



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DOCTOR EN BIOLOGÍA

**CARACTERIZACIÓN DEL MEJILLINAR DE
BRACHIDONTES RODRIGUEZII (D'ORBIGNY, 1842) EN
LA ZONA INTERMAREAL DEL SUR BONAERENSE**

EDER PAULO DOS SANTOS

BAHÍA BLANCA

ARGENTINA

2022

PREFACIO

Esta tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur, y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otras. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el Laboratorio de Ecología Bentónica del Instituto Argentino de Oceanografía (IADO-CONICET-UNS), bajo la dirección de la Dra. Sandra M. Fiori docente investigadora del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia de la Universidad Nacional del Sur y del Instituto Argentino de Oceanografía.

Eder Paulo Dos Santos



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

Secretaría General de Postgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el/..../.... , mereciendo la calificación de (.....)

AGRADECIMIENTOS

A Gavour Carli Dos Santos y Chierley Maria Dos Santos, mis padres que siempre me acompañaron y alentaron a que me perfecciono en mis estudios.

A Francisco Vinicus Dos Santos Borges y Catalina Lucia Dos Santos Borges, mis hijos a los cuales entrego todo mi corazón.

A la Dra. Sandra Fiori por su generosidad en aceptar ser mi directora de Tesis.

Al Dr. Ricardo Bastida por invitarme a participar de su proyecto en donde nació la idea original de esta Tesis.

A la Dra. Cecilia Carcedo, mi compañera de campañas, por todo el apoyo durante las tareas en la playa.

Al Lic. Carlos Zotelo por auxiliarme con los reanálisis meteorológicos.

Al IADO por el uso de sus instalaciones y facilidades y, principalmente, por ser mi lugar de trabajo.

Al Dr. José Kostadinoff y a la Dra. Maria Cintia Piccolo, los directores del IADO en cuyo mandato logré incorporarme como personal de apoyo al CONICET.

A mis compañero(a)s de trabajo, Javier Arlenghi, Hugo Pellegrini, Martín Amodeo, Walter Melo, Luis Ariel Raniolo y a las Dras. Maria Luján Bustos y Andrea Huamantincó, por sus colaboraciones en diversas tareas de campo y laboratorio.

ÍNDICE

RESUMEN	6
ABSTRACT	8
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	
1.1. El mejillín <i>Brachidontes rodriguezii</i> (d'Orbigny, 1842)	10
1.2. Rango de distribución de <i>Brachidontes rodriguezii</i> y hábitats colonizados	11
1.3. Los mejillinares intermareales de <i>Brachidontes rodriguezii</i>	13
1.4. Área de estudio	15
1.5. Hipótesis y predicciones	18
1.6. Objetivos específicos	20
2. MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES	
2.1. Toma de muestras	21
2.2. Procesamiento y análisis de las muestras en laboratorio	24
2.3. Análisis estadístico	29
3. EL AMBIENTE FÍSICO	
3.1. Introducción	31
3.2. Materiales y Métodos	32
3.3. Resultados	33
3.3.1 Topografía y perímetro del mejillinar	33
3.3.2. Granulometría de sedimentos de la playa	38
3.3.3. Materia orgánica en sedimentos de la playa	39
3.3.4. Carbono orgánico en sedimentos de la playa	40
3.3.5. Análisis de vientos	41
3.4. Discusión	44
4. DINÁMICA POBLACIONAL DE <i>BRACHIDONTES RODRIGUEZII</i>	
4.1. Introducción	47

4.2. Materiales y Métodos	49
4.2.1. Estructura de tallas, reclutamiento, mortalidad, densidad y biomasa	49
4.2.2. Estratificación, relación densidad-biomasa y capacidad de carga	50
4.2.3. Efectos del enterramiento sobre la población de <i>B. rodriguezii</i>	56
4.2.4. Efectos de la bioingeniería de <i>B. rodriguezii</i> sobre los sedimentos	58
4.3. Resultados	58
4.3.1. Estructura de tallas	58
4.3.2. Reclutamiento	62
4.3.3. Mortalidad	64
4.3.4. Densidad	66
4.3.5. Biomasa y producción	67
4.3.6. Estratificación, relación densidad-biomasa y capacidad de carga	68
4.3.7. Efectos del enterramiento sobre la población de <i>B. rodriguezii</i>	74
4.3.8. Efectos de la bioingeniería de <i>B. rodriguezii</i> sobre los sedimentos	86
4.4. Discusión	98
5. LA COMUNIDAD DEL MEJILLINAR	
5.1. Introducción	106
5.2. Materiales y Métodos	108
5.3. Resultados	109
5.3.1. La macrofauna del mejillinar	109
5.3.2. La macrofauna de la matriz del mejillinar y de los sedimentos	121
5.3.3. La macrofauna del mejillinar enterrado por arenas de la playa	129
5.3.4. La macrofauna sobre un gradiente de disturbio por enterramiento	133
5.4. Discusión	145
6. CONCLUSIONES	
6.1. Discusión sobre las predicciones de la hipótesis	150
6.2. Conclusiones finales	156
7. BIBLIOGRAFÍA	159

Resumen

El mejillín, *Brachidontes rodriguezii*, es un bivalvo intermareal de la familia Mytilidae que se distribuye a lo largo de la costa Atlántica Sudamericana (29°- 46° Lat Sur). Es la especie dominante en los intermareales rocosos bonaerenses y norpatagónicos (Argentina). Este trabajo tuvo por finalidad analizar la distribución espacial y temporal y la dinámica poblacional de *B. rodriguezii* en el intermareal rocoso de Pehuén Co (Provincia de Buenos Aires), explorar las relaciones de densodependencia y capacidad de carga del ambiente y evaluar el efecto del enterramiento debido a la dinámica sedimentaria costera. Además, se describió la comunidad asociada al ambiente formado por el mejillín (denominado mejillinar), explorando las relaciones entre los descriptores comunitarios (diversidad, riqueza específica y uniformidad) y las variables ambientales (temperatura del agua, salinidad, altura y período de olas, granulometría y materia orgánica de los sedimentos). Durante dos años se realizaron muestreos estacionales, utilizando parcelas de 200 cm², sobre las superficies horizontales y verticales de una plataforma rocosa de abrasión intermareal a la cual se le registró periódicamente las variaciones de la superficie enterrada y desenterrada por arenas de la playa. El mejillinar de Pehuén Co presentó en general menores densidades de *B. rodriguezii* con respecto a otros mejillinares ubicados en el centro geográfico de distribución de la especie, así como una tendencia de empobrecimiento de la diversidad de la comunidad asociada, la cual estuvo dominada por el mitílido y constituida por taxones con un modo de vida predominantemente móvil e infaunal. Localmente las mayores densidades poblacionales del mejillín se registraron sobre las superficies verticales de la plataforma de abrasión estudiada, debido a su disposición en estratos, estrategia que le permitió disminuir la competencia intraespecífica. En las superficies horizontales, la población se dispuso en un solo estrato, evidenciándose los efectos de auto-raleo debidos a la limitación del espacio. La población de *B. rodriguezii* en Pehuén Co presentó una estructura de talla trimodal. El reclutamiento se registró durante todo el año con máximos durante el otoño y la primavera, como ha sido reportado para otros mejillinares bonaerenses. Las variaciones del estado morfodinámico de la playa arenosa provocaron efectos sobre la granulometría de los sedimentos retenidos por la matriz orgánica del mejillinar. Durante el período de acreción aumentó la proporción

de arenas finas dentro de la matriz, mientras que en la fase erosiva de la playa se observó un aumento de la proporción de granos gruesos. Por otra parte, el enterramiento de las rocas y las grandes cantidades de arenas acumuladas sobre superficies horizontales disminuyeron la capacidad de carga del afloramiento y particularmente de dicha superficie. Los eventos de enterramientos del mejillinar provocaron mortalidades masivas de *B. rodriguezii* por sofocación, lo cual disminuyó su dominancia y se asoció con aumentos de la diversidad y de la uniformidad de la comunidad cuando la intensidad del disturbio fue intermedia (disturbio asociado con las muestras de los sedimentos por debajo de la matriz), en tanto que disturbios severos de enterramiento (disturbio máximo) provocaron la disminución del número de taxones de la comunidad del mejillinar.

Abstract

The mussel *Brachidontes rodriguezii* (mejillín) is an intertidal bivalve of the Mytilidae family that is distributed along the South American Atlantic coast (29 ° - 46 ° South Lat). It is the dominant species in the rocky intertidal areas of Buenos Aires and North Patagonia (Argentina). The purpose of this work were to analyze the spatial and temporal distribution and the population dynamics of *B. rodriguezii* in the intertidal of Pehuén Co (Buenos Aires Province), to explore the relationships of density and carrying capacity of the environment and to evaluate the effect of burial due to the processes of coastal sedimentary dynamics. In addition, the community associated with the environment formed by the mejillín (called mejillinar) was described, exploring the relationships between community descriptors (diversity, specific richness and uniformity) and environmental variables (water temperature, salinity, wave height and period, sediment granulometry and organic matter). Seasonal samplings were carried out for two years, using plots of 200 cm², on the horizontal and vertical surfaces of an intertidal rocky outcrop to which the variations of the surface exposed and covered by beach sand were recorded periodically. The Pehuén Co mussel bed generally presented lower *B. rodriguezii* densities with respect to other mussel beds located in the geographic center of distribution of the species, as well as a trend of impoverishment of the diversity of the associated community, which was dominated by the mytilid and made up of taxa with a way of life with a predominance of mobile infauna. Locally, the highest population densities of mussels were recorded on the vertical surfaces of the outcrop studied, due to their layered arrangement, a strategy that allowed them to reduce intraspecific competition. On the horizontal surfaces, the population was arranged in a single layer, evidencing the effects of self-thinning due to the limitation of space. The population of *B. rodriguezii* in Pehuén Co presented a trimodal size structure. Recruitment was recorded throughout the year with maximums during autumn and spring, as has been reported for other mussel beds in Buenos Aires. Variations in the morphodynamic state of the sandy beach caused effects on the granulometry of the sediments retained by the organic matrix of the mussel. During the accretion period, the proportion of fine sands within the matrix increased, while in the erosive phase of the beach an increase in the proportion of coarse grains was observed.

On the other hand, the burial of the rocks and the large amounts of accumulated sands on horizontal surfaces decreased the loading capacity of the outcrop and particularly of said surface. The mussel bed burial events caused massive mortalities of *B. rodriguezii* by suffocation, which decreased its dominance and was associated with increases in community diversity and uniformity when the intensity of the disturbance was intermediate (disturbance associated with samples of sediments below the matrix), while severe burial disturbances (maximum disturbance) caused the decrease in the number of taxons in the mejillinar community.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. El mejillín *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1842)

El mejillín, *Brachidontes rodriguezii*, es un molusco bivalvo perteneciente a la familia Mytilidae. Esta especie se caracteriza por presentar valvas pequeñas, umbones subterminales, redondeados, denticulos por detrás del ligamento y charnela con cinco o seis denticulos pequeños (Ríos, 1985; Adami *et al.*, 2013). El periostraco es de color marrón y la parte externa de la valva es marrón violácea, con finas crestas longitudinales cruzadas por estrías concéntricas de crecimiento (Forcelli & Narosky, 2015) (Figura 1.1). La parte interna de la valva presenta un aspecto nacarado en la parte posterior y blanquecina anteriormente. Esta especie presenta una gran plasticidad fenotípica, por ejemplo las tallas máximas varían entre 15 y 30 mm en poblaciones ubicadas en el intermareal superior (Vallarino, 2002; Torroglosa, 2015) y pueden llegar hasta 55 mm en poblaciones que se desarrollan en el intermareal inferior (Penchaszadeh, 1973) y hasta 65 mm en poblaciones submareales (Bastida, comunicación personal).

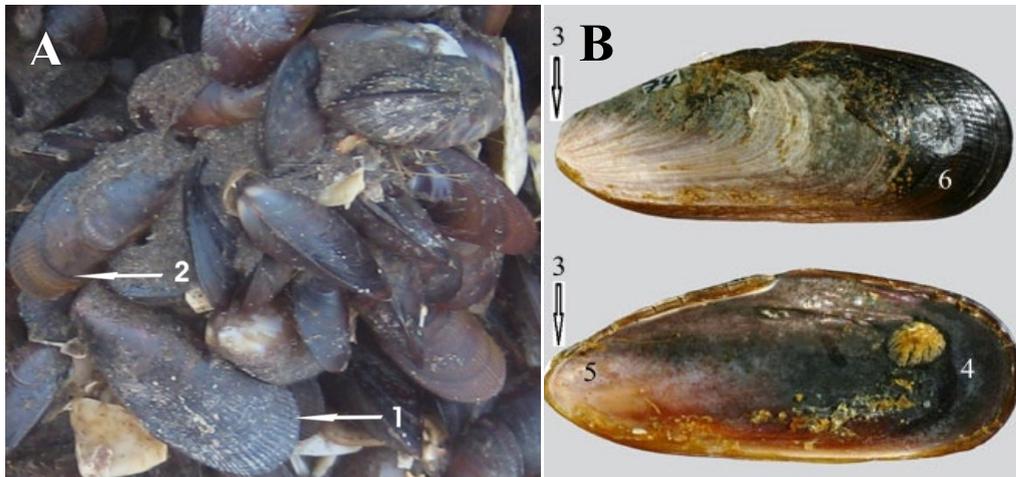


Figura 1.1. (A) Ejemplares de *Brachidontes rodriguezii* del intermareal de Pehuén Co. Referencias: (1) crestas longitudinales; (2) estrías concéntricas de crecimiento. (B) Foto extraída de World Register of Marine Species (WORMS): (3) umbones subterminales, redondeados; (4) parte interna de la valva de aspecto nacarado en la parte posterior y (5) blanquecino anteriormente; (6) periostraco de color marrón.

Brachidontes rodriguezii presenta sexos separados, fecundación externa y larva veliger libre nadadora y planctotrófica (Torroglosa, 2015). Es una especie filtradora que se alimenta de algas, particularmente diatomeas y detritos orgánicos (Penchaszadeh, 2004). Los adultos se adhieren al sustrato por medio de los filamentos proteicos producidos por la glándula del biso que está ubicada en la base del pie (Penchaszadeh, 1973). Superada la resistencia de los filamentos los animales se desprenden del sustrato y pueden ser dispersados por el oleaje, pero pueden volver a adherirse si permanecen en un hábitat apto para la supervivencia debido a la rápida producción de nuevos filamentos. La movilidad del pie le permite realizar pequeños desplazamientos utilizando los filamentos bisales como punto de apoyo. Se demostraron diversos tipos de movimientos en mitílidos, incluso a través de paredes verticales (Widdows *et al.*, 2002; Hutchison *et al.*, 2016). La adhesión de los organismos al sustrato, a través del biso, genera una matriz orgánica que une a los mitílidos entre sí y al sustrato, reteniendo en su interior sedimentos de variada granulometría y proveyendo refugio a organismos frente a la depredación y a la rigurosidad del ambiente físico (Seed, 1976; Suchanek, 1985), por lo cual los mitílidos son considerados bioingenieros ecosistémicos (Commito & Rusignuolo, 2000; Borthagaray & Carranza, 2007; Commito *et al.*, 2014).

1.2. Rango de distribución de *Brachidontes rodriguezii* y hábitats colonizados

El mitílido *Brachidontes rodriguezii* se extiende a lo largo de la costa Atlántica Sudamericana desde Torres en Brasil (29° 20' Latitud Sur) hasta Caleta Olivia en Argentina (46° 26' Latitud Sur) (Agostini, 2011; Cuevas *et al.*, 2006) (Figura 1.2). Su dominancia disminuye hasta ser reemplazado por los mitílidos *Mytilaster solisianus* y *Brachidontes darwinianus* al norte (Estado de Santa Catarina, Brasil) y *Perumytilus purpuratus* al sur (provincia de Chubut, Argentina). Las costas rocosas uruguayas del Río de la Plata presentan un reemplazo de comunidades intermareales de mitílidos reguladas por el gradiente de salinidad. En el agua dulce domina el bivalvo invasor *Limnoperna fortunei*, que es reemplazado en aguas mixohalinas por *Mytella charruana* y *Brachidontes darwinianus*, superpuesta con *Brachidontes rodriguezii* y *Mytilus edulis* hacia aguas marinas (Miloslavich *et al.*, 2016).

Sobre la costa argentina del Río de la Plata, donde el sustrato duro natural es escaso, se registró una alta frecuencia de *Limnoperna fortunei* en aguas dulces y escasa de *Mytella charruana* en aguas mixohalinas; ya en la Bahía de Samborombón, considerada una zona fluvio-marina (Darrigran & Damborenea, 2006) están presentes *Brachidontes rodriguezii*, *Mytilus edulis* y *Mytella charruana* (Aguirre, 1988; Giberto *et al.*, 2012).



Figura 1.2. Mapa de Sudamérica donde se indica el rango geográfico de distribución de *Brachidontes rodriguezii*.

Brachidontes rodriguezii es la especie dominante en los intermareales rocosos de las playas expuestas al oleaje de la provincia de Buenos Aires y también sectores puntuales del extremo norte de la Patagonia (Adami *et al.*, 2018).

Sin embargo, la dominancia de *B. rodriguezii* disminuye significativamente en los ambientes costeros bonaerenses protegidos del oleaje en donde los fondos duros son escasos. Por ejemplo, en la Albufera Mar Chiquita se han registrado bajas abundancias de asentamientos de *B. rodriguezii* sobre valvas del molusco bivalvo *Tagelus plebeius* (Gutiérrez & Valero, 2001) y entre los tubos del poliqueto exótico invasor *Ficopomatus enigmaticus* (Schwindt & Obenat, 2005). Por otro lado, en ambientes costeros protegidos con presencia de gravas de la Bahía San Antonio (provincia de Río Negro), *B. rodriguezii* es la especie dominante sobre intermareales (Salas, 2018).

1.3. Los mejillinares intermareales de *Brachidontes rodriguezii*

Diversos estudios describieron las comunidades asociadas a *Brachidontes rodriguezii* a lo largo de su rango de distribución, en Argentina (Ringuelet *et al.*, 1962; Olivier *et al.*, 1966 a,b; Penchaszadeh, 1973; López Gappa *et al.*, 1990; Adami *et al.*, 2004), Uruguay (Maytía & Scarabino, 1979; Borthagaray & Carranza, 2007; Borthagaray *et al.*, 2009) y Brasil (Agostini, 2011; Watywarawan, 2018).

Las investigaciones sobre las comunidades intermareales que se desarrollan sobre los sustratos duros de playas expuestas de la provincia de Buenos Aires han señalado a *B. rodriguezii* como la especie dominante de dicha comunidad, la cual ha sido denominada *mejillinar* (Olivier *et al.*, 1966a; Penchaszadeh, 1973; Nugent, 1989; López Gappa *et al.*, 1990; Vallarino, 2002). Por otra parte, a pesar de que se ha registrado el reclutamiento permanente de *B. rodriguezii* en sustratos artificiales del ambiente estuarial de Quequén-Necochea (Brankevich *et al.*, 1986; 1988), en general este mitílido se constituye en un integrante subdominante y hasta esporádico de comunidades incrustantes (*biofouling*) (Bastida, 1971; Bastida & Torti, 1973) de estructuras portuarias ubicadas en estuarios y otros ambientes protegidos del oleaje. A pesar de los diversos estudios realizados, se ha enfatizado la necesidad de mejorar las descripciones de la biodiversidad de los mejillinares (Vallarino, 2002; Calliari *et al.*, 2003).

En el litoral bonaerense (Figura 1.3) los mitílidos dominan los sustratos rocosos de la zona intermareal media y las algas rojas *Corallina officinalis* (Olivier *et al.*, 1966a,b; Liuzzi & López Gappa, 2008) y *Polysiphonia* sp. (Nugent, 1989) dominan la zona intermareal baja.

La tendencia general de ocupación del sustrato duro en el intermareal medio de Mar del Plata es el desarrollo del mejillinar, quedando excluidas las macroalgas epilíticas y permaneciendo únicamente las especies que pueden vivir como epizoicas sobre *Brachidontes rodriguezii* (Nugent, 1989). En Quequén-Necochea los espacios en el intermareal generados luego de perturbaciones o disturbios son ocupados por especies de macroalgas oportunistas y de rápido crecimiento (López Gappa *et al.*, 1993). En Pehuén Co, sur de la provincia de Buenos Aires, la presencia de macroalgas asociadas al mejillinar es escasa, siendo mayor su abundancia en rocas con ausencia de *B. rodriguezii* y en el intermareal bajo, en donde domina *Corallina elongata* (Paniagua, 2015). La depredación producida por las estrellas de mar, caracoles y erizos que habitan en diferentes comunidades intermareales del mundo (e.g.: Underwood, 1983; Santelices, 1991) no ha sido mencionada para los mejillinares bonaerenses, debido a la ausencia de estos depredadores (Olivier *et al.*, 1968; Adami *et al.*, 2004).



Figura 1.3. Mapa de la Provincia de Buenos Aires donde se indican las localidades con registros de mejillinares intermareales.

1.4. Área de estudio

El área de estudio (Figura 1.4) se ubicó en Pehuén Co, una playa de arena de orientación este-oeste ubicada en el sur de la provincia de Buenos Aires ($39^{\circ} 00' S$; $61^{\circ} 34' W$), que está interrumpida por plataformas de abrasión con una dirección subparalela a la costa.

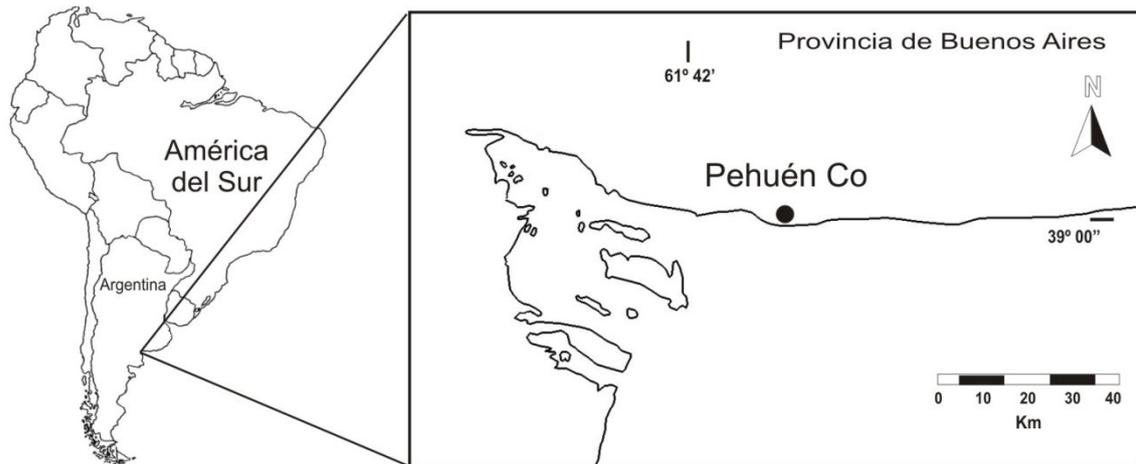


Figura 1.4. Mapa que indica la ubicación del área de estudio la playa de Pehuén Co.

Estas rocas, de origen sedimentario, están constituidas en su parte inferior por areniscas argilíticas en parte conglomeráticas y cementadas por carbonato de calcio, mientras que en su parte superior, están formadas por niveles areno-arcillosos a limo-arcillosos poco litificados (Aramayo *et al.*, 2002). La playa presenta una morfología de barras y canales, de acuerdo a la clasificación de Short (2020), interrumpidos por barrancas rocosas que afloran a modo de plataformas de poca elevación, o se hallan enmascaradas por los médanos (Caló *et al.*, 1995). Pehuén Co es una playa mesomareal, con una altura media de pleamar de 3,12 m y la de bajamar de 0,76 m (SHN, 2010). Las corrientes litorales predominantes tienen dirección oeste con velocidades promedios anuales de 20 cm/s (Bustos, 2012). Tanto la amplitud de la marea como la corriente litoral indican que el ambiente presenta una importante hidrodinámica. El mejillinar estudiado (Figura 1.5) está ubicado sobre la playa frontal, zona de intensa erosión y acreción de arenas.

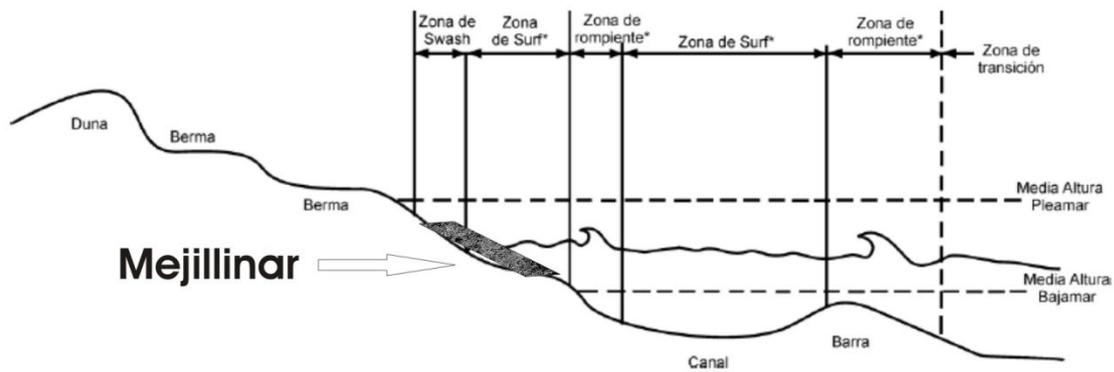


Figura 1.5. Ubicación del mejillinar estudiado sobre el perfil de la playa arenosa. Modificado de Morang & Parson (2002).

La extensión total de la playa del área de estudio varía entre 120 y 170 m de largo, desde la base de la duna hasta la zona de *swash*, o de lavado por la ola (Bustos, 2012) y los afloramientos de rocas pueden darse en cualquier ubicación de la playa (Vega *et al.*, 1989; Schillizzi *et al.*, 1992; Aramayo *et al.*, 2002). Estos afloramientos representan el único sustrato duro disponible para el asentamiento de poblaciones de *Brachidontes rodriguezii* y su comunidad asociada.

Datos registrados mensualmente para el mismo período en que se realizó este estudio indicaron que la primavera-verano presentó alturas de olas de hasta 0,9 m y períodos cortos de hasta 6 segundos; mientras que durante el otoño-invierno se registraron olas con altura promedio de 0,7 m y períodos de hasta 9 segundos (Carcedo, 2014). En relación a los parámetros fisicoquímicos del agua, Carcedo (2014) describe una estacionalidad para algunas variables, por ejemplo un incremento de la turbidez y salinidad durante primavera-verano con valores de salinidad desde 36,6 en verano hasta 27 ups en invierno (Figura 1.6). El análisis del patrón de variación de la Clorofila-a lo largo del año, indicaría para esta playa la existencia de dos floraciones anuales. Se ha registrado un pico de Clorofila-a en el verano-otoño e invierno temprano y un comportamiento similar de la materia orgánica particulada (MOP) con valores de Clorofila-a que varían desde 1,25 hasta 6,68 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ y de MOP entre 60 y 701 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}$ (Borges, 2006). Investigaciones recientes en Pehuén Co registraron valores de Clorofila-a desde 2,5 hasta 17 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, con floraciones de fitoplancton durante otoño temprano e invierno tardío (Baleani *et al.*, 2020).

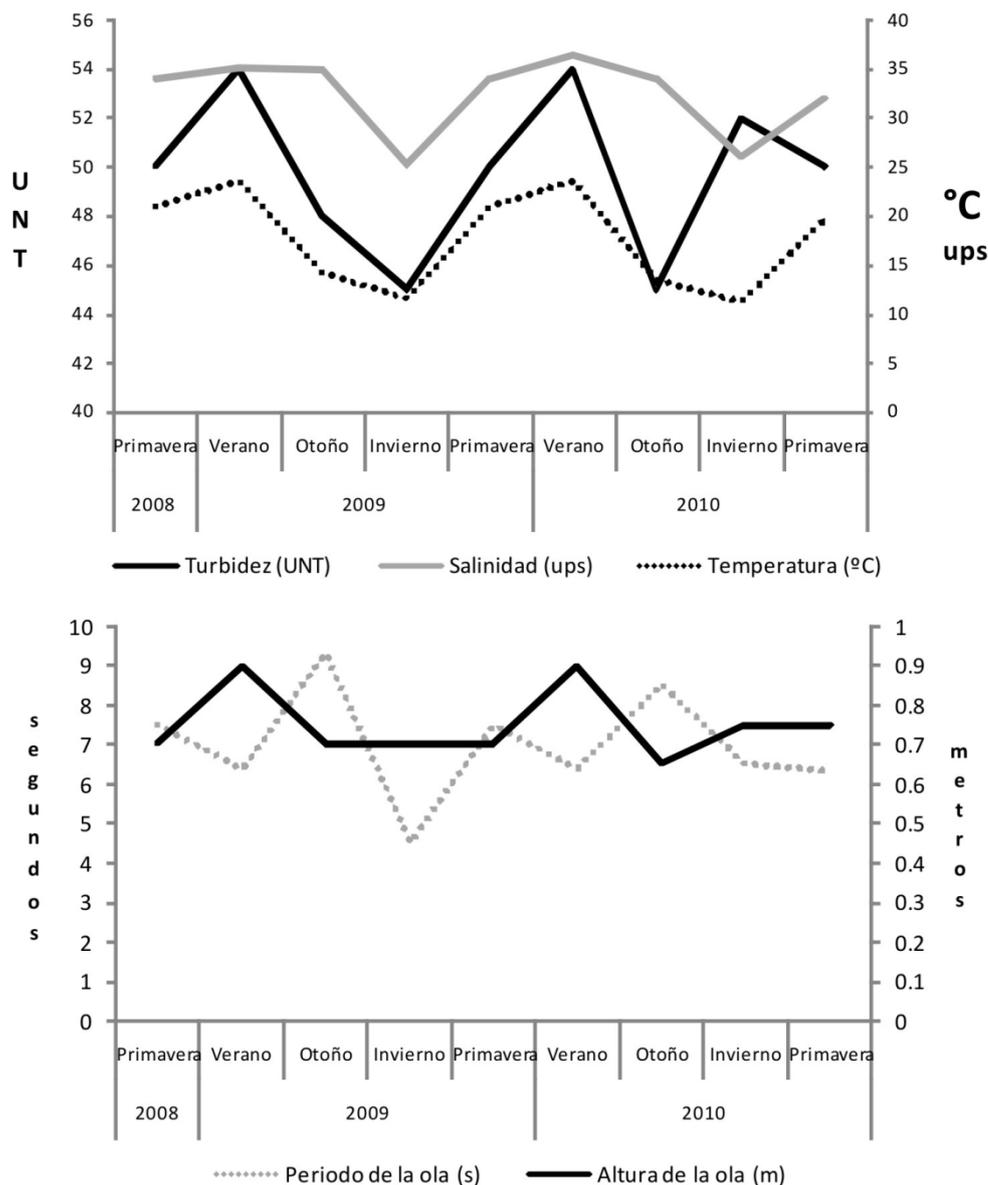


Figura 1.6. Parámetros físico-químicos del agua del mar, altura y período de olas. Datos extraídos de Carcedo (2014). Salinidad en unidades ups.

Las temperaturas del aire en primavera-verano presentan un promedio de 16,7°C mientras que en otoño-invierno el promedio es de 9,9°C; la temperatura máxima media anual es 27,1°C y la mínima media anual 3,5°C (Bustos *et al.*, 2011). La temperatura del agua sigue el mismo patrón estacional de la temperatura del aire, variando de una mínima de 10°C en invierno hasta una máxima de 25°C en verano (Baleani *et al.*, 2020).

Los vientos predominantes provienen del N, NO y NE, mientras que los más fuertes del S, SE y SO, principalmente en verano y primavera (Genchi *et al.*, 2018; Aliaga *et al.*, 2017). Velocidades de viento a partir de 40 km.h⁻¹ provenientes de los cuadrante SO y SE generan olas y corrientes litorales que afectan la geomorfología de la playa de Pehuén Co (Bustos, 2012). En las playas reflectivas se combinan olas de baja energía que rompen directamente sobre la cara de la playa en donde predominan arenas con tamaño de grano grueso, mientras que en las disipativas las olas disipan su energía a lo largo de una amplia zona de rompiente y los sedimentos son más finos (Wright & Short, 1984). El patrón morfodinámico de Pehuén Co se comporta como una playa disipativa durante el otoño y el invierno e intermedia durante la primavera y el verano (Carcedo, 2014). Los procesos de erosión y acreción de arenas pueden enterrar y desenterrar las rocas (Bustos *et al.*, 2011), provocando que los sustratos duros puedan no estar disponibles temporalmente para ser colonizados por el mejillinar.

1.5. Hipótesis y predicciones

La colonización de los ambientes intermareales por organismos bentónicos está principalmente controlada por procesos físicos como la desecación durante la bajamar, la exposición al oleaje, la erosión y la sedimentación costeras (Littler *et al.*, 1983; Pineda & Escofet, 1989; Evans *et al.*, 1993; Airoidi, 2003; Zardi *et al.*, 2008). En la playa de Pehuén Co, debido a los procesos de acreción-erosión costera, los afloramientos rocosos intermareales donde se asienta la comunidad del mejillinar, son enterrados y desenterrados por arenas periódicamente (Bustos, 2012). Los organismos que integran comunidades expuestas a enterramientos tienen distinto grado de tolerancia a este tipo de disturbios dependiendo de las características del disturbio (tiempo y frecuencia de enterramiento, espesor de la capa de sedimentos y tipo de sedimento) y de los rasgos biológicos de cada especie (ciclo de vida, grupo trófico, motilidad, etc.) (Hutchison *et al.*, 2016). Los mitílidos pueden desarrollarse en ambientes con un nivel moderado o intermedio de disturbio (Daly & Mathieson, 1977; Evans *et al.*, 1993; Vallarino, 2002), aunque no colonizan ambientes muy alterados por la arena (Bretz, 1995), sugiriendo que existen efectos diferentes sobre sus poblaciones a lo largo de un gradiente de disturbios de enterramientos por arenas.

Por otra parte, Paine & Levin (1981) estudiaron los procesos de formación y ocupación de espacios libres en las comunidades intermareales de mejillones (*Mytilus californianus*) perturbadas por el impacto de las olas. Sus resultados indican que en ausencia de perturbaciones el espacio es completamente ocupado por la especie dominante generando un “monocultivo” de mitílidos, mientras que cuanto más frecuente es la acción del oleaje mayor es el número de especies en la comunidad. En este marco, se define que los “monocultivos” ocurren si una sola especie ocupa al menos el 80% del espacio (Paine, 1984), independientemente de la extensión espacial, porque el “monocultivo” puede cubrir desde algunos centímetros cuadrados como en el caso de crustáceos cirripedios hasta miles de metros cuadrados, como en el caso de mitílidos o tunicados (Paine & Suchanek, 1983).

En este contexto se plantean las siguientes hipótesis de trabajo:

Hipótesis - Las plataformas de abrasión donde se asientan los mejillinares en el intermareal de Pehuén Co presentan distinta topografía, siendo las de menor altura susceptibles a enterramientos más prolongados, frecuentes y con una capa de sedimentos acumulados más alta que las plataformas de mayor elevación. Por otra parte, dada la tridimensionalidad de los sustratos rocosos, a microescala se encuentran superficies con distintas orientaciones siendo las horizontales las más expuestas a la acumulación de sedimentos durante los eventos de acreción costera.

Predicciones - Dentro de una misma plataforma de abrasión se espera que los sectores más afectados por el enterramiento, áreas de menor altura y orientación horizontal, presenten una disminución de la abundancia y monopolización del espacio por *Brachidontes rodriguezii* lo cual podría beneficiar a las especies más tolerantes a este disturbio, conllevando a un aumento de la riqueza y diversidad de la comunidad.

1.6. Objetivos específicos

La finalidad de este trabajo es describir la dinámica espacial y temporal de las poblaciones de *Brachidontes rodriguezii* y sus comunidades asociadas en la playa de Pehuén Co y analizar el impacto del enterramiento por arenas, debido a los procesos de acreción costera. Los objetivos particulares del trabajo se detallan a continuación:

1. Describir el ambiente donde se desarrolla el mejillinar de *Brachidontes rodriguezii* en la playa de Pehuén Co.
2. Analizar la dinámica espacial y temporal de las variables poblacionales de *Brachidontes rodriguezii* (densidad, biomasa, estructura de tallas, mortalidad y reclutamiento) en el área de estudio.
3. Describir y analizar la matriz generada por *Brachidontes rodriguezii* (tipo de sedimentos retenidos y distribución de los mejillines y la comunidad del mejillinar dentro de dicha matriz)
4. Estimar la riqueza, la diversidad y la abundancia del mejillinar, comunidad bentónica asociada al mejillín, comparando dichas variables a micro escala (entre áreas y superficies horizontal y vertical de rocas).
5. Evaluar el efecto del enterramiento sobre las variables poblacionales de *Brachidontes rodriguezii* y los descriptores comunitarios (diversidad, uniformidad, abundancia) del mejillinar.

2. MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

El área de muestreo para el desarrollo de esta tesis se ubicó en la zona oeste de la Playa de Pehuén Co, en un conjunto de afloramientos rocosos sobre la zona media-baja del intermareal (Figura 2.1). Estas plataformas de abrasión fueron divididas en dos áreas denominadas como A1 y A2. El área A1 es un macizo de rocas más grandes y altas que se elevan verticalmente en la playa, mientras que el área A2 está compuesta por rocas dispersas de menor tamaño que forman un mosaico entre las arenas de la playa.

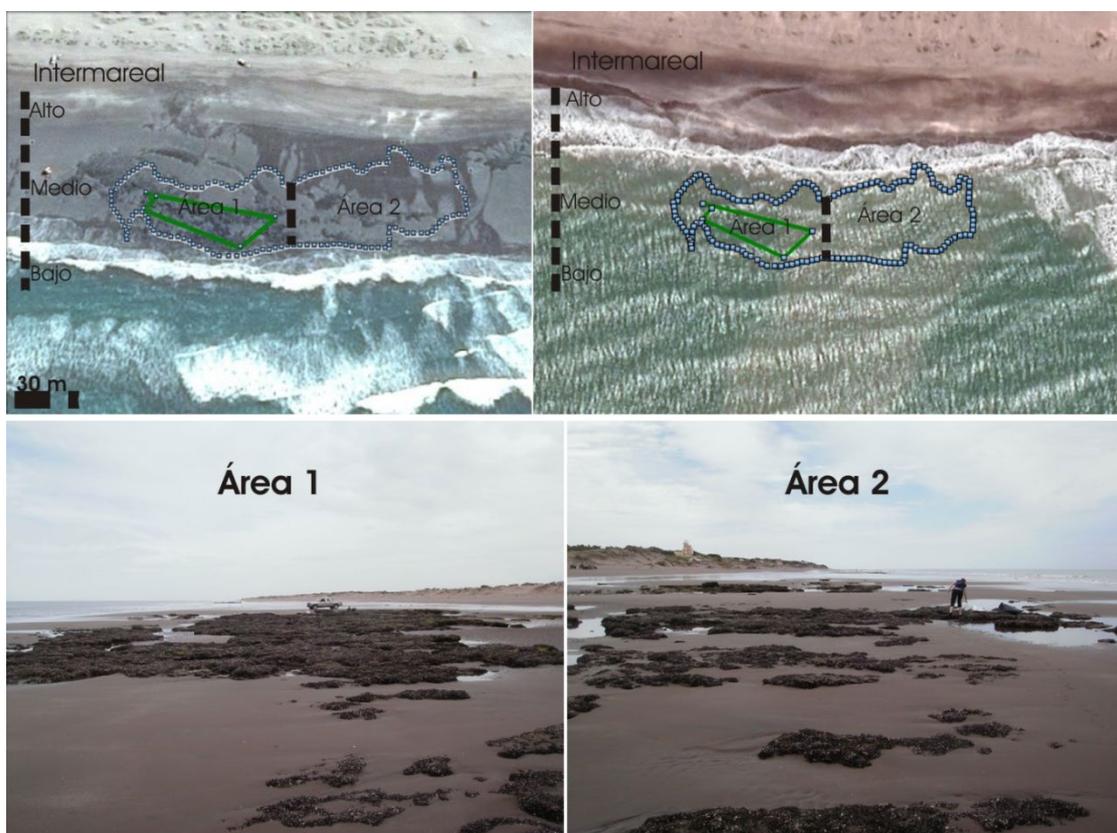


Figura 2.1. Imágenes superiores (tomadas de Google Earth): ubicación de las áreas estudiadas en el intermareal durante bajamar (izquierda) y pleamar (derecha). Imágenes inferiores: fotografías del paisaje con rocas mayores e íntegras en el Área 1 y rocas menores, fragmentadas y dispersas en el Área 2.

2.1. Toma de muestras

2.1.1. Muestras biológicas

Entre diciembre de 2008 y septiembre de 2010 se realizó un muestreo general de frecuencia estacional. En cada fecha de muestreo y en cada una de las áreas de estudio (A1 y A2) se ubicaron al azar tres parcelas sobre la superficie horizontal (H) y tres sobre la vertical (V). La parcela utilizada fue un corer plástico de 16 cm de diámetro (superficie 200 cm²). De cada parcela se retiró todo el material biológico presente junto con el sedimento acumulado con una espátula (Figura 2.2A), hasta dejar completamente expuesto el sustrato. Todo el material fue fijado en formol al 10% y trasladado al laboratorio del Instituto Argentino de Oceanografía (IADO-CONICET Bahía Blanca).



Figura 2.2. Muestreo (A); procesamiento de la muestra del mejillinar en laboratorio (B); medición de tallas de *Brachidontes rodriguezii* (C); relevamiento del perfil topográfico con GPS diferencial Radian IS Sokkia (D); separación de sedimentos del mejillinar con tamiz de 500 micras (E).

Para analizar la estructura de la matriz de mitílidos y de los sedimentos retenidos debajo del mejillinar, se recolectaron muestras con una frecuencia estacional durante un año (mayo de 2009 a mayo de 2010). A cada muestra primero se le retiró la matriz del mejillinar, unida por los filamentos bisales, hasta alcanzar la superficie del sedimento acumulado por debajo de esta matriz. Este material se denominó *matriz* y se conservó en formol al 10%; en prácticamente todas las muestras esta matriz permaneció unida mientras se desprendía del sedimento. Luego, se retiró el sedimento acumulado por debajo de la matriz con el material biológico incluido hasta llegar al sustrato, este material se identificó como *sedimentos por debajo de la matriz* y se conservó en formol al 10% hasta su posterior análisis.

A fin de analizar los efectos del enterramiento sobre el mejillinar, desde agosto de 2009 hasta mayo de 2010, se realizó un muestreo estacional sobre la plataforma de abrasión de estudio donde el mejillinar estuviese enterrado. Durante cada campaña se ubicaron al azar tres parcelas sobre la superficie horizontal. De cada parcela primero se retiró y se descartó la arena depositada sobre las rocas hasta alcanzar la superficie del mejillinar enterrado y luego todo el material biológico hasta llegar a la superficie del sustrato duro. El material obtenido se conservó en formol al 10% hasta su procesamiento en el laboratorio. Estas muestras se compararon con las de la superficie horizontal del mejillinar no enterrado para las mismas fechas de muestreo.

2.1.2. Muestras de sedimentos

Se recolectaron dos tipos de muestras de sedimentos, unas asociadas a las muestras biológicas, como ya se describió en la sesión anterior, y otras provenientes de la zona intermareal de la playa donde se encuentra la plataforma de abrasión estudiada. Las muestras de sedimento de playa fueron colectadas estacionalmente durante el periodo mayo de 2009 hasta mayo de 2010 y fueron rotuladas como P1 y P2 según correspondan a la zona de playa próxima al área A1 o A2 del mejillinar. Todas las muestras de sedimentos fueron utilizadas para su posterior análisis granulométrico en laboratorio. Además, en los casos en que ha sido posible, se separó una cantidad no menor a 10 g de sedimento para la determinación de materia orgánica (MO) y Carbono Orgánico (CO) en el laboratorio.

2.1.3. Muestreo topográfico

En febrero de 2009, durante la máxima etapa erosiva, se realizó la topografía de las rocas colonizadas por el mejillón a lo largo de 110 m de longitud paralelos a la línea de costa. Esta medición topográfica se realizó con un GPS diferencial (Figura 2.2D) que utiliza el método cinemático en tiempo real (DGPS-RTK Radian IS Sokkia). El método brinda datos con una precisión vertical de 2 cm operando a una distancia adecuada de la base (Landau *et al.*, 2009), que en este trabajo ha sido de 500 m. Durante todo el periodo de muestreo se midió el perímetro de A1 y A2, utilizando un geoposicionador satelital (GPS-Garmin). Las extensiones de ambas áreas fueron calculadas utilizando el programa MapSource. Las áreas registradas en febrero de 2009, máxima etapa erosiva, fueron tomadas como el 100% desenterrado (y 0% enterrado) y utilizadas como referencia para estimar el porcentaje de áreas enterradas por arenas en cada fecha de muestreo. A fin de estimar la altura de la capa de arena depositada sobre las rocas, se midió la altura de la roca más alta utilizando una regla. La máxima altura ($H_{m\acute{a}x}$) de la roca registrada durante el período de estudio se utilizó como referencia para restar de la medición de cada muestreo estacional (H_m); el resultado es la altura de la capa de arena depositada sobre la base de la roca (H_{capa}), que se calculó con la siguiente fórmula (1):

Fórmula 1: $H_{capa} = H_{m\acute{a}x} - H_m$.

2.2. Procesamiento y análisis de las muestras en laboratorio

2.2.1. Muestras biológicas

Las muestras se tamizaron con una malla de 500 micras para separar el material biológico de los sedimentos menores de 500 micras (Figuras 2.2B y E). El residuo acuoso con formol se devolvió al envase original de la muestra en donde permaneció decantando el sedimento menor a 500 micras por 24 hs. Posteriormente, se descartó el sobrenadante y los sedimentos depositados se colocaron en bandejas de aluminio y se dejaron secar al aire libre.

El material retenido en el tamiz fue separado en organismos bentónicos y sedimentos mayores de 500 micras. Luego en una bandeja con agua se desagregó la matriz de *Brachidontes rodriguezii* separando los mitílidos con valvas vacías (muertos) de aquellos con valvas cerradas (vivos) en bandejas de aluminio rotuladas que fueron secadas en una estufa a 70°C. Todos los ejemplares de *B. rodriguezii* de cada muestra, vivos y muertos, fueron medidos con un calibre digital de Vernier con precisión de 0,1mm (Figura 2.2C). La suma de todos los ejemplares medidos ha sido el número total de individuos vivos y muertos por muestra. También se registró el peso seco del total de individuos vivos y muertos de cada muestra (balanza con precisión de 0,1g), para ser utilizado como valor de la biomasa de *B. rodriguezii* de la muestra (valvas con los tejidos secados en estufa a 70°C).

Los organismos que integran la comunidad del mejillinar se identificaron hasta el menor nivel taxonómico posible, mediante el uso de bibliografía específica (por ejemplo Bastida & Torti, 1973; Banse & Hobson, 1974; Boschi, 1964; Boschi *et al.*, 1992; Castellanos, 1967, 1988, 1989, 1990; Castellanos & Landoni 1990; Forcelli & Narosky, 2015; Fauchald, 1977, Hobson & Banse 1981; Elías, 2002; Calcagno, 2014) y de los microscopios estereoscópicos Nikon SMZ1500 y Olympus SZ40.

Los organismos fueron contados pero no fueron pesados. Para cada una de las especies contabilizadas en las muestras se calculó el porcentaje de Dominancia (%D), mencionada originalmente como Dominancia Cuantitativa por Bouderesque (1971), que representa la dominancia relativa de una especie respecto al total de las especies.

Dominancia: $\%D = n_i / N * (100)$

n_i = número de individuos de la i ésima especie

N = número de individuos totales en la muestra.

Con el fin de estimar la diversidad de los sitios de estudio durante el período de muestreo, la riqueza de especies fue estimada a través del índice de Margalef (d) (Margalef, 1977), la uniformidad se midió a través del índice de Pielou (J') (Pielou, 1969) y la diversidad se estimó a través de índice de Shannon-Wiener (H') (Shannon & Wiener, 1949), cuyas fórmulas se indican a continuación:

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

Relación entre el número de especies en la muestra (S) y el número total de individuos observados (N).

Pielou: $J' = H' / H'_{\max}$;

Donde H' es el índice de Shannon-Wiener y H'max es la diversidad máxima (Ln S) que se obtendría si la distribución de las abundancias de las especies en la comunidad fuesen perfectamente equitativas.

Shannon-Wiener: $H' = -\sum p_i \ln p_i$

Donde p_i es la proporción del número de individuos de la especie i con respecto a N.

2.2.2. Muestras de sedimentos

Los sedimentos asociados a cada muestra del mejillinar fueron secados en estufa a 100°C. Debido a la presencia de gravilla (guijarros) y bioclastos (sedimentos biogénicos) en las muestras, para el estudio de la granulometría se emplearon dos columnas de tamices (Carver, 1971), una para las fracciones > 1 mm y otra para las <1 mm. Para la primera columna se usó una serie de 4 tamices Estándar Tyler con malla decreciente (abertura en mm: 4 – 2,8 – 2 – 1,4) empleando agitación mecánica manual. Para la segunda columna se empleó una serie de diez tamices (abertura en mm: 1 - 0,707 - 0,500 - 0,354 - 0,250 - 0,177 - 0,125 - 0,088 - 0,063 - < 0,063) utilizando el agitador mecánico Ro-Tap. Se pesó el material retenido en cada tamiz y se determinó el porcentaje de contribución de cada fracción de tamaño de sedimento en la muestra.

El procesamiento estadístico de los datos de pesos por fracción granulométrica se realizó por medio del programa GRADISTAT, utilizando las medidas gráficas geométricas propuestas por Folk & Ward (1957) y modificadas por Blott & Pye (2001), las cuales incluyen el tamaño de grano promedio (media) de las partículas en la muestra en mm; el desvío estándar (σ) que expresa el grado de selección de los sedimentos, indicando la forma en que se distribuyen los granos de sedimentos alrededor del valor central; la curtosis (k), que es una comparación entre la dispersión de la parte central y la dispersión de los extremos de la curva de frecuencia.

Por último la asimetría (s) que indica cuáles son las mixturas predominantes, cuyas fórmulas se indican a continuación:

P_x = diámetros de grano en mm, en el percentil acumulado de x

Tamaño de grano promedio $\mu = \exp (\ln P_{16} + \ln P_{50} + \ln P_{84}) / 3$

Desvío estándar o selección $\sigma = \exp \left(\frac{\ln P_{16} - \ln P_{84}}{4} + \frac{\ln P_5 - \ln P_{65}}{6,6} \right)$

Asimetría $s = \frac{\ln P_{16} + \ln P_{84} - 2(\ln P_{50})}{2(\ln P_{84} - \ln P_{16})} + \frac{\ln P_5 + \ln P_{95} - 2(\ln P_{50})}{2(\ln P_{25} - \ln P_5)}$

Curtois $k = (\ln P_5 - \ln P_{95}) / 2,44(\ln P_{25} - \ln P_{75})$

La nomenclatura que define el rango de variación de valores de las medidas gráficas granulométricas se describe en las Tablas 2.1 a 2.4.

Tabla 2.1. Escala de tamaños de granos de sedimentos propuesta por Wentworth (1922).

TAMAÑO	media (mm)
Gravilla muy fina o guijarro	4 a 2
Arena muy gruesa	2 a 1
Arena gruesa	1 a 0,5
Arena media	0,5 a 0,25
Arena fina	0,25 a 0,125
Arena muy fina	0,125 a 0,062
Limos-arcillas	< 0,062

Tabla 2.2. Grado de selección de sedimentos σ (extraído de Blott & Pye, 2001).

SELECCIÓN	Σ
Muy bien seleccionado	< 1,27
Bien seleccionado	1,27 – 1,41
Moderadamente bien seleccionado	1,41 – 1,62
Moderadamente seleccionado	1,62 – 2,00
Pobrementemente seleccionado	2,00 – 4,00
Muy pobrementemente seleccionado	4,00 – 16,00
Extremadamente pobrementemente seleccionado	> 16,00

Tabla 2.3. Nomenclatura para los valores de curtosis k (extraído de Blott & Pye, 2001).

KURTOSIS	K
Muy platicúrtico	< 0,67
Platicúrtico	0,67– 0,90
Mesocúrtico	0,90 – 1,11
Leptocúrtico	1,11 – 1,50
Muy leptocúrtico	1,50 – 3,00
Extremadamente leptocúrtico	> 3,00

Tabla 2.4. Nomenclatura para los valores de asimetría s (extraído de Blott & Pye, 2001).

ASIMETRÍA	S
Asimetría muy fina	-0,3 a -1,0
Asimetría fina	-0,1 a -0,3
Simétrica	-0,1 a 0,1
Asimetría gruesa	0,1 a 0,3
Asimetría muy gruesa	0,3 a 1,0

Para la determinación de la materia orgánica en los sedimentos presentes en las muestras se utilizó la técnica gravimétrica, que consiste en el secado de sedimentos hasta peso constante en estufa a 100°C seguido de su combustión en mufla a 550°C (Carver, 1971).

Para la determinación de Carbono Orgánico las muestras de sedimentos fueron procesadas por combustión seca, utilizando un analizador automático de carbono LECO modelo CR12, en el Laboratorio Nacional de Investigación y Servicios N - 15 (LANAIS N-15) de la Universidad Nacional del Sur (UNS).

2.3. Análisis estadístico

2.3.1. Análisis univariado

Las comparaciones de medias fueron realizadas a través de Análisis de Varianza (ANOVA), luego de verificar los supuestos de normalidad y homocedasticidad (Levene, 1960; Shapiro & Wilk, 1965; Conover *et al.*, 1981), seguido del test de Tukey. En caso de no cumplirse los supuestos para el ANOVA, los datos fueron transformados mediante \log_{10} o $\log_{10}(X+1)$ cuando corresponde (Clarke & Warwick, 1994). En el caso en que persiste la ausencia de normalidad, los datos fueron contrastados a través del test no paramétrico de Kruskal-Wallis (Kruskal & Wallis, 1952) y el método de Comparación Múltiple (Conover, 1980). Se trabajó con un nivel de significación $p < 0,05$. Se utilizaron los programas estadísticos INFOSTAT/P 1.1 y PAST 3.24. Para el análisis de distribución de frecuencias de los tamaños de sedimentos (mm) se realizó un test Chi^2 utilizando tablas de contingencia construidas con el programa Microsoft Excel.

Para ilustrar la forma de la distribución de frecuencias para cada variable en cada grupo de observaciones (o muestreo) se utilizó el gráfico de cajas (*box-plot*), en donde se incluyó la información sobre la media (punto negro) y los cuantiles 0,05, 0,25, 0,75 y 0,95 (InfoStat, 2008). En estos gráficos se adoptó la convención de color negro para representar la superficie horizontal y gris para la vertical.

2.3.2. Análisis multivariado

El análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (MDS) fue utilizado para representar la comunidad bajo estudio, así como las variables abióticas y bióticas, particularmente para visualizar su distribución en las muestras de las diferentes áreas y

superficies de muestreo, así como para los demás muestreos y análisis (contrastes matriz-debajo de la matriz y enterrado-desenterrado y gradiente de disturbio por enterramiento por arenas). La técnica se basa en una matriz triangular obtenida a partir de la utilización del índice de similitud de Bray-Curtis sobre los datos transformados mediante $\log_{10}(X+1)$ o raíz cuadrada, con el objetivo de aumentar la contribución de los taxones menos abundantes (Clarke & Warwick, 1994). Para elegir la transformación de datos se utilizó el criterio de una disminución razonable del valor de *stress* para ordenaciones en dos dimensiones (Clarke & Warwick, 1994) y, en algunas ocasiones, se mencionaron resultados de ordenaciones en tres dimensiones (*stress* 3D). Las abundancias de las especies fueron comparadas entre sitios de muestreo, estaciones del año, tipos de superficies y contrastes y gradiente mencionados anteriormente. Las diferencias entre los grupos debido a la presencia de los organismos bentónicos fueron evaluadas con un análisis de similitud de una vía (ANOSIM), a un nivel de significación de $p < 0,05$ y un estadístico $R > 0,5$. El análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) fue utilizado para determinar los organismos que contribuyen en mayor medida a las diferencias observadas. La rutina BIOENV fue utilizada para analizar la relación entre las variables ambientales y los datos biológicos. Esta rutina selecciona las variables ambientales que mejor explican el patrón comunitario, a través del análisis de correlación de Spearman (ρ_s) mediante la maximización de la correlación de rangos entre sus respectivas matrices de similitud. Los valores cercanos a 1 representan las variables ambientales que mejor explican el patrón de la comunidad. Sólo las especies con una frecuencia $> 5\%$ en las muestras fueron incluidas en estos análisis multivariados. El programa estadístico utilizado ha sido el PRIMER-E® 6 (Clarke & Gorley, 2006). También se realizaron Análisis de Componentes Principales (ACP) utilizando la matriz de correlación de datos estandarizados, entre las variables bióticas (índices de diversidad y valores de densidad-biomasa) con variables del sedimento (pesos de granos mayores y menores de 500 micras y porcentajes de las fracciones gravas, arenas y limo-arcillas) y variables físico-químicas del agua (temperatura, salinidad, clorofila-a y materia orgánica particulada), utilizando los factores mencionados (áreas, fechas, superficies), así como los contrastes y gradiente, como criterios de clasificación para el biplot entre las componentes 1 y 2. El programa estadístico utilizado ha sido el INFostat/P 1.1.

