

## Efectos de la herbivoría de la lapa *Siphonaria lessoni* Blainville, 1824 (Gastropoda) sobre la comunidad asociada a *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) (Bivalvia)

Mariana L. ADAMI

Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Av. Angel Gallardo 470,  
C.P 1405DJE Buenos Aires, Argentina. E-mail: madami@macn.gov.ar

**Abstract:** The effects of grazing activity by the limpet *Siphonaria lessoni* Blainville, 1824 (Gastropoda) on the *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) (Bivalvia) community. Understanding how biodiversity influences and modifies ecosystem processes depends on our knowledge of the roles of the individual species. In the intertidal rocky shore communities, the molluscs are the main grazers and among them are found the pulmonate limpet *Siphonaria lessoni*. Here it was used a manipulative field experiment to test community responses to the deletion of the grazing from the mid-intertidal zone on warm-temperate rocky shores of Buenos Aires Provinces (Southwestern Atlantic). *S. lessoni* was removed from four plots (20 x 20 cm) by a five months period (summer-autumn), in order to analyze the grazing effect on the intertidal assemblages dominated by the mytilid *Brachidontes rodriguezii*. It was compared the specific richness, biomass and production between "limpet removing plots" and "controls plots". After the mentioned time, in the "limpet removing plots" the biomass average of the algae assemblages was fifty times higher than in "controls plots". Specific richness of species assemblages of mussels did not show significant variation between treatments. Community structure associated to *B. rodriguezii* did not show significant variation between treatments. In accordance with the season of year when this experiment was performed, the results suggest that the biomass of epibenthic algae of *B. rodriguezii* community was regulated by the grazing activity of the limpet *S. lessoni*.

**Key words:** Grazing, intertidal community, *Siphonaria lessoni*, Southwestern Atlantic, experiment.

**Resumen:** Entender como la biodiversidad influye y modifica los procesos de los ecosistemas depende de nuestro conocimiento sobre el rol de cada una de las especies en la comunidad. En las comunidades rocosas intermareales los gastropodos son importantes herbívoros y la lapa pulmonada *Siphonaria lessoni* es el principal herbívoro en zona intermareal media rocosa, en la costa cálido-templada de la Provincia de Buenos Aires (Atlántico Sudoccidental). En este estudio se realizó un experimento de manipulación de campo para evaluar la respuesta de la comunidad bentónica intermareal, dominada por el mitílido *Brachidontes rodriguezii* (mejillín), ante la ausencia de *S. lessoni*. Las lapas fueron removidas de cuatro parcelas (20 x 20 cm) por el término de 5 meses (verano-otoño) y se comparó la riqueza específica, biomasa y producción entre "Parcelas con remoción de lapas" y "Parcelas controles". Transcurrido el tiempo mencionado, en los "Parcelas con remoción de lapas" la biomasa promedio de las algas fue cinco veces mayor que en los "Parcelas controles". La riqueza específica de las especies asociadas a *B. rodriguezii* no se diferenció significativamente entre los tratamientos. La estructura de la comunidad asociada a *B. rodriguezii* no mostró cambios significativos entre los tratamientos. Teniendo en cuenta la época del año en la que se realizó el experimento los resultados sugieren que la biomasa de las algas epibiontes de la comunidad de *B. rodriguezii* estuvo regulada por la actividad de herbivoría de la lapa *S. lessoni*.

**Palabras clave:** Herbivoría, comunidad intermareal, *Siphonaria lessoni*, Atlántico Sudoccidental, experimento.

### INTRODUCCIÓN

En los niveles medios de la zona intermareal los moluscos son importantes herbívoros. Particularmente en bajas latitudes y en el hemisferio sur, predominan las lapas pulmonadas pertenecientes al género *Siphonaria* (Underwood, 1980; Underwood & Jernakoff, 1981). Los quitones también son importantes en algunas regiones, pero sobre todo en el nivel intermareal inferior (Paine, 1980, López Gappa & Tablado, 1997). A

pesar de que existen numerosos estudios empíricos sobre la interacción planta-herbívoro en sistemas marinos (Underwood, 1980; Lubchenco & Gaines, 1981; Hawkins & Hartnoll, 1983; Chapman, 1995, Coleman *et al.*, 2006), en la mayoría se ha analizado la respuesta al impacto de la herbivoría sobre una especie determinada, y en menor grado se ha explorado cómo estos procesos afectan a grupos de especies de una comunidad (Anderson & Underwood, 1997). Las relaciones entre lapas y macroalgas han sido estu-

diadas en distintas regiones del mundo (Hawkins & Hartnoll, 1983), sin embargo, se conoce muy poco sobre este tipo de interacciones en las costas rocosas del Atlántico sudoccidental.

La existencia de complejas relaciones entre las distintas especies de una comunidad puede hacer que la actividad de los herbívoros resulte en múltiples efectos sobre toda su composición (Himmelman *et al.*, 1983; Farrell, 1988; Anderson & Underwood, 1997). Dado que algunas ostras y mejillones requieren la presencia de algas para reclutarse, los herbívoros tienen un efecto indirecto negativo sobre estas especies (Dayton, 1971; Sousa, 1984; Menge *et al.*, 1986; Petraitis, 1990). Distinguir los efectos directos de los indirectos es crucial para entender los mecanismos de interacción entre las especies de una comunidad, ya que en ecología los efectos indirectos pueden interpretarse de muchas formas (ver Miller & Kerfoot, 1987; Wootton, 1993; Billick & Case, 1994).

