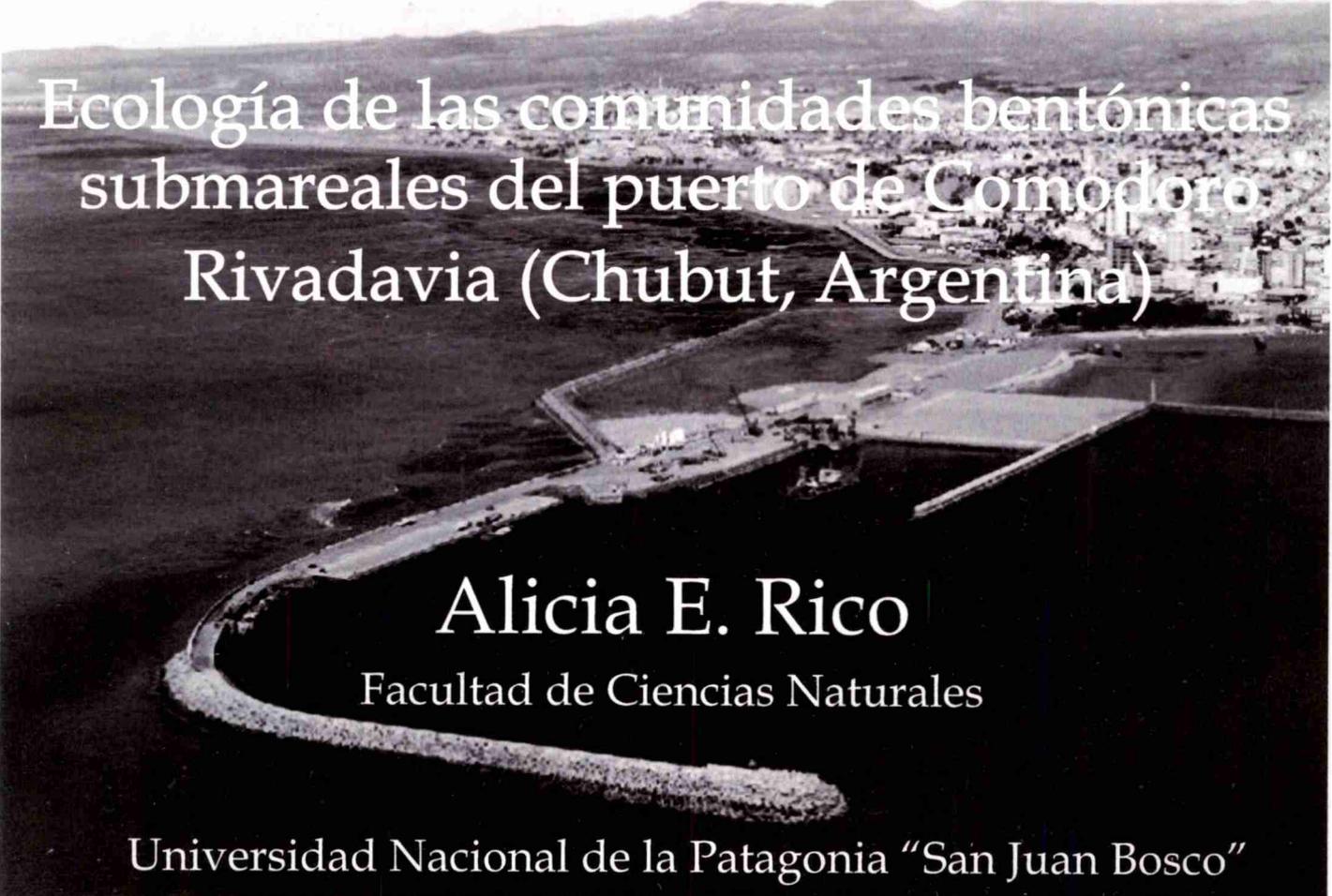


Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
Universidad Nacional de La Plata



Ecología de las comunidades bentónicas  
submareales del puerto de Comodoro  
Rivadavia (Chubut, Argentina)

Alicia E. Rico

Facultad de Ciencias Naturales

Universidad Nacional de la Patagonia "San Juan Bosco"

Director: Dr. Juan J. López Gappa

Tesis presentada para optar al grado de  
Doctor en Ciencias Naturales

2009

***A mis hijos***



**BIBLIOTECA  
"Flores de Argenjino"**

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi director, Dr. Juan López Gappa, quien supo ganarse el cariño y el respeto simultáneos que unas pocas personas inspiran, por haberme demostrado y enseñado, con su ejemplo, como se debe encarar una investigación con responsabilidad.

A la Prefectura Naval Argentina, institución que no sólo me brindó la posibilidad de trabajar en el puerto, en una zona vedada al público, sino también aportó la labor de todo el equipo de buzos nucleados en la Estación de Salvamento, Incendio y Protección Ambiental (SIPA).

A Roxana Peralta, con quien compartí tantas horas de trabajo de campo y laboratorio, pasando de alumna, a ser mi personal técnico, mi compañera y mi amiga.

A las autoridades del Museo Argentino en Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” y al personal de la División Invertebrados, por hacer más gratas mis estancias de trabajo en esa institución.

A las autoridades de la Universidad Nacional de la Patagonia “San Juan Bosco” y de la Facultad de Ciencias Naturales, quienes brindaron su apoyo para la realización de mi postgrado.

A los científicos que aportaron sus valiosos conocimientos para determinar correctamente las especies halladas: Dra. Gloria Alonso (anfípodos), Dr. Marcos Tatián, Biól. Cristian Lager, Lic. Mercedes Varela (Tunicados), Dr. Atila E. Gosztanyi (Peces).

A la Prof. Ana María Rossi, por su asesoramiento sobre el diseño experimental.

Al Lic. Néstor Landoni, quien además de compartir conmigo sus conocimientos sobre diseño y administración de bases de datos bibliográficos, me brindó la calidez de su amistad.

A Horacio It, por su colaboración en el diseño y ejecución de los muestreos.

Al Gringo Durbas, quien puso al servicio de este trabajo su experiencia como buzo autónomo.

A la Sra. Mabel Lazzarini (Departamento de Alumnos, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata), quien agilizó los trámites a realizar en su oficina, consciente de que los 2000 km que me separaban de ella se convertían a veces en un obstáculo difícil de superar.

A mis amigos Isabel, Maco, Susana y Jorge, por su hospitalidad durante mis estadias en Buenos Aires.

A mis hermanas, por acompañarme en todo momento.

A mis compañeros del Departamento Biología General, a todos y cada uno de ellos por el cómodo ambiente de fraternidad en que se trabaja.

A mis compañeros de las cátedras de Biología general y celular y de Biología general, que vieron recargadas sus tareas durante mis ausencias temporarias.

Y, por supuesto, a mis alumnos, ya que para ellos y por ellos emprendí este desafío.

<b>INDICE</b>	<b>Pág.</b>
Dedicatoria	1
Agradecimientos	2
Resumen	6
Summary	10
Introducción	14
Materiales y Métodos	18
• Área de estudio	18
• Características del puerto de Comodoro Rivadavia	18
• Factores ambientales	21
• Metodología de campo	23
Reclutamiento	23
Sucesión	25
Sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones	26
Efecto de la exclusión de depredadores	27
• Metodología de laboratorio	28
• Análisis estadístico	29
Resultados	33
Capítulo I. Reclutamiento	34
• Cobertura	40
• Asociaciones entre muestras sobre la base de su cobertura	46
• Densidad	48
• Asociaciones entre muestras sobre la base de su densidad	52
Capítulo II. Sucesión	53
• Cobertura	56

<b>INDICE</b>	<b>Pág.</b>
• Asociaciones entre muestras sobre la base de su cobertura	63
• Densidad	69
• Asociaciones entre muestras sobre la base de su densidad	73
Capítulo III. Sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones	76
• Cobertura	79
• Afinidad entre sucesiones anuales de acuerdo con su cobertura	84
• Densidad	89
• Asociaciones entre muestras de acuerdo con su densidad	93
Capítulo IV. Efecto de la exclusión de depredadores	96
• Cobertura	98
• Asociaciones entre muestras de acuerdo con su cobertura en la superficie superior	105
• Asociaciones entre muestras de acuerdo con su cobertura en la superficie inferior	110
• Densidad	112
Discusión	122
Conclusiones	131
Bibliografía citada	133

## RESUMEN

**Introducción:** Las comunidades marinas costeras han sufrido en los últimos años una disminución en su biodiversidad y un significativo aumento en el número de especies amenazadas. Comprender los mecanismos de colonización de sustratos naturales y artificiales es una de las motivaciones más importantes de las investigaciones ecológicas marinas en todo el mundo. Las primeras etapas en la colonización de una comunidad pueden tener efectos decisivos en el desarrollo de la sucesión, a través de procesos tales como la facilitación, interferencia o competencia por el espacio. Se demostró además que los procesos de depredación son un factor clave en la determinación de la estructura comunitaria. Las invasiones biológicas son uno de los fenómenos más preocupantes entre los cambios globales que están teniendo lugar en la actualidad en el ecosistema marino.

**Objetivos:** durante el presente trabajo, se intentó dar respuesta a los siguientes interrogantes:

¿Se producen cambios estacionales marcados en el reclutamiento de especies bentónicas a las incrustaciones biológicas portuarias?

¿La comunidad que se desarrolla en las superficies superiores de los sustratos artificiales sumergidos en el puerto difiere significativamente en cuanto a su composición de la que se desarrolla en las superficies inferiores?

¿Qué cambios se van produciendo y cuál es el resultado de la sucesión al cabo de un período anual?

¿La sucesión es un proceso determinístico, independiente de la estación del año en que se inicia, o su desarrollo varía de acuerdo a la disponibilidad de los distintos taxa en cada período?

¿Los depredadores bentónico-demersales ejercen una influencia decisiva en la composición y estructura de las incrustaciones biológicas del puerto ?

¿El puerto de Comodoro Rivadavia está sirviendo como una vía de entrada de especies bentónicas exóticas?

**Material y métodos:** Paralelos a los últimos 100 metros de la escollera, el 5 de enero de 2004 se sumergieron en el nivel submareal cuatro armazones de

hierro galvanizado rectangulares de 1,60 m de largo por 1 m de ancho. Entre ellos se dispusieron otros cinco armazones cuadrados más pequeños, de 50 cm de lado, cuyos paneles se renovaron mensualmente para el estudio del reclutamiento. Cada panel, compuesto por polietileno de baja densidad, poseía 20 cm de lado (400 cm<sup>2</sup>) y 4 mm de espesor. A fin de analizar el proceso de sucesión, se extrajeron al azar cuatro paneles (uno de cada armazón rectangular) a los 3, 6, 9 y 12 meses de iniciado el experimento. Para el estudio comparativo de las sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones se sumergieron tres juegos adicionales de cuatro paneles cada uno, en abril, julio y octubre de 2004. Para analizar el efecto de los depredadores sobre la estructura de la comunidad incrustante, se asignaron 60 paneles al azar a tres tratamientos: a) Exclusión de depredadores, en donde los paneles fueron cubiertos totalmente por una red de 2 cm de tamaño de malla. b) Control metodológico, en donde los mismos fueron parcialmente rodeados por una red que dejaba pasar a los depredadores, a fin de evaluar si la metodología producía artefactos no deseados. c) Paneles no recubiertos, con libre acceso por parte de la megafauna bentónico-demersal. El material fue analizado bajo lupa binocular en laboratorio. Se identificaron los individuos fijados en los 100 cm<sup>2</sup> centrales. Se cuantificó la cobertura y la densidad de individuos. Se estimó la variación mensual de la riqueza específica (número de especies) y de la diversidad (índice de Shannon-Wiener) en las superficies superiores e inferiores de todos los paneles estudiados. La información multivariada, consistente en matrices de especies por muestras, se analizó mediante el paquete de programas PRIMER.

#### Conclusiones:

- 1) El reclutamiento de organismos bentónicos a las incrustaciones biológicas del puerto de Comodoro Rivadavia evidenció una marcada estacionalidad, con máximos valores de riqueza específica y diversidad en verano y mínimos durante el invierno.
- 2) Las asociaciones desarrolladas sobre las superficies superiores de los paneles difirieron significativamente de las de las caras inferiores, fundamentalmente debido al desarrollo que allí alcanzaron las algas. En las superficies inferiores predominaron en cambio los organismos sésiles

filtradores de plancton, como ascidias y briozoos, que en este tipo de ambientes se ven protegidos de la acumulación de sedimento.

3) En los paneles acumulativos utilizados para el estudio de la sucesión, la biodiversidad fue mucho mayor que en los paneles mensuales destinados a investigar el reclutamiento, debido a la presencia de muchas más especies de invertebrados. Este fenómeno podría explicarse por un mecanismo de facilitación por parte de ciertas especies ingenieras del ecosistema, cuya existencia genera el hábitat adecuado para el asentamiento y desarrollo de otras especies ausentes en los paneles mensuales. Al cabo de un año, las superficies superiores desarrollaron una comunidad dominada por macroalgas. En las superficies inferiores, en cambio, se generó una comunidad dominada por ascidias exóticas. En éstas, la riqueza específica y la diversidad fueron máximas a los nueve meses de sucesión, cuando las ascidias alcanzaron su mayor cobertura. La disminución en la riqueza y diversidad ocurrida entre los nueve y doce meses de sucesión fue significativa y probablemente se debió al desprendimiento de muchas de las ascidias.

4) El estudio de las sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones permite llegar a distintas conclusiones dependiendo de la orientación de la superficie analizada. En las superficies inferiores de los paneles, las diferencias no fueron significativas. Las comunidades dominadas por invertebrados obtenidas al cabo de un año no mostraron diferencias importantes a pesar de haber variado el orden de las estaciones a lo largo de su desarrollo. En las superficies superiores, en cambio, las asociaciones algales obtenidas fueron diferentes en función de la estacionalidad. En este caso, los análisis multivariados detectaron que el orden de los eventos de reclutamiento afectó el resultado final al cabo de un período anual.

5) El análisis experimental mediante la exclusión de depredadores bentónico-demersales dio como resultado un efecto significativo de dichos organismos sobre la estructura de la comunidad de algas desarrollada sobre las superficies superiores de los paneles, pero no sobre las dominadas por invertebrados en las superficies inferiores. El efecto más notable fue la franca disminución de las algas en los paneles cubiertos, en donde los herbívoros estaban presentes, en contraposición con su abundancia en las superficies accesibles a los depredadores. La causa de este fenómeno podría ser principalmente el control

de la población del erizo *Pseudechinus magellanicus* ejercido por peces demersales. Este análisis enfatiza que el enfoque experimental es una herramienta imprescindible en estudios de ecología bentónica, ya que de otro modo estos procesos, determinantes de la estructura comunitaria, no hubieran quedado en evidencia.

6) Al igual que otros puertos marítimos argentinos, el de Comodoro Rivadavia está sirviendo como vía de entrada para la invasión de especies bentónicas exóticas. Entre las más importantes, se comprobó la presencia de briozoos (*Bugula flabellata*, *Cryptosula pallasiana*) y tunicados solitarios (*Ascidiella aspersa*, *Molgula manhattensis*) y coloniales (*Botryllus schlosseri*, *Lissoclinum fragile*) provenientes de otras regiones del mundo, que podrían haber ingresado como adultos en las incrustaciones biológicas de los cascos de buques o como larvas en las aguas de lastre.

## **SUMMARY**

**Introduction:** In recent years, coastal marine communities have suffered a decrease in biodiversity and a significant increase in the number of threatened species. One of the most important challenges of marine ecological research worldwide is to understand colonization mechanisms on artificial and natural substrates. The first steps in the development of a community may have critical consequences for later successional stages, through processes such as facilitation, tolerance or competition for space. In addition, it has been shown that predation is a key factor determining community structure. Biological invasions are also one of the main concerns among the global changes that are currently taking place in the marine realm.

**Objectives:** during the present study, the following questions have been addressed:

Is there a clear seasonality in the recruitment of benthic species to the fouling of Comodoro Rivadavia harbour?

Are there significant differences in composition between communities developed on upper and lower surfaces of the artificial substrata immersed in the harbour?

What changes take place along the succession and which is the final result after one year of immersion?

Can the succession be regarded as a deterministic process whose final result is unrelated to the season in which it begins, or alternatively, is it influenced by the availability of taxa during each season?

Do demersal and benthic predators exert a critical influence on the composition and structure of the fouling communities?

May Comodoro Rivadavia harbour be regarded as a port of entry for the invasion of non-indigenous species?

**Material and methods:** On January 5, 2004, four rectangular supporting structures of galvanized iron (1.60 m long x 1.0 m wide) were immersed at the subtidal level, along the final 100 m of the breakwater of Comodoro Rivadavia

harbour. Other five smaller square structures (50 cm x 50 cm) were placed among them. Experimental low-density polyethylene panels (20 cm x 20 cm x 4 mm) for the study of recruitment were replaced monthly on the square structures, but remained immersed during several months on the rectangular structures. Succession was analysed by randomly extracting four panels (one from each rectangular structure) 3, 6, 9 and 12 months after immersion. Three additional arrays (four panels each) were immersed on April, July and October 2004 to compare annual successions starting at different seasons. The effect of predators on community structure was analysed by randomly assigning 60 test panels to the following treatments: a) Exclusion of predators, where panels were completely covered by a 2 cm wide plastic mesh. b) Methodological control, where panels were partially surrounded by the same mesh, but predators had free access to the test surfaces. The purpose of this treatment was to assess possible unwanted methodological artifacts. c) Uncovered panels, freely accessible to the benthic-demersal megafauna. All the material was analysed under a dissecting microscope in the laboratory. Organisms recruited on the central 100 cm<sup>2</sup> were identified to the lowest possible taxonomic category and their coverage or density were quantified. Species richness (number of species) and diversity (Shannon-Wiener index) was calculated on all upper and lower surfaces. Multivariate data (matrices of species by samples) were processed using the PRIMER statistical package.

#### Conclusions:

- 1) There was a clear seasonality in the recruitment of benthic organisms to the fouling community of Comodoro Rivadavia harbour. Highest and lowest species richness and diversity values occurred during summer and winter, respectively.
- 2) Significant differences were found between communities developed on upper and lower surfaces of the panels, mainly due to the growth of macroalgae on the former. On the other hand, colonial filter-feeding invertebrates such as tunicates and bryozoans dominated on the lower surfaces, where they were protected from sediment deposition.
- 3) Higher biodiversity values were reached on cumulative successional panels than on recruitment panels which were replaced on a monthly basis, due to the presence of more invertebrates in the former. This pattern could be explained

by facilitation mechanisms by ecosystem engineers, generating favourable habitats for the settlement and development of species which were absent on recruitment panels. After one year of immersion, a community dominated by macroalgae developed on the upper surfaces. The lower surfaces, however, were mainly covered by non-indigenous ascidians. This community reached highest specific richness and diversity 9 months after immersion, when tunicates attained maximum coverage. A significant decrease in richness and diversity occurred between 9 and 12 months after immersion, probably due to the slough-off of most of the tunicates.

4) The study of annual successions starting at different seasons produced different results depending on the orientation of the surfaces analysed. On the lower surfaces, differences were not significant. After one year of immersion, communities dominated by invertebrates did not show important changes, in spite of having experienced a different sequence of seasons along their development. On the other hand, different algal assemblages were obtained on upper surfaces after an annual succession, depending on the season in which development started. In this case, multivariate analyses detected that the order of recruitment events affected the final result one year after immersion.

5) The experimental test excluding benthic and demersal predators showed a significant effect on the algal community developed on the upper surfaces, but not on the lower assemblages dominated by invertebrates. The most remarkable effect was a clear decrease of the algae in the covered panels, where herbivores were present. On the contrary, algae were abundant on surfaces freely accessible to predators. The observed pattern was probably caused by demersal fish controlling the population of the sea urchin *Pseudechinus magellanicus*. This analysis highlights the advantages of performing experiments in addition to observational studies in benthic ecology, since otherwise important processes determining community structure would not have been evidenced.

6) As well as other maritime harbours of Argentina, Comodoro Rivadavia has become a port of entry for the invasion of non-indigenous species. Among the most important are bryozoans (*Bugula flabellata*, *Cryptosula pallasiana*), and solitary (*Asciella aspersa*, *Molgula manhattensis*) and colonial tunicates

*(Botryllus schlosseri, Lissoclinum fragile)*, which may have entered as adults in the fouling of ship's hulls or during its larval stages in ballast water tanks.

## INTRODUCCIÓN

Las comunidades marinas costeras han venido sufriendo en los últimos años una importante disminución en su biodiversidad y un significativo aumento en el número de especies amenazadas (Carlton, 1996a; Ruiz et al., 1997; Wasson et al., 2001; Orensanz et al., 2002; Osman & Whitlatch, 2004; Sams & Keough, 2007). Comprender los mecanismos de colonización de sustratos naturales y artificiales se ha convertido en una de las motivaciones más importantes de las investigaciones ecológicas marinas encaradas en todo el mundo, en la medida en que día tras día se incrementan los disturbios en los hábitats naturales (Connell & Slatyer, 1977; Underwood & Jernakoff, 1984; Chapman, 2002a, b, 2007; Lenz et al., 2004). Este hecho está produciendo una gran preocupación, no solamente entre científicos y ecologistas, sino también en los funcionarios encargados de la toma de decisiones en ambientes portuarios y costeros (Orensanz et al., 2002; Lambert, 2007).

Las primeras etapas en la colonización de una comunidad pueden tener efectos decisivos en el desarrollo de la sucesión, a través de procesos tales como la facilitación, interferencia o competencia por el espacio (Connell & Slatyer, 1977; Chapman, 2002a, b). La importancia fundamental de la competencia en el desarrollo de las comunidades bentónicas sobre sustratos duros fue evidenciada por Connell (1961) en estudios sobre cirripedios intermareales. Por su parte, Paine (1966, 1971) demostró que los procesos de depredación son un factor clave en la determinación de la estructura comunitaria. Finalmente, Underwood & Denley (1984) pusieron de manifiesto que tanto la competencia como la depredación sólo ocurren cuando hubo un suministro abundante de propágulos o larvas desde el plancton al bentos, incorporando el reclutamiento como otro de los factores decisivos a evaluar en los estudios sobre comunidades bentónicas (Osman & Whitlatch, 2004). Muchos de estos estudios han enfatizado la relación depredador-presa en individuos adultos y poco se sabe comparativamente de lo que sucede en el desarrollo inicial de los organismos y, por lo tanto, en las primeras etapas de la comunidad (Sams & Keough, 2007). Se debe considerar, además, que algunas de las interacciones alga-herbívoro dependen fundamentalmente de factores

abióticos. Korpinen & Jormalainen (2008) explicaron cómo difiere la herbivoría a lo largo de un gradiente de profundidad ya que tanto las especies algales como los herbívoros están limitados por la energía del oleaje, la intensidad y calidad de la luz, y la sedimentación, entre otros factores.

Las invasiones biológicas constituyen uno de los aspectos menos conocidos de los cambios globales que tienen lugar en el ecosistema marino. Representan una seria amenaza ecológica y económica por traer aparejada una disminución en la biodiversidad, causando también en ciertos casos efectos perjudiciales en las pesquerías y en las actividades turísticas (Grosholz, 2002; Occhipinti-Ambrogi & Savini, 2003; Carlton & Cohen, 2003; Campbell et al., 2007).

Los buques son la principal vía de introducción de organismos, ya sea por medio de sus incrustaciones biológicas (es decir la biota adherida al casco de las embarcaciones) o por el agua de lastre (Carlton & Geller, 1993; Carlton, 1996b, 2000, 2002; Mineaur et al., 2007; Lambert, 2007). Las naves modernas se diseñan para transportar cargas pesadas, pero al ser descargadas se tornan inestables. Para contrarrestar los efectos de este problema se carga y se descarga agua de lastre, que proporciona un peso adecuado a la embarcación y puede ser cambiada de lugar entre distintos tanques dentro del barco. Además de mejorar la maniobrabilidad y estabilidad de la nave, se usa para compensar el peso del combustible consumido durante el viaje (Orensanz et al. 2002; Hayes & Sliwa, 2003).

Toda esta problemática ha llevado a investigadores de diversas disciplinas y variadas instituciones a encarar estudios relacionados con la composición de las incrustaciones biológicas (Bastida, 1971, 1973; Osman, 1977; Sutherland & Karlson, 1977; Chapman & Underwood, 1996; Chapman, 2002b; Karalis et al., 2003; Underwood & Chapman, 2006; Glasby et al., 2007; Zintzen et al., 2008).

Muchos de los trabajos sobre incrustaciones biológicas y comunidades bentónicas realizados en nuestro país se han llevado a cabo en la provincia de Buenos Aires (Bastida, 1971; Bastida & Torti, 1973; Bastida et al., 1971, 1974, 1980; Spivak et al., 1975; Bastida & L'Hoste, 1976; Bastida & Adabbo, 1977; Lichtschein de Bastida & Bastida, 1980; Bastida & Brankevich, 1980, 1981, 1982; Trivi de Mandri et al., 1984; Brankevich et al., 1984, 1986, 1988; Vallarino & Elías, 1997; Martin et al., 2000; Schwindt et al., 2001) aunque existen

también investigaciones relacionadas con esta temática en la Patagonia Argentina (Bastida, 1973; López Gappa, 1989; Balzi & Muniain, 1992; Lizarralde & Zaixso, 1993; Zaixso et al., 1994; Sánchez & Zaixso, 1995; Casas & Piriz, 1996; Rico et al. 2001; Rico, 2005; Rico & López Gappa, 2006; López Gappa & Sueiro, 2007).

El puerto de Comodoro Rivadavia se encuentra ubicado en la provincia del Chubut, a 45° 52' S, 67° 28' W. Comenzó a construirse en el año 1924, continuando su ejecución hasta 1929. A partir de ese momento las obras quedaron inconclusas hasta mayo de 1992, año en el que se produjo la transferencia jurisdiccional del puerto a las autoridades provinciales. Éstas se hicieron cargo de su administración, operación y explotación, encarando las obras necesarias para lograr una terminal portuaria acorde a las exigencias del movimiento marítimo actual. En el año 1996 se construyó un muelle de ultramar de 216 m de frente de atraque, con una profundidad de 10 m y 300 m de escollera para dar abrigo a buques de gran calado.

Por el tráfico de embarcaciones, los puertos constituyen lugares propicios para la introducción de especies foráneas (Carlton & Geller, 1993; Orensanz et al., 2002, Hayes & Sliwa, 2003), habiéndose registrado, por ejemplo, el caso concreto de la introducción reciente del alga exótica *Undaria pinnatifida* en el Golfo Nuevo (Piriz & Casas, 1994; Casas & Piriz, 1996), organismo que continuó su dispersión hacia el sur por la costa patagónica para llegar en un lapso de doce años hasta Puerto Deseado, provincia de Santa Cruz (47°45' S, 65°55' W) (Martin & Cuevas, 2006).

La situación descrita sugirió la conveniencia de encarar estudios ecológicos de las comunidades que se desarrollan sobre sustratos submareales en el puerto de Comodoro Rivadavia.

Los resultados obtenidos en esta investigación significarán un aporte desde el punto de vista ecológico con posibilidades de aplicación futura, constituyendo además una información de base necesaria para la aplicación de medidas de control.

## OBJETIVOS

- Poner a prueba la estacionalidad en el reclutamiento de los organismos bentónicos en las comunidades submareales de Comodoro Rivadavia.
- Establecer la estructura de la comunidad submareal local y describir el proceso de sucesión.
- Determinar el posible efecto de los depredadores bentónico-demersales sobre la estructura de la comunidad.

La lectura de la bibliografía y la certeza de estar frente a una oportunidad única e irrepetible para la realización de este estudio, dada la reciente construcción del muelle de ultramar, nos enfrenta a la posibilidad de dar respuesta a las siguientes preguntas:

¿Se producen cambios estacionales marcados en el reclutamiento de especies bentónicas a las incrustaciones biológicas portuarias?

¿La comunidad que se desarrolla en las superficies superiores de los sustratos artificiales sumergidos en el puerto difiere significativamente en cuanto a su composición de la que se desarrolla en las superficies inferiores?

¿Qué cambios se van produciendo y cuál es el resultado de la sucesión al cabo de un período anual?

¿La sucesión es un proceso determinístico, independiente de la estación del año en que se inicia, o su desarrollo varía de acuerdo a la disponibilidad de los distintos taxa en cada período?

¿Los depredadores bentónico-demersales ejercen una influencia decisiva en la composición y estructura de las incrustaciones biológicas del puerto?

¿El puerto de Comodoro Rivadavia está sirviendo como una vía de entrada de especies bentónicas exóticas?

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

La zona de emplazamiento del puerto de Comodoro Rivadavia (Fig. 1) presenta un basamento rocoso compuesto por una base de arcilitas tobáceas gris amarillentas, muy diaclasadas, con interconexiones yesosas poco consolidadas perteneciente a la Formación Patagonia. Aproximadamente al nivel de mareas medias se produce una transición hacia la Formación Sarmiento, compuesta por tobas arcillosas gris blanquecinas, poco consolidadas (Feruglio, 1950).

Las mareas son de régimen semidiurno al igual que en toda la costa argentina. La amplitud de mareas de sicigia es de 6,19 m y la media de cuadratura es de 4,34 m.

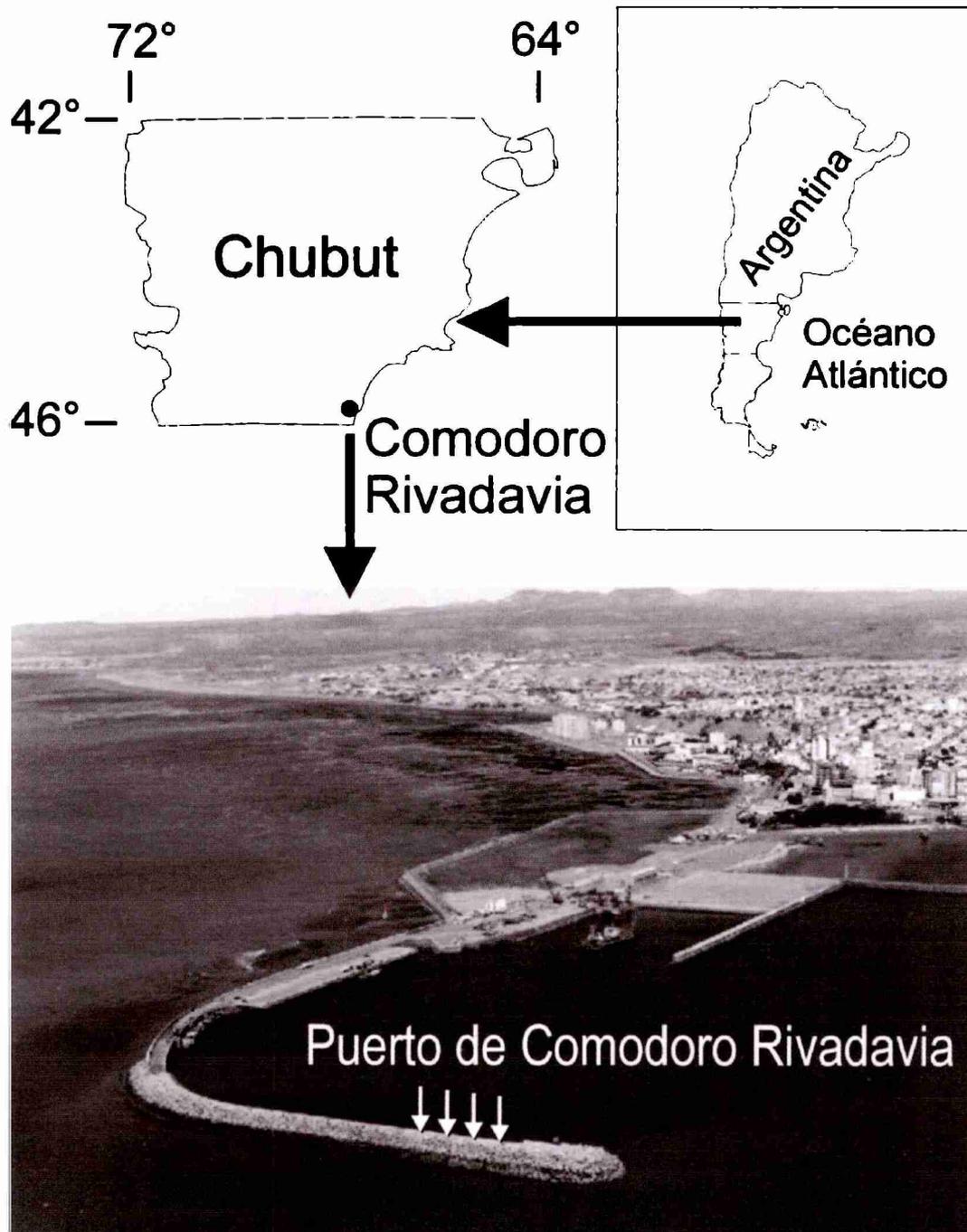
### **Características del puerto de Comodoro Rivadavia**

El puerto de Comodoro Rivadavia se encuentra ubicado en la provincia del Chubut, a 45° 52' S, 67° 28' W. Comenzó a construirse en el año 1924, continuando su ejecución hasta 1929. A partir de ese momento las obras quedaron inconclusas. En mayo de 1992 se produjo la transferencia jurisdiccional del puerto a las autoridades provinciales. Éstas se hicieron cargo de su administración, operación y explotación, encarando las obras necesarias para lograr una terminal portuaria acorde a las exigencias del movimiento marítimo actual. En el año 1994 se dio inicio a una serie de obras que permitieron mejorar la operatividad y en 1996 finalizó la construcción de un muelle de ultramar de 216 m de frente de atraque, con una profundidad de 10 m y 300 m de escollera para dar abrigo a buques de gran calado.

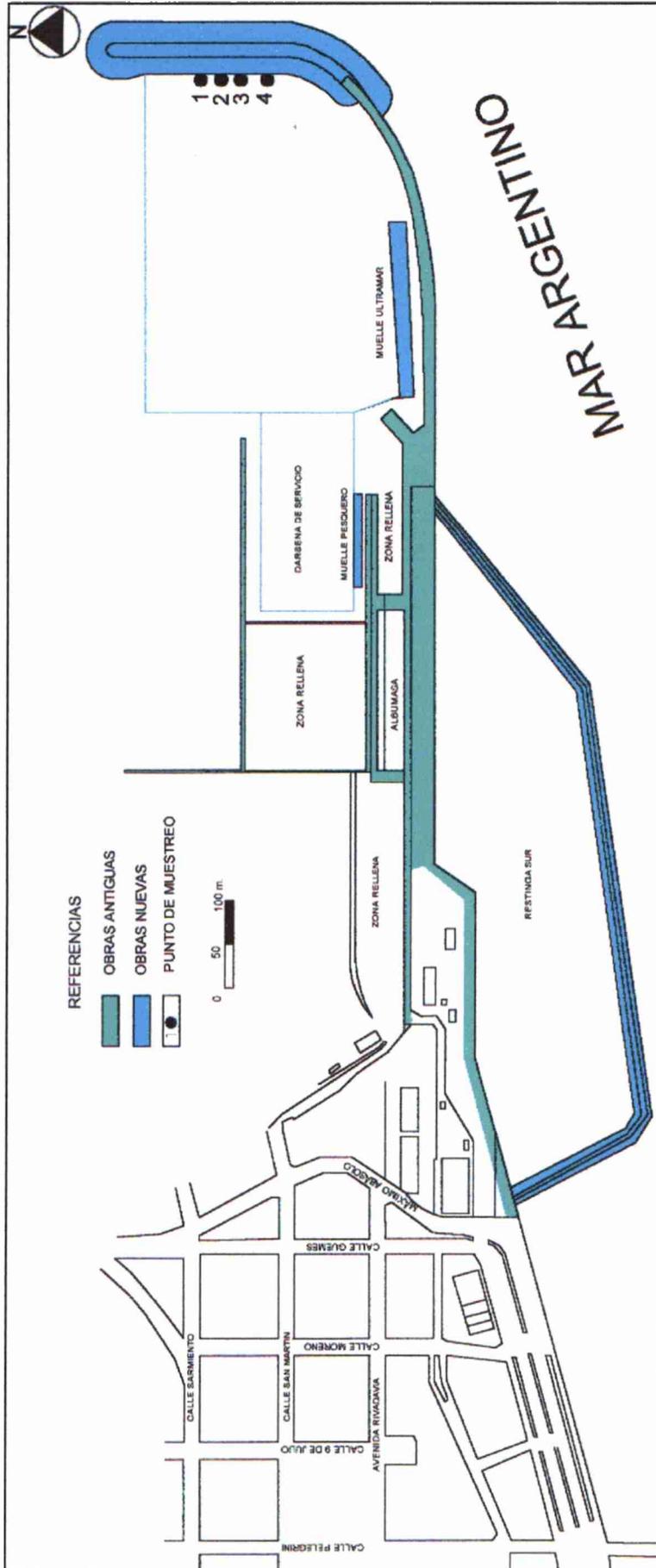
En la actualidad se presentan dos tipos de estructuras (Fig. 2):

- a) Obras antiguas: formadas esencialmente por muros verticales que configuran los recintos para ganar tierras al mar y la sección E-W de la obra de abrigo.

- b) Obras nuevas: a partir del extremo E de la antigua obra de abrigo, arranca una escollera formada por roca natural y bloques artificiales de hormigón, que se prolonga unos 300 metros en dirección N-S. En este muelle se ubicaron las unidades muestrales utilizadas en el presente estudio.



**Figura 1.** Ubicación del área de estudio y fotografía aérea del Puerto de Comodoro Rivadavia en donde se observa el muelle de ultramar. Las flechas señalan la zona en donde se realizaron los muestreos.



**Figura 2.** Obras del puerto de Comodoro Rivadavia y área de trabajo. Los números señalan los puntos correspondientes a cada uno de los cuatro armazones de hierro galvanizado usados como soporte de los paneles de muestreo.

Las obras antiguas están realizadas en un hormigón de cemento portland, del que se desconocen mayores datos. Las escolleras están formadas por rocas naturales extraídas del Cerro Dragón, ubicado cerca de la localidad de Sarmiento (45° 35' S, 69° 04' W). Los bloques artificiales, que corresponden a la patente "ACROPODE" de la firma SOGREAH de Francia, están elaborados con un hormigón de 380 kg de cemento puzzolánico por metro cúbico (Ing. Das Neves Guerreiro, comunicación personal).

### Factores ambientales

#### a) Temperatura

El rango de la variación térmica anual en las aguas superficiales (Tabla 1) fue de 12° C durante 2004 y 7,6° C durante 2005. Los datos de medias mensuales fueron proporcionados por el Centro de predicción climática que provee datos a la Prefectura Naval Argentina (Walter Maza, comunicación personal).

**Tabla 1.** Datos de temperatura (°C) de aguas superficiales en la zona de Comodoro Rivadavia para 2004 y 2005. S/D: sin datos.

MES	2004		2005	
	MÍNIMA	MÁXIMA	MÍNIMA	MÁXIMA
E	17,0	18,0	15,0	15,6
F	13,6	18,0	12,5	13,0
M	10,0	15,0	10,5	12,7
A	9,0	11,2	9,0	12,2
M	10,8	10,8	10,0	10,2
J	8,2	10,1	8,4	9,1
J	8,0	10,0	S/D	S/D
A	6,0	8,0	8,0	8,0
S	7,0	9,1	8,0	8,0
O	6,5	9,9	S/D	S/D
N	6,0	10,0	S/D	S/D
D	10,0	13,0	8,0	8,0

b) Salinidad

Este factor ecológico tiene mucha importancia en la mayor parte de los puertos del mundo, en los que está relacionado con la desembocadura de desagües fluviales y/o pluviales. Se trata de un parámetro que presenta poca variación en el puerto de Comodoro Rivadavia (Tabla 2), por lo que se estima que tiene escasa influencia en la composición de sus comunidades.

**Tabla 2.** Mediciones de salinidad en el puerto de Comodoro Rivadavia.

<b>FECHA</b>	<b>SALINIDAD (ups)</b>
28-12-97	33,76
03-05-98	33,61
08-08-98	33,45
20-09-98	33,53

La regularidad de los valores estacionales obtenidos en el puerto de Comodoro Rivadavia puede atribuirse a la ausencia de cuerpos de agua dulce que desemboquen en el mar y a la escasez de precipitaciones en la zona.

Los registros históricos de precipitaciones durante los últimos 50 años (datos no publicados de la Estación Meteorológica Nacional de Comodoro Rivadavia) confirman la escasa variabilidad de los puntos extremos. La mínima absoluta anual de ese período (1990) fue de 122,8 mm. La precipitación máxima absoluta anual (1997) fue de 483,6 mm y la máxima absoluta mensual (junio de 1997) de 170,5 mm.

Investigaciones oceanográficas relacionadas con la pesquería del langostino (*Pleoticus muelleri*) en el Golfo San Jorge confirman esta regularidad para la zona costera, en donde los valores extremos observados entre la primavera de 1999 y el invierno de 2000 apenas varían entre 33,07 y 33,80 ups (Fernández et al., 2005).