3. EL AMBIENTE FÍSICO

3.1. Introducción

Los organismos que viven en intermareales rocosos dentro de playas de arena, además de estar expuestos a la acción de las olas y las mareas, están expuestos a la abrasión y la sofocación provocada por los sedimentos (Littler *et al.*, 1983; Bretz, 1995; Airoidi, 2003). Los depósitos de sedimentos sobre las comunidades que se desarrollan en intermareales rocosos pueden limitar las actividades de pastoreo de los gasterópodos y de depredación de las estrellas de mar (Daly & Mathieson, 1977; D'Antonio, 1986; Menge *et al.*, 1994; Airoidi & Cinelli, 1997). Se ha registrado que la abrasión por la arena puede reducir el crecimiento de algas (Lewis, 1976) y dañar los tejidos internos de los bivalvos hasta causar daños irreversibles en la estructura de las branquias como se ha visto en el mejillón *Perna viridis* (Cheung & Shin, 2005). Los mejillones que presentan ctenidios con un solo tipo de cilios, se basan principalmente en los palpos labiales para la selección de partículas de alimento. Se ha postulado que los palpos labiales más largos del mejillón *Mytilus galloprovincialis*, comparado con los de *Perna perna*, podrían ser la causa de la menor tasa de mortalidad de esta especie en ambientes con gran cantidad de arena en suspensión (Kjørboe & Møhlenberg, 1981; Zardi *et al.*, 2006). La anoxia conduce a eventos de mortandades masivas de mitílidos (Newell, 1970; Marshall & McQuaid, 1989), mientras que las mortandades masivas de mejillones no enterrados, pero expuestos a altas cargas de sedimentos, también ha sido observada periódicamente (Zardi *et al.*, 2006). Un estudio de 25 especies de bivalvos epibentónicos suspensívoros, que utilizan filamentos bisales para adherirse al sustrato, mencionó que estas especies tienen poco potencial para escapar del enterramiento y son susceptibles de asfixia (Kranz, 1974). Se demostró que la materia orgánica en el sedimento disminuye drásticamente la tolerancia al entierro de *Mytilus edulis* y los efectos se exacerban bajo fracciones de sedimento fino y altas temperaturas (Hutchison *et al.*, 2016).

Los sedimentos también pueden tener efectos negativos en las etapas larvarias y los estadios juveniles de los organismos bentónicos, inhibiendo el reclutamiento en hábitats donde se acumulan capas de sedimentos (D'Antonio, 1986; Barry, 1988).

Las densidades de los reclutas de *Mytilus edulis*, en el estuario de Exe (Inglaterra), fueron significativamente menores en las matrices de adultos donde se acumulaban mayores proporciones de sedimentos muy finos (McGrorty *et al.*, 1990). En bancos de mejillones de Japón se sugirió que la baja densidad de juveniles de *Septifer virgatus* en la matriz de *Hormomya mutabilis* se debió a la presencia de sedimentos que inhibieron el asentamiento o supervivencia de las larvas o postlarvas de este mitílido (Iwasaki, 1994). Sin embargo, otros estudios indican que las correlaciones negativas entre larvas y adultos con los sedimentos son débiles (Commito *et al.*, 2008). Diversas especies de mitílidos pueden colonizar hábitats muy diferentes desde costas intermareales rocosas hasta hábitats sedimentarios protegidos (Buschbaum *et al.*, 2009) y por lo tanto pueden llegar a dominar rocas intermareales expuestas a disturbios de enterramiento en ambientes expuestos, o a la sedimentación en ambientes protegidos (Minchinton & Fels, 2013).

El objetivo de este capítulo es describir las condiciones físicas y algunos procesos relacionados con la morfodinámica del área de estudio que pueden producir estrés físico sobre la población de *Brachidontes rodriguezii* y la comunidad del mejillinar.

3.2. Materiales y Métodos

Las metodologías de obtención y procesamiento de muestras de sedimentos para granulometría, materia orgánica y carbono orgánico se describieron en la sesión de Materiales y Métodos Generales. Para analizar la granulometría se construyeron histogramas de distribución de frecuencia de granos de la playa. Para analizar los datos de geoposicionamiento y topografía se construyeron gráficos utilizando el programa Microsoft Excell y toda la información ha sido editada en figuras utilizando el Programa Corel Draw 11.

Los vientos provenientes del mar (SO, SE y S) con velocidades superiores a 39 km.h⁻¹ sostenidos por un período mínimo de 6 hs, afectan la geomorfología de la playa de Pehuén Co (Bustos, 2012). Se ha comprobado que el perfil de la playa comienza a recuperarse al menos una semana después de ocurridas estas tormentas de viento (Bustos, 2012; Huamantínco Cisneros, 2012).

Este umbral, asociado con vientos provenientes del mar, ha sido definido como un *evento meteorológico de interés* para el presente trabajo, registrándose todos los eventos de este tipo ocurridos en la semana previa a cada muestreo. Para tal fin, se utilizaron los registros de vientos del Servicio Meteorológico Nacional en la ciudad de Bahía Blanca (Estación Espora). A fin de corregir esta información para la zona de Pehuén Co se llevó a cabo el reanálisis de los registros de vientos con apoyo del personal especializado en meteorología del Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS-CONICET). Puede entenderse a los reanálisis meteorológicos como un conjunto de datos obtenidos de registros de superficie y altura en combinación con estimaciones resultantes de modelos de pronóstico del tiempo, en un proceso conocido como asimilación. Este reanálisis generó un ensamble de datos de presión a nivel del mar y viento zonal provenientes de 4 fuentes de datos diferentes: el NCEP-NCAR Reanalysis 1 (R1) (Kalnay *et al.*, 1996); NCEP-DOE Reanalysis 2 (R2) (Kanamitsu *et al.*, 2002); el generado por el Centro Europeo ECMWF, ERA-Interim (ERA-Interim) (Dee *et al.*, 2011) y el producido por NOAA-CIRES, Twentieth Century Reanalysis Version 2 (20CR) (Compo *et al.*, 2011). Para estimar la posición del Modo Anual del anticiclón del Atlántico Sur (SAM index) se empleó la técnica sugerida por Marshall (2003). Esta información ha sido complementada con los registros de vientos por una estación meteorológica en Pehuén Co durante el primer año del presente estudio, publicados por Bustos (2012).

3.3. Resultados

3.3.1. Topografía y perímetro del mejillinar

El perfil topográfico de las plataformas de abrasión colonizadas por *Brachidontes rodriguezii* mostró una pequeña diferencia de altura entre las áreas A1 y A2 y una baja elevación general respecto al plano de la marea media. La máxima diferencia vertical registrada entre el punto más alto del área A1 y el más bajo de A2 fue de 0,76 m mientras que el punto más alto de A1 estuvo 0,16 m por encima del punto más alto de A2. En relación al plano de mareas la altura máxima de las rocas es de 1,4 m por encima de la altura de la bajamar media.

De acuerdo a la altura de la pleamar media (3,12 m; SHN, 2010), se estimó que las rocas más altas se ubicaron a una profundidad de 1,7 m en pleamar, mientras que durante la bajamar media cuya altura es de 0,76 m (SHN, 2010), las mayores depresiones estarían expuestas al aire pero prácticamente al nivel del agua (Figura 3.1).

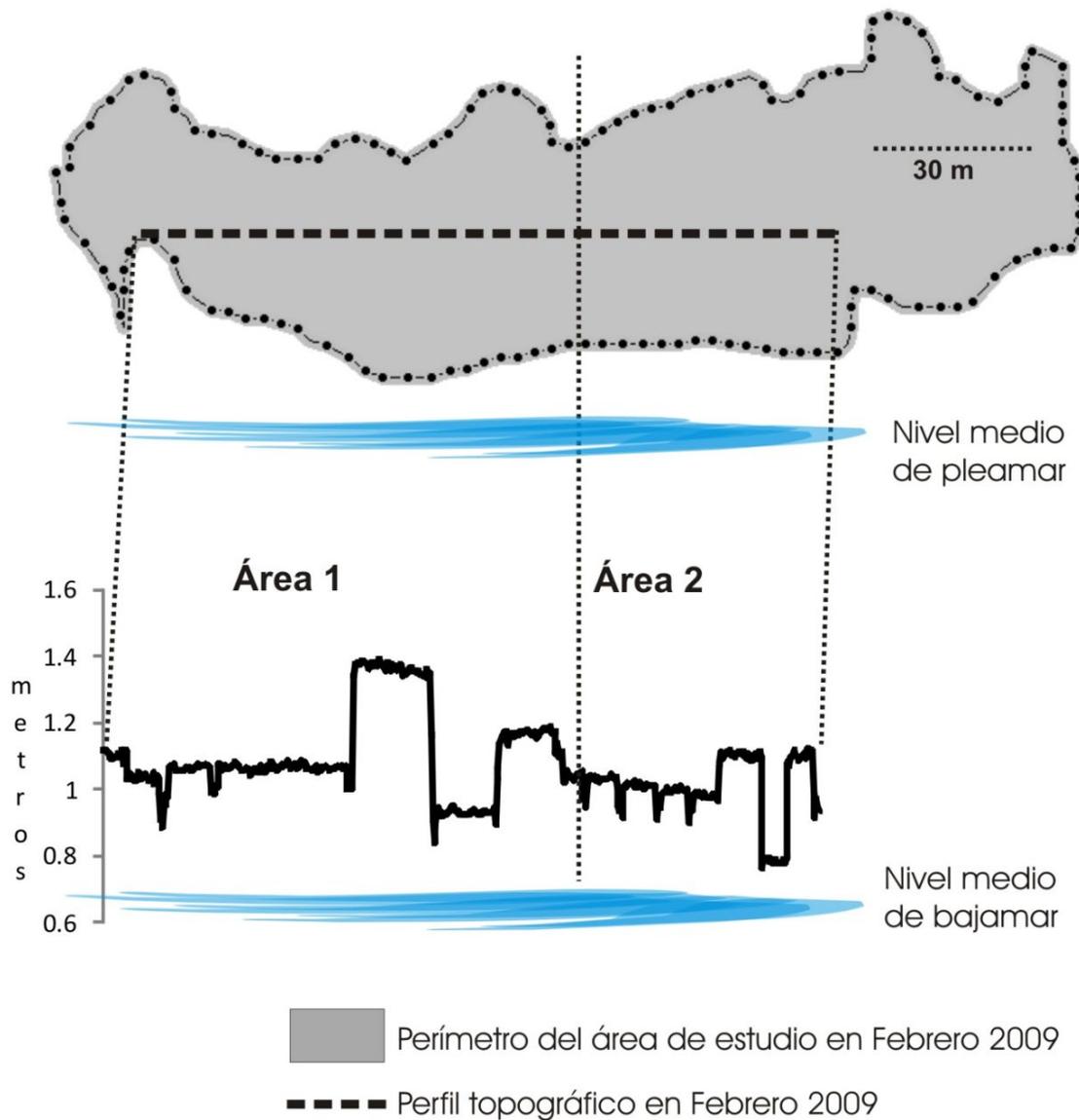


Figura 3.1. Perímetro y topografía del área de estudio realizados en febrero de 2009. Las marcas azules indican las alturas de la pleamar y bajamar medias respecto al perfil topográfico de las Áreas 1 y 2.

El perímetro de A1 y A2 fue variando a lo largo de todo el período de muestreo. Durante febrero de 2009 ambas áreas alcanzaron la máxima superficie expuesta (A1 = 3552 m²; A2 = 3622 m²). Durante mayo de 2009 ambas áreas se cubrieron de sedimentos llegando a un mínimo de superficie expuesta.

El período de estudio inicial, durante diciembre de 2008 y febrero de 2009, coincidió con una etapa erosiva del área estudiada; mientras que en mayo de 2009 hubo un importante evento de acreción. A partir de entonces, el porcentaje de áreas enterradas permaneció relativamente estable con eventos menores de erosión-acreción. Durante casi todo el período de estudio se observó en A2 a más del 50% de su superficie enterrada, mientras que en A1 el porcentaje de enterramiento fue casi siempre menor al 50% (Figura 3.2).

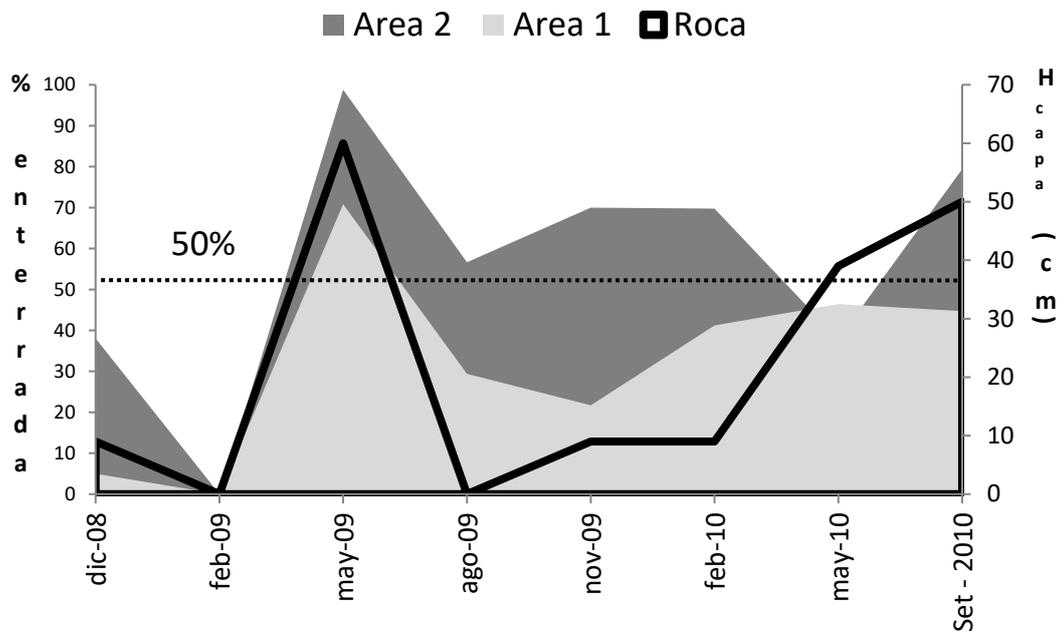


Figura 3.2. Porcentaje de las superficies rocosas de A1 y A2 enterradas por arenas y valores registrados en la roca de referencia (H_{capa}).

La roca de mayor altura en toda el área de estudio ubicada en el A2 presentó importantes variaciones de la altura en la capa de arena (H_{capa}) que cubrió su base, desde 0 cm en febrero de 2009 hasta un máximo de 60 cm en mayo de 2009 (Figuras 3.2 y 3.3). La medición de H_{capa} es puntual, estimando la acreción o erosión de arenas sobre un punto fijo, que debe ser comparado con el mismo punto en otro muestreo.

Sin embargo, se puede observar en algunas fechas que la dinámica de arenas en H_{capa} (línea negra, Figura 3.2) es similar con la de ambas áreas, particularmente con A2 en donde está ubicada, a excepción de mayo de 2010 cuando se registró una disminución de porcentaje del área enterrada en A2 y un aumento de H_{capa} .

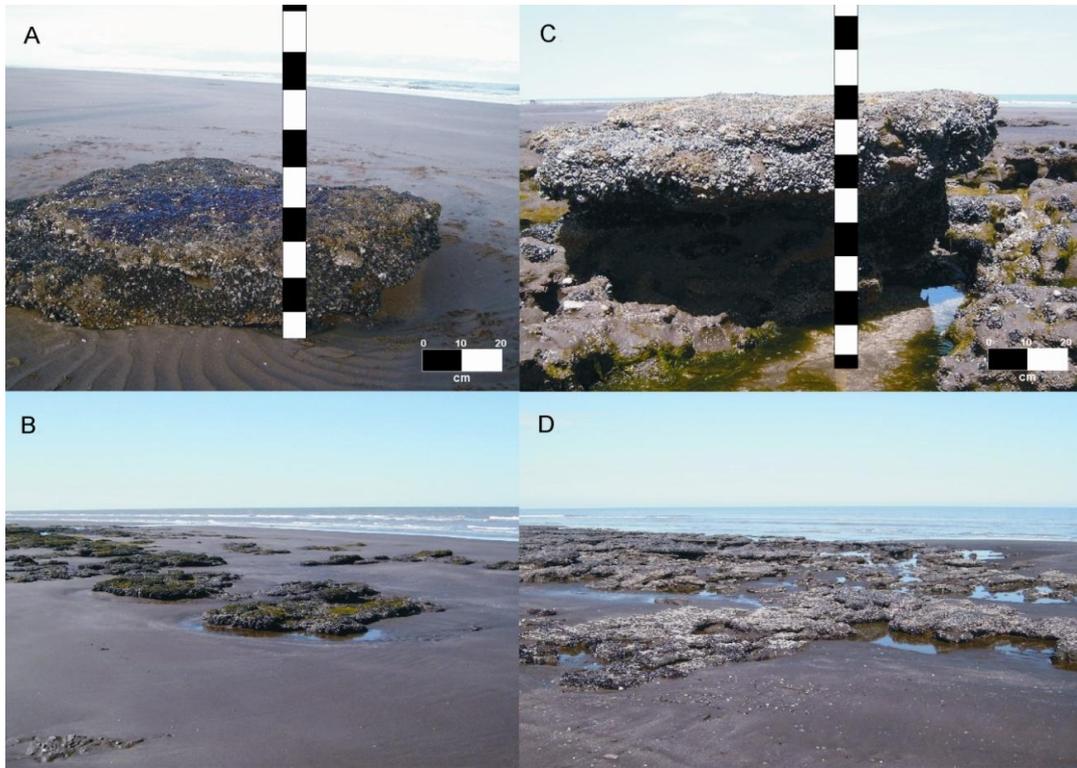


Figura 3.3. Imágenes superiores: Foto de la roca de mayor altura (A-C) utilizada para estimar la altura de la capa de arena (H_{capa}). Las imágenes inferiores muestran el área de estudio (B-D) durante el período de acreción de otoño 2009 (A-B) y durante el período de erosión registrado en el verano 2009 (C-D).

La simulación digital de enterramiento sobre el perfil topográfico reveló que con un espesor de 60 cm de sedimentos, similar al registrado en mayo de 2009, A2 permanece enterrada, mientras que el sector más elevado del perfil en A1 queda expuesto, similar a lo observado con el registro de los perímetros a campo (Figura 3.4). La simulación permitió estimar que las mayores elevaciones de A2 podrían estar enterradas por una capa de 14 cm, mientras que las más altas de A1 quedarían expuestas.

Asimismo, las mayores depresiones de A1 estarían enterradas por 30 cm de arenas mientras que las de A2 podrían estar por debajo de hasta 45 cm de sedimentos en rocas sobre el perfil topográfico. Durante mayo de 2009 se observó una importante disminución del perímetro de A1 y la casi desaparición de rocas en A2 (Figura 3.4).

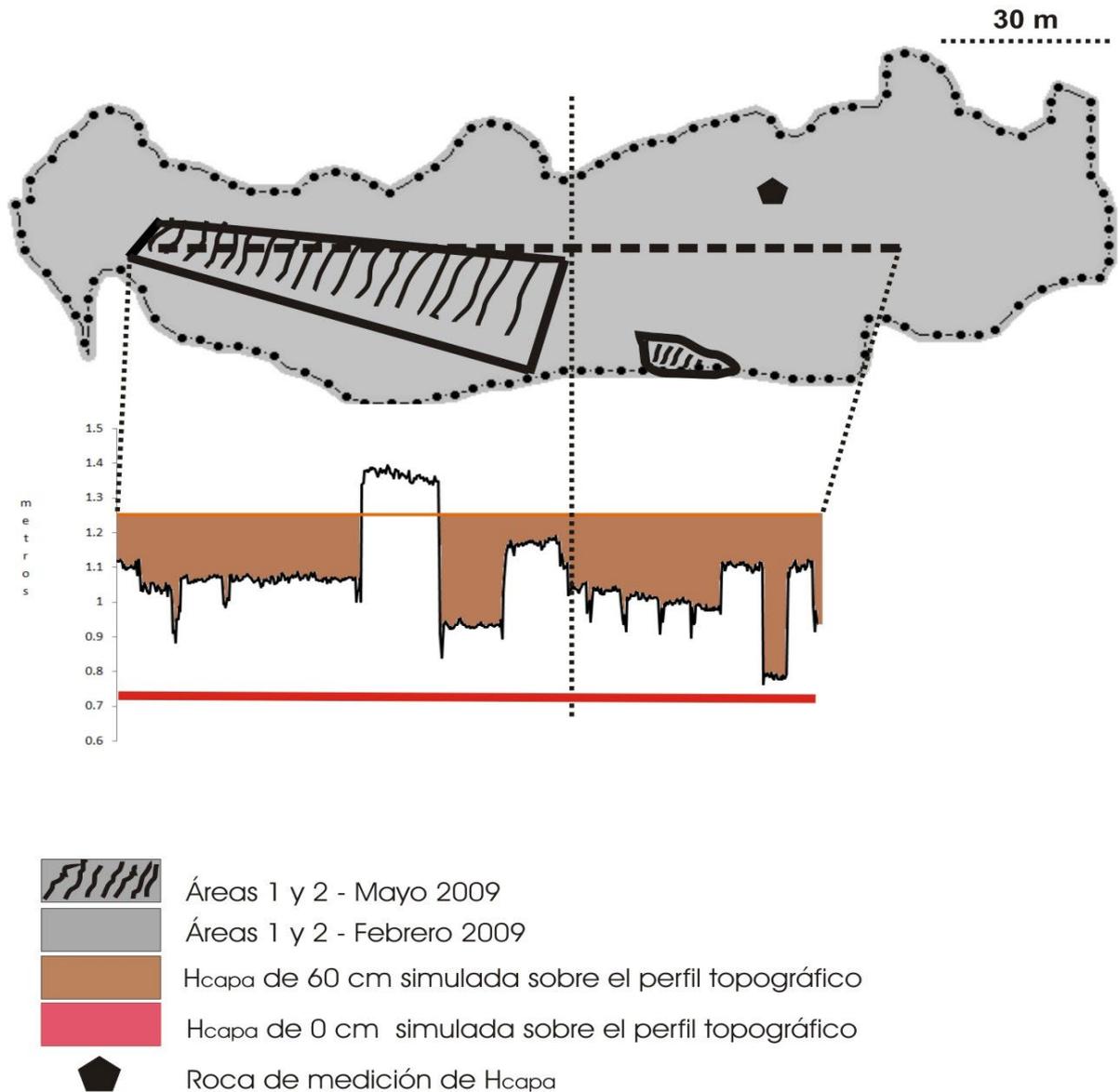


Figura 3.4. Simulación digital del depósito de una capa lineal de 60 cm (color terracota) y 0 cm de arena (línea roja) sobre el perfil topográfico de verano (febrero) de 2009. Estos valores corresponden a H_{capa} de mayo y febrero de 2009, respectivamente. Se incluyen los perímetros de A1 y A2 para las mismas fechas.

Esta dinámica sedimentaria sobre las rocas estudiadas no presentó un patrón estacional definido a lo largo del período de estudio, aunque los resultados sugieren que el área de estudio presentó una morfología asociada con un proceso erosivo previo al inicio del trabajo, persistiendo durante los primeros dos muestreos hasta el evento de acreción registrado en el tercer muestreo, en mayo de 2009.

3.3.2. Granulometría de sedimentos de la playa

La granulometría de la playa frontal permaneció estable durante el período de acreción de arenas, desde mayo de 2009 hasta el final del estudio, con arenas finas, moderadamente bien seleccionadas, predominantemente leptocúrticas y una asimetría positiva (hacia granos gruesos) (Figura 3.5).

Estos sedimentos depositados sobre las playas adyacentes a ambas áreas del mejillinar (A1 y A2) presentaron histogramas de distribución de frecuencia de tamaños de granos de sedimentos que no difirieron entre ambas áreas durante todo el período de acreción (Chi^2 ; $p>0,05$), a excepción de una diferencia significativa en mayo 2010 [$Chi^2(7)=18,6$; $p=0,0095$], cuando Playa 2 presentó un aumento de los porcentajes de arenas gruesas y medias y disminución de arenas finas, con respecto a Playa 1 (Figura 3.5).

Esta diferencia en la composición de sedimentos puede estar relacionada con el efecto erosivo de otoño de 2010 que descubrió parte de Playa 2 mientras que Playa 1 permaneció sin modificaciones en su área (Figura 3.2).

Frecuencia (%)

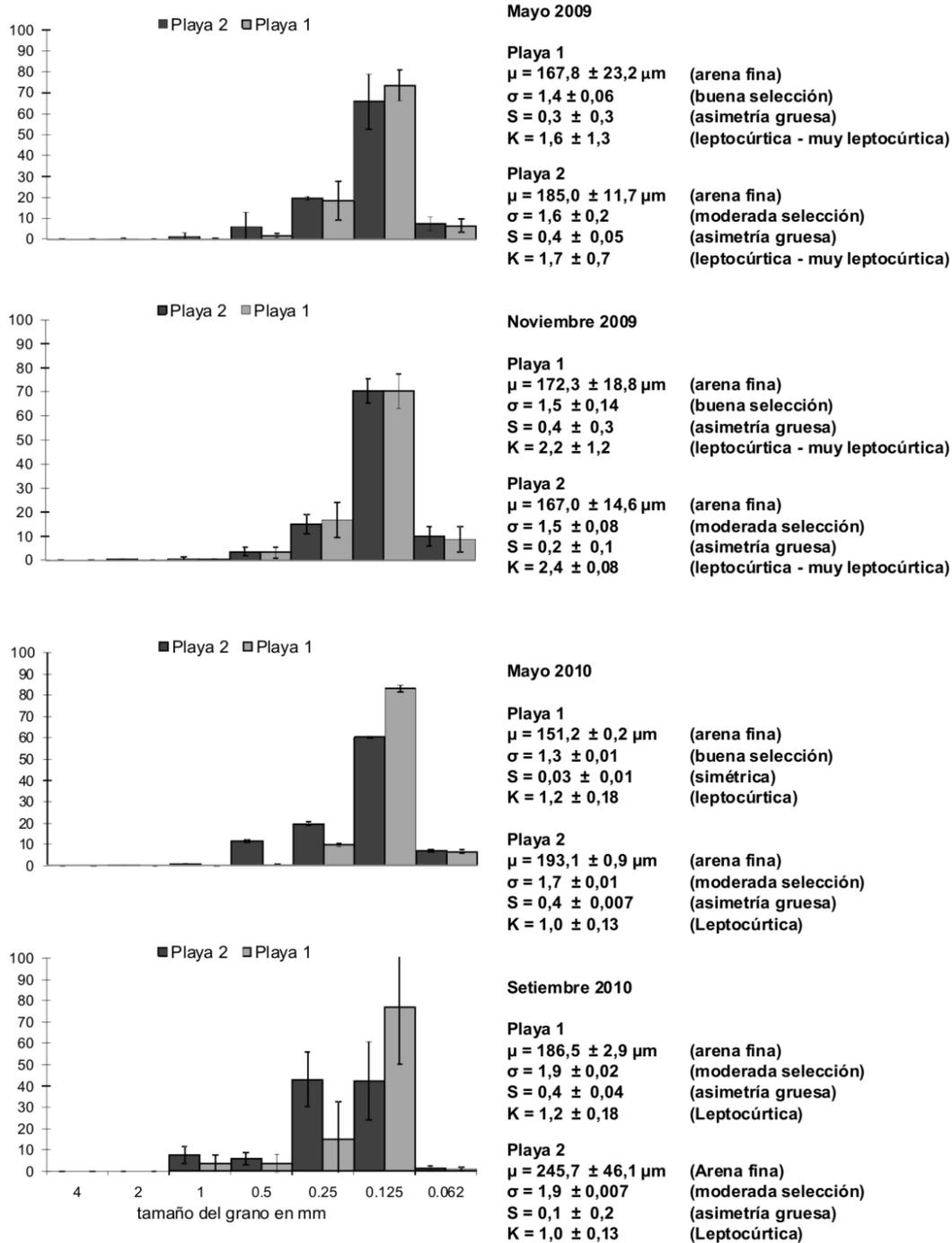


Figura 3.5. Histogramas de distribución de frecuencia de tamaños de granos de sedimentos depositados sobre el mejillinar (playa 1 y 2 = A1 y A2, respectivamente).

3.3.3. Materia orgánica en sedimentos de la playa

Los sedimentos de la playa presentaron una disminución no significativa en la concentración de MO al comienzo del periodo de acreción, seguido de un aumento significativo únicamente en A2 (Kruskal Wallis: $H=18,95$; $p=0,0008$; $N=106$) desde noviembre 2009 ($1,01 \pm 0,14\%$) y marzo 2010 ($0,93 \pm 0,07\%$) hasta mayo 2010 ($1,24 \pm 0,09\%$). También se observaron diferencias significativas entre áreas en noviembre 2009 ($F_{1,44}=7,37$; $p=0,0094$) y marzo 2010 ($F_{1,7}=12,18$; $p=0,0101$), en donde $A1 > A2$ en ambas fechas (noviembre 09: $A1=1,15 \pm 0,21\%$; $A2=1,01 \pm 0,14\%$; marzo 10: $A1=1,07 \pm 0,04\%$; $A2=0,93 \pm 0,07\%$) (Figura 3.6).

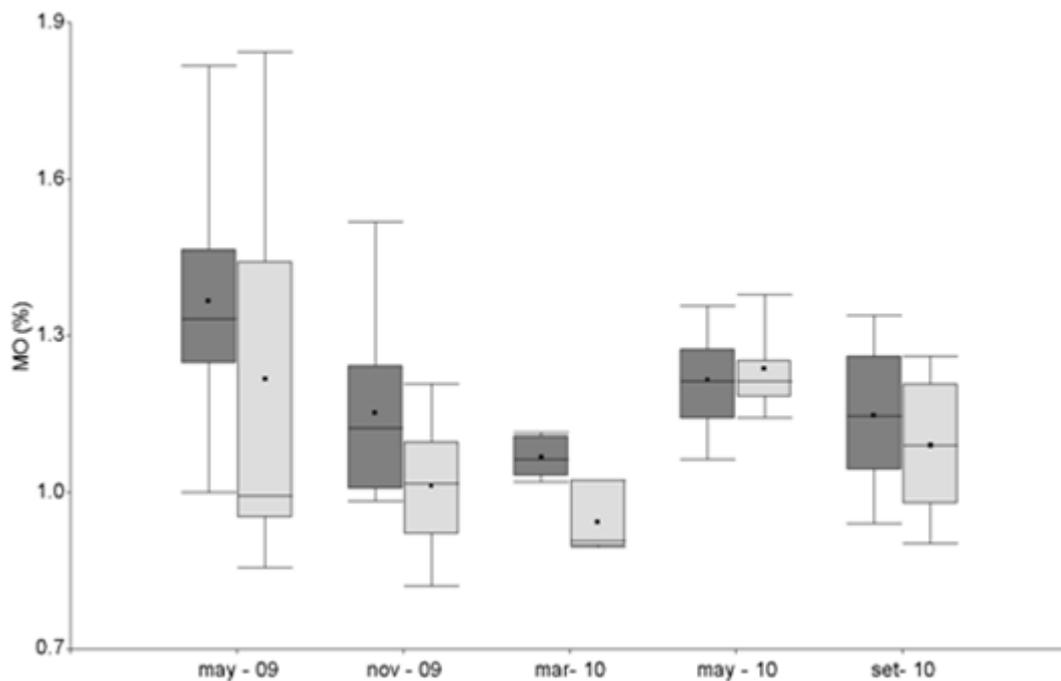


Figura 3.6. Materia orgánica en sedimentos sobre la playa en el área 1 (gris oscuro) y área 2 (gris claro).

3.3.4. Carbono orgánico en sedimentos de la playa

El porcentaje de carbono orgánico (CO) en los sedimentos depositadas sobre la playa no presentó diferencias significativas entre fechas de muestreo ($F_{3,23}=2,16$; $p=0,121$) y áreas ($F_{1,23}=1,47$; $p=0,23$) (Figura 3.7). El rango de variación fue desde 0,10% (septiembre 2010) hasta 0,93 % (mayo 2010).

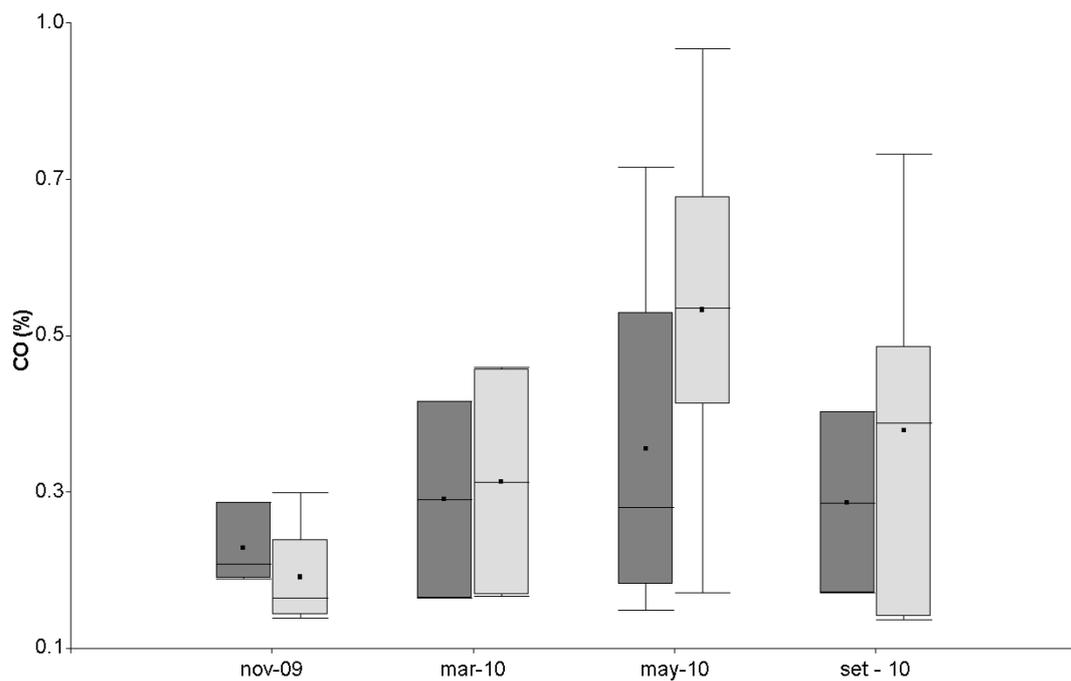


Figura 3.7. Concentración de Carbono orgánico de los sedimentos depositados sobre la playa en el área 1 (gris oscuro) y área 2 (gris claro).

3.3.6. Análisis de vientos

El reanálisis de los datos meteorológicos permitió observar fuertes vientos marinos (SE) en la semana previa al muestreo de diciembre de 2008, asociado con el período erosivo del área de estudio. Posteriormente, los únicos registros de este tipo de eventos se observaron en noviembre de 2009 (SSE-SE), con un efecto erosivo en A1, y en mayo de 2010 (ESE-SE), con un efecto erosivo sobre A2. La ausencia de fuertes vientos marinos pareció asociarse con estados de acreción, como en mayo de 2009, marzo de 2010 y septiembre de 2010, con aumentos del porcentaje de áreas rocosas enterradas por arenas (Figura 3.8 y Tabla 3.1).

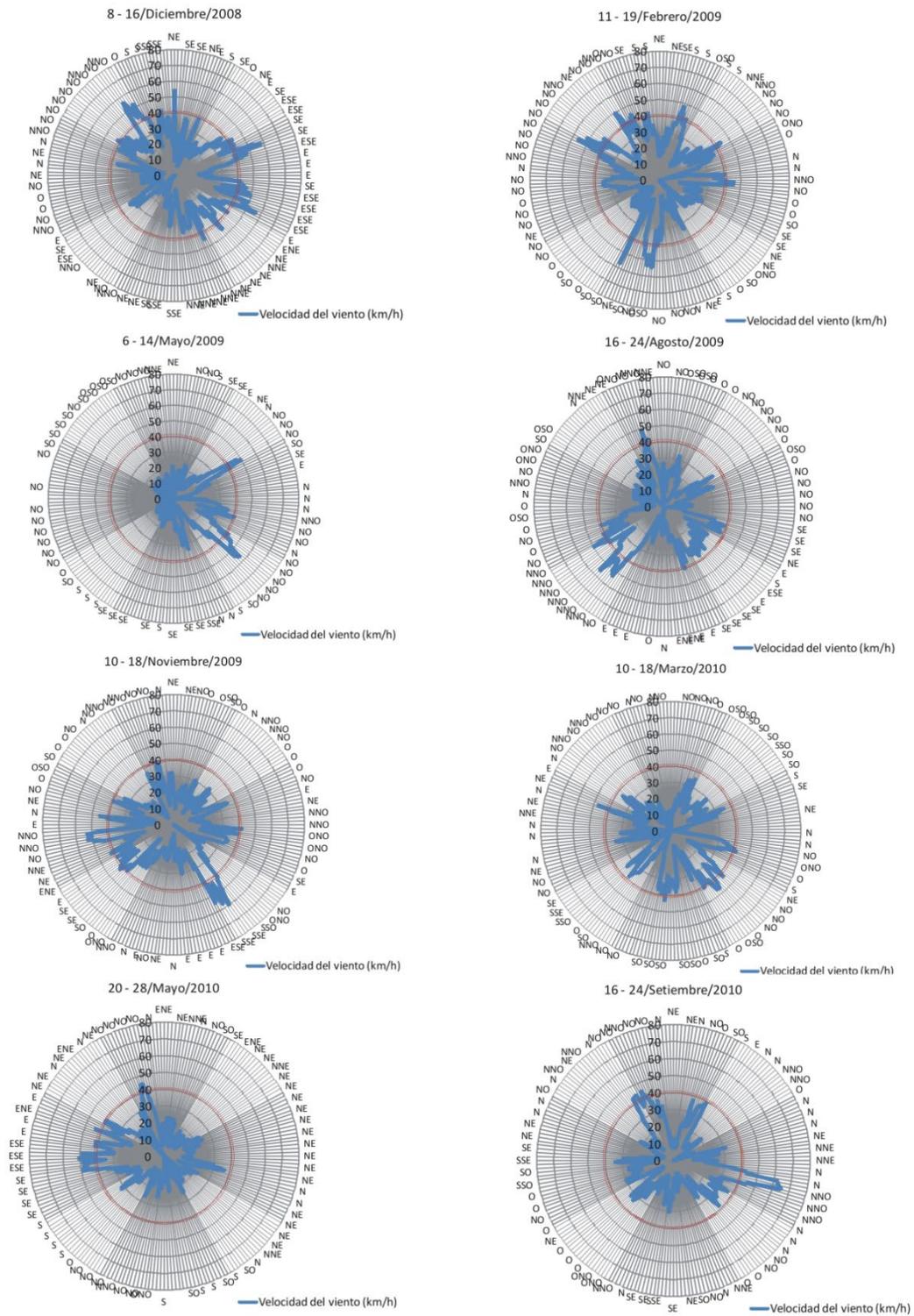


Figura 3.8. Gráfico radial que muestra la velocidad (línea azul) y dirección del viento durante la semana previa a cada muestreo (registro diario en el sentido horario del círculo). El círculo rojo señala la velocidad de 40 km/h. Datos del reanálisis.

Tabla 3.1. Eventos de vientos marinos fuertes ($>39 \text{ km.h}^{-1}$ durante un mínimo de 6 hs) registrados una semana previa a cada muestreo y porcentaje de las áreas de estudio (A1 y A2) enterradas por arenas. Datos del reanálisis meteorológico.

Muestreo	Días previos	Horas de viento	Máxima velocidad (km.h^{-1})	Dirección del viento	(%) A1	(%) A2	≠ %
Primavera 12/08	7	6	57,8	SE	5,0	38,1	33,1
Verano 02/09	-	-	-	-	0	0	0
Otoño 05/09	-	-	-	-	70,8	98,8	28
Invierno 08/09	-	-	-	-	25,0	56,7	31,7
Primavera 11/09	5	8	59,8	SSE-SE	21,7	70,0	48,3
Verano 03/10	-	-	-	-	41,2	69,8	28,6
Otoño 05/10	2	7	50,2	ESE-SE	46,4	37,9	8,5
Primavera 09/10	-	-	-	-	44,7	79,4	34,7

Analizando los datos de eventos meteorológicos con potencial para modificar la geomorfología del área de estudio (Tabla 3.2), se encontraron registros de fuertes vientos marinos en diciembre de 2008, consistentes con el período erosivo en las rocas del mejillinar al inicio del presente estudio, el cual pudo haberse sostenido hasta febrero de 2009 debido a registros de vientos con potencial erosivo (ESE y SO). Sin embargo, la principal acreción de sedimentos sobre las rocas del mejillinar en mayo de 2009 estuvo asociada con vientos marinos del S y SO, sugiriendo que los eventos meteorológicos que modifican la geomorfología de la playa podrían provocar efectos de erosión y también de acreción de sedimentos sobre el mejillinar.

Tabla 3.2. Eventos de vientos fuertes ($>39 \text{ km.h}^{-1}$ durante un mínimo de 6 hs) provenientes del SO y SE, registrado hasta 2 semanas previas (días previos) a cada muestreo. Porcentaje de las áreas de estudio (A1 y A2) enterradas por arena. Datos de horas y dirección del viento extraídos de la Tabla 3.XVII en Bustos (2012).

Muestreo	Días previos	Horas de Viento	Dirección del viento	(%)A1	(%)A2
Diciembre 2008	12	36	ESE	25,6	27,8
	8	59	SE		
Febrero 2009	14	32	OSO	0	0
	11	6	ESE		
	9	24	SO		
	3	15	O		
Mayo 2009	9	6	O	77,2	98,6
	7	12	S		
	4	8	SO		
	3	21	SSO		
1	19	OSO			
Agosto 2009	3	16	O	41,3	49,5
Noviembre 2009	-	-	-	21,7	70,0
Marzo a Setiembre 2010	Sin datos	Sin datos	Sin datos	-	-

3.4 Discusión

El perímetro de las plataformas de abrasión colonizadas por *Brachidontes rodriguezii* fue variando en su extensión a lo largo de todo el período de muestreo. El porcentaje de la superficie expuesta de A1, la zona más elevada de la plataforma de abrasión, en general fue superior al de A2, sugiriendo una mayor vulnerabilidad de A2 al enterramiento por arenas de la playa. Las alturas de las rocas del A1 fueron levemente mayores que las de A2, registrándose una diferencia de 16 cm sobre el perfil topográfico, lo cual generó una diferencia en el porcentaje de enterramiento por arenas entre ambas áreas de unos 30 a 40% (Tabla 3.1) durante casi todo el periodo de estudio, manteniéndose A2 siempre con un mayor porcentaje de enterramiento. Estos resultados fueron similares a observaciones realizadas en California (EE.UU), en donde se encontró evidencia de que una diferencia topográfica de solo 20 cm entre afloramientos rocosos resultaron en casi un 40% más de deposición de arena en las áreas más deprimidas (Littler *et al.*, 1983).

Ambas áreas alcanzaron la máxima superficie expuesta durante una etapa erosiva de la playa asociada con fuertes vientos provenientes del mar durante la primavera-verano de 2008-2009 (noviembre 2008 y febrero 2009). Vientos de similares características también se asociaron a un importante evento de acreción de arenas sobre el mejillinar, indicando que la influencia de eventos meteorológicos, con potencial para causar modificaciones en la geomorfología de la playa, pueden causar tanto erosión como acreción de sedimentos sobre los afloramientos rocosos. Al disminuir la intensidad y frecuencia de los vientos fuertes la playa se mantuvo en un estado predominante de acreción, permaneciendo enterrada con arenas más de la mitad de la superficie de A2 y menos de la mitad de A1 a partir de mayo de 2009.

Según los datos publicados por Carcedo (2014) descritos en la figura 2.3, las condiciones hidrodinámicas (altura y período de olas) presentaron una estacionalidad a lo largo de los dos años del presente estudio (2008-2010), con condiciones más intensas en primavera-verano que otoño-invierno. Otros estudios mencionaron que el comportamiento general de la geomorfología de la playa ha sido de acreción de sedimentos en verano-otoño y erosión durante invierno-primavera, con una tendencia predominante hacia la erosión y más vulnerable a efectos erosivos de vientos fuertes de dirección sudoeste (Bustos, 2012).

Esta estacionalidad se observó mejor durante el primer año de estudio, sin embargo el estado erosivo no se registró con la misma intensidad en el segundo año. A pesar de esto, con los registros obtenidos ha sido posible relacionar los procesos de erosión-acreción sobre las áreas rocosas estudiadas con la presencia y ausencia de los fuertes vientos marinos que superaron el umbral necesario para afectar la geomorfología de la playa. Integrando la información disponible se puede inferir que al inicio del estudio, desde diciembre de 2008 hasta mayo de 2009, se registraron eventos meteorológicos de interés y de horas de viento potencialmente modificadores de la geomorfología de la playa, que coincidieron con las variaciones más significativas del porcentaje de áreas enterradas por arenas.

Entre agosto y noviembre de 2009 hubo una disminución de la cantidad de horas de viento y hasta la ausencia de eventos meteorológicos de interés, coincidiendo con la menor variabilidad del porcentaje de enterramiento de ambas áreas.

Finalmente, las últimas fechas de muestreos presentaron una mayor estabilidad del porcentaje de enterramiento de ambas áreas aunque la ausencia de datos de la estación meteorológica de Pehuén Co no permitió relacionar la dinámica sedimentaria con eventos meteorológicos de interés.

La ausencia de fuertes vientos marinos durante los muestreos de 2010 estuvo acompañada por una mayor estabilidad del porcentaje de enterramiento de ambas áreas, sugiriendo una posible asociación entre ausencia de estos vientos y la recuperación de la morfología de la playa y/o con un estado morfodinámico predominante de acreción.

Bustos (2012) estudió el efecto de las tormentas sobre el perfil de la playa cercana al mejillinar estudiado. Sus datos indicaron que las tormentas pueden provocar tanto eventos de acreción como de erosión sobre el perfil de la playa, porque se registraron tanto pérdidas de sedimentos como depósitos de arenas sobre perfiles de playa. Por ejemplo, una tormenta registrada en 2008 (vientos del S-SE) ocasionó un depósito de arena entre los 80 y 120 m del perfil. A su vez, tormentas en 2007 (vientos del SO y SE) provocaron importantes pérdidas de sedimentos del perfil y un avance de la barra de lavado entre los 70-100 m del perfil. El mejillinar se ubica entre los 70-120 m del perfil, por lo cual ambos eventos podrían haber afectado a las rocas del mejillinar. Los sedimentos depositados sobre el mejillinar descritos en el presente capítulo, tienen características similares a los de la playa frontal descritos anteriormente para el área de estudio (Bustos, 2012; Carcedo, 2014), presentando una curtosis leptocúrtica y hasta muy leptocúrtica que indicaron la dominancia de una sola población de granos que son las arenas finas. La similitud de la granulometría entre los sedimentos del evento de acreción con las arenas de la playa frontal del área de estudio sugiere que serían movilizados desde la barra de lavado.

4. DINÁMICA POBLACIONAL DE *Brachidontes rodriguezii*

4.1. Introducción

Los bivalvos marinos de la familia Mytilidae se destacan por ser especies dominantes, en términos de abundancia y biomasa, dentro de las comunidades bentónicas que integran. Los bancos intermareales de los mitílidos están conformados por una matriz de organismos vivos y muertos, unidos por los filamentos bisales, en donde se retienen sedimentos de composición granulométrica variable. Asociada a estos bancos, puede desarrollarse una comunidad bentónica diversa compuesta por algas e invertebrados (Penchaszadeh, 1973; Suchanek, 1992; Vallarino, 2002; Arribas, 2013).

Los mitílidos tienden a formar matrices altamente densas, en cuyo interior ocurre una intensa competencia intraespecífica, siendo esperable la existencia de procesos de auto-raleo (Guiñez, 2005). Yoda *et al.* (1963) acuñaron el término auto-raleo (“self-thinning”; Guiñez, 2005) para designar a la relación negativa observada entre la densidad y el tamaño corporal o la biomasa (Westoby, 1984), en condiciones de competencia intraespecífica por el espacio. Se ha documentado en varias especies de mitílidos que, a partir de un determinado umbral de densidad, el espesor de la matriz aumenta como consecuencia de la disposición de los individuos en capas o estratos. La estratificación parece ser un mecanismo que disminuye los efectos del auto-raleo sobre la biomasa (Guiñez *et al.*, 2005). *Brachidontes rodriguezii*, como otras especies de mitílidos, forman bancos de una única capa o mono-estratificados en las superficies horizontales, mientras que es frecuente ver que se disponen en varios estratos en las superficies verticales de las rocas (Penchaszadeh, 1973). Recientemente, se ha documentado para esta especie la formación de parches aislados multiestratificados, de 5 a 70 cm² de área, dentro de las superficies horizontales (Gutiérrez *et al.*, 2015).

Se han estudiado los efectos de variables ambientales sobre la formación de los estratos en comunidades de fondos duros en playas (Seed, 1976; Hunt & Scheibling, 1995; Davenport *et al.*, 1998; Carrington, 2002); el impacto de las olas de tormentas sobre *Mytilus californianus* y *Mytilus edulis* es mayor cuando las poblaciones son más densas y más estratificadas, representando un factor de mortalidad denso-dependiente y un mecanismo de regulación de densidad (Harger & Landenberger, 1971).

A nivel local, Gutiérrez *et al.* (2015) indican para las poblaciones intermareales de *Brachidontes rodriguezii*, ubicadas en el norte de la provincia de Buenos Aires, que la acción del oleaje limita la agregación en estratos removiendo a los individuos que sobresalen de la monocapa poblacional. Los mejillines que conforman estos parches están débilmente unidos entre sí por lo cual las olas de moderada energía, que no afectan a los individuos de la monocapa porque están unidos al sustrato rocoso, son capaces de removerlos de su sitio. Este ejemplo sugiere que el impacto de un factor físico, como la ola, sobre el tamaño de la población es mayor cuanto mayor es la densidad poblacional.

Por otra parte, con el aumento de la presión antrópica sobre las zonas costeras y la documentación de los efectos del cambio climático, se ha incrementado el interés en profundizar los estudios sobre el impacto de los procesos de erosión-acreción costera sobre las comunidades de sustratos rocosos (ver revisión en Airoidi, 2003), así como la tolerancia de diversas especies de mitílidos a dicho disturbio (Cottrell *et al.*, 2016; Hutchison *et al.*, 2016; Pinochet *et al.*, 2018). Diversas investigaciones han aportado información sobre los efectos de la dinámica sedimentaria y la granulometría de los sedimentos sobre las poblaciones de mitílidos y sus comunidades asociadas (Iwasaki, 1994; Alvarado & Castilla, 1996; Duarte *et al.*, 2006; Commito *et al.*, 2008; Zardi *et al.*, 2008). A pesar de que los procesos de acreción y erosión son uno de los disturbios más relevantes para las comunidades de fondos duros en playas de arena del litoral bonaerense, hasta el momento no hay estudios que exploren el efecto del enterramiento sobre la estratificación y la dinámica de la población de *B. rodriguezii*.

En este capítulo se presenta un análisis de los parámetros poblacionales de *B. rodriguezii* (densidad, biomasa, estructura de tallas, reclutamiento, mortalidad) en la playa de Pehuén Co, explorando relaciones denso-dependientes, estratificación y efectos de la dinámica sedimentaria de la playa sobre la población de este mitílido. A pesar de la importancia de la estratificación para las poblaciones de mitílidos, pocos estudios han analizado su composición sedimentaria y biótica (Alvarado & Castilla, 1996). Por lo cual, se incluye un análisis poblacional específico para la matriz de mitílidos y para la capa de sedimentos depositados entre la matriz y el sustrato rocoso primario.

4.2. Materiales y Métodos

4.2.1. Estructura de tallas, reclutamiento, mortalidad, densidad y biomasa

Las metodologías para la obtención de datos de densidad y biomasa, recolección y análisis de muestras han sido descritas en Materiales y Métodos Generales. Se utilizó el eje longitudinal antero-posterior de mayor crecimiento de las valvas de *Brachidontes rodriguezii* para los registros de tallas, expresado como largo total en mm (Figura 4.1).



Figura 4.1. Fotografía de *Brachidontes rodriguezii* donde se indica cómo se midió la talla (largo total).

La identificación de las modas, utilizada para descomponer la distribución de tallas, se realizó a través de la subrutina Bhattacharya del programa FISAT II (Gayaniño *et al.*, 1995) utilizando intervalos de clase de 1 mm. Este método permite estimar la media y el desvío estándar de cada componente normal, la fracción de cada componente (el n° de individuos N) en la muestra y el índice de separación entre grupos (i.s.). Este último consiste en el cociente entre la diferencia de dos medias sucesivas y la diferencia de sus desvíos estándar estimados, y constituye un indicador del grado de confiabilidad en la identificación de las modas (Gayaniño *et al.*, 1995). Para comparar las distribuciones de frecuencias de tallas entre fechas, áreas y superficies se utilizó una prueba de Chi^2 .

Se comparó el porcentaje de reclutas, considerado como los individuos menores de 3 mm (Adami *et al.*, 2008) sobre el total de individuos, entre los factores (fechas, áreas y superficies) mediante un ANOVA o el test de Kruskal -Wallis (ver detalles en Cap 2- Materiales y Métodos Generales). La mortalidad fue evaluada contando el número de valvas vacías (nº de muertos) y calculando el porcentaje de valvas vacías sobre el total de individuos (% de muertos) y se compararon las diferencias entre los factores mediante un ANOVA o el test de Kruskal -Wallis. No se contaron las valvas vacías en las muestras de diciembre de 2008, por lo cual no hay datos para esta fecha.

Se ha sugerido integrar los parámetros densidad y biomasa (Adami *et al.*, 2008) para estimar la producción ($\text{g.m}^2.\text{año}^{-1}$) utilizando la ecuación alométrica definida por Brey (1990):

$$P = D*(B/D)^{0,72}$$

donde B = biomasa; D = densidad; 0,72 = exponente promedio de la regresión de la producción anual del tamaño del cuerpo para moluscos.

4.2.2. Estratificación, relaciones entre densidad-biomasa y capacidad de carga

4.2.2.1. Número de estratos y modelos 2D y 3D para la relación biomasa-densidad

La relación lineal entre la biomasa como variable dependiente de la densidad generalmente es alométrica, produciendo pendientes variables a medida que la densidad aumenta: a bajas densidades donde es poco probable que la competencia sea importante, la masa corporal es independiente de la densidad y se producen pendientes $y = 0$; con densidades intermedias, se espera que la competencia intraespecífica comienza a tener efecto sobre los individuos y la masa corporal disminuye con la densidad, generando valores de pendientes hacia $y = -1$; esta disminución gradual de la pendiente se la conoce como efecto de densidad competitiva o efecto C-D, que está bien documentado en plantas (Guiñez *et al.*, 2005); finalmente, cuando comienza a registrarse el adelgazamiento de la biomasa debido al aumento de la densidad (denso-dependencia), se encuentran valores de pendiente $y < -1$.

Observaciones empíricas con plantas definen una línea de auto-raleo a partir de la pendiente $y = -1,5$ (ley de la potencia $-3/2$; Yoda *et al.*, 1963). A continuación, se describen las ecuaciones lineales de la relación densidad-biomasa para el marco teórico general del auto-raleo (2D), así como para el marco teórico desarrollado específicamente para poblaciones estratificadas (3D) de mitílidos.

$$\text{Ecuación (1): } m = k \cdot N^y$$

donde m = masa media corporal del mejillín; N = densidad poblacional; k = constante poblacional; y = pendiente del auto-raleo. En este trabajo se utilizó la ecuación (1) linealizada (2):

$$\text{Ecuación (2): } \log m = \log k + y \log N$$

Valores de $y \approx -1$ se relacionarían con efectos de capacidad de carga. Valores de pendientes $y > -1$ indican denso-independencia de la biomasa; mientras que valores de pendiente $y < -1$ indican denso-dependencia; valores cercanos a $-4/3$ ($y \approx -1,33$) sugieren competencia por alimento y a $-3/2$ ($y \approx -1,5$) por el espacio (Guiñez, 2005).

