



Universidad Nacional  
de la Patagonia  
San Juan Bosco



INSTITUTO DE DESARROLLO COSTERO  
DR. HÉCTOR E. ZAIXSO

# Complejidad estructural en matrices del mejillín del sur *Perumytilus purpuratus* (Bivalvia) y su comunidad asociada en Patagonia Central, Argentina

Universidad Nacional de la Patagonia  
San Juan Bosco

Facultad de Ciencias Naturales y  
Ciencias de la Salud  
Departamento de Biología y Ambiente

Alumno: Facundo Agustín Opazo  
Directora: Dra. Romina Noelia Verga  
Codirector: Dr. Damián Gaspar Gil

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PATAGONIA SAN JUAN BOSCO  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y CIENCIAS DE LA SALUD  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA Y AMBIENTE

**TESIS DE GRADO**

Licenciatura en Ciencias Biológicas



**Complejidad estructural en matrices del mejillín del sur  
*Perumytilus purpuratus* (Bivalvia) y su comunidad asociada en  
Patagonia Central, Argentina**

Alumno: Facundo Agustín Opazo

Directora: Dra. Romina N. Verga

Co-director: Dr. Damián G. Gil

Comodoro Rivadavia, Marzo 2026

## Agradecimientos

- ☞ Quiero agradecer a todas las personas que formaron parte de mi carrera.
- ☞ A mi familia, que sin su apoyo no podría haber llegado tan lejos, y que, si bien no entienden del todo lo que hago, me apoyaron a seguir mi sueño incondicionalmente. Este trabajo es posible gracias a ellos.
- ☞ A mi novia, que me acompañó durante este último año haciéndolo más lindo en todos los aspectos, y que además fue una de las personas que más me impulsó a terminar este trabajo.
- ☞ A mis directores, Romina y Damian, por haberme dado esta oportunidad y por haberme abierto las puertas al mundo de la investigación desde un principio. Gracias por sus enseñanzas, consejos, paciencia y dedicación, son unos excelentes profesionales, son mi ejemplo a seguir, no podría haber elegido mejores directores. Espero poder seguir aprendiendo y trabajando a su lado por mucho tiempo más.
- ☞ Al Jurado, por haber corregido este trabajo en tiempo récord y por sus comentarios que ayudaron a mejorarlo.
- ☞ A todos mis compañeros, que hicieron más amenas las cursadas de toda la carrera. Nunca faltaron las risas.
- ☞ A los profesores, que imparten sus clases con pasión por sus respectivos temas, me llevo una parte de cada uno en mi formación.
- ☞ A todos los investigadores y becarios que trabajan en el Instituto de Desarrollo Costero, que siempre tuvieron las puertas abiertas, haciéndome sentir bienvenido, gracias por todos los almuerzos y charlas compartidos.
- ☞ A Javier, Fer, Belén y Leo por la ayuda en los muestreos.
- ☞ A mis amigos de siempre Facu, Alen y Martin, que estuvieron ahí para juntarnos de vez en cuando y recargar energías.
- ☞ A la universidad, publica, gratuita y de calidad.

<b>1. Introducción</b>	<b>3</b>
<b>2. Objetivos</b>	<b>5</b>
2.1. Objetivo general	5
2.2. Objetivos específicos	6
<b>3. Metodología</b>	<b>6</b>
3.1. Área de estudio y muestreos	6
3.2. Procesamiento en laboratorio	8
3.3. Análisis estadísticos	10
<b>4. Resultados</b>	<b>12</b>
4.1. Caracterización ambiental y estructural de las matrices de <i>Perumytilus purpuratus</i>	12
4.2. Diversidad asociada a los mantos de <i>P. purpuratus</i>	15
4.3. Relación entre los factores ambientales, complejidad estructural y diversidad	21
4.4. Composición y estructura de la comunidad asociada a <i>P. purpuratus</i>	23
4.4.1. Especies que contribuyeron a la similitud intra-grupo	26
4.4.2. Especies que contribuyeron a la disimilitud entre grupos	27
4.5. Estructura trófica de la comunidad	29
<b>5. Discusión</b>	<b>30</b>
<b>6. Conclusiones</b>	<b>35</b>
<b>7. Bibliografía</b>	<b>37</b>

## 1. Introducción

Los moluscos bivalvos de la familia Mytilidae son conocidos por su abundancia y su capacidad para ser especies dominantes en las costas rocosas de todo el mundo (Gosling, 2021). Investigaciones previas sobre aspectos ecológicos en ambientes intermareales rocosos de la Patagonia Central Argentina han revelado la existencia de diferentes comunidades biológicas según la altura intermareal y el tipo de sustrato (Zaixso et al. 2015). Entre estas comunidades, se destacan los bancos de mitílidos —conocidos localmente como mejillinar— como la facie más importante y evidente en la comunidad epilítica mesolitoral (Zaixso et al. 2015). El mejillinar ha sido objeto de numerosos estudios, tanto descriptivos como funcionales (Zaixso et al. 1978; Adami et al. 2004; Bertness et al. 2006; Cuevas et al. 2006; Hidalgo et al. 2007; Arribas et al. 2013, 2015; Gutiérrez et al. 2015; Bagur et al. 2016; Adami et al. 2018; Méndez et al. 2018; Martin et al. 2025). El mejillinar está caracterizado por la dominancia del mejillín del norte *Brachidontes rodriguezii* en golfos nor-patagónicos y costa de la provincia de Buenos Aires y del mejillín del sur *Perumytilus purpuratus* desde las costas de Chubut hasta Tierra del Fuego (Zaixso et al. 2015). Las dos especies coexisten en golfos nor-patagónicos (Golfo San Matías y Golfo Nuevo) y forman mantos de composición específica mixta (Cuevas et al. 2006; Zaixso et al. 2015). El mejillinar puede ser reemplazado por una asociación con dominancia del mejillón *Mytilus platensis* en sitios protegidos del oleaje, con aporte de sedimento fino o de agua dulce (Zaixso et al. 2015).

Por lo general, los mitílidos pueden colonizar completamente cualquier superficie disponible, formando estructuras tridimensionales complejas, densas y con múltiples estratos, donde se desarrolla una competencia intraespecífica intensa (Alvarado & Castilla 1996; Guiñez & Castilla 1999; Guiñez et al. 2005; Prado & Castilla 2006). Estas estructuras, conocidas como matrices, crean microhábitats únicos que reducen la desecación durante la marea baja y ofrecen protección contra el oleaje (Asmus 1987; Commito & Boncavage 1989; Dittmann 1990; Seed & Suchanek 1992; Gutierrez et al. 2003). Además, se ha observado que estas matrices proporcionan refugio contra depredadores (Thiel & Ullrich 2002; Gil et al. 2018), facilitan el asentamiento pasivo de larvas y

posterior reclutamiento y ofrecen un resguardo contra las altas temperaturas o estrés osmótico durante la marea baja (Stephens & Bertness 1991). Por tal motivo, estas especies generadoras de hábitats se consideran ingenieros ecosistémicos (Jones et al. 1994, 1997). En particular, en el intermareal rocoso de la Patagonia Argentina, Bertness et al. (2006) resalta la matriz de mitílidos como un sostén vital para la supervivencia de numerosas especies de invertebrados frente a la marcada desecación causada por los fuertes vientos del oeste. Investigaciones en Patagonia central han identificado áreas y niveles en donde las matrices de mejillines exhiben una estructura elevada en forma de cúpula, formadas por múltiples capas de individuos, donde aquellos en la base generalmente no están fijados al sustrato mediante sus filamentos bisales (Gil & Zaixso 2008; Mutti 2017; Gil et al. 2018). Estas estructuras han sido denominadas *hummocks* en los intermareales rocosos de Escocia para los mantos de mejillón *Mytilus edulis* (Hughes & Griffiths 1988; Davenport et al. 1998). Los *hummocks* se forman debido al agregamiento de mitílidos a medida que crecen, pudiendo ser eventualmente eliminados (formando espacios vacíos) por tormentas, en un proceso conocido como *self-thinning* o auto-raleo, según Hughes y Griffiths (1988). En intermareales protegidos de la costa de Escocia, los *hummocks* estudiados pueden permanecer durante muchos meses o incluso años (Davenport et al. 1996). En Argentina, estos fenómenos han sido también descritos para *Brachidontes rodriguezii* en intermareales de la Provincia de Buenos Aires (Gutiérrez et al. 2015), aunque la extensión vertical de esta forma de agregación es algo limitada.

Las matrices de mitílidos generan un microambiente que favorece el desarrollo de diversas especies de invertebrados intermareales (Tsuchiya & Nishihira 1985; Seed 1996; Thiel & Ullrich 2002; Bertness et al. 2006; Prado & Castilla 2006). En otros mitílidos o poblaciones estudiadas, la complejidad estructural, la heterogeneidad ambiental y la especie formadora de banco pueden influir en la diversidad y en la estructura de las comunidades asociadas, variando con el tamaño, la edad del parche y la altura intermareal (Tsuchiya & Nishihira 1985, 1986, Seed & Suchanek 1992; Seed 1996). En particular, estudios realizados en mantos de *P. purpuratus* de restingas abruptas en Chile muestran que, aunque la riqueza puede no modificarse, la

equitabilidad y la estructura comunitaria responden a la complejidad del manto y a la presencia de sedimentos o algas (Prado y Castilla 2006).

En Patagonia central (golfo San Jorge) los mejillinares se presentan como grandes extensiones en la costa rocosa. La complejidad estructural, referida al grado de desarrollo de las matrices y variables demográficas como la densidad, biomasa y el tamaño corporal varían respecto a un gradiente de altura intermareal y dependen además de condiciones locales propias de cada sitio (Mutti 2017; Mutti *et al.* en preparación). Sin embargo, la importancia de la presencia/ausencia de *hummocks* en matrices multicapa versus matrices monocapa sobre la diversidad y comunidad a lo largo de un gradiente de altura y su relación con varios factores ambientales no ha sido examinada. La variada geomorfología, exposición al oleaje y tipo de sustratos encontrada en intermareales patagónicos ofrecen un apropiado marco para su estudio. Además, en un contexto de cambio global con potencial pérdida de biodiversidad, los estudios sobre organismos bentónicos que proporcionan hábitat biogénico son claves a fin de comprender procesos ecológicos. En este sentido, la falta de información resulta particularmente preocupante ante la creciente evidencia de eventos de mortalidad masiva que han afectado a mejillinares del norte patagónico (Méndez et al. 2021).

## **2. Objetivos**

### **2.1. Hipótesis y objetivo general**

La hipótesis principal es que la complejidad estructural de las matrices de *P. purpuratus* y la heterogeneidad ambiental influyen en la composición, diversidad y estructura trófica de las comunidades asociadas, aumentando la diversidad en mantos estratificados y espacios subyacentes.

El objetivo general fue evaluar los cambios en la diversidad y en la estructura de la comunidad de la macrofauna estrictamente asociada a mantos del mejillín del sur (*Perumytilus purpuratus*) en función de variables ambientales y del grado de complejidad estructural de dichos mantos en una restinga expuesta del golfo San Jorge, Argentina.

## **2.2. Objetivos específicos**

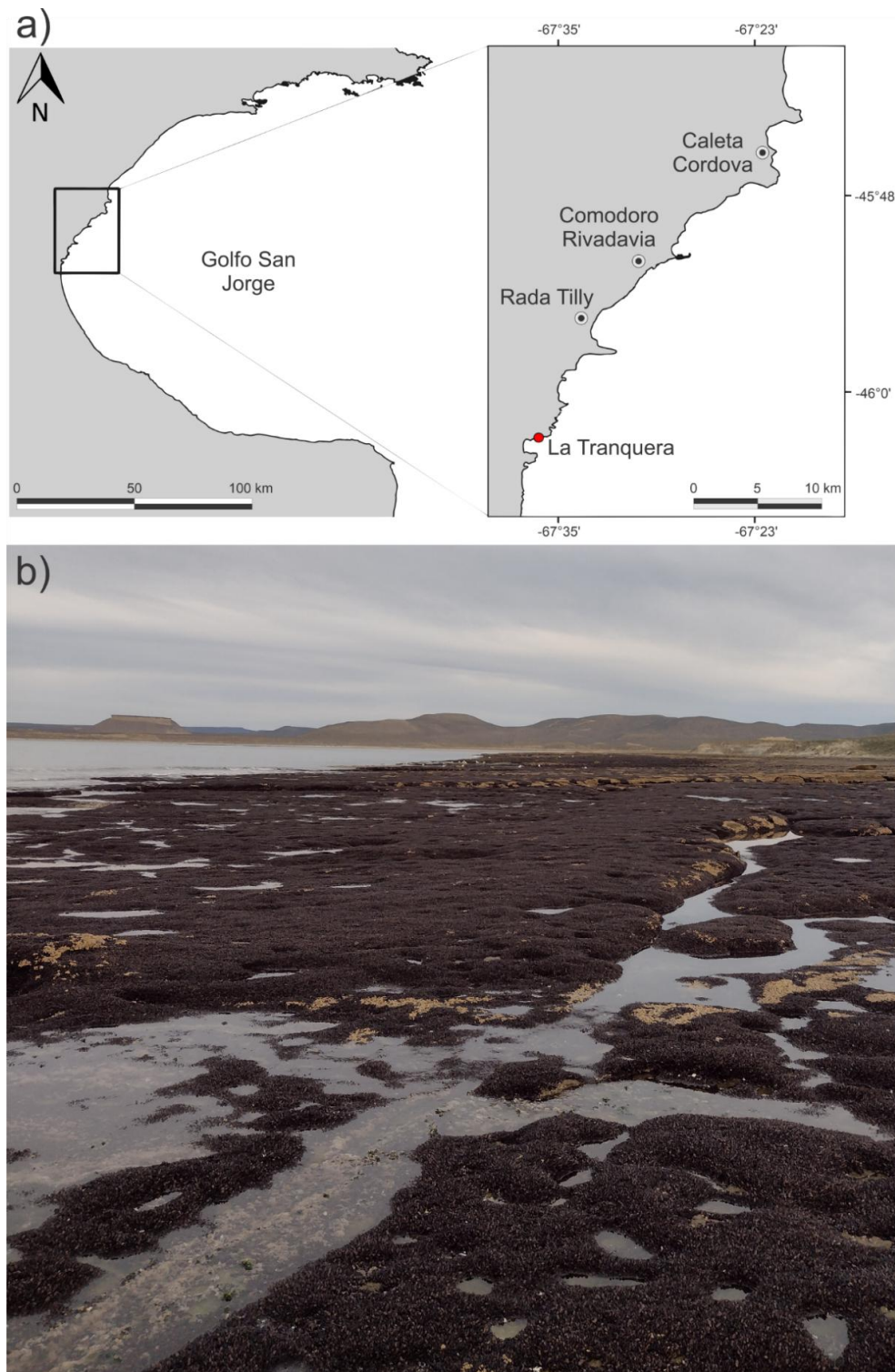
- I. Evaluar los patrones de abundancia y diversidad (números de Hill) de la macrofauna asociada a los mantos de mitílidos y su relación con variables ambientales (sedimento y altura intermareal) y estructurales de la matriz (número de capas, presencia de hummocks, talla de los mejillines, densidad, volumen y biomasa).
- II. Analizar los cambios en la composición y estructura de las comunidades macrozoobentónicas asociadas en relación con el nivel intermareal y distintas categorías de complejidad estructural de los mantos.
- III. Examinar cambios en los grupos tróficos en los gradientes estudiados.