Existen muy pocos trabajos experimentales que muestren cómo los efectos indirectos pueden cambiar la composición de toda una comunidad (Bertness, 1984; Bach, 1994). Los enunciados de los efectos indirectos se limitan a analizar a las especies individualmente sin aportar conocimientos sobre el rol potencial de estos efectos en la modificación del conjunto. Tal información puede obtenerse mediante análisis multivariados (Benedetti-Cecchi *et al.*, 2000) Por tal motivo, en este estudio se llevaron a cabo una serie de pruebas multivariadas que puedan explicar más detalladamente los efectos que produce la exclusión de *Siphonaria lessoni* Blainville, 1824 en la estructura de la comunidad intermareal asociada a *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846).

Las respuestas multivariadas suelen reflejar un fuerte efecto directo sobre un pequeño grupo de algas, efectos indirectos sobre otras algas e invertebrados y efectos débiles sobre algunos otros componentes de estas asociaciones (Menge *et al.*, 1994; Menge, 1995; Anderson & Underwood, 1997; Benedetti-Cecchi, 2000).

En la zona intermareal de la provincia de Buenos Aires existe una única especie de lapa, *S. lessoni*. Es el herbívoro dominante y se halla distribuido a lo largo de todo el intermareal rocoso (Olivier & Penchaszadeh, 1968; Tablado *et al.*, 1994). Los picos de reclutamiento masivo de esta especie tienen lugar entre octubre y noviembre (Tablado *et al.*, 1994). Éstos se registran en niveles medios de la zona intermareal, disminuyendo notablemente en niveles superiores. Como consecuencia de estas variaciones, las poblaciones que se encuentran asociadas a la comunidad

de *B. rodriguezii* en el intermareal medio poseen tallas pequeñas, (longitud media: 6,5 mm) en comparación con los ejemplares de las zonas más altas (longitud media: 10,1 mm), (Olivier & Penchaszadeh, 1968; Tablado & López Gappa, 2001). Sin embargo, este fenómeno podría ser explicado por una baja competencia intraespecífica y un aprovechamiento más eficiente de los períodos de pastoreo en los niveles superiores (Olivier & Penchaszadeh, 1968; Martín & Estebenet, 1993; Tablado *et al.*, 1994, 2001; López Gappa *et al.*, 1996). Otros datos recientes obtenidos en la zona de Quequén, revelaron que la lapa *S. lessoni* es la segunda especie en importancia en cuanto a la densidad en la comunidad intermareal, alcanzando una abundancia de 73000 ind. m<sup>-2</sup> durante los meses de primavera, mientras que en el resto de las estaciones la cantidad de individuos tiene un orden de magnitud menor, alcanzando en promedio 4000 ind. m<sup>-2</sup>, en la zona intermareal media (Adami, 2005).

Las principales algas que colonizan la zona intermareal de Quequén son las clorofitas *Ulva rigida*, *Cladophora* sp. y *Enteromorpha compressa*, las rodofitas *Porphyra* cf. *leucosticta*, *Ceramium* sp., *Corallina officinalis* y *Polysiphonia* cf. *urceolata*, y diatomeas coloniales como *Navicula* sp. Sus respectivas abundancias presentan cambios estacionales muy marcados, algunas con picos en invierno y otras en primavera (López Gappa *et al.*, 1993).

El crecimiento y los hábitos alimenticios de *S. lessoni* fueron estudiados en poblaciones sobre balsas dentro del puerto de Mar del Plata, en donde *S. lessoni* se alimenta principalmente de algas microscópicas, esporas y propágulos de *Ulva* y *Enteromorpha* (Bastida *et al.*, 1971). En la zona de estudio de este trabajo, su patrón de pastoreo está controlado principalmente por la humedad del sustrato (López Gappa *et al.*, 1996). Si bien se conoce parcialmente la dieta de *S. lessoni*, sus períodos de pastoreo, su tasa de crecimiento y su anatomía (Olivier & Penchaszadeh, 1968; Bastida *et al.*, 1971; Tablado *et al.*, 1994; López Gappa *et al.*, 1996; Tablado & López Gappa, 2001) hasta este momento no se habían llevado a cabo experimentos que investiguen su capacidad de modificar la estructura de la comunidad dominada por *B. rodriguezii*, controlando la biomasa y composición de las poblaciones algales en forma directa (herbivoría) e indirecta sobre la producción y riqueza específica del resto de la comunidad asociada. La hipótesis planteada sostiene que la actividad de herbivoría de *S. lessoni* controla el desarrollo de algas epibiontes y modifica la composición de especies de la comunidad intermareal.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

La experiencia de campo se llevó a cabo en una zona rocosa del intermareal medio ubicada unos 4 km al este de la desembocadura del río Quequén Grande, entre las localidades de Quequén y Costa Bonita (S 38° 34' 05" - O 58° 38' 30"), (véase Fig. 1). La zona intermareal de Quequén se caracteriza por presentar un sustrato rocoso compuesto por plataformas de loess, que cuando queda descubierta durante la bajamar oscila entre 40 y 70 m en sentido horizontal, perpendicularmente a la costa. Además, una playa de arena angosta la separa de un acantilado costero de 7-8 metros de altura (López Gappa *et al.*, 1990).

El área seleccionada para el experimento de exclusión presentó una cobertura homogénea del mitílido *B. rodriguezii*, cubriendo prácticamente el 100% del sustrato primario.

