

ORIGINAL RESEARCH

Biodiversidad bentónica intermareal en el área natural protegida Punta Marqués (Chubut, Argentina)

PAOLA I. LANAS*, ADRIANA R. MAURE, MARINA G. RIERA, MIRTHA A. GONZÁLEZ, ALICIA E. RICO† e
HILDA DEL VALLE ZALAZAR

Departamento de Biología y Ambiente, Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (UNPSJB), Ruta Provincial N° 1, Ciudad Universitaria km 4, 9005 - Comodoro Rivadavia, Argentina



RESUMEN. A nivel global, las comunidades bentónicas son fundamentales para evaluar la calidad ambiental de las zonas costeras. En el Golfo San Jorge existen estudios que reflejan un buen estado de conservación en diversas áreas. En este contexto, resulta crucial describir y comparar la biota bentónica del Área Natural Protegida Punta Marqués, Chubut, que, a diferencia de otras zonas, está expuesta a perturbaciones antrópicas desde hace tiempo. El muestreo anual en este ambiente mostró que la cobertura de especies varió estacional y espacialmente, determinándose asociaciones características y especies dominantes entre los 34 taxones de macrobentos registrados, identificándose además tres especies invasoras. Durante la primavera se observó la mayor riqueza específica. La dominancia de especies y la diversidad variaron entre niveles intermareales y estaciones del año. El sustrato desnudo varió significativamente a lo largo de las estaciones del año, siendo mayor en otoño e invierno. El estrés físico como fuerza dominante y el papel de los ingenieros ecosistémicos (*Ulva* sp., *Perumytilus purpuratus*, *Balanus glandula* y *Corallina officinalis*) parecen ser claves en el mantenimiento de estas comunidades de baja diversidad. Además, el sustrato desnudo no solo refleja el estrés ambiental, sino que también sirve como un indicador cuantificable del estado de conservación. Los resultados obtenidos pueden ser de utilidad para implementar estrategias de monitoreo y manejo en esta área protegida.

Palabras clave: Bentos, litoral rocoso, Golfo San Jorge, Patagonia.



*Correspondence:
paolairinalanas@gmail.com

†Deceased 22 November 2022

Received: 3 October 2025
Accepted: 5 June 2026

ISSN 2683-7595 (print)
ISSN 2683-7951 (online)

https://ojs.inidep.edu.ar

Journal of the Instituto Nacional de
Investigación y Desarrollo Pesquero
(INIDEP)



This work is licensed under a Creative
Commons Attribution-
NonCommercial-ShareAlike 4.0
International License

Intertidal benthonic biodiversity in Punta Marqués protected natural area (Chubut, Argentina)

ABSTRACT. Globally, benthic communities are essential indicators of the environmental quality of coastal zones. In the San Jorge Gulf, various regions show good conservation status. Within this context, it is critical to describe and compare the benthic biota of the Punta Marqués Protected Natural Area (Chubut), which has been exposed to long-term anthropogenic disturbances. Annual sampling revealed seasonal and spatial variation in species coverage, with 34 macrobenthic taxa identified, including three invasive species, as well as characteristic assemblages and dominant taxa. Species richness peaked in spring. Dominance and diversity fluctuated across intertidal levels and seasons. Bare substrate varied significantly across seasons, being most extensive in autumn and winter. Physical stress emerged as the dominant structuring force, and ecosystem engineers (*Ulva* sp., *Perumytilus purpuratus*, *Balanus glandula*, and *Corallina officinalis*) were key to maintaining these low-diversity communities. Additionally, bare substrate not only reflects environmental stress but also serves as a measurable indicator of conservation status. These findings are relevant for informing monitoring and management strategies in this protected area.

Key words: Benthos, rocky shoreline, San Jorge Gulf, Patagonia.

INTRODUCCIÓN

Las comunidades marinas han venido sufriendo a nivel mundial una significativa disminución en la biodiversidad y un notable aumento de las especies en peligro de extinción. A estos serios problemas se adicionó otro no menos grave para la estructura de los ecosistemas, como lo es la introducción de especies exóticas, debido a que algunas de ellas se convierten rápidamente en invasores exitosos capaces de desplazar a la biota autóctona (Carlton 1996; Orensanz et al. 2002; Hewitt et al. 2004; Castilla et al. 2005; Gollasch y Nehring 2006; Lohrer et al. 2008; Brugnoli et al. 2009; Smith et al. 2012).

Dentro del ecosistema marino, las especies bentónicas cumplen importantes funciones. Proporcionan hábitat y alimento para una amplia variedad de organismos, contribuyen al ciclo de los nutrientes de los ecosistemas costeros, a la depuración de contaminantes orgánicos y a la estabilización de los sedimentos, entre otras funciones (Miloslavich et al. 2016; Zaixso et al. 2017; Palomo et al. 2019). Además, las comunidades bentónicas son consideradas indicadoras de cambios ambientales (Kröncke et al. 1998; Reiss y Kröncke 2005; Becherucci et al. 2018) debido a su capacidad de respuesta ante modificaciones en el medio ambiente y, por lo tanto, a su habilidad de reflejar impactos ambientales (Giménez-Casalduero 2002; Borja et al. 2006; De la Ossa Carretero 2011; Muniz et al. 2013; Elías et al. 2022), constituyendo herramientas valiosas en investigaciones sobre el estado de salud de los ecosistemas marinos.

En Argentina la mayoría de los estudios ecológicos sobre comunidades litorales fueron llevados a cabo principalmente en las cercanías de Mar de Plata y Quequén, en la zona de los golfos patagónicos y el extremo sur del país. Tales estudios se enfocaron básicamente en el conocimiento de la biodiversidad local, impacto ambiental y dinámica poblacional (Bastida et al. 2007; Cabezas et al. 2007; Miloslavich et al. 2016; Zaixso et al. 2017;

Palomo et al. 2019; Elías et al. 2022), siendo menos numerosos en las costas urbanas del Golfo San Jorge.

En el área central del Golfo San Jorge se encuentra el Área Natural Protegida (ANP) Punta Marqués, ubicada al sur de la Villa Balnearia Rada Tilly (Chubut), cuyo objetivo de creación en el año 1985 fue dar protección al apostadero de lobos marinos de un pelo (*Otaria flavescens* Shaw 1800) ubicado al pie del acantilado (Coscarella et al. 2021). El ANP Punta Marqués, recientemente ampliada, abarca 1.200 ha de Estepa patagónica-Mar Argentino (Ley Provincial XI N° 76/2022), en cuya base de acantilado se desarrolla una comunidad bentónica de fondo rocoso sometida desde hace décadas a diferentes presiones antropogénicas (Orensanz et al. 2002; Schwindt 2007).

Si bien se han estudiado comunidades litorales con buen estado de conservación en áreas aledañas del Golfo San Jorge (Boraso de Zaixso 1998; Perales 2005; Pérez 2005; Rico 2005; Cabezas et al. 2007; Giménez et al. 2007; Verga et al. 2020), aún persiste la necesidad de investigar aquellos sectores de la costa asociados a zonas urbanas. Debido a la calidad de los servicios ecosistémicos que prestan, estos ambientes son reconocidos como hábitats de interés comunitario (HIC) (Barragán Muñoz 2014), cuya preservación genera beneficios significativos tanto para las sociedades humanas como para los ecosistemas costeros.

La variación estacional y la distribución vertical de las especies bentónicas responden a múltiples factores. El marco teórico señala que el intermareal rocoso presenta una zonación vertical con especies estructurantes en cada nivel, cuya composición varía según el gradiente. Entre los factores que determinan esta distribución, se encuentran los factores fisicoquímicos, cuya influencia es mayor en las zonas altas, tales como el nivel intermareal superior, y las interacciones biológicas, más relevantes en los niveles bajos, como puede ser el nivel intermareal inferior (Bertness et al. 2006; Silliman et al. 2011; Adami et al. 2018). La interacción entre estos factores, y sus consecuencias en la distribución final

de los organismos, puede verse modificada por la acción humana. En este contexto, el objetivo de este trabajo fue analizar la biota del intermareal rocoso de la playa de Punta Marqués, considerando su composición, distribución y la diversidad de especies autóctonas, criptogénicas e invasoras a lo largo de un año de estudio, con el fin de aportar información de base para futuros planes de conservación, mitigación y manejo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área

El estudio se llevó a cabo en Punta Marqués (45° 57' S-67° 32' W), distante 7 km de la Villa Balnearia Rada Tilly (Provincia del Chubut, Patagonia Argentina) (Figura 1). Desde el punto de vista biogeográfico, se sitúa en la Provincia Magallánica, que se extiende desde Cabo de Hornos hasta Península Valdés, dominada por aguas frías de la corriente de Malvinas (Stuardo 1964). La Punta Marqués presenta acantilados que oscilan entre 50 y 80 m y penetra en el mar aproximadamente 1,5 km. Estos acantilados sufren constantes derrumbes y movimientos de tierra en masa debido a la acción erosiva del mar, el viento y las escasas precipitaciones.

El sustrato corresponde a una estructura tabular, integrada por series eruptivas y sedimentarias de posición más o menos horizontal, que descansan sobre las rocas de basamento cristalino de edad precámbrica. En la base, se extiende una amplia plataforma rocosa de abrasión de entre 50 y 200 m de ancho constituida por areniscas tobáceas gris blanquecinas, poco consolidadas, que corresponden geológicamente a la Formación Sarmiento (Feruglio 1949). Esta plataforma presenta grietas y pozas de marea de diversas dimensiones. En esta amplia zona intermareal se desarrolla una comunidad incrustante de algas verdes, pardas y rojas, y distintos grupos de invertebrados como moluscos y polique-

tos, adaptados a este ambiente con pronunciadas oscilaciones de los factores ambientales como la temperatura y la salinidad, entre otros.