## **3. Metodología**

### **3.1. Área de estudio y muestreos**

El muestreo se realizó en una restinga (intermareal rocoso) del golfo San Jorge ubicada en playa La Tranquera (Prov. de Santa Cruz, 46°02'24,61"S; 67°35'52,61"W) (Figura 1) en el mes de Agosto de 2023. El muestreo se realizó en invierno, cuando las condiciones de radiación solar y vientos no son extremas, por lo que las condiciones observadas pueden considerarse basales. Este sitio, de alta exposición al oleaje y leve pendiente, presenta plataformas abrasivas duras de origen sedimentario (formación Chenque), con extensas superficies expuestas y pozas de marea profundas de tamaños variable (Gil et al. 2011, 2025) en comparación a otras restingas del golfo (Verga et al. 2025). Dado que estudios previos indican que la complejidad estructural de la matriz de mitílidos varía a lo largo de un gradiente intermareal y que la diversidad máxima en su complejidad ocurre hacia niveles medio e inferiores de la restinga (Mutti 2017), se realizó un muestreo estratificado considerando cuatro niveles u horizontes: (1) horizonte mesolitoral superior (MS), definido entre 5,2 y 3,8 m respecto al plano de reducción local; (2) horizonte mesolitoral medio (MM, definido entre 3,8 y 2,4 m); (3) horizonte mesolitoral inferior (MI, definido entre 2,4 y 1,2 m) y (4) límite inferior del MI y transición al infralitoral superior (IS, definido entre 1,2 y 0,9 m). En los niveles MS y MM se tomaron seis

muestras bentónicas, en el nivel MI para incluir tanto a las matrices con y sin desarrollo de *hummocks* se tomaron cinco muestras de cada categoría, por último, se tomaron 5 muestras del IS. Se procuró trabajar en matrices en sustratos sin pendientes pronunciadas.



**Figura 1.** Localización del área de estudio en playa La Tranquera. **a)** Mapa de ubicación del sitio de muestreo en el Golfo San Jorge. **b)** Vista general de la playa.

Las muestras de bentos fueron tomadas utilizando una cuadrícula de  $10 \times 10$  cm (unidad muestral= $100 \text{ cm}^2$ ) (Figura 2a) y se realizó de manera aleatoria en zonas con cobertura completa de mejillinar. Previo a la recolección de las muestras, se tomó una fotocadrícula de mayor área ( $2500 \text{ cm}^2$ ) a fin de capturar metadatos asociados al contexto ambiental de la muestra. Además, se registró *in situ* para la muestra biológica ( $100 \text{ cm}^2$ ): la altura máxima del mejillinar hasta el sustrato, el espesor propio de la matriz ( $\pm 1$  mm) y el número de capas aproximado según vista de perfil (Figura 2b). En el caso de las muestras con desarrollo de *hummocks* (tipo domos), se registró además las dimensiones aproximadas de estos (radio mayor y menor en vista superior, presencia de desarrollo de espacios sub-*hummocks*). La muestra se recolectó mediante un raspado cuidadoso del sustrato y se fijó en formol al 4%.



**Figura 2.** a) Detalle del raspado bentónico con espátula. b) Visualización de las capas de mejillinar en vista de perfil.

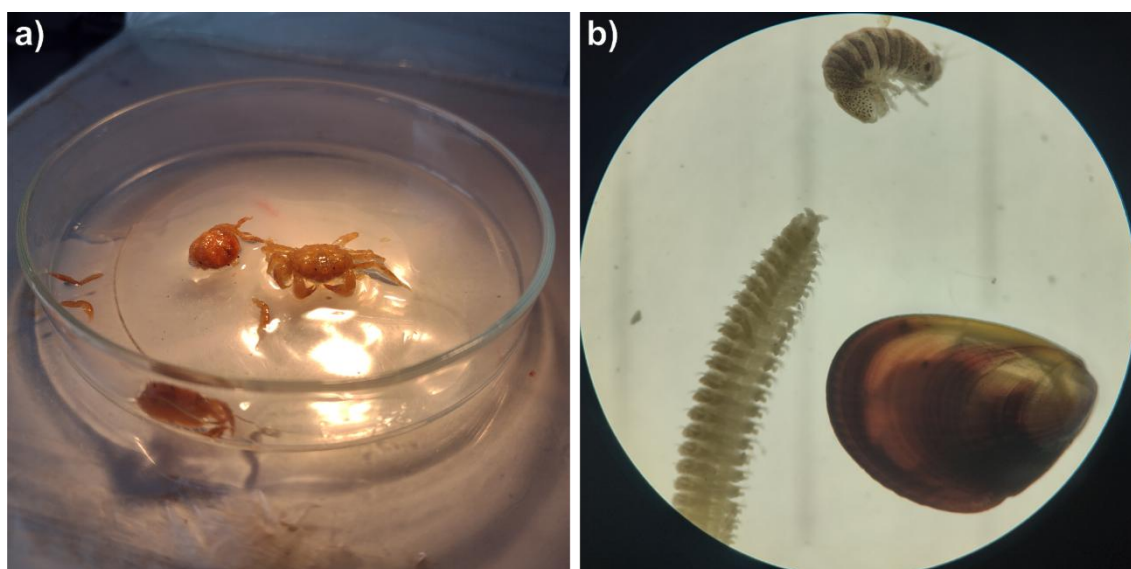
### 3.2. Procesamiento en laboratorio

A fin de separar los mitílidos, la biota asociada y el sedimento retenido, cada una de las muestras fueron lavadas de manera cuidadosa sobre una serie de seis tamices de diferente malla (1700, 850, 500, 250, 125 y  $63 \mu\text{m}$ ). La biota correspondiente a macrofauna que quedó retenida en los tamices mayores a  $500 \mu\text{m}$  fueron conservadas en etanol al 70%. Las fracciones de sedimento retenidas en tamices de malla más fina ( $< 500 \mu\text{m}$ ), se secaron hasta peso

constante en estufa a 60° C por 48 horas y se pesaron en balanza granataria ( $\pm$  0,01 g).

A fin de caracterizar el desarrollo de los mantos de *Perumytilus purpuratus*, los individuos (retenidos en malla  $>1700 \mu\text{m}$ ) fueron contabilizados y se estimó su volumen por desplazamiento de líquido utilizando una probeta graduada ( $\pm$  2 ml). Previo a este procedimiento, se separaron elementos que contribuyen a incrementar la complejidad estructural como valvas vacías y rotas y se estimó su volumen ( $\pm$  1 ml) de manera independiente. Se tomó una submuestra representativa de *P. purpuratus* y se midió el largo total de la valva con un calibre Vernier digital ( $\pm$  0,1 mm).

Respecto a la fauna asociada (fracciones de 1700 y 850  $\mu\text{m}$ ) se procedió a identificar al nivel taxonómico más bajo posible (Figura 3), y cuantificar las especies presentes utilizando diversas claves de identificación y/o consulta con especialistas. Si bien se cuenta con información referida a cada fracción de tamaño, en esta tesis los resultados se expresan en su conjunto (macrofauna  $>850 \mu\text{m}$ ). La fauna asociada de la fracción de 500  $\mu\text{m}$  se guardó en frascos con etanol al 70% para futuros análisis.



**Figura 3. a)** Identificación de la fauna bajo microscopio estereoscópico (*Halicarcinus planatus*).

**b)** Detalle en lupa de un recluta de mejillín, un gusano poliqueto de la especie *Rhynchospio glutaea* y un isópodo del género *Pseudosphaeroma* sp.

### 3.3. Análisis estadísticos

#### Variables ambientales, estructurales e índices de diversidad univariados

Para validar la estimación *in situ* del número de capas en perfil, se realizó una segunda estimación del número de capas en los mantos del mejillinar dividiendo el espesor del manto (mm), por la talla mediana de *P. purpuratus* de cada muestra con el objeto de reducir la influencia de ejemplares pequeños. Para examinar que la estimación obtenida mediante este cociente refleja la variación observada en el número de capas evaluado en campo se utilizó el análisis de correlación de Pearson para confirmar dicha relación.

Se estimó la biomasa acumulada de los mejillines por unidad muestral mediante el uso de regresiones longitud-peso realizadas en estudios previos (Verga 2020) y se utilizaron diagramas de cajas (*boxplots*) para explorar patrones en potenciales variables explicativas (densidad, talla mediana, volumen, biomasa y número de capas de *P. purpuratus*, valvas vacías y sedimento retenido) en función de la complejidad estructural y nivel intermareal. Los diagramas fueron elaborados en R utilizando el paquete ggplot2 (Wickham 2016).

Sobre la matriz de muestras por especies, se calculó la abundancia total de individuos por muestra y los siguientes índices de diversidad de Hill: (1) S o riqueza específica ( $q=0$ ), (2)  $N_1$  o número efectivo de especies abundantes (número de Hill de orden  $q=1$ ), (3)  $N_2$  o número efectivo de especies muy abundantes (número de Hill de orden  $q=2$ ) y (4)  $N_{1,0}$  o uniformidad calculada como la razón entre el número de Hill de orden  $q=1$  y  $q=0$  (Hill 1973; Jost 2006, 2007). La variabilidad de estos fue analizada según cinco categorías de complejidad estructural y nivel mediante ANOVAs de una entrada con comparaciones planeadas repetidas entre niveles/estructuras (contrastes no ortogonales) cuyos valores de  $p$  fueron corregidos según el procedimiento secuencial de Holm-Bonferroni (Quinn & Keough 2002) con el objeto de reducir la inflación del error de tipo I. Previamente se verificaron los supuestos de normalidad (prueba de Shapiro–Wilk) y homogeneidad de varianzas (prueba C de Cochran). En los casos necesarios, se aplicaron transformaciones

logarítmicas o de raíz cuadrada (Quinn & Keough 2002). Estos análisis se realizaron con el software *Statistica* versión 7.0 (StatSoft Inc.)

A modo de integración, se aplicó un análisis de componentes principales (ACP) con el objetivo de reducir la dimensionalidad del conjunto de datos y explorar patrones de variación entre muestras, identificando gradientes o agrupamientos en función de las variables explicativas ambientales, de estructura y los índices de diversidad. Previamente al ACP los datos fueron estandarizados para homogeneizar la escala entre variables y se inspeccionó la matriz de diagramas de dispersión (*Draftman plots*) para identificar posibles relaciones colineales entre las variables explicativas. El análisis de componentes principales (ACP) se realizó en el entorno R utilizando la función `prcomp()` del paquete base *stats*. La representación gráfica del ACP fue elaborada mediante el paquete *ggplot2* (Wickham 2016).

### **Estructura de la comunidad asociada al mejillinar**

Para examinar cambios en la estructura de la comunidad inherente a los mantos de mitílidos se construyó inicialmente una matriz de abundancia de especies por muestra. Esta matriz se transformó mediante raíz cuadrada para reducir la influencia de especies muy abundantes (Clarke & Warwick 2001). A continuación, se convirtió en una matriz de similitud utilizando el índice de Bray–Curtis. Posteriormente, se aplicaron métodos exploratorios de ordenación y clasificación multivariada a través de un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) para representar gráficamente las relaciones de similitud entre muestras en un espacio bidimensional. Los valores de estrés del nMDS se reportaron para evaluar la fidelidad de la representación. Además, se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico mediante UPGMA (*Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*) para identificar grupos de muestras con composiciones de especies similares. Finalmente, se realizó un análisis nMDS de trayectorias acumuladas a fin de identificar de manera gráfica los cambios más notorios entre niveles/complejidades. Las diferencias estadísticas (métodos confirmatorios) en las comunidades asociadas a mitílidos, en función del nivel/complejidad estructural, fue analizada mediante un análisis de similitud (ANOSIM) secuencial entre las categorías estudiadas ajustadas por procedimiento de

Holm-Bonferroni. Se realizaron 9999 permutaciones para obtener la significancia de cada comparación. Posteriormente, se utilizó el análisis SIMPER para identificar las especies que contribuyeron a la similitud de cada una de las categorías y las especies que más contribuyeron a la disimilitud entre las categorías (Clarke & Warwick 2001). Estos análisis se realizaron con el software *PRIMER* versión 6 (PRIMER-E Ltd.)

### **Grupos tróficos**

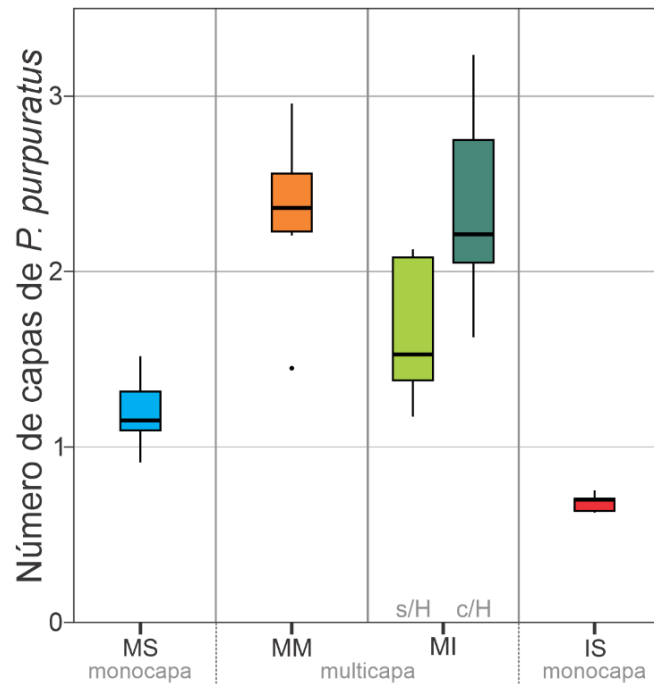
Finalmente, para cada taxa evaluado se categorizó según su principal grupo trófico en carroñero, suspensívoro, filtrador, detritívoro, depredador y herbívoro, se acumularon las abundancias en cada categoría y se analizó su variabilidad entre niveles y categorías estructurales de los mantos utilizando gráficos exploratorios acumulados. La información sobre aspectos tróficos fue obtenida de fuentes *online* (ej., WoRMS), bibliografía especializada (Martin et. al. 2025) o consulta con especialistas.