### Diseño Experimental

La experiencia se realizó durante 5 meses entre verano y otoño (se inició el 12 de enero y se finalizó el 19 de junio) de 2002. El experimento incluyó 12 parcelas en total, separadas entre sí por una distancia de 1-2 m. La ubicación y el tratamiento para cada parcela fueron asignados aleatoriamente.

Se delimitaron 4 parcelas tratadas, 4 controles metodológicos y 4 controles biológicos de 20 x 20 cm. En las parcelas tratadas se extrajeron manualmente los individuos de *S. lessoni* y se aplicaron barreras de cobre granulado adherido al sustrato con resina epóxica marina. El cobre ya ha sido utilizado con anterioridad con excelentes resultados en otros experimentos de exclusión de moluscos (Cubit, 1984; Farrel 1988; Johnson, 1992; Paine, 2002). Los controles metodológicos consistieron en 4 parcelas con barreras de resina epóxica sin cobre y sin extracción de lapas, los que intentaron reproducir parcialmente las circunstancias bajo la cual el artefacto podría ocurrir sin recrear el tratamiento experimental. Los controles biológicos consistieron en parcelas de la comunidad natural marcadas en sus ángulos con clavos.

Las parcelas tratadas con cobre se controlaron semanalmente hasta el final de la experiencia, extrayendo las lapas que por su pequeño tamaño no fueron detectadas a simple vista al comienzo de la experiencia. Al cabo de poco más de 5 meses, se extrajeron con espátula todos los organismos encontrados junto con el sedimento acompañante de las 12 parcelas. Se extrajo del centro de cada parcela un área de 200 cm<sup>2</sup>, que

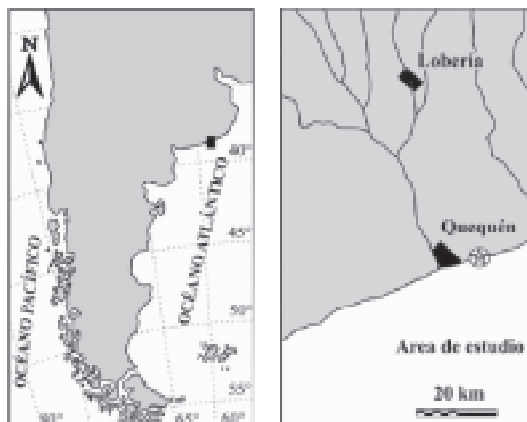


Fig.1. Ubicación del área de estudio.

es el área mínima de muestreo para este tipo de comunidades en la costa bonaerense (Adami *et al.* 2004).

### Análisis de los datos

El análisis del sedimento recolectado en cada muestra se realizó utilizando una columna de seis tamices (2000/1000/500/250/125/62,5  $\mu\text{m}$  de apertura de malla). De cada muestra se obtuvo el phi medio, el peso seco total del sedimento ( $\text{g. m}^{-2}$ ) y el porcentaje de materia orgánica. Para este último parámetro y posteriormente al tamizado del sedimento se tomó una fracción de cada muestra, que fue secada en estufa y muflada a 600°C durante 6 horas. Posteriormente la información obtenida se procesó mediante el programa Granus versión 1998 (Perillo *et al.*, 1995).

Se identificaron todas las especies de la comunidad, calculándose la biomasa ( $\text{g.m}^{-2}$ ) de las algas y estimándose la producción ( $\text{g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$ ) de los invertebrados a partir de la abundancia ( $\text{ind.m}^{-2}$ ) y la biomasa ( $\text{g.m}^{-2}$ ) (Brey, 1990; Warwick & Clarke, 1993) con el fin de integrar ambos tipos de datos en uno sólo. Como resultado se obtuvo una matriz básica de datos con valores estimados de producción y otra con valores de biomasa. También se calculó para cada muestra la riqueza específica (Margalef, 1977):  $d = (S-1)/\ln N$ .

La biomasa y producción estimada en las parcelas tratadas (T) fueron comparadas con los de los controles metodológicos (CM) y biológicos (CB) mediante ANOVA o la Prueba de Kruskal-Wallis en caso de no cumplirse los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza (Prueba C de Cochran). Las diferencias significativas se analizaron *a posteriori* con la Prueba de Tukey para análisis paramétricos (Sokal & Rohlf, 1981)

y la Prueba de Mann-Whitney para los análisis no paramétricos (Day & Quinn, 1989). Para comparar la estructura de la comunidad de los organismos asociados a *B. rodriguezii* entre los tratamientos, se tuvieron en cuenta a todas las especies encontradas al finalizar el experimento y se aplicaron métodos multivariados, utilizando el paquete de programas PRIMER (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research), (Clarke & Warwick, 1994). A partir de la matriz básica de datos (producción o biomasa) se obtuvo una matriz de similitud usando el índice de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957). Posteriormente se realizó Escalamiento multidimensional no métrico (MDS), para reproducir una ordenación bidimensional de los rangos de similitudes entre las muestras en los diferentes tratamientos. El estrés de dichas representaciones indica el grado de confianza de la configuración bidimensional del MDS (Clarke & Warwick, 1994). Para analizar la respuesta de toda la comunidad ante la exclusión de *S. lessoni*, se comparó la estructura de la comunidad con datos de biomasa y posteriormente con valores de producción mediante un análisis de similitudes (ANOSIM), (Clarke & Green, 1988; Clarke & Warwick, 1994). La misma metodología también se utilizó para comparar la respuesta de las algas en conjunto entre parcelas tratadas y controles. El estadístico R calculado por medio del ANOSIM se utilizó como medida comparativa del grado de separación entre los tratamientos (Clarke, 1993).

