

Versión digital
ISBN: 978-987-1937-47-9

La zona costera patagónica argentina

Volumen II.
Comunidades biológicas y Geología



Héctor E. Zaixso, Alicia L. Boraso, editores



La zona costera patagónica argentina: comunidades biológicas y geología /
Héctor Eliseo Zaixso y Alicia Boraso de Zaixso - 1a ed. - Comodoro
Rivadavia: Universitaria de la Patagonia -EDUPA, 2015.

E-Book.

ISBN 978-987-1937-47-9

1. Biología Marina. 2. Recursos Naturales. 3. Geología. II. Zaixso, Héctor
Eliseo, Boraso de Zaixso, Alicia (eds).

CDD 578.77

Fecha de catalogación: 14/04/2015

Capítulo 2. El bentos costero patagónico¹²

Héctor E. Zaixso ⁽¹⁾, Alicia L. Boraso de Zaixso ⁽¹⁾, Catalina T. Pastor de Ward ⁽²⁾, Zulma I. Lizarralde ⁽³⁾, José Dadón ⁽⁴⁾ y David Galván ⁽²⁾.

1-CONICET. Instituto de Desarrollo Costero, Universidad Nacional de la Patagonia S. J. Bosco.

2-CONICET. Centro Nacional Patagónico.

3-Universidad Nacional de la Patagonia Austral. Unidad Académica Río Gallegos. Santa Cruz.

4-Universidad de Buenos Aires.

1 Introducción

El bentos, es decir la fauna y flora asociadas a los fondos marinos, ya sean éstos someros o de profundidad, se desarrolla en un ambiente esencialmente bidimensional, que se caracteriza porque buena parte de sus integrantes son fijos o sedentarios.

Por su ubicación y por la presencia de poblaciones de especies comerciales, el bentos costero es el receptor de los efectos de acciones que lo impactan en mayor o menor grado, como la contaminación por efluentes, la actividad petrolera, y la pesca de fondo. Estas características hacen del bentos un objeto de estudio adecuado para el análisis de la influencia de disturbios de diversa índole, tanto naturales como artificiales, y el seguimiento de procesos de cambio tales como sucesiones, contaminación y remediación.

Los gestores y planificadores que trabajan en áreas costeras marinas deben hacer frente a ambientes complejos sobre los cuales deben tomar decisiones para la conservación de hábitats y el manejo de recursos. Actualmente en países como Canadá, Estados Unidos, Gran Bretaña e Irlanda, se está llevando a cabo el relevamiento de unidades ecológicas costeras, en particular utilizando asociaciones de base cuantitativa (comunidades, facies) para que éstas sirvan como unidades de gestión (Connor *et al.* 2004, Madden *et al.* 2005).

1 Cita de este trabajo: Zaixso, HE; Boraso de Zaixso, AL; Pastor de Ward, CT; Lizarralde, ZI; Dadón, J y D. Galván 2015. Capítulo 2: El bentos costero patagónico En HE Zaixso & AL Boraso (eds.). La Zona Costera Patagónica Argentina. Volumen II. Comunidades Biológicas y Geología: 43-152. Editorial Universitaria de la Patagonia. Comodoro Rivadavia. Versión digital.

2 Nota de los Editores: Los datos y referencias bibliográficas de este capítulo, aceptado para su publicación en 2008, abarcan hasta el año 2007.

Esta tipología de costas es considerada como una base necesaria para su manejo y un prerequisito para la evaluación de riesgos de pérdida o de cambios en los recursos costeros. Para que la misma sirva a su propósito, debe estar basada en información detallada sobre la distribución, calidad y cantidad de las comunidades o facies, las cuales en la mayor parte de los casos sólo puede ser derivada de conjuntos de datos heterogéneos a partir de observaciones de diferente calidad.

Este capítulo es un primer intento de sistematizar la información referida a unidades ecológicas de la costa patagónica argentina, siendo nuestro objetivo principal la identificación y descripción de sus asociaciones bióticas más importantes.

2 El Mar Argentino y la zona nerítica patagónica

El Mar Epicontinental Argentino se extiende entre los paralelos 35° S y 56° 30' S, la línea de costa al oeste y el borde de la plataforma continental al este, ocupando una superficie de 940.000 km²; el ancho varía entre 210 km frente a Mar del Plata y 850 km a la latitud de islas Malvinas. La línea de costa se prolonga por unos 5.300 km y su declive es por lo general suave (2°- 4°).