## **4. Resultados**

### **4.1. Caracterización ambiental y estructural de las matrices de *Perumytilus purpuratus***

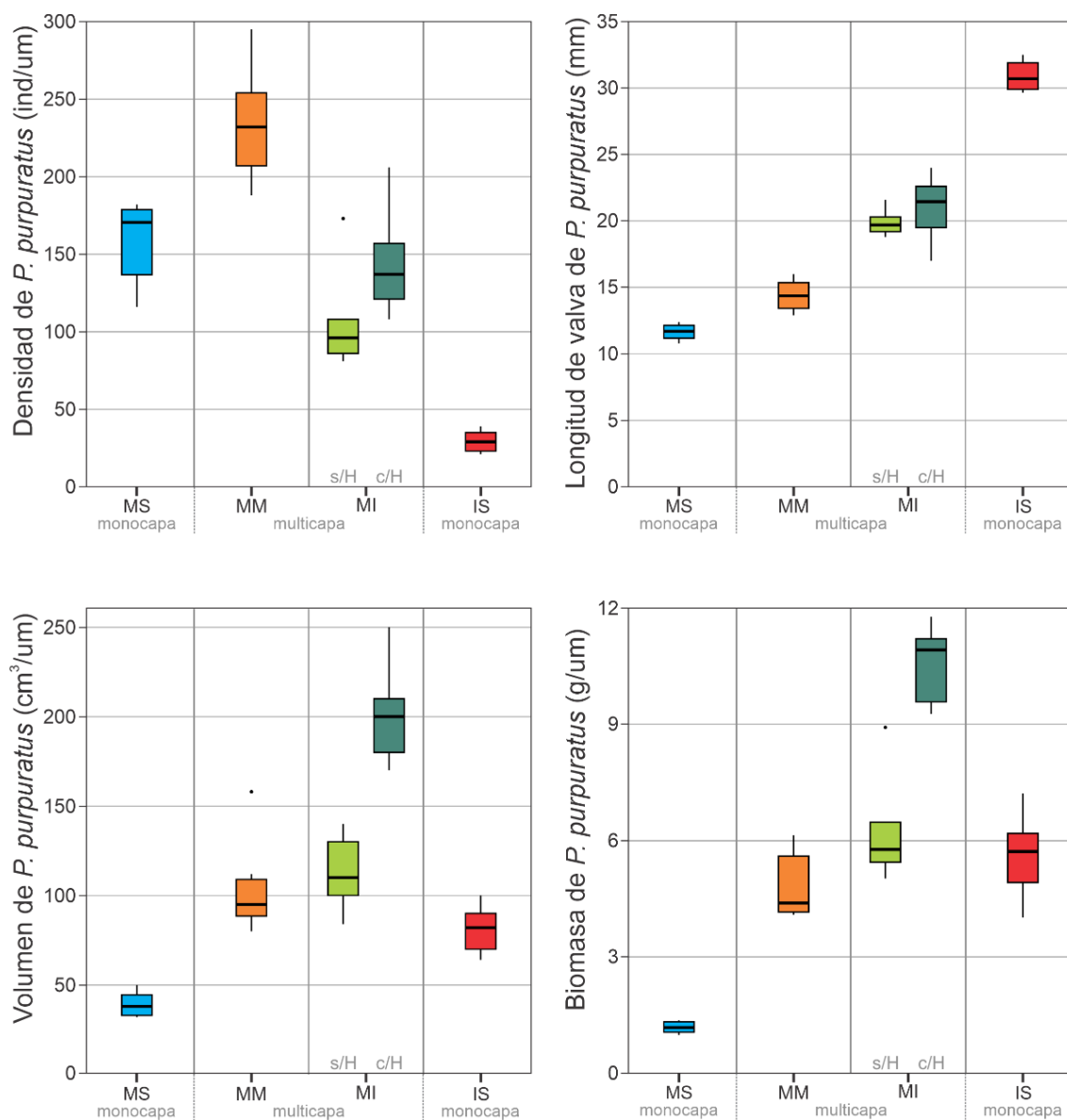
El análisis de correlación de Pearson mostró una relación positiva y significativa entre los métodos de campo y de laboratorio en la estimación del número de capas ( $r=0,81$ ;  $p<0,001$ ), indicando que la estimación obtenida mediante el cociente espesor de mejillinar/talla mediana refleja adecuadamente la variación observada en el número de capas evaluado en el campo.

El número de capas de *Perumytilus purpuratus* estimado osciló entre 0,6 a 3,2 capas o estratos, y separa claramente los arreglos de monocapas correspondientes a los niveles MS y IS de los arreglos de multicapas (niveles MM y MI, Figura 4). Asimismo, en los niveles MM y MI c/H se observaron los mayores números de capas, siendo MI c/H el más variable y con fuerte asimetría positiva.



**Figura 4.** Número de capas estimado de *Perumytilus purpuratus*. MS: Mesolitoral superior; MM: Mesolitoral medio; MI: Mesolitoral inferior; IS: Infralitoral superior; s/H: Sin *hummocks*; c/H: Con *hummocks*. Debajo del eje X, en gris, se indica la complejidad estructural dominante en cada nivel.

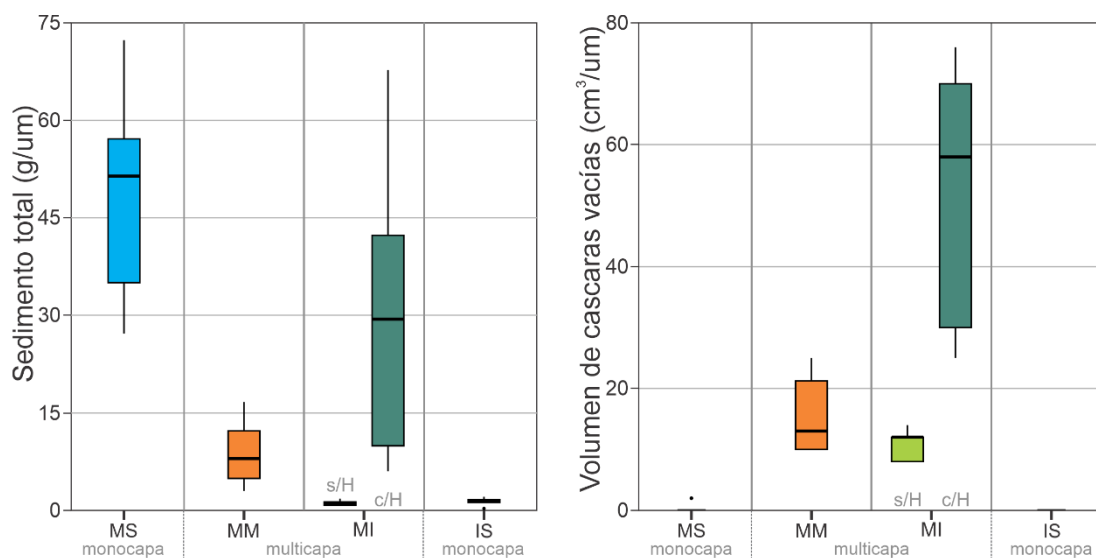
La densidad de *P. purpuratus* aumentó desde el horizonte mesolitoral superior (MS) hacia el mesolitoral medio (MM) para luego disminuir hacia niveles inferiores. Alcanzó los valores más altos en el MM, con una mediana de 232 ind/um (um=100 cm<sup>2</sup>, Figura 5), mientras que en el MS fue de 170 ind/um. En el mesolitoral inferior (MI) la densidad disminuyó con respecto a los primeros dos niveles, siendo menor en los mantos sin *hummocks* (96 ind/um) respecto a aquellos con *hummocks* (137 ind/um). Además, se observó que en los niveles superiores (MS y MM) la densidad resultó más heterogénea mientras que en los niveles inferiores fue más homogénea. Por último, en los mantos con desarrollo de *hummocks* la densidad es más variable respecto a mantos del mismo nivel sin desarrollo de *hummocks*.



**Figura 5.** Caracterización demográfica y estructural de las matrices de *P. purpuratus*. MS: Mesolitoral superior; MM: Mesolitoral medio; MI: Mesolitoral inferior; IS: Infralitoral superior; s/H: Sin *hummocks*; c/H: Con *hummocks*. Debajo y en gris se indica la complejidad estructural dominante en cada nivel.

La talla de *P. purpuratus* varió entre 5 y 38 mm (media $\pm$ DE = 16,8 $\pm$ 7,5 mm, n=1510). Se observó un claro gradiente vertical, donde los mejillines de los niveles superiores fueron más pequeños en comparación con los de los niveles medio e inferiores (Figura 5). Las longitudes máximas se registraron hacia el IS, donde los individuos alcanzaron tamaños corporales de entre 29,7 y 32,5 mm. La variabilidad de las tallas fue en general reducida, aunque fueron más heterogéneas en los mantos con desarrollo de *hummocks*.

Los arreglos multicapa presentaron un mayor volumen y biomasa de *P. purpuratus* (Figura 5), con un incremento desde los niveles superiores hacia el nivel inferior (MI), donde se registraron los valores más altos. En particular, los mantos con *hummocks* mostraron mayor volumen ( $250 \text{ cm}^3/\text{um}$ ) y biomasa ( $\sim 12 \text{ g/um}$ ) que aquellos sin *hummocks*, reflejando una mayor heterogeneidad en ese nivel. La variabilidad fue similar entre niveles, aunque siempre menor en el MS.



**Figura 6.** Variables ambientales correspondientes a *P. purpuratus*. MS: Mesolitoral superior; MM: Mesolitoral medio; MI: Mesolitoral inferior; IS: Infralitoral superior; s/H: Sin *hummocks*; c/H: Con *hummocks*. Debajo y en gris se indica la complejidad estructural dominante en cada nivel.

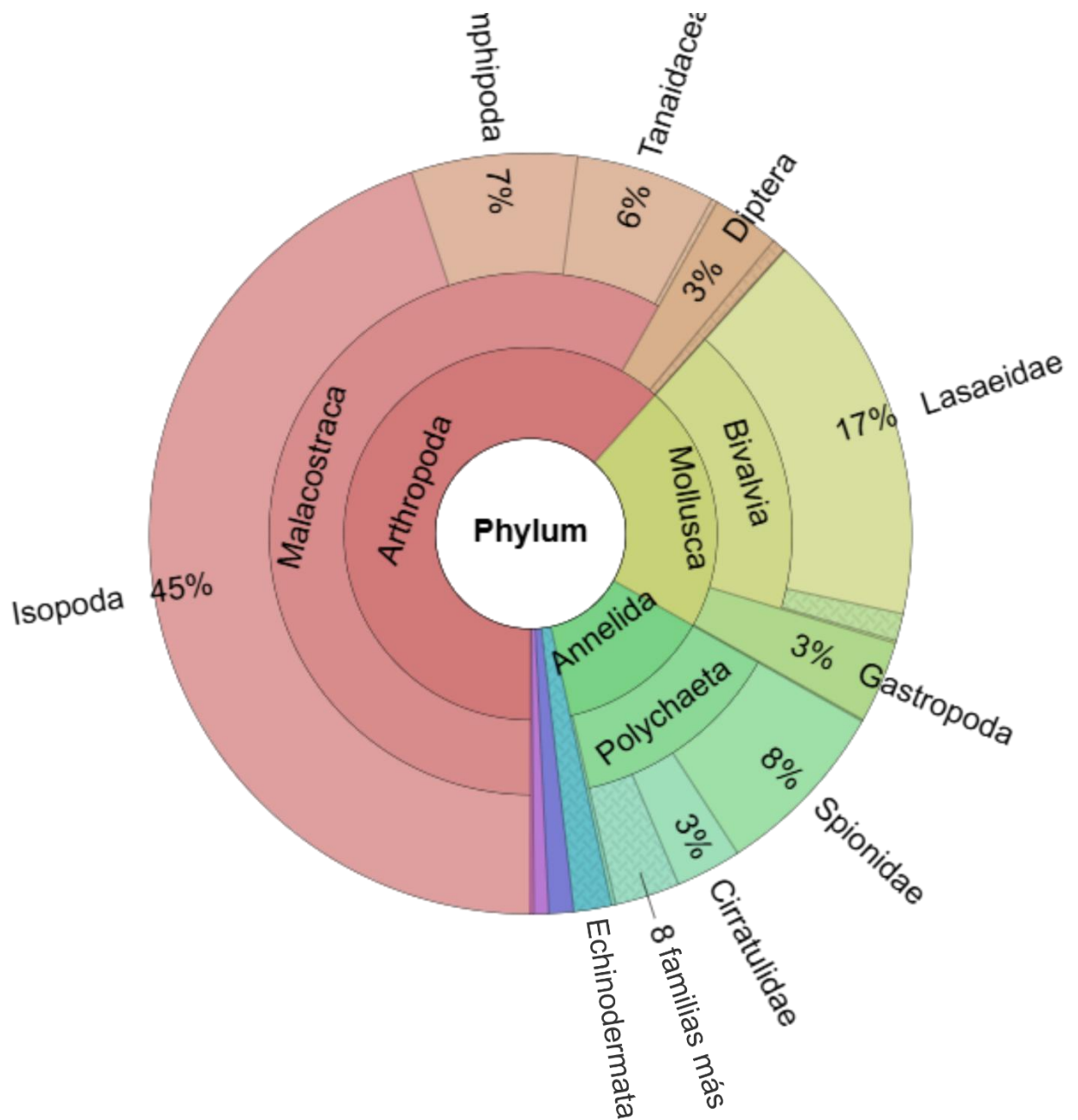
El mayor acúmulo de sedimento se dio en el MS con una mediana de  $51,4 \text{ g/um}$  (Figura 6), seguido por el MI c/H con gran variabilidad y el MM en menor medida. A su vez, en el MI s/H y el IS fue donde se encontró la menor cantidad de sedimento.