## RESULTADOS

### Sedimento

Las características del sedimento retenido en las parcelas ( $\phi$ , peso seco y porcentaje de materia orgánica) no variaron significativamente entre parcelas tratadas y controles (ANOVA,  $\Phi$ :  $F_{2,9} = 2,50$ ;  $P = 0,137$ ; peso seco del sedimento:  $F_{2,9} = 0,38$ ;  $P = 0,689$ ; porcentaje de materia orgánica:  $F_{2,8} = 0,98$ ;  $P = 0,413$ ) (Figs. 2 a, b y c).

### Análisis de la metodología

La densidad de *S. lessoni* fue significativamente menor en las parcelas tratadas (T) respecto a los controles (CM y CB) (Prueba de Kruskal-Wallis,  $H = 7,911$ ;  $P = 0,019$ , Prueba de Mann-Whitney,  $T < CM = CB$ ) con un promedio de 5 individuos en las exclusiones y un promedio de 51-69 individuos en los controles (Fig. 3). No se observaron diferencias significativas en la densidad de las lapas entre los controles metodológico y biológico.

No se detectaron diferencias significativas en la estructura de la comunidad asociada a *B.*

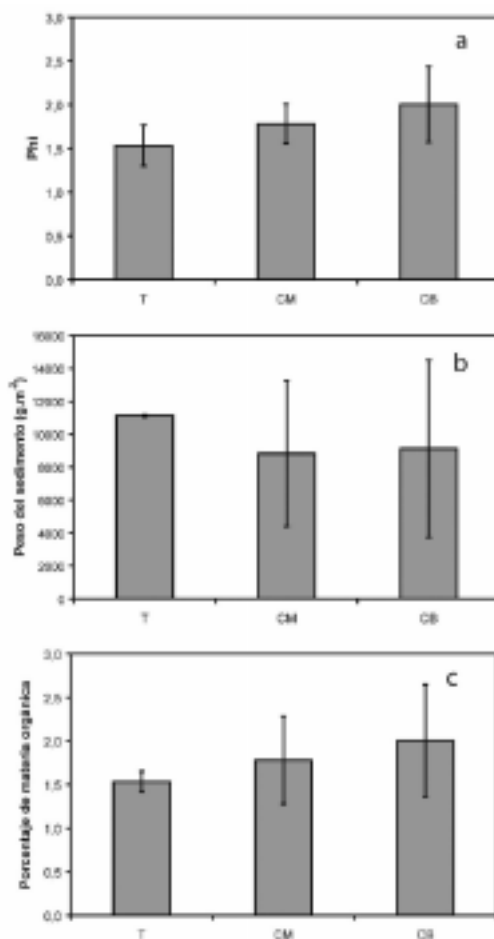


Fig. 2. a. Tamaño de grano, b. Peso seco total y c. Porcentaje de materia orgánica del sedimento acumulado en la matriz de *B. rodriguezii* (media y desviación estándar). T: parcelas tratadas, CM: Control metodológico y CB: Control biológico.

*rodriguezii* (ANOSIM, CM vs. CB,  $R = -0,323$ ;  $P = 1,00$ ) entre controles metodológicos y biológicos, es decir que ambos grupos de muestras presentaron un conjunto de especies similar. Esto es evidente al observar la configuración MDS, en donde no se observa separación neta entre las muestras de ambos tipos de controles (Fig. 4).

### Efectos de la herbivoría sobre la composición de especies

Durante el transcurso del experimento se registró un total de 22 especies (Tabla 1), pero en las parcelas tratadas con cobre sólo se observaron 17. La riqueza específica de la fauna asociada a la comunidad de *B. rodriguezii* no mostró cambios significativos entre los tratamientos (ANOVA,  $F_{2,9} = 0,77$ ;  $P = 0,48$ ).

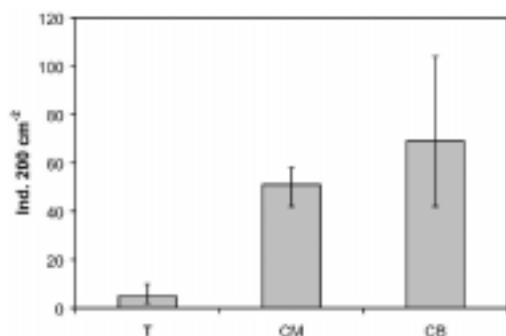


Fig. 3. Densidad de *S. lessoni*. Valores medios, máximos y mínimos de lapas. Las medias se calcularon sobre las 4 réplicas. T: parcelas tratadas, CM: control metodológico, CB: control biológico.

En las parcelas tratadas se incrementó el número de algas, apareciendo *Porphyra* cf. *leucosticta* y *Petalonia fascia* y del poliqueto *Halosydnella australis* (Tabla 1). Mientras que en los controles (CM y CB) fueron exclusivas *Pseudoparactis tenuicollis*, *Mytilus edulis platensis*, *Cyrtograpsus angulatus*, anfípodos eusíridos y poliquetos espionidos. La estructura de la comunidad asociada a *B. rodriguezii* no mostró diferencias significativas entre las parcelas tratadas y controles al final del experimento (ANOSIM con datos de biomasa,  $R = 0,34$ ;  $P = 0,08$ ), es decir que ambos grupos de muestras presentaron asociaciones de especies similares.