Teniendo en cuenta la batimetría, pueden distinguirse tres áreas: la plataforma interna, que está comprendida entre la costa y la isobata de 20-50 m (según la latitud), la plataforma intermedia hasta la isobata de 90-100 m y la plataforma externa, que se extiende hasta el borde del talud. La salinidad superficial es mayor en la plataforma externa y disminuye hacia la costa, mientras que la temperatura superficial aumenta de sur a norte.

La mayor parte del Mar Epicontinental Argentino se halla bajo la influencia de aguas de origen subantártico, que provienen del extremo norte del pasaje de Drake y de la corriente de Malvinas. La corriente de Malvinas es una prolongación hacia el norte de la corriente Circumpolar Antártica, que avanza hacia el norte siguiendo estrechamente la isobata de 200 m. Las aguas subantárticas de plataforma tienen características termohalinas diferentes de la corriente de Malvinas; también la velocidad de flujo sobre la plataforma es menor (Piola y Rivas 1997). La temperatura superficial aumenta hacia el norte y se registran variaciones estacionales; por ejemplo, en invierno entre los 45°S y 50°S es de 5-7°C y en verano asciende a 8-9°C.

Las aguas neríticas son una mezcla de aguas de origen subantártico con aguas costeras de origen continental y baja salinidad. En la región patagónica, esa mezcla se produce a lo ancho de una plataforma continental extensa que desciende suavemente,

donde se superponen un gradiente de salinidad en dirección este-oeste y un gradiente térmico en sentido noroeste-sureste.

Las áreas costeras patagónicas se diferencian claramente de las del resto de la plataforma, y su salinidad y temperatura son verticalmente homogéneas debido a las corrientes de mareas y la influencia del fondo (Guerrero y Piola 1997). Las principales cuencas hídricas que desaguan en la región son los ríos Negro, Chubut y Santa Cruz. El estrecho de Magallanes es el área de menor salinidad (menos de 32,5 UPS) (Piola y Rivas 1997) y se extiende próxima a la costa hasta 47°S. En el sector norte del golfo San Matías se encuentran máximos relativos de salinidad (superiores a 34,0 UPS), éstos se deberían a excesos locales de evaporación (Scasso y Piola 1988). En los golfos San Jorge, Nuevo, San José y especialmente en San Matías, el intercambio con el mar abierto vecino es limitado. En ellos se registra una mayor amplitud térmica anual que en el mar abierto y, dado que la evaporación supera a la precipitación, se registran en ellos máximos relativos de salinidad (Scasso y Piola 1988). En la desembocadura de los golfos puede encontrarse agua costera de alta salinidad (más de 33,8 UPS) (Guerrero y Piola 1997).

Sin intervención de mareas eólicas, las mareas de la costa argentina varían de una amplitud de 0,60 (en el Río de la Plata) a 12 m, entre San Julián y cabo Vírgenes; a la altura de Río Gallegos se registran las mareas más altas del país, llegando hasta 12,9 m, valor que se ubica entre los mayores del mundo. Existen sistemas frontales estacionales de mareas al norte de península Valdés, en ambos extremos del golfo San Jorge y a lo largo de casi toda la costa entre 50°S y la isla de los Estados (Glorioso 1987, Glorioso y Flather 1995, citado por Piola y Rivas 1997).

3. Biogeografía de la zona costera patagónica

En la mayor parte de los trabajos se admite que en la costa patagónica existen dos provincias biogeográficas y que el límite entre ambas se ubicaría entre los golfos San Matías y Nuevo. Así por ejemplo Knox (1960), incluyó en la provincia Magallánica a la costa atlántica entre los 56°S (cabos de Hornos) y los 41° a 44°S, junto con la costa pacífica hasta los 42°S. Bernasconi (1964), teniendo en cuenta la distribución geográfica de los equinodermos, señaló para la costa argentina, la existencia de una provincia Argentina, entre los 31°S y los 42°S, y una provincia Magallánica entre esta última latitud y el extremo sur del continente, incluyendo a Tierra del Fuego e islas adyacentes, islas Malvinas y el banco Burdwood; por el Pacífico esta Provincia llegaría hasta Puerto Montt. López (1964)