En los arreglos de monocapa no se encontraron cascaras vacías entre las muestras en ninguno de los niveles, mientras que en las multicapas retuvieron cascaras, en especial en el MI c/H donde se encontró el mayor volumen de cascaras vacías ( $76 \text{ cm}^3/\text{um}$ ), es concordancia con el mayor número de capas (Figura 6).

#### 4.2. Diversidad asociada a los mantos de *P. purpuratus*

En las 27 muestras analizadas de la fauna asociada a *P. purpuratus* se identificaron y registraron 2757 individuos pertenecientes a 41 taxones de 7

phyla diferentes (Tabla 1). El *phylum* Arthropoda fue el más abundante en el sitio de estudio, con el 62% de los individuos totales, siendo la familia Sphaeromatidae (orden Isopoda) la que aportó el 45% de la abundancia total de organismos (Figura 7). Los otros dos taxones que aportaron gran cantidad de individuos fueron el *phylum* Mollusca (22%) y la clase Polychaeta (13%), la abundancia de este último fue bastante variable entre niveles, siendo la familia Lasaeidae (17%) y la familia Spionidae (8%) las más abundantes de cada taxón respectivamente.



**Figura 7.** Composición taxonómica de la macrofauna asociada a mantos de *Perumytilus purpuratus* en la restinga de playa La Tranquera.

**Tabla 1.** Listado de taxones de la fauna asociada a mantos de *Perumytilus purpuratus* en playa La Tranquera. Los organismos fueron identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible.

<b>Phylum Cnidaria</b>	Cirratulidae
Clase Anthozoa	<i>Cirratulus</i> sp.
Orden Actiniaria	Cirratulidae indet.
Actiniaria indet.	Terebellidae
<b>Phylum Nemertea</b>	Terebellidae indet.
Nemertea indet.	Arenicolidae
<b>Phylum Nematoda</b>	<i>Abarenicola</i> sp.
Nematoda indet.	Clase Sipuncula
<b>Phylum Mollusca</b>	Sipuncula indet.
Clase Polyplacophora	<b>Phylum Arthropoda</b>
Mopaliidae	Clase Pycnogonida
<i>Plaxiphora aurata</i>	Pycnogonida indet.
Clase Gastropoda	Clase Arachnida
Littorinidae	Acari indet.
<i>Laevilitorina</i> sp.	Clase Thecostraca
Siphonariidae	Orden Balanomorpha
<i>Siphonaria lessonii</i>	Balanidae
Pyramidellidae	<i>Balanus glandula</i>
<i>Turbonilla</i> sp.	Clase Malacostraca
Muricidae	Orden Decapoda
<i>Trophon geversianus</i>	Hymenosomatidae
Cominellidae	<i>Halicarcinus planatus</i>
<i>Pareuthria fuscata</i>	Orden Isopoda
Clase Bivalvia	Sphaeromatidae
Mytilidae	<i>Pseudosphaeroma</i> sp.
<i>Mytilus platensis</i>	<i>Exosphaeroma lanceolatum</i>
<i>Aulacomya atra atra</i>	Orden Tanaidacea
Lasaeidae	Tanaididae
<i>Lasaea miliaris</i>	<i>Tanais dulongii</i>
<i>Kellia</i> sp.	Metapseudidae
Carditidae	<i>Ronabus idios</i>
<i>Carditella</i> sp.	Orden Amphipoda
Bivalvia indet.	Gammaridae
<b>Phylum Annelida</b>	Gammaridae indet.
Clase Polychaeta	Clase Hexapoda
Eunicidae	Orden Diptera
<i>Marphysa</i> sp.	Chironomidae
Lumbrineridae	<i>Clunio</i> sp.
Lumbrineridae indet.	Hexapoda indet.
Polynoidae	<b>Phylum Echinodermata</b>
<i>Halosydna patagonica</i>	Clase Asteroidea
Syllidae	Asteriidae
Syllidae indet.	<i>Anasterias antarctica</i>
Capitellidae	Clase Ophiuroidea
Capitellidae indet.	Amphiuridae
Orbiniidae	<i>Amphipholis squamata</i>
Orbiniidae indet.	
Spionidae	
<i>Boccardia proboscidea</i>	
<i>Boccardia polybranchia</i>	
<i>Rhynchospio glutaea</i>	

La abundancia total ( $N_T$ ) (Figura 8) fue relativamente baja en el nivel superior, se incrementó hasta alcanzar un máximo en el nivel mesolitoral medio ( $N_T=204\pm 32$  individuos totales) y luego disminuyó hacia el infralitoral superior. La abundancia más baja se observó en el MI s/H ( $N_T=31\pm 4$  individuos totales) (Tabla 2). El ANOVA fue coincidente con lo observado e indicó un fuerte efecto del nivel sobre la abundancia total ( $p<0,001$ ) (Tabla 3). Al comparar la abundancia total entre niveles sucesivos, se detectó que fue significativamente menor en MS que en el MM ( $p<0,05$ ). Por otra parte, se puede observar que la  $N_T$  fue marcadamente mayor en el MM en comparación al MI ( $p<0,001$ ). Además, se evidenció que la presencia de *hummocks* incremento significativamente la abundancia de invertebrados ( $p<0,01$ ).

**Tabla 2.** Estadísticas descriptivas de la abundancia, la riqueza específica y los números de Hill de la fauna asociada a mantos de *Perumytilus purpuratus* en los distintos niveles intermareales. MS: Mesolitoral superior; MM: Mesolitoral medio; MI s/H: Mesolitoral inferior sin *hummocks*; MI c/H: Mesolitoral inferior con *hummocks*; IS: Infralitoral superior; SE: Error estándar; Máx: Máximo, Mín: Mínimo.

$N_T$					$S$				
Nivel	Media	SE	Máx	Mín	Nivel	Media	SE	Máx	Mín
MS	85,5	8,76	120	63	MS	8	0,58	10	6
MM	204,33	32,18	361	154	MM	10	0,82	13	8
MI s/H	31,4	4,42	41	16	MI s/H	9	1,05	11	5
MI c/H	110,6	30,18	181	32	MI c/H	15,8	2,94	26	9
IS	62	11,22	92	24	IS	12,2	1,66	17	8

$N_1$					$N_2$				
Nivel	Media	SE	Máx	Mín	Nivel	Media	SE	Máx	Mín
MS	4,56	0,17	5,10	4,04	MS	3,53	0,13	3,90	3,10
MM	3,86	0,28	4,71	3,01	MM	2,75	0,31	4,15	2,09
MI s/H	6,38	0,67	7,23	3,75	MI s/H	5,05	0,53	6,13	3,05
MI c/H	6,86	0,91	9,28	4,82	MI c/H	4,59	0,72	7,11	2,70
IS	6,33	1,27	10,21	2,88	IS	4,45	1,11	7,89	1,75

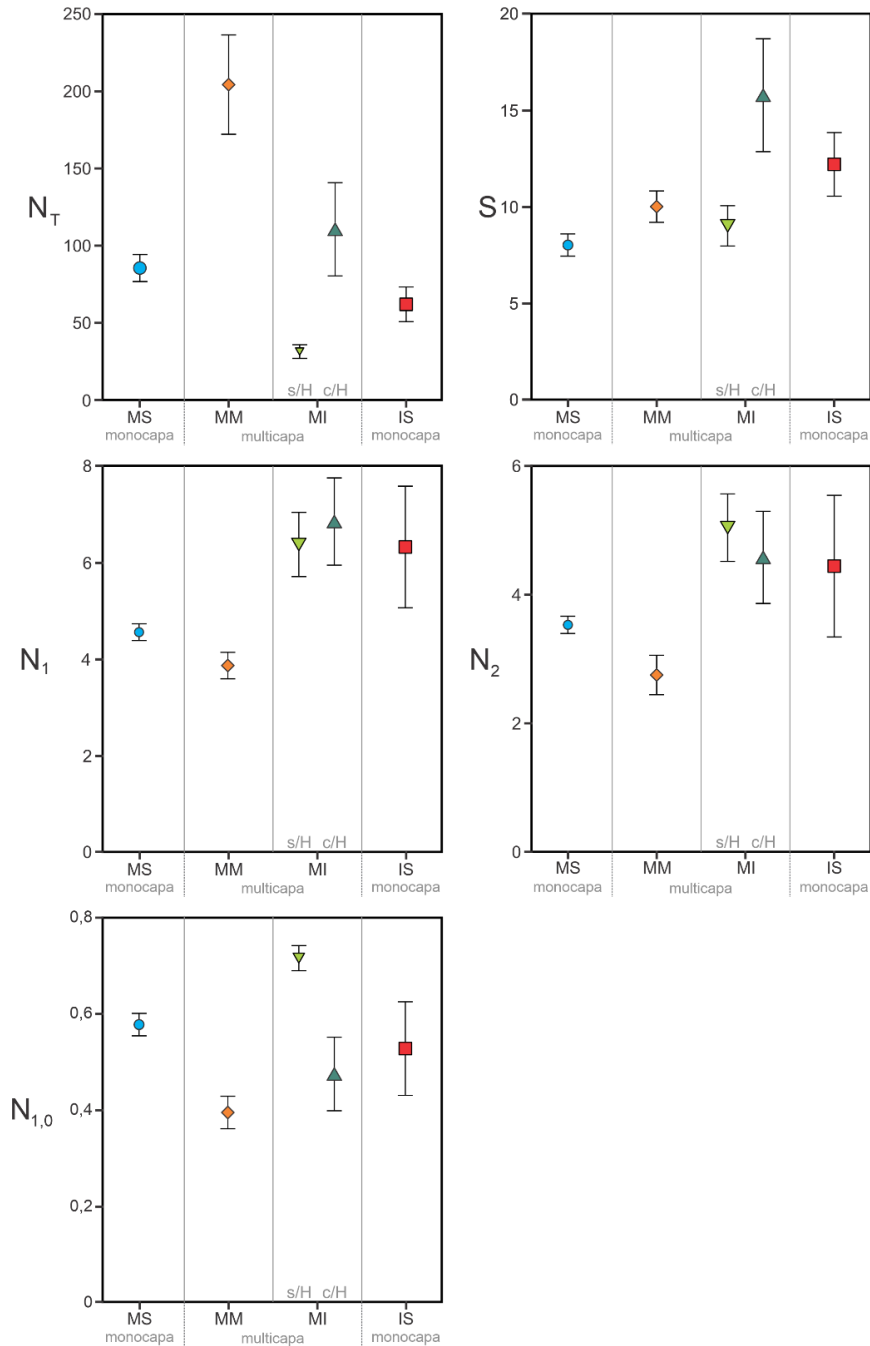
  

$N_{1,0}$				
Nivel	Media	SE	Máx	Mín
MS	0,578	0,023	0,673	0,493
MM	0,395	0,034	0,524	0,310
MI s/H	0,716	0,026	0,794	0,657
MI c/H	0,475	0,077	0,663	0,268
IS	0,528	0,097	0,822	0,288

La riqueza específica ( $S$ ) fue baja en el mesolitoral superior ( $S=8\pm 1$  especies), aumentó hacia el mesolitoral inferior y disminuyó levemente en el infralitoral superior (Figura 8, Tabla 2). El ANOVA general detectó diferencias entre los niveles ( $p<0,05$ ) sobre la riqueza específica. Sin embargo, en las comparaciones planeadas no se encontraron diferencias entre niveles sucesivos (MS = MM; MM = MI; MI = IS, Tabla 3), pero si encontró diferencias significativas entre mantos con *hummocks* vs sin *hummocks* en el MI ( $p<0,05$ )

siendo el mejillinar con *hummocks* el que presentó una mayor riqueza observada (Tabla 2, Figura 8).

El número efectivo de especies abundantes ( $N_1$ ) y el de especies muy abundantes ( $N_2$ ) mostraron un patrón similar, ambos incrementaron desde el MS al IS y la diferencia solo fue de una especie menos en el  $N_2$  (Figura 8).



**Figura 8.** Abundancia total ( $N_T$ ), riqueza específica (S) y números de Hill (media  $\pm$  error estándar) por nivel y estructura. MS: Mesolitoral superior; MM: Mesolitoral medio; MI: Mesolitoral inferior; IS: Infralitoral superior; s/H: Sin *hummocks*; c/H: Con *hummocks*. Debajo y en gris se indica la complejidad estructural dominante en cada nivel.

Por último, la uniformidad de Hill ( $N_{1,0}$ ) exhibió un patrón más irregular y con tendencias poco claras (Figura 8): En líneas generales se destaca que el mesolitoral superior presentó mayor uniformidad que el mesolitoral medio (Tabla 2 y 3). La uniformidad también fue mayor en mantos del MI sin desarrollo de *hummocks*.

**Tabla 3.** Resultados de los ANOVAs para los índices de diversidad, con sus comparaciones *a priori* no ortogonales (se indica corrección secuencial de Bonferroni  $p'$ ). MS: Mesolitoral superior; MM: Mesolitoral medio; MI s/H: Mesolitoral inferior sin *hummocks*; MI c/H: Mesolitoral inferior con *hummocks*; IS: Infralitoral superior.