Un segundo análisis que excluyó a las algas reveló también que la estructura de la comunidad de asociada a *B. rodriguezii* no mostró diferencias significativas en cuanto a la composición faunística entre las parcelas sin *S. lessoni* y los controles después de 5 meses de exclusión (Fig. 4) (ANOSIM con datos de producción,  $R = 0,031$ ;  $P = 0,37$ ).

Además de los análisis multivariados se llevó a cabo un ANOVA con las especies de la macrofauna acompañante en la comunidad de *B. rodriguezii*, que aparecieron con mayor frecuencia en las muestras, en donde los resultados muestran que en todos los casos no hubo diferencias entre parcelas tratadas y controles.

Durante los meses que duró el experimento (enero – junio), abarcando a las estaciones de verano y otoño, las algas que estuvieron presentes fueron, en orden de abundancia: *Porphyra* cf. *leucosticta*, *Ulva rigida*, *Navicula* sp. y *Petalonia fascia* (Tabla 1, Fig. 5). *P. cf. leucosticta* y *P. fascia* estuvieron presentes sólo en las parcelas en donde las lapas fueron excluidas. *Navicula* sp. tuvo una biomasa significativamente mayor en las parcelas tratadas que en las controles (Prueba de

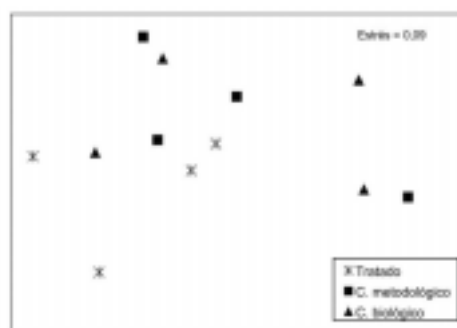


Fig. 4. Escalamiento multidimensional no métrico con valores de producción ( $\text{g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$ ) para los tres tratamientos. El valor de estrés de 0,09 indica una representación confiable de los datos.

Kruskal Wallis;  $H = 9,11$ ;  $P = 0,01$ ). Sin embargo, *U. rigida* no mostró cambios significativos entre los tratamientos (ANOVA,  $F_{2,9} = 0,86$ ;  $P = 0,45$ ). La biomasa promedio del conjunto de las algas en las parcelas sin lapas fue 50 veces mayor que en los controles (ANOVA,  $F_{2,9} = 12,96$ ;  $P = 0,002$ ; Prueba HSD de Tukey:  $T > CM = CB$ ). El análisis de similitudes (ANOSIM) mostró diferencias significativas cuando se comparó al conjunto de algas entre parcelas tratadas y controles (ANOSIM biomasa,  $R = 0,62$ ;  $P = 0,029$ ).

## DISCUSIÓN

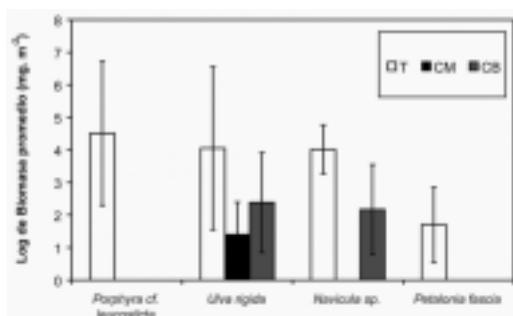
Si bien, observaciones previas en la misma zona de estudio (López Gappa *et al.*, 1993) asumieron que los factores físicos extremos como las altas temperaturas de primavera combinadas con estrés por desecación son uno de los principales disturbios que afectan la abundancia de las algas y regulan la estructura de la comunidad. La manipulación de los herbívoros en este experimento permitió evaluar el rol de esta interacción en este sistema.

La ausencia de diferencias significativas en la estructura de la comunidad entre controles metodológicos y biológicos evidenció que el diseño experimental y la metodología utilizados en esta experiencia fueron efectivos para probar la hipótesis original. Por otra parte, los resultados sugieren que el incremento de la biomasa de algas puede ser interpretado como un efecto directo de la cesación de herbivoría por parte de las lapas.

Las algas *Porphyra* cf. *leucosticta* y *Petalonia fascia*, que sólo estuvieron presentes en las parcelas en donde se excluyó a *S. lessoni*, probablemente estuvieron sometidas a una fuerte presión de herbivoría en parcelas de la comunidad natu-

Tabla 1. Lista de los taxa presentes al finalizar experimento de exclusión. Valores de producción ( $\text{g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$ ) para la fauna y biomasa ( $\text{g.m}^{-2}$ ) para las algas. T: tratados, CM: control metodológico, CB: control biológico.