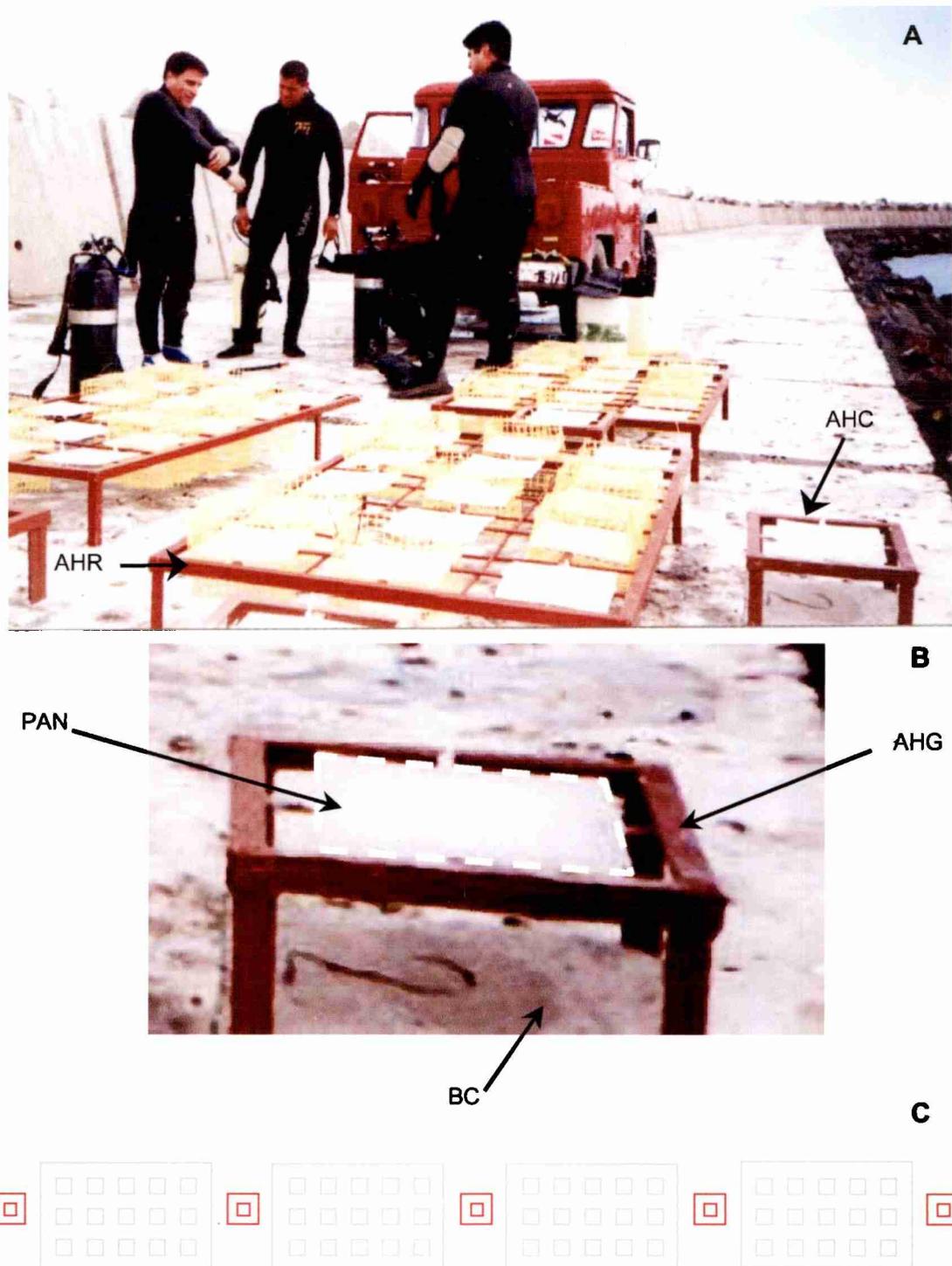
### **Metodología de campo**

El 5 de enero de 2004 comenzó a realizarse el trabajo de campo en el puerto de Comodoro Rivadavia. Se contó con la colaboración del equipo de buzos de la Estación de Salvamento, Incendio y Protección Ambiental (SIPA) de la Prefectura Naval Argentina (Fig. 3A).

Paralelos a los últimos 100 metros de la escollera se sumergieron a unos 4 m de profundidad en el nivel submareal cuatro armazones de hierro galvanizado rectangulares de 1,60 m de largo por 1 m de ancho, sostenidos a una distancia de aproximadamente 10 cm del fondo. Entre ellos se dispusieron otros cinco armazones cuadrados más pequeños, de 50 cm de lado (Fig. 3C).

- **Reclutamiento**

Sobre cada uno de los cinco armazones cuadrados se fijó un panel de polietileno de baja densidad de 20 cm de lado ( $400 \text{ cm}^2$ ) y 4 mm de espesor que se mantuvo sumergido aproximadamente 30 días (Fig. 3B). Sus caras se hicieron rugosas utilizando una amoladora, para ofrecer una superficie apta para la fijación de los organismos. Transcurrido este período se recogieron los cinco paneles y se colocaron en bolsas de plástico con agua de mar para su posterior estudio en laboratorio, evitando la eventual pérdida de organismos (Tabla 3). Se consideró como unidad muestral (u.m.) una superficie de  $10 \times 10 \text{ cm}$  ( $100 \text{ cm}^2$ ) en el centro de cada panel, a fin de evitar cualquier efecto que pudiera producir la proximidad del borde. El número de u.m. estudiadas fue igual a 120, ya que se analizaron por separado las superficies superiores e inferiores.



**Figura 3. A.** Buzos de la Prefectura Naval Argentina que colaboraron durante el año de muestreo en la colocación y reemplazo mensual de los paneles. **B.** Estructura soporte de la unidad muestral. **C.** Diseño experimental constituido por cuatro amazonas de hierro rectangulares de 1,60 m de largo (AHR: color gris) alternando con cinco amazonas cuadradas de 0,50 m de lado (AHC: color rojo). Los paneles se dispusieron sobre ellos en el nivel submareal del puerto de Comodoro Rivadavia. Abreviaturas: BC: base de cemento para anclar la estructura; AHG: armazón de hierro galvanizado; PAN: panel de polietileno de baja densidad.

**Tabla 3.** Cronograma del muestreo mensual para el análisis del reclutamiento.

<b>FECHA DE INMERSIÓN</b>	<b>FECHA DE RECOLECCIÓN</b>	<b>DÍAS DE INMERSIÓN</b>
05/01/2004	10/02/2004	36
10/02/2004	08/03/2004	27
08/03/2004	07/04/2004	30
07/04/2004	05/05/2004	28
05/05/2004	09/06/2004	35
09/06/2004	06/07/2004	27
06/07/2004	04/08/2004	29
04/08/2004	03/09/2004	30
03/09/2004	04/10/2004	31
04/10/2004	03/11/2004	30
03/11/2004	03/12/2004	30
03/12/2004	04/01/2005	32

- **Sucesión**

A fin de analizar el proceso de sucesión, se extrajeron al azar cuatro paneles (uno de cada armazón rectangular) a los tres, seis, nueve y doce meses de iniciado el experimento. En cada fecha, antes de salir hacia el puerto, se determinó qué paneles se extraerían mediante una tabla de números al azar. Al igual que en el análisis de reclutamiento, cada u.m. consistió en los 100 cm<sup>2</sup> centrales en ambas superficies del panel. Se analizaron en total 16 paneles, quedando los restantes como supernumerarios que eventualmente reemplazarían a los que pudieran perderse. En la Tabla 4 se consignan las fechas en las que se sumergieron y retiraron los paneles.

**Tabla 4.** Cronograma de muestreo para el análisis de la sucesión y del efecto de la exclusión de depredadores.

<b>FECHA DE INMERSIÓN</b>	<b>FECHA DE RECOLECCIÓN</b>	<b>DÍAS DE INMERSIÓN</b>
05/01/2004	07/04/2004	93
05/01/2004	06/07/2004	183
05/01/2004	04/10/2004	273
05/01/2004	04/01/2005	365

- Sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones.

Para realizar el estudio comparativo de las sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones se sumergieron tres juegos adicionales de cuatro paneles cada uno en abril, julio y octubre de 2004 (Tabla 5), identificados adecuadamente para poder diferenciarlos de los paneles utilizados para los otros estudios. La sucesión anual iniciada en enero es la misma que la del análisis anterior (ver Tabla 4).

**Tabla 5.** Cronograma de muestreo de las sucesiones anuales iniciadas en cada estación

<b>FECHA DE INMERSIÓN</b>	<b>FECHA DE RECOLECCIÓN</b>	<b>DÍAS DE INMERSIÓN</b>
05/01/2004	04/01/2005	365
07/04/2004	02/04/2005	360
06/07/2004	06/07/2005	365
04/10/2004	17/10/2005	378

- Efecto de la exclusión de depredadores

Sobre cada uno de los cuatro armazones rectangulares se colocaron tres filas de cinco paneles similares a los mencionados anteriormente, lo que hace un total de 60 paneles.

Con el propósito de estudiar el efecto de los depredadores sobre la estructura de la comunidad incrustante, los 60 paneles se asignaron al azar a tres tratamientos: a) Exclusión de depredadores, en donde los paneles fueron cubiertos totalmente por una red de 2 cm de tamaño de malla. b) Control metodológico, en donde los paneles fueron parcialmente rodeados por una red que dejaba pasar a los depredadores, a fin de evaluar si la metodología producía artefactos no deseados (Steele, 1996). c) Paneles no recubiertos, con libre acceso por parte de la megafauna bentónico-demersal (Fig. 4). Estos últimos fueron los mismos paneles usados para el estudio de la sucesión a tres, seis, nueve y doce meses.

La disposición de los tres tratamientos en los armazones fue determinada previamente por un cuadrado latino de 3 x 3, más dos bloques que se incluyeron al azar entre las columnas del cuadrado latino para que resultara una disposición aleatoria de 3 x 5 (Fisher & Yates, 1963) (Fig. 4).

Los tres tratamientos se estudiaron en cuatro períodos de muestreo de distinta duración (tres, seis, nueve y doce meses) contando cada uno con cuatro réplicas, una en cada armazón.

Se analizaron en total 96 u.m. (tres tratamientos x cuatro períodos de muestreo x dos superficies x cuatro réplicas), quedando las restantes como supernumerarias que eventualmente reemplazarían a las que pudieran perderse.

En la Tabla 4 se consignan las fechas en las que se sumergieron y retiraron los paneles cubiertos, semicubiertos y descubiertos para realizar el estudio del efecto de los depredadores.

En caso de que el experimento no produjera artefactos, la influencia de los depredadores se evidenciaría mediante el contraste entre u.m. cubiertas y descubiertas. De verificarse que la metodología del experimento producía efectos no previstos (es decir que la diferencia entre paneles descubiertos y semicubiertos fuera significativa), la comparación se realizaría entre las u.m. cubiertas y las semicubiertas.



**Figura 4.** Disposición de los tres tratamientos sobre un armazón de hierro rectangular. **a.** Panel cubierto: exclusión de depredadores; **b.** Panel parcialmente cubierto: control metodológico; **c.** Panel no cubierto, con libre acceso de la megafauna bentónico-demersal.

### **Metodología de laboratorio**

Todas las u.m. fueron analizadas bajo lupa binocular en laboratorio sin alterar su distribución espacial. Se identificaron los individuos fijados en los 100 cm<sup>2</sup> centrales de ambas superficies. En los casos en que fue necesario, algunos organismos fueron enviados a especialistas de otras instituciones para su identificación.

La cobertura se cuantificó superponiendo una hoja de material transparente con una grilla de 100 puntos equidistantes (Sutherland & Karlson, 1977).

Se llevó a cabo el recuento de todos los invertebrados sésiles no coloniales o con colonias fácilmente distinguibles presentes en cada u.m. (100 cm<sup>2</sup>) para calcular su densidad, ya que en ciertos casos los métodos de intersección de puntos no son adecuados para su cuantificación.

En algunos casos, las especies vagantes se contabilizaron y determinaron en toda la superficie del panel (400 cm<sup>2</sup>).

Las fotografías fueron obtenidas por la autora.

### **Análisis estadístico**

La información referida a la abundancia de las especies (cobertura o densidad) se volcó en planillas de cálculo. Se estimó la variación mensual de la riqueza específica (número de especies) y de la diversidad (índice de Shannon-Wiener; Shannon & Weaver, 1949) en las superficies superiores e inferiores de todos los paneles estudiados.

La información multivariada, consistente en matrices de especies por muestras, se analizó mediante el paquete de programas PRIMER (*Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research*) (Clarke & Warwick, 1994).

Se confeccionó una matriz de distancias usando el índice de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957), cuya fórmula es la siguiente:

$$S_{jk} = 100 \{ [\text{Sum } |y_{ij} - y_{ik}|] / [\text{Sum } (y_{ij} + y_{ik})] \}$$

en donde:

$S_{jk}$  es la distancia entre las muestras j y k.

Sum es la sumatoria desde la primera hasta la última especie.

$y_{ij}$  es el valor de cobertura (o densidad) de la especie i en la muestra j.

$y_{ik}$  es el valor de cobertura (o densidad) de la especie i en la muestra k.

El ordenamiento de las muestras se llevó a cabo mediante Escalamiento Multidimensional no-Métrico (MDS), calculándose un valor denominado *stress*, que indica en qué medida el gráfico bivariado distorsiona las relaciones entre muestras en la matriz de distancias (Kruskal & Wish, 1978).

- Un *stress* menor a 0,05 brinda una excelente representación, sin posibilidades de una interpretación falsa.
- Un *stress* menor a 0,1 corresponde a una buena ordenación, sin posibilidades reales de una interpretación engañosa.
- Un *stress* menor a 0,2 todavía brinda una figura potencialmente útil en dos dimensiones.
- Valores de *stress* dentro del rango 0,2 – 0,3 deberían tomarse con un cierto grado de escepticismo y ser descartados si se encuentran en la mitad superior de ese intervalo.
- Un *stress* mayor que 0,3 indica que los puntos están cercanos a una ubicación arbitraria en un espacio de ordenación bidimensional (Kruskal & Wish, 1978).

La hipótesis de que la estructura de la comunidad bentónica es diferente en superficies superiores e inferiores fue puesta a prueba por medio del test ANOSIM (Clarke & Warwick, 1994). El mismo test se utilizó para poner a prueba las siguientes hipótesis:

- a) La estructura de la comunidad cambia a lo largo de la sucesión, es decir que se observan distintas asociaciones de especies a los tres, seis, nueve o doce meses de iniciada la sucesión.
- b) El resultado final de una sucesión anual es distinto según la estación en la que haya comenzado.
- c) La acción de los depredadores produce cambios significativos en la estructura de la comunidad.

El test ANOSIM consiste en lo siguiente:

1) A partir de la matriz de distancias entre muestras, se computa un estadístico R, cuya fórmula es:

$$R = (r_B - r_W) / (M/2)$$

en donde:

$r_B$  es el promedio de todas las distancias entre réplicas pertenecientes a distintos tratamientos

$r_W$  es el promedio de todas las distancias entre réplicas pertenecientes al mismo tratamiento

M es igual a  $n(n-1)/2$ , en donde  $n$  es el número total de muestras.

2) En caso de ser válida la hipótesis nula de no diferencia entre tratamientos, todas las muestras pertenecerían al mismo universo, es decir que todas serían réplicas de un mismo tratamiento. El estadístico R puede ser recalculado entonces permutando aleatoriamente las etiquetas de las muestras. 3) Se calcula la probabilidad de obtener el *valor observado* del estadístico R en función de la distribución de frecuencias de las permutaciones. Si es menor a 0,05 se rechaza la hipótesis nula de no diferencia en la estructura de la comunidad.

La rutina SIMPER (Clarke, 1993) fue usada luego para analizar qué especies fueron responsables de las diferencias significativas. El fundamento de esta prueba es que el valor del coeficiente de distancia de Bray-Curtis entre dos muestras cualesquiera puede descomponerse en las contribuciones aportadas individualmente por cada especie. Al realizar comparaciones pareadas entre distintas asociaciones observadas sobre los paneles, puede calcularse una distancia Bray-Curtis promedio entre ambos grupos de muestras, y por lo tanto la contribución porcentual de cada especie a ese valor promedio. Una especie discriminará bien si es muy abundante en un grupo y rara o ausente en el otro. Por el contrario, si una especie es igualmente abundante en dos grupos de muestras, no servirá para discriminarlos. La presentación de los resultados de esta prueba suele realizarse mediante una tabla en la que las especies se ordenan de mayor a menor según su poder discriminante. Dicha tabla se truncó cuando el porcentaje acumulativo alcanzó el 50%.

En el capítulo II (Sucesión) no se calcularon las asociaciones entre muestras en base a la densidad en la superficie superior de los paneles. Esta omisión se debe a que el bajo valor de  $n$  no permitió realizar un número suficiente de permutaciones.

En el capítulo IV (Efecto de la exclusión de depredadores) se aplicó el test de Dunn (Zar, 1996) a fin de comparar la diversidad entre distintos tipos de paneles.

## **RESULTADOS**

## CAPÍTULO I

### RECLUTAMIENTO

En los paneles de reclutamiento (Figs. 5-8) se determinaron siete taxones de algas, cinco de invertebrados y un vertebrado, considerando tanto las superficies superiores como inferiores (Tabla 6).

**Tabla 6:** Especies de algas y animales presentes en los paneles de reclutamiento.

#### ALGAS

##### **CHRYSOPHYTA, BACILLARIOPHYCEAE**

Diatomeas pennadas

##### **CHLOROPHYTA, CHLOROPHYCEAE**

*Ulva* spp.

##### **PHAEOPHYTA, PHAEOPHYCEAE**

*Ectocarpus* sp.

*Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) J.Ag.

##### **RHODOPHYTA, RHODOPHYCEAE**

*Ceramium rubrum* (Huds.) C. Agardh

Coralinácea costrosa

*Polysiphonia* aff. *abscissa* Hooker & Harvey

**ANIMALES**

**CNIDARIA**

Anémona de mar no identificada

*Obelia* sp.

**ANNELIDA, POLYCHAETA**

*Romanchella scoresbyi* (Harris, 1969) \*

Serpúlido no identificado

**BRYOZOA, CHEILOSTOMATA**

*Cryptosula pallasiana* (Moll, 1803)

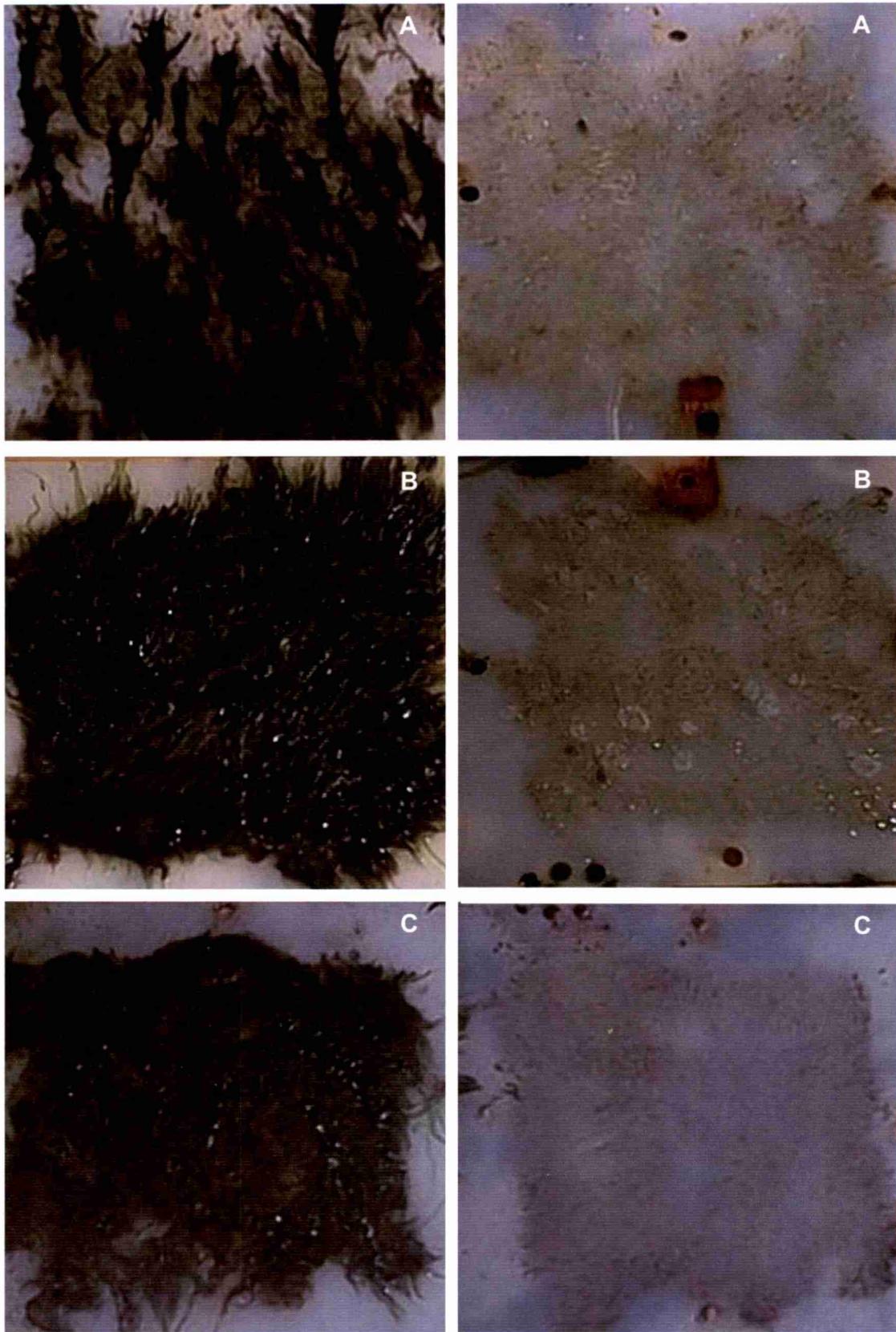
**CHORDATA, UROCHORDATA, ASCIDIACEA**

*Diplosoma longinquum* (Sluiter, 1912)

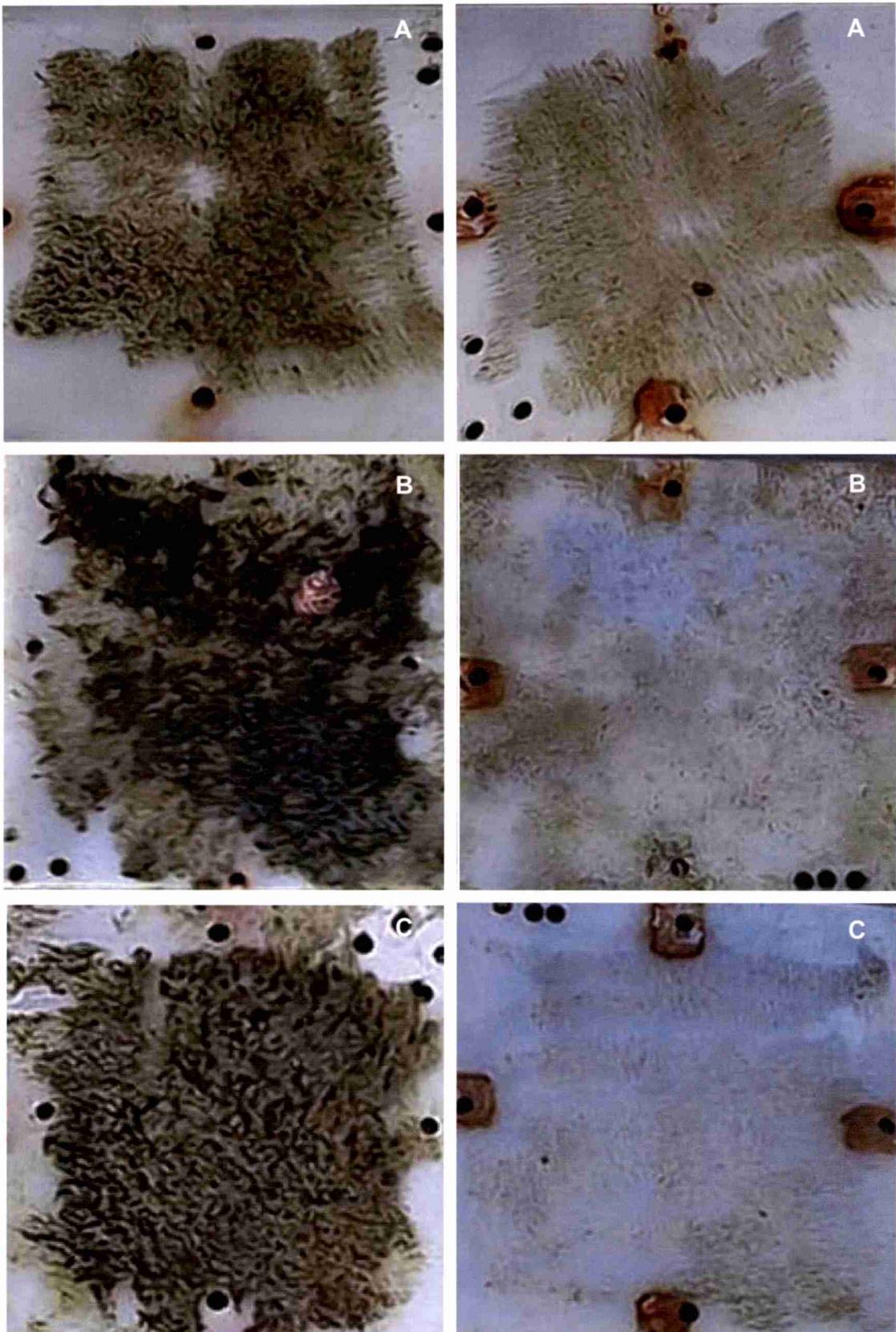
**CHORDATA, VERTEBRATA, PISCES**

Huevos de *Helcogrammoides cunninghami* (Smitt, 1898)

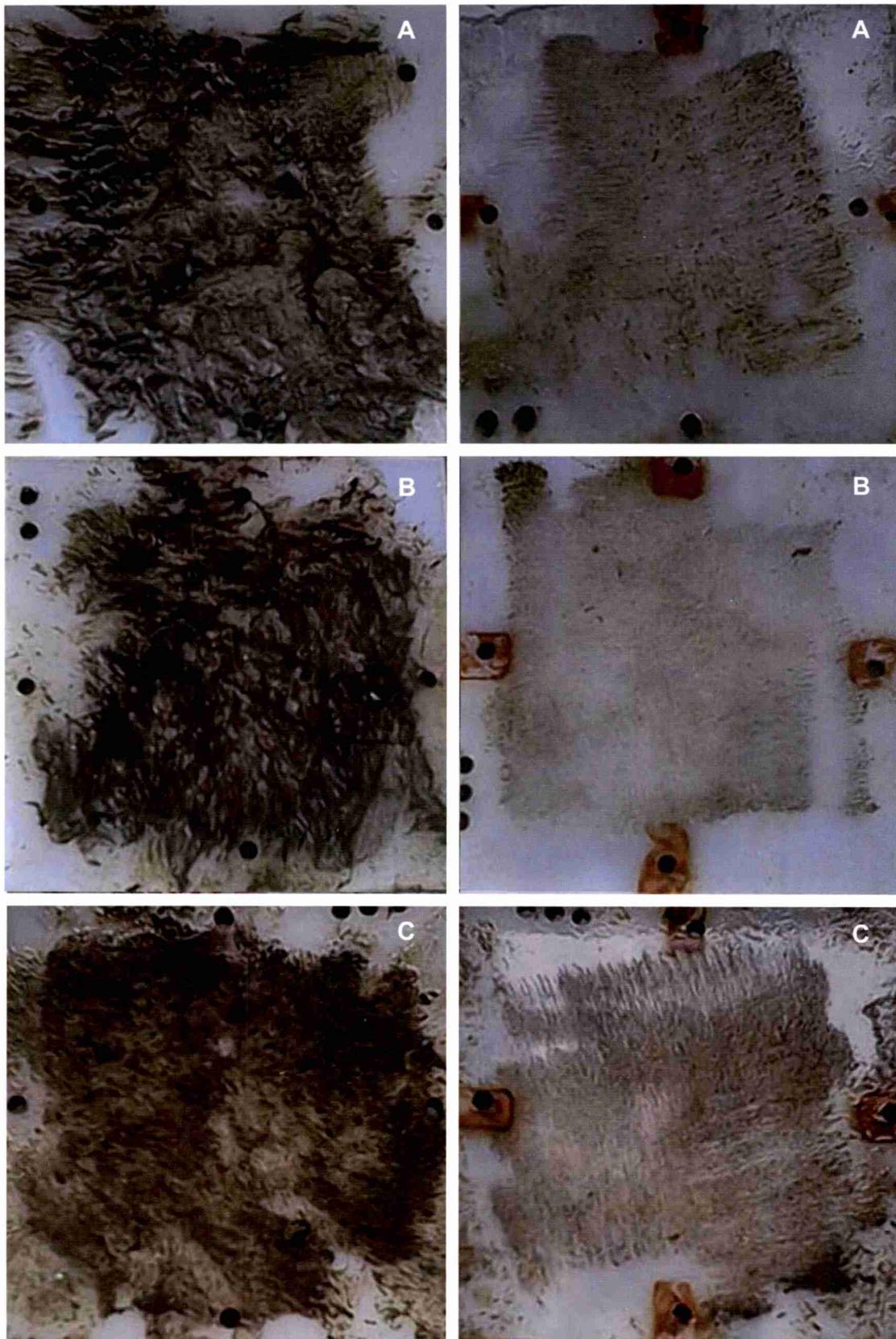
- Como *Paralaeospira levinseni* y *Romanchella perrieri* en Rico & López Gappa (2006).



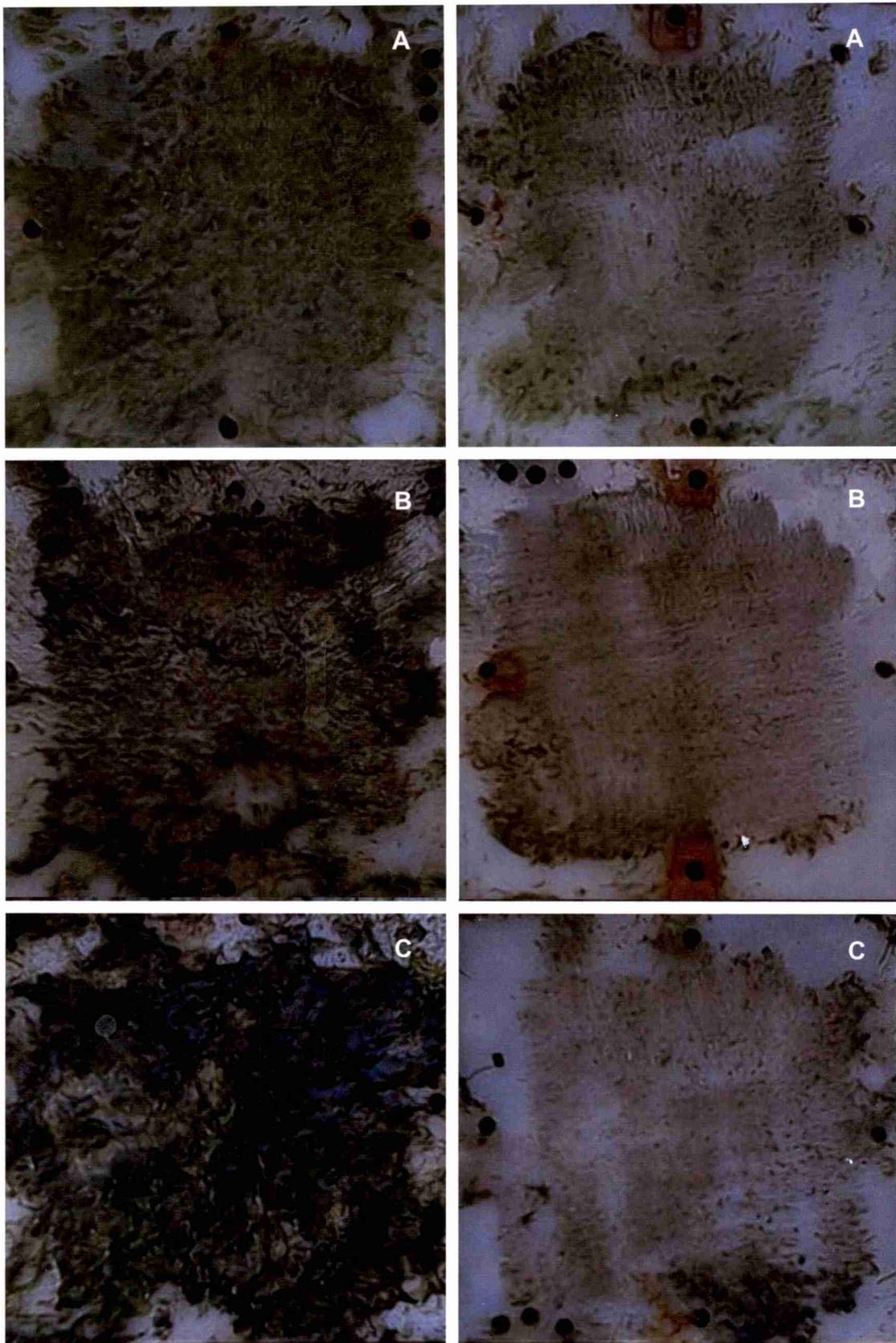
**Figura 5.** Paneles mensuales para el estudio del reclutamiento en el puerto de Comodoro Rivadavia. **A** enero, **B** febrero, **C** marzo. Izquierda: cara superior, derecha: cara inferior. Se observa el desarrollo de las algas en los paneles superiores.



**Figura 6.** Paneles mensuales para el estudio del reclutamiento en el puerto de Comodoro Rivadavia. **A** abril, **B** mayo, **C** junio. Izquierda: cara superior, derecha: cara inferior. Se observa el desarrollo de las algas en los paneles superiores.



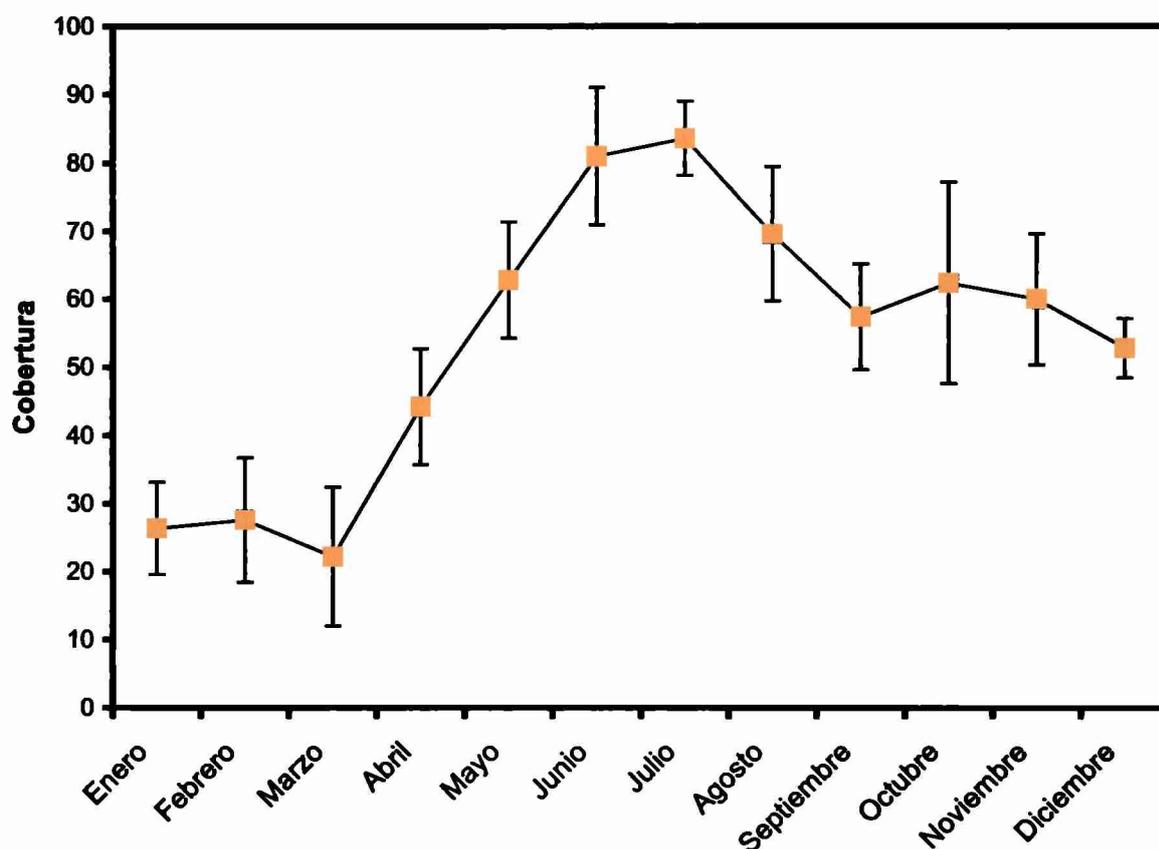
**Figura 7.** Paneles mensuales para el estudio del reclutamiento en el puerto de Comodoro Rivadavia. **A** julio, **B** agosto, **C** septiembre. Izquierda: cara superior, derecha: cara inferior. Se observa el desarrollo de las algas en los paneles superiores.



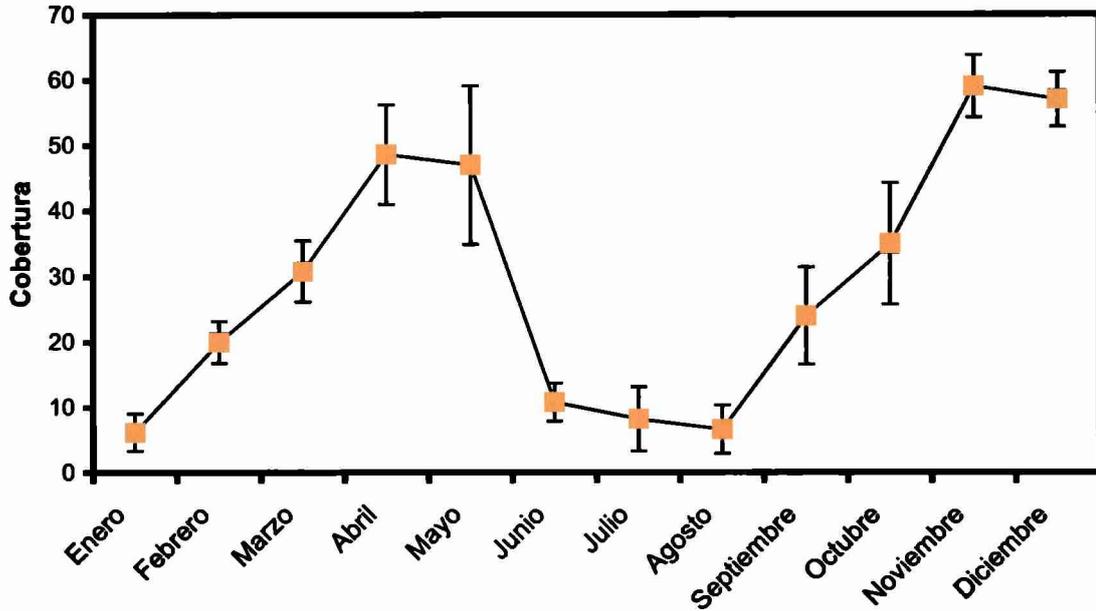
**Figura 8.** Paneles mensuales para el estudio del reclutamiento en el puerto de Comodoro Rivadavia. **A**, octubre, **B**, noviembre, **C**, diciembre. Izquierda: cara superior, derecha: cara inferior. Se observa el desarrollo de las algas en los paneles superiores.

## COBERTURA

Las diatomeas pennadas se reclutaron en ambas superficies de los paneles, presentando los máximos valores de cobertura para la superficie superior en los meses de junio y julio (Tabla 7, Fig. 9). En la superficie inferior, en cambio, se registraron para estos meses invernales (adicionando agosto), los valores de cobertura más bajos considerados durante el año 2004 (Fig. 10).