$N_T$ (Abundancia total de individuos)					
Fuente de variación	SC	GL	CM	F	p/p'
Nivel	10,26	4	2,56	11,35	<b>&lt;0,001</b>
MS vs. MM	2,16	1	2,16	9,56	<b>0,011</b>
MM vs. MI	6,61	1	6,61	29,25	<b>&lt;0,001</b>
MI s/H vs. MI c/H	3,00	1	3,00	13,26	<b>0,004</b>
MI vs. IS	0,03	1	0,03	0,13	0,722
Error	4,97	22	0,23		
Total	15,23	26			
$S$ (Riqueza específica)					
Fuente de variación	SC	GL	CM	F	p/p'
Nivel	1,32	4	0,33	4,07	<b>0,012</b>
MS vs. MM	0,15	1	0,15	1,79	0,584
MM vs. MI	0,08	1	0,08	0,93	0,691
MI s/H vs. MI c/H	0,71	1	0,71	8,72	<b>0,029</b>
MI vs. IS	0,00	1	0,00	0,05	0,818
Error	1,79	22	0,08		
Total	3,11	26			
$N_1$ (Número efectivo de especies abundantes)					
Fuente de variación	SC	GL	CM	F	p/p'
Nivel	38,01	4	9,50	3,45	<b>0,024</b>
MS vs. MM	1,45	1	1,45	0,53	1
MM vs. MI	28,54	1	28,54	10,36	<b>0,016</b>
MI s/H vs. MI c/H	0,57	1	0,57	0,21	1
MI vs. IS	0,28	1	0,28	0,10	1
Error	60,64	22	2,76		
Total	98,65	26			
$N_2$ (Número efectivo de especies muy abundantes)					
Fuente de variación	SC	GL	CM	F	p/p'
Nivel	18,94	4	4,73	2,38	0,083
MS vs. MM	1,84	1	1,84	0,92	1
MM vs. MI	16,05	1	16,05	8,07	<b>0,038</b>
MI s/H vs. MI c/H	0,54	1	0,54	0,27	1
MI vs. IS	0,45	1	0,45	0,23	1
Error	43,75	22	1,99		
Total	62,69	26			
$N_{1,0}$ (Uniformidad de Hill)					
Fuente de variación	SC	GL	CM	F	p/p'
Nivel	0,31	4	0,08	4,61	<b>0,008</b>
MS vs. MM	0,10	1	0,10	5,95	<b>0,047</b>
MM vs. MI	0,15	1	0,15	8,95	<b>0,027</b>
MI s/H vs. MI c/H	0,15	1	0,15	8,61	<b>0,027</b>
MI vs. IS	0,02	1	0,02	0,90	0,352
Error	0,37	22	0,02		
Total	0,68	26			

### 4.3. Relación entre los factores ambientales, complejidad estructural y diversidad

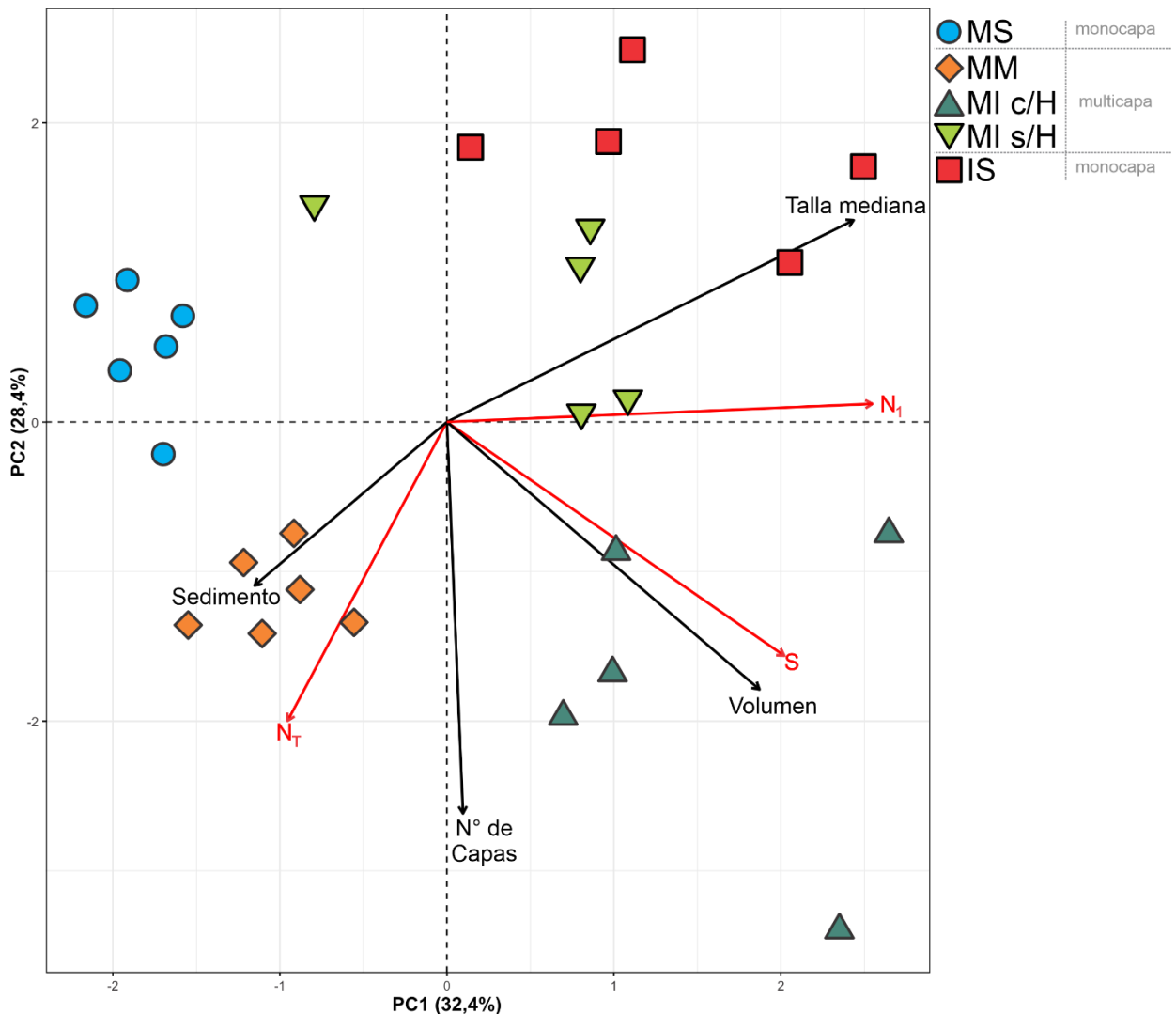
El análisis de componente principales (ACP) indicó que las unidades muestrales se distribuyeron de manera agrupada según su nivel y estructura (Figura 9). Las muestras del MI y IS fueron las que presentaron un mayor grado de dispersión mientras que las de MS y MM se dispusieron en grupos compactos. El ACP también muestra una asociación positiva entre el volumen de mejillines (*proxy* de la complejidad estructural) y la riqueza de especies.

Los primeros dos ejes del componente principal explicaron el 60,8% de la varianza. El primer componente principal explicó el 32,4% de la varianza y se asoció fuertemente al número de capas de mejillines y en menor medida a la abundancia total de organismos ( $N_T$ ). El segundo componente principal explicó el 28,4% de la varianza y se asoció principalmente al número efectivo de especies abundantes ( $N_1$ ) y en menor medida a la talla mediana de los mejillines.

Las muestras del MS se localizan en el cuadrante superior izquierdo y se caracterizaron por mantos monoestratificados, de baja complejidad estructural, compuestos por individuos pequeños con alta retención de sedimento acumulado, y asociados a bajos valores de S y  $N_1$ . Las muestras del MM se localizan en el cuadrante inferior izquierdo, caracterizadas por elevada abundancia ( $N_T$ ), alta cantidad de sedimento total y bajos tamaños corporales. En ese nivel la riqueza específica (S) y  $N_1$  se incrementa en comparación con el nivel superior. Las muestras del MI c/H se localizan en el cuadrante inferior derecho, caracterizadas por presentar mantos estratificados con elevada S, elevado volumen de mejillines y tallas intermedias. Por último, en el cuadrante superior derecho se localizan las muestras del MI s/H y el IS, caracterizadas por un mayor tamaño corporal y baja riqueza específica (S). Las muestras del IS se ubican en una región exterior con respecto a las muestras del MI s/H, principalmente debido a una complejidad estructural menor en cuanto al número de capas.

El primer componente principal, asociado al número de capas de *P. purpuratus*, separa las muestras en monocapas (MS y IS) en la mitad

superior del gráfico y multicapas (MM y MI) hacia la parte inferior del gráfico. Incluso logra discriminar en el MI las muestras sin *hummocks* de las muestras con *hummocks*.



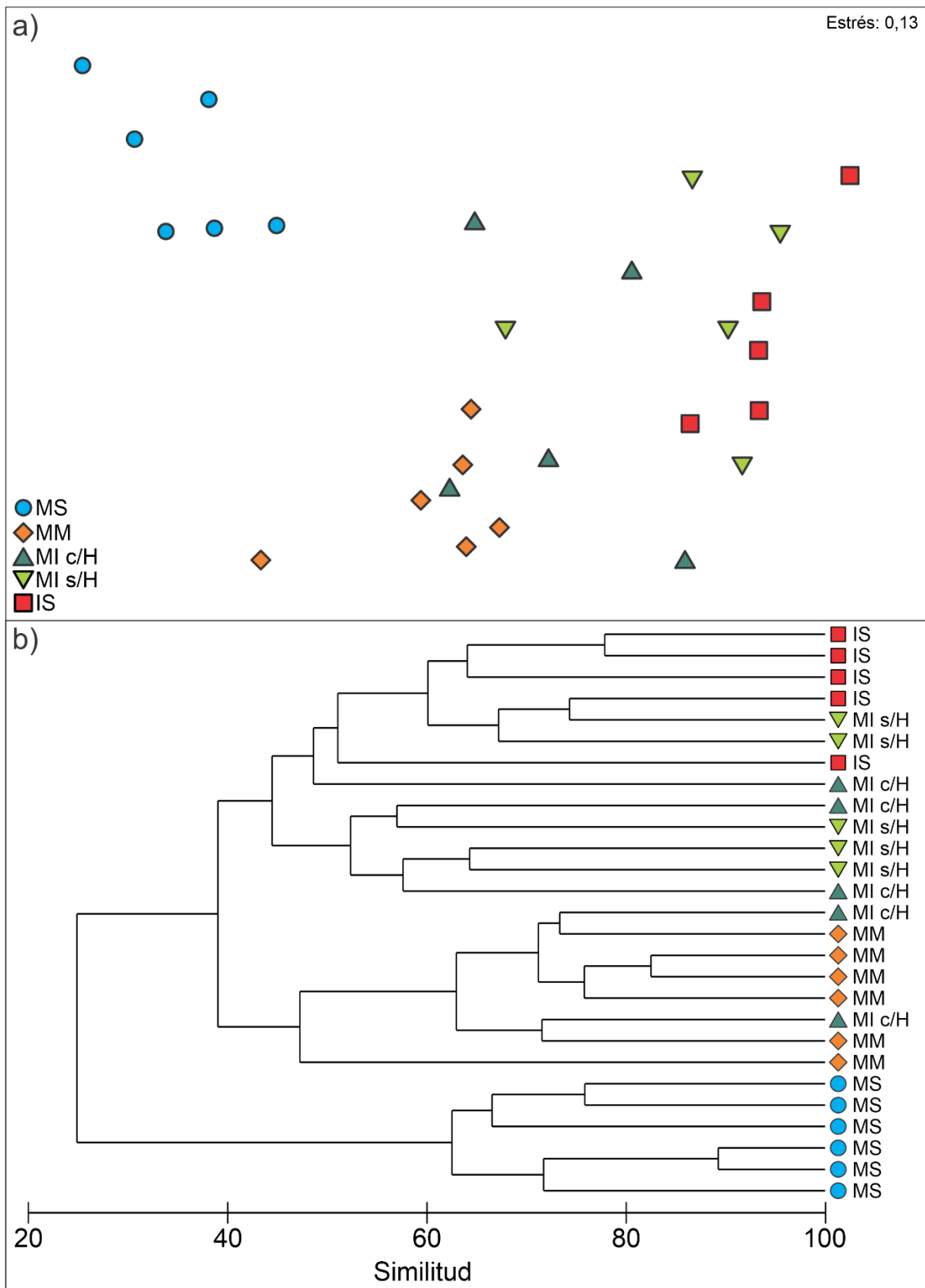
**Figura 9.** Ordenamiento de las muestras según variables ambientales e índices de diversidad mediante análisis de componentes principales. Las variables ambientales (sedimento) y estructurales se representan con flechas negras y los índices de diversidad con flechas rojas. MS: Mesolitoral superior; MM: Mesolitoral medio; MI s/H: Mesolitoral inferior sin *hummocks*; MI c/H: Mesolitoral inferior con *hummocks*; IS: Infralitoral superior. A la derecha de las referencias y en gris se indica la complejidad estructural dominante en cada nivel.

El segundo componente principal al estar asociado al número efectivo de especies abundantes ( $N_1$ ), separa a la izquierda MS y MM representados con valores más bajos de  $N_1$ , y a la derecha MI y IS con valores más altos de  $N_1$ . La talla mediana de *P. purpuratus* también afecta a este componente ya que produce la misma separación entre MS-MM y MI-IS.

#### **4.4. Composición y estructura de la comunidad asociada a *P. purpuratus***

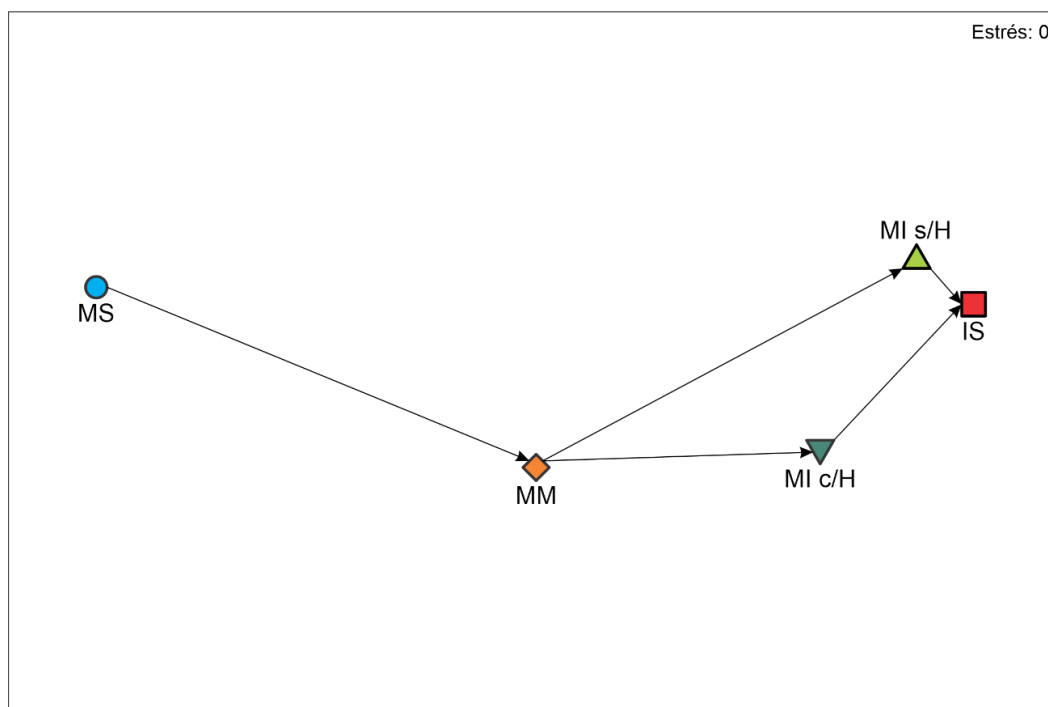
Al analizar la composición de especies asociadas a bancos de *P. purpuratus*, el escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) (Figura 10a) logró separar claramente los niveles y estructuras presentes, lo que indica diferencias en la composición de especies entre estos grupos. El ajuste del nMDS permitió una interpretación confiable de los agrupamientos observados (estrés: 0,13). En coincidencia con los análisis anteriores, el nivel que presentó mayor variabilidad fue el MI. Las muestras del MS se ubican en un grupo homogéneo, alejado considerablemente de MM y MI. Por su parte, MM, MI y IS si bien se pueden distinguir entre sí, se distribuyeron de manera continua, habiendo una leve superposición entre MM y MI c/H, indicando cierta similitud en la composición faunística. En cambio, la superposición entre MI s/H y IS fue más marcada, reflejando una mayor semejanza entre ambos grupos. Asimismo, los MI c/H y MI s/H también presentaron algún grado de superposición, evidenciando afinidades faunísticas entre ellos.