El clima del área de estudio es el típico de la región patagónica: seco y frío, con una precipitación anual inferior a 200 mm y vientos predominantes del sudoeste (Puelo et al. 1998). La temperatura media anual del aire es de 12,6 °C (Servicio Meteorológico Nacional, Estación Comodoro Rivadavia). El rango de los valores de temperatura y salinidad del agua de mar varía entre 5,09 °C y 13,41 °C y entre 32,97 y 33,83, en invierno y verano, respectivamente (Akselman 1996). En esta localidad, el régimen de mareas es semidiurno, con amplitud de 4,08 m para las mareas de cuadratura y amplitud de 5,95 m para las mareas de sicigia.

Recolección y procesamiento de muestras

El muestreo se realizó en la ladera norte de Punta Marqués, sobre 3 transectas paralelas a la línea de costa, en las que se tomaron al azar las unidades muestrales (UM) en los niveles inferior, medio y superior de la zona intermareal durante un año. Las fechas de muestreo fueron: 23 de mayo (otoño), 15 de agosto (invierno), 09 de noviembre (primavera) de 2018 y 13 de marzo de 2019 (verano). Se relevaron 36 UM (3 niveles × 3 transecciones × 4 estaciones del año) de 20 cm × 20 cm cada una. De acuerdo con Lanás y Rico (2005), los niveles del intermareal se delimitaron mediante la asociación de algas e invertebrados que los caracterizan. El nivel intermareal superior corresponde a la zona más elevada donde los organismos marinos macroscópicos pueden ser encontrados, con dominancia de algas verdes. El nivel intermareal medio se delimitó en la zona de aparición de diferentes taxones de invertebrados, como moluscos, poliquetos y cirripedios, con dominancia de *Perumytilus purpuratus* (Lamarck, 1819). El nivel intermareal inferior fue definido como la zona más baja descubierta durante las mareas de sicigia presentando diferentes taxones de invertebrados y algas rojas, con dominancia de *Corallina officinalis* (Linneo, 1758).

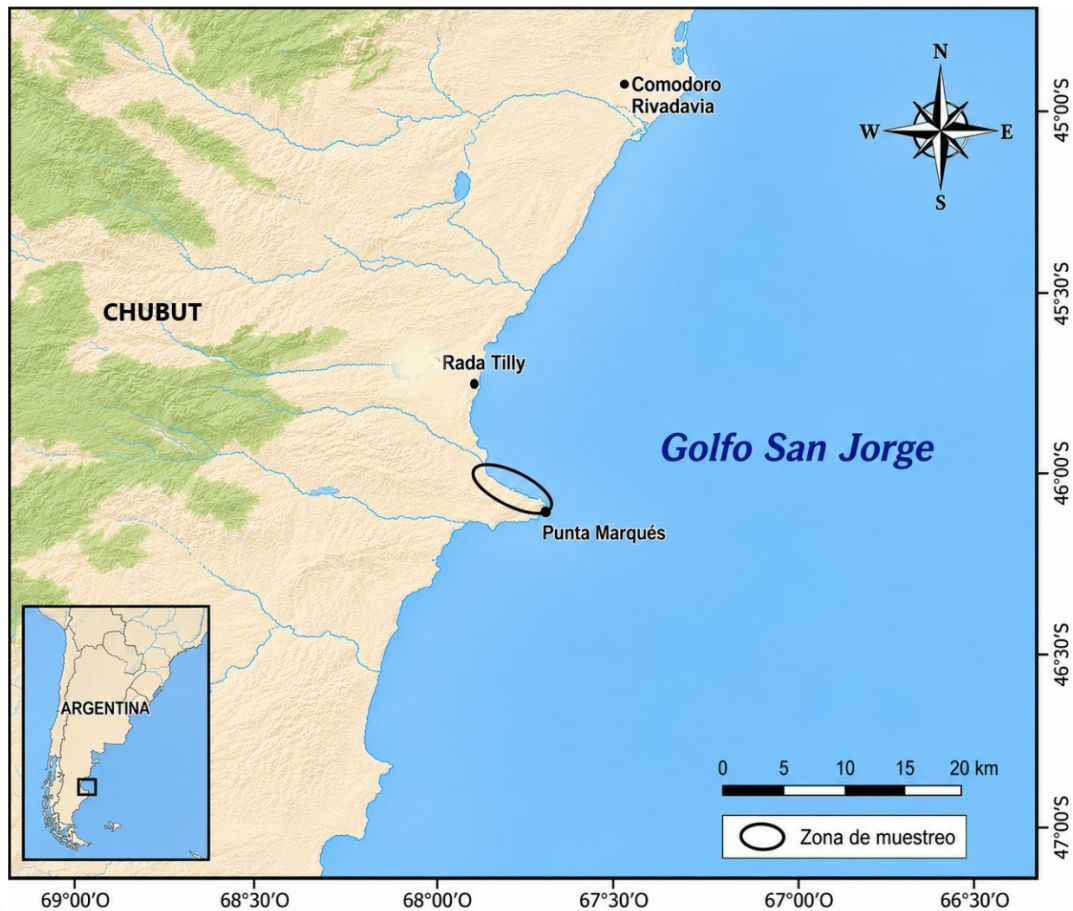


Figura 1. Ubicación geográfica de Punta Marqués (45° 57' S-67° 32' W), Golfo San Jorge Provincia del Chubut.
 Figure 1. Geographic location of Punta Marqués (45° 57' S-67° 32' W), San Jorge Gulf, Chubut Province.

Se calculó la cobertura de especies superponiendo una grilla de puntos del tamaño de la UM, considerando 1 cm² por cada punto (Sutherland y Karlson 1977). La cobertura de cada especie y el área del sustrato desnudo quedaron expresadas en porcentaje de un área de 400 cm². Los organismos que no tocaron puntos en la cuadrícula fueron registrados con la cobertura de 0,5. Aquellos recolectados para la identificación en laboratorio fueron fijados en formol salino al 4% y posteriormente preservados en alcohol 70%.

Para el estudio taxonómico el material se observó bajo microscopio estereoscópico Zeiss y se fotografió con cámara digital de 5 MP (Samsung

Galaxy J1 Ace, 2592 × 1944 píxeles). Las cianobacterias se observaron con microscopio óptico binocular Axioplan con aumentos de 40x y 100x. Para la identificación y clasificación de los diferentes taxones se utilizaron claves taxonómicas específicas y colecciones de referencia.

Análisis de datos

Los datos de abundancia se examinaron empleando un Análisis de Correspondencias (Benzecri 1976; Legendre y Legendre 1998) sobre la tabla de cobertura obtenida luego de promediar los datos de cada transecta por estaciones del año y por

niveles intermareales (matriz de 12 muestras por 27 especies), considerándose en el análisis el área correspondiente al sustrato desnudo.

Los índices de diversidad se calcularon para cada UM utilizando el paquete estadístico Past 4.0 (Hammer et al. 2023). Las variaciones en la riqueza específica, la dominancia de especies y la diversidad (Shannon-Wiener) con respecto a los niveles intermareales y las estaciones del año se analizaron mediante ANOVA de varios factores. La homogeneidad de la varianza se comprobó mediante la prueba de la C de Cochran, y la normalidad de los datos se verificó mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Para normalizar los datos y homogeneizar las varianzas de la riqueza específica y la dominancia de especies se utilizó la transformación logarítmica en base 10. Las diferencias significativas se evaluaron *a posteriori* mediante la prueba de Fisher de diferencia mínima significativa (LSD).

Se analizó la distribución estacional y espacial de las especies con coberturas promedio superiores al 1,5% y del sustrato desnudo. La selección se basó en su *Quality* en el Análisis de Correspondencias, indicador que mide cuán representativa es la posición de cada especie respecto a los patrones resumidos en los dos primeros ejes factoriales. Para comparar especies con distinta amplitud de cobertura, se elaboró un mapa de calor con valores transformados mediante *zscore*, lo que permite visualizar patrones relativos de abundancia independientemente de la escala o variabilidad. La transformación se utilizó solo con fines gráficos, sin modificar los análisis sobre porcentajes originales, y se empleó para ello la herramienta de inteligencia artificial Copilot (Microsoft). Por otro lado, las variaciones del sustrato desnudo según estaciones y niveles intermareales se evaluaron con la prueba de Kruskal-Wallis y comparaciones pareadas.

Los datos de temperatura de la superficie del mar (TSM °C) fueron obtenidos desde PODAAC-ESIP (2018-2019), y su relación con la riqueza específica estacional fue analizada mediante análisis de correlación. Excepto el cálculo de los índices de

diversidad, los análisis estadísticos se realizaron con el *software* Statistica para Windows versión 7.0 (StatSoft Inc. 2004).

RESULTADOS

Caracterización de la comunidad bentónica intermareal

En el área de estudio se identificaron 16 taxones dentro del macrozoobentos y 18 taxones en el fitobentos, distribuidos principalmente en el intermareal inferior. Por otro lado, el mayor número de especies en las muestras analizadas se registró en primavera (Tablas 1 y 2). Dentro de los invertebrados, el 50% correspondió al Phylum Mollusca (8 especies), 31,25% a Arthropoda (5 especies), 12,5% a Bryozoa (2 especies) y 6,25% a Cnidaria (1 especie). En el fitobentos, el 38,9% correspondió a la Clase Rhodophyceae (7 especies), 27,8% a Chlorophyceae (5 especies), 16,7% a Cyanophyceae (3 especies), 11,1% a Phaeophyceae (2 especies) y 5,6% a Bacillariophyceae (1 especie).