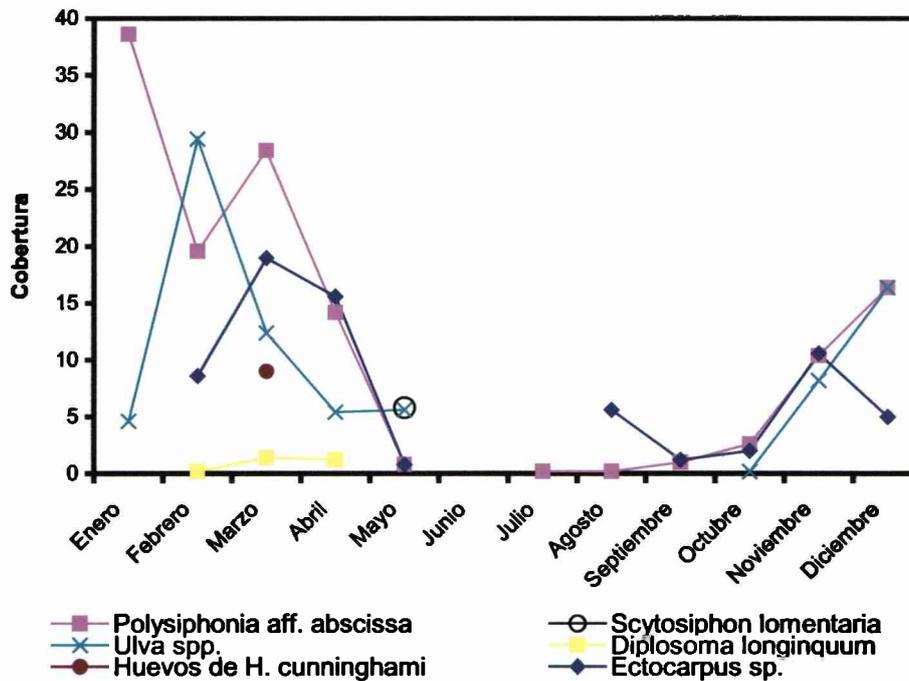


**Figura 9.** Cobertura de diatomeas pennadas (promedio  $\pm$  error standard,  $n = 5$ ) en la superficie superior de paneles mensuales durante 2004.



**Figura 10.** Cobertura de diatomeas pennadas (promedio ± error standard, n = 5) en la superficie inferior de paneles mensuales durante 2004.

Varias especies del género *Ulva* (antes incluidas en *Enteromorpha*, ver Hayden et al., 2003) se reclutaron en la superficie superior desde primavera a otoño, con un máximo en verano (Fig. 11). En la superficie inferior, en cambio, hubo un escaso registro en los meses de enero a marzo y en noviembre (Tabla 8).



**Figura 11.** Cobertura de organismos bentónicos (promedio, n = 5) en la superficie superior de paneles mensuales durante 2004.

En la superficie superior, *Ectocarpus* sp. se reclutó desde febrero a mayo, y de agosto a diciembre. En la inferior lo hizo en menor proporción durante los meses de abril a mayo y de octubre a diciembre (Tablas 7 y 8).

*Scytosiphon lomentaria* se presentó únicamente en el mes de mayo en la superficie superior de los paneles (Fig. 11).

*Polysiphonia* aff. *abscissa* fue abundante casi todo el año en la superficie superior, aunque disminuyó marcadamente su cobertura durante los meses invernales (Fig. 11). En la superficie inferior fue mucho más escasa y estuvo ausente desde mayo a agosto (Fig. 12).

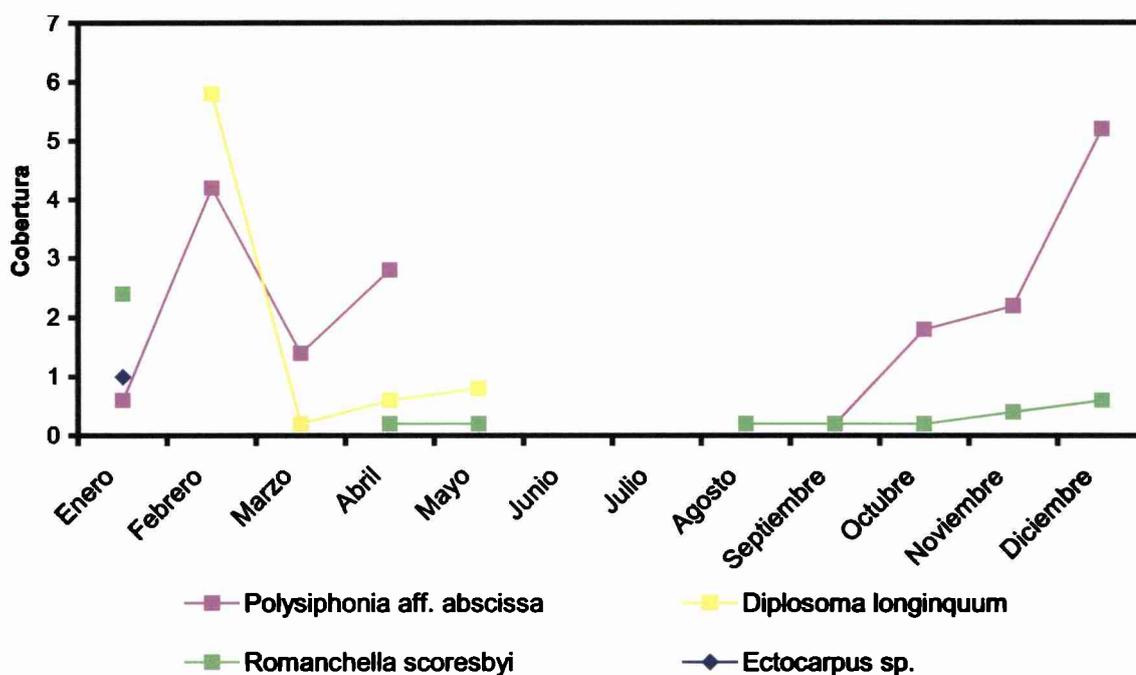


Figura 12. Cobertura de organismos bentónicos (promedio, n = 5) en la superficie inferior de paneles mensuales durante 2004.

*Ceramium rubrum* se encontró sólo en la superficie superior de los paneles durante mayo y diciembre, con bajos valores de cobertura (Tabla 7) y una coralinácea costrosa se reclutó únicamente en el mes de enero en ambas superficies (Tablas 7 y 8).

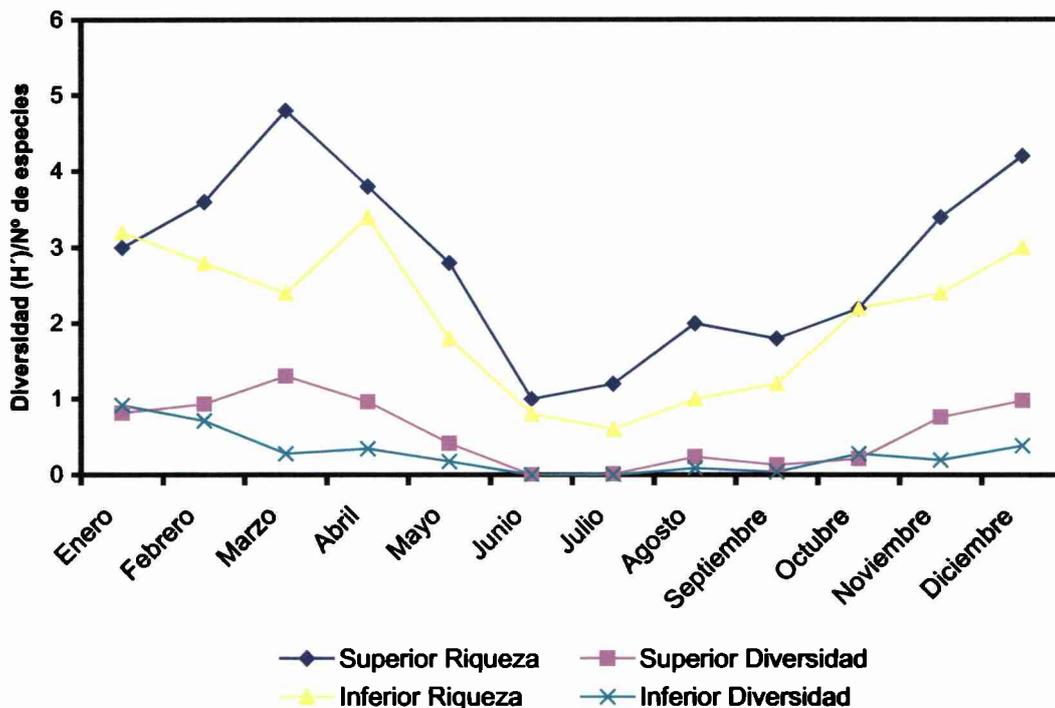
Entre los invertebrados, una anémona de mar no identificada se fijó sólo en la superficie inferior en febrero y abril (Tabla 8). *Cryptosula pallasiana* también se asentó en la superficie inferior, pero solamente en el mes de enero.

Se identificó la ascidia colonial *Diplosoma longinquum* en ambas superficies desde fines de verano a principios de otoño (Fig. 11 y 12).

Una especie del género *Obelia* se presentó esporádicamente tanto en la superficie superior como en la inferior, formando una red laxa sobre los paneles (Tablas 7 y 8).

Sólo durante el mes de marzo se registraron puestas de huevos depositadas por el pez tripterígido *Helcogrammoides cunninghami* (Fig. 23) en ambas superficies de los paneles (Fig. 11, Tablas 7 y 8).

En la superficie superior, fue durante el mes de marzo que se produjo el mayor reclutamiento acompañado de la mayor diversidad y riqueza específica (Fig. 13).



**Figura 13.** Variación mensual de la riqueza específica y de la diversidad en superficies superiores e inferiores de los paneles de reclutamiento.

Los mínimos valores de riqueza y diversidad se registraron en invierno (junio-julio) en ambas superficies (Fig. 13).

El mayor porcentaje de sustrato desnudo se registró en el mes de septiembre en la superficie superior y en agosto en la superficie inferior (Tablas 7 y 8).

Tabla 7. Cobertura  $\pm$  error standard, n = 5) en la superficie superior de paneles mensuales durante 2004.

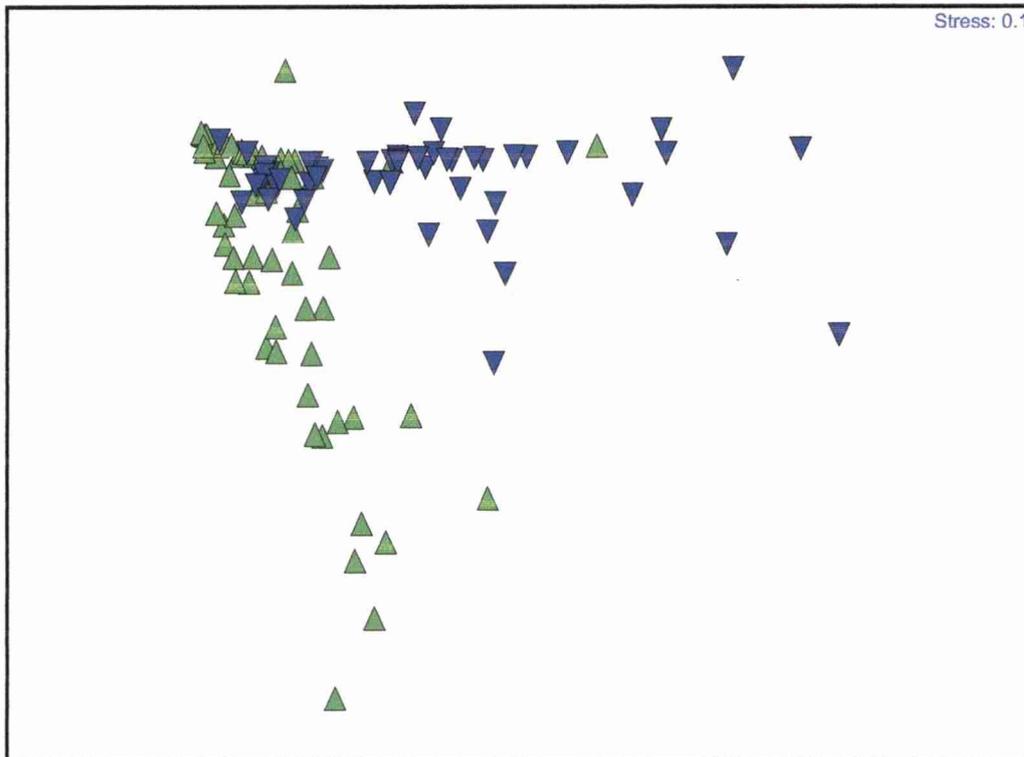
Superficie superior	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
<i>Ceramium rubrum</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,40 $\pm$ 0,40	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,20 $\pm$ 0,20
Coralinácea costrosa	0,40 $\pm$ 0,40	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
Diatomeas pennadas	26,40 $\pm$ 6,77	27,60 $\pm$ 9,12	22,20 $\pm$ 10,21	44,20 $\pm$ 8,48	62,80 $\pm$ 6,56	81,00 $\pm$ 10,02	83,60 $\pm$ 5,42	69,60 $\pm$ 9,87	57,40 $\pm$ 7,78	62,40 $\pm$ 14,85	60,00 $\pm$ 9,65	52,80 $\pm$ 4,37
<i>Ectocarpus</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	8,60 $\pm$ 3,99	19,00 $\pm$ 2,86	15,60 $\pm$ 4,59	0,80 $\pm$ 0,80	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	5,60 $\pm$ 3,25	1,20 $\pm$ 0,97	2,00 $\pm$ 1,76	10,60 $\pm$ 3,37	5,00 $\pm$ 1,84
<i>Polysiphonia</i> aff. <i>abscissa</i>	38,60 $\pm$ 8,07	19,60 $\pm$ 5,75	28,40 $\pm$ 5,56	14,20 $\pm$ 5,35	0,80 $\pm$ 0,37	0,00 $\pm$ 0,00	0,20 $\pm$ 0,20	0,20 $\pm$ 0,20	1,00 $\pm$ 0,63	2,60 $\pm$ 1,25	10,40 $\pm$ 3,76	16,40 $\pm$ 6,24
<i>Scytosiphon lomentaria</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	5,80 $\pm$ 5,80	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Ulva</i> spp.	4,60 $\pm$ 1,86	29,40 $\pm$ 13,05	12,40 $\pm$ 6,59	5,40 $\pm$ 2,32	5,60 $\pm$ 3,83	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,20 $\pm$ 0,20	8,20 $\pm$ 6,26	16,40 $\pm$ 5,40
<i>Diplosoma longinquum</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,20 $\pm$ 0,20	1,40 $\pm$ 0,98	1,20 $\pm$ 1,20	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
Huevos <i>Helicogrammoides cunninghami</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	9,00 $\pm$ 4,22	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Obelia</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,20 $\pm$ 0,20
Sustrato desnudo	30,00 $\pm$ 12,05	14,60 $\pm$ 8,55	7,60 $\pm$ 2,80	19,40 $\pm$ 9,05	24,20 $\pm$ 6,38	19,00 $\pm$ 10,02	16,20 $\pm$ 5,47	24,60 $\pm$ 7,74	40,40 $\pm$ 8,24	32,80 $\pm$ 15,87	10,80 $\pm$ 6,61	9,20 $\pm$ 7,00

Tabla 8. Cobertura  $\pm$  error standard, n = 5) en la superficie inferior de paneles mensuales durante 2004.

Superficie inferior	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
Coralinácea costrosa	0,20 $\pm$ 0,20	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
Diatomeas pennadas	6,20 $\pm$ 2,87	20,00 $\pm$ 3,21	30,80 $\pm$ 4,63	48,60 $\pm$ 7,62	47,00 $\pm$ 12,14	10,80 $\pm$ 2,92	8,20 $\pm$ 4,94	6,60 $\pm$ 3,72	24,00 $\pm$ 7,40	35,00 $\pm$ 9,22	59,00 $\pm$ 4,76	57,00 $\pm$ 4,18
<i>Ectocarpus</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,40 $\pm$ 0,24	1,00 $\pm$ 1,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,20 $\pm$ 0,20	0,20 $\pm$ 0,20	0,40 $\pm$ 0,40
<i>Polysiphonia</i> aff. <i>abscissa</i>	0,60 $\pm$ 0,40	4,20 $\pm$ 2,46	1,40 $\pm$ 1,17	2,80 $\pm$ 1,83	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,20 $\pm$ 0,20	1,80 $\pm$ 0,49	2,20 $\pm$ 0,97	5,20 $\pm$ 1,39
<i>Ulva</i> spp.	0,40 $\pm$ 0,40	0,20 $\pm$ 0,20	0,40 $\pm$ 0,24	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,20 $\pm$ 0,20	0,00 $\pm$ 0,00
Anémona de mar no identificada	0,00 $\pm$ 0,00	0,20 $\pm$ 0,20	0,00 $\pm$ 0,00	0,20 $\pm$ 0,20	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Cryptosula pallasiana</i>	1,00 $\pm$ 0,45	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Diplosoma longinquum</i>	0,00 $\pm$ 0,00	5,80 $\pm$ 2,27	0,20 $\pm$ 0,20	0,60 $\pm$ 0,40	0,80 $\pm$ 0,58	0,00 $\pm$ 0,00						
Huevos <i>Helcogrammoides cunninghami</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,40 $\pm$ 0,24	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Obelia</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,40 $\pm$ 0,24	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,80 $\pm$ 0,58
<i>Romanchella scoresbyi</i>	2,40 $\pm$ 0,68	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,20 $\pm$ 0,20	0,20 $\pm$ 0,20	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,20 $\pm$ 0,20	0,20 $\pm$ 0,20	0,20 $\pm$ 0,20	0,40 $\pm$ 0,24	0,60 $\pm$ 0,40
Sustrato desnudo	89,20 $\pm$ 4,03	69,60 $\pm$ 3,22	66,80 $\pm$ 3,92	46,80 $\pm$ 7,91	51,00 $\pm$ 12,06	89,20 $\pm$ 2,92	91,80 $\pm$ 4,94	93,20 $\pm$ 3,71	75,60 $\pm$ 7,69	62,80 $\pm$ 9,21	38,00 $\pm$ 4,95	36,00 $\pm$ 5,54

### Asociaciones entre muestras sobre la base de su cobertura

El resultado del Escalamiento Multidimensional no-Métrico (MDS) de la cobertura de los paneles mensuales puede observarse en la Fig. 14.



**Figura 14.** Reclutamiento mensual ( $n = 115$ ). Resultado del Escalamiento Multidimensional no-Métrico (MDS) de los valores de cobertura. Verde: superficies superiores ( $n = 60$ ), azul: superficies inferiores ( $n = 55$ ). Se eliminaron de este análisis cinco paneles inferiores (uno correspondiente a junio, dos a julio, uno a agosto y uno a septiembre) por carecer totalmente de organismos.

De acuerdo con los valores de cobertura, el test ANOSIM mostró que las diferencias en el reclutamiento de organismos bentónicos entre ambas superficies de los paneles fueron altamente significativas (Fig. 14, R Global: 0,218;  $P < 0,001$ ).

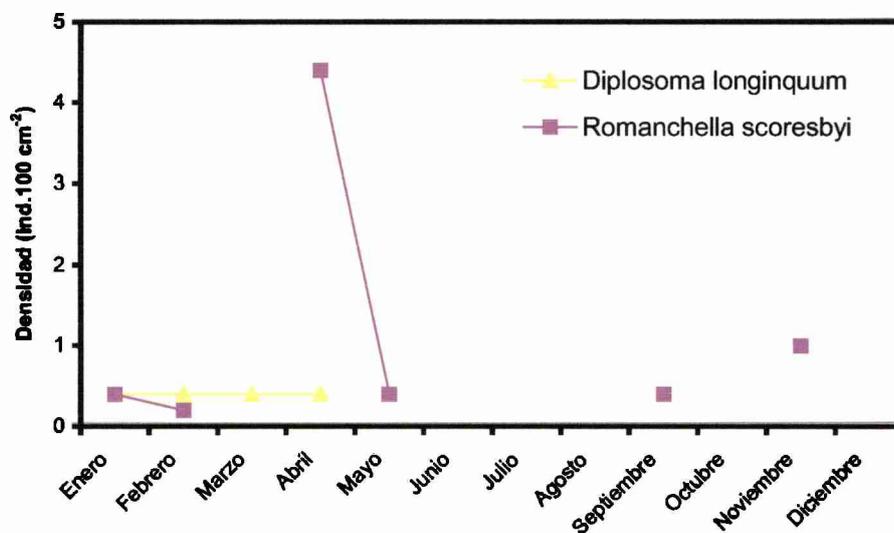
Se incluyen a continuación los resultados del análisis SIMPER, en donde se aprecia que las diatomeas pennadas fueron las responsables de las diferencias entre las superficies superiores e inferiores (Tabla 9). Como observamos en las Figs. 9 y 10, su cobertura fue máxima en las superficies superiores durante los meses de junio y julio y disminuyó de junio a agosto en las superficies inferiores.

**Tabla 9.** Test SIMPER (Clarke & Warwick 1994), para identificar los organismos responsables de las diferencias observadas entre las superficies superiores e inferiores.

Especie	Superficies superiores	Superficies inferiores	Porcentaje	Porcentaje acumulativo
Diatomeas pennadas	54,17	32,11	59,06	59,06

## DENSIDAD

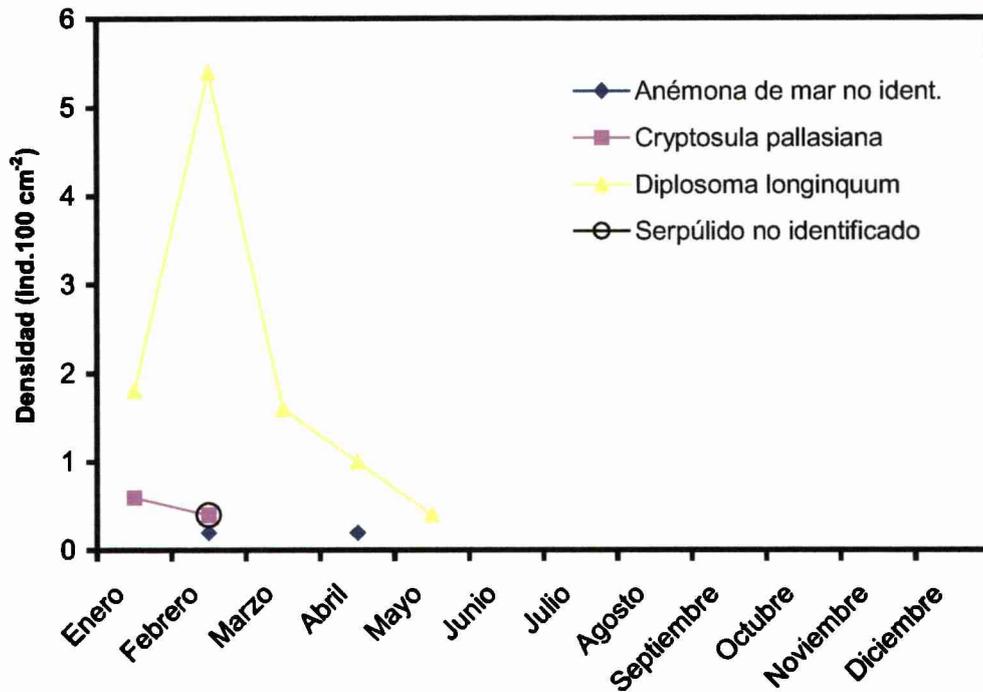
En las Figs. 15 a 17 y en las Tablas 10 y 11 se representa la densidad de los organismos bentónicos reclutados en los paneles mensuales.



**Figura 15.** Densidad de organismos bentónicos (promedio, n = 5) en la superficie superior de los paneles mensuales.

*Romanchella scoresbyi* presentó en la superficie superior el máximo reclutamiento durante el mes de abril y valores menores en septiembre y noviembre (Fig. 15).

La ascidia colonial *Diplosoma longinquum* se reclutó en los paneles mensuales en esa misma superficie desde el mes de enero hasta abril (Fig. 15).

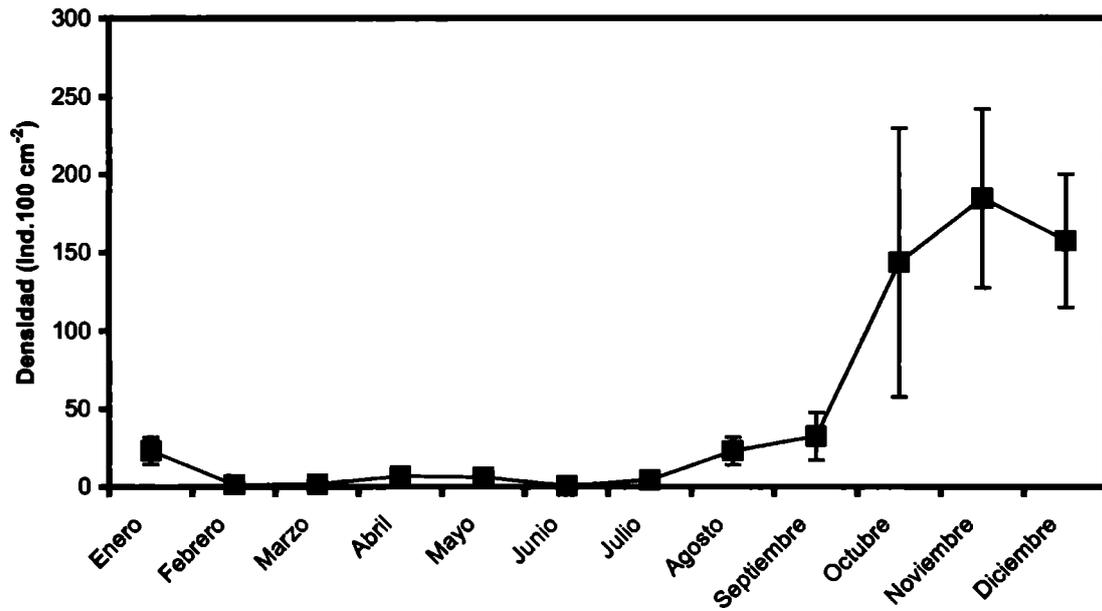


**Figura 16.** Densidad de organismos bentónicos (promedio, n = 5) en la superficie inferior de los paneles mensuales.

Los organismos bentónicos registrados en la superficie inferior mostraron un patrón estacional con escaso o nulo reclutamiento desde fines del otoño hasta la primavera (Fig. 16).

La densidad de la ascidia colonial *Diplosoma longinquum* alcanzó un máximo en febrero, disminuyendo gradualmente hasta desaparecer en junio (Fig. 16).

El briozoo *Cryptosula pallasiana* se detectó en los meses de enero y febrero compartiendo con un serpúlido y una anémona de mar no identificados su presencia en este último mes. En abril se registró nuevamente la presencia de la anémona (Fig. 16).



**Figura 17.** Densidad del espirórbido *Romanchella scoresbyi* (promedio  $\pm$  error standard, n = 5) en la superficie inferior de los paneles mensuales.

La densidad de *Romanchella scoresbyi* en la superficie inferior fue máxima entre octubre y diciembre (Fig.17).

**Tabla 10.** Densidad (ind. 100 cm<sup>2</sup>, promedio ± error standard, n = 5) en la superficie superior de paneles mensuales durante 2004.

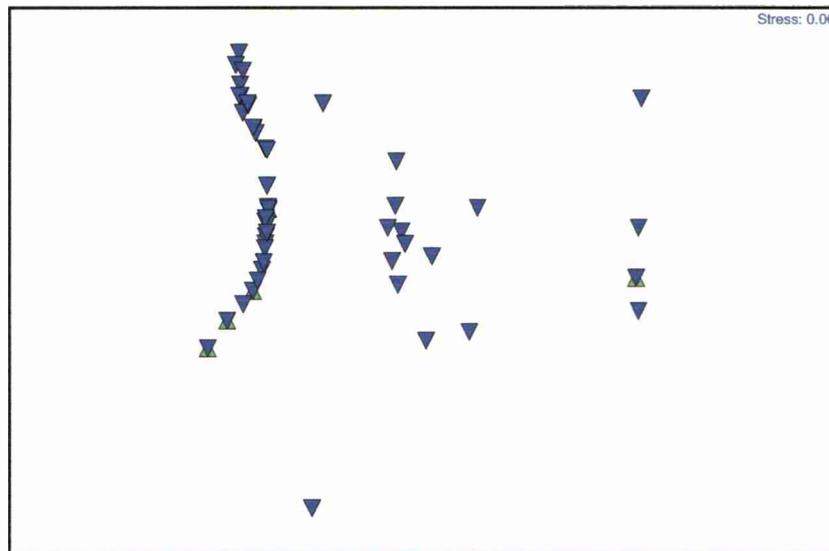
	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
<i>Diplosoma longinquum</i>	4,00 ± 0,40	4,00 ± 0,40	4,00 ± 0,40	4,00 ± 0,40	0,00 ± 0,00							
<i>Romanchella scoresbyi</i>	0,40 ± 0,40	0,20 ± 0,20	0,00 ± 0,00	4,40 ± 3,67	0,40 ± 0,24	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,40 ± 0,24	0,00 ± 0,00	1,00 ± 0,77	0,00 ± 0,00

**Tabla 11.** Densidad (ind. 100cm<sup>2</sup>, promedio ± error standard, n = 5) en la superficie inferior de paneles mensuales durante 2004

	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
Anémona de mar no identificada	0,00 ± 0,00	0,20 ± 0,20	0,00 ± 0,00	0,20 ± 0,20	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
<i>Cryptosula pallasiana</i>	0,60 ± 0,40	0,40 ± 0,40	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00					
<i>Diplosoma longinquum</i>	1,80 ± 0,80	5,40 ± 1,96	1,60 ± 1,12	1,00 ± 0,45	0,40 ± 0,24	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
<i>Romanchella scoresbyi</i>	23,40 ± 8,89	2,80 ± 1,53	1,80 ± 0,80	6,40 ± 3,74	6,20 ± 1,98	0,80 ± 0,49	4,60 ± 1,72	23,20 ± 9,07	32,60 ± 15,21	143,60 ± 86,00	184,80 ± 57,34	157,60 ± 42,56
Serpúlido no identificado	0,00 ± 0,00	0,40 ± 0,40	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00					

### Asociaciones entre muestras sobre la base de su densidad

De acuerdo con los valores de densidad, el test ANOSIM indicó que las diferencias en el reclutamiento de organismos bentónicos entre ambas superficies de los paneles fueron altamente significativas (Fig. 18, R Global: 0,176; P = 0,016).

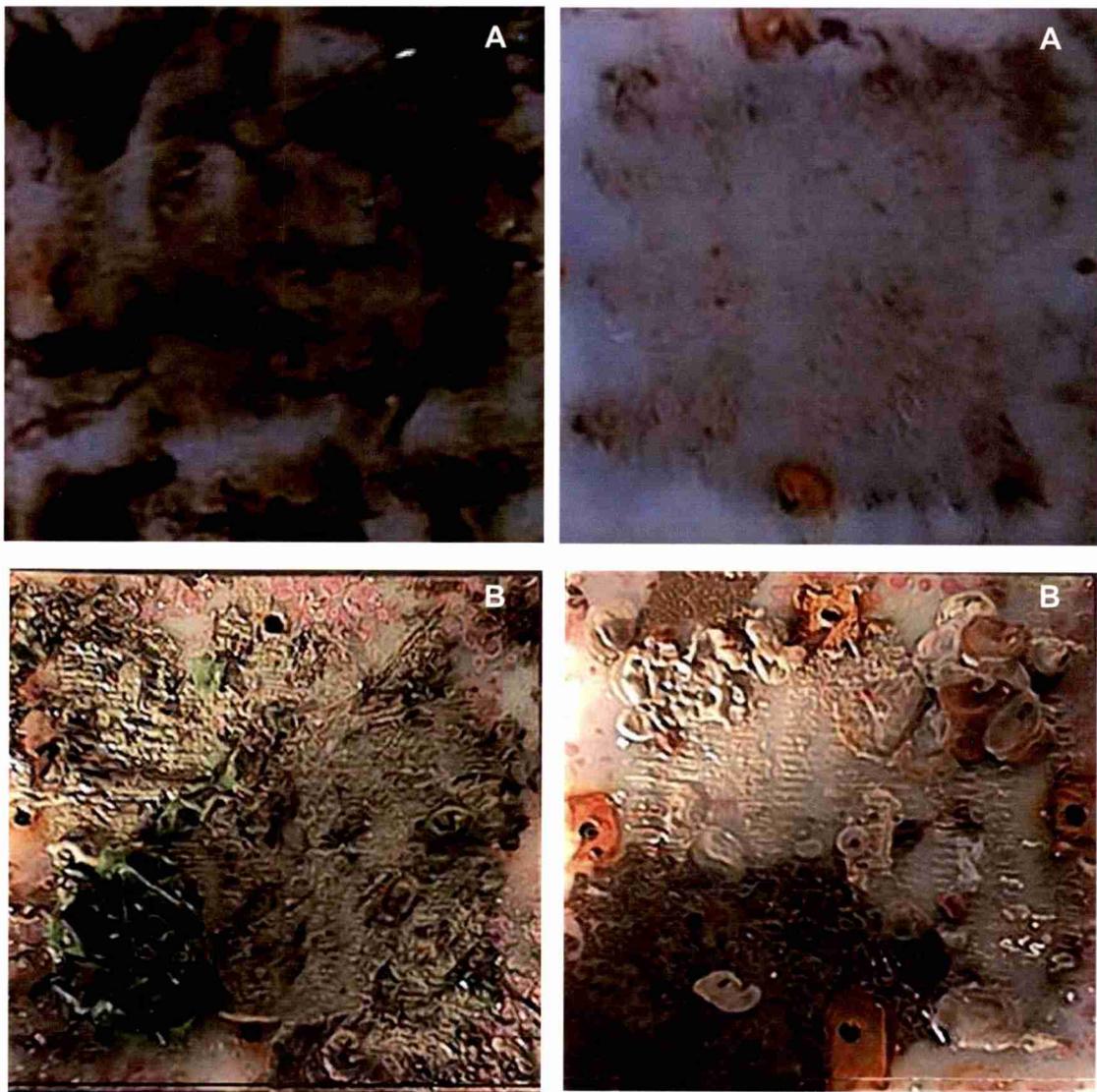


**Figura 18.** Reclutamiento mensual (n = 72). Resultado del Escalamiento Multidimensional no-Métrico (MDS) de valores de densidad. Verde: superficies superiores (n = 15), azul: superficies inferiores (n = 57). Se eliminaron de este análisis 45 paneles superiores y 3 inferiores con densidad 0.

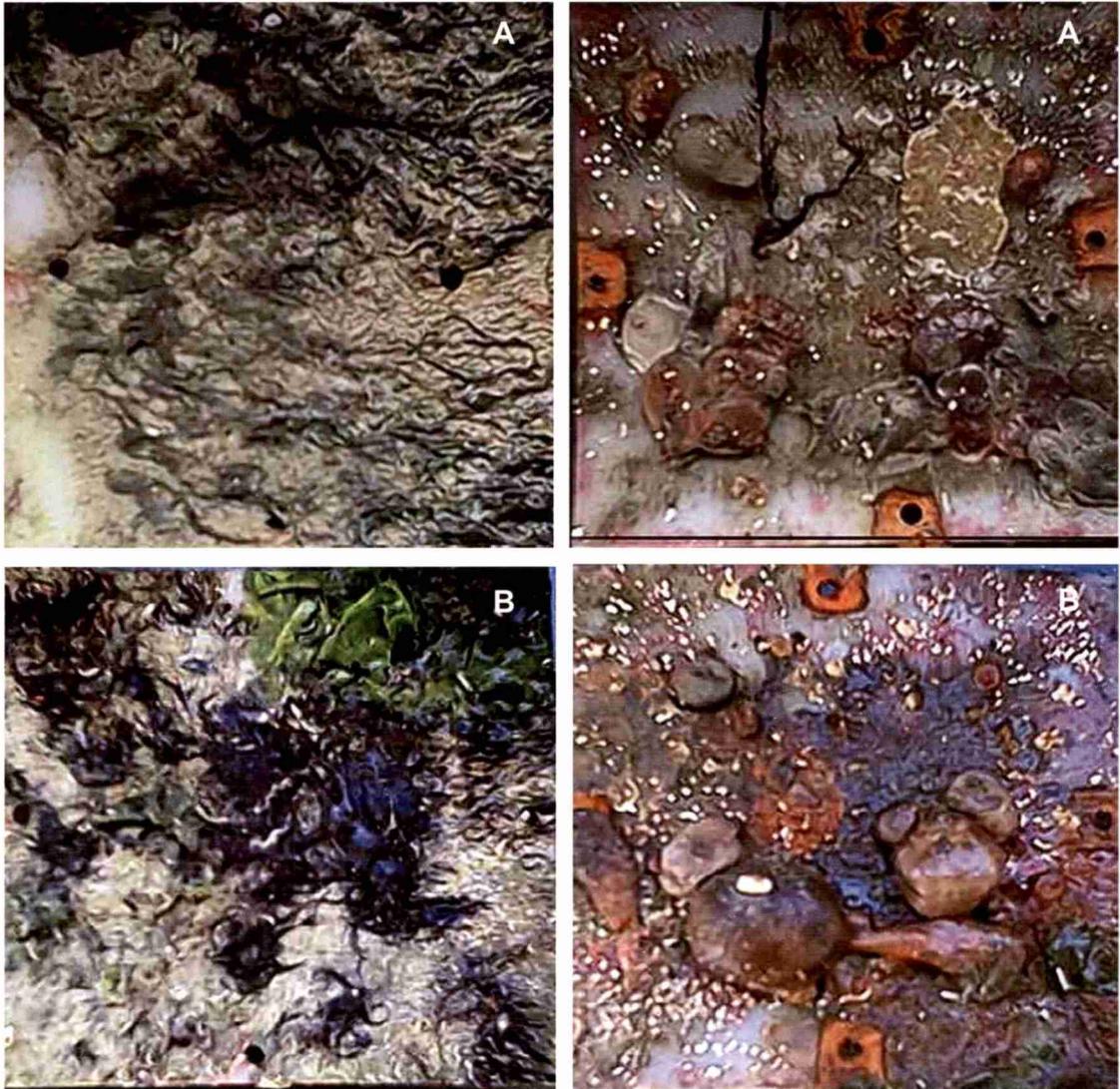
## CAPÍTULO II

### SUCESIÓN

El aspecto general de las comunidades desarrolladas a los tres, seis, nueve y doce meses de sucesión puede observarse en las Figs. 19 y 20. En los paneles acumulativos se determinaron ocho taxones de algas, 18 de invertebrados y un vertebrado, considerando tanto las superficies superiores como inferiores (Tabla 12).



**Figura 19.** Experimento de sucesión. **A.** Tres meses. **B.** Seis meses. Izquierda: superficie superior. Derecha: superficie inferior.



**Figura 20.** Experimento de sucesión. **A.** Nueve meses. **B.** Doce meses. Izquierda: superficie superior. Derecha: superficie inferior.

**Tabla 12.** Especies de algas y animales presentes en los paneles acumulativos.

### ALGAS

#### **CHRYSTOPHYTA, BACILLARIOPHYCEAE**

Diatomeas pennadas

#### **CHLOROPHYTA, CHLOROPHYCEAE**

*Ulva* spp.

#### **PHAEOPHYTA, PHAEOPHYCEAE**

*Adenocystis utricularis* (Bory) Skottsberg

*Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux

*Ectocarpus* sp.

#### **RHODOPHYTA, RHODOPHYCEAE**

*Ceramium rubrum* (Huds.) C. Agardh

Coralinácea costrosa

*Polysiphonia* aff. *abscissa* Hooker & Harvey

### ANIMALES

#### **CNIDARIA**

Anémona de mar no identificada

*Obelia* sp.

#### **ANNELIDA, POLYCHAETA**

*Potamilla* sp.

*Romanchella scoresbyi* (Harris, 1969)

Serpúlido no identificado

#### **BRYOZOA, CHEILOSTOMATA**

*Bugula flabellata* (Thompson in Gray, 1848)

*Celleporella hyalina* (Linnaeus, 1767) sensu lato\*

*Cryptosula pallasiana* (Moll, 1803)

#### **BRYOZOA, CYCLOSTOMATA**

*Plagioecia* sp.