El modelo (2) ha sido denominado 2D (Guiñez, 2005), porque asume que: a) los individuos están dispuestos en un monoestrato, colonizando el 100% del área de muestreo del sustrato (White, 1981); b) el crecimiento individual es isométrico (Weller, 1987) y c) la densidad (N) es inversamente proporcional al área promedio ocupada por individuos o área superficial promedio proyectada al sustrato (S) siendo $N \propto S^{-1}$ (Cubillo, 2012). Estos supuestos normalmente no se cumplen para los organismos sésiles, los cuales se agrupan en estratos a fin de aumentar la superficie disponible para asentarse. Por otro lado, en general el crecimiento individual es alométrico, por lo cual ambos (estratos y alometría) podrían introducir sesgos en el modelo causando desviaciones de la pendiente y de auto-raleo (Guiñez & Castilla, 1999; 2001; Guiñez, 2005). Debido a esto, se ha propuesto incorporar el número de estratos para modificar el parámetro densidad (N) utilizando la suma de las áreas individuales (ΣS) para estimar la densidad efectiva (N_e), que es cuando los individuos se distribuyen en una *monocapa*, que es utilizada para reemplazar N en la relación entre biomasa media

individual con la densidad (m-N), de manera que la relación m-Ne genere un nuevo modelo (3D) que incorpore el efecto de la estratificación (Guiñez *et al.*, 2005).

Si definimos L como el número de estratos, entonces L representa la altura de la matriz de mitílidos y, cuando los mitílidos en la matriz alcanzan el nivel crítico de tamaño (por ejemplo volumen, medido como masa corporal) determinado por la competencia espacial, entonces $N \propto LS^{-1}$ (Guiñez & Castilla, 1999). Esto significa que la densidad (N) es, en realidad, inversamente proporcional al área promedio proyectada sobre el sustrato (S) y directamente proporcional al número de estratos (L). La estimación de la estratificación de mejillones (nº de estratos L) de Hosomi (1985) utiliza un índice de estratos, en donde el área total (T) que estaría ocupada por individuos dispuestos como en una *monocapa*, se divide por el área de muestreo (A_s):

$$L = T * A_s^{-1} \text{ (Guiñez \& Castilla, 1999)}$$

Para calcular el área total ocupada por todos los individuos en una muestra (T) es necesario estimar el área ocupada por cada individuo y luego sumar las áreas de todos los individuos de la muestra. Asumiendo que la posición de vida de los mitílidos presenta su eje máximo antero-posterior dispuesto perpendicularmente al sustrato (como ilustrado por la Figura 4.1), se puede utilizar el área proyectada sobre el sustrato como el área efectiva (A_e) ocupada por el individuo sobre el sustrato (Guiñez & Castilla, 1999). Por lo tanto, el área total efectivamente ocupada por los mitílidos en una muestra es el resultado de la suma de todas las áreas efectivas individuales de la muestra (ΣA_e), en reemplazo de T para poder estimar el número de estratos (L), como ha sido utilizado en este trabajo (3):

$$\text{Ecuación (3): } L = \Sigma A_e * A_s^{-1}$$

Se ha propuesto que los mitílidos asumen una forma de paralelepípedo rectangular para utilizar las medidas del largo total x ancho para calcular A_e (Guiñez & Castilla, 1999). En este trabajo no se dispone de medidas del ancho, debido a lo cual se obtuvieron imágenes digitales apicales de 72 ejemplares dentro de un rango de tallas de 3,5 a 32,9 mm.

Con estas imágenes se estimó el área individual (A_e) de cada ejemplar por medio del Programa ImageJ 1.37v, como sugerido por Cubillo (2012). Posteriormente, utilizando la ecuación 4 (que es la ecuación 5 linealizada) se realizó un análisis de regresión lineal entre log largo total (X) y log A_e (Y) para obtener los parámetros de la ecuación (5), que ha sido indicada por Cubillo (2012) para ser utilizada dentro de la estructura de tallas de cada muestra para predecir A_e y así poder, finalmente, calcular la suma de las áreas efectivas (ΣA_e).

$$\text{Ecuación (4): } \log A_e = \log a + b \log \text{Largo}$$

$$\text{Ecuación (5): } A_e = a * (\text{Largo})^b$$

Con los datos obtenidos de ΣA_e se estimó la densidad efectiva (N_e) (ecuación 6), que representa la densidad esperada si los individuos dentro de la muestra estuvieran dispuestos en un *monoestrato*, como definido anteriormente por Hosomi (1985) (Guiñez & Castilla, 2001):

$$\text{Ecuación (6): } N_e = N * (\Sigma A_e)^{-1}$$

Obtenidos los valores de N_e para cada muestra, se utilizó la relación linealizada para la relación Ne-m:

$$\text{Ecuación (7): } \log m = \log k + \gamma \log N_e$$

Se utilizó γ para diferenciar el coeficiente del modelo 3D (ecuación 7) del coeficiente γ del modelo 2D (ecuación 2). Para este trabajo se aceptan los supuestos de que la densidad no afecta la relación alométrica entre el largo total y la superficie media individual (ecuación 6), como fue sugerido por Cubillo (2012), y que el número de estratos no modifica la relación alométrica entre la densidad (nº de individuos) y el tamaño del cuerpo (medido como superficie media individual), como fue sugerido por Petraitis (1995). Este último puede ser verificado realizando una prueba de igualdad de pendientes por medio de un Análisis de Covariancia (ANCOVA), de la relación entre densidad y superficie media individual para diferentes niveles de estratificación, las

cuales deben ser paralelas entre sí y con la pendiente del *monoestrato* (Petraitis, 1995; Guíñez *et al.*, 2005).

El ajuste de la relación lineal biomasa-densidad para los modelos 2D y 3D se realizó utilizando dos técnicas de análisis de regresión lineal, mínimos cuadrados ordinarios (OLS) y eje mayor relativizado a la amplitud o reducido (*ranged-reduced major axis*, en adelante RMA), con el objetivo de comparar los valores de pendientes estimadas en este trabajo con estudios que utilizaron las mismas técnicas.

La mayoría de las investigaciones en el marco del auto-raleo han utilizado el ajuste OLS y, más recientemente, también se ha propuesto utilizar el ajuste RMA porque su principal objetivo es la estimación de los parámetros del modelo, por lo cual se estimaría con mayor precisión la pendiente del auto-raleo, mientras que el principal objetivo del OLS es predecir la respuesta de la variable dependiente (Y) a partir de la variable explicativa (X) (Cubillo *et al.*, 2012). Las diferencias estadísticas entre las pendientes de la relación biomasa-densidad (2D y 3D) para el factor fijo superficies (horizontal y vertical) fueron evaluadas por medio del ANCOVA para el ajuste OLS y por medio de un test Chi^2 para el ajuste RMA, utilizando el programa PAST 3.24.

Para estudiar la relación entre el número de estratos (L) y la altura de la matriz de mitílidos se midió la altura de la matriz, con una regla, desde la superficie de la matriz hasta la roca. La medición de la altura se realizó en el extremo superior de la regla alineada con la superficie de la matriz. La relación entre la altura de la matriz y número de estratos ha sido analizada por medio del OLS.

4.2.2.2. Capacidad de carga

La capacidad de carga o de ocupación del espacio sobre los sustratos rocosos en las superficies horizontal y vertical ha sido estimada por medio del análisis de frontera estocástica (SFA, *stochastic frontier analysis* en R) utilizando el modelo 3D, como ha sido sugerido por Cubillo *et al.* (2012). Considerando que el objetivo principal de estudios de denso-dependencia es estimar una línea superior de auto-raleo, se evaluó como adecuado utilizar la función de frontera estocástica (*stochastic frontier function*, en adelante SFF) para la estimación de esta línea (Bi *et al.*, 2000; Bi, 2004).

Se describe, en el presente, muy brevemente SFF detallada en BATESSE & COELLI (1992) y, particularmente, la función de producción de frontera (8), evaluada para su utilización dentro del marco teórico del auto-raleo por BI *et al.* (2000) y ZHANG *et al.* (2005):

$$\text{Ecuación (8): } B = a + bD + (V - U)$$

Siendo B = biomasa, D = densidad, a y b son coeficientes del modelo, dentro del cual se introducen dos tipos de errores: el error aleatorio V debido a factores externos (variación aleatoria en Y no explicada por X) y el error asociado con la ineficiencia técnica U (por ejemplo ineficiencia productiva) que representa la ocupación del sitio, la medida en que los mejillines consumen los recursos disponibles para el crecimiento dentro de un espacio. Cuando SFF estima el valor de U como igual a cero, significa ausencia de ineficiencia técnica y la ecuación (9) se reduce a:

$$\text{Ecuación (9): } Y = a + bX + V$$

En este caso la estimación de los coeficientes a y b del modelo puede ser realizada por análisis de regresión lineal (ecuación 7). Por lo tanto, el primer paso (a) luego de realizar el análisis SFF es probar si la estimación de (8) es diferente de (9). Si no hay diferencia se aceptan los resultados del análisis OLS. Si la diferencia es significativa entonces existe ineficiencia técnica y se prosigue con el análisis SFF realizando el segundo paso (b) en donde se prueba si los efectos de la ineficiencia técnica son invariantes en el tiempo. El tercer y último paso (c) es probar la hipótesis nula de que la ineficiencia técnica tiene distribución medio normal (menos restrictiva, con 2 grados de libertad) en lugar de la distribución normal truncada (más restrictiva, con 3 grados de libertad), como propone el modelo general. Las tres pruebas mencionadas (a, b y c) son realizadas en cada paso por medio de una prueba de razón de verosimilitud (*likelihood ratio test*, en adelante LRtest), utilizando los valores de máxima verosimilitud para cada análisis y comparándolos con valores dentro de una tabla de distribución mixta de Chi^2 que incluye 2 y 3 restricciones (grados de libertad),

similar al concepto utilizado para la tabla publicada por Kodde & Palm (1986), de acuerdo a lo indicado por la FAO (Pascoe *et al.*, 2003).

En el contexto de este trabajo, una determinada densidad poblacional de mitílidos (entrada) utiliza alimento del ambiente para producir biomasa (salida), como en una función de producción (Batesse & Coelli, 1992), en donde la producción de frontera (Greene, 1997) representa la biomasa máxima alcanzable dada la densidad (2D) o densidad-estratos (3D) por muestra, es decir, la capacidad de carga (Cubillo, 2012).

Aunque SFF puede producir una línea de auto-raleo por debajo de la línea de límite superior del auto-raleo, este método puede fácilmente producir inferencias estadísticas sobre la pendiente porque no existen desviaciones significativas de los supuestos de distribución subyacentes (Zhang *et al.*, 2005). Otros estudios también han considerado el ajuste SFF como muy adecuado para el marco teórico del auto-raleo, porque tiene el potencial para producir una línea límite superior a todos los puntos máximos de la relación biomasa-densidad, sin seleccionar subjetivamente un subconjunto de datos basados en criterios predefinidos (Cubillo, 2012), como, por ejemplo, el criterio de seleccionar puntos superiores de la relación densidad-biomasa (Hernández & Defeo, 2005).

También permite el estudio específico de la ocupación del sitio y una interpretación dinámica de la variabilidad temporal de esta ocupación (como en Bi *et al.*, 2000 y Cubillo, 2012). El análisis SFF se realizó utilizando la función *sfa* del paquete “frontier” de R (Coelli & Henningsen, 2013). La documentación sobre *sfa* y otras funciones de econometría para R están desarrolladas en Henningsen (2014). No se ha incluido en este trabajo la descripción de las fórmulas para la estimación de los errores V y U de la ecuación (8), las cuales están detalladas en Batesse & Coelli (1992) y Cubillo (2012).

4.2.3. Efectos del enterramiento sobre la población de *Brachidontes rodriguezii*

Para este estudio se utilizaron datos generados desde muestras obtenidas por dos estrategias de muestreo del mejillinar y de un experimento de microcosmos.

Uno de los muestreos ha sido el que obtuvo muestras separadas de la estructura de la matriz del mejillinar y de los sedimentos por debajo de la matriz y el otro ha sido el que obtuvo muestras del mejillinar enterrado por arenas (ver metodología de muestreo en Materiales y Métodos Generales). Los datos obtenidos de estas muestras, como variables poblacionales de *Brachidontes rodriguezii* (densidad, biomasa, reclutamiento y mortalidad) y de los sedimentos retenidos por el mejillinar (peso de sedimentos mayores y menores de 500 micras) fueron relacionados entre sí por medio del OLS. Para contrastar las muestras (matriz y por debajo de la matriz; mejillinar enterrado y destapado) se utilizó una prueba de Chi^2 para los datos de distribución de frecuencias de tallas del mejillín y de los tamaños de granos de los sedimentos y un ANOVA o el test de Kruskal -Wallis para los datos de variables poblacionales y peso de sedimentos.

A su vez, los experimentos de microcosmos (ver punto 4.3.7.2.b Experimento en microcosmos) estimaron la supervivencia de los mejillines al enterramiento durante simulacros de verano ($25,8 \pm 0,8$ °C) y de invierno ($8,2 \pm 0,6$ °C). Se utilizaron 20 acuarios plásticos con 0,5 litros de agua de mar (35 ups) proveniente de Pehuén Co. El sedimento utilizado también se recolectó en Pehuén Co, clasificado como las típicas arenas finas de la playa frontal (tamaño promedio del grano 183 micras).

Cada acuario contenía 10 mejillines. En 10 de los acuarios los 10 mejillines fueron depositados en el fondo y fueron cubiertos con 5 cm de arena de la playa y los otros 10 acuarios se usaron como tratamiento control (mejillines sin arena).

No se suministró alimento durante el experimento y diariamente se registraron la temperatura y la presencia de individuos emergidos del enterramiento (en la superficie de los sedimentos). Se siguió una tendencia, a partir de evidencias empíricas, de detener los experimentos de supervivencia cuando la mortalidad alcanza el 50% de los individuos, por lo cual los tiempos de duración de los experimentos de verano e invierno fueron diferentes. El experimento de verano duró 8 días. En el quinto día se finalizó el experimento para diez acuarios (cinco tratamientos y cinco controles) y se prosiguió con los acuarios remanentes hasta el octavo día, momento en que finalizó el experimento. El ensayo de invierno fue de 20 días, a los 10 días se finalizó con la experiencia para 10 acuarios (cinco tratamientos y cinco controles) y a los 20 días para los acuarios remanentes.

Al finalizar cada experimento, se evaluó la supervivencia de *Brachidontes rodriguezii* mediante la observación del movimiento del pie y de las valvas y se registró el número de individuos adheridos al acuario por medio de los filamentos bisales. Las variables número de individuos muertos, adheridos al frasco y emergidos del enterramiento se analizaron mediante un ANOVA doble (tratamientos enterrado-control y tiempo). Para evitar efectos de aclimatación los mejillines fueron colectados durante las épocas asociadas con cada simulación de microcosmos, utilizando ejemplares adultos (21-30 mm de talla) en ambos tratamientos (verano-invierno).

4.2.4. Efectos de la bioingeniería de *B. rodriguezii* sobre los sedimentos

Para analizar la modificación de las características granulométricas y de materia orgánica de los sedimentos provenientes de la playa arenosa que fueron movilizados por los procesos morfodinámicos costeros y luego retenidos por el mejillinar, se compararon la composición de los sedimentos, la materia orgánica (MO) y el carbono orgánico (CO) de los sedimentos de la playa y del mejillinar. Para analizar la granulometría se construyeron histogramas de distribución de frecuencia de granos de la playa y de los retenidos dentro del mejillinar y mediante un test Chi^2 se compararon estas distribuciones de frecuencia entre fechas, áreas (A1-A2) y superficies (Horizontal y Vertical). Se utilizó un ANOVA o el test de Kruskal -Wallis para datos de peso y porcentajes de granos mayores o menores de 500 micras y de MO y CO.

4.3. Resultados

4.3.1. Estructura de tallas

La distribución de frecuencia de tallas de la población de *Brachidontes rodriguezii* presentó una estructura general trimodal, con presencia de reclutas en todas las fechas de muestreo (Figura 4.2). La talla máxima registrada fue de 42 mm. Las modas estimadas se corresponden con reclutas y juveniles (< 6 mm), individuos entre 11-16 mm y mayores de 20 mm de talla.

Los mejillines muertos también presentaron una distribución de frecuencia de tallas trimodal, similar a la de los vivos, a excepción de agosto de 2009 cuando se identificaron hasta cuatro modas, debido a la presencia de dos modas de individuos de hasta 12 mm en promedio (Figura 4.3).

Desde diciembre de 2008 hasta febrero de 2009, coincidente con la etapa erosiva de la playa, se observaron frecuencias porcentuales de reclutas mayores que durante el período siguiente desde mayo hasta noviembre de 2009, que coincidió con la etapa principal de acreción de arenas sobre el mejillinar; posteriormente, a partir de marzo de 2010 y hasta el final del estudio se registraron los principales picos de reclutamiento, cuando también se registró una mayor cantidad de reclutas y juveniles muertos. A su vez, los individuos más grandes (>36 mm) desaparecieron de la estructura de tallas de individuos vivos después del período de acreción de arenas sobre el mejillinar, pero no fueron encontrados muertos en las muestras, por lo cual tampoco se observaron en la estructura de tallas de muertos.

La Tabla 4.1 presenta los resultados de las comparaciones de las estructuras de tallas de individuos vivos de *Brachidontes rodriguezii* entre fechas de muestreo. Se puede observar que todas las diferencias encontradas fueron entre los meses de 2008-2009 con las fechas de 2010; posiblemente, los picos de reclutamiento de los meses de 2010 fueron los responsables por estas diferencias significativas.

No se encontraron diferencias de estructuras de tallas entre las superficies de una misma área, solamente entre horizontal y vertical de áreas diferentes y, posiblemente, también se debieron a mayores frecuencias de reclutas y juveniles en el vertical, porque casi todas las diferencias se registraron en los meses con picos de reclutamiento (Chi^2 , Tabla 4.2).

Brachidontes rodriguezii vivos

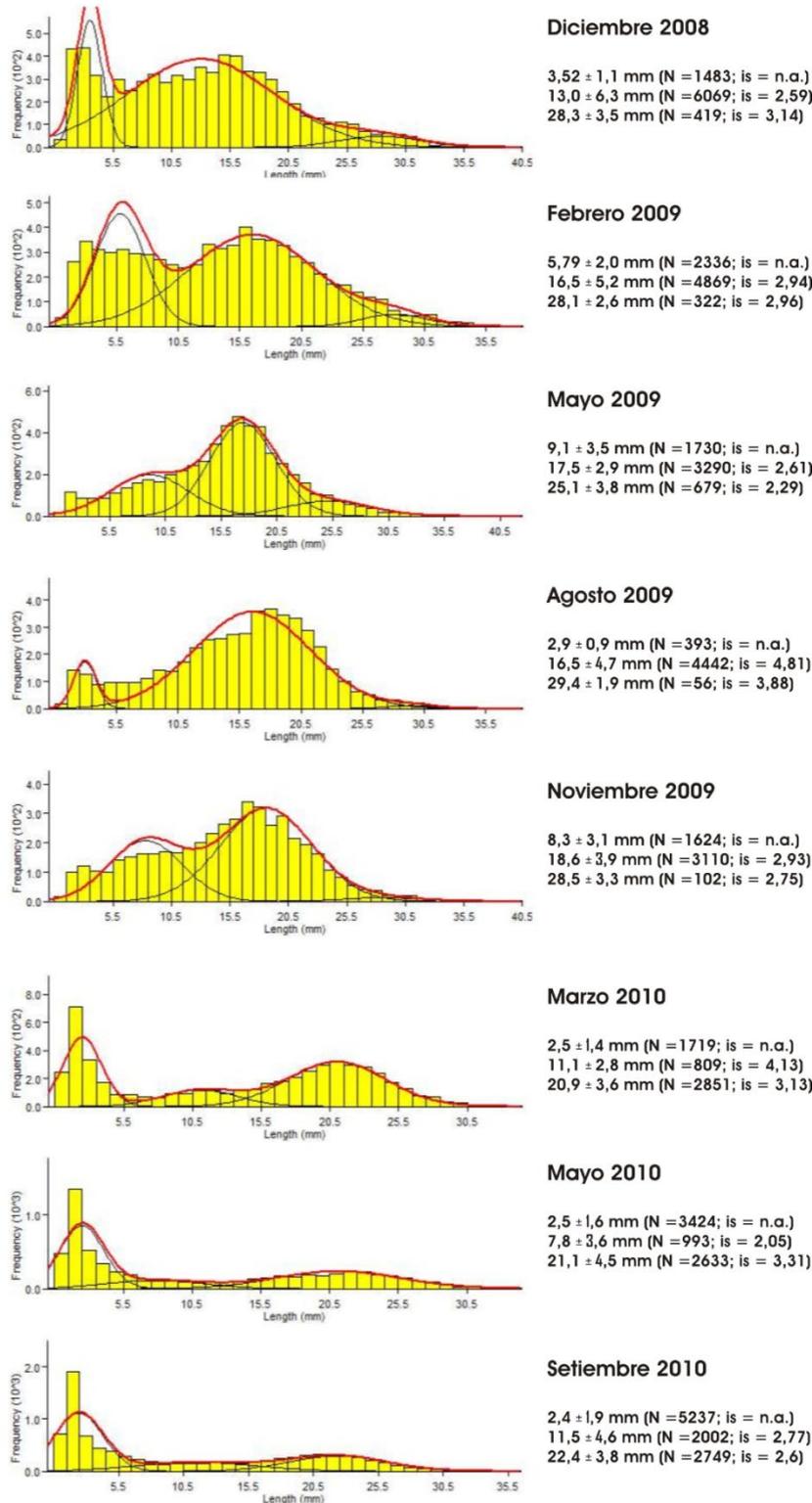


Figura 4.2. Histogramas de distribución de frecuencia de tallas de individuos vivos. A la derecha se incluyen los valores para cada clase modal del largo promedio (\pm desviación estándar), n° de individuos (N) e índice de separación de Bhattacharya (i.s.).

Brachidontes rodriguezii muertos

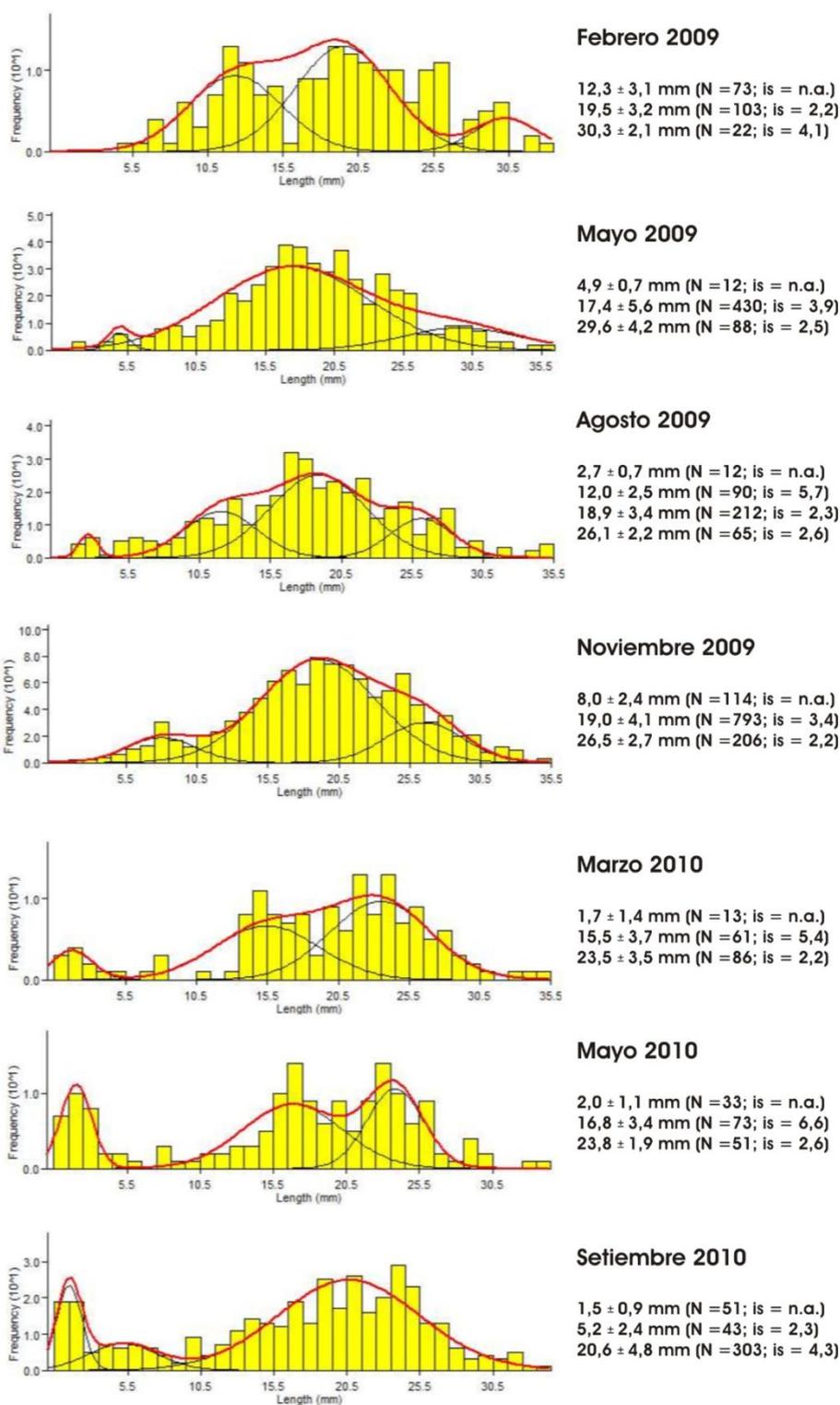


Figura 4.3. Histogramas de distribución de frecuencia de tallas de individuos muertos. A la derecha se incluyen los valores para cada clase modal del largo promedio (\pm desviación estándar), n° de individuos (N) e índice de separación de Bhattacharya (i.s.).

Tabla 4.1. Test Chi^2 utilizado para comparar la frecuencia de distribución de tallas de *Brachidontes rodriguezii* vivos entre fechas de muestreo. Grados de libertad = 11.

	Dic08	Feb09	May09	Ago09	Nov09	Mar10	May10	Set10
Dic08		ns	ns	ns	ns	*	*	**
Feb09			ns	ns	ns	*	**	**
May09				ns	ns	**	***	***
Ago09					ns	*	***	***
Nov09						*	***	***
Mar10							ns	ns
May10							ns	ns

ns = no significativo; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Tabla 4.2. Test Chi^2 comparando frecuencia de distribución de tallas de *Brachidontes rodriguezii* vivos entre las distintas áreas (A1; A2) y orientaciones (H - horizontal; V - vertical) por fecha de muestreo. Grados de libertad = 11.

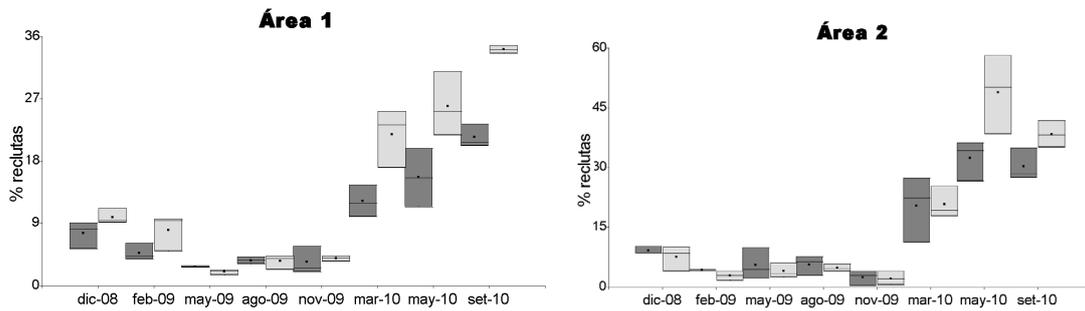
Fechas de muestreo	p asociado al test Chi^2
Diciembre 08	Ns
Febrero 09	A1V \neq A2H; A1V \neq A2V; A1H \neq A2V ***
Mayo, Agosto y Noviembre 09	ns
Marzo 10	A1H \neq A2V **
Mayo 10	A1H \neq A2V ***
Septiembre 10	A1H \neq A2V *

ns = no significativo; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

4.3.2. Reclutamiento

Debido a interacciones con el factor superficie, se realizó un ANOVA por separado para cada área y fecha de muestreo. En A1 se registró en todas las fechas de muestreo de 2010 un mayor porcentaje de reclutas en V respecto de H (marzo $F_{1,4}=11,93$, $p=0,026$; mayo $F_{1,4}=8,22$, $p=0,046$; septiembre, $F_{1,4}=152,21$, $p < 0,001$); mientras que sólo en mayo de 2009 el porcentaje de reclutas fue mayor en H ($F_{1,4}=9,67$, $p=0,036$) (Figura 4.4A). En A2 no se encontraron diferencias significativas entre orientaciones, aunque durante el período de mayor reclutamiento (2010) también se encontró un mayor porcentaje de reclutas en V, pero con una significancia cercana al límite estadístico $p < 0,05$ (mayo de 2010: $F_{1,4}=6,64$, $p=0,06$; setiembre de 2010: $F_{1,4}=7,01$, $p=0,06$), indicando para A2 una posible diferencia con A1 en cuanto al reclutamiento diferencial entre las superficies horizontal y vertical.

A



B

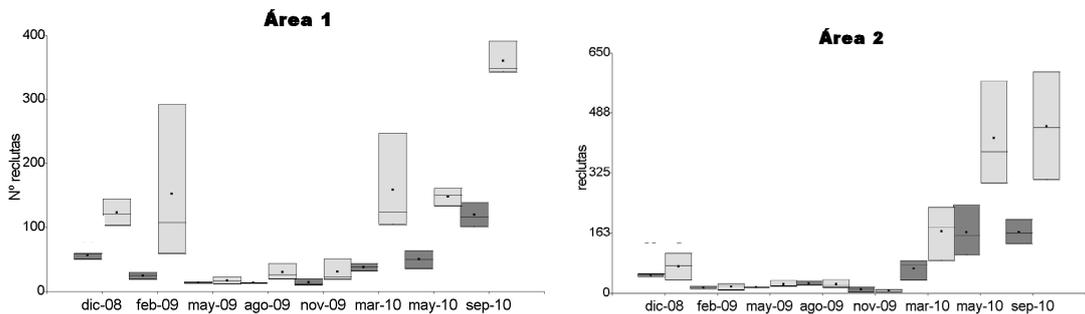


Figura 4.4. A) Porcentajes de reclutas y B) Abundancia (N^o) de reclutas en A1 y A2 en cada superficie (horizontal = gris oscuro; vertical = gris claro) y muestreo.

No se encontraron diferencias del porcentaje de reclutas entre áreas (Kruskall Wallis: $H=0,59$; $p=0,44$) pero sí entre fechas de muestreo (Kruskall Wallis: $H=78,32$; $p<0,001$), siendo los mayores porcentajes registrados en mayo y septiembre de 2010 y los menores en mayo y noviembre de 2009 (Figura 4.4A). Se observó una disminución del porcentaje de reclutas durante el período de acreción, desde mayo 2009 hasta noviembre de 2009, la cual no se debería a una mortalidad diferencial, ya que en dichos meses no se detectaron incrementos en los porcentajes de la clase reclutas en los histogramas de frecuencias de clases de tallas de individuos muertos (Figura 4.3).

Cuando analizamos la variable número de reclutas (Figura 4.4B), nuevamente se observó una tendencia a la homogeneización de características espaciales entre H y V para A2, el área que ha sido más afectada por el enterramiento por arenas y en donde las diferencias significativas entre superficies se limitaron al pico de reclutamiento de mayo-septiembre de 2010 (Tabla 4.3).

En cambio, el A1 presentó diferencias significativas del nº de reclutas entre H y V para casi todos los meses de muestreo (Figura 4.4B), a excepción de mayo y noviembre de 2009 durante la etapa de acreción, la cual podría haber generalizado la homogeneización de características espaciales entre las superficies horizontal y vertical para todo el mejillinar (Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Resultados del ANOVA realizado para comparar el número promedio de reclutas de *Brachidontes rodriguezii* en las distintas orientaciones (H= horizontal; V= Vertical) para cada área (1 y 2) y fecha de muestreo.

Fechas de muestreo	Área 1	Área 2
	F _{1,4} (valor de p)	F _{1,4} (valor de p)
Diciembre 08	47,21 (0,002); V>H	ns
Febrero 09	11,25 (0,028); V>H	ns
Mayo 09	ns	ns
Agosto 09	8,77 (0,041); V>H	ns
Noviembre 09	ns	ns
Marzo 10	23,98 (0,008); V>H	ns
Mayo 10	37,03 (0,004); V>H	9,58 (0,036)); V>H
Septiembre 10	121,60 (0,001); V>H	18,67(0,012)); V>H

4.3.3. Mortalidad

Durante todo el período de muestreo se registraron dos muestras con mortalidades masivas, en noviembre de 2009, en las cuales más del 80% de los mejillines estaban muertos (Figura 4.5). Este alto porcentaje de individuos muertos, estuvo asociado con el enterramiento del mejillinar. Al comparar el porcentaje de mejillines muertos por áreas no se encontraron diferencias significativas (Kruskal Wallis; H=0,06, p=0,80; N=48 por área) pero sí un porcentaje significativamente mayor de muertos en H que V (H=9,03, p=0,003; N=48 por superficie) y también en casi todos los muestreos de 2009, siendo la mortalidad significativamente mayor que en 2010 (H=29,64, p=0,0001; N=12 por fecha). El ANOVA dentro de cada muestreo y área no encontró diferencias entre H y V, a excepción de mayo de 2010 en A1, con un mayor porcentaje de muertos en H respecto de V (F_{1,4}=11,97, p=0,03), indicando que el contraste temporal entre 2009-2010 y el patrón espacial entre superficies serían los rasgos más destacados.

Sin embargo, se resalta que analizando este contraste temporal entre 2009-2010 en cada área por separado, se encontró que A1 no presentó diferencias significativas entre meses ($H=13,27$, $p=0,066$; $N=6$ por fecha), al contrario de A2 en donde se registró una diferencia significativa entre las fechas de muestreo ($H=19,52$, $p=0,007$; $N=6$) con porcentajes de mortalidad en 2009 superiores a los de 2010, sugiriendo que la población de mejillines en A2 podría ser haber estado más expuesta que en A1 al enterramiento registrado durante 2009.

Los resultados de las comparaciones utilizando la variable número de mejillines muertos por muestra fue similar al de los porcentajes de muertos en cuanto al patrón temporal, porque la mayoría de las muestras de 2010 (marzo y mayo) presentaron un número significativamente menor de muertos que los demás meses (Kruskal Wallis: $H=28,77$; $p=0,0002$; $N=12$), indicando la influencia del enterramiento por arenas en las muestras de 2009 sobre la mortalidad, con respecto al período siguiente (2010); también similar al resultado del porcentaje de muertos, para el n° de muertos no se encontró diferencia entre áreas ($H=0,82$; $p=0,365$; $N= 48$ por área) y, al contrario del resultado con el porcentaje de muertos, el número de muertos no presentó diferencias entre superficies ($H=0,34$; $p=0,56$; $N 48$ por superficie).

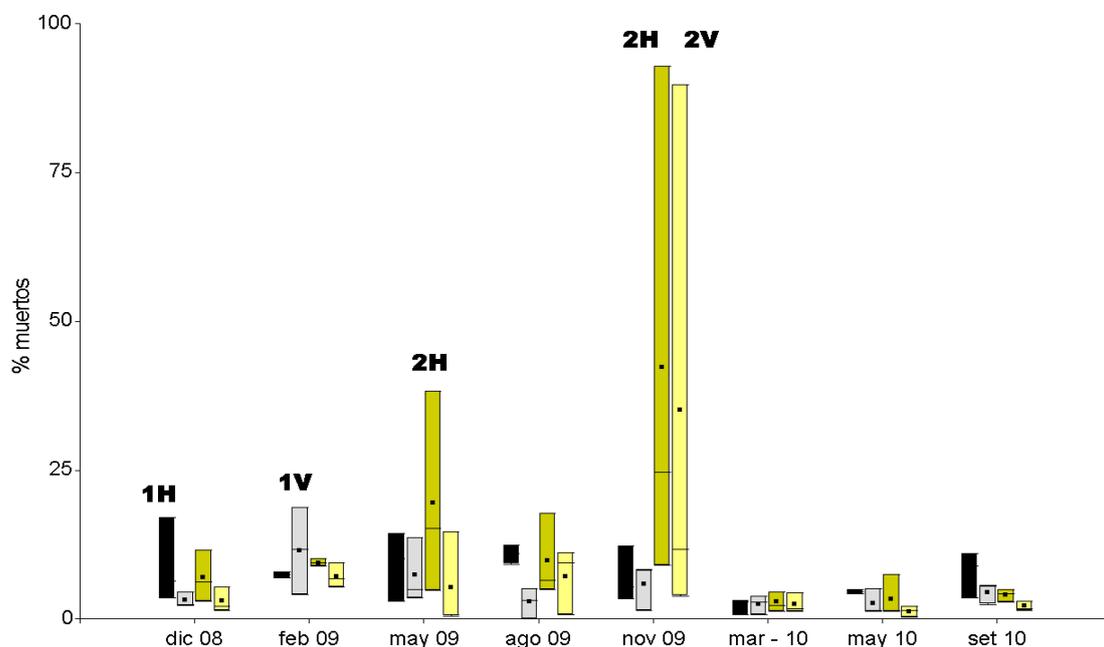


Figura 4.5. Porcentaje de ejemplares muertos para superficies horizontal (H) y vertical (V) y áreas: A1 (H en negro y V en gris claro); A2 (amarillo claro V y oscuro H).

4.3.4. Densidad

Debido a interacciones entre áreas y orientaciones y fechas de muestreo, se realizó un ANOVA para cada muestreo realizado. Las densidades medias fueron significativamente superiores en V respecto de H en cinco de los ocho meses de muestreo (diciembre de 2008 $F_{1,8}=6,39$, $p=0,035$; mayo de 2009 $F_{1,8}=5,41$, $p=0,048$; marzo de 2010 $F_{1,8}=32,97$, $p < 0,001$; mayo de 2010 $F_{1,8}=18,14$, $p=0,003$; setiembre de 2010 $F_{1,8}=37,24$, $p < 0,001$). Entre las áreas de estudio el ANOVA encontró diferencia de densidad en un solo mes de muestreo (mayo de 2010 $F_{1,8}=6,97$, $p=0,029$), cuando el A2 presentó una densidad mayor que A1. Los resultados altamente significativos del ANOVA para los meses de 2010 sugieren la influencia del aumento de densidad de los reclutas, los cuales se asociaron significativamente con la superficie vertical, mientras que para las fechas anteriores no se detectaron diferencias de reclutas entre H y V o si las hubo la probabilidad fue cercana al límite estadístico $p < 0,05$. La Prueba de Kruskal Wallis encontró diferencia entre las fechas de muestreo ($H=17,57$, $p=0,014$), particularmente de setiembre de 2010 con marzo de 2010 y los meses de 2009; estas diferencias podrían deberse al mayor número de reclutas en setiembre de 2010.

Excluidas las 2 muestras con mortalidad masiva, el rango de densidades varió desde un mínimo de 1.150 individuos/m² en la superficie horizontal del área 2 para el período de acreción de arenas (mayo de 2009), hasta un máximo de 105.500 individuos/m² en la superficie vertical del área 1 durante la época erosiva (febrero de 2009). Las mayores densidades se encontraron en las superficies verticales de febrero de 2009 y setiembre de 2010. Los valores de febrero de 2009 no estuvieron asociados con altos porcentajes de reclutas (entre 5 y 9%) mientras que los de setiembre de 2010 se debieron al mayor pico de reclutamiento, con un máximo de casi el 60% de reclutas entre los individuos. Los resultados de densidad y reclutamiento estarían indicando que la abundancia fue mayor al comienzo del estudio y disminuyó a partir de mayo de 2009, posiblemente debido a una mortalidad superior al reclutamiento, volviendo a aumentar durante los picos de reclutamiento de 2010, los cuales superaron ampliamente a la mortalidad. La variabilidad en febrero de 2009 se debió a la presencia de muestras de la superficie vertical con las más altas densidades registradas en todo el estudio (Figura 4.6).

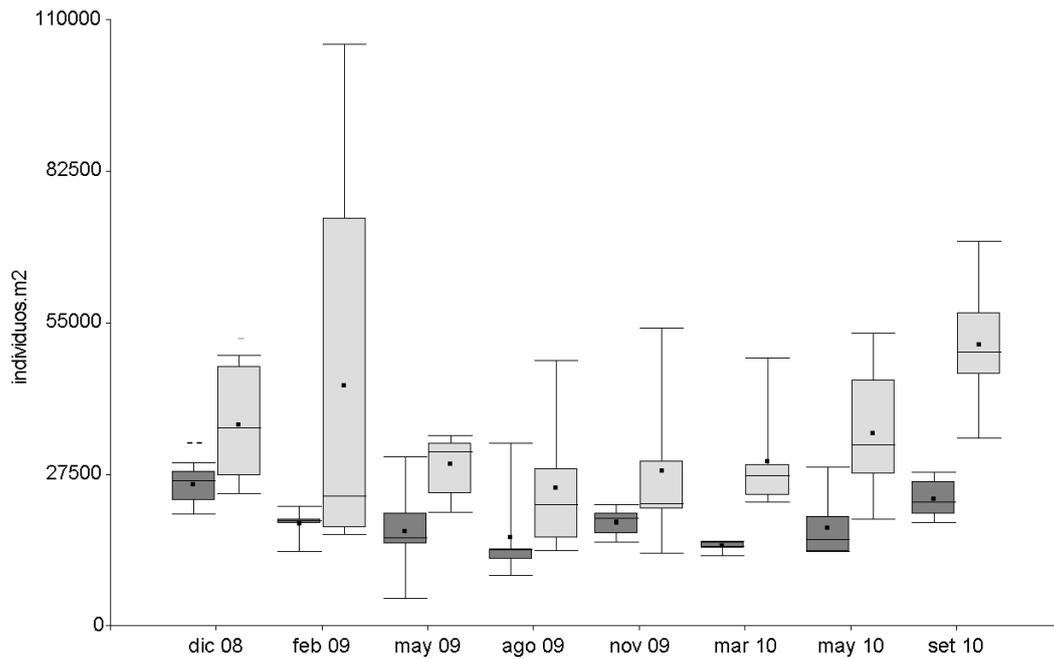


Figura 4.6. Densidad de *Brachidontes rodriguezii* (individuos/m²) en las superficies horizontal (gris oscuro) y vertical (gris claro) de la plataforma de abrasión para cada fecha de muestreo. Se han excluido las 2 muestras con mortalidad masiva en noviembre de 2009.

4.3.5. Biomasa y Producción

La biomasa media fue significativamente mayor en V que en H (Kruskal Wallis: $H=28,62$; $p<0,0001$, $N=47$). No se encontraron diferencias significativas al comparar esta variable entre las fechas de muestreo (Kruskal Wallis: $H=9,15$; $p=0,24$, $N=12$) y áreas (Kruskal Wallis: $H=0,53$; $p>0,46$, $N=46$). Los valores extremos de biomasa fueron registrados durante febrero de 2009, desde un mínimo de 3,5 y 3,6 en la superficie horizontal del área 1 y la superficie vertical del área 1, respectivamente, hasta 15,3 kg.m⁻² en 1V. En general la superficie vertical presentó valores de biomasa más variables que la horizontal (Figura 4.7A), en concordancia con el patrón de densidad antes descrito. La producción fue significativamente mayor en V que en H (Kruskal Wallis: $H=32,81$; $p<0,0001$; $N=47$), y no se encontraron diferencias significativas para esta variable entre las fechas de muestreo (Kruskal Wallis: $H=12,63$; $p=0,082$, $N=12$) y áreas (Kruskal Wallis: $H=0,52$; $p=0,47$, $N=46$). También se observó mejor el patrón de mayor variabilidad de producción en V respecto de H (Figura 4.7B).

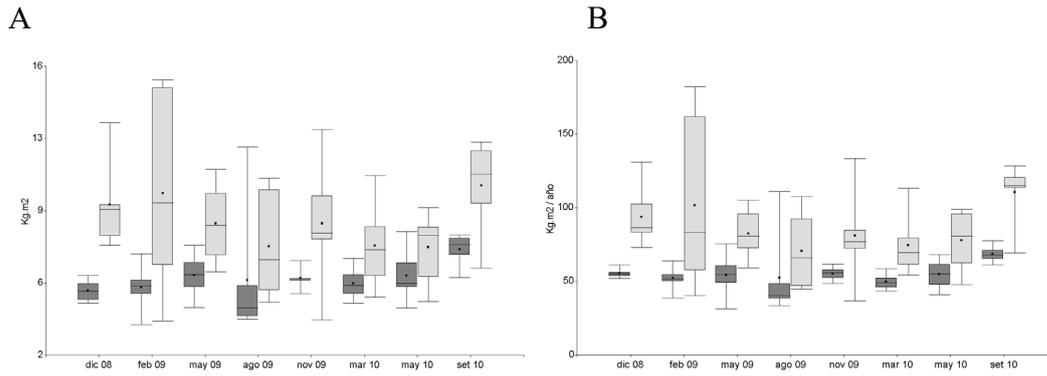


Figura 4.7.A) Biomasa (kg.m^{-2}) y **B)** Producción ($\text{kg.m}^{-2}.\text{año}$) de *Brachidontes rodriguezii*, discriminado por superficies horizontal (gris oscuro) y vertical (gris claro), por fechas de muestreo. Se han excluido dos muestras de noviembre de 2009 con mortalidad masiva.

4.3.6. Estratificación, relaciones entre biomasa-densidad y capacidad de carga

4.3.6.1. Estratificación

Para poder estudiar la estratificación de la población de *Brachidontes rodriguezii*, el primer paso ha sido estimar la relación alométrica entre talla (Largo) y área individual (Área) mediante una regresión (Figura 4.8). La regresión entre ambas variables fue significativa ($F_{1,70}=2334$; $p<0,0001$).

Esta ecuación (Figura 4.8) se utilizó, como un segundo paso, dentro de la distribución de frecuencia de tallas (Largo) de cada muestra para obtener el área ocupada por cada individuo (Área), la suma de todas las áreas individuales para cada muestra y el n° de estratos (L, Ecuación 3; ver metodología).

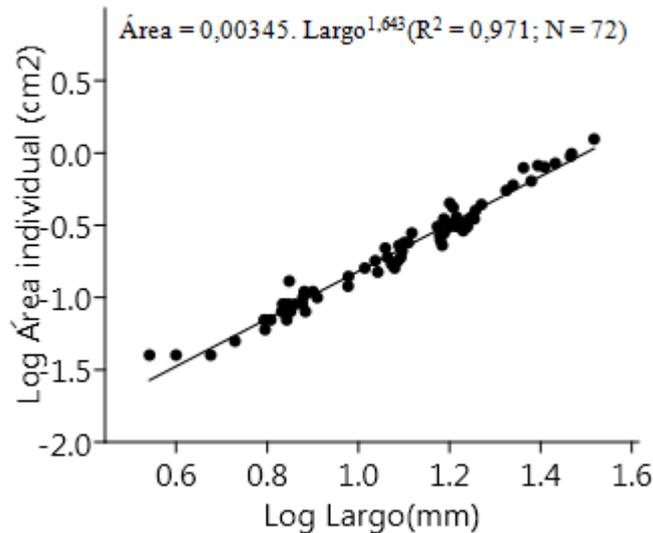


Figura 4.8. Recta de regresión entre largo total de la valva y área individual de *Brachidontes rodriguezii*.

El número de estratos estimados varió, desde un mínimo de 0,23 (2H en mayo 2009) hasta un máximo de 2,17 (1V en febrero de 2009), con valores menores que el monoestrato para el horizontal (Figura 4.9). El número promedio de estratos fue significativamente mayor en V que H (ANOVA, $F_{1,64}=15,10$; $p=0,0002$), mientras que no se detectaron diferencias entre las diversas fechas de muestreo (Kruskal Wallis, $H = 8,57$, $p = 0,284$) y áreas ($H = 1,72$, $p = 0,189$). Los resultados del ANOVA para cada mes de muestreo indican que el número promedio de estratos en 2009 fue mayor en V que H solamente en mayo ($F_{1,10}=6,52$; $p=0,029$), en cuanto que en 2010 durante marzo ($F_{1,10}=18,08$; $p=0,0002$), mayo ($F_{1,10}=9,58$; $p=0,011$) y septiembre ($F_{1,10}=17,21$; $p=0,002$). Independientemente del número de estratos presentes, la relación entre el tamaño corporal, calculado como superficie media del cuerpo de *B. rodriguezii*, y la densidad fue negativa (Figura 4.10). Al comparar las rectas de regresión entre estas variables, no se encontró diferencia significativa entre las pendientes de dos niveles de estratificación (ANCOVA $F_{1,81}=3,37$; $p=0,069$), indicando que las rectas son paralelas y no coincidentes.

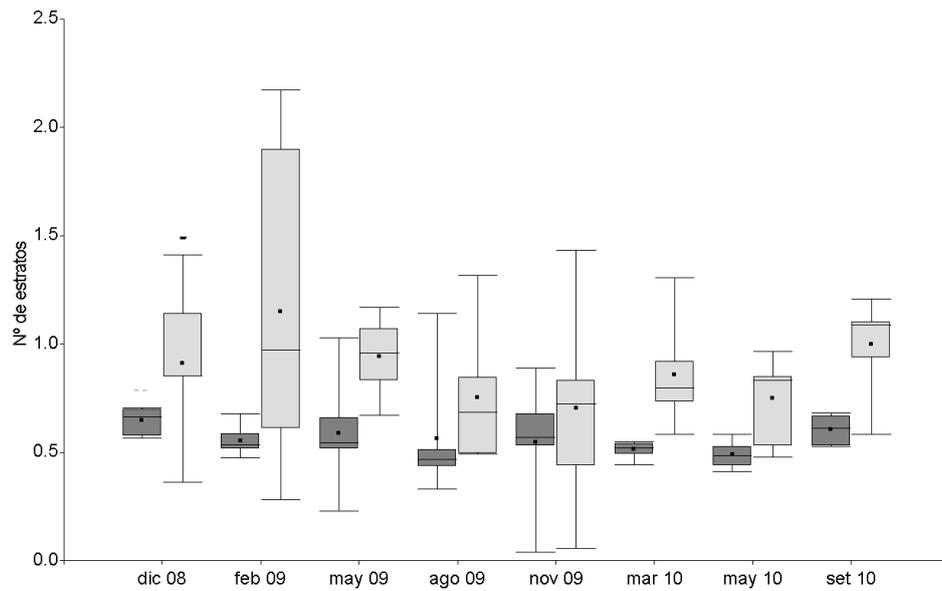


Figura 4.9. Número promedio de estratos de *Brachidontes rodriguezii* en las superficies horizontal (gris oscuro) y vertical (gris claro) para las fechas de muestreo.

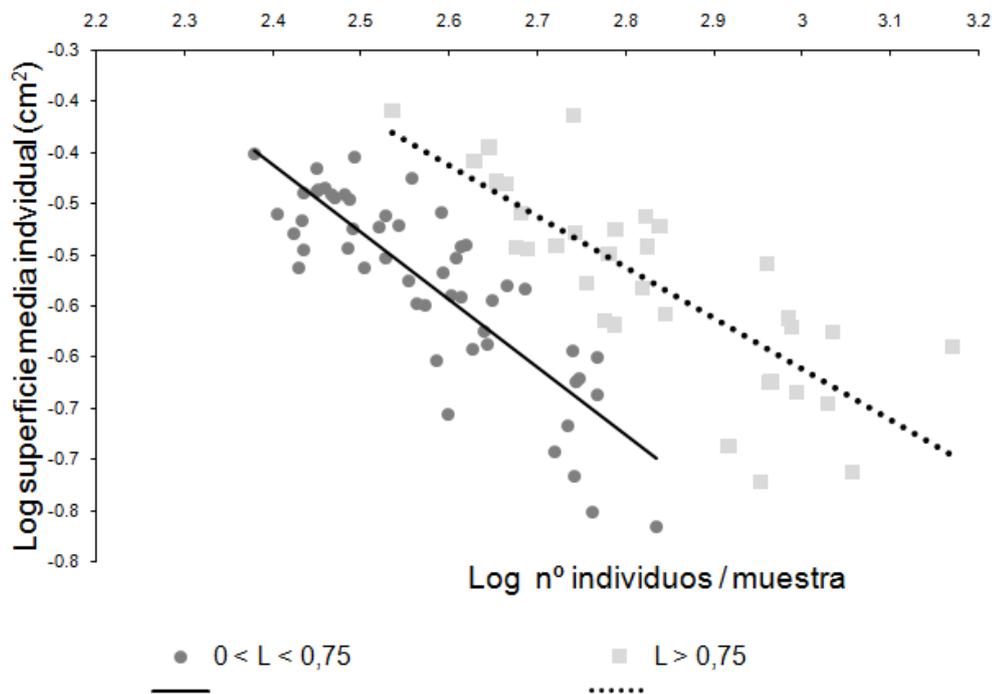


Figura 4.10. Comparación de pendientes entre niveles de estratificación (L), para las regresiones linealizadas (Log-Log) entre la superficie media individual de *Brachidontes rodriguezii* y el nº de individuos de cada muestra.

4.3.6.2. Relaciones entre biomasa-densidad

Dado que se ha verificado que se cumple el supuesto de ausencia de efectos de la estratificación sobre la relación entre el tamaño del cuerpo y la densidad (Fig. 4.10), se presenta a continuación el análisis del auto-raleo utilizando el número de estratos (3D) para calcular la densidad efectiva (N_e). Se utilizan signos diferentes para las pendientes de los modelos 2D (γ) y 3D (γ). Se obtuvieron ajustes muy significativos para ambos modelos (2D y 3D) utilizando regresiones lineales RMA y OLS, con valores de pendientes significativamente mayores bajo el supuesto del monoestrato (2D) que con el modelo 3D, tanto para la superficie horizontal como para vertical (Tablas 4.4 y 4.5).

Tabla 4.4. Pendientes obtenidas por los ajustes RMA de los modelos linealizados log-log 2D y 3D. Se incluyen los valores extremos de pendientes (Intervalo de Confianza = 2,5-97,5%) y el test de χ^2 para diferencia de pendientes entre H y V.

Superficie	Modelo 2D		Modelo 3D	
	γ (2,5%; 97,5%)	R^2	γ (2,5%; 97,5%)	R^2
Horizontal	-0,90 (-1,06; -0,68)	0,58***	-1,61 (-2,01; -1,17)	0,57***
Vertical	-0,65 (-0,77; -0,49)	0,46***	-1,00 (-1,17; -0,80)	0,58***
χ^2	5,09 (p = 0,024)		11,87 (p = 0,0006)	

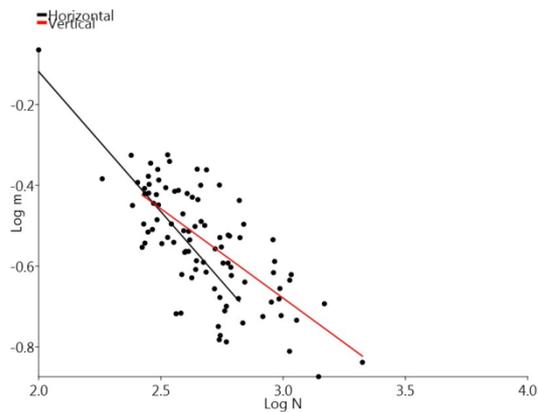
*** = $p < 0,001$; ** = $p < 0,01$

Tabla 4.5. Pendientes obtenidas por los ajustes OLS de los modelos linealizados log-log 2D y 3D. Se incluyen los valores extremos de pendientes (Intervalo de Confianza = 2,5-97,5%) y el ANCOVA para diferencia de pendientes entre H y V.

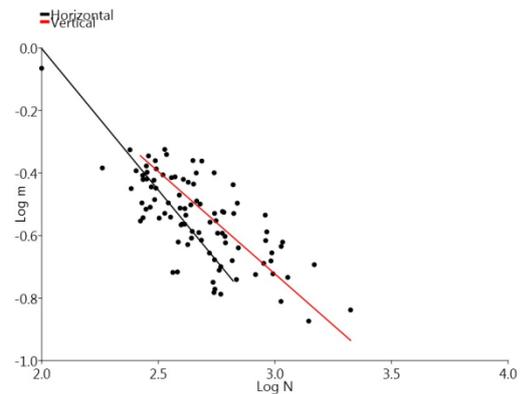
	2D		3D	
	γ (2,5%; 97,5%)	R^2	γ (2,5%; 97,5%)	R^2
Horizontal	-0,69(-0,87; -0,52)	0,58**	-1,24 (-1,55; -0,92)	0,58**
Vertical	-0,44 (-0,59; -0,29)	0,46**	-0,77(-0,96; -0,58)	0,59**
ANCOVA	F = 4,79 (p = 0,031)		F = 6,58 (p = 0,012)	

A pesar de la influencia de la estratificación en la estimación de las pendientes, ambos ajustes OLS y RMA de los modelos 2D y 3D presentaron valores similares de R^2 para la superficie horizontal, sugiriendo ausencia de diferencia de ajuste entre 2D y 3D. En cambio, para la vertical el R^2 del modelo 3D fue superior al 2D, indicando un mejor ajuste para el modelo que incluye el efecto de la estratificación. La sobreestimación de pendientes también puede ser observada en las rectas de los ajustes OLS y RMA entre los modelos 2D y 3D, tanto para H como para V (Figura 4.11).