Se determinaron tres especies invasoras: *Cryptosula pallasiana* (Moll, 1803) (Bryozoa-Gymnolaemata), *Balanus glandula* (Darwin, 1854) (Arthropoda-Thecostraca) y *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar 1873 (Phaeophyceae).

Asociaciones del fito y zoobentos de Punta Marqués

Asociaciones intermareales estacionales

La cobertura de especies y el área del sustrato desnudo variaron estacional y espacialmente. El Análisis de Correspondencias en dos dimensiones representó el 74,39% de la inercia total. Las especies que presentaron los más altos valores de calidad explicativa o *Quality* en el Análisis de Correspondencias, fueron: *Ulva* sp., *Perumytilus purpuratus*, *Balanus glandula*, *Corallina officinalis* y *Ceramium virgatum*.

Tabla 1. Taxones del zoobentos de Punta Marqués, Rada Tilly y su distribución en los diferentes niveles del intermareal por estaciones del año. (+) especies invasoras. II: intermareal inferior. IM: Intermareal medio. IS: intermareal superior.

Table 1. Zoobenthic taxa of Punta Marqués, Rada Tilly and their distribution at different intertidal levels by season. (+) invasive species. II: lower intertidal. IM: mid-intertidal. IS: upper intertidal.

Especie	Phylum	Clase	Otoño			Invierno			Primavera			Verano		
			II	IM	IS	II	IM	IS	II	IM	IS	II	IM	IS
<i>Anemona</i> indet.	Cnidaria	Anthozoa	x						x					x
<i>Plaxiphora aurata</i> Spalowsky 1795	Mollusca	Polyplacophora			x									x
<i>Crepidatella dilatata</i> Lamarck 1822		Gastropoda				x								
<i>Pareuthria plumbea</i> Philippi 1844							x							
<i>Trophon geversianus</i> Pallas 1774							x			x				
<i>Siphonaria lessonii</i> Blainville 1827									x				x	
<i>Aulacomya atra atra</i> Molina 1782		Bivalvia								x				x
<i>Mytilus platensis</i> d'Orbigny 1846			x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Perumytilus purpuratus</i> Lamarck 1819			x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x
<i>Cryptosula pallasiana</i> Moll 1803 (+)	Bryozoa	Gymnolaemata									x			
<i>Membranipora</i> sp.											x			
<i>Austromegabalanus psittacus</i> Molina 1782	Arthropoda	Thecostraca			x									
<i>Balanus glandula</i> Darwin 1854 (+)			x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x
<i>Balanus laevis</i> Bruguère 1789				x										
<i>Halimacarcinus planatus</i> Fabricius 1775		Malacostraca								x				
<i>Sphaeroma</i> sp.											x			

Lomentaria clavellosa, *Ceramium virgatum*, *Aulacomya atra atra*, *Antozoa* indet., *Balanus laevis*, *Trophon geversianus*, *Adenocystis utricularis* y *Rhodophyceae* indet. se asociaron al nivel inter-

mareal inferior en otoño, primavera y verano, las especies que se asociaron al invierno en el mismo nivel fueron: *Polisiphonia* sp., *Rhodophyceae* incrustante, así como el sustrato desnudo. En el

Tabla 2. Taxones del fitobentos de Punta Marqués, Rada Tilly y su distribución en los diferentes niveles del intermareal por estaciones del año. (+) especies invasoras. II: intermareal inferior. IM: intermareal medio. IS: intermareal superior.

Table 2. *Phytoplankton taxa of Punta Marqués, Rada Tilly, and their distribution at different intertidal levels by season. (+) invasive species. II: lower intertidal. IM: mid-intertidal. IS: upper intertidal.*

Especie	Clase	Otoño			Invierno			Primavera			Verano		
		II	IM	IS	II	IM	IS	II	IM	IS	II	IM	IS
<i>Scytonematopsis crustacea</i> (Thuret ex Bornet and Flahault) Koválik and Komárek 1988	Cyanophyceae	x	x		x	x		x	x				x
<i>Gloeocapsopsis crepidinum</i> (Thuret) Geitler ex Komárek 1993		x	x		x	x		x	x				x
<i>Schizothrix calcicola</i> Gomont 1892		x	x		x	x		x	x				x
Diatomea colonial	Bacillariophyceae												x
<i>Bryopsis</i> sp.	Chlorophyceae												x
<i>Codium fragile</i> (Suringar) Harriot 1889		x											
<i>Acrosiphonia arcta</i> (Dillwyn) Gain 1912													x
<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus 1753						x							
<i>Ulva</i> sp.				x			x			x			x
<i>Adenocystis utricularis</i> (Bory) Skottsberg 1907	Phaeophyceae						x						
<i>Undaria pinnatifida</i> (Harvey) Suringar 1873 (+)		x			x			x					x
<i>Ceramium virgatum</i> Roth 1797	Rhodophyceae	x				x		x					
<i>Corallina officinalis</i> Linnaeus 1758		x			x			x					x
<i>Lomentaria clavellosa</i> (Lightfoot ex Turner) Gaillon 1828		x			x								
<i>Polysiphonia</i> sp.					x			x					
<i>Pyropia columbina</i> (Montagne) W. A. Nelson 2011						x							
Incrustante indet.		x											x
Rhodophyta indet.		x				x							

nivel intermareal medio, las especies *Perumytilus purpuratus*, *Balanus glandula* y *Ulva lactuca* se asociaron al otoño y el invierno, mientras que las

especies *Siphonaria lessoni* y *Acrosiphonia arcta* se asociaron a la primavera y el verano. En el nivel intermareal superior, las diatomeas coloniales

se asociaron al otoño, *Mytilus platensis* se asoció al invierno y *Ulva* sp. a la primavera y el verano (Figura 2).

Cobertura de especies dominantes

Con relación a la cobertura de las especies con mayor calidad explicativa (Tabla 3), la misma tomó

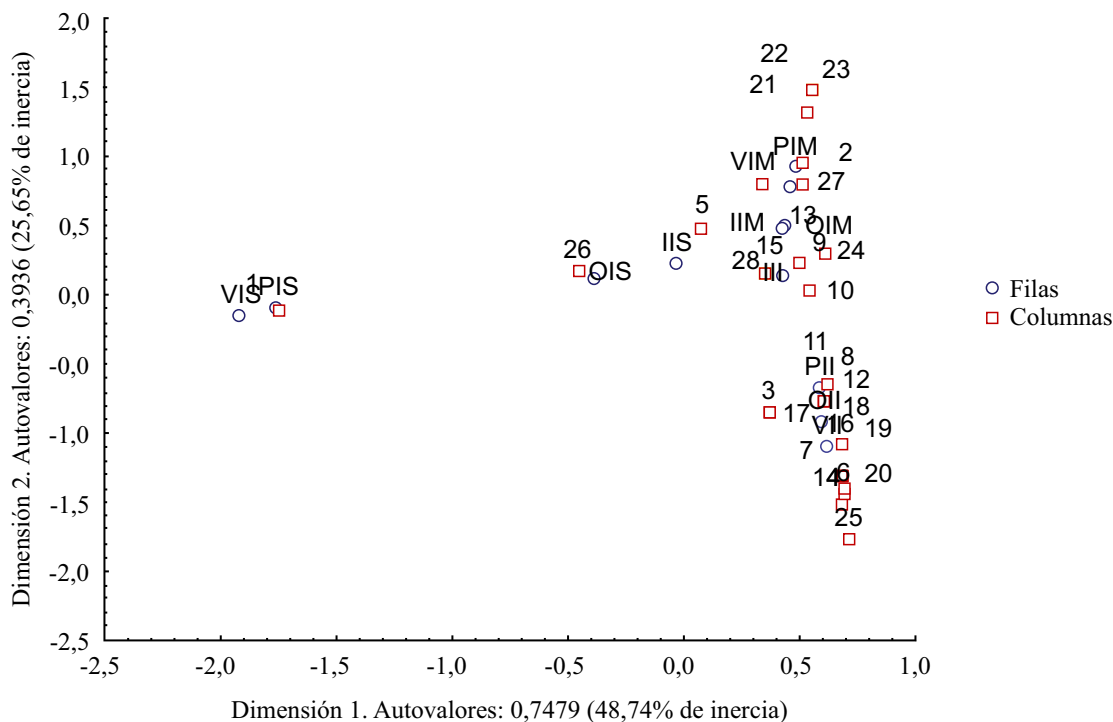


Figura 2. Diagrama de ordenación por Análisis de Correspondencias para las unidades de muestreo de Punta Marqués, Rada Tilly. Diagrama bidimensional de filas y columnas 12×28 . Filas (en círculos): unidades muestrales; columnas (en cuadrados): especies y sustrato desnudo. Estandarización: perfiles de filas y columnas. Referencias de las unidades de muestreo: OII: otoño intermareal inferior, OIM: otoño intermareal medio, OIS: otoño intermareal superior, III: invierno intermareal inferior, IIM: invierno intermareal medio, IIS: invierno intermareal superior, PII: primavera intermareal inferior, PIM: primavera intermareal medio, PIS: primavera intermareal superior, VII: verano intermareal inferior, VIM: verano intermareal medio, VIS: verano intermareal superior. Referencias de las especies y sustrato desnudo: 1: *Ulva* sp., 2: *Perumytilus purpuratus*, 3: *Aulacomya atra atra*, 4: *Balanus glandula*, 5: *Mytilus platensis*, 6: *Corallina officinalis*, 7: anémona sin identificar, 8: *Ceramium virgatum*, 9: *Balanus laevis*, 10: *Polysiphonia* sp., 11: *Lomentaria clavellosa*, 12: *Plaxiphora aurata*, 13: *Codium fragile*, 14: alga roja sin identificar, 15: *Crepipatella dilatata*, 16: *Bryopsis* sp., 17: *Halicarcinus planatus*, 18: *Sphaeroma* sp., 19: *Pareuthria plumbea*, 20: *Trophon geversianus*, 21: *Siphonaria lessoni*, 22: *Acrosiphonia arcta*, 23: *Pyropia columbina*, 24: alga roja incrustante sin identificar, 25: *Adenocystis utricularis*, 26: diatomea colonial, 27: *Ulva lactuca*, 28: sustrato desnudo.