El patrón que se obtuvo mediante el nMDS fue confirmado por el dendrograma generado mediante UPGMA, donde se identificaron clústeres consistentes con la distribución observada de los niveles (Figura 10b).



**Figura 10. a)** Ordenación del escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) sobre la base de la medida de disimilitud de Bray-Curtis para abundancia por muestra. MS: Mesolitoral superior; MM: Mesolitoral medio; MI s/H: Mesolitoral inferior sin *hummocks*; MI c/H: Mesolitoral inferior con *hummocks*; IS: Infralitoral superior. **b)** Dendrograma (UPGMA) de la abundancia por muestra.

Al analizar el nMDS con la sumatoria de las muestras por cada nivel y arreglo, se observó un patrón consistente con la descripción anterior, resaltando trayectorias claras en los cambios de las comunidades a lo largo de un gradiente de nivel (Figura 11). El MS se encuentra alejado, más cerca del MM que del resto, aunque con una gran separación (la mayor separación entre todos los niveles), luego el MM se encuentra más cercano al MI c/H que al MI s/H y el IS está más cercano al MI s/H que al MI c/H.



**Figura 11.** Análisis de trayectorias acumuladas (nMDS) por nivel/complejidad. MS: Mesolitoral superior; MM: Mesolitoral medio; MI s/H: Mesolitoral inferior sin *hummocks*; MI c/H: Mesolitoral inferior con *hummocks*; IS: Infralitoral superior.

En línea con estos resultados, el ANOSIM encontró diferencias significativas entre todos los grupos ( $p < 0,05$ ), y esta diferencia fue aún mayor entre MS y MM y entre MM y MI s/H (Tabla 4).

**Tabla 4.** Resultados del ANOSIM entre niveles y complejidad estructural. MS: Mesolitoral superior; MM: Mesolitoral medio; MI s/H: Mesolitoral inferior sin *hummocks*; MI c/H: Mesolitoral inferior con *hummocks*; IS: Infralitoral superior (se indica corrección secuencial de Bonferroni  $p'$ )

Contrastes	R	$p'$
MS vs MM	0,991	0,012
MM vs MI c/H	0,339	0,024
MM vs MI s/H	0,808	0,012
MI c/H vs MI s/H	0,412	0,048
MI c/H vs IS	0,472	0,048
MI s/H vs IS	0,416	0,048

#### 4.4.1. Especies que contribuyeron a la similitud intra-grupo

Al analizar la estructura de la comunidad por medio del análisis SIMPER, el MS presentó una similitud media de 66,96% (Tabla 5), el 70% de dicha similitud se acumuló con solo 3 taxones. Las especies que más caracterizan este nivel fueron el tanaidaceo *Tanais dulongii* con poco más de un cuarto del total, el isópodo *Pseudosphaeroma* sp. y el poliqueto sedentario *Boccardia proboscidea* que solo se registró en este nivel (Figura 12).

**Tabla 5.** Número de especies que caracteriza cada horizonte y complejidad estructural. S: Riqueza de especies. Similitud (%) indica el grado de similitud intra-ambiente para la abundancia. N°Taxa 70 %: indica el número de taxones que contribuyen a la similitud intra-ambiente en un 70 % según el análisis SIMPER. MS: Mesolitoral superior; MM: Mesolitoral medio; MI s/H: Mesolitoral inferior sin *hummocks*; MI c/H: Mesolitoral inferior con *hummocks*; IS: Infralitoral superior.

	MS	MM	MI s/H	MI c/H	IS
S	8±1	10±1	9±1	16±3	12±2
Similitud (%)	66,96	64,57	54,93	46,98	60,82
N° Taxa 70%	3	3	3	4	4

El MM presentó una similitud media cercana, de 64,57%, también un 70% explicada por 3 taxones (Tabla 5), en este caso el que más aportó a dicha similitud fueron los isópodos *Exosphaeroma lanceolatum* (30,3%) y *Pseudosphaeroma* sp. (20,4%) y la almejitita *Lasaea miliaris* (19,7%).

En el MI s/H presento una similitud media menor que los niveles anteriores, de 54,93%, también 3 taxones contribuyeron al 70% de la similitud y como en el MM fue *E. lanceolatum* la especie que más contribuyó, con alrededor de un tercio de la similitud total, seguido por la lapa *Siphonaria lessonii* (20,7%) y larva de quironómido *Clunio* sp. (17,7%). El MI c/H fue el que presentó la menor similitud media (46,98%), en concordancia con su carácter más variable y heterogéneo. En este caso, el 70% de su similitud se debió a 4 taxones siendo los dos primeros con valores cercanos el isópodo *E. lanceolatum* y la almejitita *L. miliaris*. En menor medida contribuyeron *S. lessonii* y el poliqueto *Rhynchospio glutaea* (Tabla 5).

Por último, en el IS la similitud media fue de 60,82% y el 70% de la similitud se debe a 4 taxones: *E. lanceolatum* con 28,4% de aporte a la similitud, lo sigue la lapa *S. lessonii* (17%), la larva de *Clunio* sp. y el poliqueto *Cirratulus* sp. con alrededor de 10% cada uno.

#### 4.4.2. Especies que contribuyeron a la disimilitud entre grupos

Con respecto a la disimilitud entre los niveles, la mayor disimilitud se encontró entre MS y MM (70,69%), en concordancia con el nMDS (Figuras 9 y 10). Las principales especies que contribuyeron a la diferencia en la estructura comunitaria fueron *E. lanceolatum* con gran presencia en el MM, *T. dulongii* cuyas mayores abundancias se encontraron en el MS y *B. proboscidea* que solo se encontró en el MS (Figura 12).

**Tabla 6.** Resumen del análisis SIMPER para la disimilitud entre los grupos (criterio de corte de 60%). Abund. prom.: Abundancia promedio; Con%: Porcentaje en que dicha especie contribuyó a la disimilitud; Ac%: Porcentaje de disimilitud acumulado. MS: Mesolitoral superior; MM: Mesolitoral medio; MI s/H: Mesolitoral inferior sin *hummocks*; MI c/H: Mesolitoral inferior con *hummocks*; IS: Infralitoral superior.

MS vs MM (Disimilitud media=70,69%)				
Taxones	Abund. prom.		Con%	Ac%
	MS	MM		
<i>Exosphaeroma lanceolatum</i>	0,5	<b>8,19</b>	20,43	20,43
<i>Tanais dulongii</i>	<b>4,7</b>	0	12,17	32,6
Gammaridae	0	<b>4,48</b>	11,16	43,76
<i>Boccardia proboscidea</i>	<b>4,04</b>	0	10,13	53,89

MM vs MI c/H (Disimilitud media=50,69%)				
Taxones	Abund. prom.		Con%	Ac%
	MM	MI c/H		
<i>Exosphaeroma lanceolatum</i>	<b>8,19</b>	5,84	14,45	14,45
Gammaridae	<b>4,48</b>	1,59	11,47	25,92
<i>Pseudosphaeroma</i> sp.	<b>5,42</b>	2,33	10,34	36,26
<i>Lasaea miliaris</i>	<b>6,18</b>	3,44	8,43	44,69
<i>Rhynchospio glutaea</i>	0,37	<b>2,04</b>	5,85	50,54
<i>Cirratulus</i> sp.	0	<b>2,01</b>	5,33	55,87
Nemertea	<b>1,15</b>	0,4	3,12	58,99

MM vs MI s/H (Disimilitud media=61,11%)				
Taxones	Abund. prom.		Con%	Ac%
	MM	MI s/H		
<i>Exosphaeroma lanceolatum</i>	<b>8,19</b>	2,95	20,04	20,04
<i>Pseudosphaeroma</i> sp.	<b>5,42</b>	0,69	15,98	36,02
<i>Lasaea miliaris</i>	<b>6,18</b>	1,56	14,83	50,85

MI c/H vs MI s/H (Disimilitud media=55,79%)				
Taxones	Abund. prom.		Con%	Ac%
	MI c/H	MI s/H		
<i>Exosphaeroma lanceolatum</i>	<b>5,84</b>	2,95	12,78	12,78
<i>Pseudosphaeroma</i> sp.	<b>2,33</b>	0,69	9,22	22
<i>Lasaea miliaris</i>	<b>3,44</b>	1,56	8,1	30,1
<i>Rhynchospio glutaea</i>	<b>2,04</b>	0,2	7,15	37,25
<i>Cirratulus</i> sp.	<b>2,01</b>	0	6,48	43,73
Gammaridae	<b>1,59</b>	0,97	6,18	49,91
<i>Clunio</i> sp.	1,17	<b>2,04</b>	4,56	54,47
<i>Halicarcinus planatus</i>	<b>0,83</b>	0,2	3,8	58,28

MI c/H vs IS (Disimilitud media=55,8%)				
Taxones	Abund. prom.		Con%	Ac%
	MI c/H	IS		
<i>Exosphaeroma lanceolatum</i>	<b>5,84</b>	5,18	11,06	11,06
<i>Lasaea miliaris</i>	<b>3,44</b>	1,08	8,75	19,81
<i>Pseudosphaeroma</i> sp.	<b>2,33</b>	0	8,22	28,02

<i>Rhynchospio glutaea</i>	<b>2,04</b>	0	6,92	34,95
<i>Cirratulus</i> sp.	<b>2,01</b>	1,45	5,79	40,74
Gammaridae	<b>1,59</b>	0,28	4,93	45,67
Terebellidae	0,73	<b>1,61</b>	4,79	50,46
<i>Amphipholis squamata</i>	0,77	<b>1,18</b>	3,86	54,33
<i>Clunio</i> sp.	1,17	<b>2,06</b>	3,82	58,14

MI s/H vs IS (Disimilitud media=49,54%)

Taxones	Abund. prom.		Con%	Ac%
	MI s/H	IS		
<i>Exosphaeroma lanceolatum</i>	2,95	<b>5,18</b>	13,79	13,79
<i>Cirratulus</i> sp.	0	<b>1,45</b>	7,85	21,64
Terebellidae	0,55	<b>1,61</b>	7,29	28,93
<i>Lasaea milliaris</i>	<b>1,56</b>	1,08	5,66	34,59
Anemonas	0,88	<b>1,33</b>	5,57	40,15
<i>Amphipholis squamata</i>	0,2	<b>1,18</b>	5,53	45,68
<i>Tanais dulongii</i>	0,48	<b>1,28</b>	5,47	51,15
Gammaridae	<b>0,97</b>	0,28	4,89	56,04

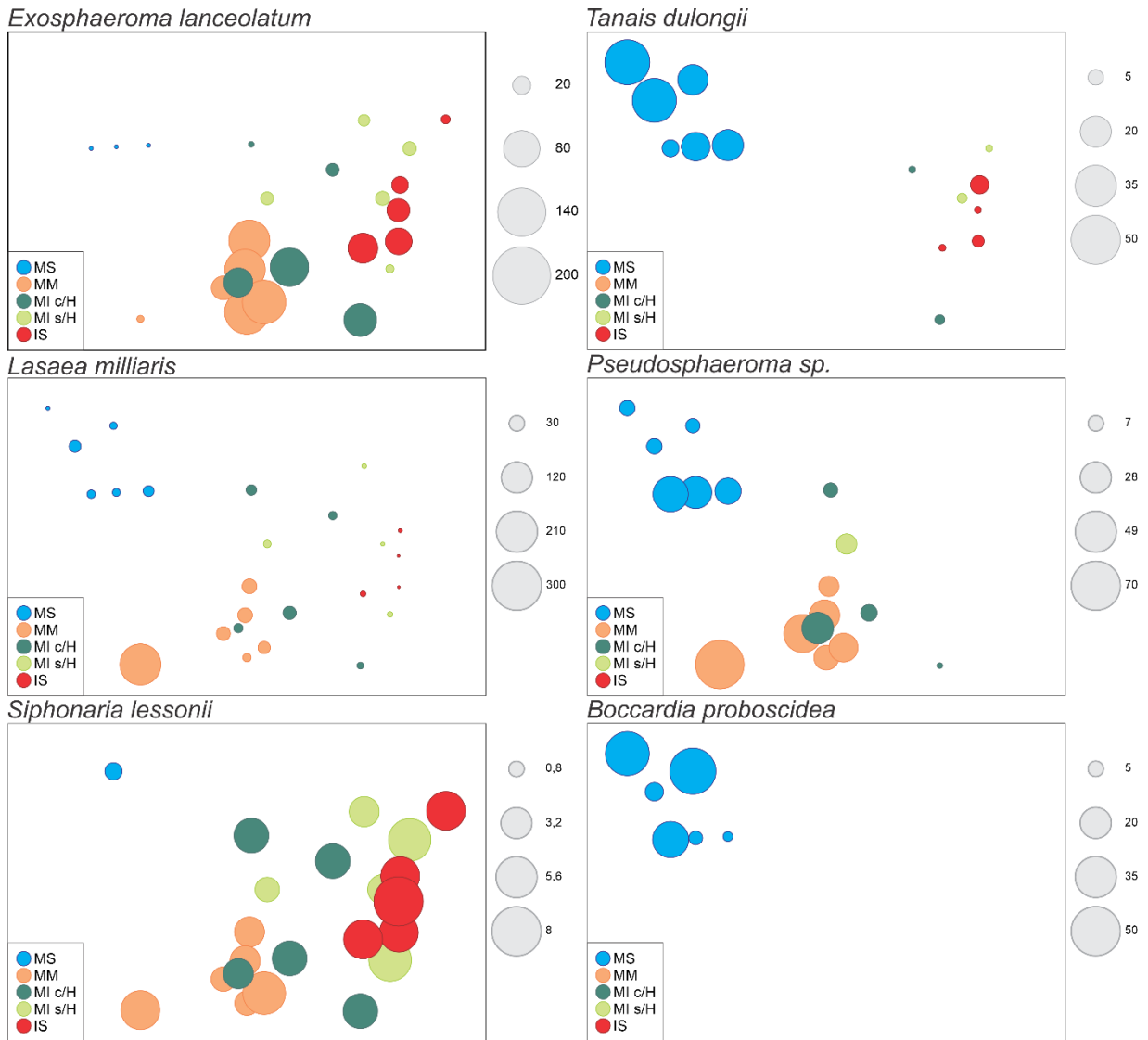
Entre MM y MI c/H la disimilitud fue de las más bajas (50,69%), lo cual también concuerda con la superposición de los grupos en el nMDS (Figura 10). Los 3 taxones que aportaron fueron *E. lanceolatum*, la familia de anfípodos Gammaridae y *Pseudosphaeroma* sp., que fueron más abundantes en MM. Los poliquetos *R. glutaea* y *Cirratulus* sp. caracterizaron el MI c/H.