#### **CRUSTACEA, CIRRIPIEDIA**

*Austromegabalanus psittacus* (Molina, 1782)

*Balanus laevis* Bruguière, 1789

**CHORDATA, UROCHORDATA, ASCIDIACEA**

*Asciella aspersa* (O.F. Müller, 1776)

*Botryllus schlosseri* (Pallas, 1766)

*Cnemidocarpa robinsoni* (Lesson, 1830)

*Diplosoma longinquum* (Sluiter, 1912)

*Lissoclinum fragile* (Van Name, 1902)

*Molgula manhattensis* (Dekay, 1843)

*Polyzoa opuntia* Lesson, 1830

**CHORDATA, VERTEBRATA, PISCES**

Huevos de *Helcogrammoides cunninghami* (Smitt, 1898)

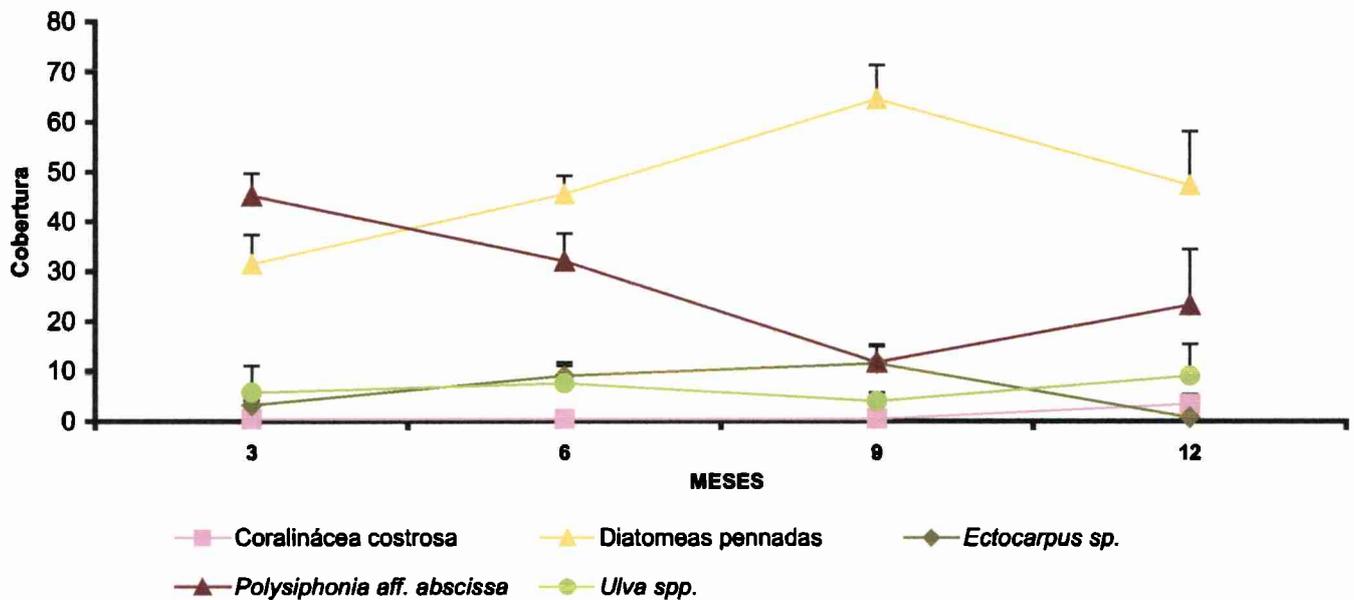
\* Probablemente una especie críptica, aún no descrita, del complejo de especies denominado actualmente *Celleporella hyalina* (R.N. Hughes, comunicación personal).

## COBERTURA

Con el mismo comportamiento registrado en los paneles mensuales, las diatomeas pennadas se reclutaron en ambas superficies, presentando los valores mínimos de cobertura a los tres meses y los máximos a los nueve meses de iniciada la sucesión en la superficie superior (Tabla 13, Fig. 21). En la superficie inferior los valores también fueron mínimos para los tres meses pero alcanzaron la máxima cobertura a los doce meses de inmersión (Fig. 22).

*Polysiphonia* aff. *abscissa* se presentó todo el año en la superficie superior alcanzando una cobertura máxima a los tres meses y un mínimo a los nueve meses. Su presencia en la superficie inferior fue mínima (Tabla 14).

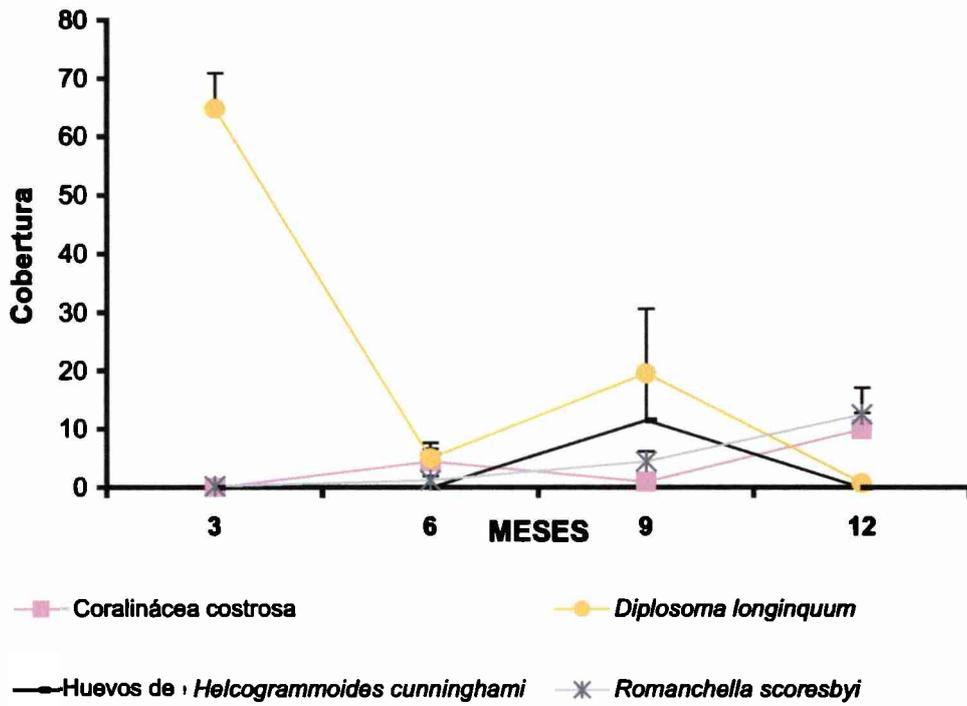
Las especies del género *Ulva* (antes incluidas en *Enteromorpha*, ver Hayden et al., 2003) se reclutaron en la superficie superior (Fig. 21) durante todo el año con un máximo a los doce meses, pero no hubo registro en la superficie inferior.



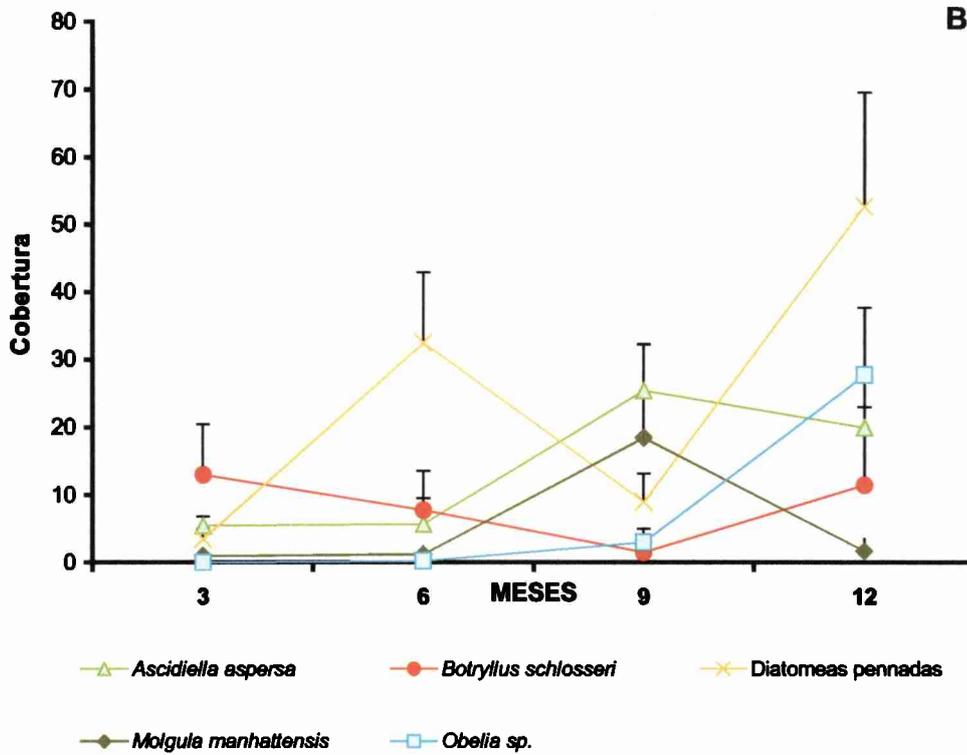
**Figura 21.** Cobertura de algas (promedio + error standard, n = 4) en la superficie superior de paneles acumulativos durante 2004.

En la superficie superior, *Ectocarpus sp.* se reclutó durante todo el año con la máxima cobertura a los nueve meses y la mínima a los doce meses (Fig. 21, Tabla 13). En la inferior apenas se registró a los seis meses (Tabla 14). *Ceramium rubrum* se encontró únicamente en la superficie superior de los paneles de tres, seis y nueve meses, con bajos valores de cobertura (Tabla 13).

A



B



**Figura 22A-B.** Cobertura de organismos bentónicos (promedio + error standard, n = 4) en la superficie inferior de paneles acumulativos. Se grafican los organismos con un porcentaje mayor o igual al 10%.

Una coralinácea costrosa reclutada en ambas superficies de los paneles fue mucho más escasa en la cara superior. En la inferior, en cambio, se obtuvo un máximo a los doce meses (Fig. 22).

*Ascidiella aspersa*, *Molgula manhattensis* y las ascidias coloniales *Diplosoma longinquum* y *Botryllus schlosseri* se registraron sólo en la superficie inferior a los tres, seis, nueve y doce meses (Fig. 22). *Cryptosula pallasiana* se asentó, en cambio, en ambas caras de los paneles (Tablas 13 y 14). *D. longinquum* presentó una cobertura importante al comienzo de la sucesión, disminuyendo este valor hasta llegar a un mínimo al cabo de un año.

Los cirripedios *Austromegabalanus psittacus* y *Balanus laevis* se presentaron solamente en la cara inferior de los paneles acumulativos de doce meses (Tabla 14).

Una especie del género *Obelia* se desarrolló en la superficie inferior formando una red laxa especialmente sobre los paneles de nueve y doce meses (Tabla 14, Fig. 22).

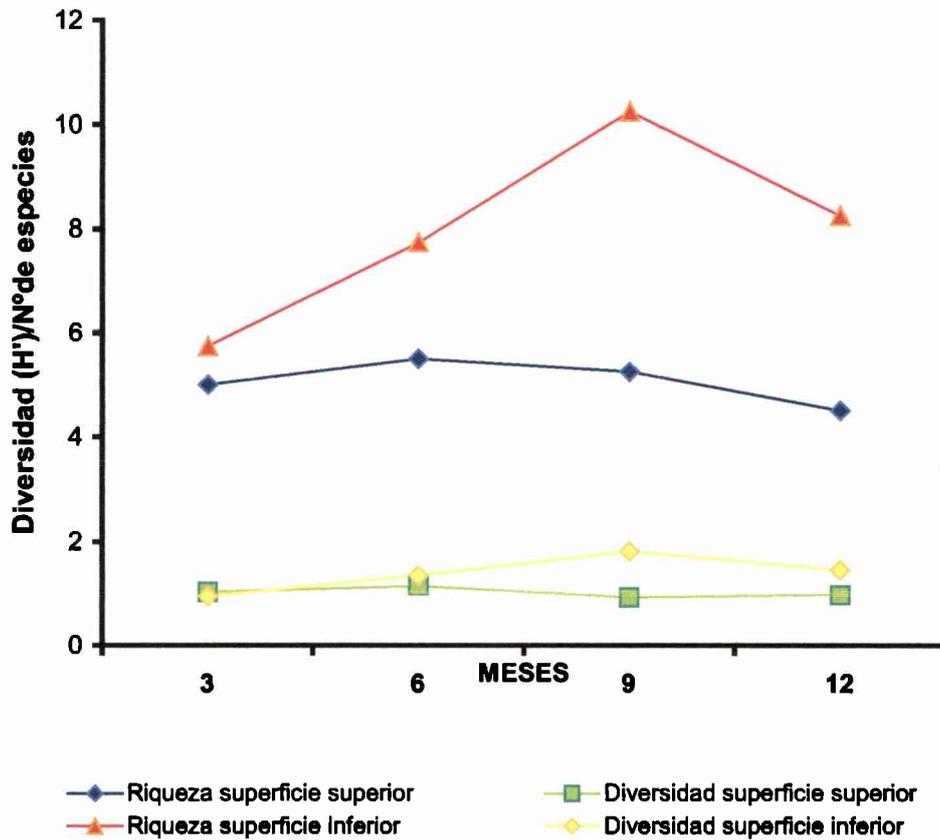
En los paneles de nueve meses (Fig. 22) se registraron puestas de huevos depositadas en la superficie inferior por el pez tripterígido *Helcogrammoides cunninghami* (Fig. 23).



**Figura 23.** Aspecto general del pez *Helcogrammoides cunninghami*.

Tanto la riqueza como la diversidad específica sufrieron una escasa variación a los tres, seis, nueve y doce meses en la superficie superior. En la superficie inferior, en cambio, la riqueza específica fue muy pareja, pero la diversidad

aumentó en las placas sumergidas nueve meses, experimentando luego una caída a los doce meses (Fig. 24).



**Figura 24.** Variación de la riqueza específica y de la diversidad en superficies superiores e inferiores de los paneles acumulativos.

El mayor porcentaje de sustrato desnudo se registró a los doce meses en la superficie superior y a los seis meses en la superficie inferior (Tablas 13 y 14).

**Tabla 13.** Cobertura (promedio  $\pm$  error standard, n = 4) en la superficie superior de paneles acumulativos.

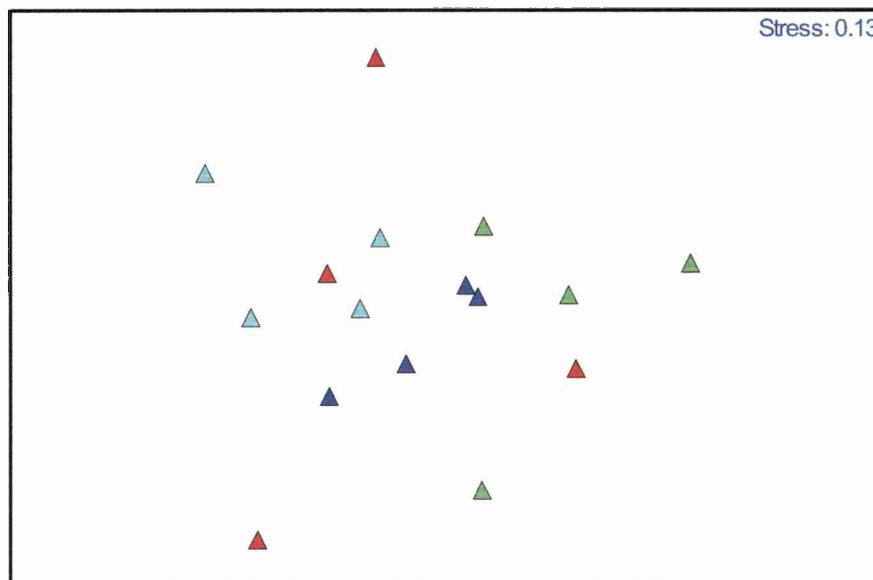
	3 MESES	6 MESES	9 MESES	12 MESES
<i>Adenocystis utricularis</i>	0,50 $\pm$ 0,29	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Ascidiella aspersa</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Bugula flabellata</i>	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Celleporella hyalina</i> s.l.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Ceramium rubrum</i>	1,00 $\pm$ 1,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00
Coralinácea costrosa	0,50 $\pm$ 0,50	0,50 $\pm$ 0,29	0,50 $\pm$ 0,50	3,50 $\pm$ 1,94
<i>Cryptosula pallasiana</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00
Diatomeas pennadas	31,50 $\pm$ 5,91	45,50 $\pm$ 3,71	64,50 $\pm$ 6,76	47,25 $\pm$ 10,74
<i>Dictyota dichotoma</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,75 $\pm$ 0,75	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Diplosoma longinquum</i>	0,75 $\pm$ 0,75	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Ectocarpus</i> sp.	3,25 $\pm$ 1,03	9,00 $\pm$ 2,68	11,50 $\pm$ 3,80	0,75 $\pm$ 0,48
<i>Obelia</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,50 $\pm$ 1,50
<i>Polysiphonia</i> aff. <i>abscissa</i>	45,25 $\pm$ 4,46	32,00 $\pm$ 5,58	11,75 $\pm$ 3,22	23,25 $\pm$ 11,15
<i>Potamilla</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25
<i>Romanchella scoresbyi</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,29	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Ulva</i> spp.	5,75 $\pm$ 5,42	7,50 $\pm$ 3,62	4,00 $\pm$ 1,78	9,00 $\pm$ 6,40
Sustrato desnudo	11,00 $\pm$ 6,18	4,25 $\pm$ 1,44	7,00 $\pm$ 4,22	16,00 $\pm$ 6,98

**Tabla 14.** Cobertura (promedio  $\pm$  error standard, n = 4) en la superficie inferior de paneles acumulativos.

	3 MESES	6 MESES	9 MESES	12 MESES
<i>Ascidiella aspersa</i>	5,50 $\pm$ 1,32	5,75 $\pm$ 3,79	25,50 $\pm$ 6,74	20,00 $\pm$ 6,78
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50
<i>Balanus laevis</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50
<i>Botryllus schlosseri</i>	13,00 $\pm$ 7,51	7,75 $\pm$ 5,85	1,50 $\pm$ 0,96	11,50 $\pm$ 11,50
<i>Bugula flabellata</i>	4,75 $\pm$ 2,75	3,00 $\pm$ 3,00	1,25 $\pm$ 0,75	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Celleporella hyalina</i> s.l.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	8,00 $\pm$ 3,63	1,25 $\pm$ 0,63
<i>Ceramium rubrum</i>	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Cnemidocarpa robinsoni</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,75 $\pm$ 1,75	0,00 $\pm$ 0,00
Coralinácea costrosa	0,00 $\pm$ 0,00	4,50 $\pm$ 2,18	1,00 $\pm$ 0,71	10,00 $\pm$ 2,74
<i>Cryptosula pallasiana</i>	1,50 $\pm$ 0,65	1,00 $\pm$ 1,00	0,50 $\pm$ 0,50	1,25 $\pm$ 1,25
Diatomeas pennadas	3,50 $\pm$ 1,55	32,50 $\pm$ 10,43	9,00 $\pm$ 4,18	52,75 $\pm$ 16,81
<i>Diplosoma longinquum</i>	64,75 $\pm$ 6,17	5,00 $\pm$ 2,68	19,50 $\pm$ 11,11	0,75 $\pm$ 0,75
<i>Ectocarpus</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
Huevos de <i>Helcogrammoides cunninghami</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	11,50 $\pm$ 6,84	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Lissoclinum fragile</i>	0,25 $\pm$ 0,25	2,25 $\pm$ 2,25	3,75 $\pm$ 3,75	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Molgula manhattensis</i>	1,00 $\pm$ 0,58	1,25 $\pm$ 0,95	18,50 $\pm$ 8,15	1,75 $\pm$ 1,75
<i>Obelia</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	3,00 $\pm$ 2,00	27,75 $\pm$ 9,98
<i>Plagioecia</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	1,50 $\pm$ 0,65	2,25 $\pm$ 1,31	0,25 $\pm$ 0,25
<i>Polysiphonia</i> aff. <i>abscissa</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,75 $\pm$ 0,75	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Polyzoa opuntia</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,50 $\pm$ 0,96
<i>Romanchella scoresbyi</i>	0,25 $\pm$ 0,25	1,25 $\pm$ 0,75	4,50 $\pm$ 1,71	12,50 $\pm$ 4,63
Serpúlido no identificado	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,29	0,50 $\pm$ 0,50	1,00 $\pm$ 0,41
Sustrato desnudo	5,00 $\pm$ 2,16	33,00 $\pm$ 4,92	4,25 $\pm$ 2,95	3,50 $\pm$ 2,25

### Asociaciones entre muestras sobre la base de su cobertura

El resultado del MDS de la cobertura de los paneles acumulativos puede observarse en la Fig. 25. Los paneles correspondientes a una sucesión de nueve meses se ubicaron hacia valores bajos en el primer eje, opuestos a los de tres meses, que mostraron valores relativamente más altos sobre dicho eje. Las sucesiones de seis meses ocuparon una posición intermedia, mientras que las correspondientes a doce meses mostraron la máxima dispersión.



**Figura 25.** Superficie superior de paneles para estudio de la sucesión (n = 16). Resultado del MDS de los valores de cobertura. Verde: tres meses; azul: seis meses; turquesa: nueve meses; rojo: doce meses.

El test ANOSIM aplicado a los valores de cobertura mostró que las diferencias en la estructura de las comunidades desarrolladas luego de distintos períodos de inmersión fueron altamente significativas (R Global: 0,251; P = 0,007).

**Tabla 15.** Test ANOSIM para poner a prueba la hipótesis de que la estructura de la comunidad en la superficie superior difiere a los tres, seis, nueve y doce meses. Se indica el valor observado del estadístico R para cada contraste. El programa obtiene el valor de probabilidad permutando aleatoriamente las replicaciones.

Grupos contrastados	R	Probabilidad
3 vs. 6	0,125	0,257
3 vs. 9	0,698	0,029
3 vs. 12	0,229	0,143
6 vs. 9	0,156	0,143
6 vs. 12	0,156	0,143
9 vs. 12	0,240	0,029

Fueron significativos los contrastes de tres vs. nueve y nueve vs. doce meses (Tabla 15). Se incluyen a continuación los resultados del análisis SIMPER en los que se identifica a los organismos responsables de esas diferencias (Tablas 16 y 17).

**Tabla 16.** Test SIMPER para identificar los organismos responsables de las diferencias observadas en el contraste de tres vs. nueve meses. Las especies están ordenadas de acuerdo a su poder discriminante. Se indica la cobertura media de cada especie en la estación considerada, la contribución porcentual y el porcentaje acumulativo de esa contribución. La tabla se truncó cuando el porcentaje acumulativo sobrepasó el 50%.

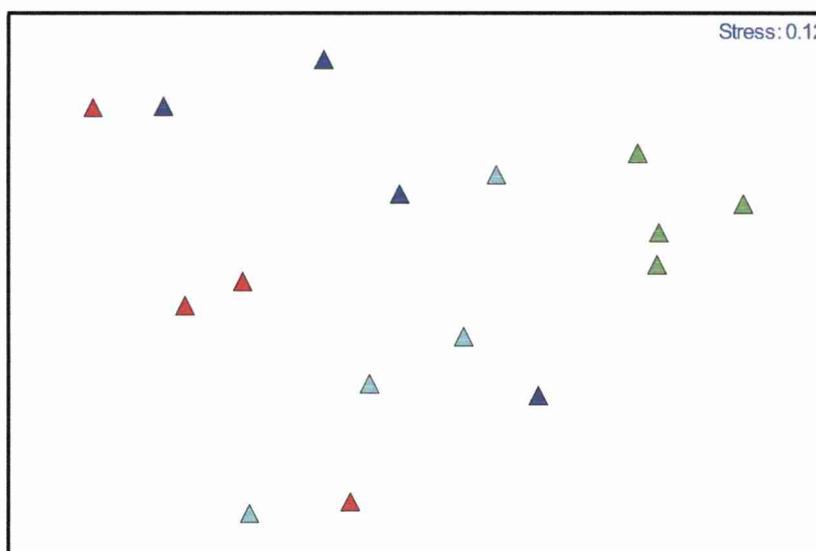
	3 meses	9 meses	Porcentaje	Porcentaje acumulativo
	Cobertura media	Cobertura media		
<i>Polysiphonia aff. abscissa</i>	45,25	11,75	26,76	26,76
Diatomeas pennadas	31,50	64,50	19,49	46,25
<i>Ulva spp.</i>	5,75	4,00	13,93	60,18

**Tabla 17.** Test SIMPER para identificar los organismos responsables de las diferencias observadas en el contraste de nueve vs. doce meses. Las especies están ordenadas de acuerdo a su poder discriminante. Se indica la cobertura media de cada especie en la estación considerada, la contribución porcentual y el porcentaje acumulativo de esa contribución. La tabla se truncó cuando el porcentaje acumulativo sobrepasó el 50%.

	9 meses	12 meses	Porcentaje	Porcentaje acumulativo
	Cobertura media	Cobertura media		
<i>Ectocarpus sp.</i>	11,50	0,75	22,46	22,46
<i>Polysiphonia aff. abscissa</i>	11,75	23,25	15,76	38,22
<i>Ulva spp.</i>	4,00	9,0	15,49	53,71

Las diferencias significativas se debieron a cambios en la cobertura de distintas algas a lo largo de la sucesión (Tablas 16 y 17).

El resultado del MDS de la cobertura en la superficie inferior de los paneles a los tres, seis, nueve y doce meses se observa en la Fig. 26. En este caso las muestras sumergidas durante tres meses forman un grupo bien definido, pero en los otros tres grupos existe siempre un panel que se aleja de los demás. El transcurso del tiempo se ve reflejado en un corrimiento de las muestras de derecha a izquierda en el eje horizontal.



**Figura 26.** Superficie inferior de paneles submareales para el estudio de la sucesión (n = 16). Resultado del MDS de los valores de cobertura. Verde: tres meses; azul: seis meses; turquesa: nueve meses; rojo: doce meses.

**Tabla 18.** Test ANOSIM para poner a prueba la hipótesis de que la estructura de las sucesiones en la superficie inferior de los paneles sobre la base de la cobertura varía significativamente según el tiempo que permanecen sumergidos. Contrastes pareados para el factor tiempo de la sucesión (tres, seis, nueve y doce meses). Se indica el valor observado del estadístico R para cada contraste.

<b>Grupos contrastados</b>	<b>R</b>	<b>Probabilidad</b>
3 vs. 6	0,677	0,029
3 vs. 9	0,833	0,029
3 vs. 12	0,990	0,029
6 vs. 9	0,458	0,057
6 vs. 12	0,313	0,143
9 vs. 12	0,708	0,029

Fueron significativos los siguientes contrastes: tres vs. seis, tres vs. nueve, tres vs. doce y nueve vs. doce meses (Tabla 18).

De acuerdo con los valores de cobertura, el test ANOSIM mostró nuevamente en la superficie inferior de los paneles que las diferencias en la estructura de las sucesiones de tres, seis, nueve y doce meses fueron altamente significativas (R Global: 0,694; P = 0,001).

Se incluyen a continuación los resultados del análisis SIMPER, en donde se detalla cuáles son los organismos responsables de las diferencias significativas (Tablas 19 a 22).

**Tabla 19.** Test SIMPER para identificar los organismos responsables de las diferencias observadas en el contraste tres vs. seis meses. Las especies están ordenadas de acuerdo a su poder discriminante. Se indica la cobertura media de cada especie en la estación considerada, la contribución porcentual y el porcentaje acumulativo de esa contribución. La tabla se truncó cuando el porcentaje acumulativo sobrepasó el 50%.

Especies	3 meses	6 meses	Porcentaje	Porcentaje acumulativo
	Cobertura media	Cobertura media		
<i>Diplosoma longinquum</i>	64,75	5,00	25,85	25,85
Diatomeas pennadas	3,50	32,50	16,48	42,32
<i>Botryllus schlosseri</i>	13,00	7,75	10,45	52,77

**Tabla 20.** Test SIMPER para identificar los organismos responsables de las diferencias observadas en el contraste tres vs. nueve meses. Las especies están ordenadas de acuerdo a su poder discriminante. Se indica la cobertura media de cada especie en la estación considerada, la contribución porcentual y el porcentaje acumulativo de esa contribución. La tabla se truncó cuando el porcentaje acumulativo sobrepasó el 50%.

Especies	3 meses	9 meses	Porcentaje	Porcentaje acumulativo
	Cobertura media	Cobertura media		
<i>Diplosoma longinquum</i>	64,75	19,50	15,67	15,67
<i>Molgula manhattensis</i>	1,00	18,50	10,75	26,43
<i>Asciella aspersa</i>	5,50	25,50	8,94	35,36
<i>Botryllus schlosseri</i>	13,00	1,50	8,37	43,74
Huevos <i>Helcogrammoides cunninghami</i>	0,00	11,50	8,31	52,04

**Tabla 21.** Test SIMPER para identificar los organismos responsables de las diferencias observadas en el contraste tres vs. doce meses. Las especies están ordenadas de acuerdo a su poder discriminante. Se indica la cobertura media de cada especie en la estación considerada, la contribución porcentual y el porcentaje acumulativo de esa contribución. La tabla se truncó cuando el porcentaje acumulativo sobrepasó el 50%.

Especies	3 meses	12 meses	Porcentaje	Porcentaje acumulativo
	Cobertura media	Cobertura media		
<i>Diplosoma longinquum</i>	64,75	0,75	20,92	20,92
Diatomeas pennadas	3,50	52,75	15,23	36,15
<i>Obelia sp.</i>	0,00	27,75	11,33	47,48
Coralinácea costrosa	0,00	10,00	8,67	56,15

**Tabla 22.** Test SIMPER para identificar los organismos responsables de las diferencias observadas en el contraste nueve vs. doce meses. Las especies están ordenadas de acuerdo a su poder discriminante. Se indica la cobertura media de cada especie en la estación considerada, la contribución porcentual y el porcentaje acumulativo de esa contribución. La tabla se truncó cuando el porcentaje acumulativo sobrepasó el 50%.

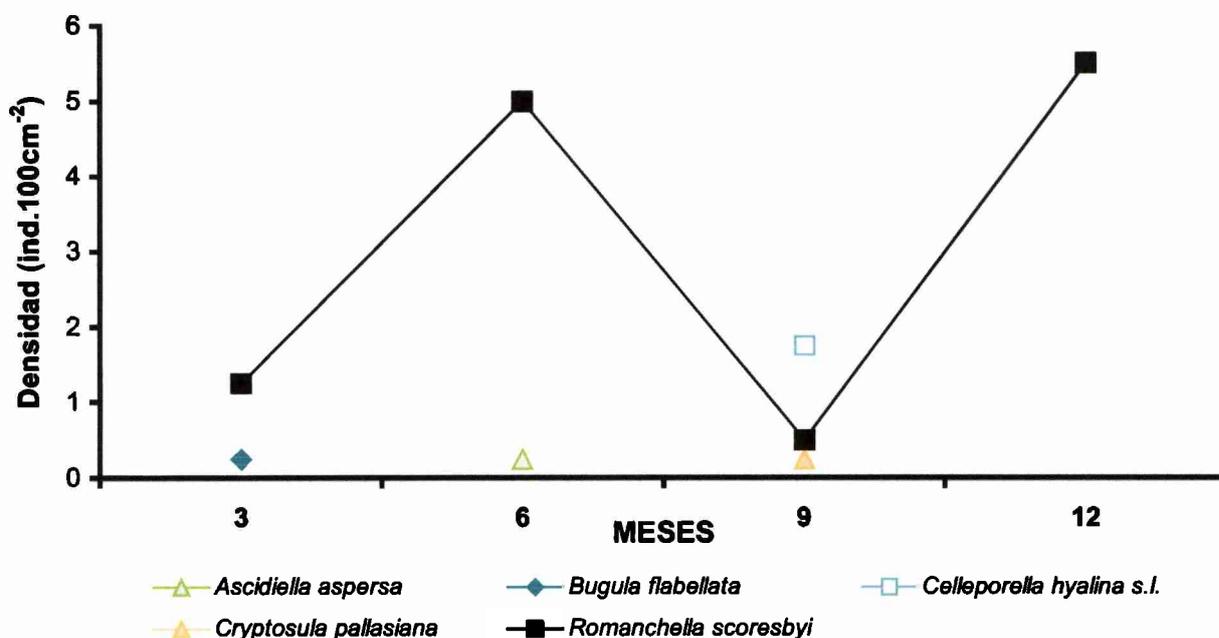
Especies	9 meses	12 meses	Porcentaje	Porcentaje acumulativo
	Cobertura media	Cobertura media		
Diatomeas pennadas	9,00	52,75	13,48	13,48
<i>Obelia sp.</i>	3,00	27,75	10,56	24,04
<i>Molgula manhattensis</i>	18,50	1,75	9,85	33,89
<i>Diplosoma longinquum</i>	19,50	0,75	9,33	43,22
Coralinácea costrosa	1,00	10,0	7,26	50,48

*Diplosoma longinquum* encabeza todos los contrastes que involucran los paneles de tres meses, en los que presenta una elevada cobertura. *Botryllus schlosseri*, la segunda ascidia colonial, presenta también el valor más alto de cobertura a los tres meses. En el contraste de tres vs. nueve meses, dos especies

de ascidias solitarias ocupan lugares importantes en la lista (Tabla 20). Cuando han transcurrido nueve y doce meses, en cambio, las diatomeas pennadas y *Obelia* sp. reemplazan a las ascidias en los primeros puestos de la tabla (Tabla 22).

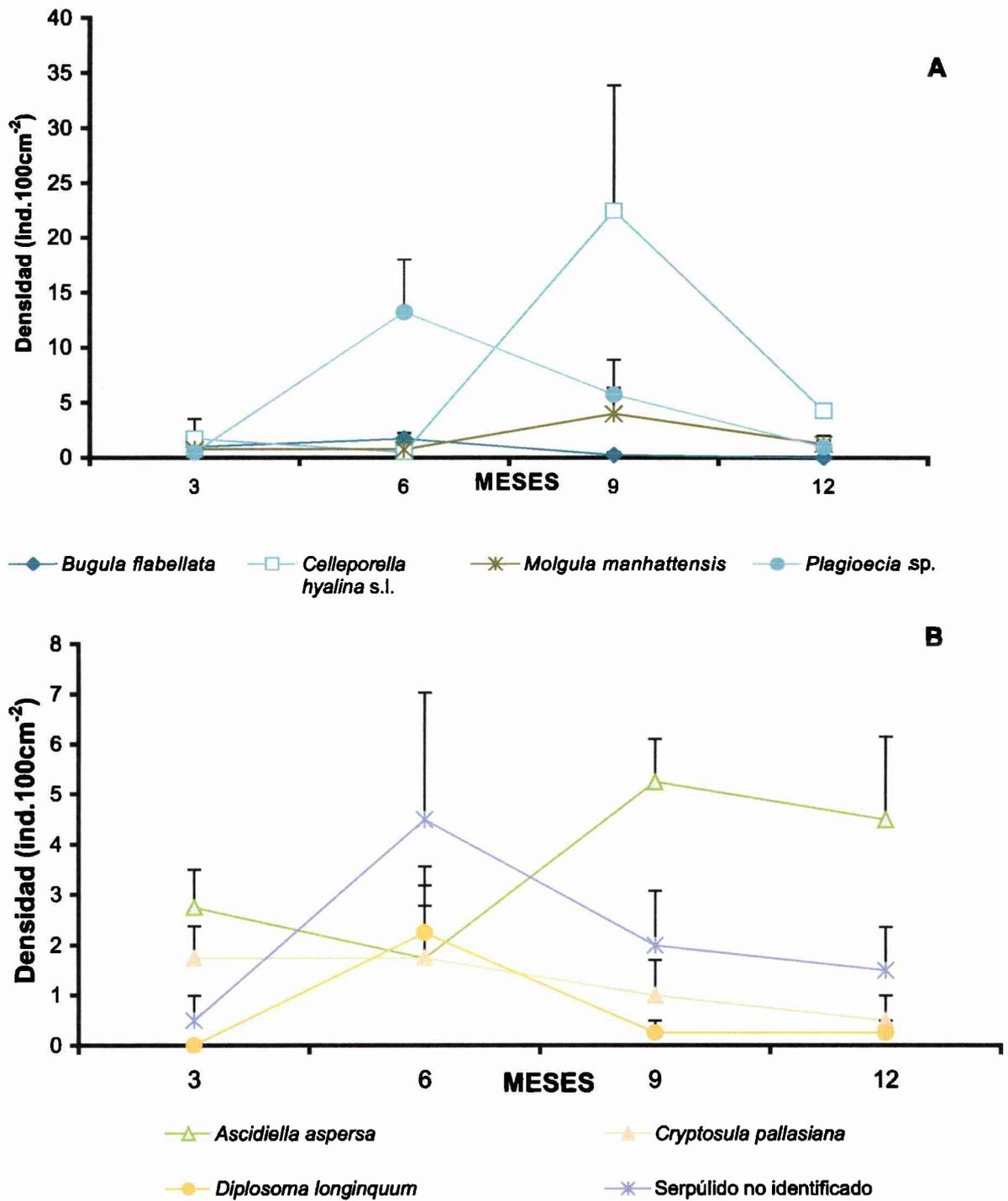
## DENSIDAD

En las Figs. 27 a 29 se representa la densidad de los organismos bentónicos reclutados en la superficie superior e inferior de los paneles.



**Figura 27.** Densidad de organismos bentónicos (promedio, n = 4) en la superficie superior de paneles acumulativos.

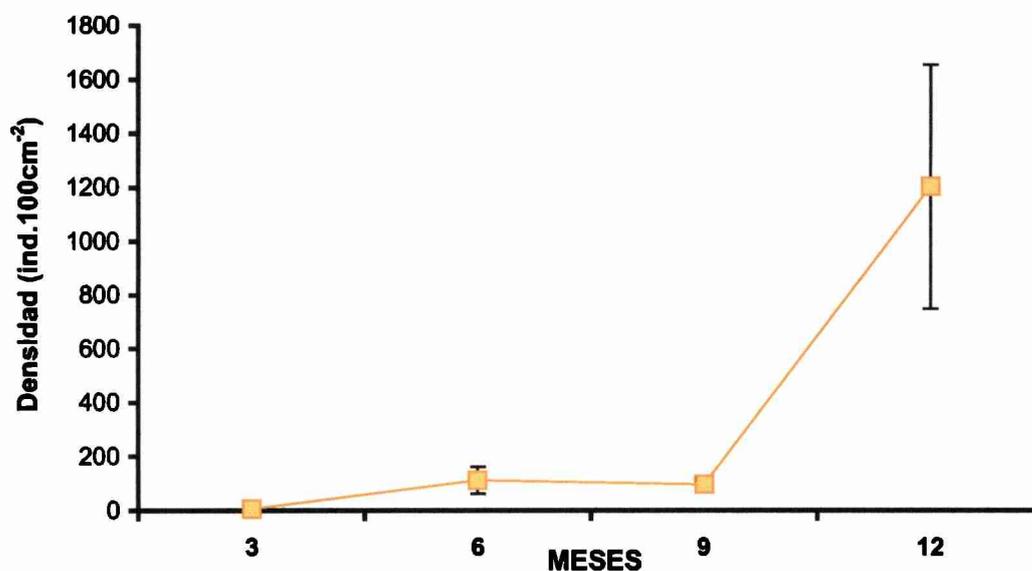
*Romanchella scoresbyi* presenta en la superficie superior la mayor densidad en los paneles de doce meses y la menor en los de nueve meses (Fig. 27, Tabla 23). Este bajo registro del espirórbido coincide con una mayor abundancia de los briozoos *Celleporella hyalina* s.l. y *Cryptosula pallasiana*.



**Figura 28 A-B.** Densidad de organismos bentónicos (promedio + error standard, n = 4) en la superficie inferior de paneles acumulativos.

Los organismos bentónicos registrados en la superficie inferior mostraron valores bajos de densidad a los tres meses de iniciada la sucesión, con un aumento considerable de *Plagioecia* sp. y un serpúlido no identificado a los seis

meses. A los nueve meses, *Romanchella scoresbyi* era el invertebrado más abundante, con más de 1000 ind.cm<sup>-2</sup> en los paneles de doce meses (Tabla 24, Fig. 29). En segundo término y dos órdenes de magnitud por debajo del anterior, *Celleporella hyalina* s.l. alcanzó una densidad máxima de 22,50 ind.cm<sup>-2</sup> (Fig. 28).



**Figura 29.** Densidad del espirórbido *Romanchella scoresbyi* (promedio  $\pm$  error standard, n = 4) en la superficie inferior de paneles acumulativos.

**Tabla 23.** Densidad (promedio  $\pm$  error standard, n = 4) expresada en ind.100 cm<sup>-2</sup> en la superficie superior de paneles acumulativos.

	3 MESES	6 MESES	9 MESES	12 MESES
<i>Ascidiella aspersa</i>	0,00	0,25	0,00	0,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$
<i>Bugula flabellata</i>	0,25	0,00	0,00	0,00
	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$
<i>Celleporella hyalina</i> s.l.	0,00	0,00	1,75	0,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 1,75$	$\pm 0,00$
<i>Cryptosula pallasiana</i>	0,00	0,00	0,25	0,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$
<i>Romanchella scoresbyi</i>	1,25	5,00	0,50	5,50
	$\pm 0,75$	$\pm 3,11$	$\pm 0,29$	$\pm 3,20$

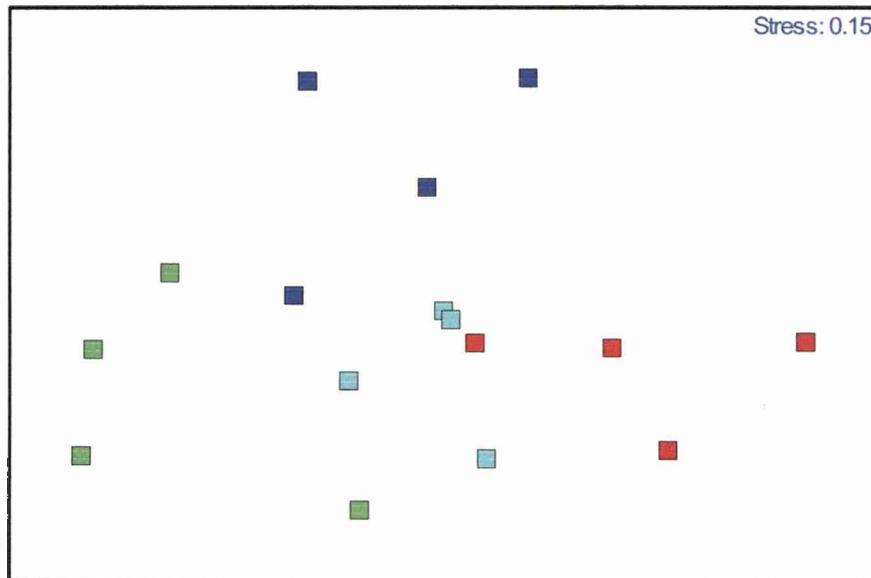
**Tabla 24.** Densidad (promedio  $\pm$  error standard, n = 4) expresada en ind.100 cm<sup>2</sup> en la superficie inferior de paneles acumulativos.