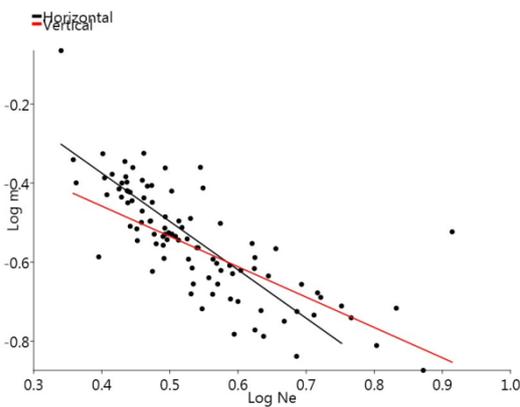
2D OLS



2D RMA



3D OLS



3D RMA

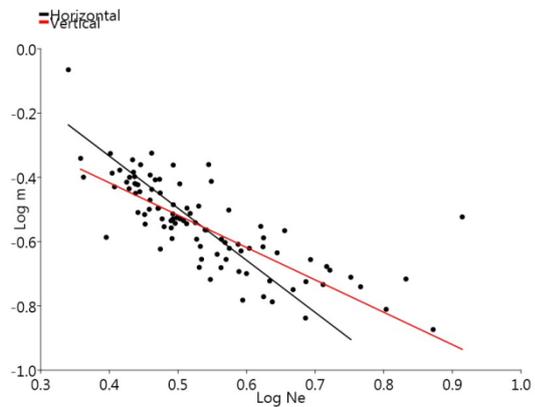


Figura 4.11. Diagramas de las relaciones entre m - N (2D) y m - N_e (3D) para las superficies horizontal (línea negra) y vertical (línea roja), ajustadas por las regresiones lineales con mínimos cuadrados ordinarios (OLS) y eje mayor reducido (RMA).

La ausencia de estratificación en la superficie horizontal debería permitir analizar adecuadamente la relación biomasa-densidad utilizando el modelo 2D. A su vez, un grado mayor de estratificación en la vertical podría explicar un mejor ajuste con el modelo 3D para esta superficie, con la limitación de los bajos valores del R^2 . El ajuste RMA para el modelo 2D encontró una pendiente $\gamma \approx -0,9$ para H y para el V un valor de pendiente $\gamma \approx -0,6$ (Tabla 4.4), indicando una tendencia de denso-dependencia de la biomasa en la superficie horizontal y de denso-independencia en la vertical.

4.3.6.3. Capacidad de carga

Se utilizó el modelo 3D para poder comparar con resultados de otros estudios, debido a la ausencia de resultados en la literatura para estimaciones de la frontera de producción o de capacidad de carga para mitílidos con el modelo 2D. No se encontró diferencia significativa entre los ajustes SFF y OLS para la superficie vertical (LRTest, Tabla 4.6), lo que implicó la ocupación completa del espacio en V. Por otro lado, los ajustes SFF y OLS fueron significativamente diferentes para la superficie horizontal, indicando que no se habría alcanzado la capacidad de carga en H, o que la ocupación del espacio estaría incompleta. Los valores de las pendientes calculadas por el ajuste SFF estuvieron de acuerdo con los ajustes OLS y RMA, indicando una tendencia de denso-dependencia de la biomasa en la superficie horizontal y de denso-independencia en la vertical.

Tabla 4.6. Pendientes obtenidas por los ajustes OLS y SFF del modelo linealizado 3D.

Ajuste	OLS			SFF		LRTest
	γ	ES	R ²	γ	ES	Chi ² ; Df=2
Horizontal	-1,24	0,15	0,58***	-1,12	0,14	11,16 **
Vertical	-0,77	0,09	0,59***	-0,75	0,10	0,41 ^{ns}

Una progresiva ocupación del espacio en H ha sido indicada para la distribución normal truncada ($\eta = 0,53 \pm 0,14$; $z = 3,70$; $P = 0,0002$), con un efecto significativo del tiempo con signo positivo sobre la ocupación del espacio (Tabla 4.7). Se observó una tendencia de ocupación mayor del espacio a partir de la tercera y cuarta fechas de muestreo, en coincidencia con el inicio del periodo de acreción de arenas (mayo y agosto de 2009, Tabla 4.7), en donde se observaron reducciones del área disponible de sustrato duro debido al enterramiento de rocas por arenas. En el mismo sentido, la ocupación del espacio podría haber sido menor al inicio del estudio debido a una mayor disponibilidad de espacio en el sustrato duro durante la etapa erosiva (diciembre de 2008 y febrero de 2009). El modelo SFF con efecto del tiempo sólo permite estimar variaciones temporales de ocupación del espacio a través de una tasa constante de cambio, que puede tener un signo positivo o negativo (Henningsen, 2004), por lo cual se observa una evolución constante de los valores en la Tabla 4.7.

Tabla 4.7. Evolución temporal de la ocupación del espacio en H indicada por el ajuste SFF con efecto tiempo en la relación m-Ne (3D), para la distribución normal truncada (Nt). Espacio totalmente ocupado = 1 (capacidad de carga completa).

Fechas	12 - 08	02 - 09	05 - 09	08 - 09	11 - 09	03 - 10	05 - 10	09 - 10
Nt	0,7761	0,8408	0,8886	0,9230	0,9436	0,9639	0,9755	0,9834

El signo positivo de ocupación del espacio se debió a que el modelo estimó valores mayores de ineficiencia al comienzo del estudio (mayor capacidad de carga, menor ocupación del espacio) que al final del estudio (menor capacidad de carga). El efecto del tiempo sobre la ocupación del espacio no ha sido significativo en V para las distribuciones media normal y truncada normal, consistente con la ausencia de diferencia de valores de máxima verosimilitud entre OLS y SFF, indicando que el vertical presentó ocupación total del espacio durante todo el estudio.

4.3.7. Efectos del enterramiento sobre la población de *Brachidontes rodriguezii*

4.3.7.1. Estructura poblacional en la matriz y por debajo de la matriz

El 96,4% de la población de *B. rodriguezii* se encontró en la matriz y solamente el 3,6% en los sedimentos retenidos por debajo de la matriz (Tabla 4.8).

Tabla 4.8. Contraste ANOVA y prueba de Kruskal Wallis (KW) para variables poblacionales de *Brachidontes rodriguezii* entre la matriz del mejillinar (matriz) y los sedimentos acumulados debajo de la matriz (sedimentos). Valores promediados por muestra (\pm desviación estándar).

	Matriz	Sedimentos	F (ANOVA) y H (KW)
% muertos	5,8 \pm 5,8 %	17,5 \pm 23,9 %	F _{1,86} = 9,9 (p=0,002)
% reclutas	12,1 \pm 12,8 %	13,2 \pm 17,4 %	H=0,03 (p=0,86; N=106)
Nº de muertos	34,3 \pm 56,6	3,8 \pm 7,1	F _{1,88} = 13,3 (p=0,0004)
Nº de reclutas	61,0 \pm 94,6	2,4 \pm 5,3	F _{1,67} = 352,2 (p<0,0001)
Densidad (Nº)	449,4 \pm 221,3	16,7 \pm 28,6	H=77,9 (p<0,0001; N=106)
Biomasa (g)	124,9 \pm 49,8	5,9 \pm 8,4	F _{1,80} = 776 (p<0,0001)
Nº de estratos	0,65 \pm 0,3	0,02 \pm 0,04	F _{1,82} =880 (p<0,0001)
Peso < 500 μ m	182,2 \pm 122,6	169,8 \pm 222,4	F _{1,86} = 0,8 (p=0,37)
Peso > 500 μ m	123,1 \pm 92,2	59,4 \pm 93,2	F _{1,85} = 100,8 (p<0,0001)

El porcentaje de muertos fue significativamente mayor en los sedimentos que en la matriz, mientras que no hubo diferencias para porcentaje de reclutas entre la matriz y los sedimentos.

Para que los histogramas de las estructuras de tallas pudieran ser visibles para los sedimentos, se calculó la proporción (%) de cada clase de tamaño por separado para la matriz y para los sedimentos por debajo de la matriz, caso contrario las barras quedarían extremadamente pequeñas debido al reducido número de individuos en los sedimentos. En general, se observaron estructuras de tallas de individuos vivos similares en la matriz y debajo de la matriz, aunque en los sedimentos se encontró una ausencia de individuos vivos mayores a 33 mm, los cuales sólo se observaron eventualmente muertos en los sedimentos (Figura 4.12). La única diferencia significativa entre histogramas de individuos vivos se encontró en agosto de 2009, en donde se observó una mayor proporción de tallas menores e intermedias en los sedimentos (Figura 4.12), ($Chi^2=21,25$; $p = 0,047$; $gl=12$). Una mayor proporción de tallas más grandes para los individuos muertos en los sedimentos pareció ser una tendencia para todos los muestreos, a excepción de marzo 2010 (Figura 4.12), cuando la mortalidad en los sedimentos fue homogénea para todas las tallas presentes, provocando una diferencia significativa con histogramas de otras fechas ($Chi^2=32,84$; $p < 0,001$; $gl=11$).

En algunas fechas se encontraron mayores porcentajes de mortalidad, los cuales siempre fueron superiores en los sedimentos debajo de la matriz, sugiriendo nuevamente una asociación entre mortalidad y sedimentos (valores en la leyenda de los histogramas, Figura 4.12). Se observó una tendencia de una relativa equidad en la proporción de juveniles (clases < 6 mm) en los sedimentos y la matriz, con una proporción levemente superior en los sedimentos en casi todas las fechas, a excepción de marzo de 2010.

En relación a los sedimentos, los más gruesos ($> 500 \mu\text{m}$) quedaron retenidos en mayor proporción en la matriz; los granos gruesos fueron observados con muchos puntos de fijación de bisos de *Brachidontes rodriguezii* y agrupados por la red de filamentos bisales (Figura 4.13). No se encontraron diferencias entre la cantidad de arenas (peso $< 500 \mu\text{m}$) dentro y debajo de la matriz (Tabla 4.8).

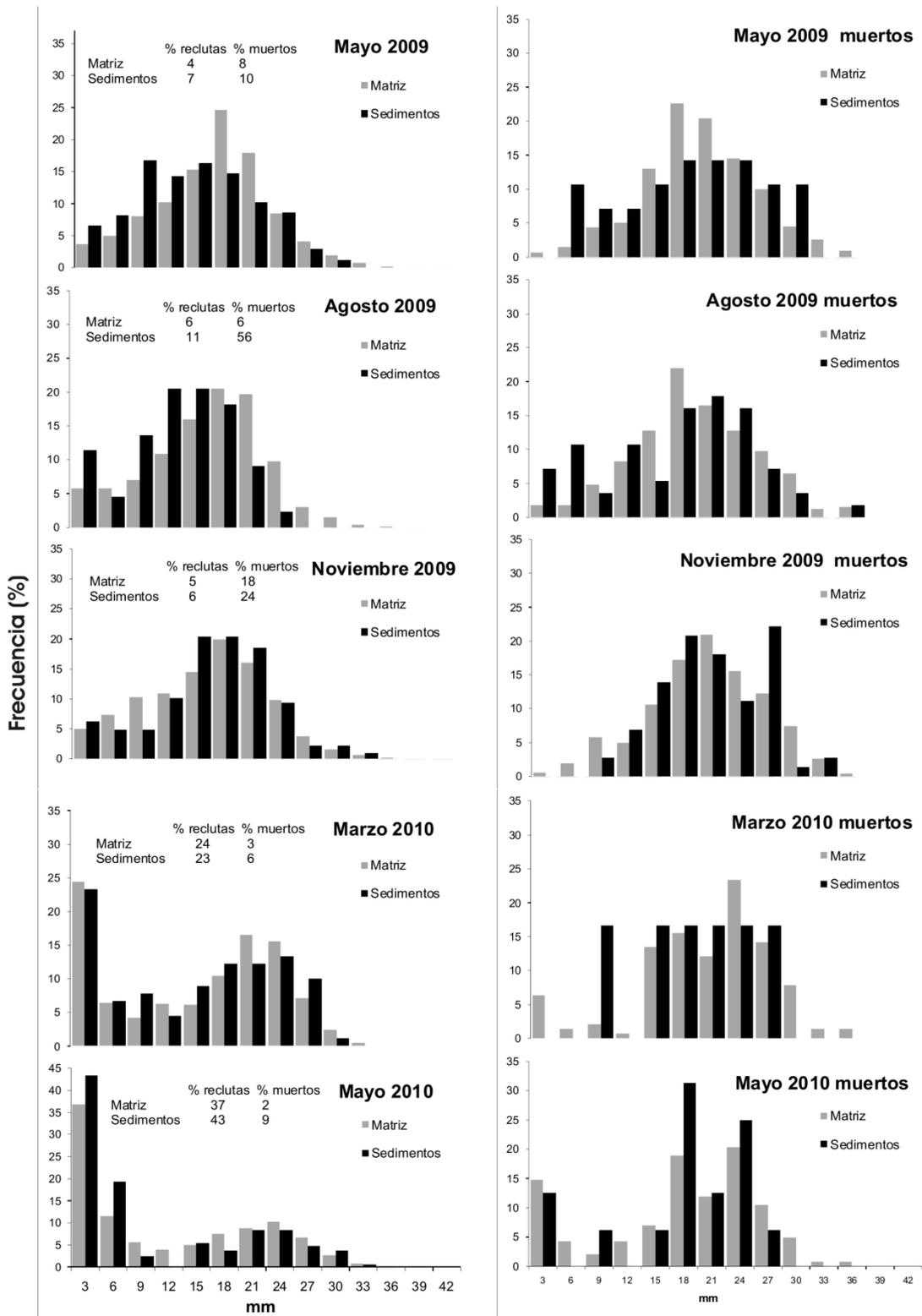


Figura 4.12. Histogramas de distribución de frecuencia de tallas de *Brachidontes rodriguezii* vivos (izquierda) y muertos (derecha), en la matriz y en los sedimentos por debajo de la matriz

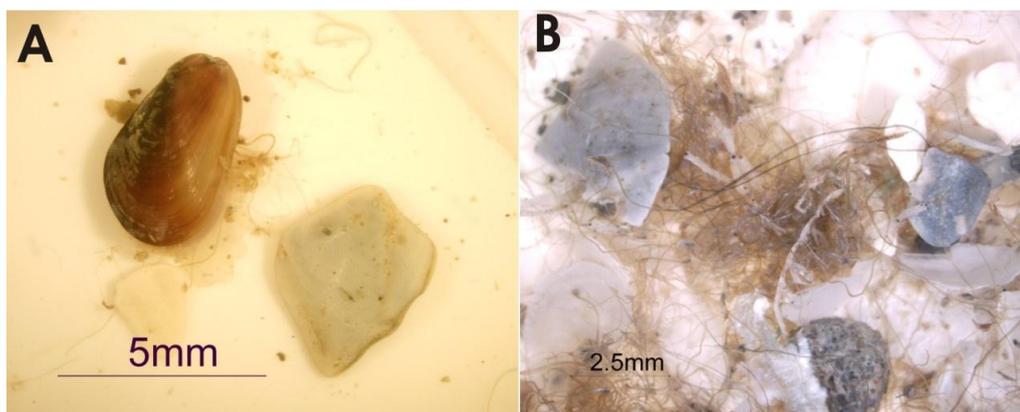


Figura 4.13. (A) bioclastos (conchillas) con puntos de fijación de bisos de un ejemplar juvenil (≈ 4 mm de largo) de *Brachidontes rodriguezii*. (B) red de filamentos bisales adheridos a sedimentos de fracción gruesa encontrados en el intermareal de Pehuén Co.

La distribución de frecuencia de granos de sedimentos dentro de la matriz ha sido similar entre V y H, en donde sólo se observó una diferencia significativa en mayo de 2009 ($Chi^2=20,33$; $p = 0,005$; $gl=7$), posiblemente debido al aporte de arenas de la playa en esta fecha, asociada con la acreción de sedimentos sobre el mejillinar.

A su vez, los sedimentos debajo del mejillinar presentaron histogramas de frecuencia de granos significativamente diferentes entre H y V en mayo de 2009 ($Chi^2=30,5$; $p < 0,0001$; $gl=7$), marzo ($Chi^2=20,5$; $p < 0,002$; $gl=6$) y mayo ($Chi^2=16,01$; $p < 0,02$; $gl=7$) de 2010, debido en general a un aumento de la frecuencia de granos finos, sugiriendo una acumulación progresiva de arenas debajo de la matriz.

Por otro lado, se encontró un patrón espacial diferente entre H y V para los histogramas de distribución de frecuencia de granos entre la matriz y debajo de la matriz a lo largo de las fechas de muestreo (Figura 4.14). La superficie vertical presentó una matriz con mayor presencia de granos gruesos que los sedimentos por debajo de la matriz, indicado por diferencias muy significativas ($p < 0,01$) en la frecuencia de tamaño de granos durante todas las fechas de muestreo (Chi^2 , Tabla 4.9). En cambio, en la superficie horizontal solamente en una fecha de muestreo (mayo 2010) se encontró una diferencia muy significativa ($p < 0,01$) de frecuencias de tamaños de granos entre la matriz y debajo de la matriz; en los demás fechas se encontraron apenas diferencias significativas ($p < 0,05$) en dos fechas de muestreo y ausencia de diferencia en otras dos fechas ($p > 0,05$; Tabla 4.9).

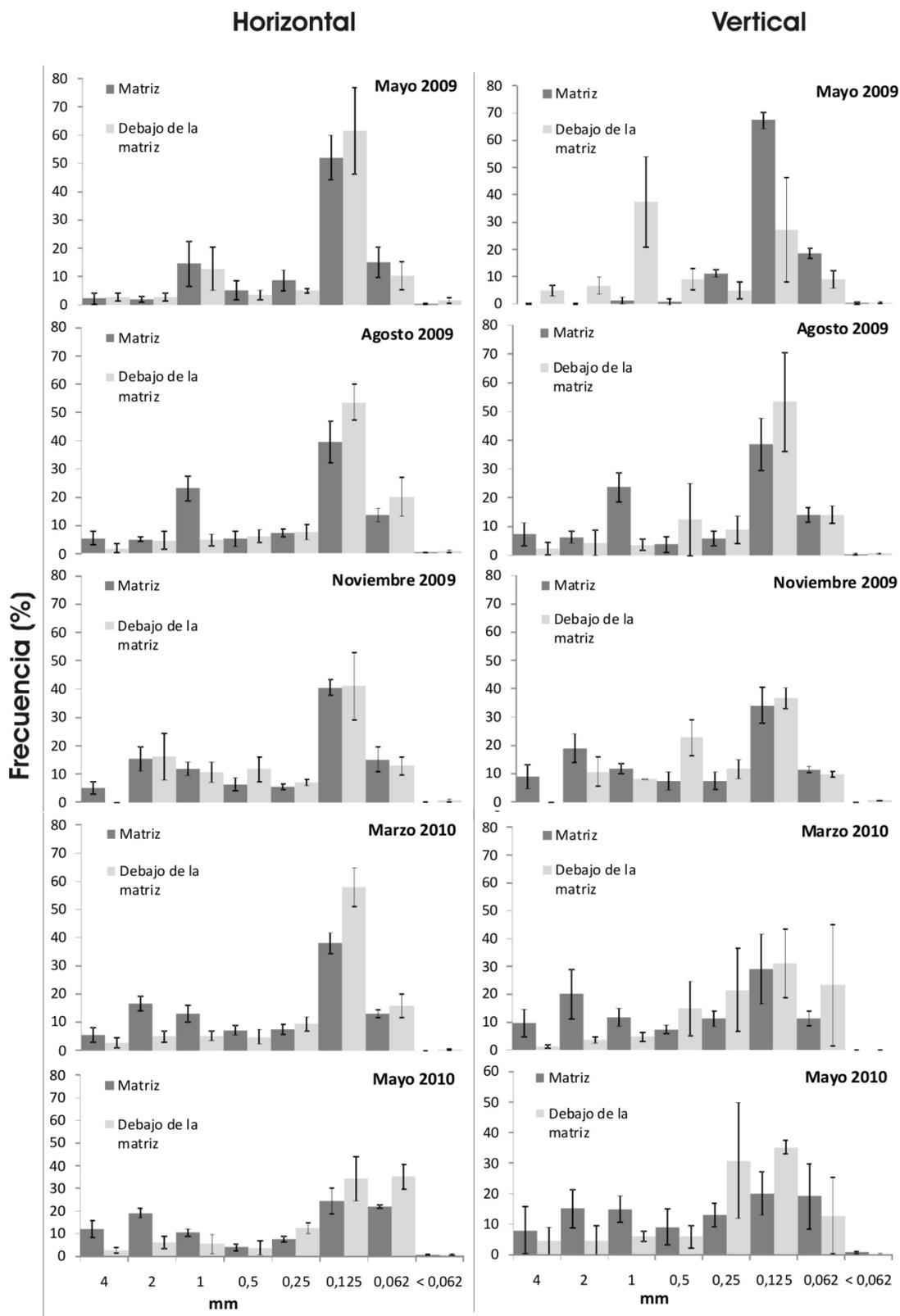


Figura 4.14. Histogramas de distribución de frecuencia de granos de sedimentos en la matriz y debajo de la matriz de *Brachidontes rodriguezii*, en las superficies horizontal y vertical.

En general, el H presentó una presencia más constante de granos finos dentro de la matriz y de granos gruesos debajo de la matriz, por lo cual las diferencias de frecuencias entre ambos han sido menores (Chi^2 ; Tabla 4.9) que en V (Figura 4.14).

Tabla 4.9. Test Chi^2 para la distribución de frecuencia de granos de sedimentos en la matriz y debajo de la matriz del mejillinar, en las superficies horizontal y vertical para cada fecha de muestreo (ns: $p > 0.05$; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$).

Chi^2	Horizontal Matriz – Sedimentos	Vertical Matriz – Sedimentos
May-09	4,15 (p = 0,76) (gl=7) ^{ns}	74,15 (p < 0,0001) (gl=7) **
Ago-09	17,24 (p = 0,016) (gl=7) *	25,23 (p = 0,00069) (gl=7) **
Nov-09	7,70 (p = 0,36) (gl=7) ^{ns}	21,39 (p = 0,003) (gl=7) **
Mar-10	16,05 (p = 0,013) (gl=7) *	31,14 (p < 0,0001) (gl=6) **
May-10	19,92 (p = 0,006) (gl=7) **	24,21 (p = 0,001) (gl=7) **

4.3.7.2 Estudios sobre el enterramiento por arenas de *Brachidontes rodriguezii*

4.3.7.2. a) Muestreo de campo

El principal efecto del enterramiento de las rocas por arenas, debido a procesos de acreción de sedimentos sobre la playa, ha sido la mortalidad masiva de *Brachidontes rodriguezii*, como lo indica la densidad de número, peso y porcentaje de muertos significativamente superior en el mejillinar enterrado con respecto al desenterrado (Tabla 4.10; Figura 4.15D).

Tabla 4.10. Contraste ANOVA para variables poblacionales y de sedimentos entre el mejillinar desenterrado y enterrado por arenas de la playa. Valores promediados por muestra (\pm DS).

	Desenterrado	Enterrado	F (ANOVA)
% muertos	4,3 \pm 3,4 %	89,1 \pm 16,6 %	$F_{1,16} = 302$ (p<0,0001)
% reclutas	12,9 \pm 12,5 %	5,4 \pm 6,7 %	$F_{1,16} = 77$ (p<0,0001)
Nº de muertos	20,2 \pm 19,1	246 \pm 42	$F_{1,16} = 136$ (p<0,0001)
Nº de vivos	406 \pm 128	17 \pm 14	$F_{1,16} = 300$ (p<0,0001)
Peso vivo (g)	142 \pm 39	11 \pm 24	$F_{1,16} = 144$ (p<0,0001)
Peso muerto (g)	7,1 \pm 6,5	92 \pm 29	$F_{1,16} = 144$ (p<0,0001)
Peso < 500 μ m (g)	301 \pm 223	672 \pm 548	$F_{1,16} = 119$ (p<0,0001)
Peso > 500 μ m (g)	217 \pm 227	194 \pm 189	$F_{1,16} = 0,03$ (p=0,97)

El mejillinar enterrado también presentó un aumento significativo del peso de arenas (granos < 500 micras) (Tabla 4.10 y Figuras 4.15A y B), sin diferencias para el peso de los sedimentos > 500 micras (Tabla 4.10). La única diferencia significativa en la distribución de frecuencia de granos entre mejillinares desenterrados y enterrados se observó en mayo 2010 (Chi^2 , Tabla 4.11), con una mayor proporción de granos gruesos y menor de granos finos en los enterrados (Figura 4.16). La dinámica de granos durante mayo 2010 (Figura 4.16) habría sido responsable por las diferencias significativas de esta fecha con los demás muestreos para el mejillinar enterrado (Tabla 4.12), y también provocó el aumento del tamaño promedio del grano del mejillinar enterrado (arenas medias y gruesas), la única característica granulométrica que ha sido diferente del mejillinar desenterrado (Tabla 4.13).

Tabla 4.11. Chi^2 para comparar frecuencias de granos entre el mejillinar desenterrado y enterrado para cada fecha de muestreo (ns: $p > 0.05$; * = $p < 0.05$).

Chi^2	Desenterrado - Enterrado
Ago09	2,35 (p = 0,94) (gl=7) ^{ns}
Nov 09	3,17 (p = 0,86) (gl=7) ^{ns}
Mar 10	3,87 (p = 0,79) (gl=7) ^{ns}
May10	16,23 (p = 0,023) (gl=7) *

Tabla 4.12. Test Chi^2 para comparar frecuencias de granos de sedimentos en el mejillinar desenterrado y enterrado entre fechas de muestreo.

	Desenterrado				Enterrado			
	Ago09	Nov09	Mar10	May10	Ago09	Nov09	Mar10	May10
Ago09	-	ns	ns	***	-	ns	*	***
Nov09	-	-	ns	***	-	-	ns	***
Mar10	-	-	-	***	-	-	-	ns

ns = no significativo; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Tabla 4.13. Estadística (media \pm desviación estándar) de las medidas gráficas geométricas de los sedimentos en el mejillinar desenterrado y enterrado.

	Enterrado	Desenterrado
Tamaño (μm)	415 \pm 196 (arena media a gruesa)	332 \pm 77 (arena media)
Selección	3,1 \pm 0,7 (selección pobre)	3,4 \pm 0,4 (selección pobre)
Simetría	0,4 \pm 0,2 (asimetría positiva)	0,5 \pm 0,2 (asimetría positiva)
Curtosis	1,2 \pm 0,7 (platicúrtica a mesocúrtica)	0,9 \pm 0,3 (platicúrtica a mesocúrtica)

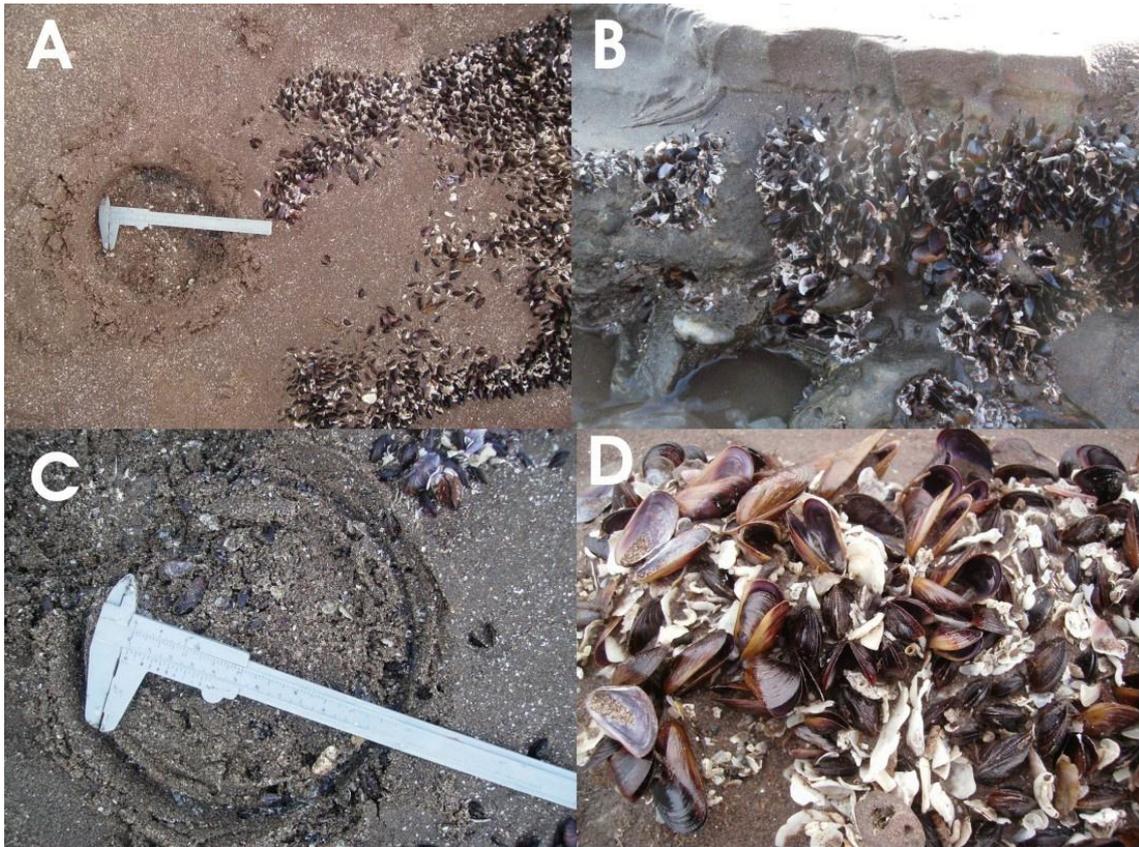


Figura 4.15. Superficies horizontal (A) y vertical (B) enterradas por arenas; recolección de la muestra del mejillinar enterrado (C) y mortalidad masiva (D).

El enterramiento también provocó diferencias significativas de las estructuras de tallas de *B. rodriguezii* entre mejillinares enterrados y desenterrados en todas las fechas de muestreo, tanto para individuos vivos como muertos (Tabla 4.14; Figura 4.17). Los reclutas presentaron menores porcentajes de individuos muertos que las tallas más grandes e incluso sobrevivieron al enterramiento en casi todas las fechas (Tabla 4.15), lo cual, junto con un mayor porcentaje de tallas grandes muertas en los enterrados, contribuyó para explicar las diferencias en la Tabla 4.15.

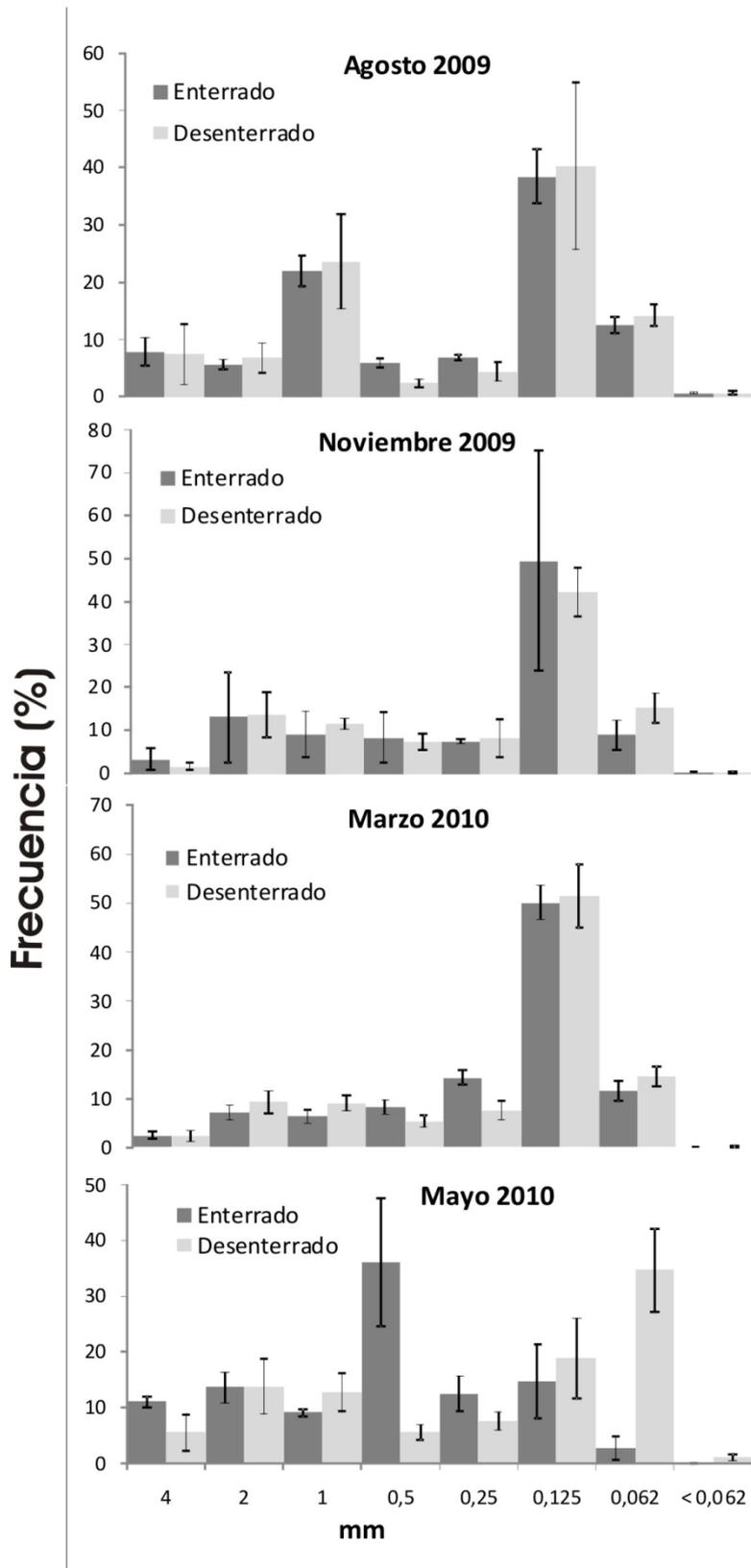


Figura 4.16. Histogramas de distribución de frecuencia de granos de sedimentos acumulados en el mejillinar desenterrado y enterrado por arenas de la playa.

Tabla 4.14. Test Chi^2 comparando distribuciones de frecuencias de tallas de *Brachidontes rodriguezii* muertos y vivos entre el mejillinar desenterrado y enterrado.

Chi^2	Vivos	Muertos
Ago09	97,2 (p < 0,001) (gl=12)	33,8 (p < 0,001) (gl=12)
Nov 09	34,5 (p < 0,001) (gl=13)	19,0 (p = 0,06) (gl=11)
Mar 10	109,3 (p < 0,001) (gl=9)	34,0 (p < 0,001) (gl=9)
May 10	44,8 (p < 0,001) (gl=11)	24,6 (p < 0,006) (gl=10)

También se registró un aumento de reclutas muertos durante el pico de reclutamiento de mayo 2010 (Tabla 4.15), lo cual pudo haber contribuido para explicar las diferencias significativas de los histogramas de tallas entre las fechas de muestreo (Chi^2 , Tabla 4.16). No se encontró diferencia de materia orgánica en sedimentos entre el mejillinar enterrado y desenterrado ($F_{1,16} = 0,03$; $p=0,86$), con un promedio general de 2% de materia orgánica.

Tabla 4.15. Porcentaje de reclutas de *Brachidontes rodriguezii* muertos, vivos, desenterrados y enterrados por fecha de muestreo.

	Enterrados			Desenterrados		
	% reclutas		% muertos general	% reclutas		% muertos general
	muertos	vivos		muertos	vivos	
Agosto 2009	1,1	0,0	99,7	0,8	5,0	5,7
Noviembre 2009	0,3	12,4	81,2	1,5	4,0	5,2
Marzo 2010	0,2	40,3	92,1	1,5	13,9	2,4
Mayo 2010	22,5	8,6	90,2	20	37,9	2,9

Tabla 4.16. Resultados de las comparaciones de las distribuciones de frecuencia de tallas de *Brachidontes rodriguezii* muertos y vivos en el mejillinar desenterrado y enterrado (Test Chi^2).

	Vivos desenterrados				Vivos enterrados			
	Ago09	Nov09	Mar10	May10	Ago09	Nov09	Mar10	May10
Ago09	-	ns	***	***	-	***	***	***
Nov09	-	-	**	***	-	-	***	**
Mar10	-	-	-	***	-	-	-	***
	Muertos desenterrados				Muertos enterrados			
Ago09	-	***	***	***	-	ns	ns	***
Nov09	-	-	***	***	-	-	ns	***
Mar10	-	-	-	***	-	-	-	***

ns = no significativo; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

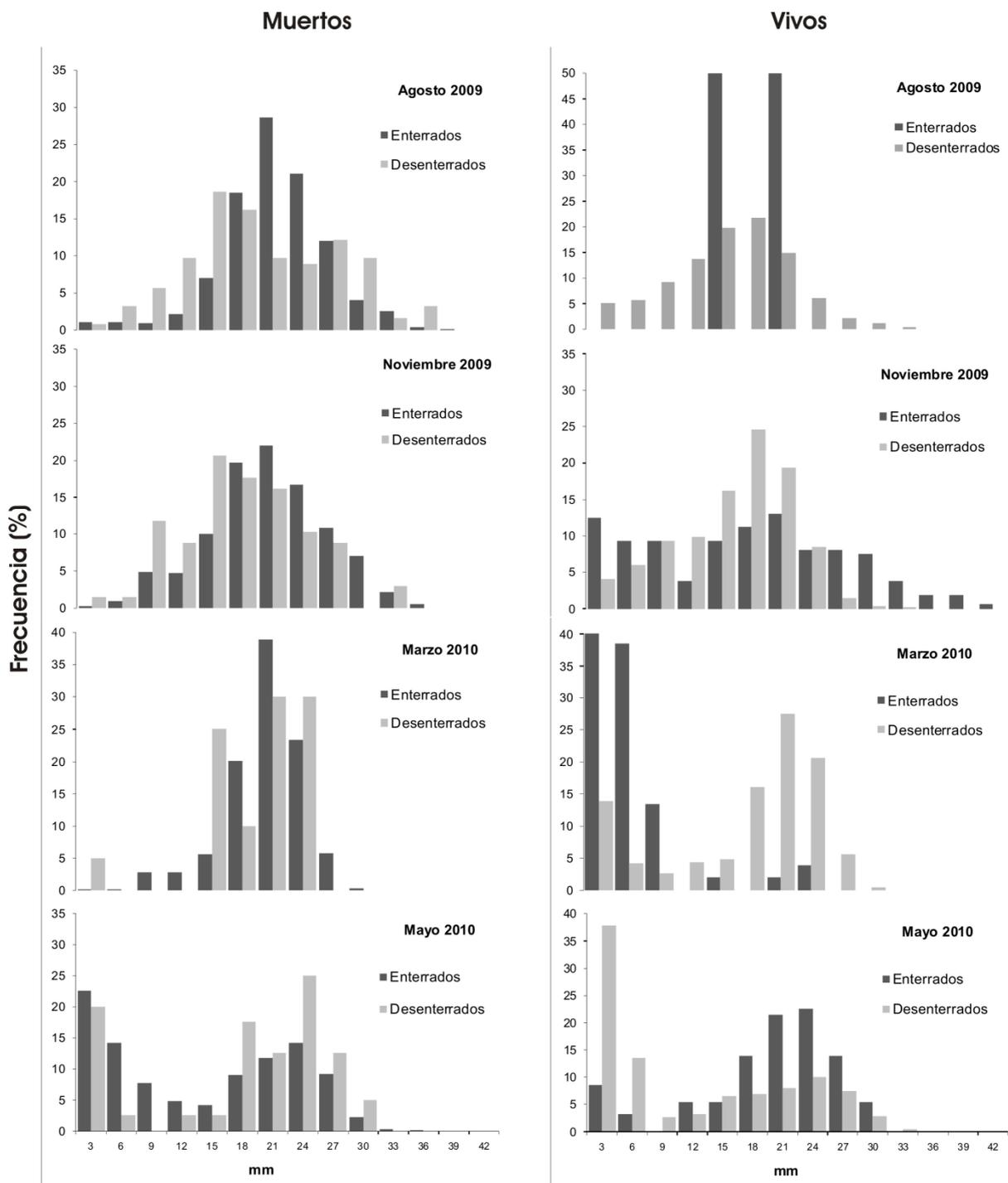


Figura 4.17. Histogramas de distribución de frecuencia de tallas de *Brachidontes rodriguezii* muertos y vivos, en mejillinares desenterrados y enterrados.

4.3.7.2. b) Experimento en microcosmos

La mortalidad en la simulación de verano varió desde $42 \pm 8\%$ en 5 días hasta $56 \pm 16\%$ durante 8 días enterrados, mientras que para la simulación del invierno no se registraron individuos muertos a los 10 días y se alcanzó $4 \pm 5\%$ durante el ensayo de 20 días enterrados y 0% en el control, aunque no hubo diferencias significativas entre los tiempos para ambas simulaciones. Por otro lado, también para ambas simulaciones se encontró un porcentaje de individuos adheridos por el biso a las paredes y fondo del recipiente (Figura 4.18) significativamente superior en el control que en los enterrados (ANOVA, Tabla 4.17).

Tabla 4.17. Comparación del porcentaje de individuos muertos y adheridos a las paredes en los ensayos de enterramiento realizados con *Brachidontes rodriguezii* en experimento de microcosmos a distintas temperaturas. Resultados del test ANOVA. Referencias C: control; E: enterrados

	Temperaturas	
	$25,8 \pm 0,8 \text{ } ^\circ\text{C}$	$8,2 \pm 0,6 \text{ } ^\circ\text{C}$
% muertos	$F_{1,16} = 70,4$ ($p < 0,0001$); $E > C$	$F_{1,16} = 2,7$ ($p < 0,12$); $E = C$
% adheridos	$F_{1,16} = 66,1$ ($p < 0,0001$); $C > E$	$F_{1,16} = 259,6$ ($p < 0,0001$); $C > E$

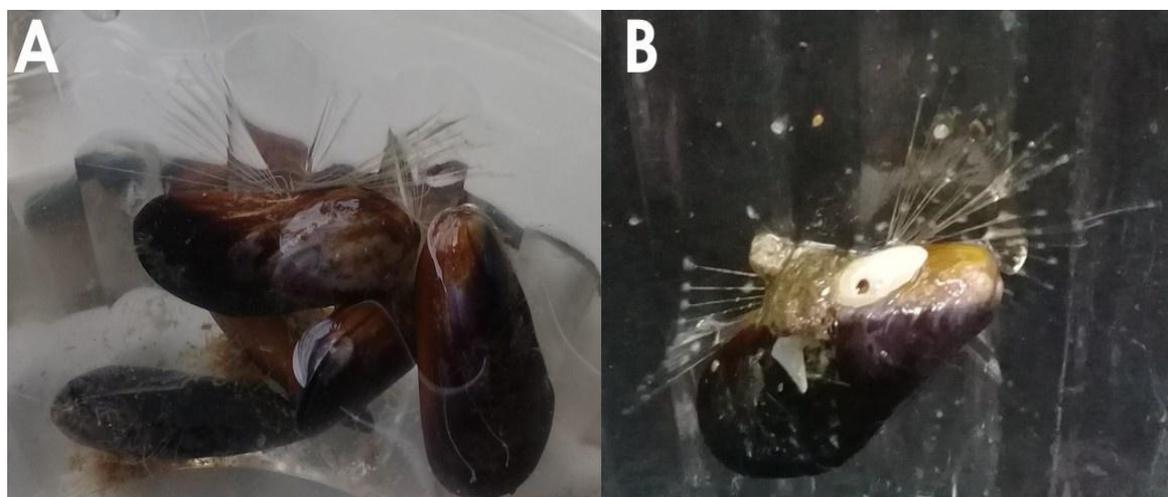


Figura 4.18. Ejemplares de *Brachidontes rodriguezii* en el ensayo control de microcosmos. Agrupación de individuos (A) e individuo solitario (B) escalando la pared vertical.

Los mejillines se movieron para desenterrarse y alcanzar la superficie de los sedimentos (emergidos del sedimento) en un porcentaje significativamente mayor durante la simulación del verano que la del invierno ($F_{1,16}=6,43$; $p = 0,022$). También se observó una tendencia a la disminución del movimiento para desenterrarse con un mayor tiempo de enterramiento (Figura 4.19), aunque la diferencia de emergidos no ha sido significativa entre los tiempos de cada simulación ($F_{1,16}= 1,18$; $p = 0,33$).

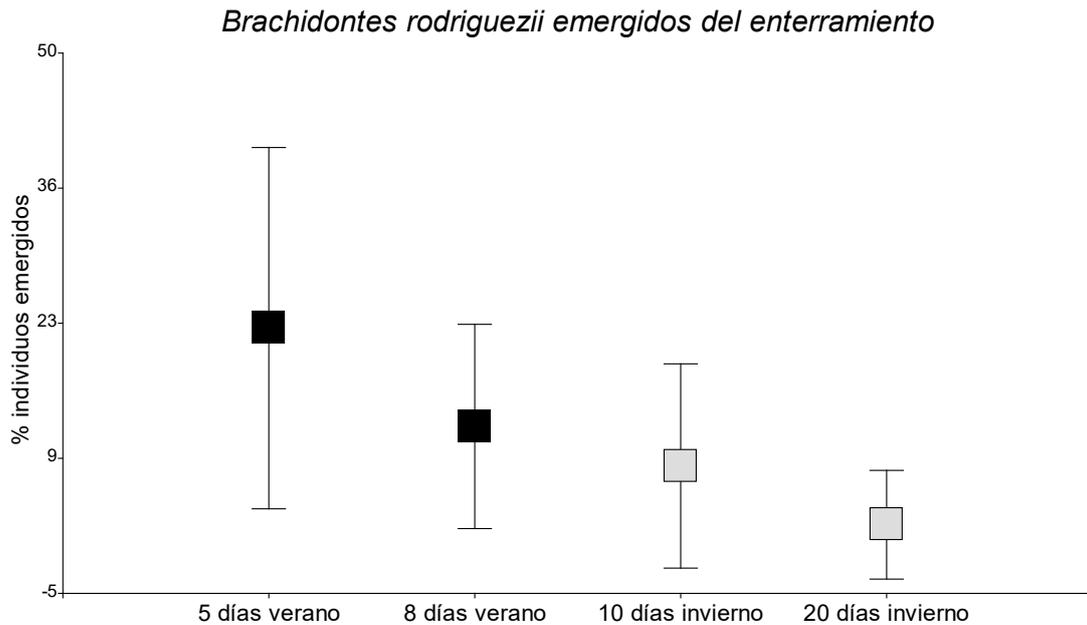


Figura 4.19. Porcentaje de mejillines emergidos en la superficie de los sedimentos del microcosmos durante los tiempos de duración del enterramiento para las simulaciones de invierno y verano (media \pm intervalo de confianza 95%).

4.3.8. Efectos de la bioingeniería de *Brachidontes rodriguezii* sobre los sedimentos

4.3.8.1. Comparación de la composición de sedimentos de la playa y mejillinar

La Figura 4.20 compara los histogramas de los sedimentos depositados sobre el mejillinar con aquellos acumulados dentro del mejillinar que coloniza la superficie horizontal de las rocas, la cual es más similar a la horizontalidad de la playa que las superficies verticales de las rocas.

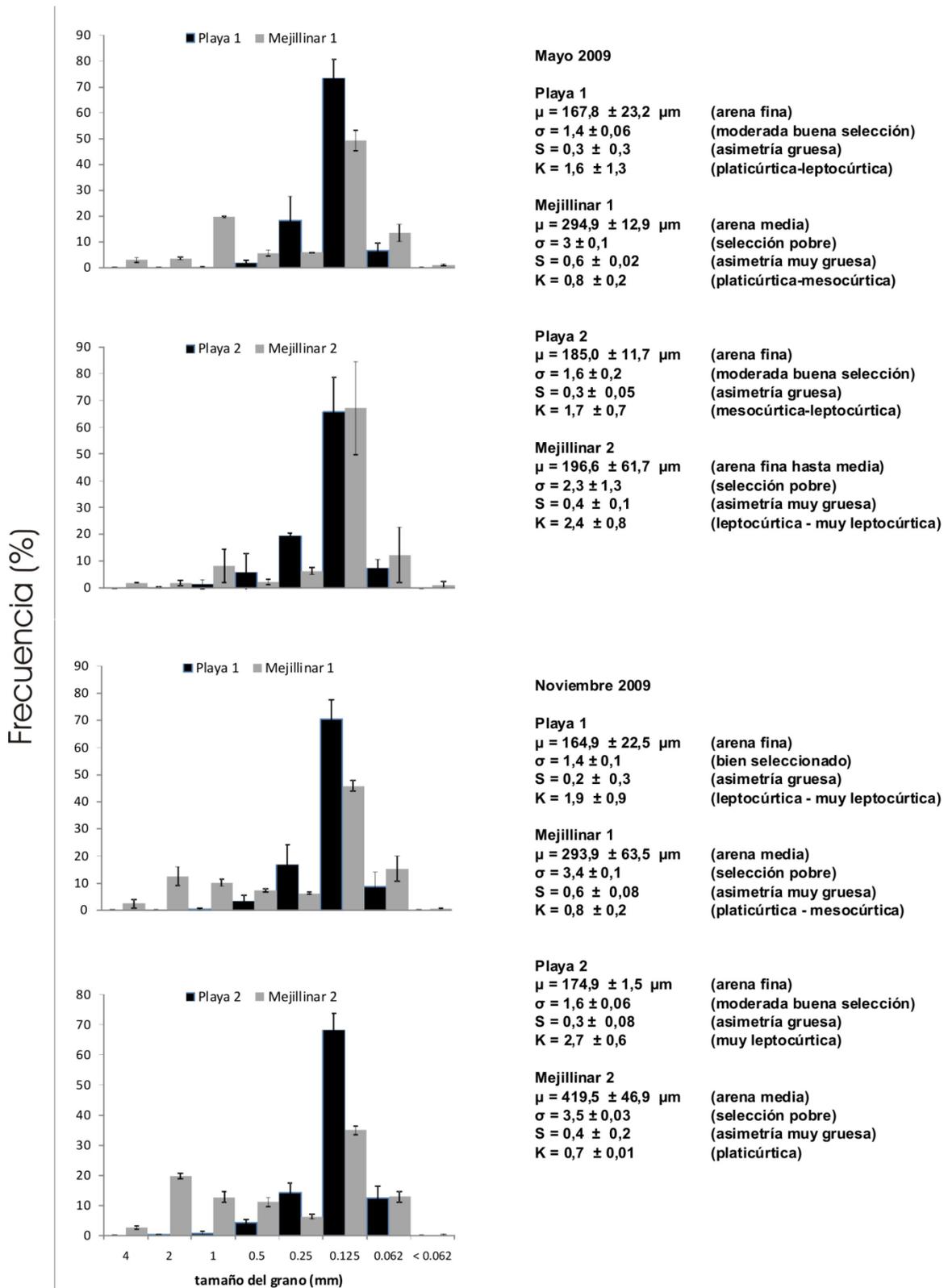


Figura 4.20. Histogramas de distribución de frecuencia de tamaños de granos de sedimentos depositados sobre las áreas del mejillinar (Playa 1 y 2) y acumulados dentro del mejillinar horizontal (Mejillinar 1 y 2 = A1 y A2, respectivamente).

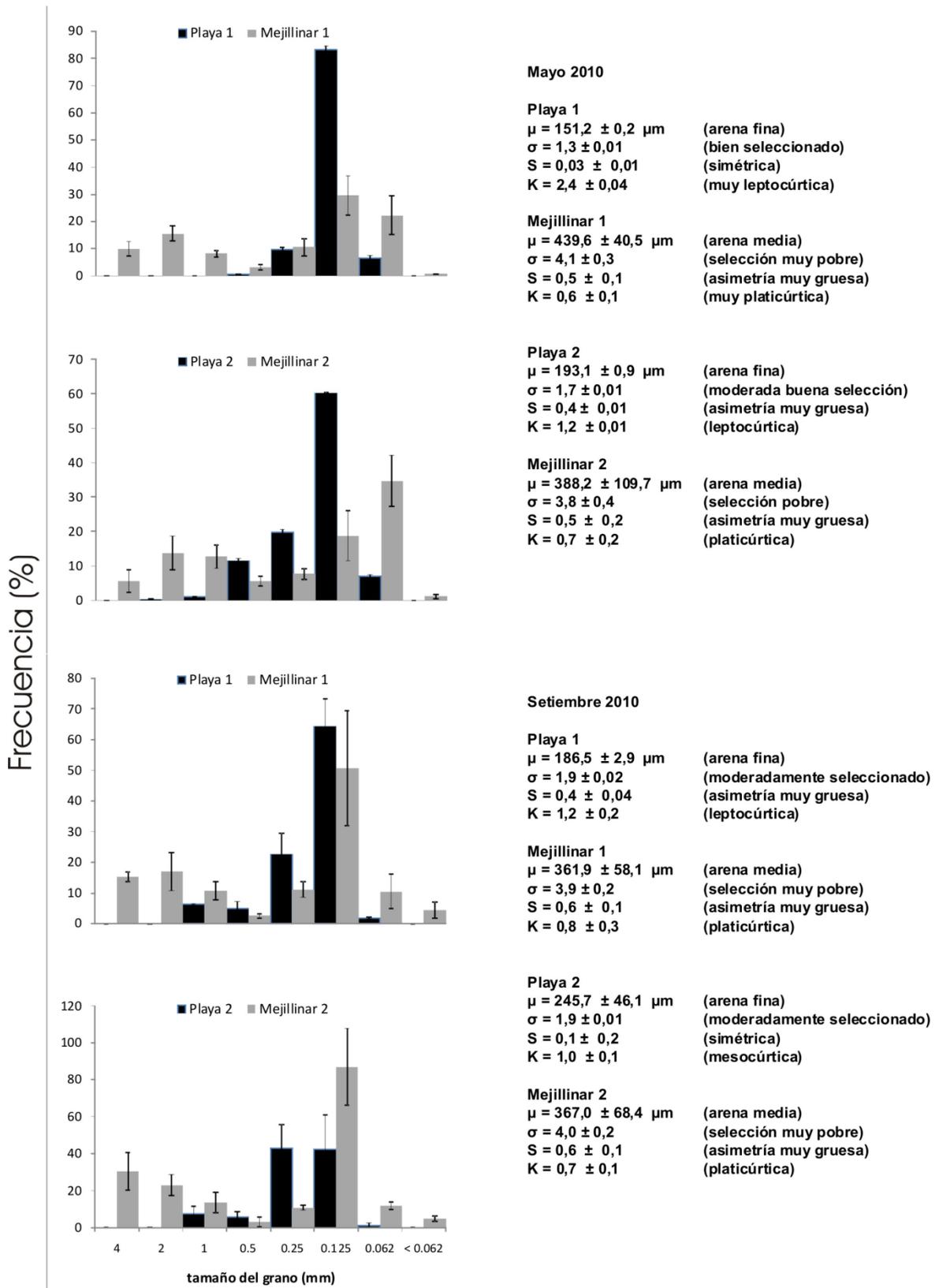


Figura 4.20. Continuación.

Los sedimentos del mejillinar son arenas de granulometría media, pobremente seleccionadas, generalmente platicúrticas con una asimetría positiva. En general, se observó una menor frecuencia de arenas finas y medias y mayor frecuencia de arenas gruesas, muy gruesas y gravilla, cuando comparamos con las arenas depositadas sobre el mejillinar. La distribución de frecuencia de granos dentro del mejillinar presentó todas las poblaciones de granos, aunque no en proporciones iguales, como está indicado por una curtosis predominante platicúrtica; mientras que los sedimentos sobre el mejillinar, con características similares a los de la playa frontal, presentaron una curtosis leptocúrtica y hasta muy leptocúrtica, indicando la dominancia de una sola población de granos (arenas finas). Al comparar los histogramas de los sedimentos sobre y dentro del mejillinar (Figura 4.20) se encontraron diferencias muy significativas durante todo el período de acreción [mayo 09: $Chi^2(7)=25,29$, $p=0,0007$; noviembre 09: $Chi^2(7)=42,95$, $p=3,4^{-7}$; mayo 10: $Chi^2(7)=70,55$, $p=1,1^{-12}$; septiembre 10: $Chi^2(7)=66,11$, $p=9,0^{-12}$].

Agrupando las muestras en fracciones de sedimentos se observó un porcentaje de gravas-gravillas de hasta $17,6 \pm 8,1$ % dentro del mejillinar (Figura 4.21), valor promedio muy superior al de los sedimentos de la playa ($0,12 \pm 0,22$ %). También se registró un porcentaje de la fracción limo-arcilla en los sedimentos dentro del mejillinar ($1,1 \pm 0,7$ %) mayor que en la playa ($0,03 \pm 0,04$ %).