Por otra parte, entre MM y MI s/H la disimilitud aumenta a 61,11% y se corresponde con la distancia presente entre estos niveles en el nMDS (Figura 11). El 60% de esta disimilitud se debe a la reducción en la abundancia de 3 taxones, los isópodos *E. lanceolatum* y *Pseudosphaeroma* sp. y el bivalvo *L. miliaris*.

Al comparar entre mantos con y sin desarrollo de *hummocks* del MI, la disimilitud media fue de 55,79%, el taxón que más aportó fue el isópodo *E. lanceolatum* (Figura 12) siendo dominante en mantos con *hummocks*, el resto de los taxones aportaron de manera similar.

A su vez, la disimilitud entre MI y IS, fue coherente con las distancias vistas en el nMDS (Figura 11), y fue mayor entre MI c/H y IS (55,8%) que entre MI s/H y IS (49,5%). En ambos casos el *E. lanceolatum* fue la especie que más contribuyó a la disimilitud, siendo más abundante en el MI c/H que, en el IS, y más abundante en el IS que en el IM s/H (Figura 12). Para el caso de la comparación entre MI c/H y IS entre los taxones que más contribuyeron, solo 2 especies fueron exclusivas de uno de los niveles: el isópodo *Pseudosphaeroma* sp. y el poliqueto *Rhynchospio glutaea* solo presentes en el MI c/H. En cambio,

entre MI sin *hummocks* y IS, el taxón exclusivo fue *Cirratulus* sp., registrado solo en IS.

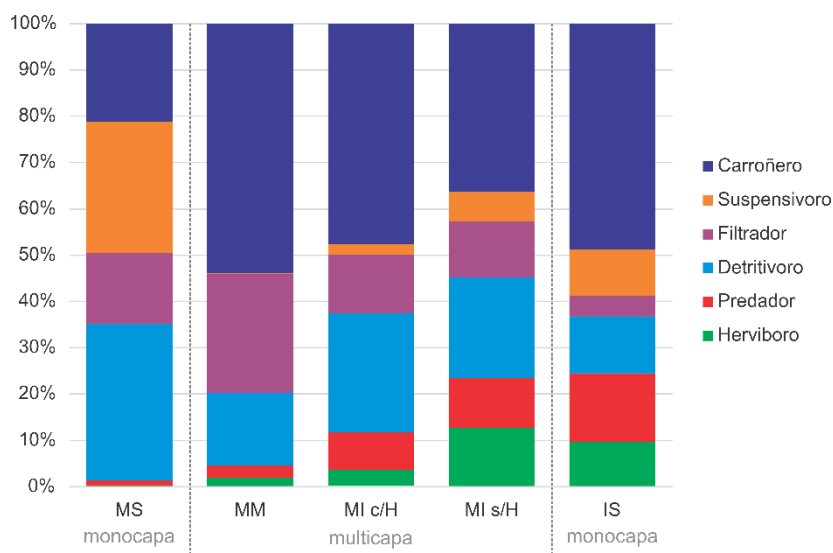


**Figura 12.** Distribución de la abundancia de las especies que más contribuyeron a la disimilitud entre niveles intermareales según el análisis SIMPER, proyectadas sobre el espacio de ordenamiento obtenido mediante nMDS. Cada punto representa una muestra y el tamaño de los círculos es proporcional a la abundancia de la especie en cada muestra. Los colores indican los distintos niveles intermareales. MS: Mesolitoral superior; MM: Mesolitoral medio; MI s/H: Mesolitoral inferior sin *hummocks*; MI c/H: Mesolitoral inferior con *hummocks*; IS: Infralitoral superior.

#### 4.5. Estructura trófica de la comunidad

Entre las tendencias observadas, la más evidente es el aumento de herbívoros y predadores intrínsecamente asociadas al mejillinar desde el MS al IS (Figura 13). De manera inversa, los detritívoros tienden a disminuir hacia

niveles inferiores al igual que los filtradores. Los carroñeros contribuyeron moderadamente al MS (20%), pero en los demás niveles alcanzaron cerca del 50% de la abundancia total. Por último, los suspensívoros contribuyeron más en los arreglos monocapas —principalmente en el MS—, que en los arreglos multicapa.



**Figura 13.** Abundancia relativa (%) de los distintos grupos tróficos de la fauna asociada a mantos de *Perumytilus purpuratus* a lo largo del gradiente vertical intermareal en playa La Tranquera. MS: Mesolitoral superior; MM: Mesolitoral medio; MI s/H: Mesolitoral inferior sin *hummocks*; MI c/H: Mesolitoral inferior con *hummocks*; IS: Infralitoral superior.

## 5. Discusión

En Patagonia Argentina, la biodiversidad intermareal ha sido abordada principalmente desde estudios de escala amplia que integran múltiples hábitats y matrices biogénicas (Bertness et al. 2006; Cuevas et al. 2006; Cabezas et al. 2007; Zaixso et al. 2015; Mutti 2017; Gil et al. 2018, Verga et al. 2025). Sin embargo, son escasos los antecedentes que analizan específicamente el compartimento del mejillinar como unidad estructural de diversidad independiente y su relación con la complejidad tridimensional de sus matrices. En este contexto, el presente trabajo constituye el primer análisis detallado de la diversidad y estructura de la macrofauna asociada exclusivamente a mantos de *Perumytilus purpuratus* en una restinga expuesta del golfo San Jorge.

La complejidad estructural en los mantos de *P. purpuratus* mostró un patrón unimodal a lo largo del gradiente vertical, consistente con lo observado para la especie en otros sitios (Zaixso et al. 2015; Mutti 2017; Gil et al. 2018), con mayor desarrollo de arreglos multicapas y mayor biomasa en niveles intermedios. Los niveles medios del intermareal ofrecen condiciones óptimas que favorecen el asentamiento y numerosidad de *P. purpuratus*, lo que propicia la formación de mantos pluriestratificados y la retención de organismos, mientras que en los extremos del gradiente las limitaciones físicas, como la desecación en el mesolitoral superior y el efecto del oleaje en el infralitoral superior, podrían restringir dicha complejidad. En este sentido, en el trabajo de Bertness et al. (2006), un estudio sobre la estructura y dinámica de las comunidades del intermareal rocoso en Cabo Dos Bahías (playas de roca basáltica ubicadas aproximadamente 200 km al norte de Playa La Tranquera), documentaron que la costa patagónica está sometida a condiciones de desecación excepcionalmente intensas —entre las más altas registradas para intermareales—, constituyendo el principal factor estructurante de estas comunidades. En dicho trabajo se describieron comunidades dominadas por *P. purpuratus* en el intermareal medio y por *Corallina* spp. en el intermareal bajo, encontrándose además las matrices de mejillines más densas en el intermareal medio, mientras que en niveles superiores la cobertura disminuyó marcadamente bajo mayor estrés físico. En concordancia con estos antecedentes, en el actual estudio la presencia diferencial de sedimento entre niveles y estructuras, y la virtual ausencia de valvas vacías en los niveles monocapa (MS y IS), refuerza la idea de que la arquitectura del manto modula la retención de materiales y los microhábitats disponibles.

En general, la riqueza específica y diversidad de la fauna asociada a bancos de mitílidos aumenta con la edad y tamaño de los parches de mitílidos (Tsuchiya & Nishihira 1985, 1986), y disminuyen al aumentar la altura intermareal (Seed & Suchanek 1992; Seed 1996). En este estudio, la mayor riqueza específica y el incremento en el número de especies abundantes hacia los niveles inferiores sugieren que la disminución del estrés ambiental favorece la coexistencia de un mayor número de taxones. Además, las configuraciones con desarrollo de *hummocks* presentaron mayor riqueza específica, lo que

indica que la heterogeneidad estructural también contribuye a incrementar la diversidad. En línea con estos resultados, Gil et al. (2018) y Verga et al. (2025) observaron patrones similares al analizar la densidad de un depredador tope asociado a las matrices (*Anasterias antártica*) y la diversidad macrozoobentónica en un enfoque de mayor amplitud ecológica. La complejidad estructural presente en estas matrices podría incrementar la disponibilidad de espacio, la protección frente al estrés ambiental y la retención de alimento y humedad en microambientes generados por la actividad de apertura y cierre (*gaping*) de los mitílidos (Gutiérrez et al. 2015; Nicastro et al. 2010). Esto propiciaría el asentamiento y crecimiento de una mayor diversidad de especies. Asimismo, la formación de domos superficiales (*hummocks*) podría aumentar la superficie disponible para la colonización y contribuir a la heterogeneidad del hábitat.

En general, se ha observado que la fauna asociada a los mantos de mitílidos varía según el estrato o capa dentro de la matriz, evidenciando una distribución vertical diferenciada (Lintas & Seed 1994). En el presente estudio, se analizó un mejillinar casi puro (no mixto), con escasa influencia de otros mitílidos, localizado en una zona de alta exposición y gran amplitud de marea. Si bien no se analizó la fauna por estratos, la macrofauna asociada al mejillín del sur puede encontrarse: (1) en la parte externa de la matriz (por ejemplo, cirripedios epibiontes y lapas pulmonadas grandes); (2) dentro de la matriz, entre las valvas, donde mayores espesores y número de capas generarían más microambientes debido a la complejidad que producen los filamentos bisales, en estos espacios pueden hallarse bivalvos como *Lasaea miliaris*, isópodos y anfípodos; y (3) en zona inferior, en contacto con el sustrato. En este último caso, la fauna asociada al fondo puede estar afectada por el sustrato libre disponible, que puede ser muy reducido en mantos monoestratificados donde los mitílidos están directamente sujetos a la roca. Esto podría explicar parcialmente la diversidad y numerosidad reducida en el mesolitoral superior. En cambio, cuando la matriz presenta elevaciones en domo (tipo *hummocks*), se generan espacios *subhummocks* y sectores de sustrato libre no cubiertos por mitílidos. Estos ambientes, con menor adhesión directa de la matriz al sustrato, favorecen la presencia de otros taxones como anémonas,

gasterópodos y equinodermos. Además, los espacios generados pueden retener sedimento y acumular pseudoheces, creando microhábitats propicios para isópodos y poliquetos.

Las comunidades asociadas a mitílidos pueden además variar considerablemente según el contexto ambiental y específico respecto a la especie formadora de mantos. Los mitílidos suelen presentar una competencia intraespecífica variable (Alvarado & Castilla 1996), lo cual genera un mosaico de interacciones complejas que pueden alterar la estructura de los mantos. En Chile, en mantos de *P. purpuratus*, se han analizado algunos mecanismos de formación de matrices tridimensionales (Alvarado & Castilla 1996), así como variaciones latitudinales en los ensamblajes macrofaunísticos y funcionales asociados. Prado & Castilla (2006) evaluaron de manera conjunta la complejidad estructural (monocapa-multicapa; presencia-ausencia de algas y sedimento) y la heterogeneidad ambiental (exposición al oleaje), y no encontraron efectos sobre la riqueza específica ni interacción entre factores; sin embargo, registraron menor equitabilidad en mantos multicapa y modificaciones en la estructura comunitaria vinculadas a la presencia de sedimento o algas. Resultados similares se han obtenido en este estudio al encontrar que la uniformidad, fue menor en los niveles más estratificados indicando que una mayor complejidad estructural puede promover la dominancia de determinados grupos, configurando ensamblajes más desiguales.

El ordenamiento multivariado sugiere que la complejidad estructural de los mantos de mejillín del sur en Patagonia central constituye un eje central en la organización de la variación faunística, en interacción con el nivel intermareal, que modula las condiciones ambientales. La separación consistente entre mantos monoestratificados y multiestratificados, así como la diferenciación interna dentro de niveles con *hummocks*, indica que pequeñas variaciones en la arquitectura del manto generan cambios sustanciales en la composición comunitaria. La relación positiva entre volumen de mejillines y riqueza específica refuerza el rol del mejillinar como ingeniero ecosistémico, donde el aumento de estructura tridimensional amplía la cantidad de especies que este puede albergar. No obstante, la estructura y diversidad de las comunidades asociadas están también condicionadas por un gradiente vertical

que no puede disociarse completamente de la complejidad estructural del banco.

Por su parte, la variación de la composición específica a lo largo del gradiente vertical no fue abrupta sino progresiva, lo que sugiere una sustitución gradual de especies en respuesta a cambios ambientales y estructurales, en línea con lo propuesto para sistemas donde los efectos de los ingenieros ecosistémicos varían a lo largo de gradientes ambientales (Crain & Bertness 2006). La homogeneidad relativa del nivel superior contrasta con la mayor variabilidad del nivel intermedio, posiblemente reflejando diferencias en estabilidad ambiental y disponibilidad de microhábitats. La disimilitud entre niveles estuvo determinada principalmente por cambios en abundancias relativas más que por reemplazos taxonómicos completos, lo que indica que la estructura del manto regula la dominancia y distribución de especies ya presentes en el sistema regional. A una escala global, como en el trabajo de Seed (1996), se puede ver que los bivalvos *Lasaea* spp. y familias de poliquetos como los Syllidae son invertebrados recurrentes en las matrices de mitílidos en todo el mundo. Por otra parte, a una escala más regional, el trabajo de Bertness et. al. (2006), en el análisis de zonación vertical, evidenció que en playas expuestas al oleaje se encontraron mayores abundancias de larvas de *Clunio* sp. y lapas como *Siphonaria lessoni* hacia los niveles inferiores, así como en el presente estudio.