	3 MESES	6 MESES	9 MESES	12 MESES
Anémona de mar no identificada	0,00	0,00	0,00	0,25
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$
<i>Ascidiella aspersa</i>	2,75	1,75	5,25	4,50
	$\pm 0,75$	$\pm 1,44$	$\pm 0,85$	$\pm 1,66$
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	0,00	0,00	0,00	0,75
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$
<i>Balanus laevis</i>	0,25	0,00	0,00	0,50
	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,50$
<i>Bugula flabellata</i>	1,00	1,75	0,25	0,00
	$\pm 0,41$	$\pm 0,48$	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$
<i>Botryllus schlosseri</i>	0,00	0,50	0,25	0,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,50$	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$
<i>Celleporella hyalina</i> s.l.	1,75	0,50	22,50	4,25
	$\pm 1,75$	$\pm 0,29$	$\pm 11,38$	$\pm 0,25$
<i>Cnemidocarpa robinsoni</i>	0,00	0,00	0,50	0,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,50$	$\pm 0,00$
<i>Cryptosula pallasiana</i>	1,75	1,75	1,00	0,50
	$\pm 0,63$	$\pm 1,03$	$\pm 0,71$	$\pm 0,50$
<i>Diplosoma longinquum</i>	0,00	2,25	0,25	0,25
	$\pm 0,00$	$\pm 1,31$	$\pm 0,25$	$\pm 0,25$
<i>Lissoclinum fragile</i>	0,25	0,75	0,25	0,00
	$\pm 0,25$	$\pm 0,48$	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$
<i>Molgula manhattensis</i>	0,75	0,75	4,00	1,25
	$\pm 0,48$	$\pm 0,48$	$\pm 2,35$	$\pm 0,75$
<i>Plagioecia</i> sp.	0,50	13,25	5,75	1,00
	$\pm 0,50$	$\pm 4,75$	$\pm 3,12$	$\pm 0,58$
<i>Polyzoa opuntia</i>	0,00	0,00	0,00	0,75
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,48$
<i>Romanchella scoresbyi</i>	8,00	112,50	97,75	1205,00
	$\pm 3,19$	$\pm 49,14$	$\pm 20,51$	$\pm 452,43$
Serpúlido no identificado	0,50	4,50	2,00	1,50
	$\pm 0,50$	$\pm 2,53$	$\pm 1,08$	$\pm 0,87$

### Asociaciones entre muestras sobre la base de su densidad

Por las razones expuestas en Material y Métodos no se consignó el estudio de las asociaciones de muestras en base a su densidad en la superficie superior de los paneles.

En el resultado del MDS de muestras correspondientes a la superficie inferior (Fig. 30) se observa una tendencia al ordenamiento de las muestras de izquierda a derecha a medida que transcurre la sucesión. A la izquierda del gráfico se encuentran tres de las cuatro sucesiones de sólo tres meses de duración, luego las de seis y nueve meses en una posición intermedia, mientras que a la derecha tienden a ubicarse las sucesiones de un año.



**Figura 30.** Superficie inferior de paneles acumulativos para el estudio de la sucesión ( $n = 16$ ). Resultado del MDS de los valores de densidad. Verde: tres meses; azul: seis meses; turquesa: nueve meses; rojo: doce meses.

Para la superficie inferior el test ANOSIM indicó que las diferencias en los valores de densidad fueron altamente significativas (R Global: 0,595 P = 0,001).

**Tabla 25.** Test ANOSIM para poner a prueba la hipótesis de que la estructura de las sucesiones acumulativas en la superficie inferior de los paneles de acuerdo con los datos de densidad varía según el tiempo que permanecen sumergidos. Contrastes pareados para el factor tiempo de la sucesión. Se indica el valor observado del estadístico R para cada contraste.

Grupos contrastados	R	Probabilidad
3 vs. 6	0,615	0,057
3 vs.9	0,708	0,029
3 vs.12	0,917	0,029
6 vs. 9	0,250	0,086
6 vs.12	0,594	0,057
9 vs.12	0,531	0,057

Fueron significativos los contrastes: tres vs. nueve y tres vs. doce meses (Tabla 25). Se incluyen a continuación los resultados del análisis SIMPER, en donde se identifica a los organismos responsables de esos contrastes significativos (Tablas 26 y 27).

**Tabla 26.** Test SIMPER para identificar los organismos responsables de las diferencias observadas en el contraste tres vs. nueve meses. Las especies están ordenadas de acuerdo a su poder discriminante. Se indica la densidad media de cada especie en la estación considerada, la contribución porcentual y el porcentaje acumulativo de esa contribución. La tabla se truncó cuando el porcentaje acumulativo sobrepasó el 50%.

Especies	3 meses	9 meses	Porcentaje	Porcentaje acumulativo
	Densidad media	Densidad media		
<i>Romanchella scoresbyi</i>	8,00	97,75	37,39	37,39
<i>Celleporella hyalina</i> s.l.	1,75	22,50	19,67	57,06

**Tabla 27.** Test SIMPER para identificar los organismos responsables de las diferencias observadas en el contraste tres vs. doce meses. Las especies están ordenadas de acuerdo a su poder discriminante. Se indica la densidad media de cada especie en la estación considerada, la contribución porcentual y el porcentaje acumulativo de esa contribución. La tabla se truncó cuando el porcentaje acumulativo sobrepasó el 50%.

	3 meses	12 meses		
Especies	Densidad media	Densidad media	Porcentaje	Porcentaje acumulativo
<i>Romanchella scoresbyi</i>	8,0	1205,0	96,35	96,35

*Romanchella scoresbyi* fue la principal especie responsable de las diferencias significativas entre sucesiones de distinta duración en la superficie inferior de los paneles. El briozoo *Celleporella hyalina* s.l., abundante a los nueve meses de iniciada la sucesión, se registró en segundo término.

### CAPÍTULO III

#### SUCESIONES ANUALES INICIADAS EN DISTINTAS ESTACIONES

En los paneles acumulativos destinados al estudio de sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones (Fig. 31) se determinaron seis taxones de algas, 20 de invertebrados y un vertebrado, considerando tanto las superficies superiores como inferiores (Tabla 28).

**Tabla 28.** Especies de algas y animales presentes en los paneles acumulativos destinados al estudio de sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones.

#### ALGAS

##### **CHRYSOPHYTA, BACILLARIOPHYCEAE**

Diatomeas pennadas

##### **CHLOROPHYTA, CHLOROPHYCEAE**

*Ulva* spp.

##### **PHAEOPHYTA, PHAEOPHYCEAE**

*Ectocarpus* sp.

##### **RHODOPHYTA, RHODOPHYCEAE**

*Ceramium rubrum* (Huds.) C. Agardh

Coralinácea costrosa

*Polysiphonia* aff. *abscissa* Hooker & Harvey

#### ANIMALES

##### **CNIDARIA**

Anémona de mar no identificada

*Obelia* sp.

##### **ANNELIDA, POLYCHAETA**

*Potamilla* sp.

*Romanchella scoresbyi* (Harris, 1969)

Serpúlido no identificado

**BRYOZOA, CHEILOSTOMATA**

*Beania magellanica* (Busk, 1852)

*Bugula flabellata* (Thompson in Gray, 1848)

*Caberea darwinii* Busk, 1884

*Celleporella hyalina* s.l.

*Cryptosula pallasiana* (Moll, 1803)

**BRYOZOA, CYCLOSTOMATA**

*Plagioecia* sp.

**CRUSTACEA, CIRRIPIEDIA**

*Austromegabalanus psittacus* (Molina, 1782)

*Balanus laevis* Bruguière, 1789

**CHORDATA, UROCHORDATA, ASCIDIACEA**

*Asciadiella aspersa* (O.F. Müller, 1776)

*Botryllus schlosseri* (Pallas, 1766)

*Cnemidocarpa robinsoni* (Lesson, 1830)

*Diplosoma longinquum* (Sluiter, 1912)

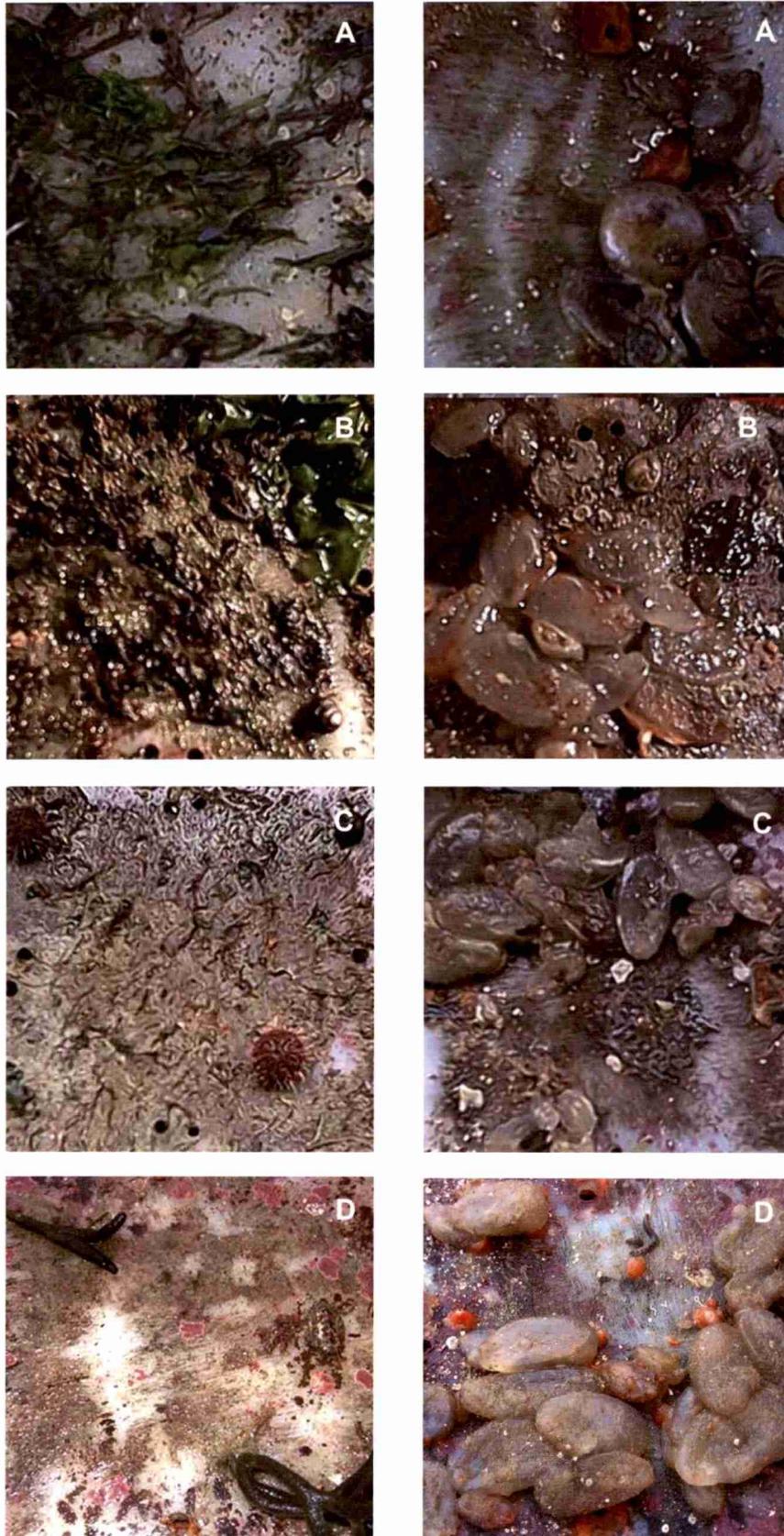
*Lissoclinum fragile* (Van Name, 1902)

*Molgula manhattensis* (Dekay, 1843)

*Polyzoa opuntia* Lesson, 1830

**CHORDATA, VERTEBRATA, PISCES**

Huevos de *Helcogrammoides cunninghami* (Smitt, 1898)



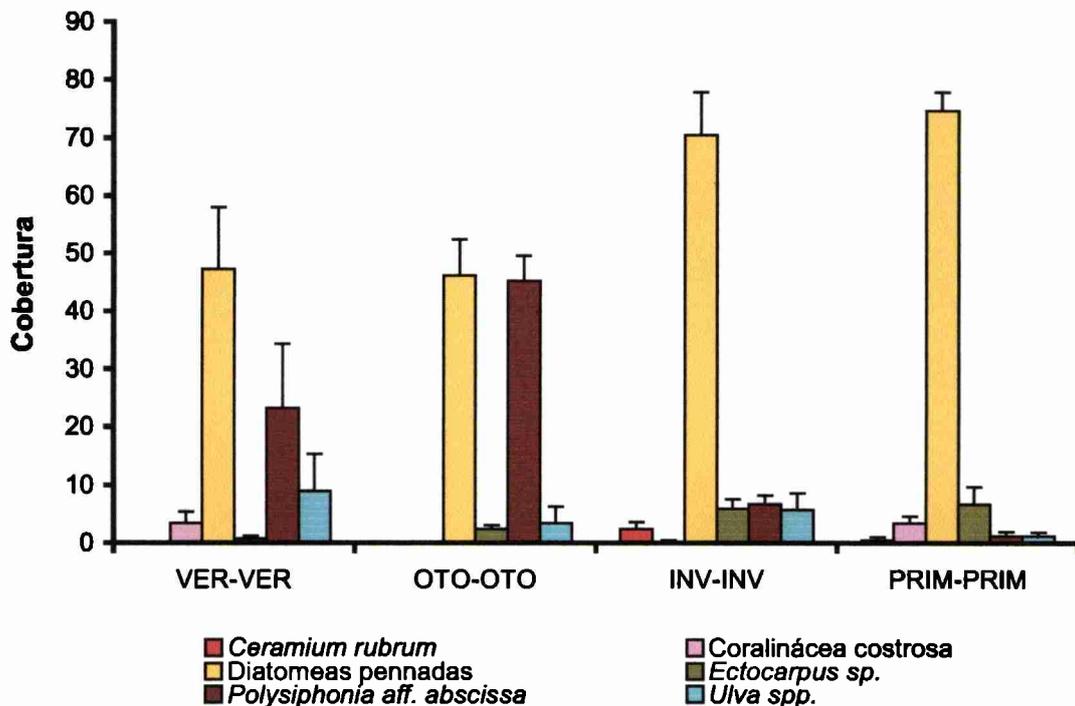
**Figura 31.** Resultado final en sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones del año en el nivel submareal del puerto de Comodoro Rivadavia. **A** verano-verano, **B** otoño-otoño, **C** invierno-invierno, **D** primavera-primavera. Izquierda: superficie superior, derecha: superficie inferior.

## COBERTURA

En la Fig. 32 se grafica la cobertura de las algas desarrolladas en la superficie superior en los paneles anuales iniciados en distintas estaciones. Los porcentajes de cobertura de diatomeas pennadas fueron de 47% y 46% en sucesiones iniciadas en verano y otoño, respectivamente. En los paneles iniciados en invierno, alcanzaron una cobertura de 70%, y en los iniciados en primavera llegaron a 75%.

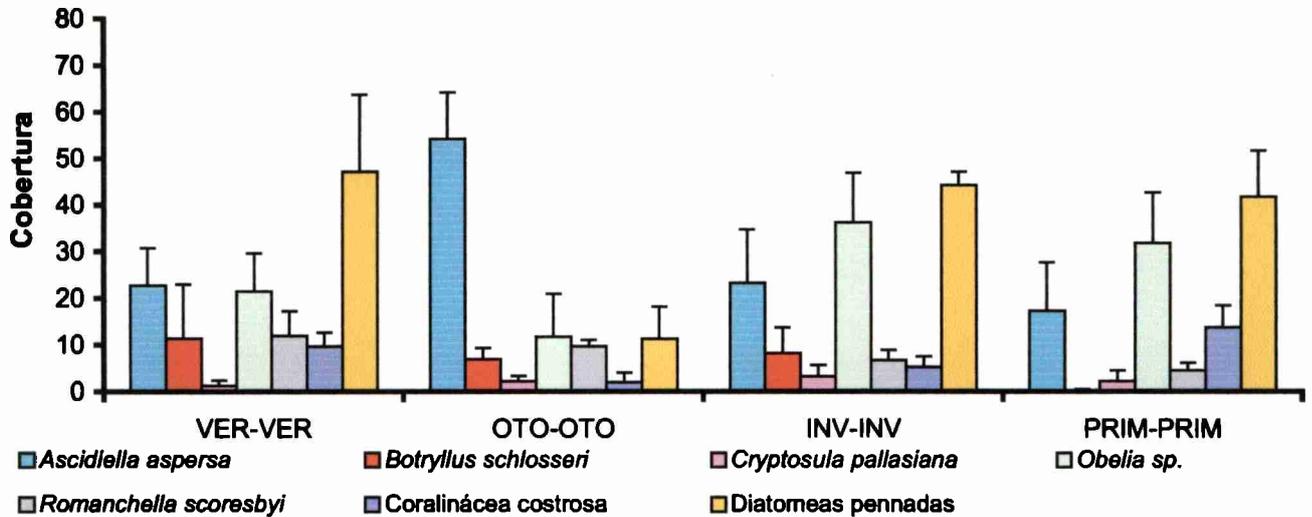
Otra alga que manifestó diferencias relacionadas con la estación inicial fue *Polysiphonia aff. abscissa*, que alcanzó una cobertura máxima (45%) en la sucesión iniciada en otoño y valores muy bajos en sucesiones iniciadas en invierno o primavera (Fig. 32).

En *Ulva spp.*, *Ectocarpus sp.*, *Ceramium rubrum* y una coralinácea costrosa las variaciones no superaron el 5%. Los organismos con cobertura inferior a 1% no se graficaron (Tablas 29 y 30).



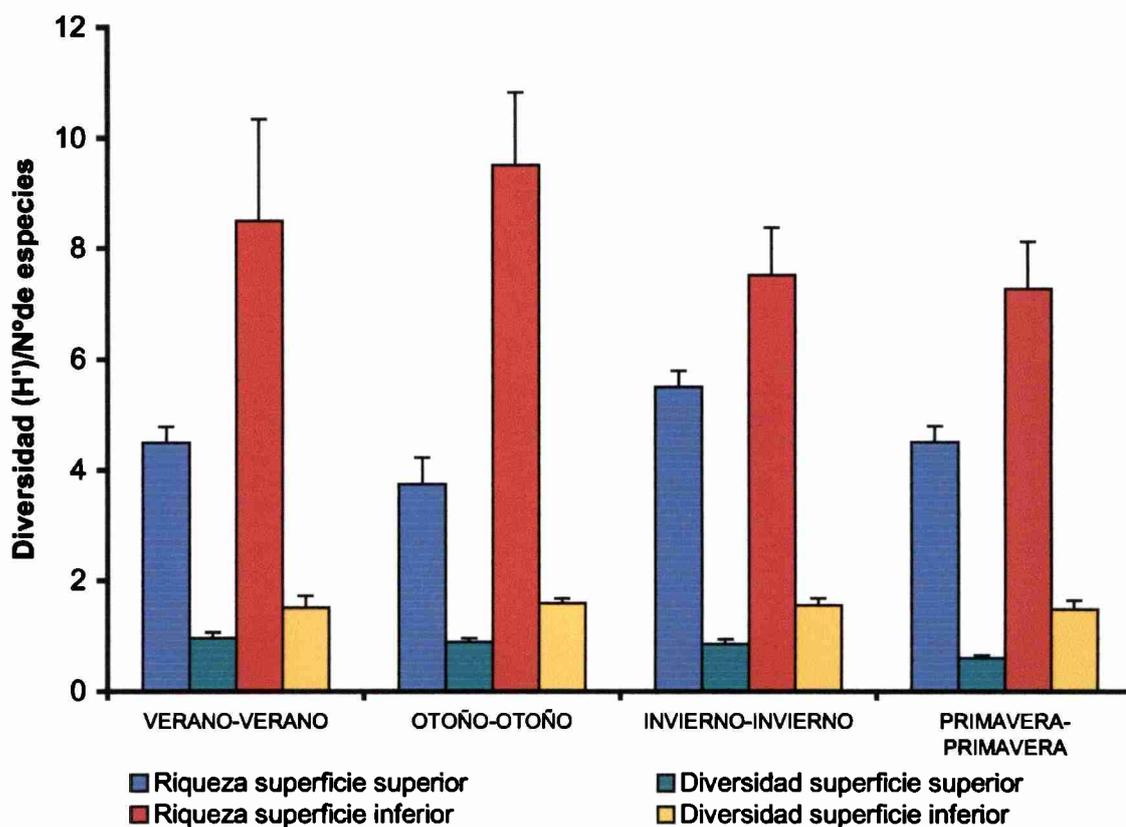
**Figura 32.** Cobertura de algas (promedio + error standard, n = 4) en la superficie superior de paneles en sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones.

En la superficie inferior tanto las diatomeas pennadas como la coralínica costrosa siguieron un patrón semejante de distribución, disminuyendo su cobertura en los paneles otoño-otoño, mientras *Ascidella aspersa*, en cambio, experimentó un aumento en esa misma sucesión (Fig. 33).



**Figura 33.** Cobertura de organismos bentónicos (promedio + error standard, n = 4) en la superficie inferior de paneles acumulativos en sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones.

Mientras en la superficie inferior la riqueza específica fue máxima en la sucesión iniciada en otoño, en la superficie superior ocurrió lo contrario. En el lapso invierno-invierno la riqueza específica fue baja en la superficie inferior, pero alcanzó su valor máximo en la superior. La diversidad específica exhibió valores bajos y muy estables en ambas superficies durante las cuatro sucesiones anuales (Fig. 34).



**Figura 34.** Variación de la riqueza específica y de la diversidad (promedio + error standard,  $n = 4$ ) en superficies superiores e inferiores de los paneles en donde se desarrollaron sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones.

El mayor porcentaje de sustrato desnudo se registró en la superficie superior de los paneles cuyas sucesiones anuales se iniciaron en verano (Tabla 29) y en la superficie inferior de los que se iniciaron en primavera (Tabla 30).

**Tabla 29.** Cobertura (promedio  $\pm$  error standard, n = 4) en la superficie superior de paneles en donde se desarrollaron sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones.

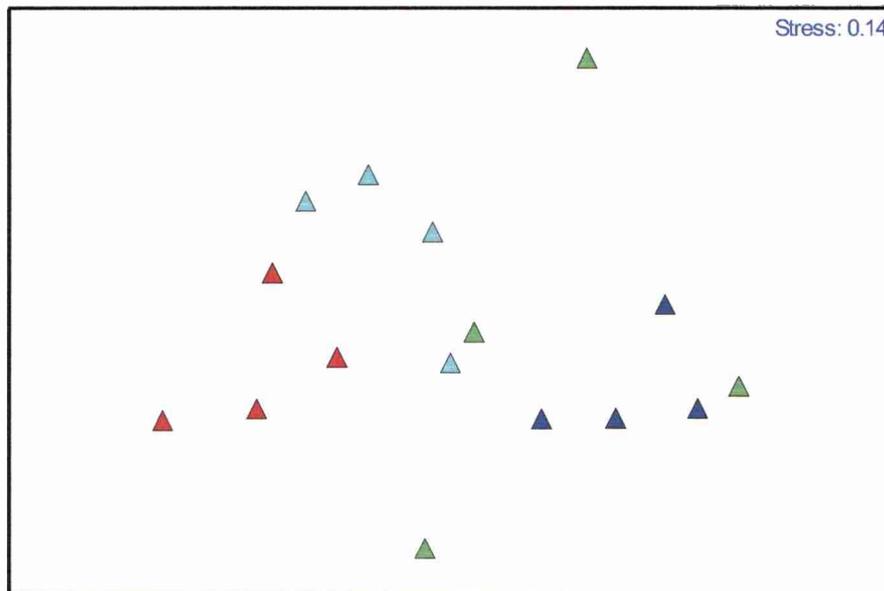
Especies	VERANO- VERANO	OTOÑO- OTOÑO	INVIERNO- INVIERNO	PRIMAVERA- PRIMAVERA
<i>Anémóna de mar no identificada</i>	0,00	0,00	0,50	0,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,50$	$\pm 0,00$
<i>Ascidiella aspersa</i>	0,00	0,00	0,00	1,75
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 1,75$
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	0,00	0,75	0,00	0,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,75$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$
<i>Ceramium rubrum</i>	0,00	0,00	2,50	0,50
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 1,19$	$\pm 1,00$
Coralinácea costrosa	3,50	0,00	0,25	3,50
	$\pm 1,94$	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$	$\pm 1,19$
Diatomeas pennadas	47,25	46,25	70,50	74,75
	$\pm 10,74$	$\pm 6,22$	$\pm 7,38$	$\pm 3,12$
<i>Ectocarpus sp.</i>	0,75	2,50	6,00	6,75
	$\pm 0,48$	$\pm 0,65$	$\pm 1,58$	$\pm 2,95$
<i>Obelia sp.</i>	1,50	0,00	1,00	0,00
	$\pm 1,50$	$\pm 0,00$	$\pm 1,00$	$\pm 0,00$
<i>Polysiphonia aff. abscissa</i>	23,25	45,25	6,75	1,25
	$\pm 11,15$	$\pm 4,39$	$\pm 1,55$	$\pm 0,75$
<i>Potamilla sp.</i>	0,25	0,00	0,00	0,00
	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$
<i>Ulva spp.</i>	9,00	3,50	5,75	1,25
	$\pm 6,40$	$\pm 2,87$	$\pm 2,93$	$\pm 0,63$
Sustrato desnudo	16,00	1,75	7,25	10,25
	$\pm 6,98$	$\pm 1,03$	$\pm 7,25$	$\pm 4,82$

**Tabla 30.** Cobertura (promedio  $\pm$  error standard, n = 4) en la superficie inferior de paneles en donde se desarrollaron sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones.

Especies	VERANO- VERANO	OTOÑO- OTOÑO	INVIERNO- INVIERNO	PRIMAVERA- PRIMAVERA
Anémona de mar no identificada	0,00	0,00	1,00	1,25
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,71$	$\pm 1,25$
<i>Ascidiella aspersa</i>	20,00	54,25	23,25	17,25
	$\pm 6,78$	$\pm 9,90$	$\pm 11,46$	$\pm 10,32$
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	0,50	1,00	0,00	0,00
	$\pm 0,50$	$\pm 0,71$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$
<i>Balanus laevis</i>	0,50	0,00	0,00	0,00
	$\pm 0,50$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$
<i>Beania magellanica</i>	0,00	0,00	4,50	0,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 4,50$	$\pm 0,00$
<i>Botryllus schlosseri</i>	11,50	7,00	8,25	0,25
	$\pm 11,50$	$\pm 2,42$	$\pm 5,45$	$\pm 0,25$
<i>Bugula flabellata</i>	0,00	1,25	1,00	0,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,95$	$\pm 1,00$	$\pm 0,00$
<i>Celleporella hyalina</i> s.l.	1,25	3,00	0,75	1,25
	$\pm 0,63$	$\pm 2,68$	$\pm 0,75$	$\pm 0,95$
<i>Cnemidocarpa robinsoni</i>	0,00	0,00	2,00	4,25
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 2,00$	$\pm 4,25$
Coralinácea costrosa	10,00	2,00	5,25	13,75
	$\pm 2,74$	$\pm 2,00$	$\pm 2,29$	$\pm 4,73$
<i>Cryptosula pallasiana</i>	1,25	2,25	3,25	2,25
	$\pm 1,25$	$\pm 1,11$	$\pm 2,36$	$\pm 2,25$
Diatomeas pennadas	52,75	11,25	44,25	41,75
	$\pm 16,81$	$\pm 6,94$	$\pm 2,95$	$\pm 9,86$
<i>Diplosoma longinquum</i>	0,75	20,25	0,75	0,00
	$\pm 0,75$	$\pm 10,22$	$\pm 0,75$	$\pm 0,00$
Huevos de <i>Helcogrammoides cunninghami</i>	0,00	0,00	0,00	10,50
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 9,53$
<i>Molgula manhattensis</i>	1,75	3,00	0,00	0,00
	$\pm 1,75$	$\pm 2,38$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$
<i>Obelia</i> sp.	27,75	11,75	36,25	31,75
	$\pm 9,98$	$\pm 9,17$	$\pm 10,59$	$\pm 10,87$
<i>Plagioecia</i> sp.	0,25	0,25	0,00	1,50
	$\pm 0,25$	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$	$\pm 1,19$
<i>Polyzoa opuntia</i>	1,50	0,25	0,00	0,75
	$\pm 0,96$	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$	$\pm 0,75$
<i>Romanchella scoresbyi</i>	12,50	9,75	6,75	4,50
	$\pm 4,63$	$\pm 1,38$	$\pm 2,10$	$\pm 1,71$
Serpúlido no identificado	1,00	0,50	0,00	0,00
	$\pm 0,41$	$\pm 0,29$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$
Sustrato desnudo	3,50	0,00	0,50	4,25
	$\pm 2,25$	$\pm 0,00$	$\pm 0,50$	$\pm 3,33$

### Afinidad entre sucesiones anuales de acuerdo con su cobertura

El resultado del MDS de la cobertura en la superficie superior de los paneles en donde se desarrollaron las sucesiones anuales puede observarse en la Fig. 35. Las sucesiones iniciadas en otoño, invierno y primavera muestran una tendencia a reunirse. Por el contrario, las iniciadas en verano se hallan dispersas entre las demás.



**Figura 35.** Resultado del MDS de valores de cobertura en las superficies superiores de paneles para el estudio de las sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones (n = 16). Verde: verano; azul: otoño; turquesa: invierno; rojo: primavera.

De acuerdo con los valores de cobertura, en las superficies superiores el test ANOSIM mostró que las diferencias en la estructura de las sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones fueron altamente significativas (R Global: 0,543;  $P < 0,001$ ).

**Tabla 31:** Test ANOSIM para poner a prueba la hipótesis de que la estructura de las sucesiones anuales en la superficie superior de los paneles varía según la estación en que se inicien. Contrastes pareados para el factor estación inicial de la sucesión (verano, otoño, invierno, primavera). Se indica el valor observado del estadístico R para cada contraste.

Grupos contrastados	R	Probabilidad
verano vs. otoño	0,250	0,086
verano vs. invierno	0,375	0,029
verano vs. primavera	0,458	0,029
otoño vs. invierno	0,854	0,029
otoño vs. primavera	0,969	0,029
invierno vs. primavera	0,458	0,057

Los cuatro contrastes que difirieron significativamente fueron verano vs. invierno, verano vs. primavera, otoño vs. invierno y otoño vs. primavera (Tabla 31). No ocurrió lo mismo con los dos contrastes restantes (verano vs. otoño e invierno vs. primavera).

Se incluyen a continuación los resultados del análisis SIMPER (Tablas 32 a 35), en donde se detalla cuáles fueron los organismos responsables de esas diferencias.

**Tabla 32.** Test SIMPER para identificar los organismos responsables de las diferencias observadas entre sucesiones anuales iniciadas en verano e invierno en la estructura de las comunidades en la superficie superior de los paneles. Las especies están ordenadas de acuerdo a su poder discriminante. Se indica la cobertura media de cada especie en el período considerado, la contribución porcentual y el porcentaje acumulativo de esa contribución. La tabla se truncó cuando el porcentaje acumulativo sobrepasó el 50%.

	Verano	Invierno		
Especies	Cobertura media	Cobertura media	Porcentaje	Porcentaje acumulativo
<i>Polysiphonia aff. abscissa</i>	23,25	6,75	17,10	17,10
<i>Ulva spp.</i>	9,00	5,75	16,09	33,19
Diatomeas pennadas	47,25	70,50	16,00	49,18
<i>Ectocarpus sp.</i>	0,75	6,00	15,35	64,53

**Tabla 33.** Test SIMPER para identificar los organismos responsables de las diferencias observadas entre sucesiones anuales iniciadas en otoño e invierno en la estructura de las comunidades en la superficie superior de los paneles. Las especies están ordenadas de acuerdo a su poder discriminante. Se indica la cobertura media de cada especie en el período considerado, la contribución porcentual y el porcentaje acumulativo de esa contribución. La tabla se truncó cuando el porcentaje acumulativo sobrepasó el 50%.

	Otoño	Invierno		
Especies	Cobertura media	Cobertura media	Porcentaje	Porcentaje acumulativo
<i>Polysiphonia aff. abscissa</i>	45,25	6,75	37,03	37,03
<i>Ulva spp.</i>	3,50	5,75	15,12	52,15

**Tabla 34.** Test SIMPER para identificar los organismos responsables de las diferencias observadas entre sucesiones anuales iniciadas en verano y primavera en la estructura de las comunidades en la superficie superior. Las especies están ordenadas de acuerdo a su poder discriminante. Se indica la cobertura media de cada especie en el período considerado, la contribución porcental y el porcentaje acumulativo de esa contribución. La tabla se truncó cuando el porcentaje acumulativo sobrepasó el 50%.

Especies	Verano	Primavera	Porcentaje	Porcentaje acumulativo
	Cobertura media	Cobertura media		
<i>Polysiphonia.aff. abscissa</i>	23,25	1,25	30,04	30,04
Diatomeas pennadas	47,25	74,75	15,73	45,77
<i>Ulva spp.</i>	9,00	1,25	15,00	60,77

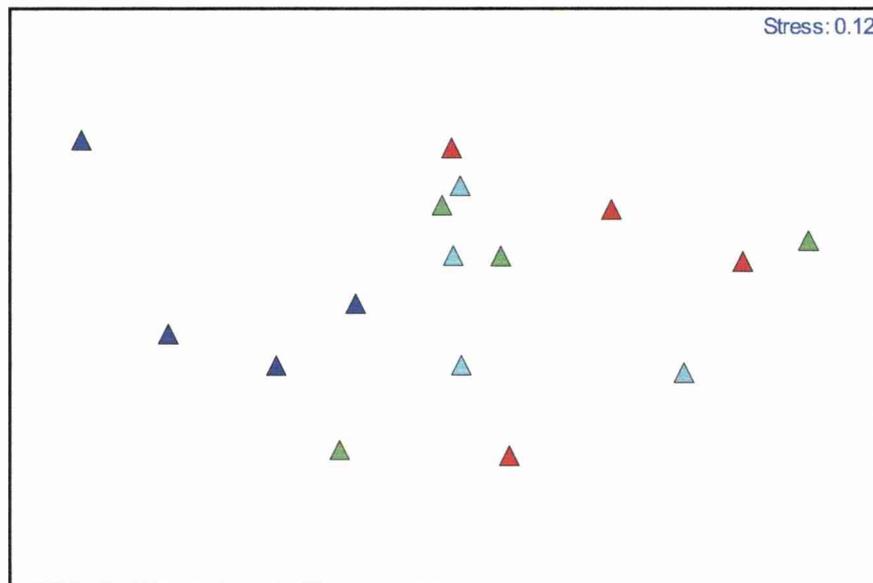
**Tabla 35.** Test SIMPER para identificar los organismos responsables de las diferencias observadas entre sucesiones iniciadas en otoño y primavera en la estructura de las comunidades en la superficie superior. Las especies están ordenadas de acuerdo a su poder discriminante. Se indica la cobertura media de cada especie en el período considerado, la contribución porcental y el porcentaje acumulativo de esa contribución. La tabla se truncó cuando el porcentaje acumulativo sobrepasó el 50%.

Especies	Otoño	Primavera	Porcentaje	Porcentaje acumulativo
	Cobertura media	Cobertura media		
<i>Polysiphonia.aff. abscissa</i>	45,25	1,25	44,94	44,94
Diatomeas pennadas	46,25	74,75	14,06	59,00

En las cuatro tablas anteriores *Polysiphonia aff. abscissa* encabeza la lista por presentar en sucesiones iniciadas en verano y otoño una alta cobertura, que contrasta con su bajo valor en las sucesiones comenzadas en invierno y primavera. Las diatomeas pennadas fueron muy abundantes en las sucesiones de primavera e invierno, pero mucho más escasas en las de otoño y verano, mientras que varias especies del género *Ulva* presentaron su mayor cobertura en

las sucesiones de verano y la mínima en las de primavera (Tabla 29). El mayor desarrollo de *Ectocarpus* sp. en cambio tuvo lugar durante la sucesión iniciada en primavera (Tabla 29).

El resultado del MDS de la cobertura en la superficie inferior de los paneles en donde se desarrollaron las sucesiones anuales se observa en la Fig. 36. Puede verse que las sucesiones iniciadas en otoño tienden a ubicarse hacia valores más bajos en el eje horizontal, mientras que las correspondientes al resto de las estaciones se mezclan parcialmente.

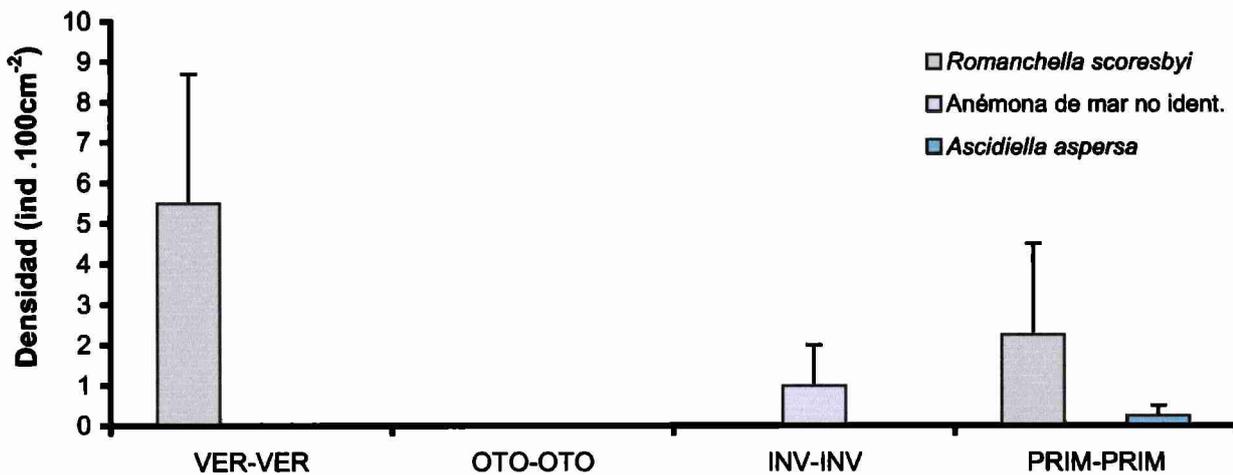


**Figura 36.** Resultado del MDS de valores de cobertura en la superficie inferior de paneles para el estudio de sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones ( $n = 16$ ). Verde: verano; azul: otoño; turquesa: invierno; rojo: primavera.

Sobre la base de los valores de cobertura en la superficie inferior de los paneles, el test ANOSIM mostró que las diferencias en la estructura de las sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones no alcanzaron la significación estadística ( $R$  Global: 0,181;  $P = 0,05$ ).

## DENSIDAD

La Fig. 37 representa la densidad media de los organismos bentónicos desarrollados en la superficie superior de sucesiones iniciadas en distintas estaciones.