A su vez, los histogramas de sedimentos acumulados dentro de las superficies horizontal y vertical del mejillinar (Figura 4.22) sugieren la presencia de una mayor proporción de granos gruesos en la superficie V con respecto a H, aunque estas diferencias entre H y V no fueron significativas en cada fecha de muestreo [Chi^2 ; $p > 0,05$]. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas entre fechas de muestreo para ambas superficies (Tabla 4.18), especialmente entre las dos primeras fechas con casi todos los demás muestreos y particularmente para la superficie vertical, que presentó las mayores diferencias.

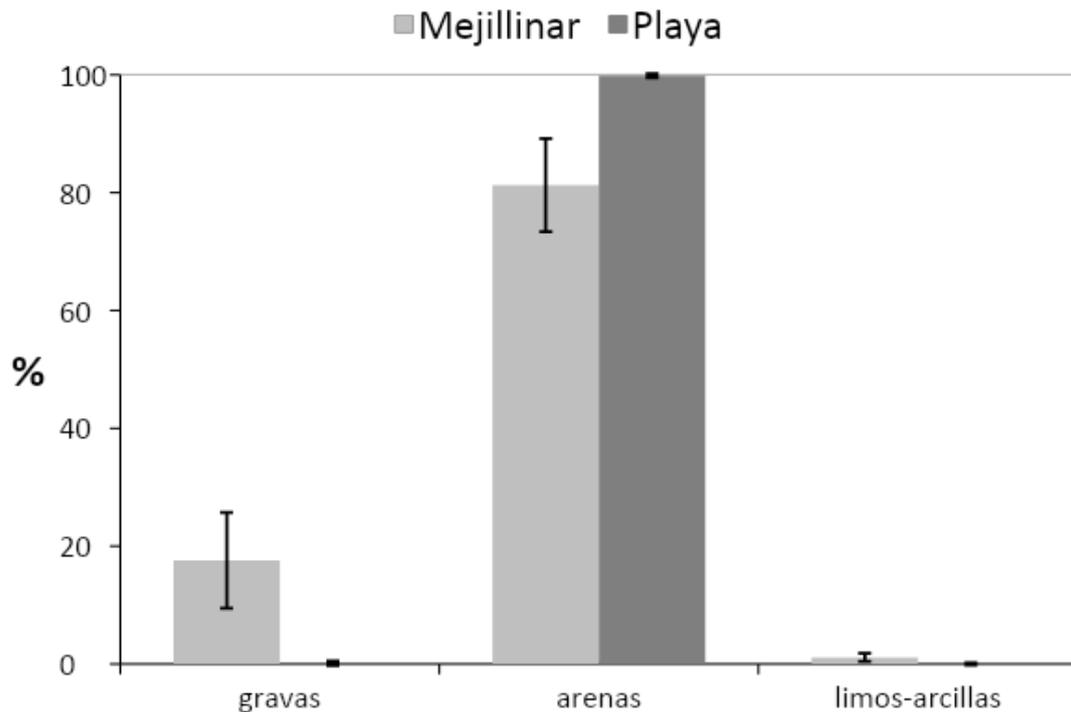


Figura 4.21. Porcentaje de las fracciones gravas, arenas y limos-arcillas en los sedimentos sobre el mejillinar (playa) y dentro del mejillinar (mejillinar).

A su vez, los histogramas de sedimentos acumulados dentro de las superficies horizontal y vertical del mejillinar (Figura 4.22) sugieren la presencia de una mayor proporción de granos gruesos en la superficie vertical con respecto a la horizontal, aunque estas diferencias entre H y V no fueron significativas en cada fecha de muestreo [Chi^2 ; $p > 0,05$]. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas entre fechas de muestreo para ambas superficies (Tabla 4.18), especialmente entre las dos primeras fechas con casi todos los demás muestreos y particularmente para la superficie vertical, que presentó las mayores diferencias. Se observó durante la etapa erosiva (entre diciembre de 2008 y febrero de 2009) mayores porcentajes de sedimentos gruesos (≥ 1 mm, Fig. 4.22); en cuanto que al inicio de la etapa de acreción, mayo-agosto 2009, se registró una disminución de la frecuencia de sedimentos gruesos y aumento de arenas finas en ambas superficies. En los muestreos siguientes hubo una tendencia de recuperación de la frecuencia inicial de sedimentos gruesos, aunque esta diferencia con la composición inicial de sedimentos de la etapa erosiva prosiguió durante toda la etapa de acreción (Tabla 4.18).

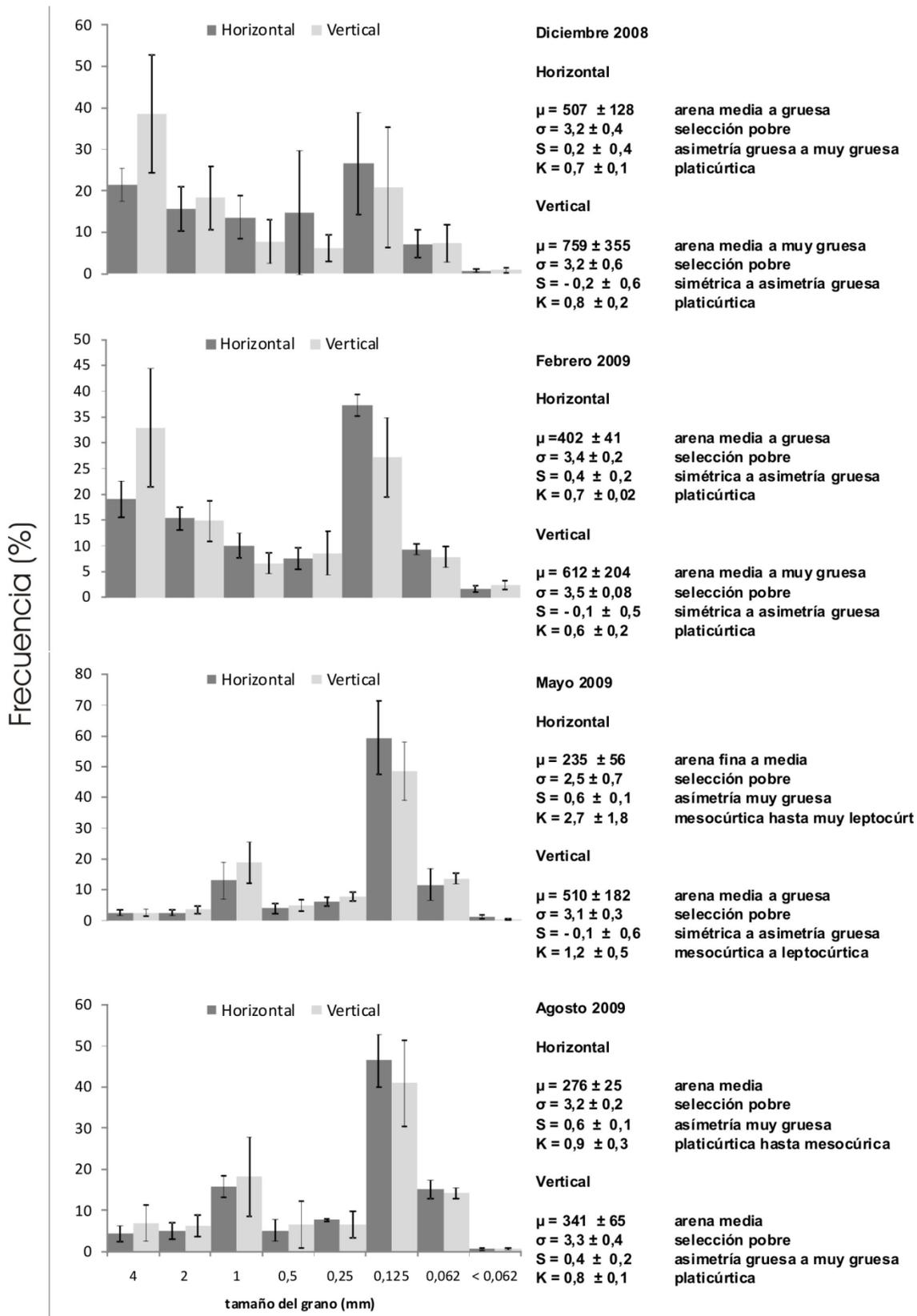


Figura 4.22. Histogramas de distribución de frecuencia de tamaños de granos de sedimentos depositados *dentro* de las superficies horizontal y vertical del mejillinar.

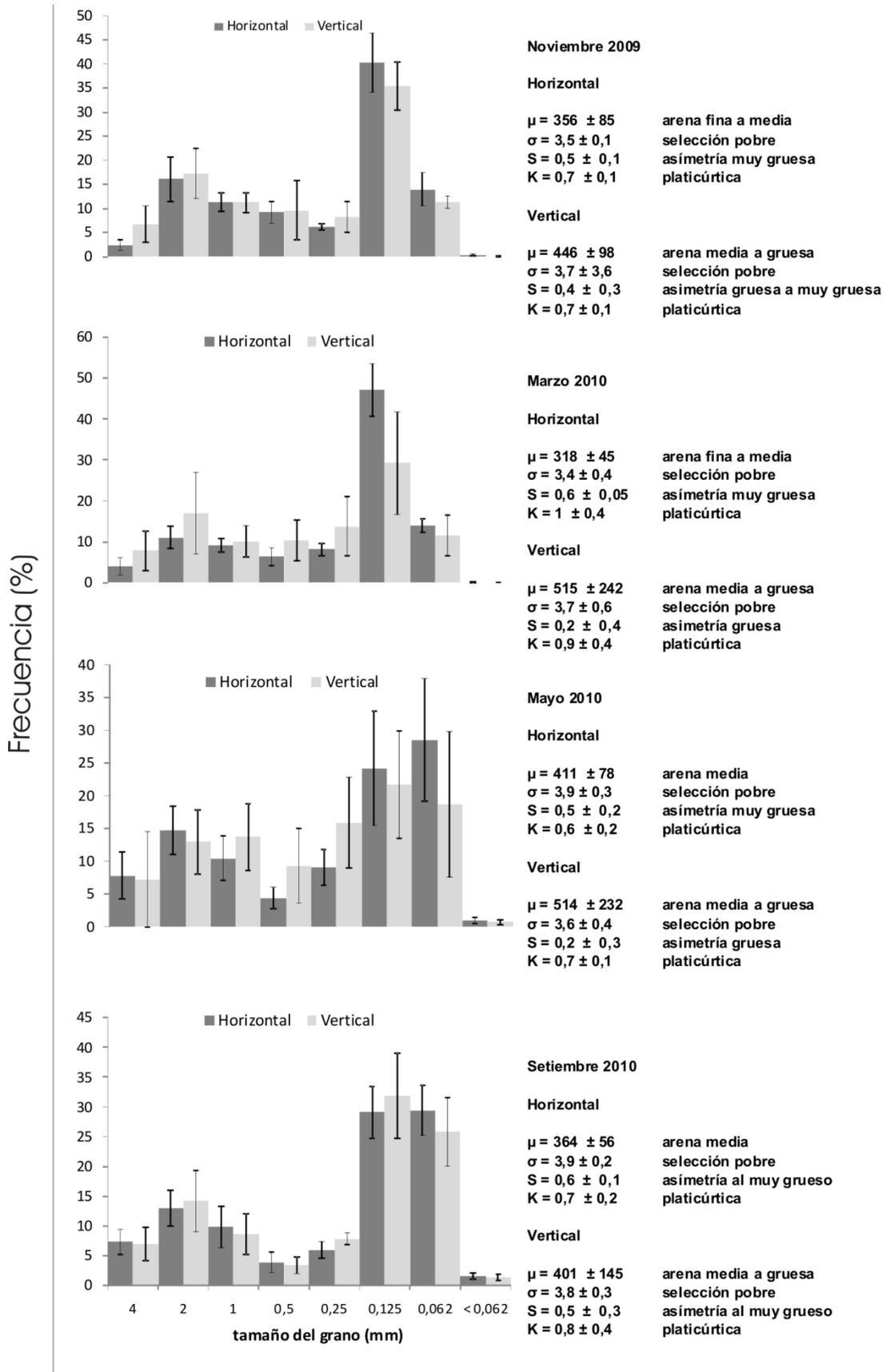


Figura 4.22. Continuación.

Tabla 4.18. Resultados del test Chi^2 utilizado para comparar las distribuciones de frecuencia de granos de los sedimentos retenidos dentro de las superficies horizontal (H) y vertical (V) del mejillinar.

H	Dic08	Feb09	May09	Ago09	Nov09	Mar10	May10	Set10
Dic08	-	ns	***	**	ns	**	***	***
Feb09	-	-	**	*	ns	ns	***	**
May09	-	-	-	ns	*	ns	***	***
Ago09	-	-	-	-	ns	ns	*	*
Nov09	-	-	-	-	-	ns	ns	ns
Mar10	-	-	-	-	-	-	*	ns
May10	-	-	-	-	-	-	-	ns
V								
Dic08	-	ns	***	***	**	***	***	***
Feb09	-	-	***	***	**	**	***	***
May09	-	-	-	ns	*	**	**	**
Ago09	-	-	-	-	ns	ns	ns	ns
Nov09	-	-	-	-	-	ns	ns	ns
Mar10	-	-	-	-	-	ns	ns	ns
May10	-	-	-	-	-	-	-	ns

ns = no significativo; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

4.3.8.2. Materia orgánica en sedimentos del mejillinar y comparados con la playa

La concentración de materia orgánica (MO) en los sedimentos del mejillinar no presentó un patrón estacional. Se observó una tendencia de aumento no significativa, desde el período erosivo hacia el comienzo del período de acreción, seguida de una disminución muy significativa ($F_{6,53}=6,52$; $p < 0,0001$) entre agosto 2009 ($2,07 \pm 0,43\%$) con noviembre 2009 ($1,44 \pm 0,25\%$) y mayo 2010 ($1,25 \pm 0,24\%$) (Figura 4.23). En el muestreo de septiembre de 2010 se registró la única diferencia significativa ($F_{1,11}=7,48$; $p=0,0257$) entre superficies ($V > H$; $V=1,88 \pm 0,52\%$; $H=1,47 \pm 0,11\%$).

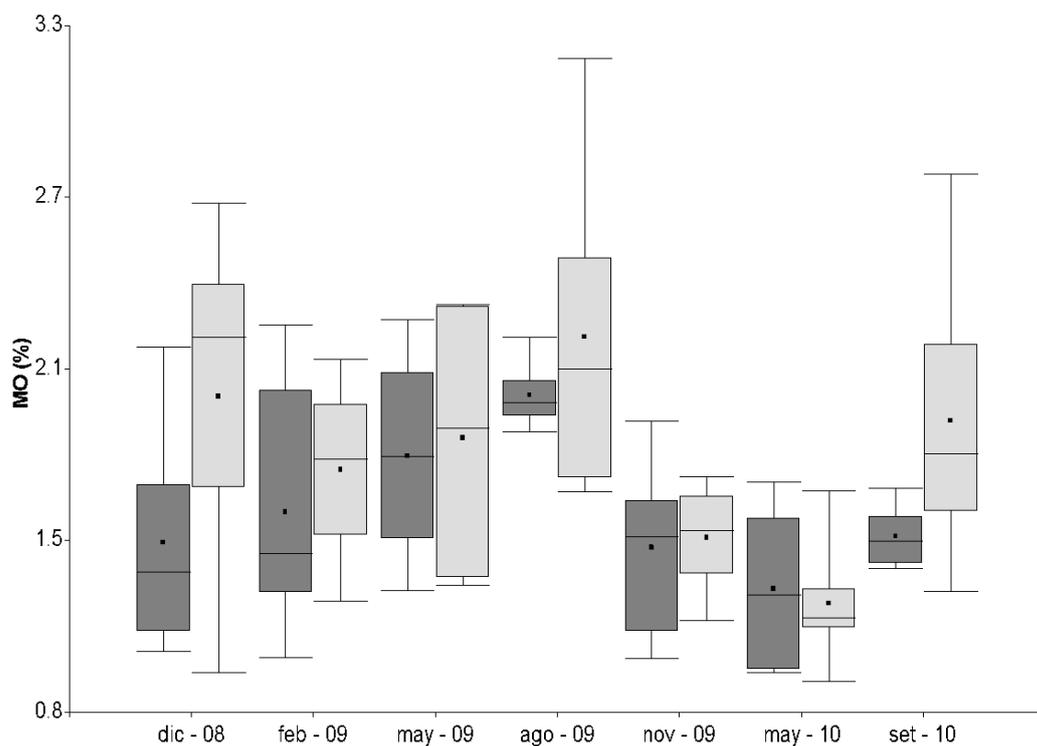


Figura 4.23. Materia orgánica en sedimentos del mejillinar sobre las superficies horizontal (gris oscuro) y vertical (gris claro).

Se registró un porcentaje de materia orgánica significativamente mayor en los sedimentos acumulados del mejillinar respecto a los depositados sobre la playa, con excepción del muestreo de mayo 2010 (Tabla 4.19). No se observaron diferencias significativas entre fechas o patrones estacionales (Figura 4.24).

Tabla 4.19. Materia orgánica (media \pm desviación estándar; N= n° de muestras) en sedimentos depositados sobre la playa y acumulados dentro de la matriz de *Brachidontes rodriguezii* (mejillinar). H = valor del estadístico de Kruskal Wallis.

Fecha	Playa	Mejillinar	Test de Kruskal Wallis
May - 09	1,31 \pm 0,35 (11)	1,78 \pm 0,40 (12)	H = 6,37; p = 0,0116 (*)
Nov - 09	1,08 \pm 0,19 (46)	1,44 \pm 0,25 (12)	H = 15,48; p = 0,0001 (***)
May - 10	1,23 \pm 0,10 (20)	1,25 \pm 0,24 (12)	H = 0,04; p = 0,8457 (ns)
Set - 10	1,12 \pm 0,15 (20)	1,67 \pm 0,42 (12)	H = 20,04; p < 0,0001 (***)

ns = no significativo; * = significativo ($p < 0,05$); *** = muy altamente significativo ($p < 0,001$)

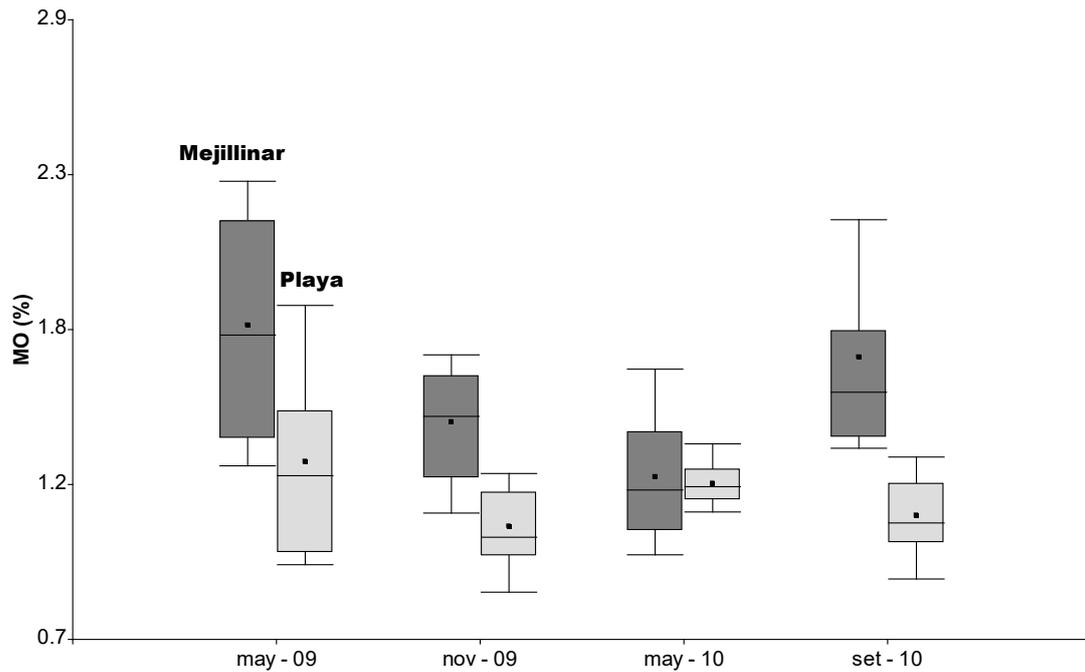


Figura 4.24. Materia orgánica en sedimentos acumulados dentro de la matriz de *Brachidontes rodriguezii* (Mejillinar, gris oscuro) y depositados sobre el mejillinar (Playa, gris claro).

4.3.8.3. Carbono orgánico en sedimentos del mejillinar y comparados con la playa

El porcentaje de carbono orgánico (CO) en los sedimentos del mejillinar no presentaron diferencias significativas entre fechas de muestreo ($F_{3,32}=1,72$; $p=0,183$), áreas ($F_{1,32}=2,06$; $p=0,16$) y superficies ($F_{1,32}=0,66$; $p=0,423$). El rango de variación del CO durante el período de estudio, fue desde $0,26 \pm 0,07\%$ (noviembre 2009; superficie vertical del área 1) hasta $0,65 \pm 0,13\%$ (mayo 2010; superficie vertical del área 2) (Figura 4.25). El máximo valor fue de $0,88\%$ (marzo 2010; A2-V) y el mínimo de $0,32\%$ (noviembre 2009; superficie vertical del área 1).

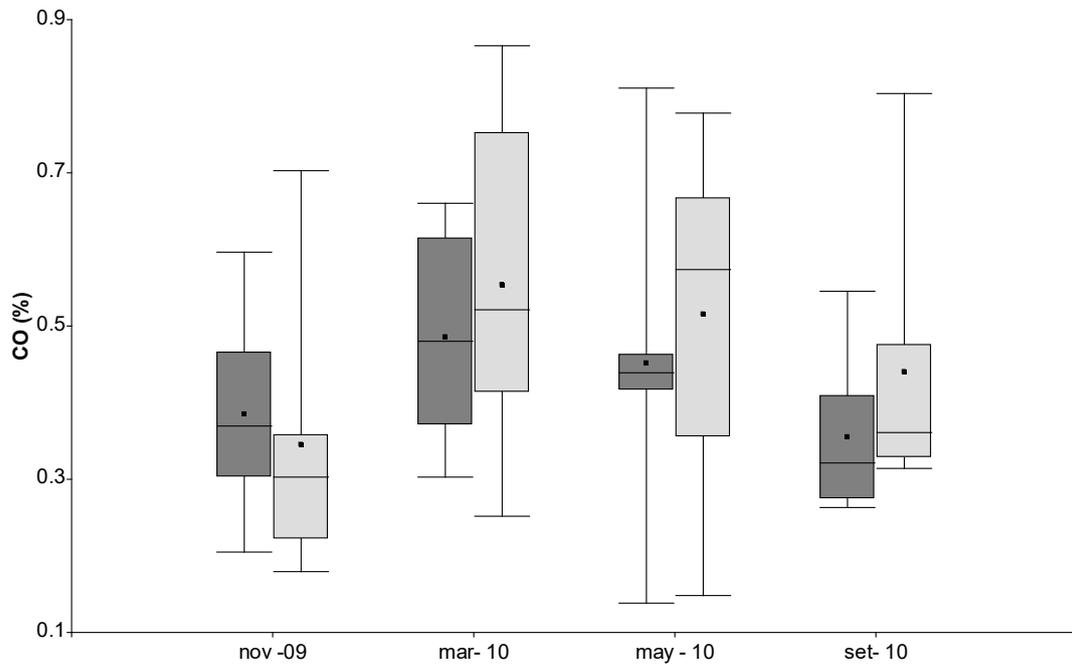


Figura 4.25. (A) Carbono orgánico en sedimentos acumulados dentro del mejillinar, sobre las superficies horizontal (gris oscuro) y vertical (gris claro).

A su vez, se encontró un porcentaje de carbono orgánico significativamente mayor en los sedimentos dentro de la superficie horizontal del mejillinar (comparable a la horizontalidad de la superficie de la playa) respecto a las arenas de la playa ($F_{1,46} = 5,87$; $p = 0,0194$). No obstante, aunque no se observó una interacción entre los factores fechas y mejillinar-playa, el análisis de varianza en cada fecha sólo encontró una diferencia significativa para el muestreo de noviembre 2009 ($F_{1,12}=11,93$, $p=0,0048$; mejillinar: $0,38 \pm 0,13\%$; playa: $0,18 \pm 0,07\%$), similar a lo ilustrado por la Figura 4.26.

Posiblemente la variabilidad de carbono orgánico en las muestras no permitió observar patrones estacionales o diferencias entre las superficies estudiadas. El análisis de regresión no encontró relación entre los datos de materia orgánica y carbono orgánico para las mismas muestras de sedimentos (ANOVA de la regresión: $F_{1,31}=0,81$; $p = 0,374$; $R^2 = 0,03$).

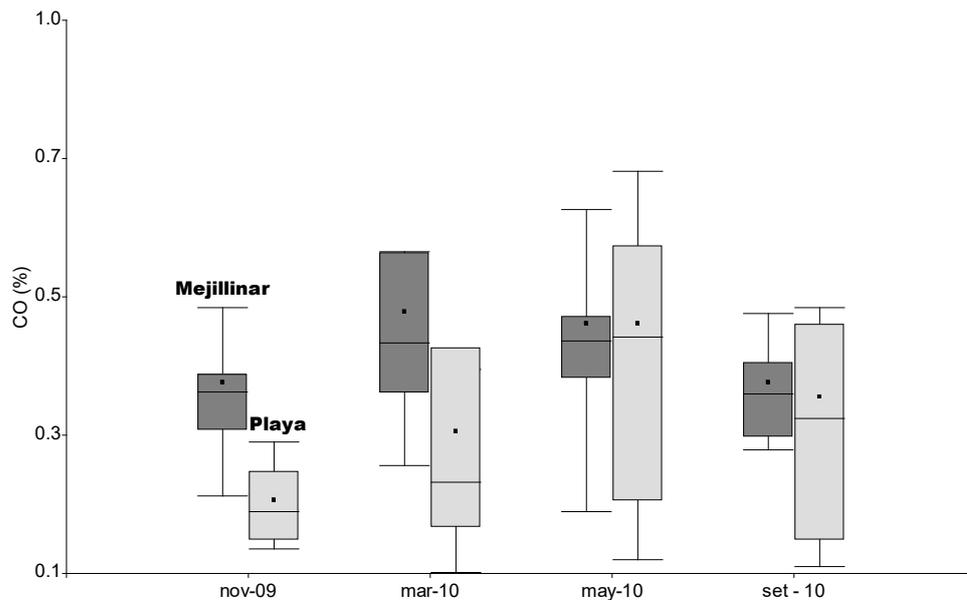


Figura 4.26. Carbono orgánico en sedimentos dentro del mejillinar (Mejillinar, gris oscuro) y depositados sobre la playa (Playa, gris claro).

4.3.8.4. Peso de sedimentos acumulados dentro del mejillinar

Se registró un amplio rango de valores de pesos de los sedimentos acumulados dentro del mejillinar que varió desde 3 kg.m^{-2} para la superficie V de A1 durante el período erosivo (febrero 2009) hasta 77 kg.m^{-2} para la superficie H de A2 durante el periodo de acreción (noviembre 2009). El peso de los sedimentos acumulados dentro del mejillinar fue similar entre áreas ($F_{1,64} = 1,29$; $p = 0,26$), en cuanto que se encontraron pesos de sedimentos significativamente mayores en las superficies horizontales que en verticales ($F_{1,64} = 173,6$; $p < 0,0001$). Los resultados de las comparaciones entre los periodos de erosión (diciembre 2008 y febrero 2009) y de acreción (a partir de mayo 2009) indican que V presentó una mayor variabilidad de acumulación de arenas, presentando un aumento muy significativo del peso del sedimento durante el período de acreción ($F_{1,46} = 25,35$; $p < 0,0001$). Por otro lado, H no presentó diferencias significativas para esta variable entre ambos períodos ($F_{1,46} = 0,77$; $p = 0,38$). El promedio del peso de los sedimentos en V varió desde $7 \pm 3,77 \text{ kg.m}^{-2}$ (periodo erosivo) hasta $14,31 \pm 6,45 \text{ kg.m}^{-2}$ (periodo de acreción). Para H el peso medio de los sedimentos varió desde $32,08 \pm 13,97 \text{ kg.m}^{-2}$ (periodo erosivo) hasta $34,83 \pm 12,89 \text{ kg.m}^{-2}$ (periodo de acreción) (Figura 4.27).

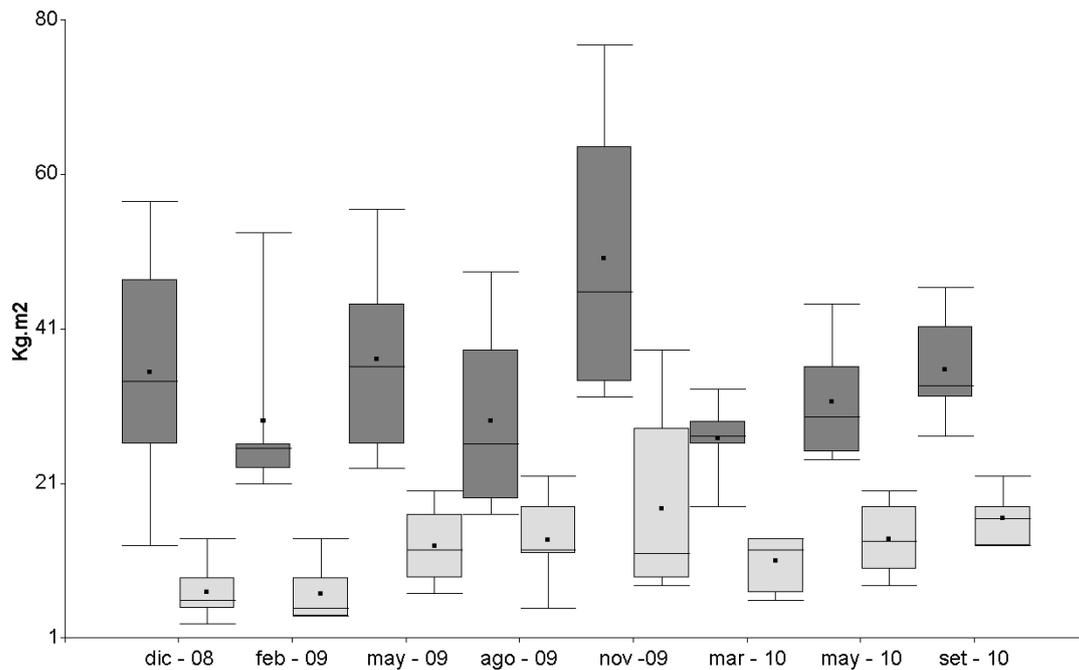


Figura 4.27. Peso (kg.m^2) de sedimentos acumulados dentro de las superficies horizontal (gris oscuro) y vertical (gris claro) del mejillinar.

4.4. Discusión

Estructura de tallas, reclutamiento y mortalidad

El análisis de la estructura de tallas de la población de *Brachidontes rodriguezii*, en la playa de Pehuén Co, permitió identificar tres modas principales de las cuales una se corresponde con los reclutas y las otras dos con individuos adultos. Las estructuras de tallas estimadas para esta especie, en Bahía de San Antonio (Río Negro) y Mar del Plata (Buenos Aires) identifican sólo dos modas principales; una correspondiente a reclutas y otra a individuos adultos (Salas, 2018; Nugent, 1989). La ausencia de tallas intermedias, para la población de Bahía San Antonio, ha sido explicada por la mortalidad natural debido al efecto negativo de ciertas variables ambientales como el transporte del sedimento, durante los primeros meses de vida de los mejillines y a la depredación selectiva por parte de las aves, como el playero rojizo cuya única presa son los mejillines de 5-20 mm de largo (Salas, 2018).

El patrón bimodal para las tallas también ha sido descrito para los bancos intermareales de *Perumytilus purpuratus*, en Chile, en donde la moda principal está dada por un gran número de reclutas acompañado de una alta tasa de mortalidad de individuos pequeños, de manera que la segunda moda se corresponde con individuos adultos (Alvarado & Castilla, 1996). La alta tasa de mortalidad de reclutas de *P. purpuratus* sugiere que un umbral numérico de densidad podría estar limitando la incorporación efectiva de los reclutas a los bancos de la especie (Alvarado & Castilla, 1996). Por otro lado, *P. purpuratus* también sufre una fuerte presión de depredación selectiva por tallas, siendo los individuos menores de < 10 mm las presas preferidas de los gasterópodos y los cangrejos intermareales (Alvarado & Castilla, 1996). La ausencia de depredadores intermareales, tanto invertebrados como aves, que tengan a los mejillines como presas preferenciales dentro de sus dietas explicaría la presencia permanente de las dos modas de adultos identificadas en la estructura de tallas de la población de *Brachidontes rodriguezii* en Pehuén Co. Por otra parte, el análisis de la representación de cada una de las clases de tallas identificadas en la población *B. rodriguezii* en Pehuén Co, indica que durante el primer año las tallas intermedias (11-16 mm) fueron las más representadas; mientras que durante el segundo año, luego del período de acreción costera, los adultos (>20 mm) y los reclutas fueron los más abundantes. Estos resultados sugieren que, durante el periodo de acreción, los reclutas no lograron incorporarse en grandes números a la siguiente clase modal, posiblemente debido a mortalidad natural de clases intermedias.

En relación a las tallas máximas alcanzadas por esta población, si bien se registraron mejillines de hasta 42 mm de largo, la representación de individuos de más de 36 mm fue escasa. Alvarado & Castilla (1996) encontraron para *P. purpuratus* que a partir de tallas mayores a 30 mm la mortalidad se incrementa debido a una mayor susceptibilidad de los organismos de gran talla a la acción de las olas. Esta asociación positiva entre tamaño de mitílidos y el efecto negativo a la exposición a olas ha sido sugerida por otras investigaciones (Harger, 1970). Dada la exposición a las olas de la playa de Pehuén Co, es probable que la ausencia de mejillines de tallas grandes esté asociada al impacto de las olas sobre esta clase de talla.

La presencia constante de reclutas y juveniles, en los bancos intermareales de *Brachidontes rodriguezii*, indica que el reclutamiento ocurre durante todo el año con máximos durante el otoño y la primavera como ha sido descrito para otras poblaciones del litoral bonaerense (Olivieri, 1983; Nugent, 1989; Vallarino, 2002). La variación interanual del reclutamiento, registrada en Pehuén Co, también ha sido reportada para las poblaciones de esta especie ubicadas en las playas de Quequén-Necochea (Adami *et al.*, 2008). Se ha indicado que las fluctuaciones en el reclutamiento de la especie podrían estar relacionadas con el comportamiento de algunas variables ambientales, como la concentración de clorofila y exposición a las olas (Arribas *et al.*, 2015). En particular, para la población en estudio debe sumarse el efecto negativo del enterramiento, debido al proceso de erosión-acreción costera, principalmente la incorporación de los reclutas a la población a medida que alcanzan tallas intermedias, aunque se necesitan más estudios específicos de la relación entre diferentes clases de tamaño del mejillín con la mortalidad debido al enterramiento por arenas.

Distribución, densidad y biomasa

A macroescala el patrón de distribución de la abundancia de *Brachidontes rodriguezii* (revisada por Adami *et al.*, 2018) parece seguir uno de los modelos descritos por Sagarin & Gaines (2002) conocido como *hipótesis de distribución de abundancia central*. Este modelo se caracteriza por presentar un máximo de abundancia asociado al centro geográfico a partir del cual la abundancia disminuye hacia los extremos norte y sur del rango de distribución. Para *B. rodriguezii* el centro geográfico podría estar ubicado en el centro de la provincia de Buenos Aires, donde se han registrado densidades de 153.851 indiv./m² (Adami *et al.*, 2018). Geográficamente, la playa de Pehuén C o est a m as cercana del centro que de los extremos de distribuci n, sin embargo la densidad promedio del banco (26.355 indiv./m² valor promedio considerando ambas superficies vertical y horizontal, o 18.530 indiv./m² solo considerando la superficie horizontal) es similar a las de las poblaciones ubicadas en los extremos geogr ficos (13.090 indiv./m² Punta del Diablo, Uruguay; 8.187 indiv./m² Playa Doradas, Patagonia Argentina- Adami *et al.*, 2018).

La *hipótesis de distribución de abundancia central* también predice que se esperan las mayores fluctuaciones de densidad cercanas al centro geográfico y variaciones menores en los bordes (Enquist *et al.*, 1995). Sin embargo, las densidades de *Brachidontes rodriguezii* en Pehuén Co parecen mantenerse estables a través del tiempo (18.530 indiv./m² densidad media estimada entre 2008-2010 en este estudio; 16.112 indiv./m² densidad media estimada con datos tomados en 2004-2005 por Adami *et al.*, 2018). Reportes sobre porcentaje de cobertura del sustrato (López Gappa *et al.*, 1993), densidad y biomasa (Vallarino, 2002) de otros mejillinares bonaerenses también indicaron una relativa estabilidad poblacional, lo cual podría sugerir que la provisión de reclutas durante todo el año permitiría el mantenimiento de estas poblaciones abiertas intermareales (Nugent, 1989; Vallarino, 2002).

En relación a la micro distribución de la población de mejillines considerados en este estudio, las superficies verticales presentaron un mayor porcentaje de reclutas y juveniles que las horizontales, así como una mayor densidad de adultos. En concordancia con los resultados del presente trabajo, las superficies verticales de los bancos intermareales de *B. rodriguezii* de Mar del Plata presentaron mayor densidad y biomasa de adultos que las horizontales, la cual fue atribuida a la protección que brinda este micro ambiente al impacto de la olas (Penchaszadeh, 1973). En las poblaciones de *Perumytilus purpuratus*, los reclutas se ubican en los estratos más internos de las matrices poliestratificadas donde los sedimentos retenidos son más gruesos por lo que hay más espacio entre los granos para el asentamiento de las larvas, y el impacto de la turbulencia de las olas es menor, lo cual disminuye la mortalidad de las larvas (Alvarado & Castilla, 1996). Ambas características son compartidas por las matrices del mejillinar de Pehuén Co, por lo cual la estratificación de la matriz sobre las superficies verticales podría ser la causa de la distribución diferencial de los reclutas a microescala (en la orientación horizontal sólo se forma una monocapa de mejillines).

El aumento de la estratificación en las superficies verticales también disminuye los efectos denso-dependientes sobre la biomasa al aumentar la capacidad de carga de esta superficie (Guiñez *et al.*, 2005; Cubillo, 2012). Por este motivo, posiblemente, se encontró una relación general densoindependiente entre biomasa-densidad para la superficie vertical, según el modelo 3D.

En cuanto que en la superficie horizontal, de acuerdo a ambos modelos (2D y 3D), esta relación cambia a una transición entre denso-dependencia y auto-raleo, sugiriendo condiciones más limitantes en este microambiente. En la orientación horizontal la formación de estratos podría estar limitada por el impacto de las olas, las cuales como han sugerido otros autores provocan el desprendimiento de las capas de la matriz (Gutiérrez *et al.*, 2015). Por otra parte, en Pehuén Co, el desprendimiento de estratos podría estar facilitado, en la superficie horizontal, por la mayor acumulación de sedimentos entre la matriz y la roca. La limitación a la estratificación, en la superficie horizontal, sugiere que los mitílidos estarían cerca de la capacidad de carga debido a la limitación del espacio (Guiñez, 2005). La menor intensidad del efecto de olas para la estratificación sobre la superficie vertical podría deberse no sólo a microhábitats asociados con un mayor grado de protección a las olas (Penchaszadeh, 1973); sino también a la unión directa de las matrices al sustrato rocoso facilitada por la menor acumulación de arenas o incluso ausencia de sedimentos debajo de la matriz. La posible facilitación del desprendimiento de individuos por olas debido a una mayor distancia del sustrato rocoso primario provocada por la capa de sedimentos debajo del mejillinar, necesitaría estudios adicionales para ser analizada.

Efectos del enterramiento por arenas sobre la población de *Brachidontes rodriguezii*

Los resultados obtenidos en este estudio, indican que la acreción costera es un importante factor de disturbio para el mejillinar de Pehuén Co. El muestreo del mejillinar enterrado por sedimentos encontró, para cada fecha de muestreo, que más del 80% de los individuos estaban muertos; mientras que en el mejillinar desenterrado las mortalidades fueron inferiores al 6%, sugiriendo muerte por sofocación debido a depósitos de arenas. A su vez, los experimentos de microcosmos mostraron que las mayores mortalidades de mejillines enterrados por arenas se producen cuando la temperatura ambiental es alta (simulación de verano). Aunque se encontraron evidencias de mortalidad masiva de *Brachidontes rodriguezii* debido al enterramiento del mejillinar, coherentes con los resultados de microcosmos, se necesitan más estudios de autoecología para investigar las relaciones entre la edad-tallas, temperatura y

granulometría con la mortalidad y el comportamiento de desenterramiento, es decir la capacidad de poder alcanzar la superficie de los sedimentos y evitar la sofocación.

Los mitílidos se ubican principalmente dentro la matriz orgánica, y tienden a separarse de los sedimentos que se acumulan entre la matriz y la roca. En general, en los sedimentos retenidos debajo de la matriz el porcentaje de mitílidos muertos fue mayor que en la matriz. Dentro de los sedimentos, aunque se encontró una pequeña fracción de mitílidos vivos, las proporciones de reclutas, juveniles y de mejillines de tallas intermedias fueron similares a los de la matriz; mientras que los individuos de mayores tallas sólo se encontraron muertos. El comportamiento de los reclutas de *Brachidontes rodriguezii* de ubicarse en porciones más interiores de la matriz, al igual que los reclutas de *Perumytilus purpuratus* (Alvarado & Castilla, 1996), podrían contribuir para explicar este patrón.

Los resultados de la mortalidad de reclutas y juveniles no han sido concluyentes, dado que no se encontró un claro contraste entre los mejillinares enterrados y destapados para estas clases de tamaño, indicando que se necesitan más estudios sobre las capacidades específicas de las diferentes clases de tamaño de poder emerger de los sedimentos y mantenerse en la matriz.

Efectos de la bioingeniería de *Brachidontes rodriguezii* sobre los sedimentos

Los resultados sugieren una retención de granos gruesos por el mejillinar, mientras que la acumulación de los sedimentos muy finos (limo-arcillas) posiblemente se deben al atrapamiento del material en suspensión por el mejillinar e incluso la producción de material fino por el propio metabolismo de los mitílidos (biodepósitos).

El estado prolongado de acreción provocó una mayor dominancia de arenas finas sobre el mejillinar, como ha sido descrito en la sección 3, lo cual podría haber contribuido para una menor diferencia de la composición de los sedimentos entre las superficies vertical y horizontal del mejillinar, sugiriendo que el periodo de acreción podría haber causado un efecto de homogeneización de características granulométricas entre ambas superficies. La menor acumulación (peso) de sedimentos en el vertical se debería a una mayor exposición al lavado de esta superficie, con respecto al horizontal (Nugent, 1989; Vallarino, 2002).

Por otro lado, durante el período erosivo, los sedimentos del mejillinar fueron más gruesos en las superficies verticales que las horizontales, característica que ha sido mencionada para otros mejillinares bonaerenses (Penchaszadeh, 1973; Adami *et al.*, 2004). A partir del inicio del periodo de acreción se observó un cambio significativo en la granulometría de los sedimentos acumulados dentro del mejillinar, con un aumento de la proporción de arenas finas, independientemente del tipo de superficie. Dado que los sedimentos que se depositaron sobre el mejillinar en este período de acreción fueron arenas finas bien seleccionadas, quedó evidenciado el efecto del estado morfodinámico de la playa frontal en los cambios de granulometría en el mejillinar.

La actividad de bioingeniería de los moluscos ha sido extensamente estudiada (ver revisión en Gutiérrez *et al.*, 2003), en cuanto a la actividad sobre los sedimentos. En este trabajo se encontró una modificación de las características granulométricas de los sedimentos retenidos en la matriz de *Brachidontes rodriguezii*, con respecto a aquellos por debajo de la matriz, por medio de una mayor retención de granos gruesos y muy gruesos, además de gravillas y bioclastos, posiblemente debido a la mayor adhesión de los filamentos bisales a estos granos (Salas, 2018). Esta modificación granulométrica podría contribuir para generar un microhábitat más favorable a la supervivencia de la población de mitílidos en la matriz y también a otros taxones de la comunidad del mejillinar, particularmente porque granos más gruesos podrían facilitar el movimiento de los invertebrados (Adami *et al.*, 2004). Otra modificación de las características de los sedimentos del mejillinar, cuando fueron comparados con los sedimentos de la playa arenosa, ha sido el aumento de la materia orgánica en la matriz. Estas modificaciones de las características de los sedimentos retenidos en la matriz debido a la bioingeniería de *B. rodriguezii*, también fueron reportadas para otros mitílidos intermareales como *Mytilus chilensis*, cuya matriz está compuesta por una mayor proporción de bioclastos > 2 mm, limo-arcillas y de materia orgánica comparada con los sedimentos de las planicies de marea donde se desarrollan sus bancos (Duarte *et al.*, 2006). Finalmente, se resalta que esta modificación de la granulometría de los sedimentos del mejillinar hacia granos más gruesos también podría contribuir para mantener tasas adecuadas de reclutamiento de *B. rodriguezii* debido a la preferencia de utilizar granos gruesos como sustrato para adhesión de estos mitílidos y, muy particularmente en Pehuén Co, en donde se observaron limitaciones físicas debido al

enterramiento por arenas para la existencia de algas filamentosas (Paniagua, 2015), las cuales han sido mencionadas como un sustrato muy utilizado para el asentamiento inicial temporario de postlarvas de mitílidos (Liuzi & López-Gappa, 2008).

Los resultados también sugieren que la actividad de bioingeniería que construye la matriz podría ser disturbada a través de los procesos de acreción y erosión de las playas arenosas, porque se constató una significativa modificación de las características granulométricas de los sedimentos del mejillinar durante el inicio del período de acreción de arenas sobre los afloramientos rocosos, que provocó un aumento de la proporción de granos finos en el mejillinar. Una menor proporción de granos gruesos podría tener consecuencias negativas para la adhesión de los bisos de los reclutas.

Las modificaciones granulométricas de los sedimentos del mejillinar, el aumento de la probabilidad de sofocación de los mitílidos debido al enterramiento por arenas y la disminución de los espacios disponibles en los sustratos duros debido a la acumulación de sedimentos, serían los principales efectos de la morfodinámica de la playa arenosa sobre el mejillinar.

5. LA COMUNIDAD DEL MEJILLINAR

5.1. Introducción

Los arrecifes biológicos constituidos por especies generadoras de hábitats o bioingenieras, como los mitílidos, generalmente promueven el aumento de la diversidad de la comunidad bentónica local (Borthagaray & Carranza, 2007). Esto se debe a que la matriz generada por los mitílidos presenta una complejidad estructural que modifica sustancialmente el sustrato donde se asientan. De acuerdo al análisis de indicadores métricos, como tamaño-biomasa del banco y porcentaje de cobertura del sustrato, los arrecifes del mitílido *Mytilus edulis* son considerados hábitats prioritarios para la conservación de la biodiversidad en Reino Unido (Fariñas-Franco *et al.*, 2014), porque facilitan el establecimiento y mantenimiento de comunidades de invertebrados, proporcionando refugio para la fauna móvil (Seed, 1976), biodepósitos para la infauna (Thiel & Ullrich, 2002) y protección contra los depredadores (Witman, 1985) y el estrés ambiental (Menge *et al.*, 1985). Sin embargo, los efectos positivos de ingeniería en la abundancia de especies asociadas también pueden disminuir con el aumento de la densidad de mitílidos (Bateman & Bishop, 2017), sugiriendo que la diversidad podría variar a lo largo de un gradiente de dominancia de los mismos.

Las comunidades dominadas por mitílidos están afectadas por diversos factores como variaciones de la densidad y de la especie dominante (Suchanek, 1985; Commito & Boncavage, 1989; Duarte *et al.*, 2006), la frecuencia e intensidad de disturbios debido a la exposición al oleaje y el enterramiento por arenas (Souza, 1985; Airoidi, 2003), las características granulométricas y la dinámica sedimentaria costera (Commito *et al.*, 2008; Arribas, 2013), la disponibilidad de sustrato duro y la conectividad entre hábitats a escala de paisaje (Borthagaray *et al.*, 2009).

La dominancia casi exclusiva del género *Brachidontes* es una característica de las comunidades intermareales de sustrato duro de la costa Atlántica sud-occidental (Vallarino, 2002). Investigaciones indican que los mitílidos, como ingenieros ecosistémicos, pueden afectar directa o indirectamente la diversidad local (Adami *et al.*, 2004; Borthagaray & Carranza, 2007), la dinámica poblacional (Navarrete & Castilla, 1990) y el ciclo de nutrientes en hábitats marinos (Jones *et al.*, 2011).

La ausencia de depredadores selectivos podría contribuir para la existencia de verdaderos *monocultivos* (*sensu* Paine, 1984) en los mejillinares bonaerenses (López Gappa *et al.*, 1993; Vallarino, 2002; Adami *et al.*, 2004), lo cual podría tener efectos negativos sobre el ensamble comunitario debido a la monopolización del espacio por *Brachidontes rodriguezii* (López Gappa *et al.*, 1993).

El incremento de especies exóticas invasoras en los ambientes intermareales argentinos (Orensanz *et al.*, 2002; Penchaszadeh *et al.*, 2005; Schwindt *et al.*, 2018) así como el incremento del nivel del mar como consecuencia del cambio climático (Fiori & Carcedo, 2013) plantean un pronóstico de cambios dramáticos en la composición de las comunidades asociadas a estos ambientes. La zona sur del litoral bonaerense, es particularmente vulnerable al ingreso de nuevas especies, debido al creciente tráfico marítimo en los puertos emplazados dentro del Estuario de Bahía Blanca (Fiori *et al.*, 2012). Varias especies exóticas han sido registradas en los sustratos duros artificiales (muelles portuarios) y naturales, una de ellas la ostra del Pacífico, *Magallana* (ex *Crassostrea*) *gigas*, en franca expansión (Dos Santos & Fiori, 2010; Fiori *et al.*, 2016; Wörner *et al.*, 2018).

Los individuos de *Brachidontes rodriguezii* están unidos entre sí y al sustrato rocoso por medio de la producción de filamentos bisales conformando una matriz orgánica, hábitat donde se desarrolla la comunidad del mejillinar. Por debajo de dicha matriz quedan depositados sedimentos, cuyo espesor y composición varía con la dinámica sedimentaria de la playa (ver secciones 3 y 4 de esta Tesis) y en los cuales quedan retenidos tanto mejillines como otras especies de la comunidad. En este capítulo se describe la composición taxonómica de la comunidad del mejillinar y se analiza la micro-distribución de las distintas especies dentro y debajo de la matriz generada por el mejillín. Además, se examinan las variaciones espaciales (entre áreas y superficies) y temporales de los descriptores comunitarios (abundancia, riqueza específica y diversidad), así como algunas relaciones entre estos descriptores con las variables abióticas (temperatura, salinidad, turbidez, altura-periodo de olas, peso y granulometría de sedimentos). Finalmente, se presenta un análisis del efecto del disturbio del enterramiento del mejillinar sobre la composición de especies de la comunidad asociada y también dentro de un contexto de gradiente de disturbios.

5.2. Materiales y Métodos

La metodología para obtener las muestras del mejillinar y de los sedimentos asociados, así como su procesamiento y análisis en laboratorio han sido descritas en el Capítulo 2 (Materiales y Métodos Generales). Para analizar los efectos del enterramiento se definieron tres niveles de disturbios a lo largo de un gradiente creciente, el primero correspondió a la ausencia de disturbios o sin disturbios y para describirlo se utilizaron las muestras provenientes del muestreo general del mejillinar; el segundo correspondió a un nivel intermedio de disturbio para el cual se utilizaron las muestras de los sedimentos por debajo de la matriz; el tercero es el nivel máximo de disturbio que se asoció con las muestras del mejillinar enterrado por arenas de la playa. Para homogeneizar el análisis, se compararon muestras de las mismas fechas de muestreo del mejillinar enterrado y se seleccionó del muestreo general del mejillinar y también del muestreo de los sedimentos por debajo de la matriz aquellas muestras provenientes de la superficie horizontal, que son comparables a las muestras del mejillinar enterrado.

La denominación taxonómica de las especies identificadas se corroboró con el Registro Mundial de Especies Marinas (WORMS: <http://www.marinespecies.org/>). Se utilizó la clasificación funcional de la macrofauna (epifauna-infauna, móvil-sésil) mencionada por Suchanek (1979).

5.2.1. Análisis estadístico

Se calcularon porcentajes de Presencia (%P) y Dominancia (%D) para cada especie. También se estimaron los índices de riqueza específica (n° de taxones S), diversidad de Margalef (d), diversidad de Shannon-Wiener (H') y equitatividad (o uniformidad) de Pielou (J'), utilizando el paquete estadístico PRIMER-E® 6 (Clarke & Gorley, 2006). A fin de comparar estos índices con la abundancia N (número de individuos) entre fechas de muestreo, áreas y superficies se utilizó ANOVA y prueba de Kruskal Wallis. Cuando no se alcanzaron los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad se realizó un análisis con Modelos Lineales Generalizados (GLM) utilizando la distribución Binomial Negativa con la función logaritmo de enlace, que contempla sobre-dispersión de los datos de conteo.

Se llevaron a cabo análisis de regresiones lineales simples con datos transformados (\log_{10}) para estudiar las relaciones entre la abundancia de mitílidos y la abundancia comunitaria con el peso de los sedimentos (variable independiente).

Mediante técnicas multivariadas (Ver Capítulo 2 para detalle de la metodología) se analizó la relación entre las variables bióticas (índices de diversidad y valores de abundancia) y las abióticas del sedimento (pesos y granulometría) y del agua (temperatura, salinidad, turbidez, altura-periodo de olas).

5.3. Resultados

5.3.1. La macrofauna del mejillinar

La comunidad bentónica intermareal de los sustratos duros de Pehuén Co estuvo ampliamente dominada por *Brachidontes rodriguezii*. En el 95% de las muestras, este mitílido alcanzó una dominancia mayor al 80%. A lo largo del estudio se contabilizaron 54.549 individuos y se identificaron 22 taxones pertenecientes a seis phyla (Tabla 5.1). Los anélidos y los crustáceos fueron los grupos biológicos más representados con siete taxones cada uno de ellos, seguidos por los moluscos con cinco taxones. La única especie que estuvo presente en todas las muestras fue *B. rodriguezii*, seguido por los poliquetos *Alitta succinea* y *Syllis prolixa*, encontrados en más de dos tercios de las muestras, mientras que el nemertino *Lineus bonaerensis* y los crustáceos *Cyrtograpsus altimanus*, *Sphaeroma serratum* y *Monocorophium insidiosum* (Figura 5.1) se encontraron aproximadamente en la mitad de las muestras. Las variaciones de abundancia y/o frecuencia de estos taxones han sido las responsables por la mayoría de las diferencias comunitarias tanto espaciales como temporales. Fueron identificados a nivel específico el 68% de los taxones de la comunidad, los taxones restantes fueron identificados a nivel de familia o phylum. La composición de la comunidad presentó hasta un 23% de especies exóticas, 27% nativas y 18% de especies cuyo origen ha sido indeterminado; el 32% de los taxones no pudieron ser identificados a nivel específico, quedando clasificados en un nivel taxonómico superior, por lo cual su origen (nativo, exótico, indeterminado) no ha sido posible determinar (Tabla 5.1).

En relación al modo de vida el 54% de los integrantes de la comunidad tiene hábitos infaunales, el 32% son epifaunales y el 14% incluye especies con ambos comportamientos. Hasta el 59% de la comunidad incluyó formas móviles que pueden estar dentro del sedimento o por encima del sustrato, mientras que el 41% fueron sésiles. La infauna móvil sería la forma más común de la comunidad, aunque dominada por la epifauna sésil de reducida movilidad representada por *Brachidontes rodriguezii*.

Tabla 5.1. Listado y algunas de las características de los taxones que componen la comunidad del mejillinar. Los valores de dominancia y densidad están expresados como media y desvío estándar. Referencias: Forma de vida Ep=epifauna; I=infauna; S=sésil; M=móvil; Origen del Taxón N=nativo; Ex=exótico; C=especie indeterminada; ?=origen desconocido.