Finalmente, los cambios en los gremios tróficos evidencian que la variación estructural no solo reorganiza la composición taxonómica, sino también la funcional. El aumento de herbívoros y predadores hacia niveles inferiores y la mayor presencia de suspensívoros en mantos monocapas sugieren que la organización del mejillinar podría estar condicionando el acceso a recursos y las interacciones tróficas. En este sentido Gil et al. (2018) observa una mayor probabilidad de encontrar a la estrella depredadora *Anasterias antarctica* (= *A. minuta*) (Gil & Zaixso 2008), en mantos con presencia de *hummocks*, aunque su abundancia en las matrices podría estar condicionada por la presencia de ambientes con refugio (ej. encharcados y rocas sueltas) que dan sostén a poblaciones numerosas. En este sentido, la complejidad estructural de *P. purpuratus* no solo incrementa la diversidad, sino

que reconfigura el funcionamiento de la comunidad. Por otra parte, los carroñeros o alimentadores de depósitos orgánicos—principalmente los isópodos *Exosphaeroma lanceolatum* y *Pseudosphaeroma* sp.— no mostraron un patrón completamente homogéneo (Figura 12) a lo largo de los niveles y estructuras. Si bien estuvieron presentes en todos los estratos, su contribución fue mayor en sectores del mesolitoral medio e inferior. Este patrón sugiere que la disponibilidad de materia orgánica dentro de la matriz no es uniforme, sino que podría incrementarse en estos niveles, posiblemente asociada a una mayor densidad de mitílidos, lo que propicia una mayor producción y acumulación de biodepositos (por ejemplo, pseudoheces), además de la mortalidad natural de los organismos dentro del manto.

La naturaleza gregaria y los procesos de facilitación ecológica asociados al mejillinar contribuyen a la estabilidad de las comunidades intermareales en Patagonia al generar una matriz que amortigua el estrés ambiental y sostiene la diversidad asociada. En un contexto de creciente frecuencia de olas de calor (White et al. 2023) y mortalidades masivas y alteraciones demográficas en bancos de mitílidos de Patagonia norte (Méndez et al. 2021), resulta clave comprender cómo la complejidad estructural modula la diversidad y el funcionamiento del sistema. Futuros estudios deberían ampliar la escala espacial y temporal (estacionalidad), incorporando distintos grados de exposición y configuraciones estructurales, para evaluar la resiliencia de estos mantos y aportar una base sólida para interpretar procesos de sucesión en ecosistemas intermareales patagónicos.

## 6. Conclusiones

- La complejidad estructural de las matrices de *Perumytilus purpuratus* en Patagonia Central es mayor en los niveles inferiores del mesolitoral y vuelve a disminuir hacia el infralitoral.
- Los arreglos multicapas presentaron mayor densidad y biomasa de mejillines, y una heterogeneidad más alta entre muestras en comparación con los mantos monocapas.

- ☞ La retención de sedimento fue mayor en el mesolitoral superior, mientras que las valvas vacías solo se registraron en matrices multicapas, lo que resalta diferencias funcionales y competencia intraespecífica asociadas a la estructura del manto.
- ☞ La abundancia total de organismos fue máxima en la multicapa del mesolitoral medio ( $204 \pm 79$  ind/um), coincidiendo con los valores más altos de densidad de mejillines en ese nivel ( $225 \pm 41$  ind/um).
- ☞ La riqueza específica fue mayor en los niveles inferiores, especialmente en mantos multiestratificados con *hummocks*, donde también aumentaron el número efectivo de especies abundantes y muy abundantes.
- ☞ La uniformidad no mostró un patrón vertical consistente: fue mínima en los mantos multiestratificados del mesolitoral medio y máxima en los estratificados sin *hummocks* del mesolitoral inferior y mesolitoral superior.
- ☞ La variación entre muestras estuvo asociada tanto a la complejidad estructural del mejillinar como a la altura del intermareal, observándose mayor variabilidad a medida que aumentan las capas y a su vez mayor variabilidad en arreglos con *hummocks*.
- ☞ Cada nivel estructural presentó una identidad faunística diferenciada, aunque el cambio en la composición fue gradual entre niveles, determinado por un número reducido de especies dominantes cuya abundancia relativa y exclusividad estructuraron los patrones de similitud y disimilitud.
- ☞ Los gremios tróficos evidenciaron un cambio progresivo a lo largo del gradiente vertical: aumentaron herbívoros y predadores hacia niveles inferiores, mientras que detritívoros y filtradores disminuyeron; los carroñeros mantuvieron una contribución cercana al 50% en casi todos los niveles.

## 7. Bibliografía

- Adami ML, Tablado A, López Gappa J (2004) Spatial and temporal variability in intertidal assemblages dominated by the mussel *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846). *Hidrobiología* 520: 49-59
- Adami M, Schwindt E, Tablado A, Calcagno J, Labraga JC, Orensanz L (2018) Intertidal mussel beds from the South-western Atlantic show simple structure and uniform appearance: does environmental harshness explain the community? *Mar Biol Res* 14: 403-419.
- Alvarado JL, Castilla JC (1996) Tridimensional matrices of mussels *Perumytilus purpuratus* on intertidal platforms with varying wave forces in central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 133:135-141
- Arribas L. P., Bagur, M., Klein, E., Penchaszadeh, P. E., & Palomo, M. G. (2013). Geographic distribution of two mussel species and associated assemblages along the northern Argentinean coast. *Aquat Biol* 18: 91-103.
- Arribas, L. P., Bagur, M., Gutiérrez, J. L., & Palomo, M. G. (2015). Matching spatial scales of variation in mussel recruitment and adult densities across southwestern Atlantic rocky shores. *J Sea Research* 95: 16-21.
- Asmus H (1987) Secondary production of an intertidal mussel bed community related to its storage and turnover compartments. *Mar Ecol Progr Ser* 39:251–266
- Bagur, M., Gutiérrez, J. L., Arribas, L. P., & Palomo, M. G. (2016). Complementary influences of co-occurring physical ecosystem engineers on species richness: insights from a Patagonian rocky shore. *Biodiv Conserv* 25: 2787-2802.
- Bertness MD, Crain CM, Silliman BR, Bazterrica MC, Reyna V, Hildago F, Farina JK (2006) The community structure of western Atlantic Patagonian rocky shores. *Ecological Monographs* 76:439–460

- Cabezas E, Gimenez O, Balzi P, Cerdá R, Gil DG, Marcinkevicius M, Rico A. 2007. Asociaciones del macrozoobentos del litoral rocoso en la costa central del Golfo San Jorge (Argentina). *Naturalia Patag* 3: 17- 36.
- Clarke KR, Warwick RM (2001) Change in marine communities. An approach to statistical analysis and interpretation. E-Primer.
- Commito JA, Boncavage EM (1989) Suspension-feeders and coexisting infauna: an enhancement counterexample. *J Exp Mar Biol Ecol* 125:33–42
- Crain, C. M., & Bertness, M. D. (2006). Ecosystem engineering across environmental gradients: implications for conservation and management. *Bioscience*, 56(3), 211-218.
- Cuevas JM, Martin JP, Bastida R (2006) Benthic community changes in a Patagonian intertidal: a forty years later comparison. *Thalassas* 22(1): 29-37
- Davenport J, Moore PG, LeComte E (1996). Observations on defensive interactions between predatory dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.) and mussels, *Mytilus edulis* L. *J Exp Mar Biol Ecol* 206: 133-147.
- Davenport J, Moore PG, Magill SH, Fraser LA (1998). Enhanced condition in dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.) living under mussel hummocks. *J Exp Mar Biol Ecol* 230: 225-234.
- Dittmann S (1990) Mussel beds – amensalism or amelioration for intertidal fauna? *Helgol Meeresunters* 44:335–252
- Gil DG, Zaixso HE (2008) Feeding ecology of the sub-Antarctic sea star *Anasterias minuta* within tide pools in Patagonia, Argentina. *Rev Biol Trop* 56:311–328.
- Gil DG, Escudero G, Zaixso HE (2011) Brooding and development of *Anasterias minuta* (Asteroidea: Forcipulata) in Patagonia, Argentina. *Mar Biol* 158: 2589–2602.
- Gil DG, Reartes MB, Mutti C, Tolosano JA, Zaixso HE (2018) Living under intertidal mussels: distribution, reproduction, and condition indices in a

- brooding sea star, *Anasterias minuta*, in Patagonia, Argentina. *Mar Biol* 165: 1-14.
- Gil, D. G., Boraso, A., & Zaixso, H. E. (2025). The role of the sea urchin *Pseudechinus magellanicus* in structuring shallow tidepool macroalgal assemblages in central Patagonia, Argentina. *Marine Biodiversity*, 55(4), 67.
- Gosling, E. (2021). *Marine mussels: ecology, physiology, genetics and culture*. John Wiley & Sons.
- Guiñez R, Castilla JC (1999) A tridimensional self-thinning model for multilayered intertidal mussels. *American Naturalist* 154: 341-357
- Guiñez R, Petraitis PS, Castilla JC (2005) Layering, the effective density of mussels and mass-density boundary curves. *Oikos* 110: 186-190
- Gutierrez JL, Jones CG, Strayer DL, Iribarne OO (2003) Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101:79–90
- Gutierrez JL, Palomo MG, Bagur M, Arribas LP, Soria SA (2015) Wave action limits crowding in an intertidal mussel. *Mar Ecol Progr Ser* 518: 153-163
- Hidalgo FJ, Silliman BR, Bazterrica MC, Bertness MD (2007) Predation on the Rocky Shores of Patagonia, Argentina. *Estuaries and coasts* 30(5): 886–894
- Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2), 427-432.
- Hughes RN, Griffiths CL (1988) Self-thinning in barnacles and mussels: the geometry of packing. *Am Nat* 132:484-491
- Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. In *Ecosystem management: Selected readings* (pp. 130-147). New York, NY: Springer New York.

- Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, *78*(7), 1946-1957.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, *113*(2), 363-375.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, *88*(10), 2427-2439.
- Lintas C, Seed R (1994) Spatial variation in the fauna associated with *Mytilus edulis* on a wave-exposed rocky shore. *J Mollusc Stud* 60:165–174
- Martin, J. P., Rumbold, C. E., Pittaluga, S., Perroni, M., Sar, A., & Torres, S. H. (2025). Biodiversity and trophic structure of the rocky intertidal macroinvertebrate assemblages in southern Patagonia, Argentina. *Austral Ecology*, *50*(8), e70103.
- Mendez MM, Livore JP, Bigatti G (2018) Effects of trampling on intertidal mussel beds: importance of disturbance intensity. *Mar Ecol Progr Ser* 606:231-235
- Mendez, M. M., Livore, J. P., Márquez, F., & Bigatti, G. (2021). Mass mortality of foundation species on rocky shores: testing a methodology for a continental monitoring program. *Frontiers in Marine Science*, *8*, 620866.
- Mutti CA (2017) Análisis de distribución y formación de *hummocks* en mantos de *Perumytilus purpuratus* del mesolitoral rocoso. Seminario de Lic. en Cs. Biológicas. UNPSJB, Comodoro Rivadavia.
- Mutti CA, Zaixso HE, Verga RN, Tolosano JA, Gil DG (en preparación) The influence of tidal height on mussel bed structure of *Perumytilus purpuratus* in Patagonia, Argentina.
- Nicastro, K. R., Zardi, G. I., McQuaid, C. D., Stephens, L., Radloff, S., & Blatch, G. L. (2010). The role of gaping behaviour in habitat partitioning between coexisting intertidal mussels. *BMC ecology*, *10*(1), 17.
- Prado L, Castilla JC (2006) The bioengineer *Perumytilus purpuratus* (Mollusca: Bivalvia) in central Chile: biodiversity, habitat structural complexity and environmental heterogeneity. *J Mar Biol Assoc UK* 86: 417–421

- Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge university press.
- Seed R, Suchanek TH (1992) Population and community ecology of *Mytilus*. In: Gosling EM (ed) The mussel *Mytilus*: ecology, physiology, genetics and culture. (Developments in aquaculture and fisheries science 25) Elsevier, Amsterdam, pp 87–169
- Seed R (1996) Patterns of biodiversity in the macro-invertebrate fauna associated with mussel patches on rocky shores. *J Mar Biol Assoc UK* 76:203–210
- Stephens EG, Bertness MD (1991) Mussel facilitation of barnacle survival in a sheltered bay habitat. *J Exp Mar Biol Ecol* 145:33–48
- Thiel M, Ullrich N (2002) Hard rock versus soft bottom: the fauna associated with intertidal mussel beds on hard bottoms along the coast of Chile, and considerations on the functional role of mussel beds. *Helgol Mar Res* 56:21–30
- Tsuchiya M, Nishihira M (1985) Islands of *Mytilus edulis* as a habitat for small intertidal animals: effect of island size on community structure. *Mar Ecol Prog Ser* 25:71–81
- Tsuchiya M, Nishihira M (1986) Islands of *Mytilus edulis* as a habitat for small intertidal animals: effect of *Mytilus* age structure on the species composition of the associated fauna and community organization. *Mar Ecol Prog Ser* 31:171–178
- Verga RN (2020) Contaminación por efluentes urbanos en el Golfo San Jorge, Argentina: Caracterización ambiental y efectos en la estructura de comunidades macrozoobentónicas intermareales. Tesis Doctoral, UNPSJB, Comodoro Rivadavia.
- Verga, R. N., Tolosano, J. A., Cazzaniga, N. J., & Gil, D. G. (2025). Spatial patterns of macrozoobenthos diversity on sewage-impacted intertidal rocky shores in Central Patagonia, Argentina. *Marine Pollution Bulletin*, 211, 117358.
- Wickham, H. (2016). *Elegant graphics for data analysis*.
- White, R. H., Anderson, S., Booth, J. F., Braich, G., Draeger, C., Fei, C., ... & West, G. (2023). The unprecedented Pacific northwest heatwave of June 2021. *Nature communications*, 14(1), 727.
- Zaixso, H. E., Boraso de Zaixso, A. L., & López Gappa, J. J. (1978). Observaciones sobre el mesolitoral rocoso de la zona de Ushuaia (Tierra del Fuego, Argentina). *Ecosur* 10: 119-130

Zaixso HE, Boraso de Zaixso AL, Pastor de Ward CT, Lizarralde ZI, Dadón J, Galván D (2015). El bentos costero patagónico. EDUPA.