| Taxa                                                 | T        | CM       | CB       |
|------------------------------------------------------|----------|----------|----------|
| <b>Cnidaria</b>                                      |          |          |          |
| 1 <i>Pseudoparactis tenuicollis</i> Mc Murrich, 1904 | 0,00     | 0,00     | 0,32     |
| <b>Nemertea</b>                                      |          |          |          |
| 2 <i>Lineus bonaerenses</i> Moretto, 1971            | 5,16     | 74,73    | 51,06    |
| <b>Annelida</b>                                      |          |          |          |
| 3 <i>Boccardia polybranchia</i> (Haswell, 1885)      | 74,09    | 44,72    | 54,41    |
| 4 Spionidae indet.                                   | 0,00     | 0,06     | 0,00     |
| 5 <i>Syllis proluxa</i> Ehlers, 1901                 | 7,29     | 11,18    | 24,02    |
| 6 <i>Naineris</i> sp. nov.                           | 5,02     | 6,06     | 5,92     |
| 7 <i>Halosydnella australis</i> Kinberg, 1855        | 0,18     | 0,00     | 0,00     |
| 8 <i>Perinereis</i> sp.                              | 27,79    | 14,11    | 19,44    |
| <b>Mollusca</b>                                      |          |          |          |
| 9 <i>Brachidontes rodriguezii</i> (d'Orbigny, 1846)  | 22509,41 | 24784,12 | 22709,63 |
| 10 <i>Mytilus edulis platensis</i> d'Orbigny, 1846   | 0,00     | 2,54     | 0,47     |
| 11 <i>Lasaea adansonii</i> (Gmelin, 1791)            | 1,34     | 1,44     | 2,59     |
| <b>Arthropoda</b>                                    |          |          |          |
| 12 Eusiridae                                         | 0,00     | 0,02     | 0,00     |
| 13 <i>Monocorophium insidiosum</i> (Crawford, 1937)  | 0,13     | 0,45     | 0,39     |
| 14 <i>Apohyale grandicornis</i> (Krøyer, 1845)       | 23,43    | 11,59    | 5,09     |
| 15 <i>Tanais dulongii</i> (Audouin, 1826)            | 0,51     | 0,72     | 0,69     |
| 16 <i>Sphaeroma serratum</i> (Fabricius, 1787)       | 0,29     | 0,27     | 2,65     |
| 17 <i>Cyrtograpsus angulatus</i> Dana, 1851          | 0,00     | 0,20     | 0,71     |
| 18 Chironomidae                                      | 0,08     | 0,14     | 0,30     |
| <b>Algae</b>                                         |          |          |          |
| <b>Rhodophyta</b>                                    |          |          |          |
| 19 <i>Porphyra leucosticta</i> Thuret                | 31,97    | 0,00     | 0,00     |
| <b>Chlorophyta</b>                                   |          |          |          |
| 20 <i>Ulva rigida</i> C. Agardh                      | 11,27    | 0,03     | 0,24     |
| <b>Chrysophyta</b>                                   |          |          |          |
| 21 <i>Navicula</i> sp.                               | 10,31    | 0,00     | 0,15     |
| <b>Phaeophyta</b>                                    |          |          |          |
| 22 <i>Petalonia fascia</i> (O. F. Müller) Kuntze     | 0,05     | 0,00     | 0,00     |

Fig. 5. Biomasa promedio ( $\text{mg.m}^{-2}$ ) y desvío estándar de las cuatro especies de algas presentes durante el período de exclusión de *S. lessoni*. Nótese la escala logarítmica en las ordenadas. T: parcelas tratadas, CM: control metodológico y CB: control biológico.

ral. Estos resultados también concuerdan con los de Farrell (1988) quien describió una alta abundancia *P. fascia* en parcelas con exclusión de lapas. Dado que *Petalonia fascia*, es una especie

que presenta alternancia de fases erectas e incrustantes (rafsioides) a lo largo del año, Lubchenco & Cubitt (1980) sugieren que la fase erecta de esta especie es una adaptación a los ambientes con una baja presión de herbivoría. Por otra parte, la microalga *Navicula* sp. también presentó una biomasa significativamente mayor en las parcelas con exclusión de lapas al final del experimento. Recientemente y en contraste con este resultado Aguilera & Navarrete (2008) observaron en las costas chilenas sólo efectos débiles y no significativos de la actividad de forrajeo sobre las microalgas. Por otro lado, Underwood (1980) también observó una rápida colonización de microalgas y algas foliosas después de la exclusión de los herbívoros de la comunidad intermareal. No obstante, estudios recientes (Jenkins *et al.* 2005; Coleman *et al.* 2006) examinaron el efecto de los herbívoros a distintas escalas espaciales, encontrando que esta respuesta rápida de ciertas algas a la ausencia de

herbívoros depende de la ubicación geográfica en donde se desarrolla la comunidad.

Cinco especies de invertebrados estuvieron ausentes en las parcelas con exclusión de lapas (*Cyrtograpsus angulatus*, *Mytilus edulis platensis*, *Pseudoparactis tenuicollis*, anfípodos eusíridos y poliquetos espiónidos). Sin embargo, los tres últimos taxa fueron raras por su baja abundancia dentro de la comunidad asociada a *B. rodriguezii*. A pesar de ello, los análisis multivariados (ANOSIM) no detectaron cambios significativos en la estructura de la comunidad asociada a este mitilido al final del experimento, ni tampoco se observaron cambios en la riqueza específica. La falta de consistencia del efecto de *S. lessoni* sobre la comunidad asociada podría deberse a las variaciones temporales en el período de reproducción y reclutamiento de los distintos invertebrados que la componen, siendo la escala temporal utilizada en este experimento insuficiente para capturar tales cambios dentro de la comunidad. Contrariamente, Farrell (1988) observó sobre las costas intermareales de Oregon que la exclusión de los herbívoros afectó no sólo la abundancia de las algas sino que además alteró la composición de otras especies dentro de la comunidad.