Figure 2. Correspondence Analysis ordination diagram for the sampling units of Punta Marqués, Rada Tilly. Two-dimensional 12×28 row and column diagram. Rows (circled): sampling units; columns (squared): species and bare substrate. Standardization: row and column profiles. Sampling unit references: OII: lower intertidal autumn, OIM: mid-intertidal autumn, OIS: upper intertidal autumn, III: lower intertidal winter, IIM: mid-intertidal winter, IIS: upper intertidal winter, PII: lower intertidal spring, PIM: mid-intertidal spring, PIS: upper intertidal spring, VII: lower intertidal summer, VIM: mid-intertidal summer, VIS: upper intertidal summer. Species references and bare substrate: 1: *Ulva* sp., 2: *Perumytilus purpuratus*, 3: *Aulacomya atra atra*, 4: *Balanus glandula*, 5: *Mytilus platensis*, 6: *Corallina officinalis*, 7: unidentified anemone, 8: *Ceramium virgatum*, 9: *Balanus laevis*, 10: *Polysiphonia* sp., 11: *Lomentaria carnation*, 12: *Plaxiphora aurata*, 13: *Codium fragile*, 14: unidentified red algae, 15: *Crepipatella dilatata*, 16: *Bryopsis* sp., 17: *Halicarcinus planatus*, 18: *Sphaeroma* sp., 19: *Pareuthria plumbea*, 20: *Trophon geversianus*, 21: *Siphonaria lessoni*, 22: *Acrosiphonia arcta*, 23: *Pyropia columbina*, 24: unidentified encrusting red algae, 25: *Adenocystis utricularis*, 26: colonial diatom, 27: *Ulva lactuca*, 28: bare substrate.

Tabla 3. Mapa de calor que muestra la cobertura estandarizada de las especies con mayor calidad explicativa en el intermareal rocoso de Punta Marqués. Los colores representan un gradiente de cobertura desde valores bajos (azules), intermedios (amarillos) y altos (rojos). El área del sustrato desnudo (Sd) no se encuentra estandarizado, las áreas menores se representan con gris claro y las mayores con gris oscuro a negro.

Table 3. Heat map showing the standardized cover of the species with the highest explanatory quality in the rocky intertidal zone of Punta Marqués. The colors represent a cover gradient from low (blue), intermediate (yellow), and high (red) values. The area of bare substrate (Sd) is not standardized; smaller areas are represented in light gray and larger areas in dark gray to black.

Nivel	Estación	<i>Ulva</i> sp.	<i>P. purpuratus</i>	<i>B. glandula</i>	<i>C. officinalis</i>	<i>C. virgatum</i>	Sd (%)
Superior	Otoño	0,34	0,67	0,18	0	0	46
	Invierno	0,15	0,59	0	0	0	81
	Primavera	0,84	0	1	0	0	44
	Verano	1	1	0,34	0	0	46
Medio	Otoño	0	0,38	0,40	0	1	81
	Invierno	0	0,34	0,74	0	0	59
	Primavera	0	1	0,65	0	0,04	42
	Verano	0	0,81	1	0	0	56
Inferior	Otoño	0	0,03	1	0,83	1	66
	Invierno	0	0,02	0,52	0,07	0	64
	Primavera	0	1	0,36	0,74	0,04	7
	Verano	0	0,04	0,40	1	0	2

valores diferentes a lo largo del año, y en los distintos niveles intermareales. En el nivel intermareal superior, *Ulva* sp. se observó en todas las estaciones, presentó el mayor porcentaje de cobertura en verano (95%) y el menor en invierno (14%). *B. glandula* se observó en tres estaciones con una cobertura no superior al 2%, no se registró en invierno. *P. purpuratus* presentó una cobertura menor al 1% durante todo el año.

En el nivel intermareal medio las tres especies presentaron un porcentaje de cobertura menor al 15% tanto en otoño como en invierno. *P. purpuratus* presentó su mayor cobertura en primavera, próxima a un 40%, decreciendo alrededor de un 10% en verano y no superó el 15% en otoño e in-

vierno. Tanto *B. glandula* como *C. virgatum* se encontraron en un porcentaje menor al 15% en todas las estaciones.

En el nivel intermareal inferior la especie con mayor cobertura fue *C. officinalis* con un 49,7% en verano, 41,2% en otoño, 36,2% en primavera y 3,5% en invierno. Las especies que presentaron las menores coberturas (< 10%) durante todo el año fueron *P. purpuratus*, *B. glandula* y *C. virgatum*.

Variaciones estacionales y espaciales de la comunidad bentónica

La riqueza específica estuvo representada por 27 taxones (Figura 3), varió significativamente tanto

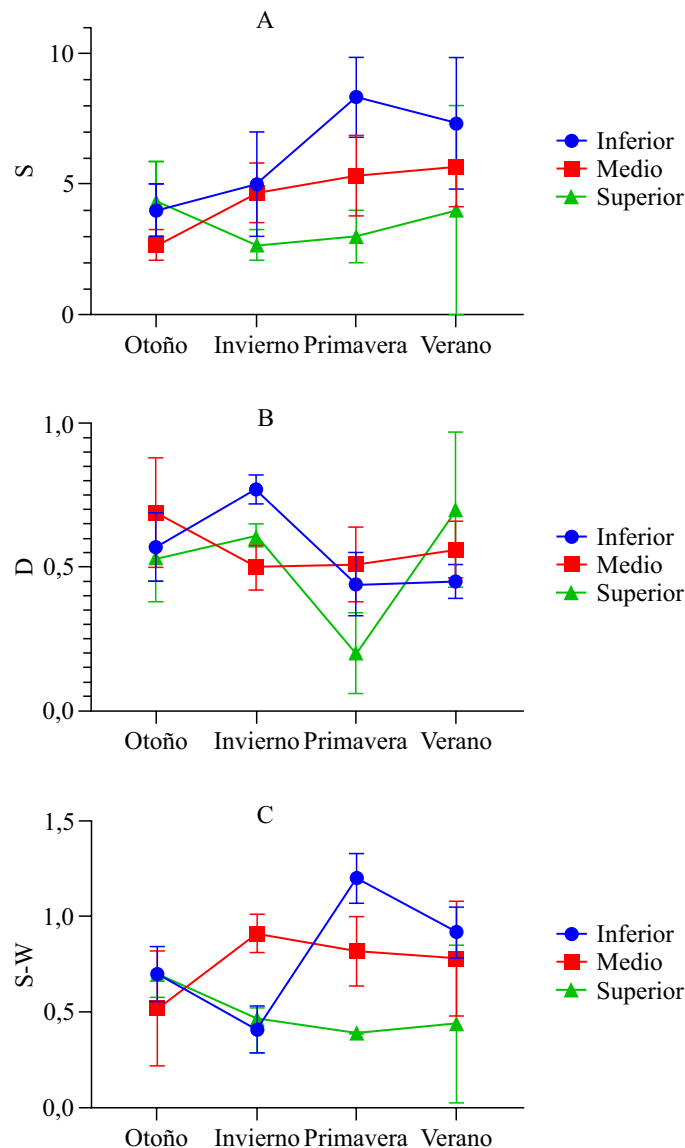


Figura 3. Cambios estacionales de la riqueza específica (S), dominancia (D) y diversidad (S-W) de especies de la comunidad bentónica de Punta Marqués en los distintos niveles intermareales.

Figure 3. Seasonal changes in species richness (S), dominance (D) and diversity (S-W) of species in the benthic community of Punta Marqués at different intertidal levels.

entre niveles intermareales como entre estaciones del año según lo señalado por el análisis de la varianza de varios factores ($F = 286,01$; $p < 0,01$).

El análisis *a posteriori* de la menor diferencia significativa mostró que la riqueza específica fue superior durante la primavera en el nivel interma-

real inferior respecto a todos los niveles y estaciones del año, excepto en el verano, en el mismo nivel. La riqueza específica del verano, en el intermareal inferior fue mayor al resto de las estaciones y niveles, no registrándose diferencias con la primavera en el intermareal medio y superior.

La dominancia de especies varió significativamente entre niveles intermareales ($F = 5,6$; $p < 0,05$). La interacción entre niveles y estaciones del año también presentó variaciones significativas ($F = 5,93$; $p < 0,05$). El análisis *a posteriori* mostró que valores máximos de dominancia de especies se registraron durante el invierno en el nivel intermareal inferior y en el verano en el nivel intermareal superior, presentando los valores más bajos durante la primavera en el nivel intermareal superior (Figura 3).

La diversidad de especies varió significativamente entre niveles ($F = 3,17$) y estaciones ($F = 11,94$) así como en la interacción nivel-estación ($F = 4,56$), todas con $p < 0,05$. El análisis *a posteriori* mostró que, durante la primavera, se alcanzó la máxima diversidad en el nivel intermareal inferior, mayor al otoño e invierno en el mismo nivel. El nivel intermareal superior presentó los valores más bajos de diversidad en casi todas las estaciones del año (Figura 3).

El análisis estadístico corroboró que el sustrato desnudo varió significativamente a lo largo de las estaciones del año, siendo los valores de otoño e invierno mayores a los de primavera y verano: $H(3, N = 36) = 15,15$; $p < 0,01$; no observándose variaciones significativas con respecto a los niveles intermareales: $H(2, N = 36) = 3,52$; $p > 0,05$. La temperatura de la superficie del mar no se correlacionó con la riqueza específica.