consideró, refiriéndose a la distribución geográfica de peces, una provincia Argentina, con un distrito Sudbrasileño y un distrito Bonaerense que hace llegar hasta el norte del golfo San Matías, y una provincia Magallánica, con un distrito Sur-Chileno y un distrito Patagónico, que hizo llegar hasta el Uruguay en su extremo norte, pero que se aparta de la costa a partir de los 42°S. Stuardo (1964), considerando la distribución de los moluscos, señaló para la costa argentina la existencia de una provincia Argentina, entre el sur de Brasil y el golfo Nuevo, y una provincia Magallánica, que comprende el extremo sur de Sudamérica y cuyo límite norte por el Atlántico sería el golfo Nuevo. En Kühnemann (1972) se propusieron cuatro provincias fitogeográficas, la Uruguayo-bonaerense, la Patagónica, la Fueguina y la Antártica; la provincia Patagónica va desde los 42° S hasta el estrecho de Magallanes (latitud 53°S), excluyendo al archipiélago de Malvinas, que incluyó en la provincia Fueguina; la provincia Fueguina se encuentra al sur del estrecho de Magallanes abarcando hasta el estrecho de Drake y las islas Georgias del Sur. Menni y Gosztonyi (1982) y Menni y López (1984), mediante estudios de distribución de peces, reconocieron la existencia de fauna bonaerense, fauna magallánica y fauna mixta de plataforma interna. López Gappa y Lichtschein (1988) estudiaron los briozos, encontrando sólo dos conjuntos faunísticos distintivos, que asignaron a las provincias Argentina y Magallánica. Bastida *et al.* (1992), teniendo en cuenta la distribución espacial de conjuntos de especies de moluscos, equinodermos y briozos que aparecen conjuntamente, proporcionaron evidencias para la existencia de dos provincias (Argentina y Magallánica), fijando la separación entre ellas en 42°S (península Valdés), y proponen la subdivisión de la segunda en dos distritos: Patagónico (en aguas costeras de menor salinidad) y Malvinense (en aguas de plataforma media y externa). Al revisar la distribución de los crustáceos decápodos americanos, Boschi (2000a, b) reconoció dos provincias (Argentina y Magallánica), considerando que el límite entre ambas en la plataforma interna se encontraría en 43-44°S y se dirige hacia el noreste, alcanzando los 35°S en la plataforma externa.

Entre los organismos holoplanctónicos, las asociaciones de tecosomados y quetognatos se pueden clasificar en cuatro conjuntos bien definidos: Nerítico Interno (en la plataforma interna norte), Sudpatagónico-Fueguino (en la plataforma interna sur), Nerítico-Malvinense (plataforma media y externa) y Malvinense (talud continental); el límite entre los dos primeros se encontraría entre 47°S y 48°S (Dadon 1989).

Balech (1964), basándose en la distribución de varios grupos taxonómicos, propuso asimismo un esquema para la costa argentina de dos provincias: Argentina y Magallánica. La provincia Argentina, al norte de la península Valdés, se desarrolla sobre las costas del Uruguay y de las provincias de Río Negro y Buenos Aires; se halla dominada por el juego

alternado de transgresiones y regresiones de agua cálida, las aguas transgresivas la dominan durante más de tres meses al año y su endemismo es bajo, correspondiendo esencialmente a una región de intensa mezcla; Balech (1964) dividió a la provincia Argentina en un distrito uruguayo y un distrito rionegrense con límite medio a la altura de Quequén. La provincia Magallánica, se desarrolla al sur de la península Valdés o del golfo Nuevo, dividida en un distrito Chubutense, un distrito Patagónico y un distrito Fueguino. El distrito Chubutense, con límite sur en el cabo Blanco, al sur del golfo San Jorge, corresponde asimismo a la franja de mezcla con reemplazo periódico de aguas frías y cálidas, si bien tiene total dominancia de aguas subantárticas. El distrito Patagónico tiene influencia permanente de aguas subantárticas al igual que el distrito Fueguino, diferenciándose este último, al sur del estrecho de Magallanes por su fauna característica.

Coincidiendo en parte con Balech (1964), Adey y Steneck (2001) propusieron un modelo biogeográfico aplicado a las abundancias de macroalgas submareales de fondos rocosos, el cual se basó en la estabilidad de la temperatura desde la finalización del último período glacial (hace 18.000 años) en áreas geográficamente contiguas. De acuerdo a este modelo se pudieron definir a nivel mundial 20 regiones que se corresponden con los núcleos de las regiones biogeográficas reconocidas; para el caso de la costa argentina, el modelo termogeográfico reconoce sólo el equivalente a la provincia Magallánica y esto sólo para los distritos Patagónico y Fueguino; el resto de nuestra costa correspondería a una vasta zona indistinta.

En este trabajo aceptamos en general el esquema biogeográfico propuesto por Balech (1964), pero considerando a los gulfos norpatagónicos como un área transicional. Este esquema es utilizado para subdividir la descripción de asociaciones costeras en unidades más o menos homogéneas.