Posteriormente, Anderson & Underwood (1997) observaron un patrón similar en comunidades intermareales estuariales, en donde la exclusión de los herbívoros tuvo un fuerte efecto sobre la abundancia de las algas y la composición de otras especies de la comunidad, con un mayor número de especies en las parcelas sin herbívoros. Petraitis (1990) sugirió que en los intermareales rocosos de Nueva Inglaterra (EE.UU.), la herbivoría tuvo efectos negativos sobre el reclutamiento de *Mytilus edulis*, disminuyendo la abundancia de las algas que son las que le proveen los sitios de reclutamiento al mejillón, pero estudios más recientes han demostrado lo contrario (Phillips & Hutchison, 2008). Pese a que en el experimento aquí expuesto, no se analizó la interacción directa entre la actividad de la lapa y los mejillones, los resultados sugieren un efecto indirecto similar al obtenido para *M. edulis platensis*, que sólo estuvo presente en las parcelas controles. Sin embargo, no es posible establecer en forma concluyente si el efecto del herbívoro sobre este y otros invertebrados de la comunidad intermareal fue directo o indirecto, ya que habría que realizar más experimentos de campo excluyendo también a las algas de las parcelas sin lapas. En este caso deberíamos establecer a priori otras hipótesis sobre la posible cadena de interacciones entre las especies que conforman la comunidad, analizando efectos directos entre

pares de especies que no han sido tenidos en cuenta en este estudio.

La relevancia de este estudio reside en ser el primer experimento de manipulación que evalúa la intensidad del efecto del principal herbívoro sobre las comunidades intermareales de sustratos duros, mostrando un fuerte efecto sobre la biomasa de las algas, no así sobre la macrofauna e infauna asociada a la comunidad dominada por *B. rodriguezii*. Al igual que en estudios recientes (Benedetti-Cecchi, 2000; Coleman *et al.*, 2006), en un futuro se espera comparar los resultados obtenidos con otros a partir de experimentos similares a realizar en otra época del año, aumentando así la escala temporal y espacial, como así también el número de manipulaciones, a fin de identificar qué otros factores están afectando y regulando este tipo de sistemas.

#### AGRADECIMIENTOS

Se agradece a María del Carmen Fonalleras porque sin ella este trabajo no hubiera sido posible, a mi director de tesis de doctorado Juan López Gappa, ya que este trabajo forma parte de ella, a Alejandro Tablado, a Bianca, a Elisa. Al CONICET por la financiación parcial del trabajo, a la Estación Hidrobiológica de Puerto Quequén, por el apoyo logístico, y al MACN por darme mi espacio de trabajo.

#### BIBLIOGRAFÍA

- Adami, M.L. 2005. *Estructura y dinámica de una comunidad dominada por el mitilido Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) en la zona intermareal de Quequén y Necochea (Provincia de Buenos Aires). Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires. 151 pp.
- Adami, M.L., A. Tablado & J.J. López Gappa. 2004. Spatial and temporal variability in intertidal assemblages dominated by the mussel *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846). *Hydrobiologia* 520: 49-59.
- Aguilera, M.A. & S.A. Navarrete. 2008. ¿Redundancia funcional o complementariedad? Una evaluación experimental de los efectos de moluscos herbívoros intermareales sobre la colonización de algas. *Res. VII Cong. Lat. Malacol., Valdivia, Chile*, pp. 127.
- Anderson, M.J. & A.J. Underwood. 1997. Effects of gastropod grazers on recruitment and succession of an estuarine assemblage: a multivariate and univariate approach. *Oecologia* 109: 442-453.
- Bach, C.E. 1994. Effects of a specialist herbivore (*Altica subplicata*) on *Salix cordata* and sand dune succession. *Ecol. Monogr.* 64: 423-445.
- Bastida, R., A. Capezzani & M.R. Torti. 1971. Fouling organisms in the port of Mar del Plata (Argentina). I. *Siphonaria lessoni*: ecological and biometric aspects. *Mar. Biol.* 10: 297-307.