DISCUSIÓN

Caracterización de la comunidad bentónica intermareal

La presencia de especies que estructuran la comunidad intermareal es un hecho muy bien documentado en la bibliografía a nivel mundial y en las costas patagónicas (Penchaszadeh 1973; Balzi y Muniain 1992; Zaiuso et al. 1994; Cabezas et al. 2007; Zintzen et al. 2008; Adami et al. 2018). Asimismo, el valor de analizar las comunidades ben-

tónicas como herramienta para evaluar la calidad ambiental de las áreas costeras está ampliamente reconocido a escala mundial (Giménez-Casaldueiro 2002; Borja et al. 2006; De la Ossa Carretero 2011).

En este estudio se exploró la composición de la comunidad rocosa intermareal de un área natural protegida patagónica, la metodología de trabajo se centró en especies fijas o móviles sobre el sustrato, excluyendo la infauna, detectándose algunos patrones en la composición de la comunidad y en la distribución de las especies. Además, la metodología fue tendiente a comparar la importancia relativa tanto del zoobentos como del fitobentos de la comunidad intermareal de Punta Marqués.

De los 34 taxones registrados, 16 especies correspondieron al zoobentos. La diversidad zoobentónica coincide con lo reportado en otras zonas previamente estudiadas, respecto de las especies epifaunales fijas o móviles. Por ejemplo, Cabezas et al. (2007) documentaron en Punta Piedra (zona norte de Rada Tilly) 52 especies zoobentónicas tanto infaunales como epifaunales, coincidiendo esto último con los registrados en este estudio para el mismo microambiente epifaunal.

Los 18 taxones registrados en el fitobentos se incluyen en la zonación citada por Boraso et al. (2015). Estos autores encontraron 99 especies de algas agrupadas en 4 asociaciones características. De los 8 géneros que describen esas asociaciones, 5 de ellos fueron encontrados en este trabajo: *Corrallina* sp., *Macrocystis* sp., *Ulva* sp., *Cladophora* sp. y *Pyropia* sp. El Género *Ceramium* aparece citado por la autora en asociaciones de algas de sustratos duros de los golfos norpatagónicos. Este solapamiento resalta la validez ecológica del patrón observado en Punta Marqués dentro del contexto florístico del litoral patagónico.

De las 5 especies con mayor poder explicativo sobre la estructura de la comunidad, *P. purpuratus*, *Ulva* sp., *B. glandula*, y *C. officinalis* son considerados ingenieros ecosistémicos (Jones et al. 1994; Hastings et al. 2007) que con excepción de *B. glandula* se distribuyen con una marcada zonación intermareal. *Perumytilus purpuratus* es la especie estructurante

en el amplio nivel intermareal (López Gappa 2022) formando microhábitats, reduciendo el estrés térmico, y facilitando la colonización de otras especies tanto infaunales como epifaunales (Bertness et al. 2006). *Ulva* sp. se encuentra en el nivel intermareal superior como productor primario predominante, soportando altos niveles de estrés ambiental (desecación, vientos fuertes, cambios de temperatura entre otros), proveyendo de humedad, refugio y alimentos a reclutas e invertebrados diminutos (de la Barra et al. 2023) y presentando altas tasas de crecimiento en aguas enriquecidas (Martinetto et al. 2011). *Corallina officinalis*, en el nivel intermareal inferior, forma estructuras calcáreas que contribuyen a la creación de hábitats tridimensionales, proporcionando refugio y alimento para una variedad de vertebrados e invertebrados marinos. Estas estructuras, estabilizan el sustrato, reduciendo la erosión y creando un entorno estable para las especies asociadas a estos microambientes (Burgueño et al. 2024).

Especies invasoras: presencia, patrones e implicancias ecológicas

Se identificaron tres especies invasoras: *Cryptosula pallasiana*, *Balanus glandula* y *Undaria pinnatifida*. *Cryptosula pallasiana* se encontró como epibionte de distintos sustratos y ha sido descrita para las costas de Comodoro Rivadavia por Rico y López Gappa (2006) y Webb (2005). Este briozoo es una especie cosmopolita, de distribución mundial, y es común encontrarlo desde la zona media del nivel intermareal hasta el nivel submareal poco profundo (López Gappa y Liuzzi 2018). *Balanus glandula* es una especie estructurante de la comunidad bentónica intermareal, descrita en el área de estudio y a lo largo de las costas sudatlánticas y patagónicas (Elías y Vallarino 2001; Rico et al. 2001; Orensanz et al. 2002; Schwindt 2007; Méndez et al. 2013; Schwindt et al. 2020; López Gappa 2022). Es nativa del Pacífico de América del Norte (Pilsbry 1916) y considerada una especie ingeniera de ecosistemas autogénica o “formadoras de hábitat”, capaz de afectar la fauna asociada mediante el aumento en la complejidad del hábitat a través de

sus propias estructuras físicas, pudiendo colonizar no solo ambientes rocosos sino también sustratos blandos (Méndez 2021). Este balánido muestra un agresivo comportamiento en la ocupación de sustratos duros. Ha ingresado a los puertos ya sea como *fouling* adheridos al casco o en el agua de lastre de las embarcaciones (dispersión remota). A este mecanismo se suma también el desplazamiento de las larvas en su velocidad natural a lo largo de las costas (dispersión marginal) (Lewis 1976). Este cirripedio invasor se encontró en todas las estaciones del año y niveles del intermareal, coincidiendo con lo señalado por González (2013) en Punta Marqués. *Undaria pinnatifida* exhibe un marcado desarrollo estacional en el intermareal de Punta Marqués, registrándose individuos a lo largo de todo el año, sin desaparición completa de los esporofitos (observación personal), al igual que lo reportado para Golfo Nuevo (Casas et al. 2008) y Caleta Córdova (Álvarez y Boraso 2020) y en contraposición de lo observado en poblaciones de otras regiones del mundo (Primo et al. 2010). Esta particularidad, junto a otras, como una alta tasa reproductiva, son las características que convierten a una especie introducida en una especie altamente invasiva (Dean y Hurd 2007; Casas et al. 2008). Entre los impactos hacia las comunidades bentónicas submareales, se ha reportado que las poblaciones de *U. pinnatifida* compiten por los recursos con las algas nativas, producen el ensombrecimiento de los fondos que causa pérdidas en la riqueza específica y en la diversidad (Casas et al. 2004; Becherucci et al. 2014), proporcionan refugio para invertebrados, y pueden ser fuente de alimento para ciertos herbívoros autóctonos (Palomo et al. 2016), con consecuencias en cascada hacia los organismos de los siguientes niveles tróficos y por ende hacia toda la comunidad de fondo.

Variaciones estacionales y espaciales de la comunidad bentónica y sus implicancias para la conservación

En cuanto al conjunto de la comunidad de sustrato rocoso, en la distribución y riqueza de las es-

pecies se observa una marcada estacionalidad y selección por los niveles intermareales, situación que ha sido analizada para otras costas y que reflejan la estrecha relación entre los cambios estacionales de las comunidades intermareales a lo largo de diversos gradientes ambientales (Adami et al. 2004; Legendre y Cáceres 2013; Titlyanov et al. 2014). En conjunto, los patrones estacionales observados indican que la primavera constituye el período de mayor complejidad estructural de la comunidad, caracterizado por una mayor riqueza y diversidad específica y una menor dominancia. Esto sugiere que, durante esta estación, las condiciones ambientales favorecerían la coexistencia de múltiples especies, reduciendo la probabilidad de que una sola alcance una dominancia marcada. Este tipo de respuesta es consistente con lo propuesto por la hipótesis del disturbio intermedio (Connell 1978; Huston 1979), según la cual niveles moderados de perturbación promueven una mayor diversidad. En contraste, durante el invierno, la disminución de la diversidad y el aumento de la dominancia indicarían un contexto ambiental más restrictivo, en el cual solo un número reducido de especies sería capaz de tolerar las condiciones imperantes. Por su parte, los valores intermedios registrados en otoño y verano podrían interpretarse como situaciones de transición, en las que la coexistencia de especies es posible, aunque sin alcanzar los niveles observados en primavera.

En relación con la zonación vertical, el gradiente observado en la riqueza específica (mayor en el intermareal inferior y decreciente hacia el superior) pone de manifiesto el papel del estrés ambiental asociado a las condiciones físicas más extremas en los niveles superiores. Este patrón ha sido ampliamente documentado en sistemas intermareales, donde el aumento de la exposición y la desecación limita la distribución de las especies hacia niveles más altos (Lewis 1964; Stephenson y Stephenson 1972; Underwood 1997). En este sentido, los resultados obtenidos refuerzan la idea de que el estrés físico actúa como un factor determinante en la estructuración de estas comunidades. Por otro lado, la dominancia relativamente similar entre los

niveles inferior y medio sugiere una distribución más equilibrada de las especies en dichas zonas, posiblemente debido a una menor intensidad de las limitaciones físicas y una mayor importancia relativa de las interacciones biológicas (Menge y Sutherland 1987). Sin embargo, las variaciones registradas en el nivel superior a lo largo del año podrían estar reflejando una mayor heterogeneidad espacial y temporal, indicando que la composición específica en este nivel es más variable y potencialmente más sensible a cambios en las condiciones ambientales. Finalmente, el índice de diversidad de Shannon refuerza este patrón general, mostrando valores más elevados en el intermareal inferior y una disminución progresiva hacia el superior. Esta tendencia resulta coherente con la reducción en el número de especies capaces de persistir bajo condiciones de mayor estrés físico, lo que conduce a comunidades menos diversas y con una mayor probabilidad de estar dominadas por pocos taxones tolerantes, en concordancia con los modelos clásicos de estructuración de comunidades en ambientes marinos costeros (Connell 1961; Underwood 1997). Bertness et al. (2006) plantean que las comunidades de costas rocosas patagónicas están expuestas a condiciones físicas inusualmente severas y, en consecuencia, están más organizadas por el estrés físico que las comunidades intermareales rocosas de otras regiones del mundo. En este contexto, el gradiente vertical observado en Punta Marqués, con una disminución progresiva de la riqueza y diversidad específica hacia el nivel intermareal superior, refuerza la idea de que las condiciones físicas extremas constituyen una de las principales fuerzas estructuradoras de estas comunidades. El aumento en el número de especies durante la primavera y el verano en el nivel intermareal inferior coincide con lo observado por Bertness et al. (2006) y resulta comparable a procesos registrados en comunidades bentónicas maduras. Sin embargo, la escasa o nula correlación entre la riqueza específica y la temperatura superficial del mar observada en este estudio sugiere que las variaciones ambientales no explicarían por sí solas la dinámica comunitaria.

