussel *Mytilus edulis* L. caused by high temperature on rocky shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 66, 101–111. doi: 10.1016/0022-0981(83)90032-1
- Turowski, J. M., Cook, K. L.** (2017). Field techniques for measuring bedrock erosion and denudation. *Earth Surface Processes and Landforms*, 42, 109–127.
- Venier, C., da Silva, J. F., McLelland, S. J., Duck, R. W., Lanzoni, S.** (2012). Experimental investigation of the impact of macroalgal mats on flow dynamics and sediment stability in shallow tidal areas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 112, 52-60.

- Vermaat, J. E., Sand-Jensen, K.** (1987). Survival, metabolism and growth of *Ulva lactuca* under winter conditions: a laboratory study of bottlenecks in the life cycle. *Marine Biology*, 95, 55-61.
- Viles, H., Goudie, A., Grab, S., Lalley, J.** (2011). The use of the Schmidt Hammer and Equotip for rock hardness assessment in geomorphology and heritage science: a comparative analysis. *Earth Surface Processes and Landforms*, 36, 320–333. doi: 10.1002/esp.2040
- Volkenborn, N., Robertson, D. M., Reise, K.** (2009). Sediment destabilizing and stabilizing bio-engineers on tidal flats: cascading effects of experimental exclusion. *Helgoland Marine Research*, 63, 27-35.
- Wang, Z. F., Shen, S. L., Yin, Z. Y., Xu, Y. S.** (2015). Rapid field evaluation of the strength of cement-stabilized clayey soil. *Bulletin of Engineering Geology and the Environmental*, 74, 991–999. doi: 10.1007/s10064-014-0643-3
- Watt, C. A., Scrosati, R. A.** (2013). Bioengineer effects on understory species richness, diversity, and composition change along an environmental stress gradient: experimental and mensurative evidence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 123, 10-18.
- Wilhelm, K., Viles, H., Burke, Ó** (2016). Low impact surface hardness testing (Equotip) on porous surfaces—advances in methodology with implications for rock weathering and stone deterioration research. *Earth Surface Processes and Landforms*, 41, 1027–1038. doi: 10.1002/esp.3882
- Wong, S. C., Harah, Z. M., Sidik, B. J., Arshad, A.** (2012). Comparison of seaweed communities of the two rocky shores in Sarawak, Malaysia. *Coastal Marine Science*, 35, 78-84.

- Wright, J. T., Byers, J. E., DeVore, J. L., Sotka, E. E.** (2014). Engineering or food? Mechanisms of facilitation by a habitat-forming invasive seaweed. *Ecology*, 95, 2699-2706.
- Zarate, M. A., Fasano, J. L.** (1989). The Plio-Pleistocene record of the central eastern Pampas, Buenos Aires province, Argentina: the Chapadmalal case study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 72, 27-52.
- Zhang, Z., Yao, X., Zhu, H.** (2010). Potential application of geopolymers as protection coatings for marine concrete: II. Microstructure and anticorrosion mechanism. *Applied clay science*, 49, 7-12.
- Zheng, F., Liu, J. P., Fang, X. H., Song, M. R., Yang, C. Y., Yuan, Y., Zhu, J.** (2022). The predictability of ocean environments that contributed to the 2020/21 extreme cold events in China: 2020/21 La Niña and 2020 Arctic sea ice loss. *Advances in Atmospheric Sciences*, 39, 658-672.