Phyllum/ Especie	Densidad individuos/m ²	% Dominancia media ± DS	%Presencia	Forma de vida	Origen del taxón
Mollusca					
<i>Brachidontes rodriguezii</i>	26.355±15.741	92,86 ± 7,93	100,00	EpS	N
<i>Ostrea stentina</i>	13,0 ± 53,4	0,04 ± 0,15	9,38	EpS	N
<i>Sphenia fragilis</i>	6,3 ± 37,9	0,02 ± 0,08	5,21	IS	?
<i>Carditamera plata</i>	1,0 ± 7,2	0,004 ± 0,03	2,08	IS	N
<i>Corbula pulchella</i>	31 ± 18,9	0,01 ± 0,05	3,13	IS	N
Cnidaria					
Cnidaria INDET.	163,0 ± 1121,6	0,24 ± 1,11	14,58	CS	C
Sipuncula					
Sipuncula INDET.	5,2 ± 22,3	0,02 ± 0,10	6,25	IM	C
Nemertea					
<i>Lineus bonaerensis</i>	282,3 ± 645,1	0,90 ± 2,42	58,33	IM	N
Annelida					
Tubificidae INDET.	99,5 ± 352,8	0,58 ± 2,15	25,00	IM	C
<i>Alitta succinea</i>	324,0 ± 440,7	1,47 ± 2,11	71,88	IM	Ex
<i>Syllis prolixa</i>	335,4 ± 515,3	0,99 ± 1,22	69,79	IM	?
<i>Scoletoma tetraura</i>	14,6 ± 57,1	0,32 ± 2,49	13,54	IM	?
<i>Sabellaria nanella</i>	4,7 ± 27,2	0,01 ± 0,05	5,21	IS	?
Cirratulidae INDET.	0,5 ± 5,1	0,003 ± 0,03	1,04	IS	C
Phyllodocidae INDET.	1,0 ± 10,2	0,004 ± 0,04	1,04	IM	C
Crustacea					
<i>Cyrtograpsus altimanus</i>	145,8 ± 337,8	0,42 ± 0,81	48,96	IEpM	N
<i>Sphaeroma serratum</i>	410,9 ± 1382,6	0,84 ± 2,32	46,88	EpM	Ex
<i>Ampithoe valida</i>	40,6 ± 158,7	0,12 ± 0,44	15,63	EpM	Ex
<i>Monocorophium insidiosum</i>	138,5 ± 304,5	0,95 ± 4,59	55,21	IEpM	Ex
<i>Balanus glandula</i>	59,4 ± 266,4	0,18 ± 0,82	12,50	EpS	Ex
Amphipoda INDET	3,1 ± 17,5	0,01 ± 0,07	4,17	IEpM	C
Caprellidae INDET.	3,1 ± 30,6	0,01 ± 0,13	1,04	IEpM	C

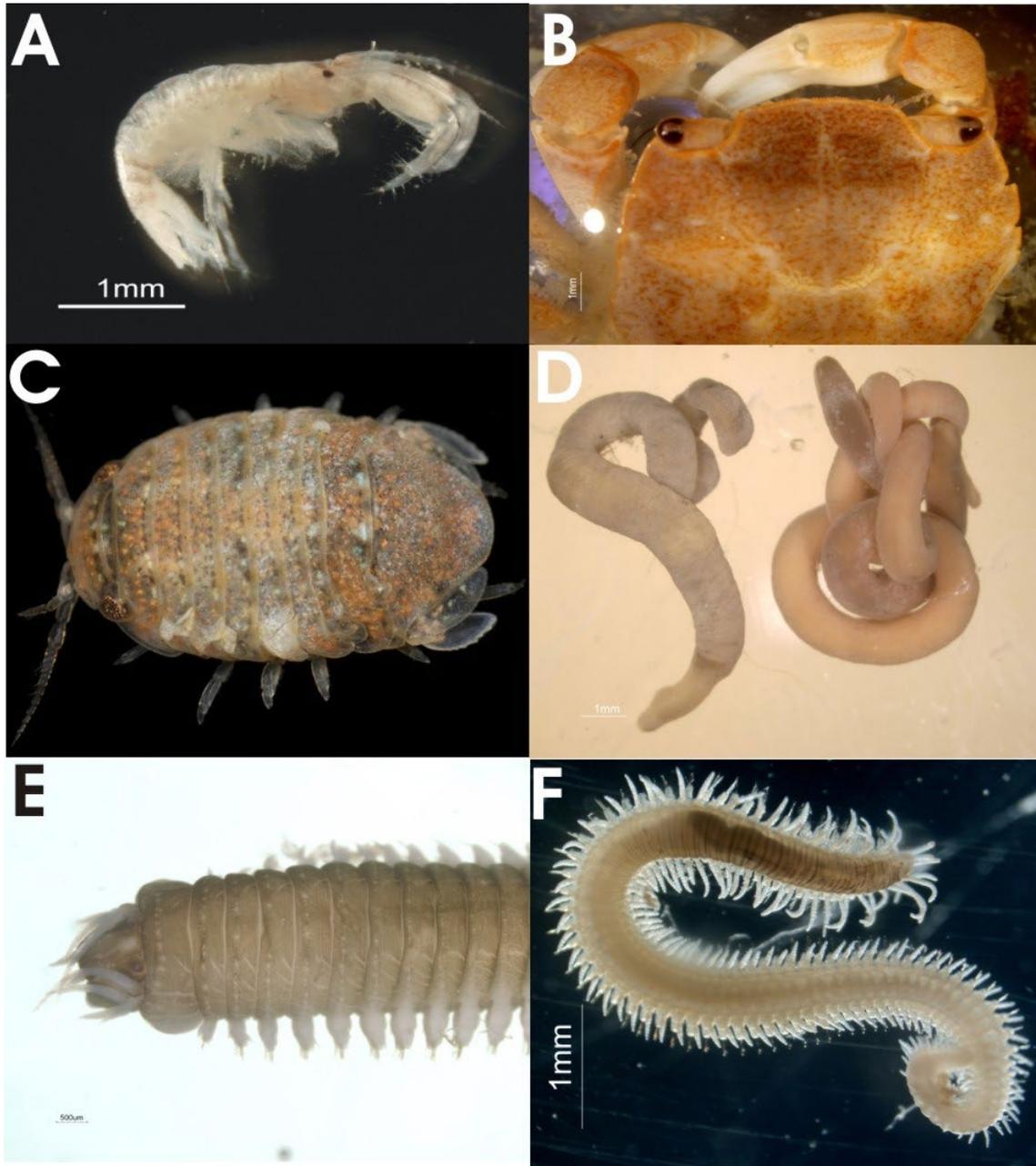


Figura 5.1. Fotografías de los taxones más frecuentes: (A) *Monocorophium insidiosum* (Foto: Cecilia Carcedo); (B) *Cyrtograpsus altimanus*; (C) *Sphaeroma serratum* (Foto: <https://www.aphotomarine.com>); (D) *Lineus bonaerensis*; (E) *Alitta succinea*; (F) *Syllis prolixa*.

Se encontraron 7 taxones con abundancias superiores en superficies verticales y 3 en superficies horizontales; para los 12 taxones restantes no se encontró diferencia significativa de abundancia entre superficies o estuvieron ausentes en alguna de las superficies (Tabla 5.2).

Tabla 5.2: Abundancia media de cada taxa \pm es (por muestra) para cada tipo de superficie (H=horizontal; V=vertical) y valores del estadístico F del GLM con su p asociado. En caso de ausencia del taxón en alguna de ambas superficies (0) no se realizó el test estadístico (-). Subrayados los valores significativamente mayores.

Nº individuos / muestra	H	V	F (p)
<i>Brachidontes rodriguezii</i>	370,00 \pm 25,37	<u>684,23 \pm 46,79</u>	F _{1,94} = 40,30 (***)
<i>Ostrea stentina</i>	0	0,5 \pm 1,47	-
<i>Sphenia fragilis</i>	0,02 \pm 0,02	0,23 \pm 0,16	F _{1,94} = 3,11 (ns)
<i>Carditamera plata</i>	0,02 \pm 0,02	0,02 \pm 0,02	F _{1,94} = 0,001 (ns)
<i>Corbula pulchella</i>	0	0,13 \pm 0,05	-
Cnidaria INDET.	0,33 \pm 0,24	<u>6,19 \pm 4,27</u>	F _{1,94} = 8,45 (**)
Sipuncula INDET.	0,08 \pm 0,06	0,13 \pm 0,08	F _{1,94} = 0,17 (ns)
<i>Lineus bonaerensis</i>	4,38 \pm 1,23	6,92 \pm 1,92	F _{1,94} = 1,35 (ns)
Tubificidae INDET.	<u>3,21 \pm 1,45</u>	0,77 \pm 0,37	F _{1,94} = 4,71 (*)
<i>Alitta succinea</i>	<u>9,73 \pm 1,90</u>	3,23 \pm 0,67	F _{1,94} = 15,07 (***)
<i>Syllis prolixa</i>	1,73 \pm 0,35	<u>11,69 \pm 2,05</u>	F _{1,94} = 50,98 (***)
<i>Scoletoma tetraura</i>	<u>0,52 \pm 0,21</u>	0,06 \pm 0,04	F _{1,94} = 7,43 (**)
<i>Sabellaria nanella</i>	0,02 \pm 0,02	0,17 \pm 0,10	F _{1,94} = 2,60 (ns)
Cirratulidae INDET.	0,02 \pm 0,14	0	-
Phyllodocidae INDET.	0	0,04 \pm 0,29	-
<i>Cyrtograpsus altimanus</i>	0,46 \pm 0,14	<u>5,38 \pm 1,27</u>	F _{1,94} = 39,61 (ns) (***)
<i>Sphaeroma serratum</i>	0,50 \pm 0,18	<u>15,94 \pm 4,63</u>	F _{1,94} = 57,22 (***)
<i>Ampithoe valida</i>	0,21 \pm 0,12	<u>1,42 \pm 0,72</u>	F _{1,94} = 6,10 (*)
<i>Monocorophium insidiosum</i>	1,73 \pm 0,46	<u>3,81 \pm 0,98</u>	F _{1,94} = 4,55 (*)
<i>Balanus glandula</i>	0,48 \pm 0,35	1,90 \pm 1,34	F _{1,94} = 1,82 (ns)
Amphipoda INDET	0,08 \pm 0,06	0,04 \pm 0,04	F _{1,94} = 0,34 (ns)
Caprellidae INDET.	0,12 \pm 0,86	0	-

ns = no significativo; * = significativo (p<0,05); ** = muy significativo (p<0,01); *** = muy altamente significativo (p< 0,001).

En cuanto a las áreas, en general no se encontraron diferencias de abundancia entre ambas, únicamente *Brachidontes rodriguezii* ($F_{1,64}=5,70$; $p<0,05$) y *Lineus bonaerensis* ($F_{1,64}=5,39$; $p<0,05$) presentaron abundancias significativamente superiores en el área 1.

5.3.1.1. Análisis univariado

El análisis de regresión entre las abundancias de *B. rodriguezii* y del resto de las especies que componen la comunidad del mejillinar encontró una relación positiva entre ambas variables (ANOVA de la regresión: $F_{1,92}=35,3$; $p<0,0001$; $R^2=0,28$). Al analizar esta relación por superficies (Figura 5.2), se encontró ausencia de relación entre las variables para H (ANOVA de la regresión: $F_{1,46}=0,1$; $p=0,93$; $R^2=0,10$) y una relación positiva entre ambas para V, aunque con un bajo valor de R^2 (ANOVA de la regresión: $F_{1,44}=22,5$; $p<0,0001$; $R^2=0,34$).

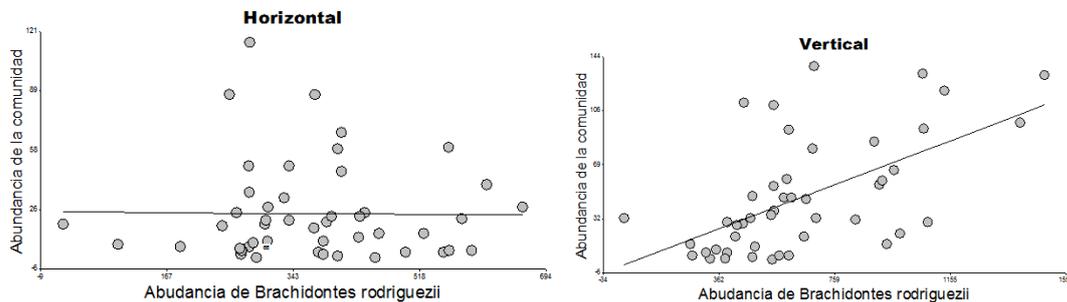


Figura 5.2: Rectas de regresión entre la abundancia de *Brachidontes rodriguezii* y la abundancia de la comunidad asociada al mejillinar, tanto en sustratos verticales como horizontales. Abundancia expresada como número de individuos / muestra.

Debido a interacciones entre las fechas de muestreo con las áreas y superficies para todos los índices comunitarios se realizó el ANOVA por fecha (diciembre 2008; febrero, mayo, agosto y noviembre 2009; marzo, mayo y septiembre 2010), de las cuales en la Tabla 5.3 sólo se incluyeron resultados significativos ($p<0,05$).

Se encontraron valores significativamente mayores de la diversidad d y de la riqueza específica S en la superficie vertical en la mitad de las fechas de muestreo (Tabla 5.3). A su vez H' y J , además de valores significativamente mayores en el vertical, también presentaron mayores valores en el área 1 en la mitad de las fechas de muestreo. Por otro lado, la dominancia D de *Brachidontes rodriguezii* alcanzó valores significativamente mayores en el área 2, en la mitad de las fechas de muestreo, pero sólo ha sido mayor en el horizontal para tres fechas de muestreo.

Tabla 5.3. Resultados del ANOVA doble (factores áreas y superficies) y test DMS asociado (Tukey) utilizado para comparar los índices comunitarios. Referencias: V=vertical; H=horizontal; A1=área 1; A2=área 2.

Variables	Áreas	Superficies	Interacción	DMS
Diversidad d & Riqueza S				
Diciembre 08	ns	<0,01	Ns	V > H
Febrero 09	ns	<0,01	Ns	V > H
Mayo 09	ns	<0,05	Ns	V > H
Marzo 10	ns	<0,05	Ns	V > H
Diversidad H'				
Diciembre 08	ns	<0,05	Ns	V > H
Febrero 09	<0,05	<0,05	Ns	A1 > A2; V > H
Marzo 10	<0,01	ns	Ns	A1 > A2
Mayo 10	<0,01	<0,05	Ns	A2 > A1; V > H
Uniformidad J				
Diciembre 08	<0,05	ns	Ns	A1 > A2
Febrero 09	<0,05	<0,05	Ns	A1 > A2; V > H;
Mayo 09	<0,05	ns	Ns	A1 > A2
Marzo 10	<0,01	ns	Ns	A1 > A2
Mayo 10	<0,01	<0,01	Ns	A2 > A1; V > H
Dominancia D				
Diciembre 08	ns	<0,05	Ns	H > V
Febrero 09	<0,05	<0,05	Ns	A2 > A1; H > V
Mayo 09	<0,05	ns	Ns	A2 > A1
Marzo 10	<0,01	ns	Ns	A2 > A1
Mayo 10	<0,01	<0,01	Ns	A1 > A2; H > V

En cuanto al patrón temporal de los descriptores comunitarios, se resalta la ausencia de diferencias espaciales significativas entre áreas y superficies durante las fechas de muestreo asociadas con el periodo de acreción de arenas sobre el mejillinar,

especialmente agosto y noviembre de 2009; sin embargo, septiembre de 2010 tampoco presentó diferencias significativas, lo cual podría indicar un posible solapamiento de patrones entre períodos de acreción-erosión con períodos estacionales relacionados con fechas de verano-otoño (con diferencias espaciales significativas) y otoño-invierno (sin diferencias espaciales significativas, homogeneización espacial).

5.3.1.2. Análisis multivariado

El análisis de componentes principales (ACP) indica que hubo una tendencia de asociación entre las muestras de la superficie vertical con los índices comunitarios y las variables físico-químicas del agua (Figura 5.3), durante la mayoría de las estaciones del año (a excepción del invierno, homogeneización espacial).

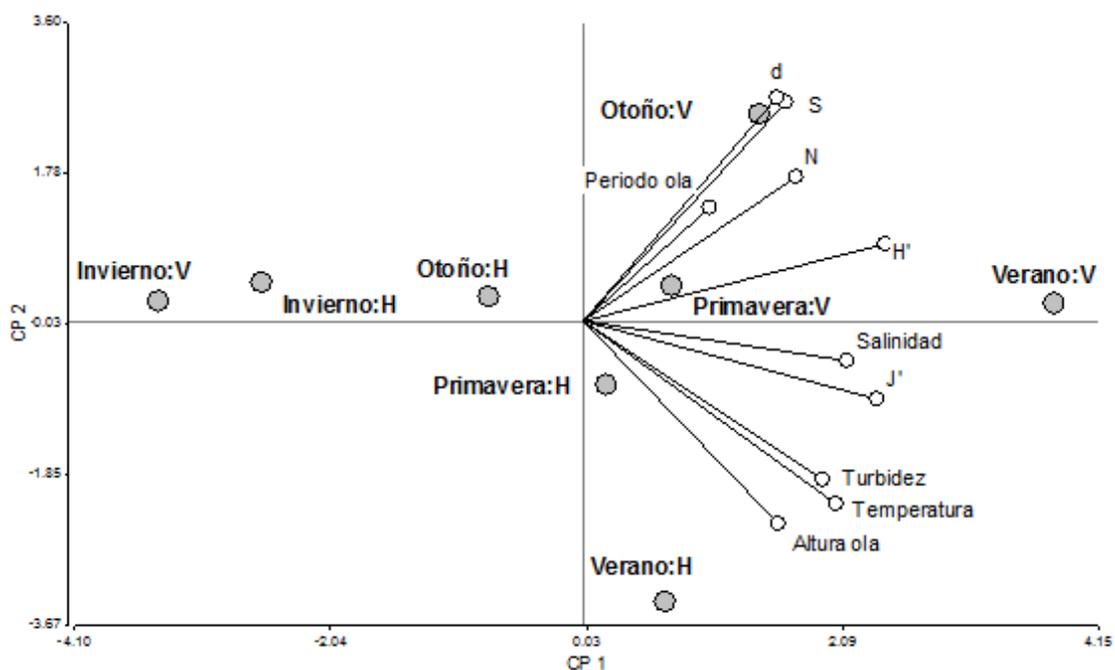


Figura 5.3. Gráfico bi-plot del Análisis de Componentes Principales (ACP) entre los índices comunitarios y las variables del agua, incluyendo la descripción de los factores período estacional y superficies (H=horizontal; V=vertical).

Los dos primeros componentes explicaron el 76% de la varianza total (CP1 = 51%; CP2 = 25%). Todos los índices comunitarios y los parámetros físico-químicos del agua

se correlacionaron positivamente con CP1, mientras que la casi mayoría de los índices comunitarios se correlacionaron positivamente con CP2, con el cual la altura de la ola se correlacionó negativamente (Tabla 5.4).

Tabla 5.4. Correlación entre los parámetros del agua y parámetros comunitarios con los componentes principales.

Variable	CP 1	CP 2
S	0.63	0.73
N	0.66	0.48
d	0.60	0.74
J'	0.91	-0.26
H'	0.93	0.26
Turbidez	0.74	-0.52
Salinidad	0.81	-0.13
Temperatura	0.78	-0.60
Altura ola	0.60	-0.67
Periodo ola	0.39	0.38

La rutina BIOENV indicó resultados similares al ACP, porque encontró una correlación significativa, aunque con un bajo valor de correlación ($Rho=0,137$; $p=0,03$), entre las matrices de similitud de las variables físico-químicas del agua y de los índices comunitarios, seleccionando la altura de la ola como la variable más importante. También se encontró una correlación significativa, aunque también con un bajo valor de correlación ($Rho=0,197$; $p=0,01$), entre la matriz de abundancia comunitaria y la matriz de parámetros físico-químicos del agua seleccionando la turbidez como la variable más importante.

A su vez, los componentes 1 (CP1 = 78%) y 2 (CP2 = 17%) explicaron el 95% de la varianza total del ACP entre los descriptores comunitarios y las variables del sedimento del mejillinar. La mayoría de los índices comunitarios se correlacionaron positivamente con CP1 junto con los mayores porcentajes de gravas, mayor tamaño

medio de granos (Media) y mayor valor de selección (selección pobre), sobre cuadrantes asociados con la superficie vertical (Figura 5.4).

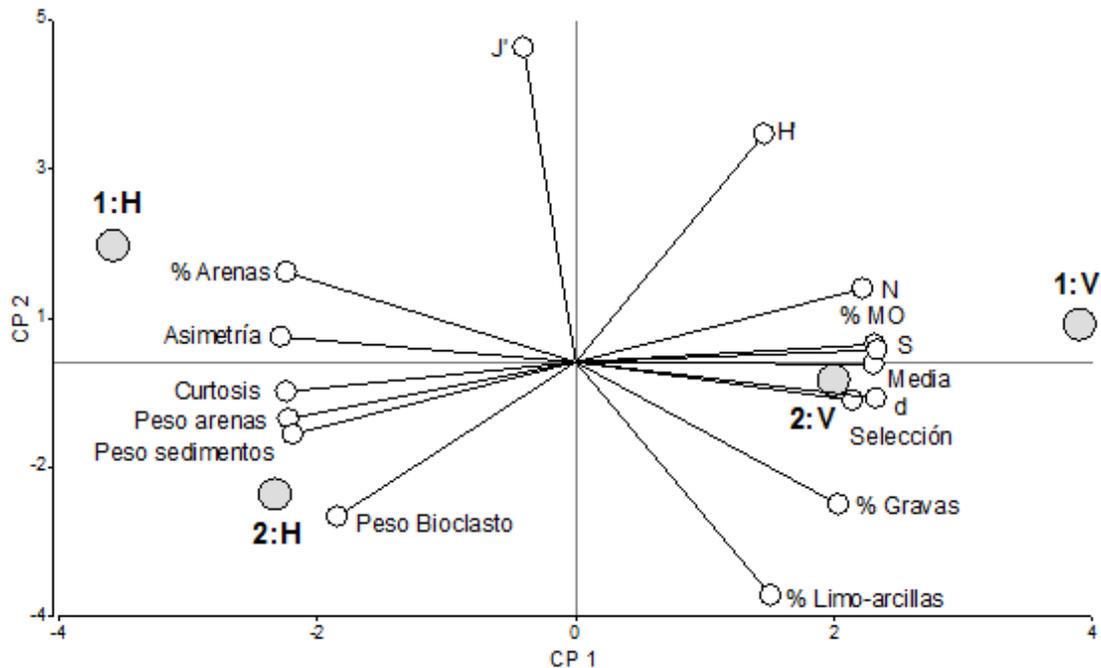


Figura 5.4. Gráfico bi-plot del Análisis de Componentes Principales (ACP) entre los índices comunitarios y las variables del sedimento, incluyendo la ubicación de las áreas (1 y 2) y superficies (H=horizontal; V=vertical) estudiadas.

Los parámetros asociados con las arenas como el peso y porcentajes de arenas, así como la asimetría y la curtosis se correlacionaron negativamente con CP1, sobre los cuadrantes asociados con el horizontal. La uniformidad J' y la diversidad H' se asociaron positivamente con CP2, con la cual las variables porcentajes de limo-arcillas y gravas así como el peso de bioclastos se correlacionaron negativamente (Tabla 5.5).

La rutina BIOENV encontró una correlación significativa aunque con un bajo valor de correlación ($Rho = 0,155$; $p = 0,04$) entre la matrices de similaridad de la abundancia comunitaria con la de los parámetros del sedimento del mejillinar, seleccionando el peso total de sedimentos (peso arenas + peso de bioclastos) como la variable más importante. Por otro lado, la rutina BIOENV no encontró correlación significativa entre las matrices de índices comunitarios y parámetros del sedimento del mejillinar ($Rho = 0,091$; $p=0,57$).

Tabla 5.5. Correlación entre los parámetros del sedimento y parámetros comunitarios y los componentes principales.

Variable	CP 1	CP 2
S	0.99	0.04
N	0.95	0.23
d	0.99	-0.12
J'	-0.17	0.98
H'	0.63	0.71
Selección	0.92	-0.12
Asimetría	-0.98	0.08
Curtosis	-0.96	-0.09
Peso arenas	-0.95	-0.18
Peso Bioclasto	-0.79	-0.48
Peso sedimentos	-0.93	-0.23
% MO	0.99	0.05
% Gravas	0.87	-0.44
% Arenas	-0.96	0.28
% Limo-arcillas	0.65	-0.73
Media	0.99	-0.01

No obstante, estas matrices de datos de parámetros del agua, de los sedimentos y comunitarios (matrices de abundancia de individuos y de índices de biodiversidad) contribuyeron para explicar un patrón temporal. Utilizando la matriz de las variables del agua más la variable tamaño del grano de sedimentos de la playa (Media), la rutina ANOSIM encontró diferencias muy significativas entre todas las estaciones del año entre sí ($R_{global}=0,943$; $p=0,01$), consistente con el clima templado del área de estudio. El SIMPER indicó el mayor porcentaje de contribución de similitud de cada estación para la variable turbidez, con mayores valores en el invierno (69%) y verano (68%) y también el tamaño del grano de sedimentos, con arenas más finas en la playa durante otoño (69%) y primavera (67%).

Para las variables del sedimento del mejillinar, sin embargo, a pesar de que la rutina ANOSIM también encontró diferencias significativas entre todas las estaciones del año entre sí, el valor de R_{global} fue bajo ($R_{\text{global}}=0,175$; $p=0,01$). Posiblemente debido a esto, para la rutina SIMPER fueron necesarias, en general, más de 4 variables para contribuir con $>50\%$ de la similitud de cada estación del año y explicar las diferencias entre ellas, lo cual ha sido coherente con el resultado del ANOSIM. Estas variables del sedimento permitieron encontrar una diferencia significativa entre las superficies de sustrato, pero con valor de $R < 0,5$ ($R_{\text{global}}=0,28$; $p=0,01$). La rutina SIMPER identificó el peso total de sedimentos (arenas + bioclastos) como la variable con mayor porcentaje de disimilaridad (12%) entre las superficies horizontal y vertical, seguido por el peso de arenas (11%), la asimetría (9%), el tamaño medio del grano (9%) y el porcentaje de bioclastos (8%), totalizando 51% de la disimilitud.

Estas variables de sedimentos indicadas por el SIMPER que estuvieron más asociadas con muestras del sustrato horizontal (mayor peso de sedimentos) y del vertical (mayor tamaño medio del sedimento) se utilizaron en la rutina MDS no métrico (Figura 5.5) para ilustrar la ordenación de las muestras. A su vez, debido a los bajos valores de R , la matriz de índices comunitarios no permitió a la rutina ANOSIM encontrar un patrón temporal entre estaciones del año ($R_{\text{global}}=0,05$; $p=0,021$) y espacial entre superficies del sustrato ($R_{\text{global}}=0,19$; $p=0,01$).

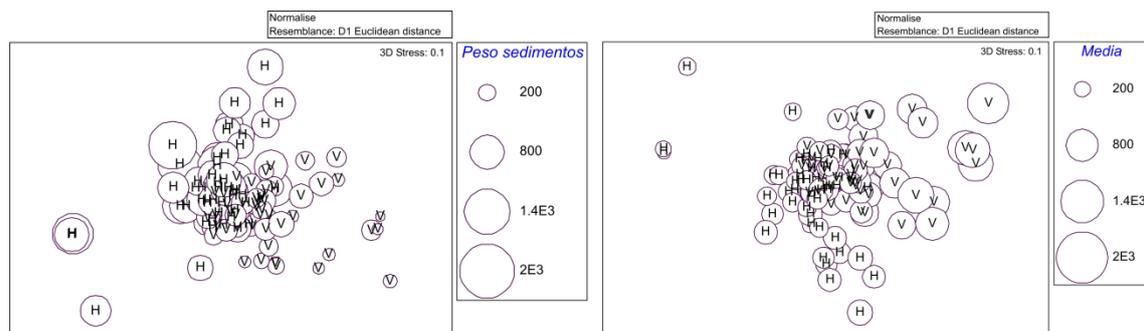


Figura 5.5. Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS) no métrico con las variables peso de sedimento (gramos por muestra) asociada con la superficie horizontal (H) y tamaño medio de sedimentos (unidad = micrones) con la vertical (V).

El SIMPER identificó el n° de taxones como la variable con mayor porcentaje de disimilitud (19%) entre las superficies horizontal y vertical, seguido por la

abundancia (N) de individuos de la comunidad (18%), la diversidad d (17%), la diversidad H' (15%) y la dominancia D de *Brachidontes rodriguezii* (15%) que totalizaron el 85% de la disimilitud entre superficies. Se obtuvo una buena ordenación (MDS no métrico: stress 2D = 0,07) entre las muestras de ambas superficies (Figura 5.6).

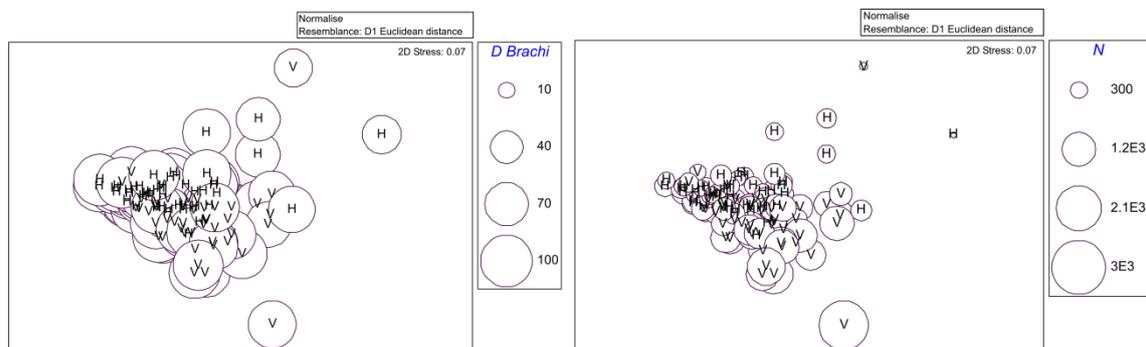


Figura 5.6. Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS) no métrico con las variables dominancia de *Brachidontes rodriguezii* (% D) asociada con la superficie horizontal (H) y abundancia de taxones (número de individuos por muestra N) con la superficie vertical (V).

Finalmente, utilizando la matriz de abundancia de todos los taxones con frecuencia $> 5\%$ en las muestras, el ANOSIM encontró diferencias significativas entre superficies, pero con un valor de $R < 0,5$ ($R_{\text{global}} = 0,3$; $p = 0,01$) y ausencia de diferencias entre estaciones del año ($R_{\text{global}} = 0,055$; $p = 0,06$). El SIMPER identificó a *Brachidontes rodriguezii* (33%) y *Syllis prolixa* (10%) con el mayor porcentaje de similitud para las muestras del vertical y *Alitta succinea* (9%) y Tubificidae INDET. (4%) para el horizontal. Esta matriz de datos permitió a la rutina MDS no métrico una ordenación útil (stress 3D = 0,11) para separar las muestras de ambas superficies (Figura 5.7).

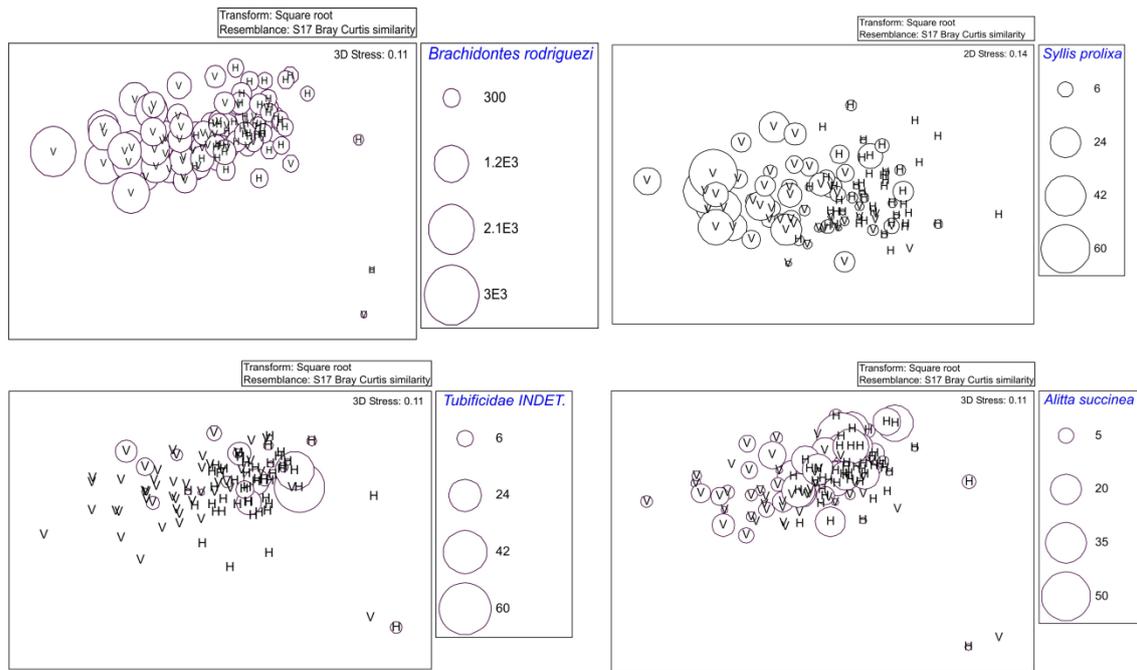


Figura 5.7. Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS) no métrico con la abundancia de taxones (nº de individuos / muestra) asociados con las superficies vertical (*Brachidontes rodriguezii* y *Syllis prolixa*) y horizontal (*Tubificidae* y *Alitta succinea*).

5.3.2. La macrofauna de la matriz y de los sedimentos debajo de la matriz

No se encontró una especie exclusiva de los sedimentos, pero sí algunas que estuvieron ausentes en los sedimentos (*Cnidaria* Indet., *Sabellaria nanella*, *Amphipoda* Indet.) y una sola especie, el poliqueto *Scoletoma tetraura*, con una abundancia superior en los sedimentos por debajo de la matriz. En consecuencia, la abundancia general de la comunidad ha sido mayor en la matriz de *Brachidontes rodriguezii* (Tabla 5.6)

Tabla 5.6. Listado de los taxones registrados en el muestreo de la matriz y de los sedimentos por debajo de la matriz. Los valores de dominancia y densidad están expresados como media y desvío estándar. Referencias: M = matriz; S = sedimentos debajo de la matriz.

Phyllum/ Especie	Densidad individuos/m ²		% Dominancia		%Presencia	
	M	S	M	S	M	S
Mollusca						
<i>Brachidontes rodriguezii</i>	21.691 ± 11.621	741 ± 1.348	91 ± 13	64 ± 36	100	92
<i>Ostrea stentina</i>	10 ± 55	1,8 ± 9,4	0,03 ± 0,1	1,9 ± 13,4	5	4
Cnidaria						
Cnidaria INDET.	66 ± 284	0	0,17 ± 0,8	0	15	0
Sipuncula						
Sipuncula INDET.	7,5 ± 24	0,9 ± 6,7	0,03 ± 0,1	0,06 ± 0,4	10	2
Nemertea						
<i>Lineus bonaerensis</i>	200 ± 594	14 ± 57	0,8 ± 3	1,2 ± 3,9	40	12
Annelida						
Tubificidae INDET.	144 ± 434	30 ± 82	0,8 ± 1,2	1,9 ± 4,7	32	22
<i>Alitta succinea</i>	373 ± 456	49 ± 72	1,9 ± 2,4	6,9 ± 13,6	82	48
<i>Syllis prolixa</i>	300 ± 558	25 ± 91	0,9 ± 1,2	4,2 ± 14	60	22
<i>Scoletoma tetraura</i>	5 ± 17	9 ± 32	0,03 0,1	0,6 ± 2,3	8,3	12
<i>Sabellaria nanella</i>	5 ± 32	0	0,01 ± 0,06	0	3,3	0
Crustacea						
<i>Cyrtograpsus altimanus</i>	86 ± 281	6 ± 40	0,6 ± 2,6	0,1 ± 0,8	32	4
<i>Sphaeroma serratum</i>	395 ± 1474	7 ± 29	0,9 ± 2,7	0,9 ± 4,6	47	8
<i>Ampithoe valida</i>	62 ± 197	0,9 ± 6	0,2 ± 0,5	0,03 ± 0,2	22	2
<i>Monocorophium insidiosum</i>	140 ± 302	6 ± 28	2,3 ± 11,9	1,4 ± 7,3	53	8
<i>Balanus glandula</i>	68 ± 313	0,9 ± 6	0,2 ± 0,9	0,08 ± 0,6	8,3	2
Amphipoda INDET.	1,7 ± 9	0	0,01 ± 0,03	0	3,3	0

5.3.2.1. Análisis univariado

En la mayoría de las fechas de muestreo no se encontraron diferencias significativas para los descriptores comunitarios entre la matriz y los sedimentos debajo de la matriz. En aquellas fechas con diferencias significativas, en general, se encontraron mayores valores de H' en los sedimentos y de S en la matriz, este último particularmente en la superficie vertical (Tabla 5.7). La dominancia de *Brachidontes rodriguezii* ha sido significativamente menor en los sedimentos, lo cual estaría relacionado también con los valores significativamente mayores de uniformidad en los sedimentos.

Tabla 5.7. ANOVA doble y DMS asociado (Tukey) para los índices comunitarios.

Variables	Superficies	Matriz-Sedimentos	Interacción	DMS
Diversidad H'				
Agosto 09	ns	<0,01	ns	Sed > Mat
Noviembre 09	ns	<0,05	ns	Sed > Mat
Marzo 10	ns	<0,05	ns	Sed > Mat
RiquezaS				
Mayo 09	ns	<0,01	S/Mat-Sed	VMat > todos; HMat > VSed
Agosto 09	ns	<0,01	ns	Mat > Sed
Marzo 10	<0,01	<0,01	S/Mat-Sed	HMat = todos
Mayo 10	ns	<0,05	ns	V > H; Mat > Sed
Uniformidad J'				
Agosto 09	<0,01	Ns	Ns	H > V
Noviembre 09	ns	<0,01	Ns	Sed > Mat
Dominancia D				
Mayo 09	<0,01	<0,05	S/Mat-Sed	HSed < todos
Agosto 09	ns	<0,05	Ns	Mat > Sed
Marzo 10	<0,01	<0,01	S/Mat-Sed	VSed < todos

En la mayoría de las fechas de muestreo el peso de los sedimentos en las superficies verticales fue significativamente mayor en la matriz que debajo de ella; mientras que en las superficies horizontales, en general, no se detectaron diferencias entre ambos microhábitas (Figura 5.8).

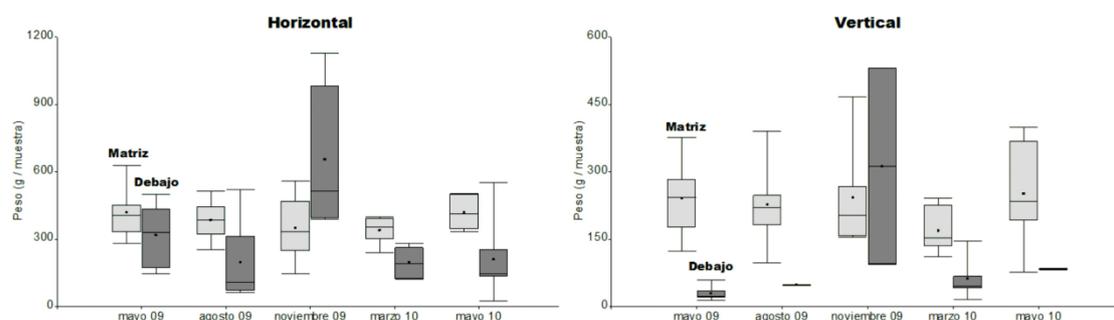


Figura 5.8. Peso total de los sedimentos acumulados dentro (gris claro) y debajo de la matriz del mejillinar (gris oscuro) en cada superficie y fecha de muestreo.

La abundancia de la comunidad presentó una significativa relación negativa con el peso de los sedimentos retenidos dentro de matriz (ANOVA de la regresión: $R^2=0,15$; $F_{1,56}=10,22$; $p=0,002$) y positiva con el peso de los sedimentos debajo de la matriz (ANOVA de la regresión: $R^2=0,26$; $F_{1,43}=14,94$; $p=0,0004$) (Figura 5.9).

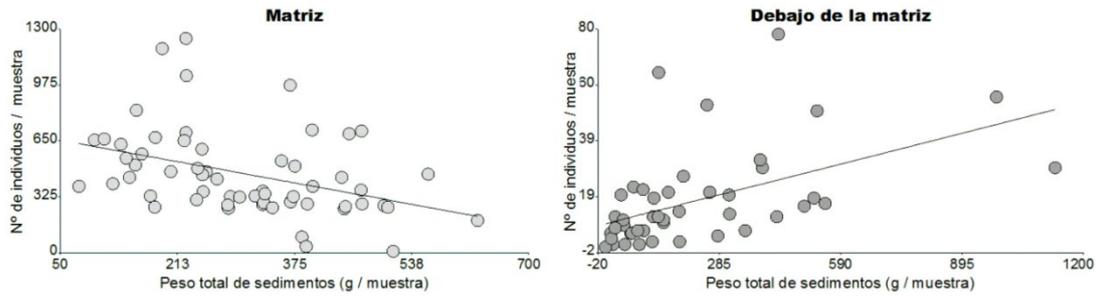


Figura 5.9. Regresión lineal entre la abundancia de la comunidad del mejillinar, expresada como el número de individuos, y el peso total de sedimentos (arenas + gravas) retenidos dentro y debajo de la matriz.

5.3.2.2. Análisis multivariado

De forma similar al análisis univariado, se encontró una tendencia de asociación entre las muestras de la matriz con los descriptores comunitarios, a excepción de la uniformidad J, que se asoció con los sedimentos por debajo de la matriz (Figura 5.10).

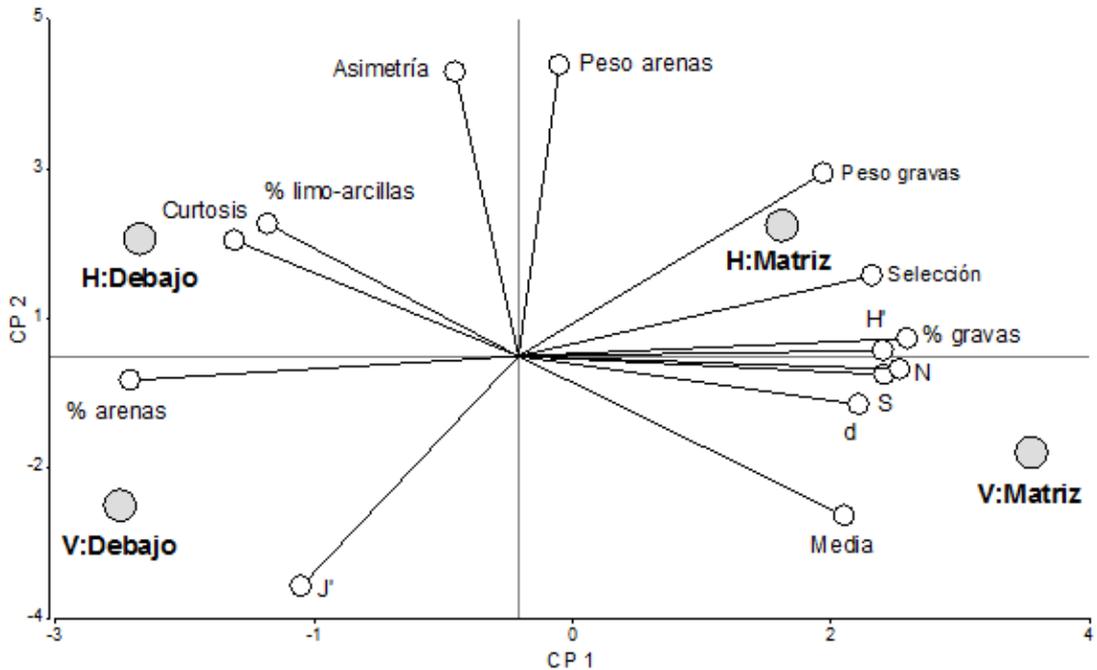


Figura 5.10. Gráfico bi-plot del Análisis de Componentes Principales (ACP) entre los índices comunitarios y las variables del sedimento.

Los componentes 1 (CP1 = 63%) y 2 (CP2 = 27%) explicaron el 90% de la varianza total (Tabla 5.8). De esa manera, casi todos los índices comunitarios, a excepción de la uniformidad, y las variables del sedimento asociadas con granos gruesos (% y peso de gravas) se correlacionaron positivamente con CP1, mientras que las variables del sedimento asociadas con granos más finos se correlacionaron negativamente con CP1. El peso de los sedimentos y la asimetría se correlacionaron positivamente con CP2, con la cual la uniformidad se correlacionó negativamente. El BIOENV encontró una correlación significativa pero con un valor de $R < 0,5$ entre las matrices de similitud de la abundancia comunitaria con los parámetros de los sedimentos ($Rho = 0,175$; $p = 0,02$), seleccionando la curtosis y selección como las variables más importantes; esta rutina no encontró correlación significativa entre las matrices de índices comunitarios y de variables sedimentarias ($Rho = 0,128$; $p=0,08$).

Tabla 5.8. Correlación entre los parámetros del sedimento y parámetros comunitarios con los componentes principales.

Variable	CP 1	CP 2
S	0.94	-0.07
N	0.98	-0.05
D	0.87	-0.17
J'	-0.56	-0.79
H'	0.94	0.02
Media	0.84	-0.55
Selección	0.91	0.28
Asimetría	-0.16	0.97
Curtosis	-0.73	0.39
% Gravas	0.98	0.06
% Arenas	-0.98	-0.08
% Limo-arcillas	-0.64	0.45
Peso gravas	0.78	0.62
Peso arenas	0.11	0.99

La matriz de los sedimentos no permitió a la rutina ANOSIM encontrar un patrón temporal ($R_{\text{global}}=0,085$; $p=0,02$). Para la rutina SIMPER fueron necesarias más de 4 variables para reunir un porcentaje $>50\%$ de similitud de cada estación del año y explicar las diferencias entre ellas, lo cual ha sido coherente con el resultado del ANOSIM; utilizando estas variables esta rutina encontró una diferencia significativa entre las muestras de la matriz y debajo de la matriz pero con un valor de $R < 0,5$ ($R_{\text{global}}=0,428$; $p=0,01$). Las variables seleccionadas por el SIMPER que presentaron los mayores valores en las muestras debajo de la matriz (mayor porcentaje de arenas) y de la matriz (mayor tamaño medio del grano), se utilizaron para ordenar las muestras de ambos microhábitats (MDS no métrico: stress 3D = 0,07). Utilizando la matriz de los sedimentos el valor de $R < 0,5$ sugirió similitud entre muestras ($R_{\text{global}}=0,102$; $p=0,01$) de las superficies horizontal y vertical. El SIMPER seleccionó el porcentaje de gravas asociada con el vertical y el peso de arenas con el horizontal con los mayores porcentajes de disimilitud entre las superficies. Se obtuvo una ordenación aceptable por el MDS de las muestras de ambas superficies (Figura 5.11).

A su vez, la matriz de índices comunitarios no permitió al ANOSIM encontrar un patrón temporal entre fechas de muestreo ($R_{\text{global}}=0,033$; $p=0,16$), ni espacial entre superficies horizontal y vertical ($R_{\text{global}}=0,204$; $p=0,01$); en cambio, se encontró una diferencia significativa entre las muestras de la matriz y de los sedimentos por debajo de la matriz ($R_{\text{global}}=0,531$; $p=0,01$). El SIMPER identificó las variables abundancia de individuos en las muestras del vertical y nº de taxones S en muestras de la matriz contribuyendo con los mayores porcentajes de disimilitud entre muestras de ambas superficies (H y V) y microhábitats (matriz y por debajo de la matriz).

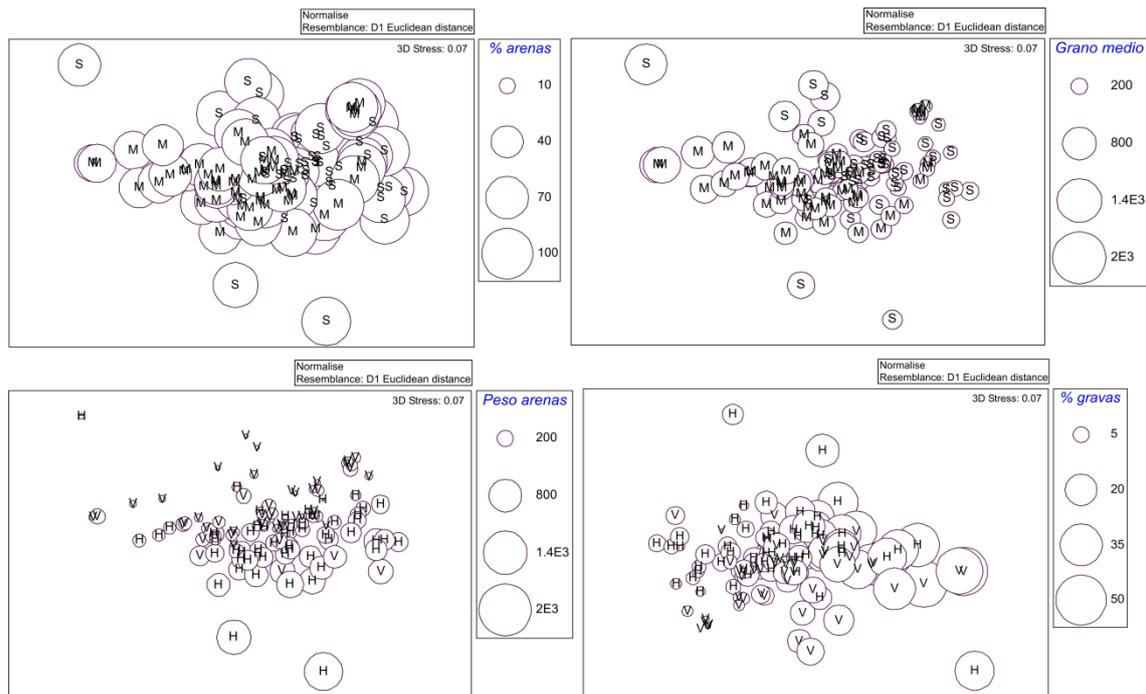


Figura 5.11. Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS) con las variables porcentaje de arenas para muestras por debajo de la matriz (S = sedimentos), tamaño medio del grano (unidad = micrones) para la matriz (M), peso de arenas para la superficie horizontal (H) y % de gravas para la vertical (V).

Finalmente, utilizando la matriz de abundancia de los taxones, el ANOSIM encontró diferencias muy significativas ($R_{\text{global}}=0,793$; $p=0,01$) entre las comunidades de la matriz y de los sedimentos por debajo de la matriz, indicando ensambles comunitarios con abundancias muy diferentes entre ambos microhábitats. Este patrón se mantuvo durante todo el estudio porque el valor de $R < 0,5$ ($R_{\text{global}}=0,085$; $p=0,03$) indicó similitud entre muestras de diferentes fechas de muestreo.

Para la abundancia de los ensambles comunitarios, el SIMPER identificó a *B. rodriguezii* con el mayor porcentaje de disimilitud (64,2%) entre los microhábitats matriz y sedimentos, con una abundancia promedio mayor en la matriz, en cuanto que, entre los demás taxones, *Alitta succinea* ha sido el que presentó la mayor abundancia promedio en los sedimentos por debajo de la matriz, aunque la abundancia de todos los taxones ha sido mayor en la matriz. Para esta matriz de abundancia el ANOSIM sugirió similitud entre muestras de las superficies horizontal y vertical, debido al valor de $R < 0,5$ ($R_{\text{global}}=0,317$; $p=0,01$).

El SIMPER identificó a *Brachidontes rodriguezii* con la mayor abundancia promedio para el vertical y *Alitta succinea* para el horizontal. Esta matriz de datos permitió a la rutina MDS no métrico (Figura 5.12) una ordenación aceptable (stress 2D = 0,11) para las muestras de ambas superficies y microhábitats.

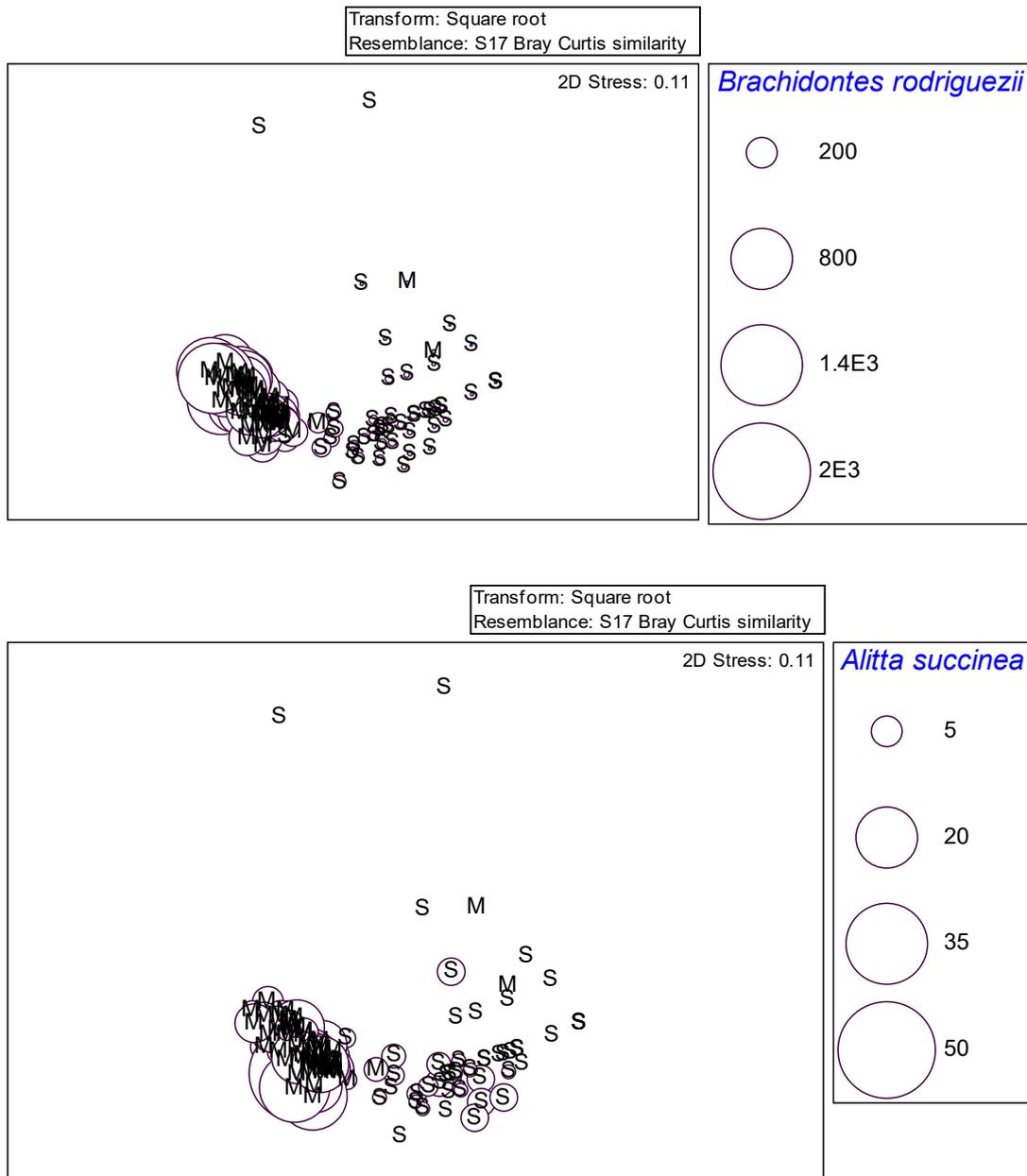


Figura 5.12. Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS) no métrico con la abundancia de *Brachidontes rodriguezii* para matriz (M) y superficie vertical (V) y *Alitta succinea* para sedimentos por debajo de la matriz (S) y horizontal (H).