En este sentido, Kanamori et al. (2017) plantean que los cambios estacionales en la estructura de las comunidades intermareales no necesariamente reflejan la magnitud de los gradientes ambientales, probablemente debido a la capacidad de los organismos de tolerar o amortiguar el estrés físico.

En esta línea, la presencia de ingenieros ecosistémicos o especies fundacionales en los distintos niveles intermareales podría desempeñar un papel central en la modulación local del estrés ambiental. Jones et al. (1994, 1997) proponen que estas especies modifican las condiciones físicas del ambiente, generando microhábitats capaces de disminuir la intensidad del estrés y favorecer el establecimiento de otras especies. En Punta Marqués, especies estructurantes como los mitílidos en el intermareal medio y *C. officinalis* en el intermareal inferior podrían estar actuando como amortiguadores de las condiciones físicas extremas, facilitando la persistencia y coexistencia de otras especies dentro de la comunidad (Stephens y Bertness 1991; Pineda et al. 2009; Bell et al. 2015; Pacheco y Andrade 2020). Si bien Adami et al. (2018) descartan que la severidad ambiental explique la estructura comunitaria a escala regional en el Atlántico Sudoccidental, sus resultados no excluyen la posibilidad de que el estrés físico actúe como un importante regulador a escalas espaciales menores. Los resultados obtenidos en este estudio apoyan esta interpretación y sugieren que, aun en comunidades sometidas a condiciones ambientales extremas, las interacciones positivas asociadas a especies fundacionales pueden adquirir una relevancia ecológica significativa.

En este contexto, el sustrato desnudo y sus variaciones espaciales y temporales podrían constituir un indicador integrado de la intensidad del estrés ambiental y de la capacidad amortiguadora ejercida por los ingenieros ecosistémicos presentes en cada nivel intermareal. El aumento de áreas sin cobertura biológica podría reflejar situaciones en las que las condiciones físicas superan la capacidad de facilitación y refugio generada por estas especies estructurantes. Por el contrario, una disminución del sustrato desnudo podría indicar una

mayor estabilidad comunitaria y una mayor capacidad de colonización y persistencia de organismos bentónicos. El sustrato desnudo cumple además un rol ecológico fundamental en las comunidades bentónicas intermareales, actuando como espacio potencial para la fijación y desarrollo de algas e invertebrados (Bertness et al. 2006; Silliman et al. 2007, 2015). Asimismo, las características físicas del sustrato pueden influir sobre la distribución y abundancia de especies, modificando condiciones como humedad, rugosidad y disponibilidad de nutrientes (Silliman et al. 2011; Pacheco 2020). En consecuencia, las variaciones en la cobertura de sustrato desnudo no solo reflejarían procesos de colonización, sino también cambios en la intensidad relativa del estrés físico y en la capacidad de respuesta biológica de la comunidad.

A nivel mundial, numerosos estudios sobre comunidades intermareales de sustrato rocoso indican que los factores ambientales predominan como agentes estructuradores en los niveles superiores del intermareal, mientras que hacia los niveles inferiores adquieren mayor relevancia las interacciones biológicas (Menge y Branch 2001; Certain et al. 2011; Cima y Ballarin 2013). En las costas patagónicas, caracterizadas por condiciones ambientales extremas, diversos autores coinciden en que el estrés físico constituye la principal fuerza organizadora de las comunidades bentónicas (Bertness et al. 2006). Sin embargo, también debe considerarse que los ingenieros ecosistémicos presentes en cada nivel intermareal actúan mitigando dichas condiciones mediante procesos de facilitación ecológica y provisión de refugio para numerosas especies asociadas. Silliman et al. (2011) plantean que, en climas extremos, el mantenimiento de la diversidad comunitaria puede depender fuertemente de interacciones positivas generadas por especies fundacionales capaces de reducir el estrés físico. En Punta Marqués, los resultados sugieren que el estrés físico aportado por la exposición al viento, a la desecación, al oleaje y la amplitud térmica ambiente entre otros, constituye la principal fuerza estructuradora de la comunidad intermareal, mien-

tras que los ingenieros ecosistémicos de cada nivel contribuyen al mantenimiento de la diversidad local bajo condiciones ambientales severas. En este escenario, el sustrato desnudo emerge como un indicador ecológico sensible del estado estructural y funcional de la comunidad. Las especies fundacionales presentes en cada nivel intermareal (*Ulva* sp., *P. purpuratus*, *B. glandula* y *C. officinalis*) junto con las especies asociadas y el porcentaje de sustrato desnudo, representan variables fácilmente cuantificables que podrían aportar información objetiva sobre el estado de conservación de estas comunidades bentónicas.

Este trabajo contribuye al conocimiento del estado actual de la biodiversidad bentónica intermareal del área protegida Punta Marqués, sector central del Golfo San Jorge. Los resultados obtenidos constituyen una línea de base relevante para futuros estudios de monitoreo ecológico y resaltan la necesidad de implementar estrategias adecuadas de gestión ambiental orientadas a la conservación de este espacio de alto valor comunitario y patrimonial.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte del PI N° 1261 “Estudio de la biota regional bentónica de Punta Marqués, Golfo San Jorge (Patagonia argentina) con énfasis en la determinación de algunas especies autóctonas y otras introducidas” que fue financiado por la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Comodoro Rivadavia-Chubut.

Conflicto de interés

Las autoras del manuscrito declaran que el trabajo fue realizado en ausencia de cualquier relación financiera y personal con otras personas u organizaciones que pudieran ser interpretadas como un potencial conflicto de interés.

Contribución de autores

Paola I. Lanás: conceptualización; supervisión de tareas de campo y laboratorio; administración del proyecto; redacción del borrador original, revisión y edición. Adriana R. Maure: tareas de campo y laboratorio; visualización; edición de figuras y elaboración de tablas; curación de datos. Marina G. Riera: investigación; redacción, revisión y edición. Mirtha A. González: tareas de investigación en campo y laboratorio; recolección de datos y evidencias. Alicia Ethel Rico[†]: conceptualización; adquisición de fondos; elaboración y presentación del proyecto de investigación. Hilda del Valle Zalazar: conceptualización; supervisión de tareas de campo y laboratorio; administración del proyecto; redacción del borrador original, revisión y edición.

REFERENCIAS

- ADAMI ML, TABLADO A, LÓPEZ GAPPA J. 2004. Spatial and temporal variability in intertidal assemblages dominated by the mussel *Brachidontes rodriguezii* (d’Orbigny, 1846). *Hydrobiologia*. 520: 49-59.
- ADAMI ML, SCHWINDT E, TABLADO A, CALCAGNO J, LABRAGA JC, ORENSANZ L. 2018. Intertidal mussel beds from the South-western Atlantic show simple structure and uniform appearance: does environmental harshness explain the community? *Mar Biol Res*. 14: 403-419.
- ÁLVAREZ MV, BORASO AL. 2020. Development morphology of *Undaria pinnatifida* sporophytes (Phaeophyceae, Alariaceae) in Caleta Córdova (Chubut, Argentina). *Mar Fish Sci*. 33 (1): 77-94.
- AKSELMAN R. 1996. Estudios ecológicos en el Golfo San Jorge y adyacencias (Atlántico Sudoccidental): distribución, abundancia y variación estacional del fitoplancton en relación a factores fisicoquímicos y la dinámica hidrológica [tesis doctoral]. Buenos Aires: Facultad de Ciencias

- Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. https://hdl.handle.net/20.500.12110/tesis_n2857_Akselman.
- BALZI P, MUNIAIN C. 1992. Colonización de sustratos mesolitorales en la zona de Comodoro Rivadavia [seminario de licenciatura]. Comodoro Rivadavia: Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. 107 p.
- BARRAGÁN MUÑOZ, JM. 2014. Política, gestión y litoral: una nueva visión de la gestión integrada de áreas litorales. Madrid: Editorial Tébar Flores.
- BASTIDA R, ZAMPOINI M, BREMEC C, ROUX A, GENZANO G, ELÍAS R. 2007. Las comunidades bentónicas. En: CARRETO JI, BREMEC C, editores. El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Tomo 5. El ecosistema marino. Mar del Plata: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP). p. 91-125.
- BECHERUCCI ME, PON JPS. 2014. What is left behind when the lights go off? Comparing the abundance and composition of litter in urban areas with different intensity of nightlife use in Mar del Plata, Argentina. *Waste Manag.* 34 (8): 1351-1355.
- BECHERUCCI ME, JAUBET ML, BOTTERO MS, LANOS EN, ELÍAS R, GARAFFO GV. 2018. Rapid sewage pollution assessment by means of the coverage of epilithic taxa in a coastal area in the SW Atlantic. *Sci Total Environ.* 628: 826-834.
- BELL C, MCQUAID CD, PORRI F. 2015. Barnacle settlement on rocky shores: substratum preference and epibiosis on mussels. *J Exp Mar Biol Ecol.* 473: 195-201.
- BENZECRI JP. 1976. L'analyse des données. II. L'analyse des correspondances. Paris: Bordas. 619 p.
- BERTNESS MD, CRAIN CM, SILLIMAN BR, BAZTERICA MC, REYNA MV, HIDALGO F, FARINA JK. 2006. The community structure of western Atlantic Patagonian rocky shores. *Ecol Monogr.* 76 (3): 439-460.
- BORASO DE ZAIXSO A. 1998. *Porphyra columbina* (Rhodophyta). II. Estadios de desarrollo en Punta Maqueda (Provincia de Santa Cruz, Argentina). *Physis A.* 55 (128-129): 9-15.
- BORASO DE ZAIXSO A, CIANCIA M, CEREZO AS, PIRIZ ML, CASAS GN, EYRAS MC. 2015. Utilización de las macroalgas marinas de la costa argentina y sus hidrocoloides. En: ZAIXSO HE, BORASO A, editores. La zona costera patagónica argentina. Comodoro Rivadavia: EDUPA. p. 4-60.
- BORJA A, MUXIKA I, FRANCO J. 2006. Long-term recovery of soft-bottom benthos following urban and industrial sewage treatment in the Nervión estuary (southern Bay of Biscay). *Mar Ecol Prog Ser.* 313: 43-55.
- BURGUENÑO SANDOVAL GM, SAAD JF, NARVARTE MA, FIRSTATER FN. 2024. Short-term responses of *Corallina officinalis* (Rhodophyta) to global-change drivers in a stressful environment of Patagonia, Argentina. *Mar Biol.* 171 (1): 5.
- BRUGNOLI E, MASCIADRI S, MUNIZ P. 2009. Base de datos de especies exóticas e invasoras en Uruguay, un instrumento para la gestión ambiental y costera. Montevideo: Ecoplata. 26 p. http://inbuy.fcien.edu.uy/fichas_de_especies/Base deDatosdeEEIenUruguay-Brugnolietal2009.pdf.
- CABEZAS E, GIMÉNEZ O, BALZI P, CERDA R, GIL D, MARCINKEVICIUS M, RICO A. 2007. Asociaciones del macrozoobentos del litoral rocoso en la costa central del Golfo San Jorge (Argentina). *Nat Patagón.* 3 (2): 17-36.
- CARLTON JT. 1996. Biological invasions and cryptogenic species. *Ecology.* 77 (6): 1653-1655.
- CASAS GN, PARODI LR, PIRIZ ML. 2004. Impacto de *Undaria pinnatifida* sobre la diversidad de macroalgas en sectores submareales del golfo Nuevo (Chubut, Argentina). *Rev Biol Mar Oceanogr.* 39 (1): 1-10.
- CASAS GN, PIRIZ ML, PARODI LR. 2008. Population features of the invasive kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae: Laminariales) in Nuevo Gulf (Patagonia, Argentina). *J Mar Biol Assoc UK.* 88: 21-28.

- CASTILLA JC, URIBE M, BAHAMONDE N, CLARKE M, DESQUEYROUX-FAUNDEZ R, KONG I, VALDOVINOS C. 2005. Down under the southeastern Pacific: marine non-indigenous species in Chile. *Biol Invasions*. 7: 213-232.
- CERTAIN G, SKARPAAS O, BJERKE JW, FRAMSTAD E, LINDHOLM M. 2011. The nature index: a general framework for synthesizing knowledge on the state of biodiversity. *PLoS ONE*. 6 (4): e18930.
- CIMA F, BALLARIN L. 2013. A proposed integrated bioindex for the macrofouling biocoenosis of hard substrata in the lagoon of Venice. *Estuar Coast Shelf Sci*. 130: 190-201.
- CONNELL JH. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*. 42: 710-723.
- CONNELL JH. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*. 199: 1302-1310.
- COSCARELLA MA, RIERA MG, DANS SL, LUCCHETTI DD. 2021. Cetáceos del Golfo San Jorge: guía de identificación. Buenos Aires: Fundación de Historia Natural Félix de Azara. 31 p.
- DEAN PR, HURD CL. 2007. Seasonal growth, erosion rates, and nitrogen and photosynthetic ecophysiology of *Undaria pinnatifida* (Heterokontophyta) in southern New Zealand. *J Phycol*. 43: 1138-1148.
- DE LA BARRA P, PEREYRA PJ, GASTALDI M, SAAD JF, RODRÍGUEZ EA, NARVARTE MA, CALCAGNO JA. 2023. Intertidal populations of *Ulva* spp. and *Undaria pinnatifida* are good habitat providers for invertebrates but not for fish. *Mar Biol*. 170 (8): 91.
- DE LA OSSA CARRETERO JA. 2011. Evaluación del vertido de aguas residuales urbanas sobre hábitats de fondos blandos [tesis doctoral]. Alicante: Universidad de Alicante. 324 p.
- ELÍAS R, VALLARINO EA. 2001. The introduced barnacle *Balanus glandula* (Darwin) in the Mar del Plata port as structuring species in the intertidal community. *Invest Mar*. 29 (1): 37-46.
- ELÍAS R, SABATINI SE, DÁVILA C. 2022. The response of the natural and sewage-impacted intertidal epilithic community of the SW Atlantic to pulse (before/after summer) and chronic sewage discharges in the 1997-2014 period. *Mar Fish Sci*. 35 (3): 333-371. DOI: <https://doi.org/10.47193/mafis.3532022010901>
- FERUGLIO E. 1949. *Descripción geológica de la Patagonia*. Tomo 1. Buenos Aires: Yacimientos Petrolíferos Fiscales. 323 p.
- GIMÉNEZ O, MARTÍNEZ PA, BALZI PP, GIL DG, MARCINKEVICIUS M. 2007. Ácaros del intermareal rocoso en el Golfo San Jorge, Argentina. *Nat Patagón*. 3 (2): 52-60.
- GIMÉNEZ-CASALDUERO F. 2002. Bioindicators: tools for the impacts assessment of aquaculture activities on marine communities. *Cah Options Méditerranéennes*. 242: 147-157.
- GOLLASCH S, NEHRING S. 2006. National checklist for aquatic alien species in Germany. *Aquat Invasions*. 1 (4): 245-269.
- GONZÁLEZ CG, LISE AV, FELPETO AB. 2011. Tratamiento de datos con R, Statística y SPSS. Madrid: Ediciones Díaz de Santos. 978 p.
- GONZÁLEZ MA. 2013. Dinámica poblacional de *Balanus glandula* en Punta Marqués. *Nat Patagón*. 6: 84-86.
- HAMMER Ø, HARPER DAT, RYAN PD. 2023. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis (Version 4.0). <https://www.nhm.uio.no/english/research/resources/past/>.
- HASTINGS A, BYERS JE, CROOKS JA, CUDDINGTON K, JONES CG, LAMBRINOS JG, WILSON WG. 2007. Ecosystem engineering in space and time. *Ecol Lett*. 10 (2): 153-164.
- HEWITT CL, CAMPBELL ML, THRESHER RE, MARTIN RB, BOYD S, COHEN BF, WILSON RS. 2004. Introduced and cryptogenic species in Port Phillip Bay, Victoria, Australia. *Mar Biol*. 144: 183-202.
- HUSTON M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am Nat*. 113: 81-101.
- JONES CG, LAWTON JH, SHACHAK M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*. 69: 373-386.