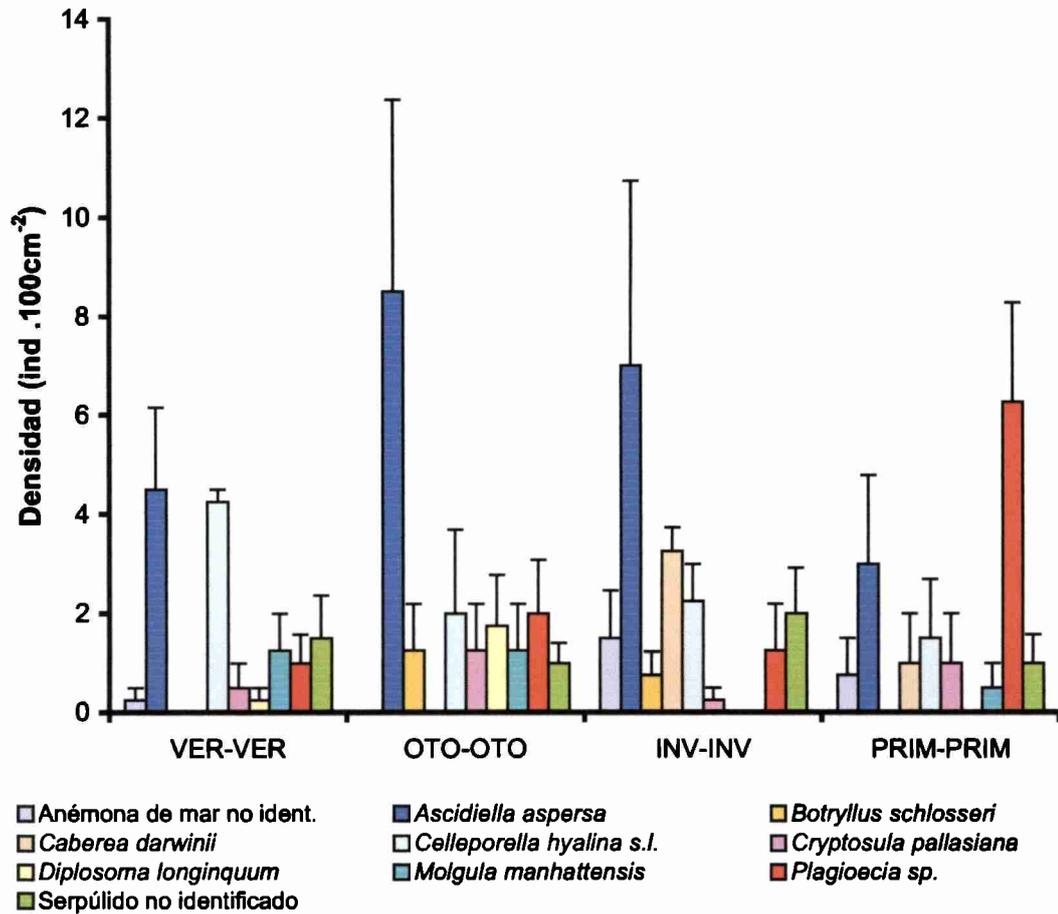


**Figura 37.** Densidad de organismos bentónicos (promedio + error standard, n = 4) en la superficie superior de sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones.

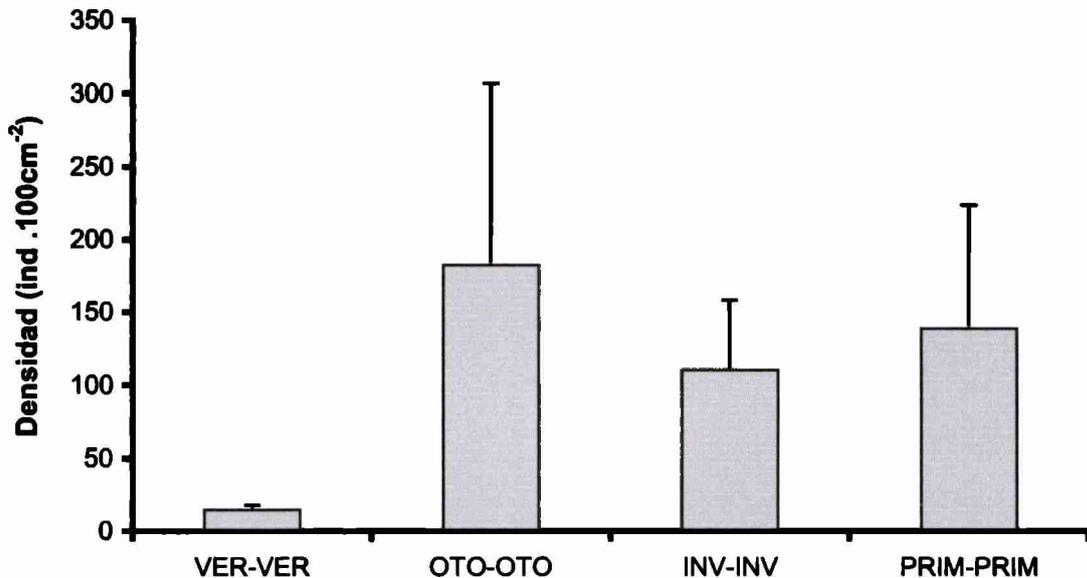
*Romanchella scoresbyi* presentó valores relativamente altos de densidad en las sucesiones iniciadas en verano y en primavera.

En la superficie inferior (Fig. 38), *Ascidiella aspersa* alcanzó densidades bastante altas en sucesiones que transcurrieron entre otoños e inviernos, aunque exhibiendo una gran variabilidad entre réplicas. *Plagioecia* sp. fue comparativamente más abundante en sucesiones que se iniciaron en primavera.

En las Figs. 37 y 38 se incluyeron solo aquellos organismos con densidad igual o mayor que 1 (ver también Tablas 36 y 37).



**Figura 38.** Densidad de organismos bentónicos (promedio + error standard, n = 4) en la superficie inferior de sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones.



**Figura 39.** Densidad del espiróbido *Romanchella scoresbyi* (promedio + error standard, n = 4) en la superficie inferior de sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones.

La densidad de *Romanchella scoresbyi* en la superficie inferior alcanzó los valores más altos cuando la sucesión anual transcurrió entre otoños y fue mínima entre dos veranos sucesivos (Fig. 39).

**Tabla 36.** Densidad (promedio  $\pm$  error standard,  $n = 5$ ) expresada en ind.100 cm<sup>2</sup> en la superficie superior de sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones.

Especies	VERANO - VERANO	OTOÑO - OTOÑO	INVIERNO - INVIERNO	PRIMAVERA- PRIMAVERA
<i>Anémona de mar no identificada</i>	0,00	0,00	1,00	0,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 1,00$	$\pm 0,00$
<i>Ascidiella aspersa</i>	0,00	0,00	0,00	0,25
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$
<i>Romanchella scoresbyi</i>	5,50	0,00	0,00	2,25
	$\pm 3,20$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 2,25$

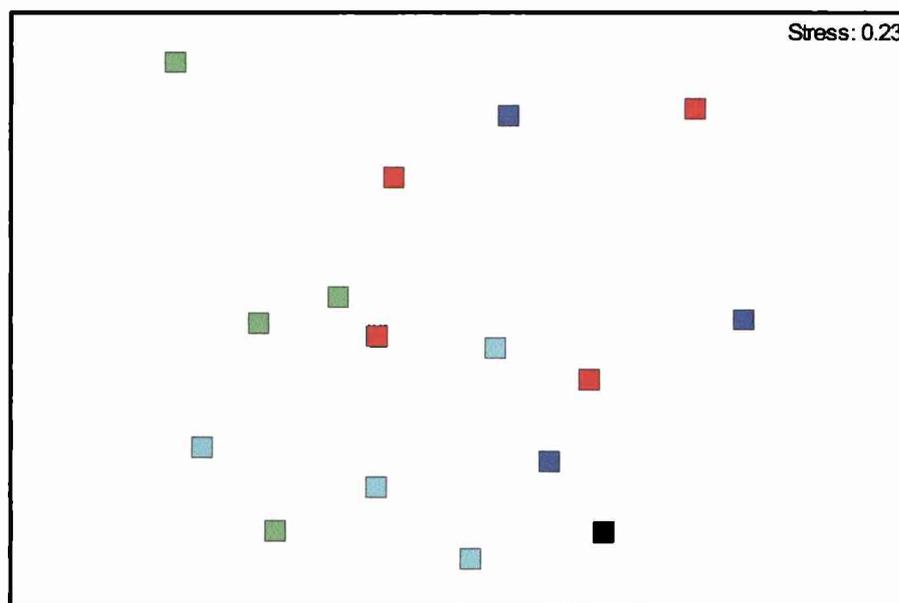
**Tabla 37.** Densidad (promedio  $\pm$  error standard, n = 5) expresada en ind. 100 cm<sup>2</sup> en la superficie inferior de sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones.

Especies	VERANO - VERANO	OTOÑO - OTOÑO	INVIERNO - INVIERNO	PRIMAVERA- PRIMAVERA
Anémona de mar no identificada	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	2,00 $\pm$ 0,96	0,75 $\pm$ 0,75
<i>Ascidiella aspersa</i>	4,50 $\pm$ 1,66	8,50 $\pm$ 3,86	7,00 $\pm$ 3,72	3,00 $\pm$ 1,78
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	0,75 $\pm$ 0,25	0,25 $\pm$ 0,25	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Balanus laevis</i>	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Beania magellanica</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,00 $\pm$ 0,58	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Botryllus schlosseri</i>	0,00 $\pm$ 0,00	1,25 $\pm$ 0,95	0,75 $\pm$ 0,48	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Bugula flabellata</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50
<i>Caberea darwinii</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	3,25 $\pm$ 0,48	1,00 $\pm$ 1,00
<i>Celleporella hyalina</i> s.l.	4,25 $\pm$ 0,25	2,00 $\pm$ 1,68	2,25 $\pm$ 0,75	1,50 $\pm$ 1,19
<i>Cnemidocarpa robinsoni</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Cryptosula pallasiana</i>	0,50 $\pm$ 0,50	1,25 $\pm$ 0,95	0,25 $\pm$ 0,25	1,00 $\pm$ 1,00
<i>Diplosoma longinquum</i>	0,25 $\pm$ 0,25	1,75 $\pm$ 1,03	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Lissoclinum fragile</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,29	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Molgula manhattensis</i>	1,25 $\pm$ 0,75	1,25 $\pm$ 0,95	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50
<i>Plagioecia</i> sp.	1,00 $\pm$ 0,58	2,00 $\pm$ 1,08	1,00 $\pm$ 0,95	6,25 $\pm$ 2,02
<i>Polyzoa opuntia</i>	0,75 $\pm$ 0,48	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50
<i>Romanchella scoresbyi</i>	15,00 $\pm$ 2,86	183,00 $\pm$ 124,04	110,50 $\pm$ 47,84	139,25 $\pm$ 84,85
Serpúlido no identificado	1,50 $\pm$ 0,87	1,00 $\pm$ 0,41	2,00 $\pm$ 0,91	1,00 $\pm$ 0,58

### Asociaciones entre muestras de acuerdo con su densidad

El test ANOSIM indicó que las diferencias en la densidad de organismos bentónicos sobre la superficie inferior de los paneles anuales iniciados en distintas estaciones fueron altamente significativas (R Global: 0,233; P = 0,018).

El resultado del Escalamiento Multidimensional no-Métrico (MDS) de la densidad de los paneles en la superficie inferior puede observarse en la Fig. 40.



**Figura 40.** Resultado del Escalamiento Multidimensional no Métrico (MDS) de valores de densidad en las superficies inferiores de paneles para el estudio de sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones (n = 16). Verde: verano; azul: otoño; turquesa: invierno; rojo: primavera. El valor de stress indica que la representación bidimensional debería tomarse con un cierto grado de escepticismo.

Las sucesiones iniciadas en diferentes estaciones se entremezclan aunque sólo parcialmente (Fig. 40).

**Tabla 38.** Test ANOSIM para poner a prueba la hipótesis de que la densidad de los organismos que integran las sucesiones anuales varía según la estación en que se inician. Contrastes pareados para el factor estación inicial de la sucesión (verano, otoño, invierno, primavera). Se indica el valor observado del estadístico R para cada contraste.

Grupos contrastados	R	Probabilidad
verano vs. otoño	0,208	0,143
verano vs. invierno	0,469	0,029
verano vs. primavera	0,271	0,057
otoño vs. invierno	0,458	0,029
otoño vs. primavera	-0,219	0,800
invierno vs. primavera	0,260	0,114

Los únicos dos contrastes significativos fueron verano vs. invierno y otoño vs. invierno (Tabla 38). Los resultados del análisis SIMPER identifican a los organismos responsables de esas diferencias (Tablas 39 y 40).

**Tabla 39.** Test SIMPER para identificar los organismos responsables de las diferencias observadas en la estructura de las comunidades en la superficie inferior entre sucesiones iniciadas en verano e invierno. Las especies están ordenadas de acuerdo a su poder discriminante. Se indica la densidad media de cada especie en la estación considerada, la contribución porcentual y el porcentaje acumulativo de esa contribución. La tabla se truncó cuando el porcentaje acumulativo sobrepasó el 50%.

Especies	Verano	Invierno	Porcentaje	Porcentaje acumulativo
	Densidad media	Densidad media		
<i>Caberea darwinii</i>	0,00	3,25	14,37	14,37
<i>Ascidiella aspersa</i>	4,50	7,00	8,57	22,94
<i>Romanchella scoresbyi</i>	15,00	54,50	7,77	30,71
Serpúlido no identificado	1,50	2,00	7,41	38,13
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	0,75	0,50	6,85	44,98
<i>Plagioecia</i> sp.	1,00	1,25	6,78	51,76

**Tabla 40.** Test SIMPER para identificar los organismos responsables de las diferencias observadas entre sucesiones iniciadas en otoño e invierno en la estructura de las comunidades en la superficie inferior. Las especies están ordenadas de acuerdo a su poder discriminante. Se indica la densidad media de cada especie en la estación considerada, la contribución porcentual y el porcentaje acumulativo de esa contribución. La tabla se truncó cuando el porcentaje acumulativo sobrepasó el 50%.

Especies	Otoño	Invierno	Porcentaje	Porcentaje acumulativo
	Densidad media	Densidad media		
<i>Caberea darwinii</i>	0,00	3,25	12,70	12,70
<i>Romanchella scoresbyi</i>	331,25	54,50	11,53	24,23
<i>Ascidiella aspersa</i>	8,50	7,00	8,32	32,55
<i>Celleporella hyalina</i> s.l.	2,00	2,25	7,86	40,40
<i>Plagioecia</i> sp.	2,00	1,25	6,61	47,01
Anémona de mar no identificada	0,00	1,50	5,67	52,68

La sucesión anual iniciada en invierno difiere de las iniciadas en otoño y verano principalmente debido a los cambios en la densidad de tres especies: *Caberea darwinii*, *Ascidiella aspersa* y *Romanchella scoresbyi*.

## CAPÍTULO IV

### EFFECTO DE LA EXCLUSIÓN DE DEPREDADORES

En los paneles destinados al experimento de exclusión de depredadores se identificaron ocho taxones de algas y 41 de animales, considerando tanto las superficies superiores como inferiores (Tabla 41).

**Tabla 41.** Especies de algas y animales presentes en los paneles correspondientes al experimento de exclusión de depredadores.

#### ALGAS

##### **CHRYSOPHYTA, BACILLARIOPHYCEAE**

Diatomeas pennadas

##### **CHLOROPHYTA, CHLOROPHYCEAE**

*Ulva* spp.

##### **PHAEOPHYTA, PHAEOPHYCEAE**

*Adenocystis utricularis* (Bory) Skottsberg

*Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux

*Ectocarpus* sp.

##### **RHODOPHYTA, RHODOPHYCEAE**

*Ceramium rubrum* (Huds.) C. Agardh

Coralinácea costrosa

*Polysiphonia* aff. *abscissa* Hooker & Harvey

#### ANIMALES

##### **CNIDARIA**

Anémona de mar no identificada

*Amphisbetia operculata* (Linnaeus, 1758)

*Obelia* sp.

##### **ANNELIDA, POLYCHAETA**

*Potamilla* sp.

*Romanchella scoresbyi* (Harris, 1969)

Serpúlido no identificado

**BRYOZOA, CHEILOSTOMATA**

*Bugula flabellata* (Thompson in Gray, 1848)

*Celleporella hyalina* (Linnaeus, 1767) sensu lato

*Cryptosula pallasiana* (Moll, 1803)

**BRYOZOA, CYCLOSTOMATA**

*Plagioecia* sp.

**MOLLUSCA, POLYPLACOPHORA**

*Plaxiphora aurata* (Spalowsky, 1795)

**MOLLUSCA, BIVALVIA**

*Lasaea* sp.

**MOLLUSCA, GASTROPODA**

*Crepidula* sp.

*Fissurellidea patagonica* (Strebel, 1907)

*Nacella deaurata* (Gmelin, 1791)

*Siphonaria lessoni* (Blainville, 1824)

*Tegula orbignyana* (Pilsbry, 1900)

*Trophon geversianus* (Pallas, 1774)

**CRUSTACEA, CIRRIPEDIA**

*Austromegabalanus psittacus* (Molina, 1782)

*Balanus laevis* Bruguière, 1789

**CRUSTACEA, ISOPODA**

*Exosphaeroma* sp.

**CRUSTACEA, AMPHIPODA**

*Atyloella magellanica* (Stebbing, 1888)

*Caprella* sp.

*Corophium* sp.

*Gondogeneia* cf. *dentata* Alonso, 1986

*Gondogeneia* sp.

*Haplocheira barbimana robusta* K.H. Barnard, 1932

*Jassa alonsoae* Conlan, 1990

*Paradexamine nana* Stebbing, 1914

*Paramoera* sp.

**CRUSTACEA, DECAPODA**

*Eurypodius latreillei* Guérin, 1828

*Haliparcinus planatus* (Fabricius, 1775)

**ECHINODERMATA, ECHINOIDEA**

*Pseudechinus magellanicus* (Philippi, 1857)

**CHORDATA, UROCHORDATA, ASCIDIACEA**

*Asciella aspersa* (O.F. Müller, 1776)

*Botryllus schlosseri* (Pallas, 1766)

*Cnemidocarpa robinsoni* (Lesson, 1830)

*Diplosoma longinquum* (Sluiter, 1912)

*Lissoclinum fragile* (Van Name, 1902)

*Molgula manhattensis* (Dekay, 1843)

*Polysoa opuntia* Lesson, 1830

**CHORDATA, VERTEBRATA, PISCES**

Huevos de *Helcogrammoides cunninghami* (Smitt, 1898)

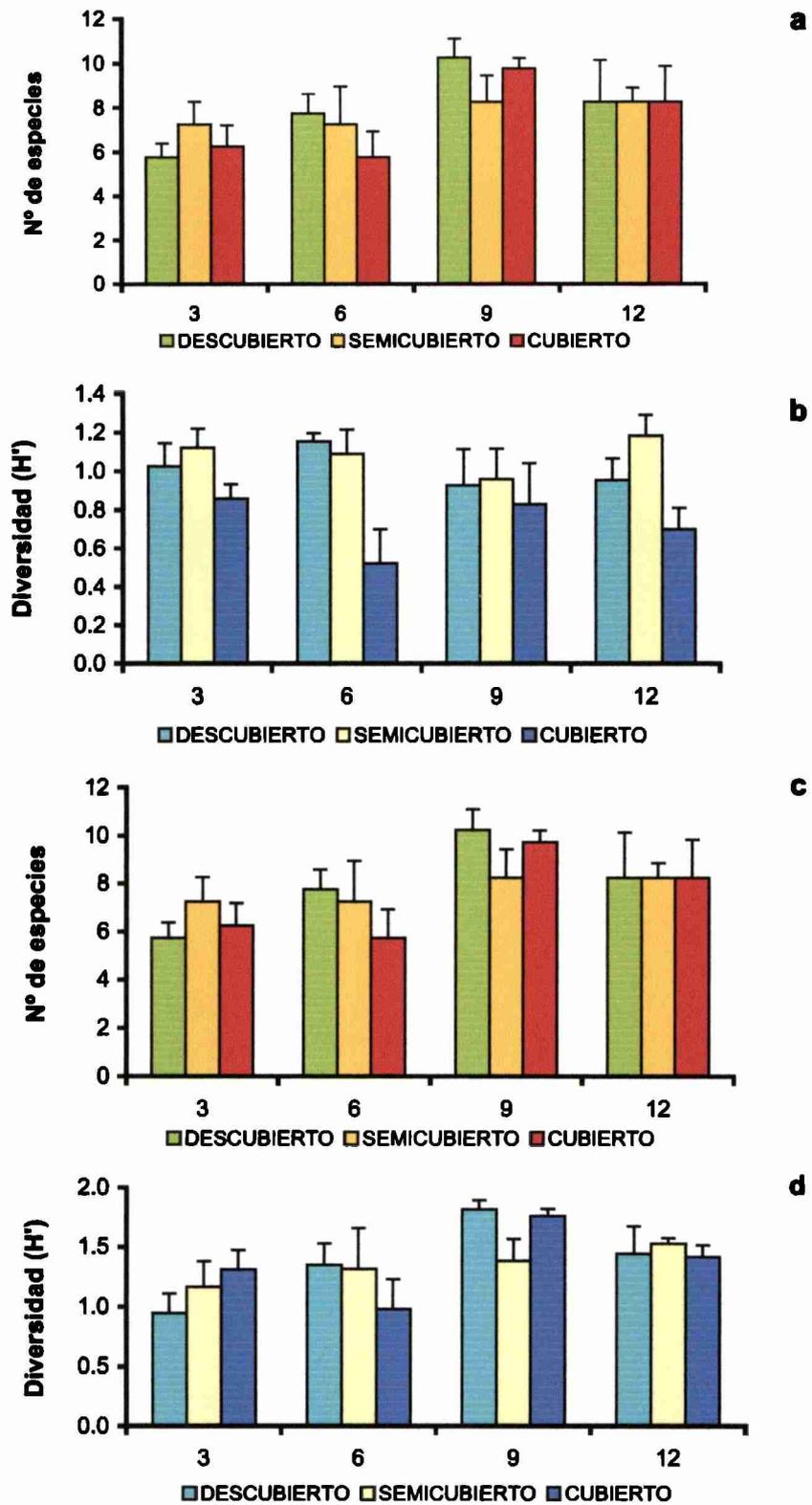
**COBERTURA**

La riqueza específica no mostró diferencias significativas entre tratamientos en ninguna de las superficies. La diversidad no difirió entre tratamientos en la superficie inferior, pero sí en la superior (Tabla 42, Fig. 41), siendo significativamente menor en los paneles cubiertos que en los paneles que permitían el acceso de los depredadores (Test de Dunn, Cubiertos vs. Descubiertos:  $P < 0,05$ ; Cubiertos vs. Semicubiertos:  $P < 0,05$ ; Descubiertos vs. Semicubiertos:  $P > 0,05$ ).

**Tabla 42.** Riqueza específica y diversidad en la superficie superior e inferior de los paneles. Resultados del test no paramétrico de Kruskal-Wallis.

Riqueza específica		Diversidad	
Superficie superior	Superficie inferior	Superficie superior	Superficie inferior
H = 1,622 P = 0,444	H = 0,360 P = 0,835	H = 13,007 P = 0,002	H = 0,161 P = 0,92
Suma de rangos	Suma de rangos	Suma de rangos	Suma de rangos
Descubiertos: 342,5	Descubiertos: 412	Descubiertos: 449	Descubiertos: 405,5
Semicubiertos: 440,5	Semicubiertos: 398	Semicubiertos: 497,5	Semicubiertos: 374,5
Cubiertos: 393	Cubiertos: 366	Cubiertos: 229,5	Cubiertos: 396,5

La cobertura de los organismos presentes en las superficies superiores e inferiores de los paneles sometidos a los tres tratamientos y analizados después de tres, seis, nueve y doce meses se observa en las tablas 43 a 46.



**Figura 41.** Variación en la riqueza específica y diversidad (promedio + error standard, n = 4) en ambas superficies de los paneles acumulativos sometidos a tres tratamientos (descubierto, semicubierto, cubierto). Superficie superior: **a**, riqueza específica, **b**, diversidad. Superficie inferior: **c**, riqueza específica, **d**, diversidad.

**Tabla 43.** Cobertura (promedio  $\pm$  error standard, n = 4) en la superficie superior e inferior de paneles de tres meses sometidos a los tres tratamientos.

	SUPERFICIE SUPERIOR			SUPERFICIE INFERIOR		
	DESCUB.	SEMICUB.	CUBIERTO	DESCUB.	SEMICUB.	CUBIERTO
<i>Adenocystis utricularis</i>	0,50 $\pm$ 0,29	0,50 $\pm$ 0,29	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Ascidiella aspersa</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,75 $\pm$ 0,48	5,50 $\pm$ 1,32	4,75 $\pm$ 3,15	8,50 $\pm$ 4,56
<i>Botryllus schlosseri</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	13,00 $\pm$ 7,51	7,75 $\pm$ 4,52	16,75 $\pm$ 12,27
<i>Bugula flabellata</i>	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00	2,25 $\pm$ 1,65	4,75 $\pm$ 2,75	1,00 $\pm$ 1,00	11,25 $\pm$ 6,75
<i>Celleporella hyalina</i> s.l.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Ceramium rubrum</i>	1,00 $\pm$ 1,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
Coralinácea costrosa	0,50 $\pm$ 0,50	1,50 $\pm$ 1,50	2,75 $\pm$ 1,80	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Cryptosula pallasiana</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,50 $\pm$ 0,65	1,25 $\pm$ 0,63	3,00 $\pm$ 1,29
Diatomeas pennadas	31,50 $\pm$ 5,91	41,00 $\pm$ 5,12	58,25 $\pm$ 10,55	3,50 $\pm$ 1,55	21,25 $\pm$ 9,10	9,00 $\pm$ 3,03
<i>Diplosoma longinquum</i>	0,75 $\pm$ 0,75	1,25 $\pm$ 0,95	8,25 $\pm$ 2,87	64,75 $\pm$ 6,17	43,25 $\pm$ 15,61	28,75 $\pm$ 9,53
<i>Ectocarpus</i> sp.	3,25 $\pm$ 1,03	6,75 $\pm$ 3,20	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,25 $\pm$ 1,25
<i>Lissoclinum fragile</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,25 $\pm$ 0,25	0,75 $\pm$ 0,75
<i>Molgula manhattensis</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,00 $\pm$ 0,58	1,00 $\pm$ 1,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Obelia</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,75 $\pm$ 0,75	0,25 $\pm$ 0,25
<i>Plagioecia</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,75 $\pm$ 1,03	1,75 $\pm$ 0,75
<i>Polysiphonia</i> aff. <i>abscissa</i>	45,25 $\pm$ 4,46	34,25 $\pm$ 6,79	4,50 $\pm$ 1,55	0,00 $\pm$ 0,00	1,00 $\pm$ 0,58	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Romanchella scoresbyi</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,25 $\pm$ 0,25	2,00 $\pm$ 0,91	1,25 $\pm$ 0,95
Serpúlido no identificado	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Ulva</i> spp.	5,75 $\pm$ 5,42	6,00 $\pm$ 3,19	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
Sustrato desnudo	11,00 $\pm$ 6,18	8,75 $\pm$ 0,85	22,00 $\pm$ 11,50	5,00 $\pm$ 2,16	13,00 $\pm$ 5,07	17,5 $\pm$ 4,44

**Tabla 44.** Cobertura (promedio  $\pm$  error standard, n = 4) en la superficie superior e inferior de paneles de seis meses sometidos a los tres tratamientos.

	SUPERFICIE SUPERIOR			SUPERFICIE INFERIOR		
	DESCUB.	SEMICUB.	CUBIERTO	DESCUB.	SEMICUB.	CUBIERTO
Anémona de mar no identificada	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25
<i>Adenocystis utricularis</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Asciidiella aspersa</i>	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50	5,75 $\pm$ 3,79	9,25 $\pm$ 4,27	44,75 $\pm$ 17,21
<i>Botryllus schlosseri</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	7,75 $\pm$ 5,85	5,25 $\pm$ 4,31	13,50 $\pm$ 9,67
<i>Bugula flabellata</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50	1,50 $\pm$ 1,50	3,00 $\pm$ 3,00	2,25 $\pm$ 2,25	4,25 $\pm$ 2,46
<i>Ceramium rubrum</i>	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Cnemidocarpa robinsoni</i>	0,00 $\pm$ 0,00	2,00 $\pm$ 2,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
Coralinácea costrosa	0,50 $\pm$ 0,29	2,00 $\pm$ 0,82	1,75 $\pm$ 1,44	4,50 $\pm$ 2,18	5,00 $\pm$ 4,34	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Cryptosula pallasiana</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50	1,00 $\pm$ 1,00	0,50 $\pm$ 0,29	1,00 $\pm$ 1,00
Diatomeas pennadas	45,50 $\pm$ 3,71	43,50 $\pm$ 9,29	63,50 $\pm$ 11,21	32,50 $\pm$ 10,43	37,00 $\pm$ 10,50	6,50 $\pm$ 3,38
<i>Dictyota dichotoma</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Diplosoma longinquum</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	5,00 $\pm$ 2,68	1,25 $\pm$ 0,75	11,00 $\pm$ 11,00
<i>Ectocarpus</i> sp.	9,00 $\pm$ 2,68	4,00 $\pm$ 2,48	1,75 $\pm$ 1,18	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Lissoclinum fragile</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	2,25 $\pm$ 2,25	3,75 $\pm$ 2,59	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Molgula manhattensis</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,25 $\pm$ 0,95	3,25 $\pm$ 1,25	3,00 $\pm$ 1,91
<i>Obelia</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,25 $\pm$ 0,25	0,25 $\pm$ 0,25	0,25 $\pm$ 0,25
<i>Plagioecia</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,50 $\pm$ 0,65	3,00 $\pm$ 1,22	1,00 $\pm$ 0,41
<i>Polysiphonia</i> aff. <i>abscissa</i>	32,00 $\pm$ 5,58	13,50 $\pm$ 4,79	4,25 $\pm$ 2,39	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Romanchella scoresbyi</i>	0,50 $\pm$ 0,29	0,00 $\pm$ 0,00	0,75 $\pm$ 0,48	1,25 $\pm$ 0,75	0,75 $\pm$ 0,48	1,00 $\pm$ 0,71
Serpúlido no identificado	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50	0,50 $\pm$ 0,29	0,50 $\pm$ 0,50	0,25 $\pm$ 0,25
<i>Ulva</i> spp.	7,50 $\pm$ 3,62	29,00 $\pm$ 13,66	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50
Sustrato desnudo	4,25 $\pm$ 1,44	5,00 $\pm$ 2,35	24,50 $\pm$ 15,23	33,00 $\pm$ 4,92	28,00 $\pm$ 1,35	12,75 $\pm$ 4,50

Tabla 45. Cobertura (promedio  $\pm$  error standard, n = 4) en la superficie superior e inferior de paneles de nueve meses sometidos a los tres tratamientos.

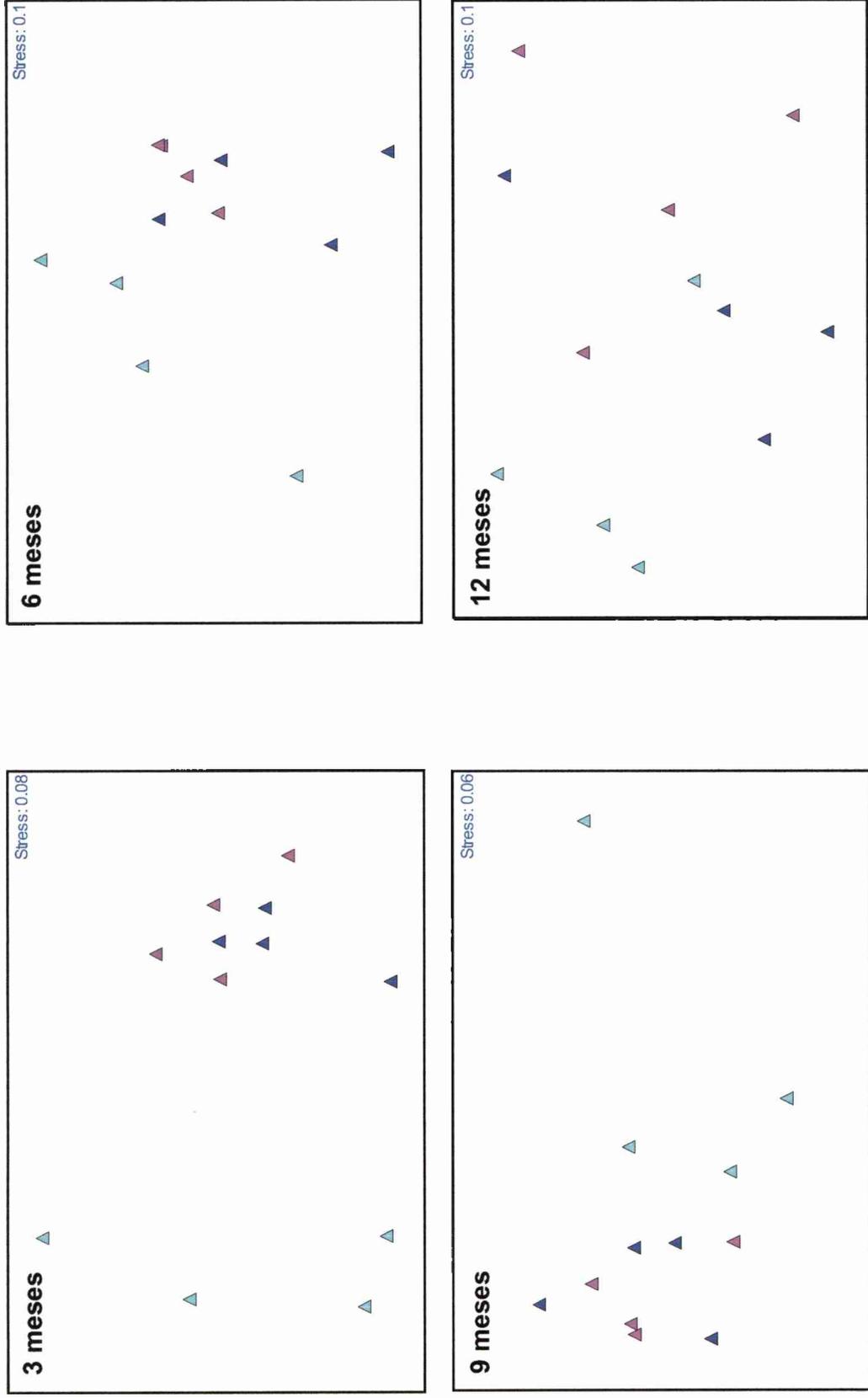
	SUPERFICIE SUPERIOR			SUPERFICIE INFERIOR		
	DESCUB.	SEMICUB.	CUBIERTO	DESCUB.	SEMICUB.	CUBIERTO
Anémona de mar no identificada	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Ascidrella aspersa</i>	0,00 $\pm$ 0,00	1,00 $\pm$ 1,00	1,25 $\pm$ 1,25	25,50 $\pm$ 6,74	16,25 $\pm$ 14,27	38,50 $\pm$ 10,69
<i>Botryllus schlosseri</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,75 $\pm$ 1,75	1,50 $\pm$ 0,96	0,00 $\pm$ 0,00	17,00 $\pm$ 10,97
<i>Bugula flabellata</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,25 $\pm$ 0,75	0,25 $\pm$ 0,25	2,75 $\pm$ 2,14
<i>Celleporella hyalina</i> s.l.	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	6,25 $\pm$ 6,25	8,00 $\pm$ 3,63	12,75 $\pm$ 6,93	15,50 $\pm$ 5,63
<i>Ceramium rubrum</i>	0,50 $\pm$ 0,50	0,25 $\pm$ 0,25	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Cnemidocarpa robinsoni</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,75 $\pm$ 1,75	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
Coralinácea costrosa	0,50 $\pm$ 0,50	1,50 $\pm$ 0,29	4,00 $\pm$ 3,37	1,00 $\pm$ 0,71	2,25 $\pm$ 1,11	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Cryptosula pallasiana</i>	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50	1,75 $\pm$ 1,44	2,00 $\pm$ 0,41
Diatomeas pennadas	64,50 $\pm$ 6,76	56,25 $\pm$ 3,73	61,75 $\pm$ 4,52	9,00 $\pm$ 4,18	22,00 $\pm$ 5,87	4,50 $\pm$ 1,32
<i>Dictyota dichotoma</i>	0,75 $\pm$ 0,75	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Diplosoma longinquum</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	19,50 $\pm$ 11,11	0,75 $\pm$ 0,75	10,00 $\pm$ 4,38
<i>Ectocarpus</i> sp.	11,50 $\pm$ 3,80	8,25 $\pm$ 4,11	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
Huevos de <i>Helcogrammoides cunninghami</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	11,50 $\pm$ 6,84	3,75 $\pm$ 3,75	14,50 $\pm$ 8,09
<i>Lissoclinum fragile</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	3,75 $\pm$ 3,75	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Molgula manhattensis</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,75 $\pm$ 0,75	0,00 $\pm$ 0,00	18,50 $\pm$ 8,15	9,00 $\pm$ 5,45	9,50 $\pm$ 3,20
<i>Obelia</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	3,00 $\pm$ 1,08	3,00 $\pm$ 2,00	4,00 $\pm$ 3,08	4,00 $\pm$ 1,83
<i>Plagioecia</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	2,25 $\pm$ 1,31	0,75 $\pm$ 0,25	2,75 $\pm$ 1,38
<i>Polysiphonia</i> aff. <i>abscissa</i>	11,75 $\pm$ 3,22	10,00 $\pm$ 3,76	3,00 $\pm$ 1,08	0,75 $\pm$ 0,75	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Romanchella scoresbyi</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,00 $\pm$ 0,71	4,50 $\pm$ 1,71	2,25 $\pm$ 0,63	2,75 $\pm$ 1,38
Serpúlido no identificado	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,75 $\pm$ 0,48	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00	0,75 $\pm$ 0,75
<i>Ulva</i> spp.	4,00 $\pm$ 1,78	10,75 $\pm$ 9,44	0,50 $\pm$ 0,29	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,29	0,00 $\pm$ 0,00
Sustrato desnudo	7,00 $\pm$ 4,22	13,50 $\pm$ 9,21	19,00 $\pm$ 9,70	4,25 $\pm$ 2,95	29,25 $\pm$ 10,48	2,50 $\pm$ 2,18

**Tabla 46.** Cobertura (promedio  $\pm$  error standard, n = 4) en la superficie superior e inferior de paneles de doce meses sometidos a los tres tratamientos.

	SUPERFICIE SUPERIOR			SUPERFICIE INFERIOR		
	DESCUB.	SEMICUB.	CUBIERTO	DESCUB.	SEMICUB.	CUBIERTO
Anémóna de mar no identificada	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,00 $\pm$ 1,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Ascidrella aspersa</i>	0,00 $\pm$ 0,00	3,75 $\pm$ 2,25	0,00 $\pm$ 0,00	20,00 $\pm$ 6,78	28,00 $\pm$ 16,54	56,75 $\pm$ 12,37
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Balanus laevis</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Botryllus schlosseri</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	11,50 $\pm$ 11,50	0,00 $\pm$ 0,00	0,75 $\pm$ 0,48
<i>Bugula flabellata</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Celleporella hyalina</i> s.l.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	1,25 $\pm$ 0,63	6,50 $\pm$ 2,90	1,75 $\pm$ 1,18
<i>Ceramium rubrum</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
Coralinácea costrosa	3,50 $\pm$ 1,94	5,25 $\pm$ 1,93	5,00 $\pm$ 1,68	10,00 $\pm$ 2,74	14,75 $\pm$ 7,55	1,00 $\pm$ 0,71
<i>Cryptosula pallasiana</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	1,25 $\pm$ 1,25	0,75 $\pm$ 0,75	0,50 $\pm$ 0,50
Diatomeas pennadas	47,25 $\pm$ 10,74	61,75 $\pm$ 6,91	84,5 $\pm$ 4,43	52,75 $\pm$ 16,81	48,25 $\pm$ 16,87	32,75 $\pm$ 7,77
<i>Dictyota dichotoma</i>	0,00 $\pm$ 0,00	1,00 $\pm$ 1,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Diplosoma longinquum</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,75 $\pm$ 0,75	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25
<i>Ectocarpus</i> sp.	0,75 $\pm$ 0,48	1,00 $\pm$ 0,71	2,00 $\pm$ 2,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
Huevos de <i>Helcogrammoides cunninghami</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	22,75 $\pm$ 19,26	3,75 $\pm$ 3,75
<i>Molgula manhattensis</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,75 $\pm$ 1,75	4,25 $\pm$ 2,66	14,00 $\pm$ 9,34
<i>Obelia</i> sp.	1,50 $\pm$ 1,50	10,25 $\pm$ 4,17	9,50 $\pm$ 5,32	27,75 $\pm$ 9,98	60,00 $\pm$ 16,19	49,50 $\pm$ 14,45
<i>Plagioecia</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	2,25 $\pm$ 1,65	0,50 $\pm$ 0,29
<i>Polysiphonia</i> aff. <i>abscissa</i>	23,25 $\pm$ 11,15	16,25 $\pm$ 9,97	1,25 $\pm$ 1,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25
<i>Polyzoa opuntia</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,50 $\pm$ 0,96	0,00 $\pm$ 0,00	1,25 $\pm$ 1,25
<i>Potamilla</i> sp.	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Romanchella scoresbyi</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,25 $\pm$ 0,25	12,50 $\pm$ 4,63	11,00 $\pm$ 5,43	4,25 $\pm$ 1,38
Serpúlido no identificado	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,25 $\pm$ 0,63	1,00 $\pm$ 0,41	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Ulva</i> spp.	9,00 $\pm$ 6,40	6,75 $\pm$ 3,40	2,00 $\pm$ 2,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
Sustrato desnudo	16,25 $\pm$ 6,84	4,75 $\pm$ 3,45	5,00 $\pm$ 1,08	3,50 $\pm$ 2,25	2,00 $\pm$ 1,22	2,25 $\pm$ 1,65

### **Asociaciones entre muestras de acuerdo con su cobertura en la superficie superior**

El MDS de la cobertura de la superficie superior de los paneles acumulativos sometidos a los tres tratamientos se representa en la Fig. 42. En ella puede verse a los paneles cubiertos claramente separados de los descubiertos y semicubiertos, que se mezclan entre sí. Analizando los datos de cobertura correspondientes al único panel cubierto que a los doce meses se entremezcla entre los sometidos a los otros dos tratamientos, se pudo determinar que la afinidad radica en la presencia de *Polysiphonia aff. abscissa*, *Ulva spp.* y *Ectocarpus sp.*



**Figura 42.** Superficie superior de paneles para el estudio de los efectos de los tratamientos para exclusión de depredadores (n = 12). Resultado del MDS de valores de cobertura. Fucsia: descubierta; azul: semi-cubierta; turquesa: cubierta.