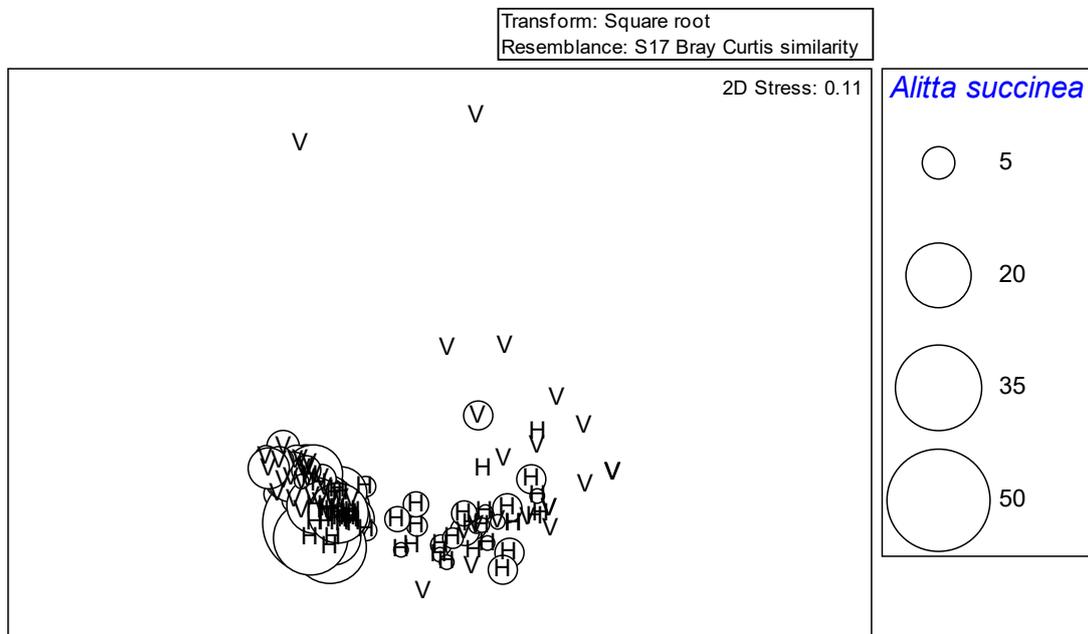
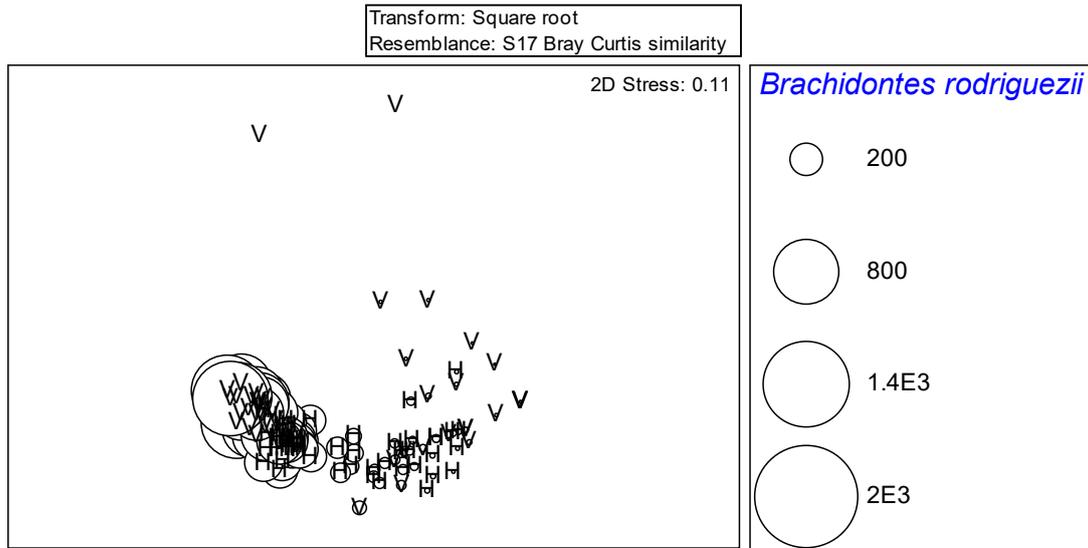


Figura 5.12.continuación.

5.3.3. La macrofauna del mejillinar enterrado por arenas de la playa

No se encontró una especie exclusiva en el mejillinar enterrado, pero sí se registró el aumento de la densidad, dominancia y presencia de *Sipuncula* indet. y el poliqueto *Scoletoma tetraura* en las muestras del mejillinar enterrado; en estas mismas muestras también se observó el aumento de la densidad y dominancia del anfípodo

Monocorophium insidiosum (Tabla 5.9). El efecto del enterramiento sobre la mortalidad de *Brachidontes rodriguezii* ha sido evidente, resultando en una densidad 10 veces menor de individuos vivos en el mejillinar enterrado con respecto al desenterrado. A su vez, esta disminución de la densidad de mejillines vivos enterrados provocó una disminución de la dominancia y presencia de *B. rodriguezii* en el mejillinar enterrado.

Tabla 5.9. Listado de los taxones registrados en el muestreo del mejillinar desenterrado y enterrado. Los valores de dominancia y densidad están expresados como media y desvío estándar. Referencias: Desenterrado = D y Enterrado = E.

Phyllum/ Especie	Densidad individuos/m ²		% Dominancia		%Presencia	
	D	E	D	E	D	E
Mollusca						
<i>Brachidontes rodriguezii</i>	22.595 ± 13.988	2.062 ± 4.186	84 ± 22	65 ± 42	100	83
Cnidaria						
Cnidaria INDET.	33 ± 86	0	0,07 ± 0,16	0	25	0
Sipuncula						
Sipuncula INDET.	12 ± 31	29 ± 72	0,03 ± 0,07	1,7 ± 4,9	17	25
Nemertea						
<i>Lineus bonaerensis</i>	550 ± 1.244	0	2,4 ± 6,2	0	50	0
Annelida						
Tubificidae INDET.	475 ± 889	8 ± 28	2,5 ± 5,2	0,05 ± 0,2	41	8,3
<i>Alitta succinea</i>	537 ± 820	41 ± 114	2,6 ± 3,9	0,9 ± 1,7	58	25
<i>Syllis prolixa</i>	129 ± 214	20 ± 49	0,4 ± 0,6	0,7 ± 2,1	58	16
<i>Scoletoma tetraura</i>	50 ± 143	75 ± 150	5,9 ± 20,6	8,2 ± 21	25	33
Crustacea						
<i>Cyrtograpsus altimanus</i>	112 ± 269	8 ± 19	0,9 ± 2,1	0,8 ± 2,1	50	17
<i>Sphaeroma serratum</i>	41 ± 84	4 ± 14	0,1 ± 0,3	0,3 ± 1,1	41	8
<i>Monocorophium insidiosum</i>	54 ± 113	229 ± 438	0,2 ± 0,4	22,2 ± 39	41	33
Amphipoda INDET.	4 ± 14	0	0,01 ± 0,04	0	8	0

5.3.3.1. Análisis univariado

Debido a interacciones entre los factores fechas de muestreo y enterramiento, solamente el n° de taxones S, la abundancia de individuos N y la dominancia D de *Brachidontes rodriguezii* presentaron valores mayores en el mejillinar desenterrado, a lo largo de todo el muestreo (Tabla 5.10).

Tabla 5.10. ANOVA doble y DMS asociado (Tukey) con índices comunitarios.

Variables	Fecha	Desenterrado-Enterrado	Interacción	DMS
Uniformidad J	Mayo 10	<0,01	F/Des-Ent	Des > Ent
Riqueza S	ns	<0,01	Ns	Des > Ent
Dominancia D	ns	<0,01	Ns	Des > Ent
Abundancia N	ns	<0,01	Ns	Des > Ent
Diversidad H'	Marzo 10	<0,05	F/Des-Ent	Des > Ent
	Mayo 10	<0,05	F/Des-Ent	Des > Ent

Los demás índices presentaron un contraste definido solamente en las fechas de muestreo de 2010, mientras que durante 2009 aunque los valores también fueron mayores en el desenterrado, las diferencias no fueron significativas ($p > 0,05$).

5.3.3.2. Análisis multivariado

Similar al análisis univariado, se encontró una tendencia de asociación entre las muestras del mejillinar desenterrado con los descriptores comunitarios (Figura 5.13).

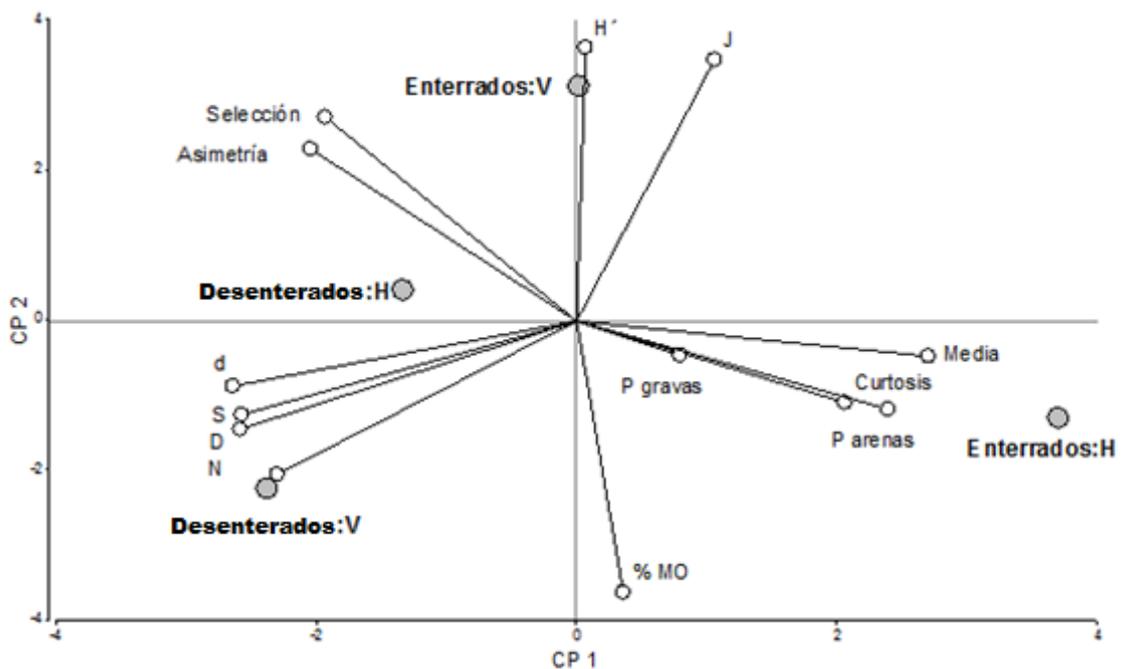


Figura 5.13. Gráfico bi-plot del Análisis de Componentes Principales (ACP) entre los índices comunitarios y las variables del sedimento.

Los parámetros asociados con el enterramiento como el peso de sedimentos (gravas + arenas), tamaño medio del grano, curtosis y porcentaje de materia orgánica total (% MOT) se correlacionaron positivamente con CP1, con la cual los índices de diversidad d , H' , S , abundancia de individuos y dominancia de *Brachidontes rodriguezii* se relacionaron negativamente (Tabla 5.11).

Los índices J , H' y N , junto con la selección y asimetría de los sedimentos se correlacionaron positivamente con CP2. Los componentes 1 (CP1 = 48%) y 2 (CP2 = 38%) explicaron el 86% de la varianza total.

Tabla 5.11. Correlación entre los parámetros del sedimento y parámetros comunitarios con los componentes principales.

Variable	CP 1	CP 2	CP 3
% MOT	0.13	-0.96	-0.24
Curtosis	0.74	-0.29	0.61
Selección	-0.69	0.72	-0.05
Asimetría	-0.73	0.61	0.32
Media	0.96	-0.13	-0.24
Peso de gravas	0.28	-0.12	0.95
Peso de arenas	0.85	-0.31	0.42
S	-0.92	-0.33	0.22
J	0.38	0.93	0.02
D	-0.92	-0.39	0.05
d	-0.94	-0.23	0.24
H'	0.03	0.97	0.25
N	-0.82	-0.54	0.19

Sin embargo, la rutina BIOENV no encontró correlaciones significativas entre la matriz de variables de los sedimentos con la matriz de índices comunitarios ($Rho = 0,208$; $p = 0,29$), con la matriz de abundancia de individuos de la comunidad ($Rho = 0,107$; $p = 0,6$) y con la matriz de variables poblacionales de *Brachidontes rodriguezii* ($Rho = 0,212$; $p = 0,07$).

Por otro lado, el ANOSIM encontró diferencias muy significativas entre las muestras enterradas y desenterradas utilizando las matrices de parámetros poblacionales de *B. rodriguezii* ($R_{\text{global}} = 0,944$; $p = 0,01$) y de abundancia comunitaria ($R_{\text{global}} = 0,704$; $p = 0,03$), mientras que encontró ausencia de diferencia utilizando la matriz de índices comunitarios ($R_{\text{global}} = 0,167$; $p = 0,11$).

Debido a valores de $R < 0,5$ tampoco se encontraron diferencias significativas entre las fechas de muestreo, utilizando las matrices de abundancia ($R_{\text{global}} = 0,403$; $p = 0,02$) y de índices comunitarios ($R_{\text{global}} = 0,441$; $p = 0,01$). Para la matriz de abundancia de taxones de la comunidad, el SIMPER indicó al anfípodo *Monocorophium insidiosum* con una abundancia mayor en el mejillinar enterrado y la rutina MDS obtuvo una ordenación útil (stress 3D = 0,05) de las muestras enterradas y desenterradas (Figura 5.14).

Utilizando la matriz de sedimentos del mejillinar, el SIMPER seleccionó la variable peso de arenas con los mayores valores para muestras enterradas y, con esta matriz de datos, el MDS también obtuvo una ordenación útil (stress 3D = 0,04) de las muestras enterradas y desenterradas (Figura 5.14).

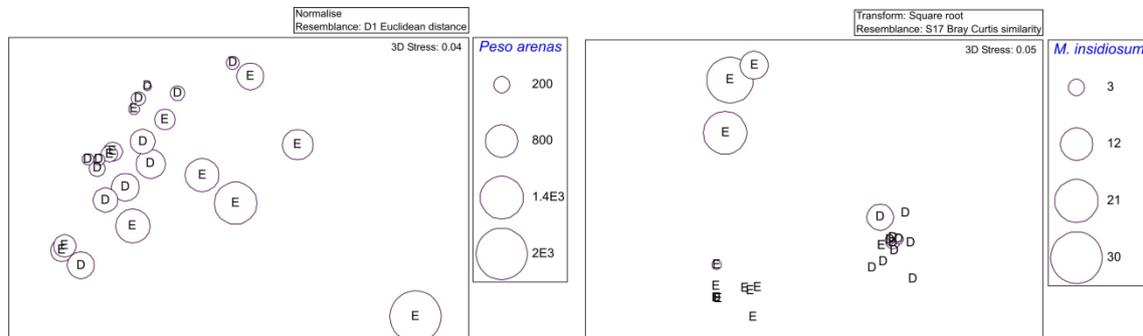


Figura 5.14. Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS) no métrico con peso de arenas (gramos / muestra) y abundancia (nº de individuos / muestra) de *Monocorophium insidiosum* para muestras enterradas (E) y desenterradas (D).

5.3.4. La macrofauna sobre un gradiente de disturbio por enterramiento

La composición taxonómica de la comunidad del mejillinar varió a lo largo del gradiente de disturbio (Tabla 5.12). Cuando el disturbio es máximo, solamente una especie de Sipuncula Indet. y *Monocorophium insidiosum* aumentaron su densidad,

dominancia y % de presencia en las muestras. En el sentido creciente del gradiente se resalta la persistencia de taxones de la infauna como Sipuncula y poliquetos y, principalmente de *M. insidiosum*.

Tabla 5.12. Valores promedios de densidad, dominancia y porcentaje de presencia de las especies que componen la comunidad del mejillinar a lo largo del gradiente de disturbio de enterramiento por arenas. Referencias: A = ausencia de disturbio; I = disturbio intermedio; M = disturbio máximo. Verde: valores con una tendencia de aumento a mayor disturbio. Rojo: valores con una tendencia de disminuir a mayor disturbio. Negro: valores sin una tendencia definida.

Phyllum/ Especie	Densidad Individuos/m ²			% Dominancia			%Presencia		
	A	I	M	A	I	M	A	I	M
Gradiente (mínimo a máximo)	→			→			→		
Mollusca									
<i>Brachidontes rodriguezii</i>	16.870	1404	827	93	87	65	100	100	83
Sipuncula									
<i>Sipuncula INDET.</i>	4	0	32	0,03	0	1,9	8	0	25
Nemertea									
<i>Lineus bonaerensis</i>	100	4	0	0,5	0,3	0	25	8	0
Annelida									
<i>Tubificidae INDET.</i>	50	33	9	0,8	1,7	0,3	50	33	8
<i>Alitta succinea</i>	316	45	41	1,8	2,8	1,9	75	58	25
<i>Syllis proluxa</i>	58	12	22	0,5	0,6	1,1	58	25	16
<i>Scoletoma tetraura</i>	79	8	41	2,3	0,2	4,3	50	17	33
Crustacea									
<i>Cyrtograpsus altimanus</i>	37	4	9	0,4	0,5	1,8	58	8	17
<i>Sphaeroma serratum</i>	12	4	4	0,06	0,2	0,3	25	8	8
<i>Monocorophium insidiosum</i>	50	25	250	0,4	6,2	22	50	25	33
<i>Amphipoda INDET.</i>	4	0	0	0,01	0	0	8	0	0

5.3.4.1. Análisis univariado

Se encontró una disminución de la densidad de *Brachidontes rodriguezii* (nº de vivos, Tabla 5.13) y un aumento significativo de los muertos (nº y % de muertos, Tabla 5.13) en el sentido creciente del gradiente de disturbio (Figura 5.15).

A pesar que el porcentaje de reclutas ha sido menor bajo el máximo nivel de disturbio, no se encontraron diferencias significativas a lo largo del gradiente (Tabla 5.13).

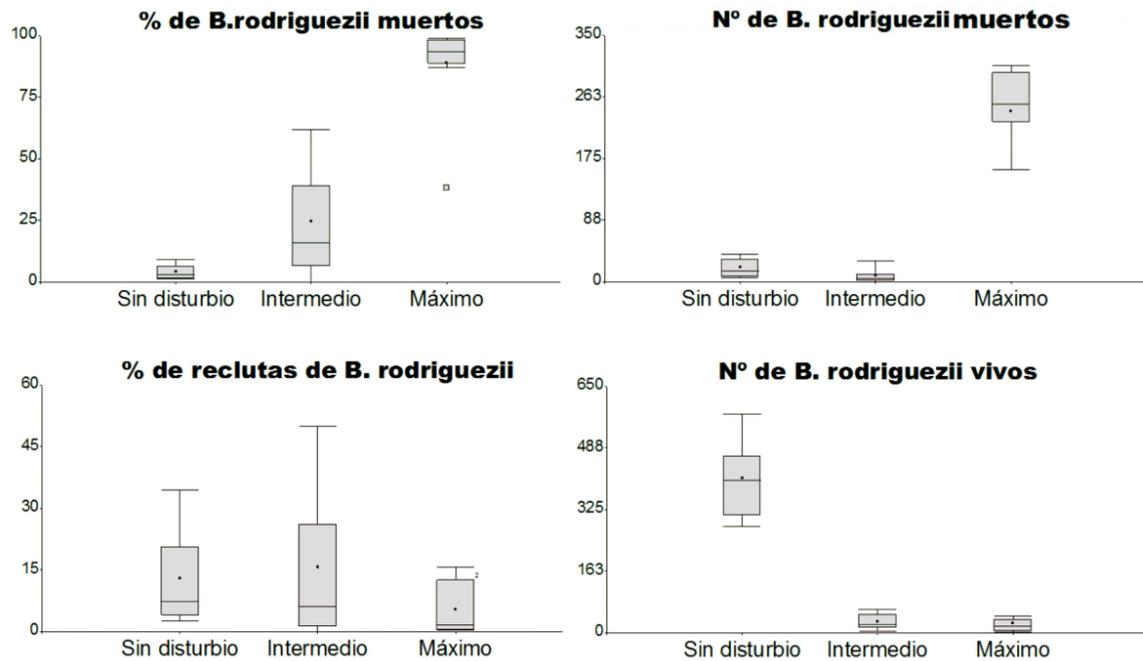


Figura 5.15. Variables poblacionales de *Brachidontes rodriguezii* a lo largo del gradiente de disturbio.

La dominancia D de *B. rodriguezii* encontrada en ausencia de disturbios ha sido significativamente superior al nivel del máximo disturbio, mientras que las diferencias entre el nivel intermedio con ambos extremos del gradiente no han sido importantes (Tabla 5.13). A su vez, se observó una disminución muy representativa del número de taxones (Tabla 5.13) de la comunidad en el sentido creciente del gradiente de disturbio (Figura 5.16).

Bajo el nivel intermedio de disturbio, ambos índices uniformidad J y diversidad H' alcanzaron valores significativamente mayores que los extremos del gradiente, en cuanto que la diferencia entre ambos extremos no ha sido significativa (Tabla 5.13; Figura 5.16). Para el índice d la diferencia entre ambos extremos ha sido significativa con menores valores bajo el nivel máximo de disturbio, en cuanto que las diferencias del nivel intermedio con ambos extremos no han sido significativas (Tabla 5.13).

Tabla 5.13: ANOVA y prueba de Kruskal Wallis (KW) para variables poblacionales de *Brachidontes rodriguezii*, descriptores comunitarios y variables de sedimentos a lo largo del gradiente de disturbio. Los valores están expresados como media y desvío estándar, por muestra. Referencias: mejillinar = ausencia de disturbio (A); sedimentos por debajo de la matriz = disturbio intermedio (I); enterrados = disturbio máximo (M); ns = no significativo; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$.

VARIABLES	Mejillinar	Sedimentos	Enterrados	F (ANOVA) y H (KW)
Nº de vivos	408 ± 110	28 ± 24	24 ± 27	H=23,65(***); A>I=M
% de reclutas	12 ± 12	15 ± 19	5 ± 6	H=4,42(ns); A=I=M
Nº de muertos	20 ± 17	8 ± 11	242 ± 73	H=22,99(***); A=I<M
% de muertos	4 ± 3	24 ± 25	89 ± 16	F _{2,24} =81,0(***); A=I<M
Dominancia D	90 ± 9	85 ± 16	68 ± 39	F _{2,24} =3,4(***); A ≥ I ≥ M
Uniformidad J	0,33 ± 0,24	0,8 ± 0,08	0,46 ± 0,24	H=12,23(**); A=M<I;
Nº de taxones S	5,5 ± 1,5	3,2 ± 1,3	2,9 ± 2,1	F _{2,24} =10,7(***); A>I=M
Diversidad d	0,73 ± 0,24	1,27 ± 0,63	0,48 ± 0,41	F _{2,24} =11,38(***); A ≤ I ≤ M
Diversidad H'	0,52 ± 0,34	0,87 ± 0,41	0,49 ± 0,41	F _{2,24} =5,73(**); A=M<I
Tamaño grano (µm)	331 ± 77	265 ± 110	438 ± 178	H=9,39(**); A=I<M
Selección de granos	3,44 ± 0,43	2,85 ± 0,48	3,25 ± 0,45	F _{2,24} =7,95(**); A=M>I
Asimetría de granos	0,52 ± 0,18	0,51 ± 0,21	0,42 ± 0,22	F _{2,24} =1,31(ns); A=I=M
Curtosis de granos	0,88 ± 0,35	1,79 ± 1,3	1,0 ± 0,38	H=5,64(ns); A=I=M
% granos > 500 µm	41 ± 27	10 ± 5	24 ± 10	H=15,82(***); A=M>I
% granos < 500 µm	58 ± 27	88 ± 5	75 ± 10	H=15,82(***); A=M<I
Peso > 500 µm (g)	216 ± 113	75 ± 55	193 ± 189	H=7,06(*); A=M>I
Peso < 500 µm (g)	301 ± 223	312 ± 338	672 ± 548	H=5,45(ns); A=I=M

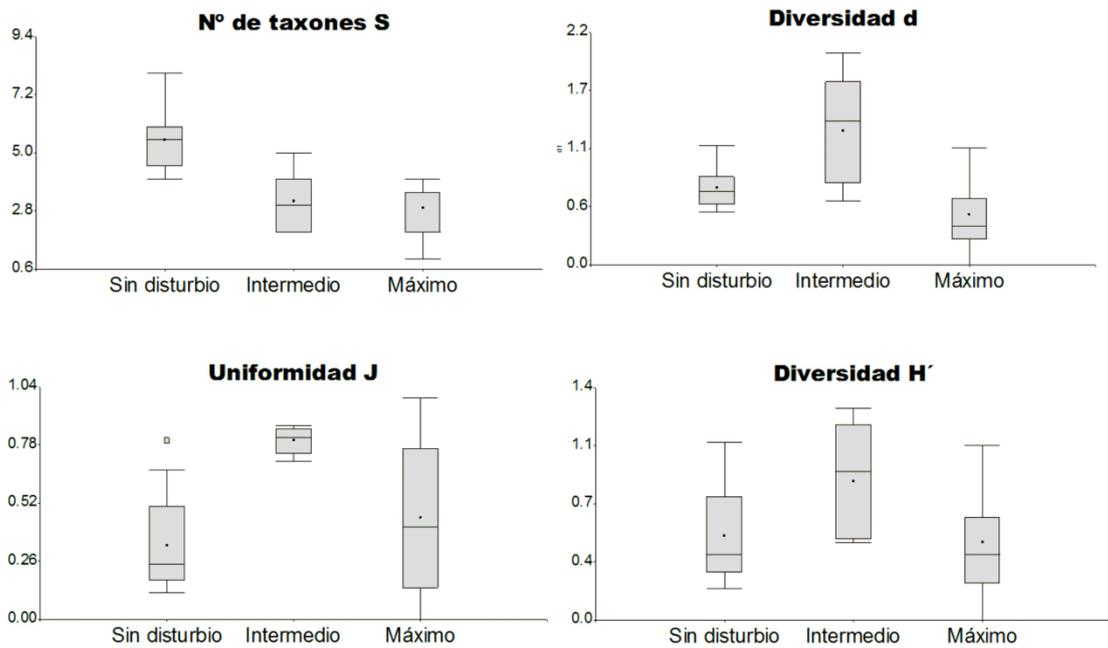


Figura 5.16. Descriptores comunitarios a lo largo del gradiente de disturbio.

El análisis de las variables de los sedimentos a lo largo del gradiente de disturbio indicó ausencia de diferencia para el peso de sedimentos menores a 500 micras (arenas), en cuanto que los sedimentos mayores a 500 micras (peso gravas) presentaron valores significativamente menores en el nivel intermedio de disturbio, es decir en los sedimentos por debajo de la matriz (Tabla 5.13). En términos porcentuales las diferencias fueron altamente significativas, con granos más finos (< 500 micras) en los sedimentos por debajo de la matriz y granos más gruesos (> 500 micras) en el mejillinar (en ausencia del disturbio o con máximo nivel de disturbio). Los porcentajes de sedimentos mayores a 500 micras en el mejillinar deja evidente el efecto de bioingeniería de los mitílidos que retienen los granos gruesos en la matriz (sin disturbio), quedando los granos más finos en los sedimentos por debajo de la matriz (intermedio, Figura 5.17).

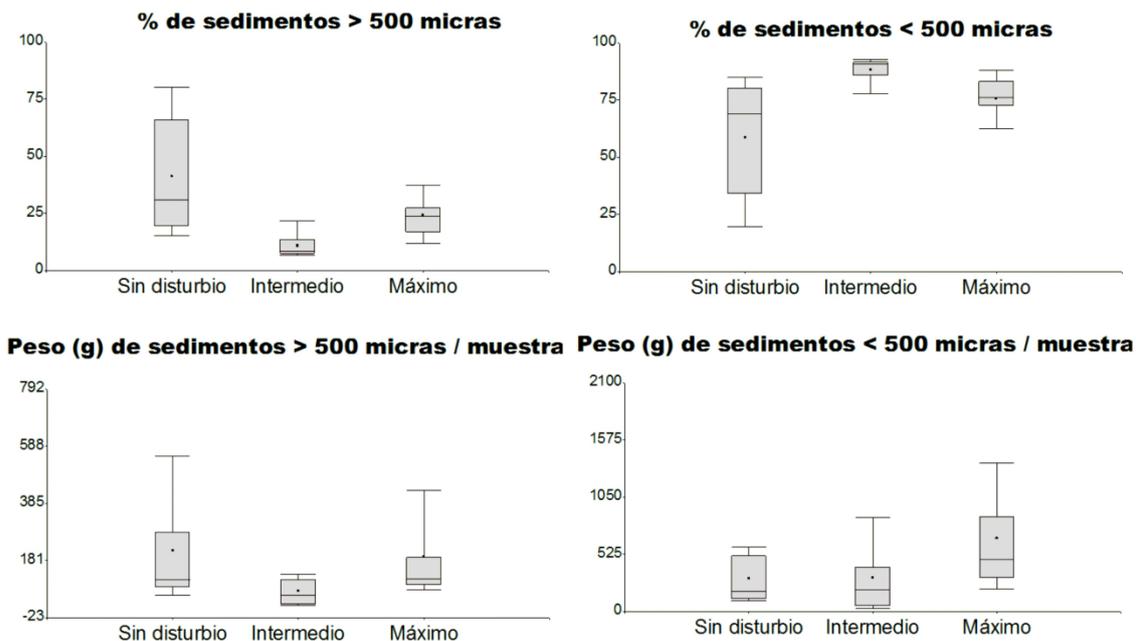


Figura 5.17. Pesos y porcentajes de sedimentos a lo largo del gradiente de disturbio.

Se encontró un tamaño medio del grano de los sedimentos que se correspondió con arenas medias para todo el gradiente de disturbio (Tabla 5.13; Figura 5.18), el cual ha sido significativamente mayor bajo el máximo nivel de disturbio. La selección de granos ha sido mayor en los sedimentos por debajo de la matriz, que correspondió al nivel intermedio de disturbio (Tabla 5.13; Figura 5.18), aunque el rango de variación de esta variable permaneció dentro de granos pobremente seleccionados para todo el gradiente de disturbio. Ambos parámetros, asimetría y curtosis, no presentaron diferencias a lo largo del gradiente de disturbio, con una distribución de la población de granos de sedimentos predominantemente platicúrtica-mesocúrtica y una tendencia asimétrica hacia granos gruesos para todo el gradiente de disturbio. De acuerdo a estos resultados, la composición granulométrica se asoció más con el origen de la muestra (mejillinar o sedimentos por debajo de la matriz) que con el gradiente de disturbio.

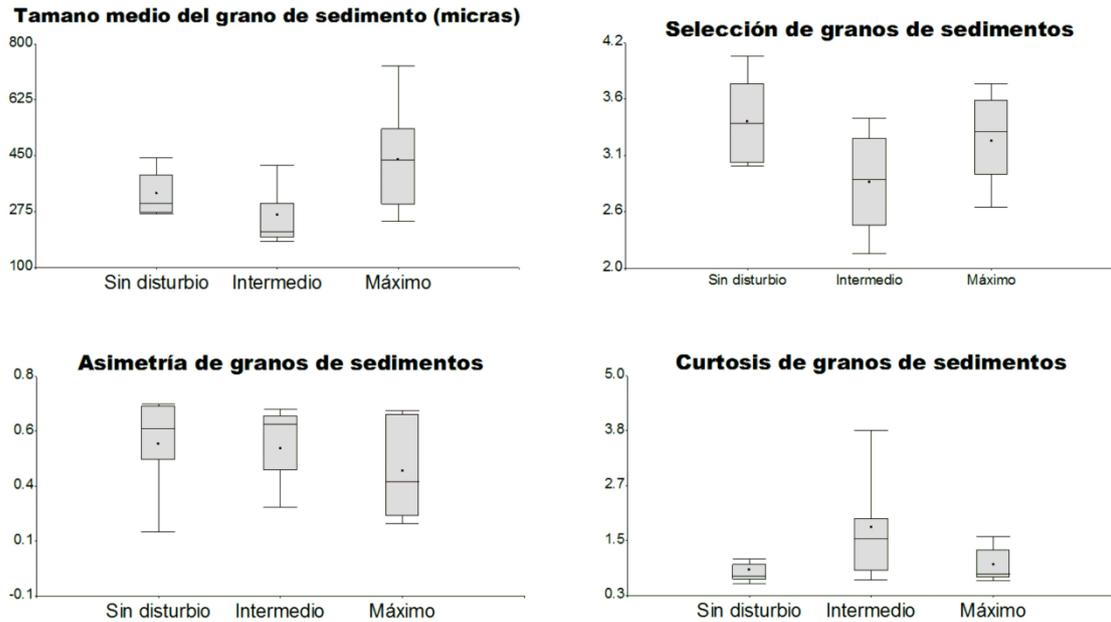


Figura 5.18. Medidas gráficas geométricas a lo largo del gradiente de disturbio.

5.3.4.2. Análisis multivariado

Se observó una clara asociación con el mejillinar (ausencia del disturbio) de aquellas especies afectadas por el aumento del disturbio (en rojo, Tabla 5.11), porque éstas se agruparon con el factor mejillinar (Figura 5.19) y todas se ubicaron cercanas al eje del CP1, con el cual estas mismas especies se correlacionaron positivamente, junto con la selección, la asimetría y el peso de granos mayores a 500 micras (Tabla 5.13).

También se encontró una evidente asociación de aquellas especies que aumentaron su presencia a lo largo del gradiente de disturbio (*Sipuncula Indet.* y *Monocorophium insidiosum*; en verde, Tabla 5.12) con el extremo máximo del disturbio y alejados de CP1, con el cual se correlacionaron negativamente; estos taxones se correlacionaron positivamente con CP2, al igual que el peso de los sedimentos menores que 500 micras, el tamaño del grano (media) y el porcentaje de granos > 500 micras (Tabla 5.14).

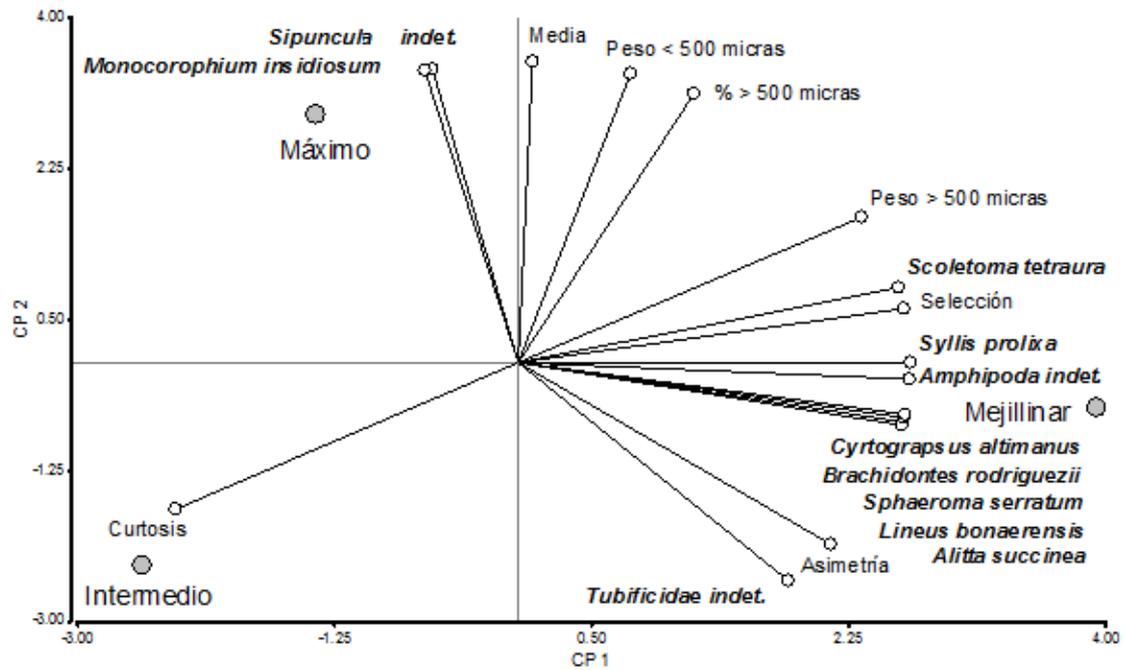


Figura 5.19: Gráfico bi-plot del Análisis de Componentes Principales (ACP) entre los taxones de la comunidad y las variables del sedimento.

La importancia de la población de *Brachidontes rodriguezii* para el mejillinar quedó evidente con los resultados de la rutina ANOSIM, porque la matriz de variables poblacionales del mitílido ha sido la única que alcanzó valores de $R_{global} > 0,5$ (Tabla 5.15), indicando contrastes significativos entre los diferentes niveles de disturbio. La matriz de abundancia de taxones de la comunidad alcanzó valores de $R \approx 0,5$ para los contrastes de ausencia de disturbio con ambos niveles de disturbio, sugiriendo que el valor de $R_{global} < 0,05$ se debió al bajo valor de R del contraste entre el nivel intermedio y el máximo. Finalmente, la matriz de variables de sedimentos no encontró diferencias significativas ($R < 0,05$) para ninguno de los contrastes (Tabla 5.15).

Tabla 5.14: Correlación entre las variables del sedimento y taxones de la comunidad con los componentes principales.

Variable	CP 1	CP 2
Media	0.12	0.99
Selección	0.99	0.10
Asimetría	0.75	-0.66
Curtosis	-0.91	-0.42
Peso > 500 micras	0.91	0.41
P < 500 micras	0.36	0.93
% > 500 micras	0.52	0.86
% < 500 micras	-0.53	-0.85
<i>Brachidontes rodriguezii</i>	0.98	-0.21
Sipunculida indet.	-0.14	0.99
<i>Lineus bonaerensis</i>	0.96	-0.28
Tubificidae indet.	0.63	-0.78
<i>Alitta succinea</i>	0.97	-0.26
<i>Syllis prolixa</i>	1.00	-0.08
<i>Scoletoma tetraura</i>	0.73	0.68
<i>Cyrtograpsus altimanus</i>	0.99	-0.13
<i>Sphaeroma serratum</i>	0.97	-0.25
Amphipoda indet.	0.97	-0.25
<i>Monocorophium insidiosum</i>	-0.16	0.99

También quedó manifiesta la relevancia de *Brachidontes rodriguezii* para contribuir con la disimilitud entre las muestras de los diferentes niveles de disturbio utilizando la rutina SIMPER, en cualquier caso la abundancia del taxón es responsable por más de 30% de la disimilitud (Tabla 5.16). A su vez, *Monocorophium insidiosum* ha sido el segundo taxón que más contribuyó para contrastar ambos niveles de disturbio entre sí, en cuanto que *Alitta succinea* ha sido el segundo taxón que más contribuyó para contrastar la ausencia de disturbio con los demás niveles (Tabla 5.16).

Tabla 5.15: Resultados de la rutina ANOSIM describiendo los valores del estadístico R y de la probabilidad p de comparaciones pareadas contrastando a todos los niveles del gradiente de disturbio (ausencia de disturbio, intermedio y máximo).

Matriz	Contraste niveles disturbio	valores de R y p
Poblacional de <i>B. rodriguezii</i>	Ausencia-Intermedio	R=0,551 (p<0,01)
Rglobal = 0,672	Ausencia-Máximo	R=0,769 (p<0,01)
	Intermedio-Maximo	R=0,658 (p<0,01)
Variables de los sedimentos	Ausencia-Intermedio	R=0,144 (p=0,034)
Rglobal = 0,094	Ausencia-Máximo	R=-0,012 (p<0,47)
	Intermedio-Maximo	R=0,147 (p<0,026)
Composición de la comunidad	Ausencia-Intermedio	R=0,497 (p<0,01)
Rglobal = 0,301	Ausencia-Máximo	R=0,439 (p<0,01)
	Intermedio-Maximo	R=0,011 (p=0,31)

Por otro lado, utilizando la matriz de variables poblacionales de *Brachidontes rodriguezii*, la rutina SIMPER encontró que la abundancia de vivos contribuyó con más del 70% de la disimilaridad entre muestras con ausencia de disturbio y los demás niveles de disturbio, en cuanto que para alcanzar > 70% de disimilaridad para ambos niveles de disturbio entre sí ha sido necesario sumar las variables abundancia de vivos y de muertos. Finalmente, utilizando la matriz de variables de sedimentos, la rutina SIMPER encontró que la variable peso de granos < 500 micras ha sido responsable por aproximadamente el 50% de la disimilitud para todos los contrastes.

La asociación entre *B. rodriguezii* con la ausencia de disturbio y *Monocorophium insidiosum* con el disturbio máximo se ilustró con una ordenación útil de las muestras (*stress* 2D = 0,13) utilizando la rutina MDS (Figura 5.20).

Tabla 5.16: Resultados de la rutina SIMPER describiendo el porcentaje (%) de contribución de cada taxón a la disimilitud para el contraste entre los niveles del gradiente de disturbio y el porcentaje acumulado; se incluyen valores hasta alcanzar un porcentaje acumulado > 60%. Los valores de abundancia de los taxones para cada nivel de disturbio se describieron como densidad en la Tabla 5.12.

Matriz de abundancia de taxones de la comunidad	%	% acumulado
contraste Ausencia - Intermedio		
<i>Brachidontes rodriguezii</i>	38,3	38,3
<i>Alitta succinea</i>	15,8	54,1
<i>Scoletoma tetraura</i>	7,9	62,0
contraste Ausencia - Máximo		
<i>Brachidontes rodriguezii</i>	38,1	38,1
<i>Alitta succinea</i>	14,7	52,8
<i>Monocorophium insidiosum</i>	11,2	64,0
contraste Intermedio - Máximo		
<i>Brachidontes rodriguezii</i>	32,9	32,9
<i>Monocorophium insidiosum</i>	21,1	54,0
<i>Alitta succinea</i>	12,4	66,4

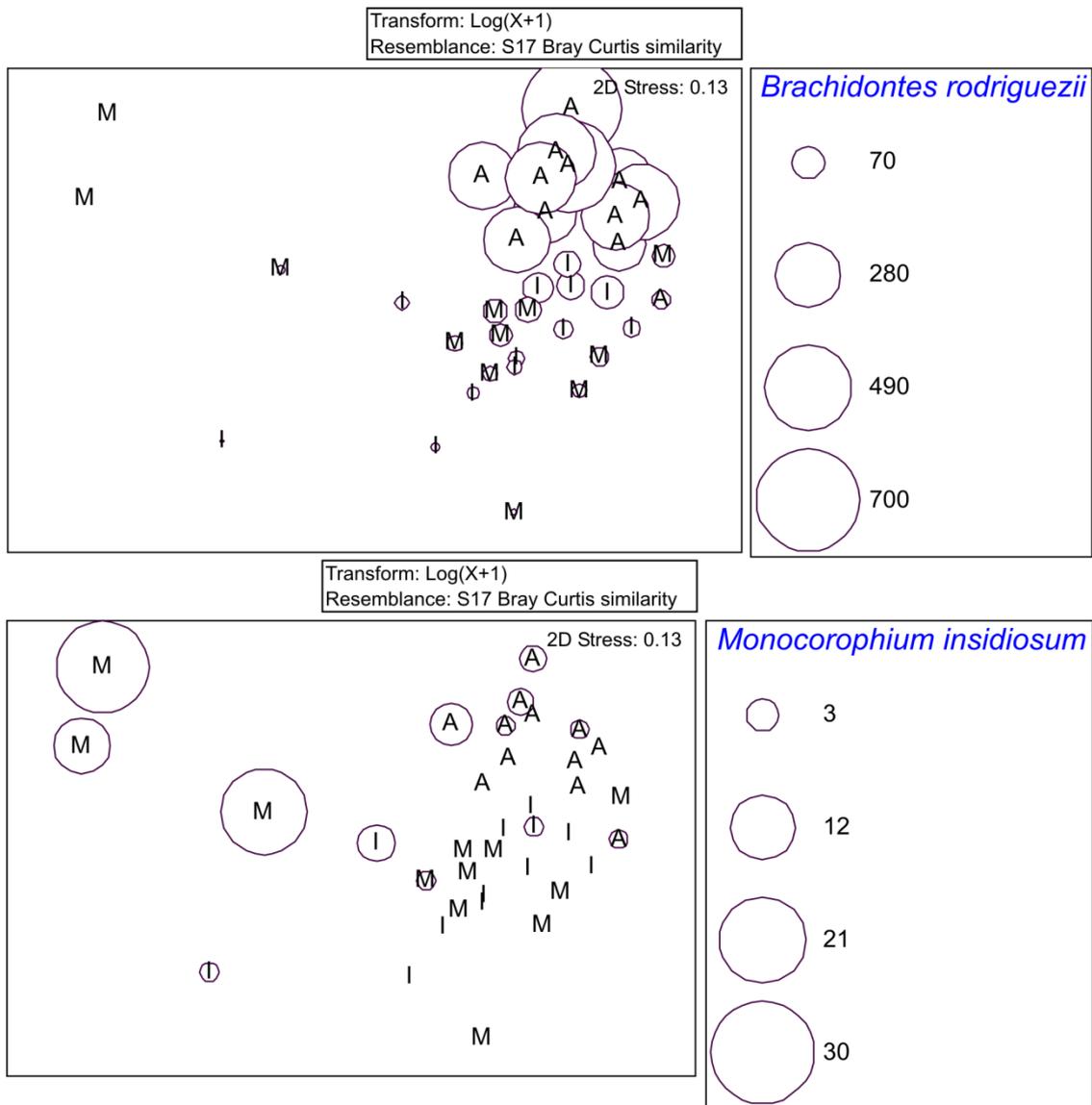


Figura 5.20: Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS) no métrico con la abundancia de *Brachidontes rodriguezii* y *Monocorophium insidiosum* para diferentes niveles de disturbio. Referencias: A = ausencia de disturbio; I = disturbio intermedio; M = disturbio máximo. Valores en la escala de burbujas: abundancia / muestra.

5.4. Discusión

La dominancia de *Brachidontes rodriguezii* en la comunidad asociada al mejillinar en Pehuén Co es similar a la registrada en otros mejillinares bonaerenses (Vallarino, 2002; Adami *et al.*, 2004), sin embargo la ausencia de otras especies de mitílidos, es un rasgo particular del mejillinar estudiado. Adami *et al.* (2018) indican la presencia de *Mytilus* sp., en el mismo nivel de marea donde se encuentra el mejillinar de Pehuén Co, tanto para las playas del norte de Buenos Aires como las de la Patagonia. Esta particularidad del mejillinar en Pehuén Co, podría ser una evidencia de cambios recientes en las comunidades intermareales bonaerenses de sustrato duro, como han sugerido otras investigaciones sobre las comunidades asociadas a los mitílidos intermareales en el norte patagónico (Olivier *et al.*, 1996b; Cuevas *et al.*, 2006). En dichas comunidades *Perumytilus purpuratus* es la especie dominante, mientras que *Mytilus* sp., que fue una especie subdominante en el pasado reciente (Olivier *et al.*, 1966a,b) ha disminuido significativamente hasta llegar a ser una especie esporádica (Vallarino *et al.*, 2002; Adami *et al.*, 2004). La disminución de la abundancia intermareal de *Mytilus* sp. podría deberse al aumento de la recolección humana debido a un creciente interés pesquero por la especie (Lasta *et al.*, 1998), como también sugerido por Carranza *et al.* (2009). Independientemente de la posible causa de esta disminución, estas modificaciones de abundancias de especies en las últimas décadas han sido señaladas como importantes cambios en las comunidades costeras de la provincia de Buenos Aires y norte de la Patagonia (Bastida, com. pers.) como, por ejemplo, en el intermareal rocoso de Punta Pardelas, en la provincia de Chubut (Cuevas *et al.*, 2006).

Otra característica del mejillar local es su baja diversidad, al compararla con las primeras descripciones de los mejillinares de la costa de Mar del Plata (Penchaszadeh, 1973; Nugent, 1989). Sin embargo, estudios recientes también indican una baja diversidad de macroinvertebrados para los mejillinares marplatenses (Scelzo *et al.*, 1996; Vallarino, 2002) y de la costa norte de Argentina (López Gappa, *et al.*, 1993; Adami *et al.*, 2004; Bertness *et al.*, 2006; Arribas, 2013). En general, existe una variación latitudinal de la diversidad de las comunidades asociadas a mitílidos intermareales a lo largo de la costa atlántica Sudamericana, siendo los mejillinares de *B. rodriguezii* en Uruguay (Borthagaray & Carranza, 2007) y los bancos intermareales

de *Perna perna* en Brasil (Jacobi, 1987) más ricos y diversos que los del litoral argentino.

Este empobrecimiento faunístico norte-sur podría ser atribuido, al menos para algunos taxones, a la barrera ecológica que constituye el Río de la Plata para la dispersión de las especies (Escofet *et al.*, 1979; Carcedo, 2014) y quizás, también, a la existencia de una contingencia biogeográfica post glacial entre las zonas frías y cálidas (Adami *et al.*, 2018). Por otra parte, las características ambientales particulares de las playas donde se ubican los mejillinares (temperatura, exposición a la desecación, energía de las olas, productividad primaria, etc.) donde se ubican los mejillinares, podrían determinar variaciones significativas en los descriptores comunitarios a escala local (Arribas *et al.*, 2013; Adami *et al.*, 2018).

La intensa dinámica sedimentaria y la débil zonación mareal, debido a la escasa altura de las rocas presentes en Pehuén Co, podrían ser la causa de la casi ausencia del típico cinturón de balánidos en los niveles superiores del intermareal, como se ha observado para *Balanus glandula* en Mar del Plata (Vallarino & Elías, 1997) y *Chthamalus bisinuatus* en Uruguay (Maytía & Scarabino, 1979). Otras investigaciones también indican una tendencia de separación espacial de sustratos duros colonizados por macroalgas y mejillinares bonaerenses de *Brachidontes rodriguezii* (Nugent, 1986; López Gappa *et al.*, 1993; Vallarino, 2002), situación también registrada en los afloramientos rocosos de Pehuén Co (Paniagua, 2015). Esta separación espacial podría contribuir para explicar la ausencia de algunas especies de la macrofauna asociadas a las comunidades de macroalgas como *Cyrtograpsus angulatus* y *Siphonaria lessoni* (López Gappa *et al.* 1991; Borthagaray y Carranza, 2007), que están presentes en las playas de Pehuén Co pero no se han registrado en las muestras del mejillinar del presente estudio. Asimismo, la actividad de pastoreo de *S. lessoni* también podría ser afectada por depósitos de arenas, como se ha demostrado para otras especies de gasterópodos (Airoldi & Cinelli, 1997).

En el mejillinar de Pehuén Co, se han registrado varias especies exóticas, como el poliqueto *Alitta succinea* y los crustáceos *Monocorophium insidiosum*, *Sphaeroma serratum* y *Balanus glandula*; dado que no hay descripción previa sobre la composición de esta comunidad se desconoce el impacto que pudieron causar estas especies.

Más recientemente se ha detectado el ingreso de la ostra *Magallana* (ex *Crasostrea*) *gigas* desde el estuario de Bahía Blanca (Dos Santos & Fiori, 2010). Esta especie se ha expandido en menos de una década colonizando todos los sustratos duros del estuario (Fiori *et al.*, 2016; Bravo *et al.*, 2016, 2020; Carcedo *et al.*, 2021) e iniciando su desplazamiento hacia las playas de arena adyacentes como la de Pehuén Co (La Colla *et al.*, 2018; observación personal). Dado el alto grado de adaptación de *M. gigas* es de esperar, que a futuro, provoque cambios en la biodiversidad regional. En Europa, se han reportado transformaciones de arrecifes intermareales del mejillón nativo *Mytilus edulis* en arrecifes de la ostra exótica *Magallana gigas*, que alteraron la estructura y complejidad del hábitat provocando modificaciones en las abundancias relativas de los taxones asociados (Kochmann *et al.*, 2008). Los mayores impactos de esta especie, sobre las comunidades que invade, se observaron en lugares donde la invasión ha persistido por mucho tiempo y las ostras aumentaron significativamente su densidad (Méndez *et al.*, 2015), incluso llegando a desplazar bancos de mitílidos (Padilla, 2010). Aunque la densidad actual de *M. gigas* en Pehuén Co es baja (observación personal), su presencia es preocupante dado que los arrecifes intermareales de mitílidos, como de *Brachidontes rodriguezii*, son considerados como objetivo prioritario de conservación y manejo por sus efectos sobre el ecosistema a escala local, debido a posibles impactos en cascada sobre la estructura y el funcionamiento del ecosistema (Carranza *et al.*, 2009).

En términos generales, los factores ambientales locales como el enterramiento por arenas, debido a los procesos de acreción de la playa, y la exposición a las olas contribuirían para explicar la baja diversidad de la comunidad del mejillinar de Pehuén Co. El enterramiento por arenas afecta negativamente a la abundancia de *Brachidontes rodriguezii* (ver sección 4), y por lo tanto podría convertirse en un factor estructurante para la comunidad de sustratos duros al liberar espacio para el asentamiento de otras especies o restringir aquellos taxones más dependientes del mejillinar. El efecto del enterramiento, como promotor de la diversidad, se ha observado en otras comunidades de fondos duros. Se ha mencionado para una comunidad de macroalgas, en la costa de Namibia (suroeste de África), que cuando los sedimentos acumulados superan un umbral $> 5 \text{ kg/m}^2$ se registran aumentos en la equitatividad comunitaria acompañados de una disminución de la monopolización del espacio por las especies dominantes

(Engledown & Bolton, 1994). Si bien, los eventos de enterramientos sub-letales pueden promover la diversidad (Airoldi, 2003), se ha demostrado que al superar un umbral de severidad pueden causar la mortalidad masiva de poblaciones de mitílidos y de su comunidad asociada, provocando discontinuidades espaciales dentro de la comunidad que conducen a la formación de parches de sustratos duros desnudos (Menge *et al.*, 1994). Estudios previos realizados en Pehuén Co indicaron que hasta el 50% de los sustratos duros están desnudos, y que el 50% restante están colonizados en proporciones variables entre las comunidades del mejillinar y la de macroalgas (Paniagua, 2015).

Este importante porcentaje de sustratos duros desnudos podría ser otra evidencia del efecto negativo de la dinámica sedimentaria sobre estas comunidades. En este contexto, las áreas con mayores depósitos de sedimentos tendrían menor diversidad y cobertura del sustrato (mayor porcentaje de sustratos desnudos), así como mayor representación de especies tolerantes a la asfixia por enterramiento o de infauna móvil (Bretz, 1995). La mayor abundancia de algunas especies en muestras enterradas, como en el caso de *Monocorophium insidiosum*, un anfípodo tolerante a la perturbación (Borja *et al.*, 2000), sugiere que la perturbación del entierro en arena podría favorecer a las especies tolerantes. En el caso del poliqueto *Scoletoma tetraura*, su capacidad para habitar una gran cantidad de sustratos incluyendo costas arenosas y rocosas (Orensanz, 1973) se evidenció por su mayor densidad en sitios enterrados, donde la arena parece no impactar negativamente sobre esta especie. Otros estudios muestran que la alta capacidad de depredación y competencia de *S. tetraura* permite que esta especie domine en ambientes de baja diversidad con condiciones físicas fluctuantes (Carrasco & Oyarzún, 1988), lo cual podría explicar una dominancia de un 33% en promedio de esta especie en muestras del mejillinar enterrado.

Se ha registrado que las comunidades asociadas a las poblaciones de mitílidos son más diversas cuando éstos se disponen en forma estratificada (Suchanek, 1985). Los resultados obtenidos indican que en las superficies verticales, donde hay estratificación, la abundancia comunitaria y la riqueza son mayores que en las horizontales monoestratificadas aunque algunos de los taxones con hábitos infaunales, particularmente del Phylum Annelida, se encontraron en mayor abundancia en las superficies horizontales.

Los ensambles comunitarios entre microhábitats, matriz y debajo de la matriz y entre orientaciones verticales y horizontales, fueron diferentes. Se observó una relación positiva entre la abundancia del mejillinar y el peso de los sedimentos retenidos debajo de la matriz del mejillinar, mientras que la relación entre la abundancia y los sedimentos de la matriz fue negativa. Las diferencias comunitarias entre las superficies horizontales y verticales también están relacionadas con los sedimentos, cuya mayor acumulación por debajo de la matriz en las superficies horizontales, favorece el desarrollo de un ensamble diferente al de las superficies verticales, en donde escasean los sedimentos por debajo de la matriz.

A lo largo del gradiente de disturbios, debido al enterramiento por arenas, se encontraron valores mayores de diversidad y uniformidad bajo niveles intermedios de disturbios, los cuales disminuyeron hacia ambos extremos del gradiente. Estos resultados fueron diferentes a los efectos provocados por otros tipos de disturbios como, por ejemplo, el de la contaminación cloacal sobre mejillinares de Quequén, en donde la diversidad fue máxima en el área con máxima contaminación (López-Gappa *et al.*, 1993). El enterramiento del mejillinar estuvo asociado a disminuciones de la riqueza y de la abundancia de la mayoría de las especies en el sentido creciente del gradiente de disturbio por sedimentos. Este efecto no solo se debe al sofocamiento, sino también a la desagregación de la matriz orgánica del mejillinar debido a la mortalidad del mejillín por enterramiento, lo cual provocaría el debilitamiento de la estructura física de la matriz y disminuyendo la oferta del microhábitat para otras especies.

Los resultados del presente estudio, sugieren que el efecto de bioingeniería de *Brachidontes rodriguezii* permite el desarrollo de una comunidad, que está ausente en los sustratos duros desnudos, brindando refugio más seguro para los macroinvertebrados, particularmente la infauna móvil, que las coberturas efímeras o temporales-estacionales de macroalgas, lo cual representaría un aumento de la biodiversidad para los sustratos duros a escala local.

6. CONCLUSIONES

6.1. Discusión sobre las predicciones de la hipótesis

Sobre las plataformas de abrasión

Se ha hipotetizado para el desarrollo de esta tesis, que el disturbio provocado por el enterramiento, debido a los procesos de acreción en la zona intermareal, afecta negativamente a la abundancia de la población de *Brachidontes rodriguezii* y en consecuencia a la diversidad de la comunidad asociada al mejillinar. Se postuló que los sectores más afectados por este disturbio serían aquellos intermareales donde los sedimentos se acumulan formando capas de gran espesor (orientaciones horizontales de las rocas de menor altura o Área 2).

Los resultados apoyan la predicción, porque en el Área 2, durante el período de acreción de 2009, se registró una disminución de la abundancia-dominancia de *Brachidontes rodriguezii*, asociadas a una mayor mortalidad del mitílido debido al enterramiento. Por otra parte, también se registró una disminución de la diversidad en la comunidad del mejillinar cuando el enterramiento, además de provocar mortalidades masivas del mejillín, ocasionó la desagregación de la matriz del mejillinar.