- Benedetti-Cecchi, L. 2000. The interplay of physical and biological factors in maintaining mid-shore and low-shore assemblages on rocky coasts in the north-west Mediterranean. *Oecologia* 123: 406-417.
- Bertness, M.D. 1984. Habitat and community modification by an introduced herbivorous snail. *Ecology* 65: 370-381.
- Billick, I. & T.J. Case. 1994. Higher order interactions in ecological communities: what are they and how can they be detected? *Ecology* 75: 1529-1543.
- Bray, J.R. & J.T. Curtis, 1957. An ordination of the unland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* 27: 325-349.
- Brey, T. 1990. Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight. *Meeresforschung* 32: 329-343.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust J Ecol* 18: 117-143.
- Clarke, K.R. & R.H. Green. 1988. Statistical design and analysis for a 'biological effects' study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 46: 213-226.
- Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 1994. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth Marine Laboratory, United Kingdom, 144 pp.
- Coleman, R.A., A.J. Underwood, L. Benedetti-Cecchi, P. Aberg, F. Arenas, J. Arrontes, J. Castro, R.G. Hartnoll, S.R. Jenkins, J. Paula, P. Della Santina & S.J. Hawkins. 2006. A continental scale evaluation of the role of limpet grazing on rocky shores. *Oecologia* 147: 556-564.
- Cubit, J.D. 1984. Herbivory and the seasonal abundance of algae on a high intertidal rocky shore. *Ecology* 65: 1904-1917.
- Chapman, A.R.O. 1995. Functional ecology of fucoid algae: 23 years of progress. *Phycologia* 34: 1-32.
- Day, R.W. & G.P. Quinn. 1989. Comparison of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecol. Monogr* 59: 433-463.
- Dayton, P.K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 40: 351-389.
- Farrell, T.M. 1988. Community stability: effects of limpet removal and reintroduction in a rocky intertidal community. *Oecologia* 75: 190-197.
- Hawkins, S.J. & R.G. Hartnoll. 1983. Grazing of intertidal algae by marine invertebrates. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 21: 195-282.
- Himmelman, J.H., A. Cardinal & E. Bourget. 1983. Community development following removal of urchins, *Strongylocentrotus droebachiensis*, from the rocky subtidal zone of the St. Lawrence Estuary, Eastern Canada. *Oecologia* 59: 27-39.
- Jenkins S.R., R.A. Coleman, P.D. Santina, S.J. Hawkins, M.T. Burrows & R.G. Hartnoll. 2005. Regional scale differences in the determinism of grazing effects in the rocky intertidal. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 287: 77-86.
- Johnson, L.E. 1992. Potential and peril of field experimentation: the use of copper to manipulate molluscan herbivores. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 160: 251-262.
- López Gappa, J.J. & A. Tablado. 1997. Growth and production of an intertidal population of the chiton *Plaxiphora aurata* (Spalowski, 1795). *The Veliger* 40: 263-270.
- López Gappa, J.J., A. Tablado & N.H. Magaldi. 1990. Influence of sewage pollution on a rocky intertidal community dominated by the mytilid *Brachidontes rodriguezii*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 63: 163-175.
- 1993. Seasonal changes in an intertidal community affected by sewage pollution. *Environ. Pollut.* 82: 157-165.
- 1996. Observations on activity pattern and resting site fidelity in the pulmonate limpet *Siphonaria lessona*. *Thalassas* 12: 27-36.
- Lubchenco, J. & J. Cubit. 1980. Heteromorphic life histories of certain marine algae as adaptations to variations in herbivory. *Ecology* 61: 676-687.
- Lubchenco, J. & S.D. Gaines 1981. A unified approach to marine plant-herbivore interaction. I. Populations and communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 12: 405-437.
- Margalef, R. 1977. *Ecología*. Ediciones Omega, S.A., Barcelona, 951 pp.
- Martín, P.R. & A.L. Estebenet. 1993. *Pachysiphonaria lessona* (Gastropoda: Pulmonata) en Bahía Creek (Río Negro, Argentina). I. Microhábitat y morfometría. *Res. XVI Reunión Arg. Ecol., Puerto Madryn*, pp. 194.
- Menge, B.A. 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction web: patterns and importance. *Ecol. Monogr.* 65: 21-74.
- Menge, B.A., E.L. Berlow, C.A. Blanchette, S.A. Navarrete & S.B. Yamada. 1994. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecol. Monogr.* 64: 249-286.
- Menge, B.A., J. Lubchenco & L.R. Ashkenas. 1986. Experimental separation of effects of consumers on sessile prey in the low zone of a rocky shore in the Bay of Panama: direct and indirect consequences of food web complexity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 100: 225-269.
- Miller, T.E. & W.C. Kerfoot. 1987. Redefining indirect effects. En: W.C. Kerfoot y A. Sih (eds.), *Predation: Direct and Indirect Impact on Aquatic Communities*, pp. 33-37. University Press of New England, Hanover.
- Olivier, S.R. & P.E. Penchaszadeh. 1968. Observaciones sobre la ecología y biología de *Siphonaria* (*Pachysiphonaria*) *lessona* (Blainville, 1924) (Gastropoda, Siphonariidae) en el litoral rocoso de Mar del Plata (Buenos Aires). *Cah. Biol. Mar.* 9: 469-491.
- Paine, R.T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *J. Anim. Ecol.* 49: 667-685.
2002. Trophic control of production in a rocky intertidal community. *Science* 296: 736-739.
- Perillo, G.M.E., E.A. Gómez, S. Aliotta, & D. Galindez. 1985. "GRANUS: un programa FORTRAN para el análisis estadístico graficado de muestras de sedimento". *Rev. Asoc. Argent. Miner. Petrol. Sediment.* 16: 1-5.
- Petratits P.S. 1990. Direct and indirect effects of



- predation, herbivory and surface rugosity on mussel recruitment. *Oecologia* 83: 405-413.
- Phillips N.E. & E. Hutchison. 2008. Grazer effects on algal assemblages and mussel recruitment in two different mid-intertidal communities in the Cook Strait, New Zealand. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 42: 297-306.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf, 1981. *Biometry*. Second Edition, W. H. Freeman and Co., New York, 895 pp.
- Sousa, W.P. 1984. Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spatial patterns of succession. *Ecology* 65: 1918-1935.
- Tablado, A., J.J. López Gappa & N.H. Magaldi. 1994. Growth of the pulmonate limpet *Siphonaria lessoni* (Blainville) in a rocky intertidal area affected by sewage pollution. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 175: 211-226.
- Underwood, A.J. 1980. The effects of grazing by gastropods and physical factors on the upper limits of distribution of intertidal macroalgae. *Oecologia* 46: 210-213.
- Underwood, A.J. & P. Jernakoff. 1981. Interaction between algae and grazing gastropods in the structure of a low-shore intertidal algal community. *Oecologia* 4: 221-233.
- Warwick, R.M. & K.R. Clarke. 1993. Comparing the severity of disturbance: a meta-analysis of marine macrobenthic community data. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 92: 221-231.
- Wootton, J.T. 1993. Indirect effects and habitat use in an intertidal community: interaction chains and interaction modifications. *Am. Nat.* 141: 71-89.

Recibido: 25-VII-2007

Aceptado: 1-XII-2008