Sobre la base de los valores de cobertura, el test ANOSIM mostró que en la superficie superior las diferencias en la estructura de las sucesiones de tres meses sometidos a los tres tratamientos fueron altamente significativas (R Global: 0,493; P = 0,006).

Los contrastes significativos fueron los correspondientes a los paneles cubiertos vs. los otros dos, no existiendo diferencias entre descubiertos y semicubiertos (Tabla 47). La ausencia de diferencias significativas entre estas dos últimas clases de paneles indica que afortunadamente la metodología utilizada no produjo artefactos no deseados que pudieran complicar la interpretación de los resultados.

El test ANOSIM mostró que en la superficie superior las diferencias en la estructura de las sucesiones de seis meses sometidas a estos tres tratamientos también fueron altamente significativas (R Global: 0,317; P = 0,004), arrojando como único contraste significativo el que se obtiene entre muestras descubiertas vs. cubiertas (Tabla 47).

Las diferencias en la estructura de las sucesiones de nueve meses sometidos a los mismos tratamientos también fueron significativas (R Global: 0,236; P = 0,035). Como en las sucesiones de tres meses, los contrastes significativos fueron los correspondientes a los paneles cubiertos vs. descubiertos y semicubiertos (Tabla 47).

Por último, el test ANOSIM mostró que en la superficie superior las diferencias en la estructura de las sucesiones de doce meses sometidas a los tres tratamientos no fueron significativas (R Global: 0,266; P = 0,052). A pesar de no alcanzar la significación estadística, los valores de probabilidad en los contrastes entre paneles cubiertos y los otros tratamientos en donde los depredadores tuvieron libre acceso (semicubiertos, descubiertos) son mucho menores que en el contraste entre estos dos últimos (Tabla 47).

**Tabla 47.** Test ANOSIM para poner a prueba la hipótesis de que la estructura de la comunidad en la superficie superior difiere en los tres tratamientos a los tres, seis, nueve y doce meses. Se indica el valor observado del estadístico R para cada contraste.

GRUPOS CONTRASTADOS	MESES							
	3		6		9		12	
	R	P	R	P	R	P	R	P
Descubierto vs. Semicubierto	-0,20	0,971	0,10	0,200	-0,23	0,886	-0,06	0,571
Descubierto vs. Cubierto	0,88	0,029	0,50	0,029	0,45	0,029	0,49	0,057
Semicubierto vs. Cubierto	0,85	0,029	0,43	0,057	0,37	0,029	0,32	0,086

Los resultados del análisis SIMPER en los que se identifica a los organismos responsables de las diferencias significativas entre tratamientos se presentan en la Tabla 48.

**Tabla 48.** Test SIMPER para identificar los organismos responsables de las diferencias observadas entre tratamientos a los tres, seis y nueve meses.

		COBERTURA MEDIA			
		Descubierto	Cubierto	%	% Acum.
3 MESES	<i>Polysiphonia aff. abscissa</i>	45,25	4,50	29,50	29,50
	<i>Diplosoma longinquum</i>	0,75	8,25	14,22	43,72
	Diatomeas pennadas	31,50	58,25	13,48	57,20
		Semicubierto	Cubierto		
	<i>Polysiphonia aff. abscissa</i>	34,25	4,50	24,62	24,62
	<i>Diplosoma longinquum</i>	1,25	8,25	14,03	38,65
	<i>Ulva spp.</i>	6,00	0,00	12,85	51,50
6 MESES		Descubierto	Cubierto		
	<i>Polysiphonia aff. abscissa</i>	32,00	4,25	29,11	29,11
	<i>Ulva spp.</i>	7,50	0,00	17,08	46,19
	<i>Ectocarpus sp.</i>	9,00	1,75	15,63	61,82
9 MESES		Descubierto	Cubierto		
	<i>Ectocarpus sp.</i>	11,50	0,50	19,85	19,85
	<i>Polysiphonia aff. abscissa</i>	11,75	3,00	12,19	32,04
	<i>Obelia sp.</i>	0,00	3,00	11,99	44,03
	<i>Ulva spp</i>	4,00	0,50	9,24	53,27
		Semicubierto	Cubierto		
	<i>Ectocarpus sp.</i>	8,25	0,50	15,98	15,98
	<i>Ulva spp</i>	10,75	0,50	14,01	29,99
	<i>Obelia sp.</i>	0,00	3,00	12,19	42,18
	<i>Polysiphonia aff. abscissa</i>	10,00	3,00	10,12	52,30

Puede observarse a los tres meses que la elevada cobertura de *Polysiphonia aff. abscissa* en los paneles descubiertos y semicubiertos contrasta con el bajo porcentaje

que registra en los cubiertos. *Diplosoma longinquum* es el segundo responsable, pero en este caso los valores más altos son los que corresponden a los cubiertos y los menores a los descubiertos y semicubiertos (Tabla 48). El tercer lugar corresponde a las diatomeas pennadas, más abundantes en los paneles cubiertos que en los descubiertos y a *Ulva* spp. con valores mayores en los semicubiertos (Tabla 48).

El análisis SIMPER vuelve a identificar a *Polysiphonia* aff. *abscissa* en primer lugar para los seis meses de sucesión, también con alta cobertura en los paneles descubiertos. *Ulva* spp. y *Ectocarpus* sp. continúan en la tabla con un elevado porcentaje siempre en los paneles descubiertos.

A los nueve meses, *Ectocarpus* sp. encabeza la Tabla 48 presentando una elevada cobertura tanto en los paneles descubiertos como en los semicubiertos en relación con los cubiertos. Siguen a continuación *Polysiphonia* aff. *abscissa* en los descubiertos y *Ulva* spp. en los semicubiertos, superando en ambos casos a la cobertura en los paneles cubiertos.

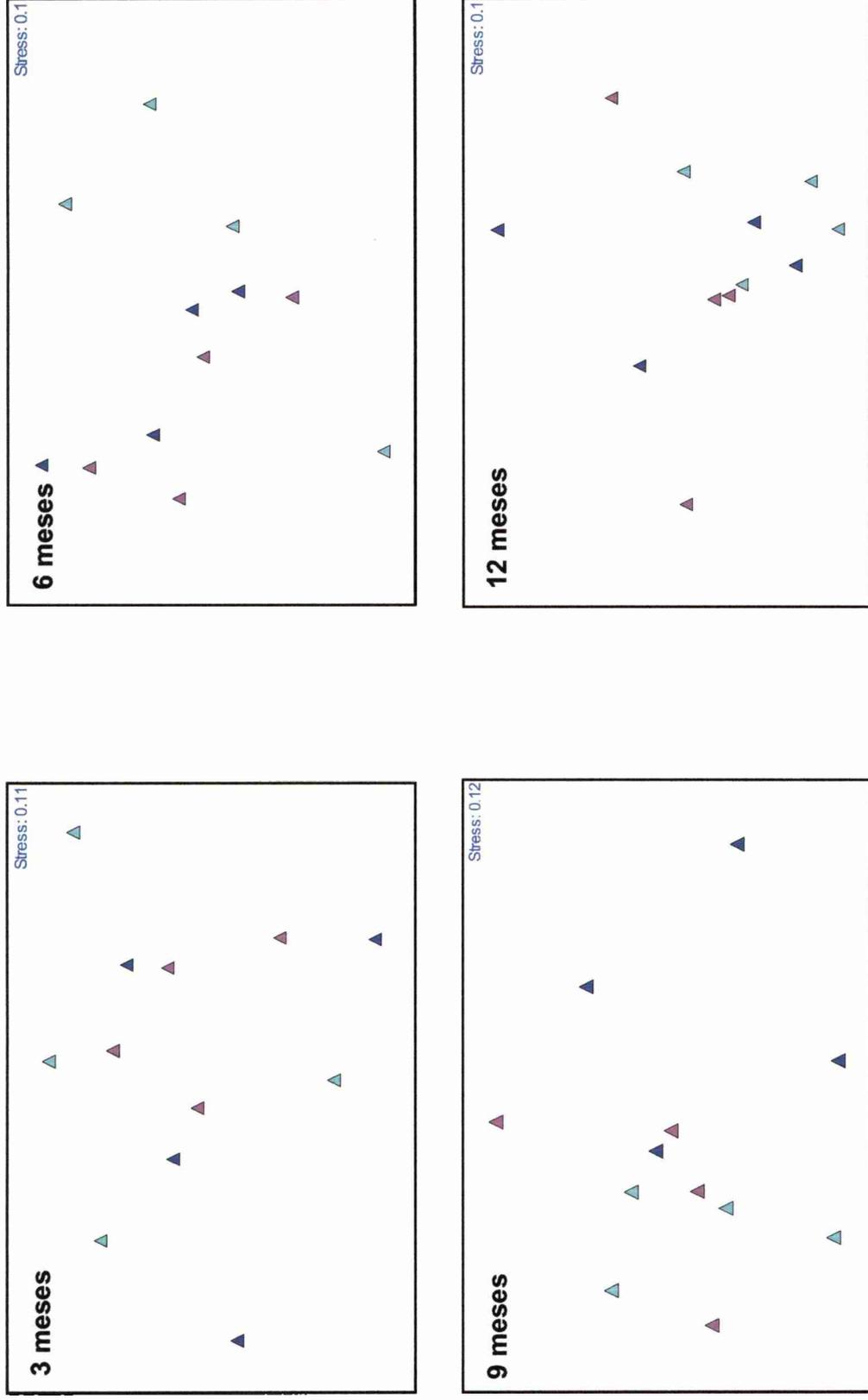
#### Asociaciones entre muestras de acuerdo con su cobertura en la superficie inferior

El MDS de la cobertura en la superficie inferior de los paneles acumulativos sometidos a los tres tratamientos se observa en la Fig. 43. En las cuatro representaciones los tratamientos se entremezclan, siendo no significativos los valores del estadístico R (Tabla 49). Puede concluirse por lo tanto que la exclusión de depredadores no produjo cambios detectables en la superficie inferior de los paneles.

**Tabla 49.** Test ANOSIM para poner a prueba la hipótesis de que a los tres, seis, nueve y doce meses los tres tratamientos producen diferencias significativas en la estructura de la comunidad desarrollada sobre los paneles.

MESES	R	P
3	-0,051	0,615
6	0,097	0,223
9	0,120	0,119
12	0,063	0,242

Ecología de las comunidades bentónicas submareales del puerto de Comodoro Rivadavia



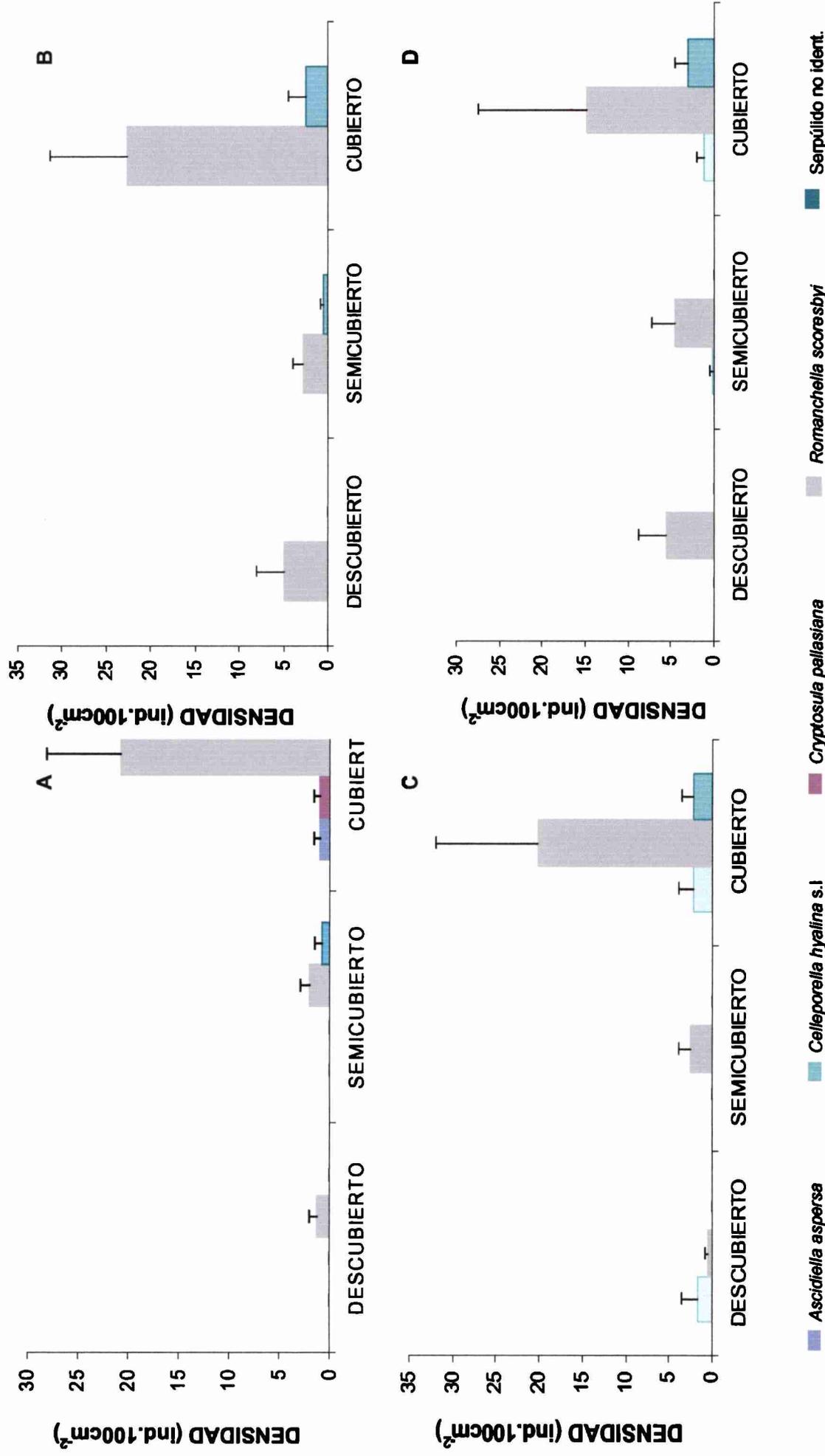
**Figura 43.** Superficie inferior de paneles para el estudio de los efectos de la exclusión de depredadores (n = 12). Resultado del MDS de valores de cobertura. Fucsia: descubierta; azul: semi-cubierto; turquesa: cubierto.

## DENSIDAD

En las Figs. 44 a 46 y Tablas 50 a 53 se representa la densidad media de los organismos bentónicos reclutados en las superficies superior e inferior de los paneles sometidos al tratamiento de exclusión de depredadores y sus controles.

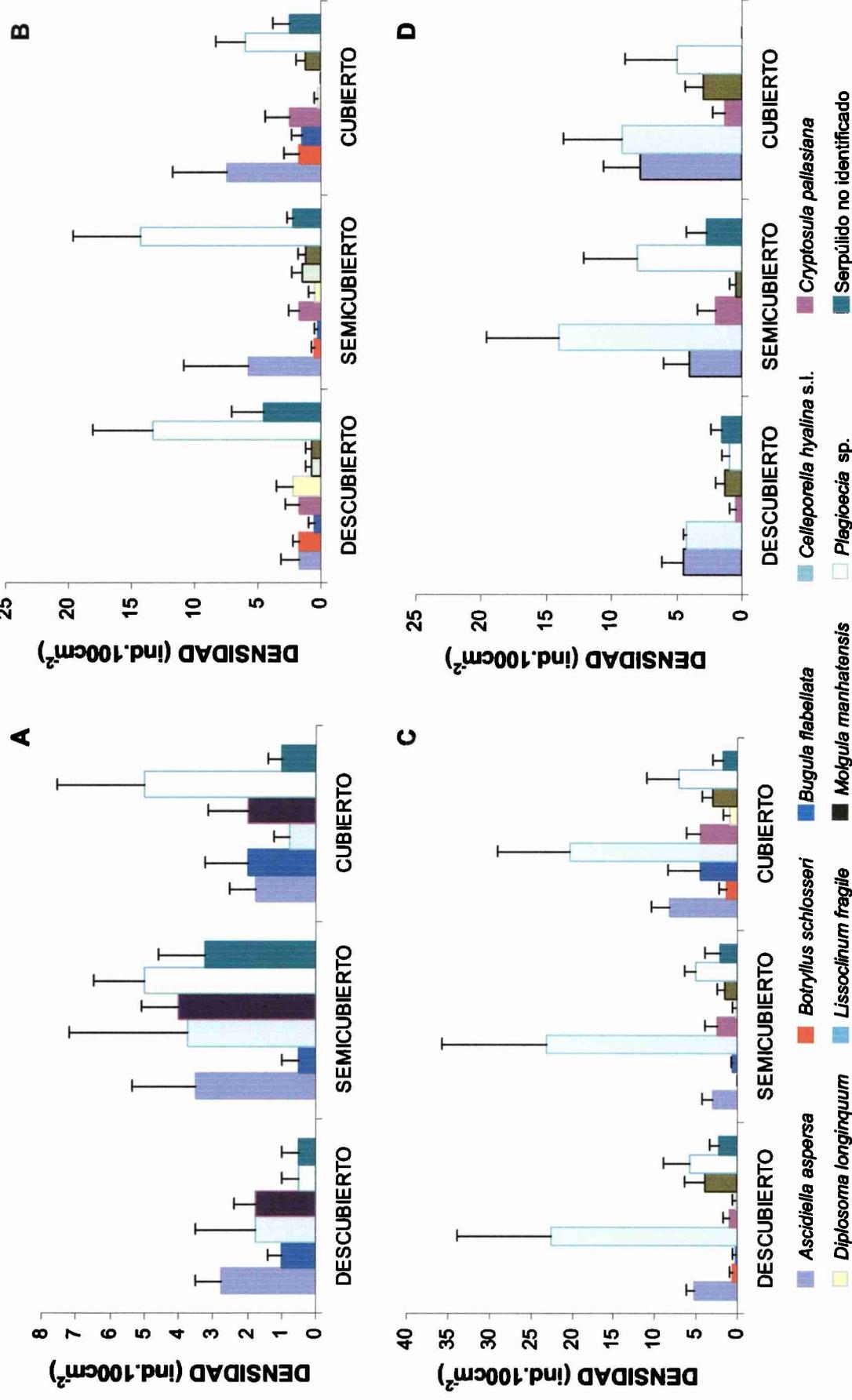
De la observación de la Figura 44 se desprende que la abundancia del espirórbido *Romanchella scoresbyi* tiende a ser mayor en los paneles cubiertos que en los semicubiertos y descubiertos.

Ecología de las comunidades bentónicas submareales del puerto de Comodoro Rivadavia

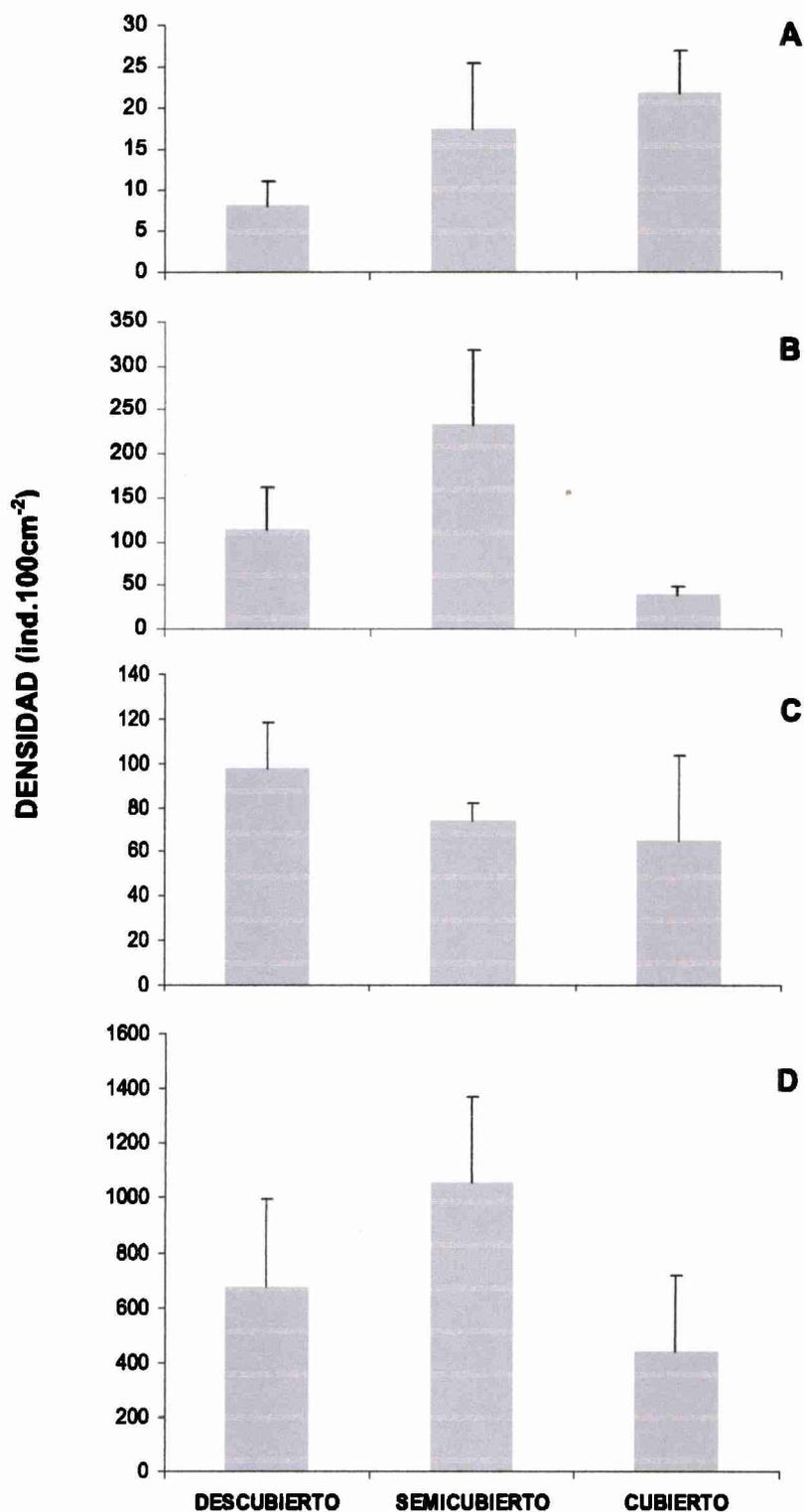


**Figura 44.** Densidad de organismos (promedio + error standard, n = 4) en la superficie superior de paneles sometidos al tratamiento de exclusión de depredadores y sus controles. A: tres meses, B: seis meses, C: nueve meses, D: doce meses.

Ecología de las comunidades bentónicas submareales del puerto de Comodoro Rivadavia



**Figura 45.** Densidad de organismos (promedio + error standard, n = 4) en la superficie inferior de paneles sometidos al tratamiento de exclusión de depredadores y sus controles. **A:** tres meses, **B:** seis meses, **C:** nueve meses, **D:** doce meses.



**Figura 46.** Densidad del espirórbido *Romanchella scoresbyi* (promedio + error standard, n = 4) en la superficie inferior de paneles sometidos al tratamiento de exclusión de depredadores y sus controles. A: tres meses, B: seis meses, C: nueve meses, D: doce meses.

**Tabla 50.** Densidad (promedio  $\pm$  error standard, n = 4) expresada en ind.100 cm<sup>2</sup> en paneles de tres meses sometidos al tratamiento de exclusión de depredadores y sus controles.

	SUPERFICIE SUPERIOR			SUPERFICIE INFERIOR		
	DESCUB.	SEMICUB.	CUBIERTO	DESCUB.	SEMICUB.	CUBIERTO
<i>Ascidiella aspersa</i>	0,00	0,00	1,00	2,75	3,50	1,75
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,58$	$\pm 0,75$	$\pm 1,85$	$\pm 0,75$
<i>Balanus laevis</i>	0,00	0,00	0,00	0,25	0,00	0,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$
<i>Bugula flabellata</i>	0,25	0,00	0,50	1,00	0,50	2,00
	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$	$\pm 0,50$	$\pm 0,41$	$\pm 0,50$	$\pm 1,22$
<i>Celleporella hyalina</i> s.l.	0,00	0,50	0,00	1,75	3,75	0,75
	$\pm 0,00$	$\pm 0,50$	$\pm 0,00$	$\pm 1,75$	$\pm 3,42$	$\pm 0,48$
<i>Cryptosula pallasiana</i>	0,00	0,00	1,00	1,75	4,00	2,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,58$	$\pm 0,63$	$\pm 1,08$	$\pm 1,15$
<i>Lissoclinum fragile</i>	0,00	0,00	0,00	0,25	0,75	0,75
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$	$\pm 0,75$	$\pm 0,75$
<i>Molgula manhattensis</i>	0,00	0,00	0,00	0,75	0,50	0,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,48$	$\pm 0,50$	$\pm 0,00$
<i>Plagioecia</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,50	5,00	5,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,50$	$\pm 1,47$	$\pm 2,55$
<i>Romanchella scoresbyi</i>	1,25	2,00	20,75	8,00	17,50	21,75
	$\pm 0,75$	$\pm 0,91$	$\pm 7,36$	$\pm 3,19$	$\pm 7,89$	$\pm 5,15$
Serpúlido no identificado	0,00	0,75	4,00	0,50	3,25	1,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,75$	$\pm 3,08$	$\pm 0,50$	$\pm 1,31$	$\pm 0,41$

**Tabla 51.** Densidad (promedio  $\pm$  error standard, n = 4) expresada en ind.100 cm<sup>2</sup> en paneles de seis meses sometidos al tratamiento de exclusión de depredadores y sus controles.

	SUPERFICIE SUPERIOR			SUPERFICIE INFERIOR		
	DESCUB.	SEMICUB.	CUBIERTO	DESCUB.	SEMICUB.	CUBIERTO
Anémona de mar no identificada	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$
<i>Ascidella aspersa</i>	0,25	0,50	0,50	1,75	5,75	7,50
	$\pm 0,25$	$\pm 0,50$	$\pm 0,50$	$\pm 1,44$	$\pm 5,09$	$\pm 4,17$
<i>Botryllus schlosseri</i>	0,00	0,00	0,00	1,75	0,50	1,75
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,48$	$\pm 0,29$	$\pm 1,18$
<i>Bugula flabellata</i>	0,00	0,00	0,50	0,50	0,25	1,50
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,50$	$\pm 0,50$	$\pm 0,25$	$\pm 0,87$
<i>Celleporella hyalina</i> s.l.	0,00	0,00	0,00	0,50	0,50	0,75
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,29$	$\pm 0,50$	$\pm 0,48$
<i>Cryptosula pallasiana</i>	0,00	0,50	0,75	1,75	1,75	2,50
	$\pm 0,00$	$\pm 0,29$	$\pm 0,75$	$\pm 1,03$	$\pm 0,85$	$\pm 1,85$
<i>Diplosoma longinquum</i>	0,00	0,25	0,00	2,25	0,50	0,25
	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$	$\pm 1,31$	$\pm 0,50$	$\pm 0,25$
<i>Lissoclinum fragile</i>	0,00	0,00	0,00	0,75	1,50	0,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,48$	$\pm 0,87$	$\pm 0,00$
<i>Molgula manhattensis</i>	0,00	0,00	0,00	0,75	1,25	1,25
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,48$	$\pm 0,63$	$\pm 0,75$
<i>Plagioecia</i> sp.	0,00	0,25	0,00	13,25	14,25	6,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$	$\pm 4,75$	$\pm 5,33$	$\pm 2,35$
<i>Romanchella scoresbyi</i>	5,00	2,75	22,75	112,50	232,25	38,25
	$\pm 3,11$	$\pm 1,25$	$\pm 8,56$	$\pm 49,14$	$\pm 86,07$	$\pm 10,04$
Serpúlido no identificado	0,00	0,50	2,50	4,50	2,25	2,50
	$\pm 0,00$	$\pm 0,29$	$\pm 1,89$	$\pm 2,53$	$\pm 0,48$	$\pm 1,32$

**Tabla 52.** Densidad (promedio  $\pm$  error standard, n = 4) expresada en ind.100 cm<sup>2</sup> en paneles de nueve meses sometidos al tratamiento de exclusión de depredadores y sus controles.

	SUPERFICIE SUPERIOR			SUPERFICIE INFERIOR		
	DESCUB.	SEMICUB.	CUBIERTO	DESCUB.	SEMICUB.	CUBIERTO
Anémona de mar no identificada	0,00	0,00	0,25	0,00	0,00	0,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$
<i>Ascidiella aspersa</i>	0,00	0,25	0,25	5,25	3,00	8,25
	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$	$\pm 0,25$	$\pm 0,85$	$\pm 1,35$	$\pm 2,17$
<i>Botryllus schlosseri</i>	0,00	0,00	0,50	0,50	0,00	1,25
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,50$	$\pm 0,50$	$\pm 0,00$	$\pm 0,95$
<i>Bugula flabellata</i>	0,00	0,00	0,00	0,25	0,50	4,50
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$	$\pm 0,29$	$\pm 3,84$
<i>Celleporella hyalina</i> s.l.	1,75	0,00	2,25	22,50	23,00	20,25
	$\pm 1,75$	$\pm 0,00$	$\pm 1,60$	$\pm 11,38$	$\pm 12,73$	$\pm 8,82$
<i>Cnemidocarpa robinsoni</i>	0,00	0,00	0,00	0,50	0,00	0,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,50$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$
<i>Cryptosula pallasiana</i>	0,25	0,00	0,00	1,00	2,50	4,50
	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,71$	$\pm 1,32$	$\pm 1,55$
<i>Diplosoma longinquum</i>	0,00	0,00	0,00	0,25	0,25	1,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$	$\pm 0,25$	$\pm 0,71$
<i>Lissoclinum fragile</i>	0,00	0,00	0,00	0,25	0,25	0,25
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$	$\pm 0,25$	$\pm 0,25$
<i>Molgula manhattensis</i>	0,00	0,25	0,00	4,00	1,50	3,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$	$\pm 0,00$	$\pm 2,35$	$\pm 0,87$	$\pm 1,29$
<i>Plagioecia</i> sp.	0,00	0,00	0,00	5,75	5,00	7,00
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 3,12$	$\pm 1,41$	$\pm 3,89$
<i>Polyzoa opuntia</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 0,25$
<i>Romanchella scoresbyi</i>	0,50	2,50	20,25	97,75	73,75	64,75
	$\pm 0,29$	$\pm 1,32$	$\pm 11,66$	$\pm 20,51$	$\pm 7,89$	$\pm 38,53$
Serpúlido no identificado	0,00	0,00	2,25	2,25	2,00	1,75
	$\pm 0,00$	$\pm 0,00$	$\pm 1,31$	$\pm 1,11$	$\pm 2,00$	$\pm 1,18$

**Tabla 53.** Densidad (promedio  $\pm$  error standard, n = 4) expresada en ind.100 cm<sup>-2</sup> en paneles de doce meses sometidos al tratamiento de exclusión de depredadores y sus controles.

	SUPERFICIE SUPERIOR			SUPERFICIE INFERIOR		
	DESCUB.	SEMICUB.	CUBIERTO	DESCUB.	SEMICUB.	CUBIERTO
Anémona de mar no identificada	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,75 $\pm$ 0,75	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Amphisbetia operculata</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Asciodiella aspersa</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,75 $\pm$ 0,48	0,00 $\pm$ 0,00	4,50 $\pm$ 1,66	4,00 $\pm$ 2,04	7,75 $\pm$ 2,87
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,75 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Balanus laevis</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,50 $\pm$ 0,50	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Celleporella hyalina</i> s.l.	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	1,25 $\pm$ 0,75	4,25 $\pm$ 0,25	14,00 $\pm$ 5,55	9,25 $\pm$ 4,44
<i>Cryptosula pallasiana</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,50 $\pm$ 0,50	2,00 $\pm$ 1,41	1,25 $\pm$ 0,95
<i>Diplosoma longinquum</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Lissoclinum fragile</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25	0,00 $\pm$ 0,00
<i>Molgula manhattensis</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,25 $\pm$ 0,75	0,50 $\pm$ 0,50	3,00 $\pm$ 1,35
<i>Plagioecia</i> sp.	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,00 $\pm$ 0,58	8,00 $\pm$ 4,12	5,00 $\pm$ 4,02
<i>Polyzoa opuntia</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,75 $\pm$ 0,48	0,00 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,25
<i>Romanchella scoresbyi</i>	5,50 $\pm$ 3,20	4,50 $\pm$ 2,72	14,75 $\pm$ 12,76	678,00 $\pm$ 317,73	1055,00 $\pm$ 317,29	437,75 $\pm$ 279,07
Serpúlido no identificado	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	3,00 $\pm$ 1,47	1,50 $\pm$ 0,87	2,75 $\pm$ 1,55	0,00 $\pm$ 0,00

La mayoría de los organismos vagantes que aparecieron en los paneles con libre acceso de depredadores eran crustáceos peracáridos (anfípodos, isópodos; Tabla 54). Se asociaron a la presencia de *Polysiphonia* aff. *abscissa* y *Ulva* spp. y no estuvieron presentes en los paneles cubiertos.

**Tabla 54.** Organismos vagantes presentes en los paneles descubiertos o semicubiertos y ausentes en los paneles cubiertos a los tres, seis, nueve y doce meses de inmersión.

3 meses	6 meses	9 meses	12 meses
		<i>Atyloella magellanica</i>	
	<i>Caprella</i> sp.	<i>Caprella</i> sp.	
		<i>Corophium</i> sp.	
		<i>Crepidula</i> sp.	
	<i>Eurypodius latreillei</i>		<i>Eurypodius latreillei</i>
<i>Exosphaeroma</i> sp	<i>Exosphaeroma</i> sp		
<i>Gondogeneia</i> cf. <i>dentata</i>			
	<i>Gondogeneia</i> sp.	<i>Gondogeneia</i> sp.	
<i>Halicarcinus planatus</i>	<i>Halicarcinus planatus</i>		
<i>Haplocheira barbimana</i>	<i>Haplocheira barbimana</i>	<i>Haplocheira barbimana</i>	
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	
		<i>Jassa alonsoae</i>	
<i>Lasaea</i> sp.	<i>Lasaea</i> sp.		
			<i>Nacella deaurata</i>
	<i>Paradexamine nana</i>	<i>Paradexamine nana</i>	
<i>Paramoera</i> sp.		<i>Paramoera</i> sp.	
		<i>Plaxiphora aurata</i>	
	<i>Potamilla</i> sp.		
<i>Siphonaria lessoni</i>	<i>Siphonaria lessoni</i>		

En la Tabla 55, en donde se listan los organismos vagantes presentes en los paneles cubiertos pero ausentes en los demás paneles, se observa la presencia de tres voraces herbívoros que obtienen su alimento gracias a estructuras aptas para ramonear sustratos duros, como las rádulas (*Tegula orbignyana*, *Plaxiphora aurata*) o la linterna de Aristóteles (*Pseudechinus magellanicus*). Estos organismos probablemente fueron los responsables directos de la desaparición de las algas (e indirectamente de sus organismos asociados) en las superficies superiores de los paneles cubiertos, en donde se reclutaron pero no fueron eliminados por los depredadores. Su ausencia en las superficies superiores de los paneles descubiertos y semicubiertos, debida probablemente a la acción de depredadores demersales, permitió el desarrollo de las algas y su fauna asociada de mesoherbívoros.

**Tabla 55.** Organismos vagantes presentes en los paneles cubiertos y ausentes en los paneles descubiertos o semicubiertos a los tres, seis, nueve y doce meses de inmersión.

3 meses	6 meses	9 meses	12 meses
<i>Crepidula</i> sp.	<i>Pseudechinus magellanicus</i>	<i>Pseudechinus magellanicus</i>  <i>Eurypodius latreillei</i> <i>Fissurellidea patagonica</i> <i>Helcogrammoides cunninghami</i>  <i>Potamilla</i> sp. <i>Tegula orbignyana</i>	<i>Pseudechinus magellanicus</i>  <i>Crepidula</i> sp.  <i>Plaxiphora aurata</i>  <i>Tegula orbignyana</i> <i>Trophon geversianus</i>

## DISCUSIÓN

El muestreo llevado a cabo a lo largo de un año mediante paneles renovados mensualmente dio como resultado que existe una marcada estacionalidad en el reclutamiento de las incrustaciones biológicas del puerto de Comodoro Rivadavia, verificándose un mínimo asentamiento durante el invierno y un máximo durante los meses estivales. Este fenómeno, relacionado indudablemente al ciclo anual de temperatura y de reproducción de los organismos bentónicos, es muy común y ha sido comprobado tanto en otros puertos de nuestro país como a nivel mundial.

En el puerto de Mar del Plata el período de máxima fijación se da entre octubre y marzo y el de mínimo asentamiento desde abril a septiembre (Bastida, 1971). Un fenómeno similar se verifica en Puerto Quequén, en donde el asentamiento está claramente afectado por la temperatura del agua, comenzando en primavera y finalizando en el otoño (Bastida & Brankevich, 1982). En Puerto Belgrano, el mayor incremento de la fijación se registró entre enero y febrero y el mínimo se alcanzó durante la estación fría (Bastida et al., 1974). En la costa atlántica de los Estados Unidos, el asentamiento de especies alcanza un punto máximo a fines del verano y un mínimo a fines del invierno (Osman, 1977).

Esta estacionalidad posee consecuencias prácticas en cuanto a la toma de decisiones sobre medidas *antifouling* a aplicar por parte de los administradores portuarios o dueños de embarcaciones. Las incrustaciones biológicas se combaten mediante la aplicación de pinturas antiincrustantes que poseen distintos tóxicos en su formulación (Rascio & Bastida, 1973). Ya que la intensidad de fijación es máxima durante la estación cálida, el momento óptimo para pintar los cascos de buques y otras estructuras sumergidas en el puerto de Comodoro Rivadavia sería la primavera.

Los resultados del presente trabajo permiten concluir que las incrustaciones biológicas desarrolladas sobre las caras superiores e inferiores de los paneles difieren significativamente entre sí. En las superficies superiores predominan las algas, mientras que en las inferiores lo hacen los invertebrados filtradores de plancton, como ascidias y briozoos. Otros autores también han encontrado que la superficie superior de sustratos duros submareales suele estar monopolizada por algas y la inferior por invertebrados sésiles (Irving & Connell, 2002). Las preferencias de los invertebrados por las superficies inferiores podrían deberse a un comportamiento activo durante el asentamiento, ya que sus larvas se asientan principalmente sobre las caras inferiores

de sustratos artificiales, independientemente del sitio en donde éstos se encuentren (Maldonado & Young, 1996). Las asociaciones de briozoos sobre el pectínido *Chlamys opercularis* son también más abundantes y diversas sobre las valvas inferiores que sobre las superiores (Ward & Thorpe, 1991). Este grupo de organismos está casi completamente confinado a las superficies inferiores de rocas en comunidades submareales antárticas, y la proporción de colonias que vive en las caras superiores disminuye en las muestras más profundas, en donde la deposición de limo se transforma en una influencia dominante (Barnes et al., 1996). En vieiras patagónicas (*Psychrochlamys patagonica*) del Estrecho de Magallanes, en cambio, se observan briozoos en valvas superiores, ya que allí el ambiente se caracteriza por un alto hidrodinamismo y baja tasa de sedimentación (Rosso & Sanfilippo, 1991).

Connell & Slatyer (1977) analizaron los distintos mecanismos de sucesión en comunidades naturales, clasificándolos en tres categorías: 1) Facilitación, cuando las especies pioneras “preparan el terreno”, favoreciendo el ingreso de las que llegarán posteriormente. 2) Tolerancia, en donde los organismos que arriban más tarde toleran menores niveles de recursos que los primeros, y en consecuencia son capaces de invadir y alcanzar la madurez en presencia de los que los precedieron. 3) Inhibición, en donde las especies pioneras ocupan el espacio y lo defienden, excluyendo o inhibiendo a los colonizadores posteriores. En una revisión más reciente, McCook (1994) enfatizó que los efectos facilitadores o inhibidores se comprenden mejor en función de las particularidades de la historia de vida de las distintas especies involucradas, siendo poco probable hallar un mecanismo universal y general para el proceso de la sucesión. En las incrustaciones biológicas desarrolladas en el puerto de Comodoro Rivadavia, se observa que en la superficie inferior de los paneles acumulativos se presentan una serie de invertebrados que no llegan a reclutarse en los paneles mensuales, lo cual podría explicarse mediante mecanismos de facilitación. Algunas especies, como por ejemplo ascidias solitarias y briozoos arborescentes (e.g., *Bugula flabellata*) pueden ser consideradas como ingenieras del ecosistema (Jones et al., 1994, 1997), es decir organismos que modifican el ambiente con sus propios tejidos, tanto vivos como muertos, ofreciendo nuevos nichos para especies que de otro modo no podrían establecerse en ese hábitat.