- JONES CG, LAWTON JH, SHACHAK M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*. 78: 1946-1957.
- KANAMORI Y, FUKAYA K, NODA T. 2017. Seasonal changes in community structure along a vertical gradient: patterns and processes in rocky intertidal sessile assemblages. *Popul Ecol*. 59 (4): 301-313.
- KRÖNCKE I, DIPPNER JW, HEYEN H, ZEISS B. 1998. Long-term changes in macrofaunal communities off Norderney (East Frisia, Germany) in relation to climate variability. *Mar Ecol Prog Ser*. 167: 25-36. DOI: <https://doi.org/10.3354/meps167025>
- LANAS P, RICO A. 2005. Distribución y aspectos ecológicos de *Balanus glandula* (Cirripedia, Toracica) en una costa abierta de Comodoro Rivadavia (Chubut, Argentina). *Nat Patagón*. 2: 15-31.
- LEGENDRE P, CÁCERES, M. D. 2013. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecol Lett*. 16 (8): 951-963. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12141>
- LEGENDRE P, LEGENDRE L. 1998. Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier. 853 p.
- LEWIS JR. 1964. The ecology of rocky shores. Londres: English Universities Press. https://openlibrary.org/books/OL6000750M/The_ecology_of_rocky_shores.
- LEWIS JB. 1976. Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of the tropical marine gastropod *Nerita tessellata*. *Mar Biol*. 36: 153-160.
- LOHRER D, TOWNSEND M, MORRISON M, HEWITT J. 2008. Change in the benthic assemblages of the Waitemata Harbour: invasion risk as a function of community structure. MAF Biosecurity New Zealand Tech Pap. N° 2008/17.
- LÓPEZ GAPPA J, LIUZZI MG. 2018. Recent discovery of non-indigenous bryozoans in the fouling assemblage of Quequén Harbour (Argentina, Southwest Atlantic). *Mar Biodivers*. 48: 1159-1167.
- LÓPEZ GAPPA J. 2022. The impact of global change on marine benthic invertebrates. En: HELBLING EW, NARVARTE MA, GONZÁLEZ RA, VILLAFANE VE, editores. *Global change in Atlantic coastal Patagonian ecosystems*. Cham: Springer. p. 177-204.
- MARTINETTO P, TEICHBERG M, VALIELA I, MONTMAYOR D, IRIBARNE O. 2011. Top-down and bottom-up regulation in a high nutrient-high herbivory coastal ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser*. 432: 69-82.
- MÉNDEZ MM, SCHWINDT E, BORTOLUS A. 2013. Patterns of substrata use by the invasive acorn barnacle *Balanus glandula* in Patagonian salt marshes. *Hydrobiologia*. 700: 99-107.
- MÉNDEZ MM. 2021. El rol del cirripedio introducido *Balanus glandula* como ingeniero ecosistémico en intermareales de Patagonia, Argentina [tesis doctoral]. Comahue: Universidad Nacional del Comahue. 129 p.
- MENGE BA, BRANCH GM. 2001. Rocky intertidal communities. En: BERTNESS MD, GAINES SD, HAY ME, editores. *Marine community ecology*. Sunderland: Sinauer Associates. p. 221-251.
- MENGE BA, SUTHERLAND JP. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *Am Nat*. 130 (5): 730-757.
- MILOSLAVICH P, KLEIN E, DÍAZ JM, HERNÁNDEZ CE, BIGATTI G, CAMPOS L, ARTIGAS F, CASTILLO J, CRUZ-MOTTA JJ, GOBIN J, et al. 2016. Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific coasts of South America: knowledge and gaps. *PLoS ONE*. 11 (1): e0147189.
- MUNIZ P, DA CUNHA LANA P, VENTURINI N, ELÍAS R. 2013. Un manual de protocolos para evaluar la contaminación marina por efluentes domésticos. Montevideo: Universidad de la República. <https://catalogo.cenpat-conicet.gob.ar/cgi-bin/koha/opac-detail.pl?biblionumber=4244>.
- ORENSANZ JM, SCHWINDT E, PASTORINO G, BORTOLUS A, CASAS GN, DARRIGRAN G, VALLARINO EA. 2002. No longer the pristine confines of the

- world ocean: a survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. *Biol Invasions*. 4: 115-143.
- PACHECO AS, ANDRADE DG. 2020. Decline of a non-native ecosystem engineer and its replacement with a native on rocky shores: effects on the diversity and structure of benthic communities. *Mar Biodivers*. 50 (1): 2.
- PALOMO MG, GORDILLO S, ALVAREZ MV, BORASO AL. 2016. *Undaria pinnatifida* en costas patagónicas: efectos ecológicos y potenciales implicancias para la biodiversidad bentónica. En: CASAS GN, MARCOMINI SC, BUNICONTRO MP, editores. *Impacts of invasive species on coastal environments*. Cham: Springer. p. 373-396.
- PALOMO MG, GORDILLO S, ALVAREZ MV, BORASO AL. 2019. Efectos de la invasión de *Undaria pinnatifida* sobre la biodiversidad bentónica en costas rocosas de Patagonia. *Rev Biol Mar Oceanogr*. 54 (2): 245-258.
- PARUELO I, BELTRÁN A, JOBBÁGY E, SALA O, GOLUSCIO R. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecol Austral*. 8: 85-101.
- PENCHASZADEH PE. 1973. Ecología de la comunidad del mejillín (*Brachidontes rodriguezii* d'Orbigny) en el mediolitoral rocoso de Mar del Plata (Argentina): el proceso de recolonización. *Physis A*. 32 (84): 51-64.
- PERALES S. 2005. Distribución y características biológicas de *Blidingia minima* (Chlorophyta) en Punta Maqueda (Golfo San Jorge). *Nat Patagón*. 2: 175-180.
- PÉREZ LB. 2005. Estudio sobre algunas Chordariales en Punta Maqueda (Provincia de Santa Cruz). *Nat Patagón*. 1: 155-158.
- PILSBRY HA. 1916. The sessile barnacles (Cirripedia) contained in the collections of the U.S. National Museum; including a monograph of the American species. *Bull US Natl Mus*. 93: 1-366.
- PINEDA J, REYNS NB, STARCZAK VR. 2009. Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Popul Ecol*. 51: 17-32.
- PODAAC-ESIP. 2018-2019. <https://podaac-esip.jpl.nasa.gov>.
- PRIMO C, HEWITT CL, CAMPBELL ML. 2010. Reproductive phenology of the introduced *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) in Port Phillip Bay (Victoria, Australia). *Biol Invasions*. 12: 3081-3092.
- REISS H, KRÖNCKE I. 2005. Seasonal variability of benthic indices: an approach to test the applicability of different indices for ecosystem quality assessment. *Mar Pollut Bull*. 50: 1490-1499. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.06.017>
- RICO A, LANAS P, LÓPEZ GAPPA J. 2001. Temporal and spatial patterns in the recruitment of *Balanus glandula* and *Balanus laevis* (Crustacea: Cirripedia) in Comodoro Rivadavia harbor (Chubut, Argentina). *Rev Mus Argent Cienc Nat*. 3 (2): 175-179.
- RICO A. 2005. Primeras etapas del desarrollo de incrustaciones biológicas sobre sustratos intermareales y submareales en el puerto de Comodoro Rivadavia (Provincia del Chubut). *Nat Patagón*. 2: 159-165.
- RICO A, LÓPEZ GAPPA JJ. 2006. Intertidal and subtidal fouling assemblages in a Patagonian harbour (Argentina, Southwest Atlantic). *Hydrobiologia*. 563: 9-18.
- SCHWINDT E. 2007. The invasion of the acorn barnacle *Balanus glandula* in the south-western Atlantic 40 years later. *J Mar Biol Assoc UK*. 87: 1219-1225.
- SCHWINDT E, CARLTON JT, ORENSANZ JM, SCARABINO F, BORTOLUS A. 2020. Past and future of the marine bioinvasions along the southwestern Atlantic. *Aquat Invasions*. 15: 11-29.
- [SMN] SERVICIO METEOROLÓGICO NACIONAL. 2018. Estación meteorológica Comodoro Rivadavia. <https://www.smn.gob.ar>.
- SILLIMAN BR, VAN DE KOPPEL J, BERTNESS MD, STANTON LE, MENDELSSOHN IA. 2007. Drought, snails, and large-scale die-off of southern U.S. salt marshes. *Science*. 317 (5834): 633-636. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1145955>

- SILLIMAN BR, BERTNESS MD, ALTIERI AH, GRIFFIN JN, BAZTERRICA MC, HIDALGO FJ, REYNA MV. 2011. Whole-community facilitation regulates biodiversity on Patagonian rocky shores. *PLoS ONE*. 6 (10): e24502.
- SILLIMAN BR, HE Q, ANGELINI C, SMITH CS, KIRWAN ML, DALEO P, RENZI JJ, BUTLER J, OSBORNE T, ALBER M, et al. 2015. Degradation and resilience in Louisiana salt marshes after the BP-Deepwater Horizon oil spill. *Proc Natl Acad Sci USA*. 112 (23): 6943-6948. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1505237112>
- SMITH CR, GRANGE LJ, HONIG DL, NAUDTS L, HUBER B, GUIDI L, DOMACK E. 2012. A large population of king crabs in Palmer Deep on the west Antarctic Peninsula shelf and potential invasive impacts. *Proc R Soc B*. 279:1017-1026. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1496>
- STATSOFT INC. 2004. *Statistica* (versión 7.0). Tulsa: StatSoft Inc.
- STEPHENS EG, BERTNESS MD. 1991. Mussel facilitation of barnacle survival in a sheltered bay habitat. *J Exp Mar Biol Ecol*. 145 (1): 33-48.
- STEPHENSON TA, STEPHENSON A. 1972. *Life between tidemarks on rocky shores*. San Francisco: W. H. Freeman.
- STUARDO J. 1964. Distribución de los moluscos marinos litorales en Latinoamérica. *Bol Biol Mar*. 7: 70-91.
- SUTHERLAND JP, KARLSON RH. 1977. Development and stability of the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecol Monogr*. 47: 425-446.
- TITLYANOV EA, TITLYANOV TV, LI X, HANSEN GI, HUANG H. 2014. Seasonal changes in the intertidal algal communities of Sanya Bay (Hainan Island, China). *J Mar Biol Assoc UK*. 94: 879-893.
- UNDERWOOD AJ. 1997. *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge: Cambridge University Press.
- VERGA RN, TOLOSANO JA, CAZZANIGA NJ, GIL DG. 2020. Assessment of seawater quality and bacteriological pollution of rocky shores in the central coast of San Jorge Gulf (Patagonia, Argentina). *Mar Pollut Bull*. 150: 110749. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.110749>
- WEBB A. 2005. Briozoos de las costas de Comodoro Rivadavia. *Nat Patagón*. 2 (1): 73-83.
- ZAIXSO HE, VIDAL A, LIZARRALDE Z. 1994. Recolonización en un poblamiento de mitílicos del mesolitoral inferior del Golfo San José (Chubut, Argentina). *Nat Patagón*. 2 (1-2): 71-81.
- ZAIXSO HE, SAR AM, LIZARRALDE Z, MARTIN JP. 2017. Asociaciones macrobentónicas con presencia de mitílicos de la Bahía San Julián (Patagonia austral, Argentina). *Rev Biol Mar Oceanogr*. 52 (2): 311-323.
- ZINTZEN V, NORRO A, MASSIN C, MALLEFET J. 2008. Spatial variability of epifaunal communities from artificial habitat: shipwrecks in the Southern Bight of the North Sea. *Estuar Coast Shelf Sci*. 76 (2): 327-344.