Para el desarrollo de este trabajo se consideró que el disturbio provocado por los sedimentos es máximo cuando todo el mejillinar está enterrado, e intermedio cuando los sedimentos quedan retenidos por debajo de la matriz del mejillinar; la tendencia de la población de *B. rodriguezii* de separarse de los sedimentos acumulados por debajo de la matriz y el aumento de la mortalidad con respecto a la matriz, pero no con mortalidades masivas, sugiere que este disturbio puede considerarse de intensidad intermedia para este microhábitat. Ambos niveles de disturbios provocaron la mortalidad de *B. rodriguezii*, sin embargo en algunas muestras asociadas con el máximo disturbio se registró también la mortalidad masiva y la desagregación de la matriz orgánica del mejillinar. Una menor oferta del microhábitat del mejillinar debido a la destrucción de la matriz podría ser responsable por la disminución de la riqueza específica y la densidad de la comunidad en las muestras cubiertas de sedimentos.

Mayores densidades de *Brachidontes rodriguezii* se dieron en ausencia del disturbio provocado por los sedimentos y se asociaron con mayores valores de dominancia del mitílido. Las curvas formadas en los gráficos de cajas de los índices de diversidad a lo largo del gradiente de disturbio de enterramiento se ajustaron razonablemente al marco teórico de la Hipótesis de los Disturbios Intermedios (HDI; Connell, 1978), dado que los valores de los índices son máximos bajo un nivel intermedio de disturbio. En el presente estudio, la uniformidad ha sido el índice que mejor se ajustó al comportamiento esperado por el marco teórico del HDI, presentando un gráfico cercano a la forma de campana unimodal, en tanto que el n° de taxones ha sido el que presentó la mayor desviación de la respuesta unimodal (Figura 6.1).

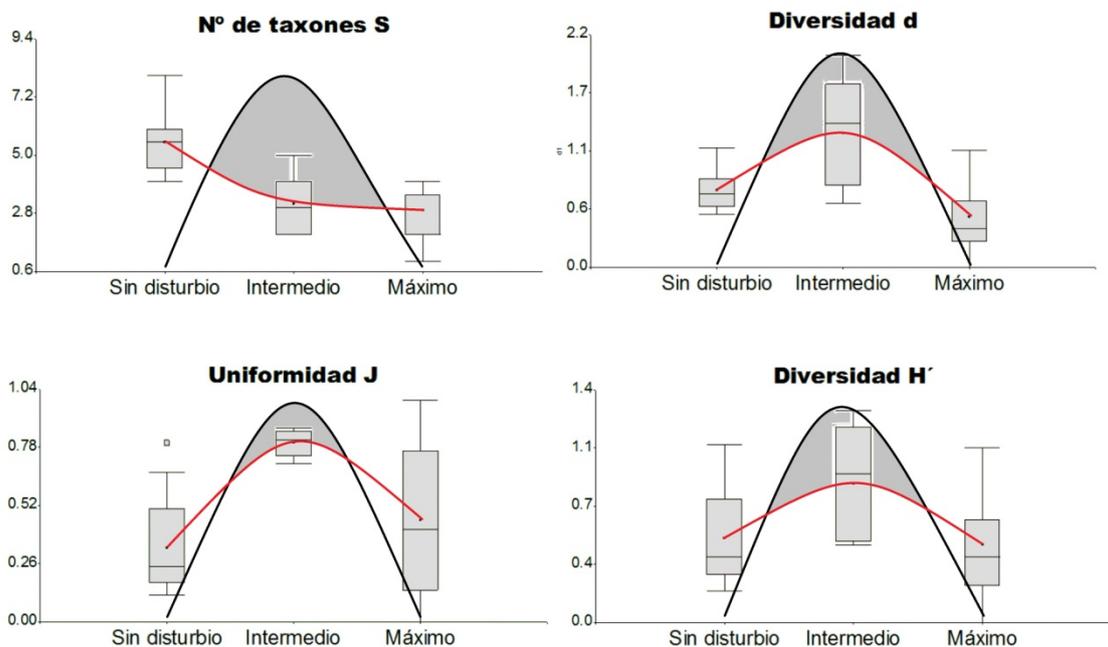


Figura 6.1. Esquema para ilustrar la desviación (área gris) de una respuesta unimodal (línea negra) de las respuestas observadas de diversidad (línea roja que une los puntos que representan el valor medio) a lo largo del gradiente de disturbio de enterramientos por arenas del mejillinar intermareal de *Brachidontes rodriguezii*. Esquema adaptado de Molis (2002).

Sin embargo, también se ha mencionado que la mayoría de los experimentos que demostraron un mejor ajuste a este marco teórico se realizaron en sistemas lóticos y en mesocosmos, pero un número muy limitado lo probó en condiciones naturales, como por ejemplo en el canal de Kiel (Alemania) y en la Bahía de Radford (Namibia) (Molis, 2002); menos del 15% de los estudios revisados informaron una relación de tipo “óptimo” entre diversidad y perturbación, lo que sugiere que estas curvas en campana son más bien una excepción y no la regla (Mackey & Currie 2001). Asimismo, la repetición de un experimento en condiciones naturales puede producir resultados ajustados a la forma de una campana en un año y desviarse de esta forma en otro año, como ha sido reportado para experimentos de disturbio por emersión del *fouling* del agua y exposición a la radiación natural UV (Molis, 2002). En el presente estudio, la falta de ajuste de algunos índices utilizados como el n° de taxones o la diversidad H' (Figura 6.1) podría deberse a esta variabilidad de las condiciones naturales. Se menciona que los índices podrían asumir una forma de campana cuando la dominancia y monopolización del espacio por una especie dominante mantiene bajos los valores de los índices de diversidad (H' , J , n° de taxones); el aumento del disturbio causa mortalidad de la biomasa dominante y provoca una disminución de su dominancia, liberando espacio que favorece un incremento de la diversidad en niveles intermedios de disturbio hasta cuando, en niveles más altos del gradiente, los efectos del disturbio promueven una disminución de los valores de los índices de diversidad (Connell, 1978); sin embargo, esta disminución de la diversidad en niveles altos del disturbio también puede ocurrir debido a la aparición de una segunda especie dominante y resistente al disturbio, la cual también puede promover una disminución, por ejemplo, de la uniformidad (Molis, 2002). En el presente trabajo no se registró una segunda especie con valores importantes de dominancia y, asimismo, es posible que no se haya obtenido una cantidad suficiente de muestras representativas del nivel máximo del disturbio del enterramiento como, por ejemplo, muestreando mortalidades masivas generalizadas. Esta deficiencia de muestreo, dificultad intrínseca de experimentos realizados en condiciones naturales, muy probablemente ha sido la principal responsable por las desviaciones de la forma de campana de los gráficos que ilustran el efecto del gradiente de disturbio sobre los índices univariados.

Se resalta que es muy posible que el nivel máximo de disturbios por enterramiento en el intermareal de Pehuén Co resultaría en la formación de sustratos duros desnudos, los cuales no han sido incluidos en la estrategia de muestreo del presente estudio.

La elección de parches de sustratos desnudos incluidos entre el mejillinar o entre manchones de macroalgas como el extremo máximo del gradiente de disturbio, posiblemente podría confirmar el comportamiento en forma de campana esperado por HDI, con una disminución de los índices en ambos extremos del disturbio y aumento de los mismos asociado con niveles intermedios (Molis, 2002).

Aunque los mitílidos pueden competir y hasta excluir algas y otros invertebrados sésiles (Paine & Levin, 1981; Menge & Sutherland, 1987), sus propiedades físicas o de bioingeniería generalmente aumentan la biodiversidad local facilitando el establecimiento y la persistencia de pequeños invertebrados (Palomo *et al.*, 2007; Arribas *et al.*, 2013). En ausencia de esta estructura de bioingeniería las opciones de refugio para la macrofauna serían sustratos duros desnudos o la comunidad estacional-transitoria de macroalgas (Nugent, 1989; López Gappa *et al.*, 1993). El hábitat de la comunidad de macroalgas podría no ser apto para algunos componentes de la infauna móvil, especialmente aquellos dependientes de la acumulación de sedimentos lo cual, en general, provocó efectos negativos para la diversidad de macroalgas de Pehuén Co (Paniagua, 2015). Asimismo, experimentos de exclusión del herbívoro *Siphonaria lessoni* de mejillinares intermareales de *Brachidontes rodriguezii* mencionan que no ha sido posible establecer en forma concluyente si la abundancia o escasez de algas epífitas tuvieron efectos sobre la diversidad del mejillinar (Adami, 2008).

En general los sustratos rocosos intermareales de Uruguay modificados por la bioingeniería de *B. rodriguezii* presentaron una mayor diversidad que los sustratos duros colonizados por macroalgas o balánidos (Borthagaray & Carranza, 2007). El hábitat de las arenas de la playa tampoco sería utilizado como refugio porque ningún taxón de la infauna del mejillinar se encontró registrado para la infauna de la playa arenosa de Pehuén Co, sólo isópodos y anfípodos exóticos oportunistas (Carcedo, 2014). El aumento de la abundancia de *Monocorophium insidiosum* en muestras

asociadas con enterramiento por arenas de la playa se explicaría por su plasticidad como infauna tanto de la playa arenosa como de las arenas depositadas en el mejillinar.

La posible dependencia de la comunidad con la integridad del mejillinar explicaría mejor las diferencias entre los índices comunitarios a lo largo del gradiente de disturbio por enterramiento lo cual, a su vez, se debe a la exposición de la playa al oleaje. En este contexto, la interpretación de resultados sobre la dinámica poblacional de los mitílidos y de las relaciones con la comunidad asociada es muy complejo debido a la dificultad de separar los efectos de olas y del enterramiento por sedimentos, porque ambos están relacionados entre sí y, además tienen efectos sobre la limitación de espacio en sustratos duros intermareales.

Este tipo de complejidad ha sido mencionada, por ejemplo, para analizar efectos de exposición a olas, mecanismos de transporte de larvas y de la sedimentación sobre los procesos de reclutamiento en mitílidos, lo cual puede ser muy difícil porque, por ejemplo, una alta densidad de larvas o una alta mortalidad de larvas dejaría el mismo resultado, es decir una disminución del éxito del reclutamiento hacia áreas protegidas en donde la sedimentación es muy intensa (Westerbom, 2006). En el mismo sentido, la interacción entre estos procesos físicos y los procesos biológicos como la competencia intraespecífica y auto-raleo, variabilidad del reclutamiento, aleatoriedad de fenómenos meteorológicos y de procesos de erosión-acreción, exclusión o presencia de predadores y herbívoros, hacen aumentar la complejidad del análisis al punto de asumir un carácter especulativo en diversos casos.

Son también necesarios más estudios de autoecología al respecto de los efectos de los sedimentos sobre el comportamiento del asentamiento de larvas y posterior reclutamiento de *Brachidontes rodriguezii* y la incorporación de clases de tallas medias a la población, así como sobre el comportamiento del desenterramiento de diferentes clases de tamaños de mitílidos, entre otros estudios, para ampliar este conocimiento.

Sobre las superficies rocosas

Los resultados apoyan las predicciones dado que se encontró una dinámica poblacional de *B. rodriguezii* diferente entre las superficies horizontal y vertical. Posiblemente el principal rasgo distintivo ha sido la tendencia de preferencia de reclutamiento del

mitílido sobre el vertical; esto tiene particular relevancia porque las variaciones del número de reclutas determinan las variaciones de abundancia de la población adulta de *B. rodriguezii* (Arribas *et al.*, 2015). Esta preferencia podría deberse a que la población de mejillines presentó una mayor estratificación en las superficies verticales que las horizontales, lo cual permite la existencia de capas inferiores en la matriz de mitílidos que ofrecen a los reclutas una menor turbulencia y granulometría gruesa, similar al comportamiento de reclutas en matrices de *Perumytilus purpuratus* (Alvarado & Castilla, 1996). El mayor porcentaje de granulometría gruesa en matrices del sustrato vertical también contribuiría para aumentar el reclutamiento, porque se ha indicado una preferencia de adhesión de ejemplares de *B. rodriguezii* sobre granos más gruesos (Salas, 2018). Este mayor porcentaje de granos gruesos en el vertical respecto al horizontal, se debe a que se encontró un significativo mayor porcentaje de arenas finas (granos < 500 micras) en el mejillinar sobre superficies horizontales; posiblemente esta diferencia se debió a un mayor efecto de lavado de sedimentos más finos sobre superficies verticales (Vallarino, 2002), lo cual contribuiría para aumentar el peso de arenas sobre las superficies horizontales, porque las arenas finas son predominantes en la estructura de tamaño de granos de la playa.

Debido lo expuesto anteriormente, una mayor exposición del sustrato horizontal a la acumulación de sedimentos promovería efectos negativos indirectos sobre la dinámica de reclutamiento debido a una reducción del porcentaje de sedimentos gruesos en esta superficie con respecto al vertical, más que efectos directos de las arenas finas sobre los reclutas, porque no se encontró una relación negativa significativa entre ambos. En general, los análisis univariados y multivariados tampoco encontraron relaciones significativas entre el peso de sedimentos con variables poblacionales del mejillín y con variables comunitarias del mejillinar.

Por otro lado, la ausencia de diferencias (*Chi2*) de la frecuencia del tamaño de granos entre el sustrato horizontal y el vertical del mejillinar posiblemente se debió al tipo de muestreo, porque al analizar la acumulación de sedimentos por separado en la matriz y en los sedimentos por debajo de la matriz, se encontraron pesos muy significativamente mayores de sedimentos > 500 micras en las matrices del mejillinar con respecto a los sedimentos por debajo de la matriz, indicando mayor acumulación de granos gruesos en la matriz. Al analizar estas muestras en cada superficie no se

encontró diferencia en la frecuencia de tamaño de granos de la matriz entre las superficies H y V, pero sí se encontró diferencia entre H y V en la frecuencia de tamaño de granos en los sedimentos por debajo de la matriz, con una tendencia a una mayor predominancia de granos más finos en las superficies horizontales. Debido a ello, esta mayor cantidad de sedimentos finos en las superficies horizontales mencionado para el muestreo general del mejillinar (en donde se integran las muestras de la matriz y por debajo de la matriz) podrían deberse a una mayor acumulación de sedimentos por debajo del mejillinar y no tanto en la matriz de éstas superficies, lo cual sugiere que el tipo de muestreo sobre mejillinares de *Brachidontes rodriguezii* debería considerar esta desviación debido al tipo de superficie.

Además, esta mayor acumulación de finos en el sustrato horizontal pudo haber provocado efectos directos relacionados con la limitación de espacio, lo cual ha sido indicado por una mayor distancia (altura) de la matriz al sustrato rocoso, provocado por una mayor acumulación de sedimentos por debajo de la matriz. Esta limitación de espacio ha sido indicada por el efecto denso-dependiente encontrado sólomente en el sustrato horizontal, sugiriendo que la acumulación de sedimentos podría haber conducido a una disminución de la capacidad de carga en ésta superficie, lo cual ha sido consistente con el análisis SFF. Estas limitaciones de la disponibilidad de sustratos duros podría ser uno de los principales efectos de la morfodinámica de la playa arenosa sobre la población de *B. rodriguezii* en el área de estudio.

6.2. Conclusiones finales

- El impacto de la dinámica sedimentaria de la playa, en particular el proceso de acreción costera, sobre el mejillinar depende de la microtopografía de la plataforma de abrasión, siendo máyor el impacto sobre la comunidad biológica que se establece en las áreas donde las rocas tienen menor altura y sobre las superficies horizontales.
- Los fuertes vientos marinos que ocasionan olas de gran energía están involucrados en los procesos de erosión-acreción de la playa y en los cambios en la composición granulométrica de los sedimentos del mejillinar asociados con el período de acreción.

En este estudio se determinó que las arenas depositadas sobre el mejillinar habrían sido movilizadas desde la barra de lavado.

- La estructura de tallas trimodal de la población de *Brachidontes rodriguezii* podría estar relacionada con la ausencia de depredadores a nivel local. Mientras que la ausencia casi total de individuos de tallas mayores de 30 mm podría estar asociada al mayor efecto de las olas sobre los individuos de tallas grandes.

- El continuo reclutamiento de *Brachidontes rodriguezii* podría ser el principal factor que explique la estabilidad de la densidad de esta población intermareal abierta a lo largo del tiempo a pesar de estar bajo un régimen de intermedio-moderado a intenso de disturbios por enterramiento.

- En el contexto de distribución geográfica de distribución de *Brachidontes rodriguezii*, las densidades de Pehuén Co sugieren algún desajuste poblacional como, por ejemplo, de reclutamiento, así como una posible restricción de hábitat (sustratos duros) y/o factores biológicos no identificado que podrían estar limitando la abundancia de mitílidos.

- La ausencia de otro mitilido asociado con el mejillinar de *Brachidontes rodriguezii*, indica un posible vacío espacial en la distribución intermareal de *Mytilus* sp., el cual se registra tanto al norte y al sur del área de estudio.

- En las superficies verticales los mejillines presentan una disposición en estratos, mientras que en las horizontales sólo se desarrolla una monocapa. La limitación de estratos en la horizontal estaría relacionada con el mayor impacto de las olas y de acumulación de sedimentos sobre estas superficies.

- El enterramiento por sedimentos provoca disminución de la disponibilidad de sustratos duros y aumenta la mortalidad de *Brachidontes rodriguezii*. La liberación de espacio por parte del mejillín, sólo genera un aumento de la biodiversidad de la

comunidad bajo un nivel intermedio de disturbio, cuando la estructura de la matriz no pierde su integridad.

- El disturbio por enterramiento podría haber provocado efectos sobre la dominancia de una sola especie (*Brachidontes rodriguezii*) particularmente en aquellas muestras asociadas con disturbios intermedios, las cuales presentaron una disminución de la densidad y dominancia de *B. rodriguezii* y aumento de la uniformidad de la comunidad.

- El análisis de auto-raleo y capacidad de carga indican que la limitación de la capacidad de carga en el sustrato horizontal podría deberse a una combinación de los efectos negativos de exposición a olas y acumulación de sedimentos, mientras que en el vertical la menor acumulación de sedimentos sobre el sustrato primario y el aumento de la estratificación aumentaron la capacidad de carga.

- La matriz generada por *Brachidontes rodriguezii* retiene sedimentos más gruesos (arena gruesa, gravas, bioclastos) que la arena de playa y un mayor porcentaje de material fino (limo-arcillas) lo que a su vez podría explicar la mayor concentración de materia orgánica dentro de la matriz. El efecto de bioingeniería de la matriz genera un microhábitat en donde se desarrolla una comunidad asociada.

- En el sustrato vertical la mayor proporción de sedimentos gruesos podría facilitar la retención de los reclutas de *Brachidontes rodriguezii*, lo cual, junto con una mayor estratificación poblacional explicaría las mayores densidades de la población adulta sobre esta superficie.

- Se encontró una homogeneización espacial de la diversidad comunitaria entre los sustratos horizontales y verticales durante el período de mayor acreción de arenas, generalizada para ambas áreas; en ausencia de acreción de arenas se observa una mejor separación entre ambas superficies de las características poblacionales y comunitarias del mejillinar.

7. BIBLIOGRAFÍA

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

Adami ML, 2008. Efectos de la herbivoría de la lapa *Siphonaria lessoni* Blainville, 1824 (Gastropoda) sobre la comunidad asociada a *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) (Bivalvia). *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.*, 10(2): 309-317.

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

Adami M, Pastorino G, Orensanz JM, 2013. Phenotypic differentiation of ecologically-significant *Brachidontes* species co-occurring in intertidal mussel beds from the southwestern Atlantic. *Malacologia* 56:59–67. doi:10.4002/040.056.0204

Adami ML, Schwindt E, Tablado A, Calcagno J, Labraga JC, Orensanz L, 2018. Intertidal mussel beds from the South-western Atlantic show simple structure and uniform appearance: does environmental harshness explain the community? *Marine Biology Research* (14), 4: 403–419.

Agostini VP, 2011. Levantamento dos macroinvertebrados de substratos consolidados naturais e artificiais do litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil e caracterização do proceso de bioincrustação em substrato metálico sob condições marinhas costeiras subtropicais. Monografía para Bacharel em Ciências Biológicas. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil: 1-108.

Aguirre ML, 1988. Moluscos bentónicos marinos del Pleistoceno-Holoceno en el noreste de la provincia de buenos Aires. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina: 1-558.

Airoidi L, 1998. Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf. *Ecology* 79: 2759–2770.

Airoidi L, 2003. The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 41: 161–236.

Airoidi L, Cinell, F, 1997. Effects of sedimentation on subtidal macroalgal assemblages: an experimental study from a Mediterranean rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 215: 269–288.

Aliaga VS, Ferrelli F, Piccolo MC, 2017. Regionalization of climate over the Argentine Pampas. *International Journal of Climatology*, 37: 1237–1247.

- Alvarado JL, Castilla JC, 1996. Tridimensional matrices of *Perumytilus purpuratus* on intertidal platforms with varying wave forces in central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 133: 135-141.
- Aramayo SA, Schillizzi RA, Gutierrez Téllez BM, 2002. Evolución paleoambiental del Cuaternario en la Costa Atlántica del sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista Sociedad Geológica España*, 15 (1-2): 95–104.
- Arribas LP, 2013. Efecto de los factores físico-químicos y biológicos en la estructura de la comunidad del intermareal rocoso en las provincias de Buenos Aires y Río Negro. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina: 1-166.
- Arribas LP, Bagur M, Klein E, Penchaszadeh P, Palomo MG, 2013. Geographic distribution of two mussel species and associated assemblages along the northern Argentinian coast. *Aquatic Biology*, 18: 91-103.
- Arribas LP, Bagur M, Gutiérrez JL, Palomo MG, 2015. Matching spatial scales of variation in mussel recruitment and adult densities across southwestern Atlantic rocky shores. *Journal of Sea Research*, 95: 16–21.
- Baleani CA, Menéndez MC, Piccolo MC, 2020. Surf zone zooplankton temporal dynamics and their environmental regulation in a southwestern Atlantic sandy beach (Pehuen Co, Argentina) *Journal of Sea Research*, Vol. 156.
- Banse K, Hobson KD, 1974. Benthic errantiate polychaetes of British Columbia and Washington. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, 185: 111 p.
- Barry JP, 1988. Pattern and process: Patch dynamics in a rocky intertidal community in Southern California. PhD Thesis. Scripps Institute of Oceanography, University of California at San Diego, La Jolla, California, USA: 1-335.
- Bastida R, 1971. Las incrustaciones biológicas en el puerto de Mar del Plata. Periodo 1966/67. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Hidrobiología*, 3(2): 203-285.
- Bastida R, Torti, MR, 1973. Estudio preliminar sobre las incrustaciones biológicas de Puerto Belgrano (Argentina). *Corrosión y Protección*, 5: 3-11.
- Bateman DC, Bishop MJ, 2017. The environmental context and traits of habitat-forming bivalves influence the magnitude of their ecosystem engineering. *Mar Ecol Prog Ser* Vol. 563: 95–110.
- Battese GE, Coelli T, 1992. Frontier production functions, technical efficiency and panel data: with application to paddy farmers in India. *Journal of Productivity Analysis*, 3: 153-169.

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

Bi H, Wan G, Turvey ND, 2000. Estimating the self-thinning boundary line as a density- dependent stochastic biomass frontier. *Ecology* 81: 1477–1483.

Bi H, 2004. Stochastic frontier analysis of a classic self-thinning experiment. *Austral Ecology*, 29: 408–417.

Blott SJ, Pye K, 2001. GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. Technical communication. *Earth Surface Processes and Landforms*. 26: 1237–1248.

Borges ME, 2006. Ecología de las ostras en ambientes del sur bonaerense: cultivo y manejo de sus poblaciones. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina: 1-247.

Borja A, Franco VJ, Pérez A, 2000. Marine Biotic Index to Establish the Ecological Quality of Soft-Bottom Benthos Within European Estuarine and Coastal Environments, *Marine Pollution Bulletin*, 40, 12: 1100-1114.

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

Borthagaray AI, Brazeiro A, Giménez L, 2009. Connectivity and patch area in a coastal marine landscape: Disentangling their influence on local species richness and composition. *Austral Ecology*, 34: 641–652.

Boschi EE, 1964. Los Crustáceos Decápodos Brachyura del Litoral Bonaerense (R. Argentina). *Boletín del Instituto de Biología Marina*, 6: 1–99.

Boschi EE, Fischbach CE, Iorio MI, 1992. Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. *Frente Marítimo*, 10: 7–94.

Bouderesque C, 1971. Méthodes d' etude qualitative et quantitative du benthos (en particulier du phytobenthos). *Thetys*, 3: 79–104.

Bravo ME, Fiori SM, Carbone ME, 2016. Aplicación de geotecnologías en el estudio de una especie invasora (*Crassostrea gigas*) de las áreas protegidas del estuario de Bahía Blanca. *Las Geotecnologías en los Procesos Ambientales Bahía Blanca*, Ediuns. Capítulo 14. ISBN 978-987-655-173-1

Bravo ME, Fiori SM, Carbone ME, 2020. Combining conservation priorities and vulnerability of invasion in Nature Reserves using geospatial tools can optimize management efforts. *Hydrobiologia*, 848: 563–579.

Brey T, 1990. Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight. *Meeresforschung*, 32: 329-343.

Bretz CK, 1995. Effects of sand burial and movement on rocky intertidal bench communities in central California. PhD Thesis. San Francisco State University, San Francisco, USA: 1-90.

Buschbaum C, Dittmann S, Hong JS, 2009. Mytilid mussels: global habitat engineers in coastal sediments. *Helgoland Marine Research*, 63:47–58.

Bustos ML, Piccolo MC, Perillo GME, 2011. Efectos geomorfológicos de fuertes vientos sobre playas. El caso de la playa de PehuénCó, Argentina. *Cuadernos de Investigación Geográfica*, N° 37 (1): 121-142.

Bustos ML, 2012. Estudio integrado ambiental del balneario de Pehuén C. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina: 1-242.

Calcagno JA, et al., 2014. Los invertebrados marinos. Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Fundación de Historia Natural Félix de Azara: 1-314.

Calliari D, Defeo O, Cervetto G, Gómez M, Giménez L, Scarabino F, Brazeiro A, Norbis W, 2003. Marine life of Uruguay: critical update and priorities for future research. *Gayana*, 67(2): 341-370.

Caló J, Fernández E, Aldacour H, 1995. Caracterización ambiental de la playa de Pehuén Co en base a procesos oceanográficos y atmosféricos. Su importancia en el manejo costero. *Actas Primera Reunión Nacional de Geología Ambiental y Ordenación del territorio*. Edición Mario P. Cantú. Río Cuarto, Córdoba, I: 223-236.

Carcedo MC, 2014. Diversidad y estructura de las comunidades macrobentónicas de dos playas de arena del sur de Buenos Aires. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina: 1-154.

Carcedo MC, Angeletti S, Zapperi G, Dos Santos EP, Fiori SM, 2021. Chapter 8 – The intertidal soft-bottom macrobenthic invertebrates. In: Fiori SM, Pratolongo PD (eds) *The Bahía Blanca Estuary: Ecology and Biodiversity*, Springer: 179-214.

Carranza A, Defeo O, Beck M, Castilla JC, 2009. Linking fisheries management and conservation in bioengineering species: the case of South American mussels (Mytilidae). *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 19(3): 349–366.

Carrasco FD, Oyarzún O, 1988. Diet of the polychaete *Lumbrineris tetraura* (Schmarda) (Lumbrineridae) in a polluted soft-bottom environment. *Bulletin of Marine Science*, 42(3): 358–365.

Carrington E, 2002. The Ecomechanics of Mussel Attachment: From Molecules to Ecosystems. *Integrative and Comparative Biology*, Volume 42, Issue 4: 846–852.

- Carver RE, 1971. Procedures in sedimentary petrology. Wiley-Interscience: 1-653.
- Castellanos ZA, 1967. Catálogo de los moluscos marinos bonaerenses. Anales de la Comisión de Investigación Científica de la Provincia de Buenos Aires, 8: 9–364.
- Castellanos ZA, 1988. Catálogo descriptivo de la malacofauna marina magallánica 1. Anales de la Comisión de Investigación Científica de la Provincia de Buenos Aires, 1: 1–41.
- Castellanos ZA, 1989. Catálogo descriptivo de la malacofauna marina magallánica 4. Anales de la Comisión de Investigación Científica de la Provincia de Buenos Aires, 3: 1–40.
- Castellanos ZA, 1990. Catálogo descriptivo de la malacofauna marina magallánica 5. Anales de la Comisión de Investigación Científica de la Provincia de Buenos Aires, 5: 1–36.
- Castellanos ZA, Landoni NA, 1990. Catálogo descriptivo de la malacofauna marina magallánica 6. Anales de la Comisión de Investigación Científica de la Provincia de Buenos Aires, 6: 1–36.
- Cheung SG, Shin PKS, 2005. Size effects of suspended particles on gill damage in green-lipped mussel *Perna viridis*. Marine Pollution Bulletin, 51, 8–12: 801-810.
- Clarke KR, Warwick RM, 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. 1st edition, Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK.
- Clarke KR, Gorley RN, 2006. PRIMER V6: User Manual/Tutorial. Primer-E, Plymouth: 1-190.
- Coelli T, Henningsen A, 2013. frontier: Stochastic Frontier Analysis. R package version 1.0. <http://CRAN.R-Project.org/package=frontier>.
- Commito JA, Boncavage EM, 1989. Suspension-feeders and coexisting infauna: an enhancement counter example. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 125: 33-42.
- Commito JA, Rusignuolo BR, 2000. Structural complexity in mussel beds: the fractal geometry of surface topography. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 255: 133-152.
- Commito JA, Como S, Grupe BM, Dow WE, 2008. Species diversity in the soft-bottom intertidal zone: biogenic structure, sediment, and macrofauna across mussel bed spatial scales. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 366: 70–81.

Commito JA, Commito AE, Platt RV, Grupe BM, Dow WE, Gownaris NJ, Reeves KA, Vissicelli AM, 2014. Recruitment facilitation and spatial pattern formation in soft-bottom mussel beds. *Ecosphere*, 5(12):160.

Compo GP, Whitaker JS, Sardeshmukh PD, Matsui N, Allan RJ, Yin X, Brönnimann S, 2011. The twentieth century reanalysis project. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 137(654): 1-28.

Connell JH, 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science (Washington D. C.)*, 199: 1302–1310.

Conover WJ, 1980. *Practical Non-parametric Statistics*. New York: 229–237.

Conover WJ, Johnson ME, Johnson MM, 1981. A comparative study of tests for homogeneity of variances with applications to the outer continental shelf bidding data. *Technometrics*, 23: 351–361.

Cottrell RS, Hutchison ZL, Black K, Last KS, 2016. The influence of organic material and temperature on the burial tolerance of the Blue Mussel, *Mytilus edulis*: considerations for the management of marine aggregate dredging. *PLoS One*: 11(1).

Cubillo AGM, 2012. Intraspecific competition and self-thinning relationships of the mussel *Mytilus galloprovincialis* grown in suspended culture systems. PhD Thesis. Universidade de Vigo, España: 1-140.

Cubillo AM, Fuentes-Santos I, Peteiro LG, Fernández-Reiriz MJ, Labarta U, 2012. Evaluation of self-thinning models and estimation methods in multilayered sessile animal populations. *Ecosphere* 3(8):71. <http://dx.doi.org/10.1890/ES12-00180.1>

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

Daly MA, Mathieson AC, 1977. The effects of sand movement on intertidal seaweeds and selected invertebrates at Bound Rock, New Hampshire, USA. *Marine Biology*, 43: 45-55.

Damuth J, 1981. Home range, home range overlap, and species energy use among herbivorous mammals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 15: 185-193.

D'Antonio CM, 1986. Role of sand in the domination of hard substrata by the intertidal alga *Rhodomela larix*. *Marine Ecology Progress Series*, 27: 263–275.

Darrigran G, Damborenea C, 2006. Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano. 1ª ed. La Plata. EDULP, La Plata: 1-220

Davenport J, Moore PG, Magill SH, Fraser LA, 1998. Enhanced condition in dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.) living under mussel hummocks, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 230, 2: 225-234.

Dee DP, Uppala SM et al., 2011. The ERA-Interim reanalysis: configuration and performance of the data assimilation system. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 137(656): 553–597.

Dos Santos EP, Fiori SM, 2010. Primer registro sobre la presencia de *Crassostrea gigas* en el estuario de Bahía Blanca (Argentina). *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 9: 245-252.

Duarte C, Jaramillo E, Contreras H, Figueroa L, 2006. Estructura comunitaria de la macroinfauna en los sedimentos bajo un banco intermareal de bivalvos (*Mytilus chilensis* (Hupe)) en el sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 79: 353-368.

Elias R, 2002. Clave ilustrada para la identificación de poliquetos bonaerenses asociados a la comunidad intermareal del bivalvo *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846). *Neotrópica* 48, 1–10.

La Colla NS, Botté SE, Fiori SM, Dos Santos EP, Labudía AC, 2019. First records of metal concentrations in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) from a Southwest Atlantic estuary. *Environ Geochem Health*, 41: 1321–1338.

Engledow HR, Bolton JJ, 1994. Seaweed α -diversity within the lower eullitoral zone in Namibia: the effects of wave action, sand inundation, mussels and limpets. *Botanica Marina*, 37: 267–276.

Enquist BJ, Jordan MA, Brown JH, 1995. Connections between ecology, biogeography, and paleobiology: relationship between local abundance and geographic distribution in fossil and recent molluscs. *Evolutionary Ecology*, 9: 586–604.

Escofet A, Gianuca NM, Maitia S, Scarabino V, 1979. Playas arenosas del Atlántico Sudoccidental entre los 29° y 43°LS: consideraciones generales y esquema biocenológico. En: *Seminario sobre Ecología Bentónica y Sedimentación de la Plataforma continental del Atlántico Sur*, Montevideo: 254-258.

Evans SM, Gill ME, Hardy FG, Seku FOK, 1993. Evidence of change in some rocky shore communities on the coast of Ghana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 172 (1–2): 129–141

Fariñas-Franco JM, Pearce B, Porter J, Harries D, Mair JM, Woolmer AS, et al., 2014. Marine Strategy Framework Directive Indicators for Biogenic Reefs formed by *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis* and *Sabellaria spinulosa* Part 1: Defining and validating the indicators. Heriot Watt University for JNCC, JNCC Peterborough.

Fauchald K, 1977. The polychaete worms; definitions and keys to the orders, families and genera. *Natural History Museum of Los Angeles Country & the Allan Hancock Foundation. Science Series*, 28: 1-188.

Fiori SM, Simonetti P, Dos Santos EP, 2012. First record of Atlantic mud piddock, *Barnea (Anchomasa) truncata* in Argentina. *Aquatic Invasions*. 7 (2): 283–286 (DOI:10.3391/ai.2012.7.2.015)

Fiori SM, Carcedo MC, 2013. Benthic community and climate change. In: *Marine Ecology in a Changing World*. Editores: Arias AH, Menéndez MC. Science Publishers/CRC Press/Taylor&Francis.

Fiori SM, Pratolongo PD, Carbone ME, Zalba SM, Bravo ME, 2016. Spatially explicit risk assessment for coastal invaders under different management scenarios. *Marine Biology* 163: 245

Fiori SM, Bravo ME, Elías, R, Serra AV, Carcedo MC, Dos Santos EP, Botté SE, 2020. Effects of sewage effluent on the subtidal macrobenthic assemblage in an urban estuary of Argentina. *Ecología Austral*, 30:134-145.

Folk RL, Ward WC, 1957. Brazos River Bar: a study in the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentology and Petrology*, 27: 3–27.

Forcelli D, Narosky T, 2015. *Moluscos marinos de Argentina, Uruguay y Brasil*. 2015. Vazquez Mazzini editores, Buenos Aires, Argentina: 1-272.

Gayanilo FC Jr., Sparre P, Pauly D, 1995. *The FAO-ICLARM Stock Assessment Tools (FISAT) User's Guide*. FAO Computerized Information Series, Roma.8: 1-126

Genchi SA, Vitale AJ, Piccolo MC, Perillo GME, 2018. Evaluación de las fuentes de energía eólica, solar y undimotriz en el suroeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Investigaciones Geográficas*, Núm. 97: 2448-7279. URL: doi: 10.14350/rig.59657

Giberto DA, Bremec CS, Schejter L, Escolar M, Souto V, Schiariti A, Romero MV, Dos Santos EP, 2012. La ostra del pacífico *Crassostrea gigas* (Thunberg 1793) en la provincia de Buenos Aires: reclutamientos naturales en Bahía Samborombón. *Rev. Invest.Desarr.Pesq.*, INIDEP, Mar del Plata, Argentina, 21: 21-30.

Greene WH, 1997. Frontier production functions. In: Pesaran MH, Schmidt (Eds.). *Handbook of applied econometrics: microeconomics*. Blackwell, Oxford, UK: 81-166.

Guiñez R, Castilla JC, 1999. A tridimensional self-thinning model for multilayered intertidal mussels. *American Naturalist*, 154: 341-357.

Guiñez R, Castilla JC, 2001. An allometric tridimensional model of self-thinning for a gregarious tunicate. *Ecology* 82: 2331-2341

Guiñez R, 2005. Una revisión del auto-raleo en mitílidos. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 40(1): 1– 6.

Guiñez R, Petraitis PS, Castilla JC, 2005. Layering, the effective density of mussels and mass-density boundary curves. *Oikos* 110: 186-190.

Gutiérrez JL, Valero J, 2001. La almeja navaja *Tagelus plebeius* y su participación en mecanismos ecológicos de comunidades intermareales mediante la producción de valvas. En: Iribarne O (Ed.). Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina: 1-320.

Gutiérrez JL, Jones CG, Strayer DI, Iribarne OO, 2003. Mollusks as ecosystem engineers: their role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101: 79-90.

Gutiérrez JL, Bagur MG, Arribas LP, Soria SA, 2015. Wave action limits crowding in an intertidal mussel. *Marine Ecology Progress Series*, 518: 153–163. doi: 10.3354/meps11086

Harger JRE, 1970. The Effect of Wave Impact on Some Aspects of the Biology of Sea Mussels. *Veliger*, 12(4): 401-414.

Harger JRE, Landenberger DE, 1971. The effects of storms as a density dependent mortality factor on populations of sea mussels. *Veliger* 14: 195–201.

Hernández G, Defeo O, 2005. Relación masa corporal-abundancia en un gremio de mitílidos suspensívoros del sublitoral rocoso de dos islas de Uruguay. *Interciencia*, vol. 30, número 011: 711-716.

Henningsen A, 2014. Introduction to Econometric Production Analysis with R (Draft Version). Dep. of Food and Resource Economics. University of Copenhagen: 1-277.

Hobson KD, Banse K, 1981. Sedentariate and archiannelid polychaetes of British Columbia and Washington. *Bull. Fish. Res. Board of Canada*, 209: 1-144.

Hosomi A, 1985. On the persistent trend of constant biomass and the constant total occupation area of the mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck). *Japanese Journal of Malacology* 44: 33-48

Huamantínco Cisneros MA, 2012. Efecto de la variabilidad climática del balneario Monte Hermoso sobre su geomorfología costera y el confort climático. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina: 1-262.

Hunt HL, Scheibling RE, 1995. Structure and dynamics of mussel patches in tidepools on a rocky shore in Nova Scotia, Canada. *Marine Ecology Progress Series*, 124: 105-115.

Hutchison ZL, Hendrick VJ, Burrows MT, Wilson B, Last KS, 2016. Buried Alive: The Behavioural Response of the Mussels *Modiolus modiolus* and *Mytilus edulis* to Sudden Burial by Sediment. *PLOS ONE* 11 (3), e0151471

Iwasaki K, 1994. Distribution and Reef Structure of the Two Intertidal Mussels, *Septifer virgatus* (Wiegmann) and *Hormomya mutabilis* (Gould). Kyoto, Japan. Publications of the Seto Marine Biological Laboratory, 36(4): 223–247.

InfoStat, 2008. InfoStat, versión 2008. Manual del Usuario. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Primera Edición, Editorial Brujas, Argentina: 1-334.

Yoda K, Kira T, Ogawa H, Hozumi K, 1963. Self-thinning in over-crowded pure stands under cultivated and natural conditions. J.Bio., Osaka City University, 14: 107-129.

Jacobi CM, 1987. The invertebrate fauna associated with intertidal beds of the brown mussel *Perna perna* (L.) from Santos, Brazil. Studies in Neotropical Fauna and Environment, 22: 57-72.

Jones HF, Pilditch CA, Bruesewitz DA, Lohrer AM, 2011. Sedimentary environment influences the effect of an infaunal suspension feeding bivalve on estuarine ecosystem function. PLoS One, 6 (10), e27065.

Kalnay E, Kanamitsu M *et al.*, 1996. The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project. Bulletin of the American Meteorological Society 77(3).437-471.

Kanamitsu M, Ebisuzaki W, Woollen J, Yang SK, Hnilo JJ, Fiorino M, Potter GL, 2002. NCEP–DOE AMIP-II Reanalysis (R2). Bulletin of the American Meteorological Society 83: 1631–1643.

Kochmann J, Buschbaum C, Volkenborn N, Reise K, 2008. Shift from native mussels to alien oysters: Differential effects of ecosystem engineers. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 364, 1: 1-10.

Kodde DA, Palm FC, 1986. Wald criteria for jointly testing equality and inequality restrictions. Econometrica, 54: 1243e1248.

Kranz P, 1974. The anastrophic burial of bivalves and its paleoecological significance. J Geol.; 82 (2):237–265.

Kruskal WH, Wallis WA, 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis. Journal of the American Statistical Association, 47: 583–621.

Landau H, Chen X, Klose S, Leandro R, Vollath U, 2009. Trimble’s RTK and DGPS solutions in comparison with precise point positioning. En: Sideris MG (eds). Observing our changing earth. International Association of Geodesy Symposia, vol 133. Springer, Berlin, Heidelberg.

Lasta M, Ciocco NF, Bremec C, Roux A, 1998. Moluscos bivalvos y gasterópodos. En: Boschi EE (Ed.). El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros. 2 Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata: 115-142.

Levene H, 1960. Robust tests for equality of variances. En: Olkin I. (ed.) Contributions to probability and statistics. Stanford University Press. p. 278–292.

Lewis JR, 1976. The role of physical and biological factors in the distribution and stability of rocky shore communities. In: Keegan BF, Ceidigh PO, Boaden PJS (Eds). Biology of Benthic Organisms. Pergamon Press: 417–423.

Littler MK, Martz DR, Littler DS, 1983. Effects of recurrent sand deposition on rocky intertidal organisms: importance of substrate heterogeneity in a fluctuating environment. Marine Ecology Progress Series, 11: 129–139.

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

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

López Gappa, JJ, Tablado AN, Magaldi NH, 1993. Seasonal changes in an intertidal community affected by sewage pollution. [Environmental Pollution](#), 82(2): 157-165.

Mackey R, Currie D, 2001. The diversity-disturbance relationship: is it generally strong and peaked? Ecology 82(12):3479-3492.

Maytía S, Scarabino V, 1979. Las comunidades del litoral rocoso del Uruguay: zonación, distribución local y consideraciones biogeográficas. En: Memorias del Seminario sobre Ecología Bentónicas y Sedimentación de la Plataforma Continental del Atlántico Sur (Montevideo, 9-12 de mayo de 1978). UNESCO, ORCYT: 149-160.

Margalef R, 1977. Ecología. Ediciones Omega, Barcelona, 951 p

Marshall DJ, McQuaid CD, 1989. The influence of respiratory responses on the tolerance to sand inundation of the limpets *Patella granularis* L. (Prosobranchia) and *Siphonaria capensis* Q. et G. (Pulmonata). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 128: 191–201.

Marshall GJ, 2003. Trends in the Southern Annular Mode from observations and reanalyses. J. Clim., 16: 4134–4143.

McGrorty S, Clarke RT, Reading CJ, Goss-Custard JD, 1990. Population dynamics of the mussel *Mytilus edulis*: density changes and regulation of the population in the Exe estuary, Devon. Marine Ecology Progress Series, 67: 157-169.

Mendez MM, Schwindt E, Bortolus A, Roche A, Maggioni M, Narvarte M, 2015. Ecological impacts of the austral-most population of *Crassostrea gigas* in South America: a matter of time? Ecological Research, 30(6): 979–987.

Menge BA, Lubchenco J, Ashkenas LR, 1985. Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical intertidal community. *Oecologia*, 65: 394–405.

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

Menge BA, Berlow EL, Blanchette CA, Navarrete SA, Yamada SB, 1994. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monographs*, 64: 249–286.

Miloslavich P, Cruz-Motta JJ, Hernández A et al., (20 autores), 2016. Benthic Assemblages in South American Intertidal Rocky Shores: Biodiversity, Services, and Threat. En: -Rodríguez, RR. *Marine Benthos: Biology, Ecosystem Functions and Environmental Impact*. Chapter 3: ebook Nova Science Publishers.

Minchinton TE, Fels KJ, 2013. Sediment disturbance associated with trampling by humans alters species assemblages on a rocky intertidal seashore. *Marine Ecology: Progress Series*, 472: 129-140.

Molis M, 2002. Shallow water fouling assemblages exposed to abiotic disturbance & stress: the structuring role of emersion and UV-radiation. PhD Thesis. Kiel: 1-105.

Navarrete SA, Castilla JC. 1990. Barnacle walls as mediators of intertidal mussel recruitment: effects of patch size on the utilization of space. *Marine Ecology Progress Series*, 68:113-119.

Morang A, Parson LE, 2002. Coastal Morphodynamics. En: Morang A (Ed.). *Coastal Engineering Manual, Part IV, Coastal Geology, Chapter IV-3, Engineer Manual 1110-2-1100*, U.S. Army Corps of Engineers, Washington, DC: 1-86.

Newell RC, 1970. *Biology of intertidal animals*. New York, American Elsevier Pub. Co: 1-555.

Nugent P, 1989. Ecología y biología de los mejillinares de *Brachidontes rodriguezii* (D'Orbigny, 1846) Lamy 1936. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina: 1-179.

Olivier SR, Escofet A, Orensanz JM, Pezzani SM, Turro AM, Turro ME, 1966a. Contribución al conocimiento de las comunidades bénticas de Mar del Plata. I. El litoral rocoso entre Playa Grande y Playa Chica. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires*, 7: 185-206.

Olivier SR, de Paternóster IK, Bastida R, 1966b. Estudios biocenóticos en las costas de Chubut (Argentina) I. Zonación biocenológica de Puerto Pardelas (Golfo Nuevo). *Boletín del Instituto de Biología Marina*, 10: 5-71.

Olivier SR, Bastida R, Torti MR, 1968. Las comunidades bentónicas de los alrededores de Mar del Plata. Actas del IV congreso latinoamericano de zoología, (Caracas, Venezuela): 559-594.

Olivieri CE, 1983. Adaptaciones en función del hábitat en los tejidos conjuntivo y gonadal en el mejillín (*Brachydontes rodriguezii*). Seminario de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina: 1-78.

Orensanz JM, 1973. Los anélidos poliquetos de la provincia biogeográfica Argentina. IV. Physis 32(85), 343–393.

Orensanz JM, Schwindt E, Pastorino G *et al.* 2002. No longer the pristine confines of the world ocean: a survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. Biological Invasions. 4(1-2): 115-143.

Padilla DK, 2010. Context-dependent impacts of a non-native ecosystem engineer, the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. Integrative and Comparative Biology, 50: 213–225.

Paine RT, Suchanek TH, 1983. Convergence of ecological processes between independently evolved competitive dominants: a tunicate-mussel comparison. Evolution, 37: 821-831

Paine RT, 1984. Ecological determinism in the competition for space. Ecology, 65: 1339-1348.

Paine RT, Levin SA, 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. Ecological Monographs, 51: 145-178

Palomo MG, People J, Chapman MG, Underwood AJ, 2007. Separating the effects of physical and biological aspects of mussel beds on their associated assemblages. Mar Ecol Prog Ser 344: 131–142.

Paniagua GF, 2015. Dinámica costera y ecología de comunidades macrobentónicas intermareales de Pehuén C6, Provincia de Buenos Aires. Tesina de Licenciatura en Oceanografía. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina: 1-90.

Pascoe S, Kirkley JE, Gréboval D, Morrison-Paul CJ, 2003. Measuring and assessing capacity in fisheries. 2. Issues and methods. FAO Fisheries Technical Paper No. 433/2. Rome: 1-130.

Penchaszadeh PE, 1973. Ecología de la comunidad del mejillín (*Brachidontes rodriguezii* D'Orb) en el mediolitoral rocoso de Mar del Plata (Argentina): Proceso de Recolonización. Physis, 32(84): 51–64.

Penchaszadeh PE, 2004. Caracoles, almejas y mejillones. En: Boschi, EE y Cousseau, MB (Eds.). La vida entre mareas: vegetales y animales de las costas de Mar del Plata, Argentina. Publicaciones especiales INIDEP, Mar del Plata: 253-270.

- Penchaszadeh PE *et al.*, 2005. Invasores: Invertebrados exóticos en el Río de la Plata y región marina aledaña. EUDEBA, Buenos Aires: 1-384.
- Petraitis PS, 1995. The role of growth in maintaining spatial dominance by mussels (*Mytilus edulis*). *Ecology* 76(4): 1337-1346
- Pielou EC, 1969. An introduction to mathematical ecology. An introduction to mathematical ecology.
- Pineda J, Escofet A, 1989. Selective effects of disturbance on populations of sea anemones from northern Baja California, Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, (55): 55-62.
- Pinochet J, Domínguez J, Neira E, et al., 2018. Tidal height and sand as potential drivers of the ecological interaction of the two intertidal mussels *Perumytilus purpuratus* and *Semimytilus algosus*. *Marine Ecology*: 39.e12503.
- Ringuelet RA, Amor A, Magaldi N, Pallares R, 1962. Estudio ecológico de la fauna intercotidal de Puerto Deseado en febrero de 1961 (Santa Cruz, Argentina). *Physis*, 23: 35-52.
- Rios EC, 1985. Seashells of Brazil. Ed. FURG. Rio Grande, Brasil: 1-328.
- Sagarin RD, Gaines SD, 2002. Geographical abundance distributions of coastal invertebrates: using one-dimensional ranges to test biogeographic hypotheses. *Journal of Biogeography*, 29: 985-997
- Salas MC, 2018. Evaluación del mejillín *Brachidontes rodriguezii* como modificador del hábitat en ambientes intermareales de sustrato móvil y efectos sobre la estructura comunitaria asociada. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina: 1-166.
- Santelices B, 1991. Capítulo 14: Littoral and sublittoral communities of continental Chile. En: Mathieson AC, Nienhius PH (eds.). *Ecosystems of the world* 24. Elsevier Sci. Pub.: 347-365.
- Scelzo MA, Elias R, Vallarino EA, Charrier M, Lucero N, Alvarez F, 1996. Variación estacional de la estructura comunitaria del bivalvo intermareal *Brachidontes rodriguezii* en sustratos artificiales (Mar del Playa, Argentina). *Nerítica*: 87-102.
- Seed R, 1976. Ecology. En: Bayne BL (Ed.). *Marine mussels: their ecology and physiology*. Chapter 2. Cambridge University Press: 13-65.
- Shapiro SS, Wilk MB, 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, 52: 591-611.

Short AD, 2020. Wave-dominated, tide-modified and tide-dominated continuum School of Geosciences. En: Jackson DWT, Short AD (Eds.). Sandy Beach Morphodynamics. Elsevier Ltd. Chapter 16: 363-389.

Schillizzi RA, Aramayo SA, Caputo R, 1992. Evolución geológica del yacimiento paleoicnológico de Pehuén Co (Partido de Coronel Rosales) Provincia de Buenos Aires, Argentina. En: Terceras jornadas geológicas bonaerenses. La Plata, Actas: 53- 57.

Schwindt E, Obenat S, 2005. El poliqueto invasor formador de arrecifes *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) en ambientes estuariales. En: Penchaszadeh PE *et al.* Invasores: Invertebrados exóticos en el Río de la Plata y región marina aledaña. Buenos Aires, EUDEBA: 179-213.

Schwindt E, Battini N, Giachetti C, Castro K, Bortolus A, 2018. Eds: Bortolus A, Schwindt E. Especies exóticas Marino-Costas de Argentina. Vázquez Mazzini Editores. Buenos Aires, Argentina: 1-166.

Seed R, 1976. Patterns of biodiversity in the macro-invertebrate fauna associated with mussel patches on rocky shores. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 76: 203-210.

Shannon CE, Wiener W, 1949. The mathematical theory of communication. Univ. Illinois Press. Urbana, IL, EEUU. 1-177.

SHN (Servicio de Hidrografía Naval), 2010. Tablas de Marea año 2010. URL: http://www.hidro.gov.ar/oceanografia/tmareas/form_tmareas.asp

Souza WP, 1985. Disturbance and patch dynamics on rocky intertidal shores. In: Pickett STA, White PS (eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press: 101-124.

Suchanek TH, 1979. The *Mytilus californianus* community: studies on the composition, structure, organization and dynamics of a mussel bed. PhD Thesis, University of Washington, USA.

Suchanek TH, 1985. Mussels and their role in structuring rocky shore communities. En: Moore PG, Seed R (Eds.). The ecology of rocky coasts. Hodder y Stoughton Press. Capítulo VI: 70–96.

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

Thiel M, Ullrich N, 2002. Hard rock versus soft bottom: the fauna associated with intertidal mussel beds on hard bottoms along the coast of Chile, and considerations on the functional role of mussel beds. Helgoland Marine Research, 56(1): 21–30.

Torroglosa ME, 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. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires: 1-142.

Underwood AJ, 1983. Spatial and temporal problems in the design of experiments with marine grazers. En: Baker JT, Carter RM, Sammarco PW, Stark KP (Eds.). Proceedings of the inaugural great barrier reef conference. James Cook University Press, Townsville, Australia: 251-256.

Vallarino EA, Elias R, 1997. The dynamics of an introduced *Balanus glandula* population in the Southwestern Atlantic rocky shores. The consequences on the intertidal community. *Marine Ecology*, 18: 319-335.

Vallarino EA, 2002. La comunidad bentónica intermareal de *Brachidontes rodriguezii* (D'Orb.) y su relación con el efluente cloacal de la ciudad de Mar del Plata. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina: 1-188.

Vallarino EA, Rivero MS, Gravina MM, Elias R, 2002. The community-level response to sewage impact intertidal mytilid beds of the southwestern atlantic, and the use of the Shannon index to assess pollution. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 37(1): 25-33.

Vega V, Rodríguez S, Valente M, 1989. Shallow marine and fluvial environments of Quaternary deposits in Pehuen-Có beach, Buenos Aires, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 7: 51-80.

Watywarawan A, 2018. Composição de macro invertebrados associados a macroalgas marinhas no costão rochoso da Praia da Cal, Torres (RS). Trabalho de Conclusão Ciências Biológicas da Universidade do Extremo Sul Catarinense (UNESC): 1-43.

Weller DE, 1987. Self-thinning exponent correlated with allometric measures of plant geometry. *Ecology* 68: 813-821.

Wentworth CK, 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology*, 27: 377-392.

Westerbom M, 2006. Population dynamics of blue mussels in a variable environment at the edge of their range. MSc academic dissertation, Faculty of Biosciences, Department of Biological and Environmental Sciences, University of Helsinki, Finland: 1-62.

Westoby M, 1984. The self-thinning rule. *Advances in Ecological Research*, 14: 167-225.

White J, 1981. The allometric interpretation of the self-thinning rule. *Journal of Theoretical Biology* 89: 475-500.

Widdows J, Lucas JS, Brinsley MD, Salkeld PN, Staff FJ, 2002. Investigation of the effects of current velocity on mussel feeding and mussel bed stability using an annular flume. *Helgoland Marine Research*, 56(1): 3–12.

Wörner S, Dragani WC, Echevarria ER, Carrasco M, Barón PJ, 2018. An Estimation of the Possible Migration Path of the Pacific Oyster (*Crassostrea gigas*) Along the Northern Coast of Patagonia. *Estuaries and Coasts*: 1-16.

Wright LD, Short AD, 1984. Morphodynamics variability of surf zones and beaches: A synthesis. *Marine Geology*, 56: 93–118.

Zhang L, Bi H, Gove JH, Heath LS, 2005. A comparison of alternative methods for estimating the self-thinning boundary line. *Canadian Journal of Forest Research*, 35: 1507-1514.

Zardi GI, Nicastro KR, Porri F, McQuaid CD, 2006. Sand stress as a non-determinant of habitat segregation of indigenous (*Perna perna*) and invasive (*Mytilus galloprovincialis*) mussels in South Africa. *Marine Biology*, 148: 1031–1038.

Zardi GI, Nicastro KR, McQuaid CD, 2008. Sand and wave induced mortality in invasive (*Mytilus galloprovincialis*) and indigenous (*Perna perna*) mussels. *Marine Biology* 153: 853–858.