Las estrategias competitivas suelen ser diferentes entre especies solitarias y coloniales (Jackson, 1977; Greene et al., 1983). Es bien sabido que las ascidias son

capaces de recubrir a esponjas, briozoos y otros organismos sésiles (Kay & Keough, 1981), desplazándolos competitivamente en comunidades incrustantes como las analizadas en este trabajo. El descenso significativo en la riqueza específica y en el índice de diversidad observado entre los nueve y doce meses de sucesión, causado por la desaparición de parte de las ascidias, con el consecuente aumento en la cobertura de diatomeas, es un proceso que ya se ha verificado en estudios previos dedicados a la ecología de incrustaciones biológicas portuarias. El rol a corto plazo de las ascidias suele ser el de estabilizar a la comunidad, para luego desestabilizarla debido a periódicos desprendimientos que arrastran consigo a otras especies acompañantes (Sutherland, 1978). O sea que en el ámbito de las incrustaciones biológicas, debe verse al proceso de sucesión como sujeto a disturbios periódicos que hacen retrotraer temporariamente a la comunidad a etapas previas.

En un trabajo clásico, Sutherland (1974) planteó la posibilidad de que existan puntos estables múltiples, es decir que el resultado final de una sucesión pueda ser completamente distinto en función de los procesos históricos que tienen lugar a lo largo de la misma. Es decir que las sucesiones no serían procesos determinísticos que siempre dan lugar a la misma asociación final de especies, sino que estarían influenciadas por eventos acaecidos durante su curso. Esta hipótesis generó una rica discusión sobre las evidencias necesarias para juzgar la persistencia o estabilidad ecológica en comunidades naturales (Sutherland, 1981, 1990; Connell & Souza, 1983). Los resultados sobre la importancia de la estacionalidad obtenidos en el presente estudio difieren según se trate de asociaciones dominadas por invertebrados (superficies inferiores) o algas (superficies superiores). Mientras que las primeras sustentan la hipótesis de un desarrollo determinístico, las asociaciones de algas muestran una marcada estacionalidad. El resultado final de la sucesión anual en este caso es detectado como significativamente diferente por los métodos multivariados aplicados en este estudio. Serán necesarias investigaciones a más largo plazo para aportar evidencias más concluyentes a favor o en contra de esta hipótesis.

En el capítulo dedicado al estudio del efecto de los depredadores, la ausencia de diferencias significativas entre superficies descubiertas y semicubiertas indica que afortunadamente la metodología utilizada no produjo artefactos no deseados que pudieran complicar la interpretación de los resultados.

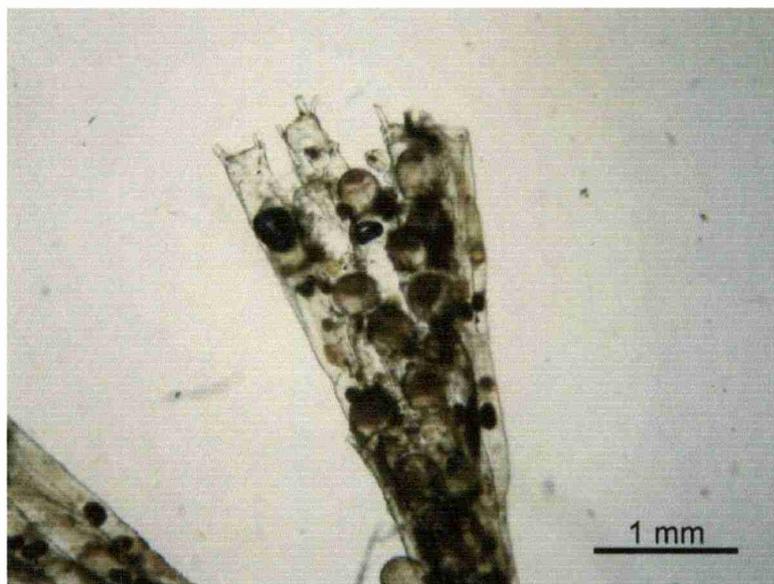
El análisis experimental mediante la exclusión de depredadores resultó en un efecto significativo de dichos organismos sobre la estructura de la comunidad de algas desarrollada sobre las superficies superiores de los paneles, pero no sobre las dominadas por invertebrados en las superficies inferiores. El efecto más notable fue una franca disminución de las algas en los paneles cubiertos, en donde los herbívoros estaban presentes, en contraposición con su abundancia en las superficies accesibles a los depredadores. La causa de este fenómeno podría ser principalmente el control de la población del erizo *Pseudechinus magellanicus* ejercido por peces demersales. Es bien conocido que los equinoideos son voraces herbívoros, causando a veces efectos devastadores sobre fondos dominados por algas (Paine & Vadas, 1969; Dean et al., 1984; Vásquez et al., 1984; Bulleri et al., 2002), habiendo sido utilizados incluso para controlar el desarrollo del *fouling* en cultivos suspendidos de bivalvos (Lodeiros & García, 2004). Si bien en el presente estudio no se llevaron a cabo muestreos de la ictiofauna demersal costera, avistajes realizados por buzos autónomos civiles y pertenecientes a la Prefectura Naval Argentina coinciden en señalar la abundancia del mero (*Acanthistius brasilianus*) en ambientes submareales de la zona portuaria. Esta especie, que suele alimentarse de crustáceos y moluscos (Cousseau & Perrota, 2000), fue observada refugiándose debajo de los armazones de hierro que sostenían a los paneles experimentales.

El control ejercido por los depredadores sobre los herbívoros, favoreciendo indirectamente la proliferación de productores primarios (en este caso algas) es un proceso ecológico bien conocido y modelado desde hace décadas (Hairston et al., 1960). El forrajeo por parte de peces depredadores es considerado uno de los procesos ecológicos decisivos que afectan la abundancia de plantas y animales en ambientes submareales. Su importancia fue confirmada en superficies portuarias como muelles y pilotes (Connell, 2001), aunque no en todos los casos es suficiente para explicar la abundancia de las presas. En los paneles recubiertos por una malla que impedía el acceso de depredadores de gran tamaño se hallaron ejemplares de *Pseudechinus magellanicus*, aparentemente a salvo de los peces demersales y controlando el crecimiento de las macroalgas bentónicas en sus estadios iniciales de desarrollo. Este análisis enfatiza que el enfoque experimental es una herramienta imprescindible en estudios de ecología bentónica (Underwood, 1997), ya que de otro modo estos procesos, determinantes de la estructura comunitaria, no hubieran quedado en evidencia.

Aunque no se analizó aquí la abundancia y biodiversidad de organismos vagantes asociados a las algas, es muy probable que el efecto en cascada de los peces sobre los herbívoros, y de éstos sobre los productores primarios, afecte indirectamente la biodiversidad bentónica. Esto se debe a que la presencia de algas filamentosas y laminares suele servir de refugio a un sinnúmero de pequeños organismos, particularmente crustáceos peracáridos (Arrontes, 1999).

El control de la comunidad bentónica portuaria por parte de los depredadores constituye un ejemplo de la regulación de la estructura comunitaria por parte de los niveles superiores de la trama trófica (*"top-down control"*). Dicha regulación es un fenómeno bien establecido en ecología, fundamentalmente en hábitats acuáticos (Menge, 1995, 2000; Freidenburg et al., 2007).

Durante el presente estudio se comprobó la presencia de varias especies invasoras formando parte de las incrustaciones biológicas desarrolladas sobre los paneles. Tal es el caso de los briozoos *Bugula flabellata* (Fig. 47) y *Cryptosula pallasiana*, y de las ascidias *Ascidiella aspersa*, *Botryllus schlosseri*, *Lissoclinum fragile* y *Molgula manhattensis*.



**Figura 47.** Detalle de una rama de *Bugula flabellata*. Se observan avicularias, ovicelas y cuerpos pardos.

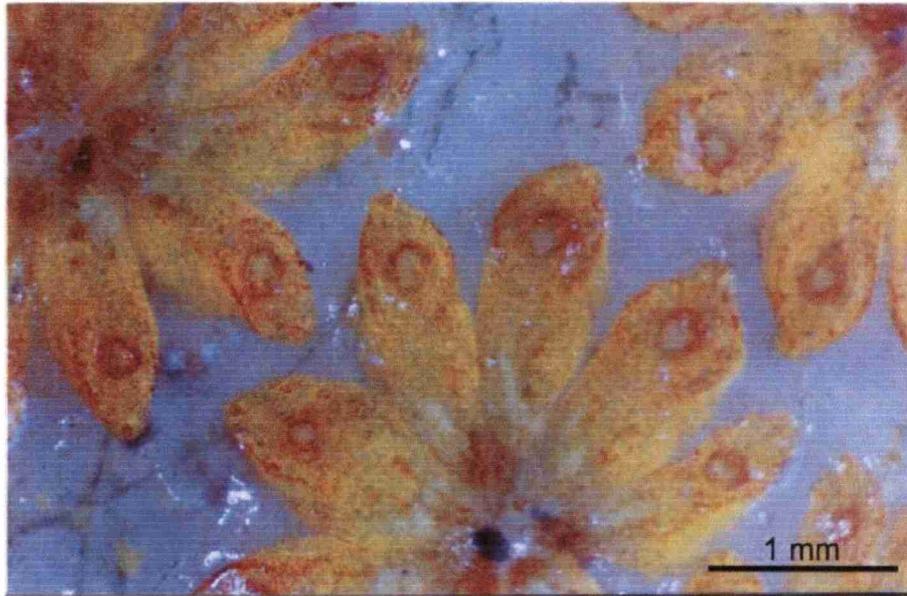
En un trabajo previo (Rico et al., 2001) se verificó la presencia del cirripedio *Balanus glandula* en el nivel intermareal del puerto de Comodoro Rivadavia. Dicha especie, originaria de la costa pacífica de América del Norte (Pilsbry, 1916), fue detectada a principios de la década de 1970 dentro del puerto de Mar del Plata (Bastida et al., 1980) y también en sustratos rocosos naturales de esa ciudad (Penchaszadeh, 1973; Spivak & L'Hoste, 1976). Veinte años después, una densa cintura de *Balanus glandula* se ha desarrollado por sobre la del mejillín *Brachidontes rodriguezii* (Vallarino & Elías, 1997), colonizando prácticamente todos los sustratos duros intermareales desde la provincia de Buenos Aires hasta Tierra del Fuego (Schwindt, 2007). La invasión de *Balanus glandula* ha llegado recientemente hasta las costas de Sudáfrica (Laird & Griffiths, 2008; Simon-Blech et al., 2008).

Los primeros en mencionar la presencia de briozoos invasores en puertos argentinos fueron Lichtschein de Bastida & Bastida (1980), quienes hallaron once especies en Puerto Belgrano, Puerto Quequén y el puerto de Mar del Plata. Entre ellas, mencionaron a *Cryptosula pallasiana* y *Bugula flabellata*, cuya presencia se amplía hasta el puerto de Comodoro Rivadavia gracias al presente muestreo. Ambas especies son miembros bien conocidos del *fouling* portuario a nivel mundial (Ryland, 1965; Gordon & Mawatari, 1992). Siendo *Bugula flabellata* una especie de hábito arborescente, es muy probable que sus colonias favorezcan la presencia de invertebrados de vida libre, como por ejemplo crustáceos peracáridos, que podrían hallar refugio y alimento en ellas.

El problema de la invasión de puertos por parte de ciertas ascidias es tan acuciante que ha dado lugar a un simposio reciente dedicado a esta problemática (Lambert, 2007). En general puede decirse que algunas especies alteran la biodiversidad (Dijkstra et al., 2007) o deprimen la riqueza específica (Blum et al., 2007), siendo consideradas plagas o amenazas (McDonald, 2004; Gittenberger, 2007), a veces favorecidas por la presencia de sustratos artificiales (Tyrrell & Byers, 2007).

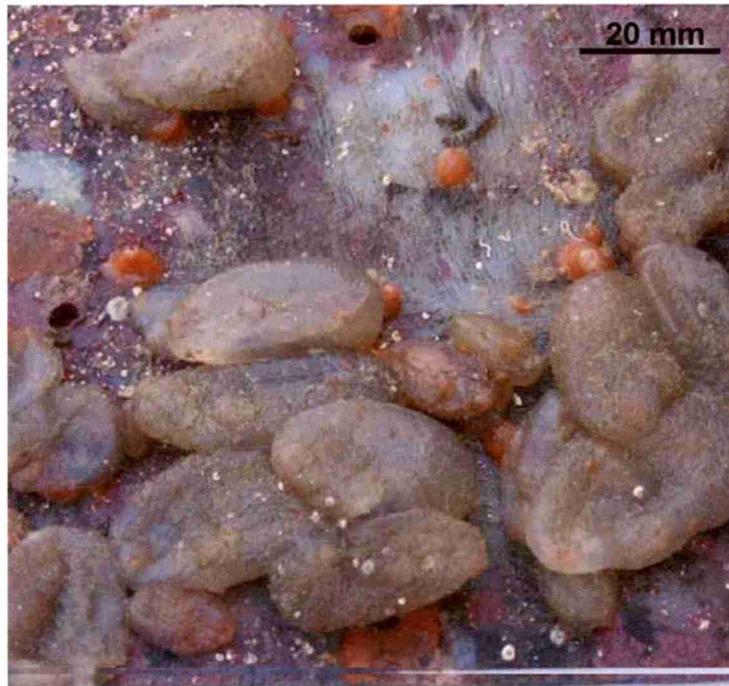
Las primeras ascidias invasoras en Argentina se mencionaron en trabajos publicados a partir de la década de 1960 (Amor, 1964; Pisanó et al., 1972). *Botryllus schlosseri* (Fig. 48) y *Molgula manhattensis* fueron descubiertas en el Club Náutico de Mar del Plata (Amor, 1964) y posteriormente mencionadas para distintos puertos bonaerenses (Bastida, 1971, 1973; Bastida & Torti, 1973; Bastida et al., 1974, 1980; Bastida & Brankevich, 1982). *Ascidrella aspersa* (Fig. 49) se registró por primera vez para el Atlántico Sudoccidental en una comunicación reciente (Antaclí et al., 2003). Por

el contrario, *Lissoclinum fragile*, conocida previamente del sur de Brasil (da Rocha et al., 2005), fue nueva cita para la Argentina basada en el presente muestreo (Rico et al., 2006).



**Figura 48.** Aspecto general de la ascidia colonial *Botryllus schlosseri* sobre uno de los paneles.

A pesar de no figurar en los muestreos realizados durante el presente trabajo de tesis, ya que no se reclutó sobre los paneles, la presencia del alga invasora *Undaria pinnatifida* en el puerto de Comodoro Rivadavia fue observada a partir del año 2005 durante inmersiones realizadas por personal de Prefectura Naval Argentina (Fig. 50). Luego del hallazgo inicial realizado en el muelle Almirante Storni del Golfo Nuevo (Piriz & Casas, 1994; Casas & Piriz, 1996), la especie fue registrada en la Patagonia Austral doce años más tarde (Martin & Cuevas, 2006).



**Figura 49.** Dominancia de *Ascidiella aspersa* en la superficie inferior de un panel a los 12 meses de inmersión.



**Figura 50.** *Undaria pinnatifida* en el puerto de Comodoro Rivadavia.

## CONCLUSIONES

- El reclutamiento de organismos bentónicos a las incrustaciones biológicas del puerto de Comodoro Rivadavia evidenció una marcada estacionalidad, con máximos valores de riqueza específica y diversidad en verano y mínimos durante el invierno.
- Las asociaciones desarrolladas sobre las superficies superiores de los paneles difieren significativamente de las de las caras inferiores, fundamentalmente debido al desarrollo que allí alcanzan las algas. En las superficies inferiores predominan en cambio los invertebrados sésiles filtradores de plancton, como ascidias y briozoos, que en este tipo de ambientes se ven protegidos de la acumulación de sedimento.
- En los paneles acumulativos utilizados para el estudio de la sucesión, la biodiversidad fue mucho mayor que en los paneles mensuales destinados a investigar el reclutamiento, debido a la presencia de muchas más especies de invertebrados. Este fenómeno podría explicarse por un mecanismo de facilitación por parte de ciertas especies ingenieras del ecosistema, cuya existencia genera el hábitat adecuado para el asentamiento y desarrollo de otras especies ausentes en los paneles mensuales. Al cabo de un año, las superficies superiores desarrollaron una comunidad dominada por macroalgas. En las superficies inferiores, en cambio, se generó una comunidad dominada por ascidias exóticas. En ellas, la riqueza específica y la diversidad fueron máximas a los nueve meses de sucesión, cuando las ascidias alcanzaron su mayor cobertura. La disminución en la riqueza y diversidad ocurrida entre los nueve y doce meses de sucesión fue significativa y probablemente se debió al desprendimiento de muchas de las ascidias.
- El estudio de las sucesiones anuales iniciadas en distintas estaciones permite llegar a distintas conclusiones dependiendo de la orientación de la superficie analizada. En las superficies inferiores de los paneles, las diferencias no fueron significativas. Las comunidades dominadas por invertebrados obtenidas al cabo

de un año no mostraron diferencias importantes a pesar de haber variado el orden de las estaciones a lo largo de su desarrollo. En las superficies superiores, en cambio, las asociaciones algales obtenidas fueron diferentes en función de la estacionalidad. En este caso, los análisis multivariados detectaron que el orden de los eventos de reclutamiento afectó el resultado final al cabo de un período anual.

- El análisis experimental mediante la exclusión de depredadores bentónico-demersales dio como resultado un efecto significativo de dichos organismos sobre la estructura de la comunidad de algas desarrollada sobre las superficies superiores de los paneles, pero no sobre las dominadas por invertebrados en las superficies inferiores. El efecto más notable fue la franca disminución de las algas en los paneles cubiertos, en donde los herbívoros estaban presentes, en contraposición con su abundancia en las superficies accesibles a los depredadores. La causa de este fenómeno podría ser principalmente el control de la población del erizo *Pseudechinus magellanicus* ejercido por peces demersales. Este análisis enfatiza que el enfoque experimental es una herramienta imprescindible en estudios de ecología bentónica, ya que de otro modo estos procesos, determinantes de la estructura comunitaria, no hubieran quedado en evidencia.
- Al igual que otros puertos marítimos argentinos, el de Comodoro Rivadavia está sirviendo como vía de entrada para la invasión de especies bentónicas exóticas. Entre las más importantes, se comprobó la presencia de briozoos (*Bugula flabellata*, *Cryptosula pallasiana*) y tunicados solitarios (*Asciidiella aspersa*, *Molgula manhattensis*) y coloniales (*Botryllus schlosseri*, *Lissoclinum fragile*) provenientes de otras regiones del mundo, que podrían haber ingresado como adultos en las incrustaciones biológicas de los cascos de buques o como larvas en las aguas de lastre.

## BIBLIOGRAFIA CITADA

- Amor, A. 1964. Ascidas nuevas para la fauna argentina. *Physis* (Buenos Aires), 24: 351.
- Antacli, J., Tatián, M., Morsan, E., Schejter, L., Roux, A. & Giberto, D. 2003. Aportes al conocimiento de la ascidiofauna del Mar Argentino. V Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Mar del Plata, 8 al 12 de diciembre de 2003. Libro de Resúmenes, p. 65.
- Arrontes, J. 1999. On the evolution of interactions between marine mesoherbivores and algae. *Botanica Marina*, 42: 137-155.
- Balzi, P. & Muniain, C. 1992. Colonización de sustratos mesolitorales en la zona de Comodoro Rivadavia. Seminario de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Naturales. U.N.P.S.J.B.
- Barnes, D.K.A., Rothery, P. & Clarke, A. 1996. Colonisation and development in encrusting communities from the Antarctic intertidal and sublittoral. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 196: 251-265.
- Bastida, R. 1971. Las incrustaciones biológicas en el puerto de Mar del Plata, período 1966-67. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Hidrobiología*, 3: 203-285.
- Bastida, R. 1973. Studies of the fouling communities along Argentine coasts. Third International Congress on Marine Corrosion and Fouling, Washington, USA : 847-864.
- Bastida, R. & Adabbo, H.E. 1977. Fijación de "fouling" en el puerto de Mar del Plata. *Corrosión y Protección*, 8: 3-14.
- Bastida, R. & Brankevich, G. 1980. Estudios ecológicos preliminares sobre las comunidades incrustantes de Puerto Quequén (Argentina). V Congreso Internacional de Corrosión Marina e Incrustaciones: 113-138.
- Bastida, R. & Brankevich, G. 1981. Estudios ecológicos sobre las comunidades incrustantes de Puerto Quequén (Argentina). I. Características del microfouling. *CIDEPINT-Anales* 1981: 199-232.
- Bastida, R. & Brankevich, G. 1982. Estudios ecológicos sobre las comunidades incrustantes de Puerto Quequén (Argentina). I. Características del macrofouling. *CIDEPINT-Anales*, 1982: 157-193.

- Bastida, R. & L'Hoste, S. 1976. Trophic relations of the fouling communities at the port of Mar del Plata (Argentina). CIDEPINT-Anales, 1976: 159-203.
- Bastida, R. & Torti, M.R. 1973. Estudio preliminar sobre las incrustaciones biológicas de Puerto Belgrano (Argentina). Corrosión y Protección, 5: 1-11.
- Bastida, R., Capezzani, D.A. & Torti, M.R. 1971. Fouling organisms in the port of Mar del Plata (Argentina). I. *Siphonaria lessoni*: ecological and biometric aspects. Marine Biology, 10: 297-307.
- Bastida, R., L'Hoste S., Spivak, E. & Adabbo, H.E. 1974. Las incrustaciones biológicas de Puerto Belgrano. II. Estudio de los procesos de epibiosis registrados sobre paneles mensuales. LEMIT-Anales, 3: 169-195.
- Bastida, R., Trivi de Mandri, M., Lichtschein de Bastida, V. & Stupak M. 1980. Ecological aspects of marine fouling at the Port of Mar del Plata (Argentina). V Congreso Internacional de Corrosión Marina e Incrustaciones, Gráficas Orbe, Madrid, pp. 299-320.
- Blum, J.C., Chang, A.L., Liljeström, M., Schenk, M.E., Steinberg, M.K. & Ruiz, G.M. 2007. The non-native solitary ascidian *Ciona intestinalis* (L.) depresses species richness. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 342: 5-14.
- Brankevich, G., Bastida, R. & Martínez, D. 1984. Ecological aspects of marine fouling at the Necochea Power Plant (Puerto Quequén, Argentina). En: Proceedings of the Sixth International Congress of Marine Corrosion and Fouling, Marine Biology, Athens, pp. 567-583.
- Brankevich, G., Flaminio, J.L. & Bastida, R. 1986. Estudios ecológicos sobre las comunidades incrustantes de la toma de agua de la Central Eléctrica Necochea (Puerto Quequén, Argentina), período 1981-82. CIDEPINT-Anales, 2: 43-239.
- Brankevich, G., Bastida, R. & Lemmi, C. 1988. A comparative study of biofouling settlements in different sections of Necochea Power Plant (Quequén Port, Argentina). Biofouling, 1: 113-135.
- Bray, J.R. & Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. Ecological Monographs, 27: 325-349.

- Bulleri, F., Bertocci, I. & Micheli, F. 2002. Interplay of encrusting coralline algae and sea urchins in maintaining alternative habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 243: 101-109.
- Campbell, M., Grould, B. & Hewitt, C. 2007. Survey evaluations to assess marine bioinvasions. *Marine Pollution Bulletin*, 55: 360-378.
- Carlton, J. 1996a. Biological invasions and cryptogenic species. *Ecology*, 77: 1653-1655.
- Carlton, J. 1996b. Pattern, process and prediction in marine invasion ecology. *Biological Conservation*, 78: 97-106.
- Carlton, J. 2000. Global change and biological invasions in the oceans, pp. 31-55. En: Mooney, H.A. & Hobbs, R.J. (eds.), *Invasive Species in a Changing World*. Island Press, Covelo.
- Carlton, J. 2002. Bioinvasion ecology: assessing invasion impact and scale, pp. 7-19. En: Lapäkoski, E., Gollasch, S., Olenin, S. (eds.), *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Carlton, J. & Cohen, A. 2003. Episodic global dispersal in shallow water marine organisms: the case history of the European shore crabs *Carcinus maenas* and *C. aestuarii*. *Journal of Biogeography*, 30: 1809-1820.
- Carlton, J. & Geller, J.B. 1993. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science*, 261: 78-82.
- Casas, G.N. & Piriz, M.L. 1996. Surveys of *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyta) in Golfo Nuevo, Argentina. *Hydrobiologia*, 326/327: 213-215.
- Chapman, M.G. 2002a. Patterns of spatial and temporal variation of macrofauna under boulders in a sheltered boulder field. *Australian Journal of Ecology*, 27: 211-228.
- Chapman, M.G. 2002b. Early colonization of shallow boulders in two habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 275: 95-116.
- Chapman, M.G. 2007. Colonization of novel habitat: Tests of generality of patterns in a diverse invertebrate assemblage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 348: 97-110.

- Chapman, M.G. & Underwood, A.J. 1996. Experiments on effects of sampling on biota under intertidal and shallow subtidal boulders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 207: 103-126.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environmental Research Council, Plymouth.
- Connell, J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42: 710-723.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111: 1119-1144.
- Connell, J.H. & Souza, W.P. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *The American Naturalist*, 121: 789-824.
- Connell, S.D. 2001. Predatory fish do not always affect the early development of epibiotic assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 260: 1-12.
- Cousseau, M.B. & Perrotta, R.G. 2000. Peces marinos de Argentina. Biología, distribución, pesca. Segunda Edición. INIDEP, Mar del Plata.
- da Rocha, R.M., Moreno, T.R. & Metri, R. 2005. Ascídias (Tunicata, Ascidiacea) da Reserva Biológica Marinha do Arvoredo, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22: 461-476.
- Dean, T.A., Schroeter, S.C. & Dixon, J.D. 1984. Effects of grazing by two species of sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *Lytechinus anamesus*) on recruitment and survival of two species of kelp (*Macrocystis pyrifera* and *Pterygophora californica*). *Marine Biology*, 78: 301-313.
- Dijkstra, J., Sherman, H. & Harris, L. 2007. The role of colonial ascidians in altering biodiversity in marine fouling communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 342: 169-171.
- Fernández, M., Carreto, J.I., Mora, J. & Roux, A. 2005. Physico-chemical characterization of the benthic environment of the Golfo San Jorge,

- Argentina. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 85: 1317-1328.
- Feruglio, E. 1950. Descripción geológica de la Patagonia. YPF, Buenos Aires, 2: 1-349.
- Fisher, R.A. & Yates, F. 1963. Statistical tables for biological, agricultural, and medical research. 6<sup>th</sup> Edition. Hafner, New York.
- Freidenburg, T.L., Menge, B.A., Halpin, P.M., Webster, M. & Sutton-Grier, A. 2007. Cross-scale variation in top-down and bottom-up control of algal abundance. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 347: 8-29.
- Gittenberger, A. 2007. Recent population expansions of non-native ascidians in The Netherlands. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 342: 122-126.
- Glasby, T., Connell, S, Holloway, M. & Hewitt, C. 2007. Nonindigenous biota on artificial structures: could habitat creation facilitate biological invasions? Marine Biology, 151: 887-895.
- Gordon, D.P. & Mawatari, S.F. 1992. Atlas of marine-fouling bryozoa of New Zealand ports and harbours. Miscellaneous Publications New Zealand Oceanographic Institute, 107:1-52.
- Greene C.H., Schoener, A. & Corets, E. 1983. Succession on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies in temperate fouling communities. Marine Ecology Progress Series, 13: 121-129.
- Grosholz, E. 2002. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. Trends in Ecology & Evolution, 17: 22-27.
- Hairston, N.G., Smith, F.E. & Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. The American Naturalist, 94: 421-425.
- Hayden, H.S., Blomster, J., Maggs, C.A., Silva, P.C., Stanhope, M.J. & Waaland, J.R. 2003. Linnaeus was right all along: *Ulva* and *Enteromorpha* are not distinct genera. European Journal of Phycology, 38: 277-294.
- Hayes, K. & Sliwa, C. 2003. Identifying potential marine pests - a deductive approach applied to Australia. Marine Pollution Bulletin, 46: 91-98.

- Irving, A. & Connell, S. 2002. Sedimentation and light penetration interact to maintain heterogeneity of subtidal habitats: algal versus invertebrate dominated assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 245: 83-91.
- Jackson, J.B.C. 1977. Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies. *The American Naturalist*, 111: 743-767.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69: 373-386.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78: 1946-1957.
- Karalis, P., Antoniadou, C. & Chintiroglou, C. 2003. Structure of the artificial hard substrate assemblages in ports in Thermaikos Gulf (North Aegean Sea). *Oceanologica Acta*, 26: 215-224.
- Kay, A.M. & Keough, M.J. 1981. Occupation of patches in the epifaunal communities on pier pilings and the bivalve *Pinna bicolor* at Edithburgh, South Australia. *Oecologia*, 48: 123-130.
- Korpinen, S. & Jormalainen, V. 2008. Grazing effects in macroalgal communities depend on timing of patch colonization. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 360: 39-46.
- Kruskal, J.B. & Wish, M. 1978. *Multidimensional scaling*. Sage Publications, Beverly Hills.
- Laird M.C. & Griffiths C.L. 2008. Present distribution and abundance of the introduced barnacle *Balanus glandula* Darwin in South Africa. *African Journal of Marine Science*, 30: 93-100.
- Lambert, G. 2007. Invasive sea squirts: A growing global problem. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 342: 3-4.
- Lenz, M., Molis, M. & Wahl, M. 2004. Testing the intermediate disturbance hypothesis: response of fouling communities to various levels of emersion intensity. *Marine Ecology Progress Series*, 278: 53-65.
- Lichtschein de Bastida, V. & Bastida, R. 1980. Los briozoos de las comunidades incrustantes de los puertos argentinos. V Congreso Internacional de Corrosión Marina e Incrustaciones, Gráficas Orbe, Madrid, pp. 371-390.

- Lizarralde, Z. & Zaixso, H. 1993. Captación de mitílidos en distintos tipos de colectores artificiales en Chubut, Argentina. *Biología Pesquera*, 22: 13-21.
- Lodeiros, C. & García, N. 2004. The use of sea urchins to control fouling during suspended culture of bivalves. *Aquaculture*, 231: 293-298.
- López Gappa, J. 1989. Overgrowth competition in an assemblage of encrusting bryozoans settled on artificial substrata. *Marine Ecology Progress Series*, 51: 121-130.
- López Gappa, J. & Sueiro, M.C. 2007. The subtidal macrobenthic assemblages of Bahía San Sebastián (Tierra del Fuego, Argentina) *Polar Biology*, 30: 679-687.
- Maldonado, M. & Young, C.M. 1996. Effects of physical factors on larval behavior, settlement and recruitment of four tropical demosponges. *Marine Ecology Progress Series*, 138: 169-180.
- Martin, J.P. & Cuevas, J.M. 2006. First record of *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyta) in Southern Patagonia, Argentina. *Biological Invasions*, 8: 1399-1402.
- Martin, J.P., Bastida, R., Ieno, E. & Rivero, L. 2000. Estudio sobre el biofouling de los humedales del estuario del Río de la Plata (Argentina). *Thalassas*, 2000: 49-69.
- McCook, L.J. 1994. Understanding ecological community succession: Causal models and theories, a review. *Vegetatio*, 110: 115-147.
- McDonald, J. 2004. The invasive pest species *Ciona intestinalis* (Linnaeus, 1767) reported in a harbour in southern Western Australia. *Marine Pollution Bulletin*, 49: 868-870.
- Menge, B.A. 1995. Joint 'bottom-up' and 'top-down' regulation of rocky intertidal algal beds in South Africa. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 431-432.
- Menge, B.A. 2000. Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250: 257-289.
- Mineur, F., Johnson, M., Maggs, C. & Stegenga, H. 2007. Hull fouling on commercial ships as a vector of macroalgal introduction. *Marine Biology*, 151: 1299-1307.

- Occhipinti-Ambrogi, A. & Savini, D. 2003. Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*, 46: 542-551.
- Orensanz, J.M., Schwindt, E., Pastorino, G., Bortolus, A., Casas, G., Darrigran, G., Elías, R., López Gappa, J.J., Obenat, S., Pascual, M., Penchaszadeh, P., Piriz, M.L., Scarabino, F., Spivak, E.D. & Vallarino, E.A. 2002. No longer the pristine confines of the world ocean - A survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. *Biological Invasions*, 4: 115-143.
- Osman, R. 1977. The establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecological Monographs*, 47: 37-63.
- Osman, R. & Whitlatch, R. 2004. The control of the development of a marine benthic community by predation on recruits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 311: 117-145.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100: 65-75.
- Paine, R.T. 1971. A short term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. *Ecology*, 52: 1096-1106.
- Paine, R.T. & Vadas, R.L. 1969. The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal populations. *Limnology and Oceanography*, 14: 710-719.
- Penchaszadeh, P.E. 1973. Ecología de la comunidad del mejillín (*Brachydontes rodriguezii* D'Orb.) en el mediolitoral rocoso de Mar del Plata (Argentina): el proceso de recolonización. *Physis (Buenos Aires)*, Secc. A, 32: 51-64.
- Pilsbry, H.A. 1916. The sessile barnacles (Cirripedia) contained in the collections of the U.S. National Museum, including a monograph of the American species. *Bulletin of the United States National Museum*, 93: 1-366.
- Piriz, M.L. & Casas, G. 1994. Occurrence of *Undaria pinnatifida* in Golfo Nuevo, Argentina. *Applied Phycology Forum*, 10: 4.
- Pisanó, A., Rengel, D. & Bustuobad, O. 1972. Una ascidia todavía no señalada para Mar del Plata. *Physis (Buenos Aires)*, 31: 179-183.

- Rascio, V.J.D. & Bastida, R.O. 1973. Pinturas antiincrustantes. Acción de los tóxicos sobre algas a nivel de línea de flotación. *Corrosión y Protección*, 4: 3-11.
- Rico, A. 2005. Primeras etapas del desarrollo de incrustaciones biológicas sobre sustratos intermareales y submareales en el Puerto de Comodoro Rivadavia (Provincia del Chubut). *Naturalia Patagónica*, 2: 159-165.
- Rico, A. & López Gappa, J. 2006. Fouling community structure on intertidal and subtidal substrata in Comodoro Rivadavia Harbour (Chubut, Argentina). *Hydrobiologia*, 563: 9-18.
- Rico, A., Lanas, P. & López Gappa, J. 2001. Temporal and spatial patterns in the recruitment of *Balanus glandula* and *Balanus laevis* (Crustacea, Cirripedia) in Comodoro Rivadavia harbor (Chubut, Argentina). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 3: 175-179.
- Rico, A., Lager, C., Varela, M.M. & López Gappa, J. 2006. Sucesión en ascidias asentadas sobre sustratos artificiales submareales en el puerto de Comodoro Rivadavia (Patagonia, Argentina). Libro de Resúmenes XXII Reunión Argentina de Ecología. *Fronteras en Ecología: Hechos y Perspectivas*, Córdoba, pág. 335.
- Rosso, A. & Sanfilippo, R. 1991. Epibionts distribution pattern on *Chlamys patagonica* (King & Broderip) of the Magellan Strait. *Memorie di Biologia Marina e di Oceanografia*, 19: 237-240.
- Ruiz, G.M., Carlton, E.D., Grosholz, E.D. & Hines, A.H. 1997. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent and consequences. *American Zoologist*, 37: 621-632.
- Ryland, J.S. 1965. Catalogue of main marine fouling organisms, Vol 2: Polyzoa. OECD, Paris.
- Sams, M. & Keough. 2007. Predation during early post-settlement varies in importance for shaping marine sessile communities. *Marine Ecology Progress Series*, 348: 85-101.
- Sánchez, V. & Zaixso, H.E. 1995. Secuencias de recolonización mesolitoral en una costa rocosa del Golfo San Jorge (Chubut, Argentina). *Naturalia Patagónica, Ciencias Biológicas*, 3: 57-63.

- Schwindt, E. 2007. The invasion of the acorn barnacle *Balanus glandula* in the south-western Atlantic 40 years later. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87: 1219-1225.
- Schwindt, E., Bortolus, A. & Iribarne, O. 2001. Invasion of a reef-builder polychaete: its direct and indirect impacts on the native benthic community structure. *Biological Invasions*, 3: 137-149.
- Shannon, C.E. & Weaver, W. 1949. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- Simon-Blech N., Granevitze Z. & Achituv Y. 2008. *Balanus glandula*: from North-West America to the west coast of South Africa. *African Journal of Marine Science*, 30: 85-92.
- Spivak, E. & L'Hoste, S.G. 1976. Presencia de cuatro especies de *Balanus* en la costa de la Provincia de Buenos Aires. Distribución y aspectos ecológicos. Edición impresa a cargo de los autores. Mar del Plata, 17 pp.
- Spivak, E., Bastida, R., L'Hoste, S.G. & Adabbo, H. 1975. Los organismos incrustantes del puerto de Mar del Plata. II. Biología y ecología de *Balanus amphitrite* y *Balanus trigonus* (Crustacea – Cirripedia). *LEMIT-Anales, Serie II*: 43-123.
- Steele, M.A. 1996. Effects of predators on reef fishes: separating cage artifacts from effects of predation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 198: 249-267.
- Sutherland, J.P. 1974. Multiple stable points in natural communities. *The American Naturalist*, 108: 859-873.
- Sutherland, J.P. 1978. Functional roles of *Schizoporella* and *Styela* in the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecology*, 59: 257-264.
- Sutherland, J.P. 1981. The fouling community at Beaufort, North Carolina: A study in stability. *The American Naturalist*, 118: 499-519.
- Sutherland, J.P. 1990. Perturbations, resistance, and alternative views of the existence of multiple stable points in nature. *The American Naturalist*, 136: 270-275.
- Sutherland, J.P. & Karlson, R. 1977. Development and stability of the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecological Monographs*, 47: 425-446

- Trivi de Mandri, M., Lichtschein de Bastida, V. & Bastida, R. 1984. Estudio sobre los procesos de epibiosis de las comunidades incrustantes del puerto de Mar del Plata. CIDEPINT-Anales, 1984: 209-232.
- Tyrrell, M.C. & Byers, J.E. 2007. Do artificial substrates favor nonindigenous fouling species over native species? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 342: 54-60.
- Underwood, A.J. 1997. *Experiments in ecology. Their logical design and interpretation using analysis of variance.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Underwood, A.J. & Chapman, M.G. 2006. Early development of subtidal macrofaunal assemblages: relationships to period and timing of colonization. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330: 221-233.
- Underwood, A.J. & Denley, E.J. 1984. Paradigms, explanations and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores, En: *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*, Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G. & Thistle, A.B. (eds.) Princeton University Press, Princeton, pp. 151-180.
- Underwood, A.J. & Jernakoff, P. 1984 The effects of tidal height, wave-exposure, seasonality and rock-pools on grazing and the distribution of macroalgae in New South Wales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 75: 71-96.
- Vallarino, E.A. & Elías, R. 1997. The dynamics of an introduced *Balanus glandula* population in the southwestern atlantic rocky shores. The consequences on the intertidal community. P.S.Z.N.I.: *Marine Ecology*, 18: 319-335.
- Vásquez, J.A., Castilla, J.C. & Santelices, B. 1984. Distributional patterns and diets of four species of sea urchins in giant kelp forest (*Macrocystis pyrifera*) of Puerto Toro, Navarino Island, Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 19: 55-63.
- Ward, M.A. & Thorpe, J.P. 1991. Distribution of encrusting bryozoans and other epifauna on the subtidal bivalve *Chlamys opercularis*. *Marine Biology*, 110: 253-259.

- Wasson, K.W., Zabin, C.J., Bedinger, L., Díaz, M.C. & Pearse, J. 2001. Biological invasions of estuaries without international shipping: the importance of intraregional transport. *Biological Conservation*, 103: 143-153.
- Zaixso, H., Vidal, A. & Lizarralde, Z.I. 1994. Recolonización en un poblamiento de mitílidos del mesolitoral inferior del Golfo San José (Chubut, Argentina). *Naturalia Patagónica, Ciencias Biológicas*, 2: 71-81.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analysis*, 3rd edn. Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Zintzen, V., Norro, A., Massin, C. & Mallefet, J. 2008. Spatial variability of epifaunal communities from artificial habitat: Shipwrecks in the Southern Bight of the North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76: 327-344.

The image shows two handwritten signatures in black ink. The first signature, located at the top left of the signature block, is written in a cursive style and appears to be 'Alan P.'. The second signature, located below and to the right of the first, is more complex and stylized, appearing to be 'J. P. G. G. G. G. G.'.