4. Definiciones de términos biocenóticos utilizados

El conjunto de los trabajos a los que se hace referencia en este capítulo fueron realizados a lo largo de varias décadas, en el curso de las cuales se delimitaron nuevos conceptos y se extendieron y perfeccionaron las diferentes técnicas que se aplican hoy en día corrientemente a los estudios biocenóticos. Como lógica consecuencia la nomenclatura utilizada en ese período dista de ser homogénea y nos pone en la necesidad de realizar algunas precisiones acerca de los términos utilizados en esta revisión.

Los primeros intentos de comprender los patrones de distribución de organismos en el espacio, como las listas de especies animales y/o vegetales que habitan un determinado tipo de ambiente, se concentraron en aspectos cualitativos.

Posteriormente se comenzaron a considerar aspectos cuantitativos que condujeron al concepto original de comunidad, el que ponía énfasis en aquellas especies que predominaban en un área determinada (Petersen 1911, 1913).

El concepto de biocenosis, introducido por Möbius (1877) y redefinido por Allee y Schmidt (1951) implica a una asociación de seres vivos que viven en una zona uniforme de la biosfera, cuyos miembros dependen unos de otros y se hallan forzados a un balance biológico.

Paralelamente al concepto cuantitativo original de comunidad, se desarrolló el de facies de una biocenosis, que implica el predominio local en un ambiente determinado, y sin cambios en la estructura cualitativa, de una o unas pocas especies, las que pueden ser o no ser características de la biocenosis (Pérès 1982b).

Los términos facies y comunidad poseen ambos un enfoque cuantitativo, pero no son sinónimos, ya que el primero está asociado a la definición previa de una biocenosis, en tanto que el segundo es independiente de esta definición.

Los grupos de especies que se visualizan como comunidades en los estudios locales que fueron realizados con métodos cuantitativos basados en abundancia, pueden posteriormente, al reunirse la suficiente experiencia en un área más amplia, reinterpretarse como facies de una o más biocenosis.

Un término general, de uso cada vez más frecuente, es el de ensamble (*assemblage*, *organismic assemblage*), equivalente al que los autores de lengua francesa denominan poblamiento (*peuplement*). El término *asociación* tal como es utilizado por Margalef (1974) puede asimismo ser asimilado al concepto de ensamble o poblamiento.

Estos términos se refieren a *un grupo de especies que viven juntas en un ambiente definido*. Los mismos no siempre abarcarán al total de la biota de una biocenosis sino solo algunos de los grupos de especies relacionadas taxonómicamente que la integran, o taxocenos, mientras que en otros casos se incluirá un espectro más amplio que puede incluir incluso diferentes niveles tróficos.

La aproximación podrá estar basada en enfoques subjetivos, como el aspecto de la asociación en el terreno, u objetivos, como las imágenes emergentes de muestreos repetibles con datos de incidencia, o sea de presencia-ausencia o datos cuantitativos que

reflejen la abundancia de la especie. Los estudios de incidencia y de abundancia proveen información complementaria entre sí, la cual puede ser utilizada en diferentes circunstancias y para diferentes objetivos.

A los efectos del presente trabajo utilizaremos la siguiente terminología referida a los grupos de especies identificados en diferentes trabajos realizados en la costa de Argentina:

Biocenosis: se aplicará de acuerdo a la definición de Allee y Schmidt (1951), más arriba transcripta, en aquellos casos que la información existente permita postular su existencia y definir algún grado de delimitación de las mismas en base a las especies que la componen.

Asociaciones: se aplicará a los grupos de especies postulados sobre bases subjetivas u objetivas, pudiendo diferenciarse:

- ✓ **Asociaciones cualitativas** (*ensambles*, poblamientos, taxocenos, grupos de especies, comunidades en un sentido amplio): se aplicará a todos los grupos de especies surgidos a través del análisis objetivo de datos cualitativos, o sea de presencia – ausencia.
- ✓ **Asociaciones cuantitativas** (*ensambles*, poblamientos, asociación en sentido amplio, taxocenos, grupos de especies, comunidades en el sentido original): se aplicará a todos los grupos de especies surgidos del análisis de datos de abundancia o coberturas.

Facies: se aplicará a todos los grupos de especies surgidos del análisis de datos cuantitativos, que queden circumscripciones por su composición cualitativa en una asociación cualitativa o en una biocenosis determinada y que puedan ser interpretadas como un aspecto espacial o temporal particular de aquellas.

Los estudios biocénóticos usualmente no abarcan todas las alternativas estructurales que puede presentar cada biocenosis, sino solo a un conjunto de sus facies, las que se diferencian entre sí por su composición cuantitativa, pero no difieren drásticamente en la composición cualitativa.

Entre los atributos que normalmente se analizan en cada grupo de especies están su diversidad y su riqueza específica. Las estimaciones de la riqueza específica real dependen del tamaño muestral y no es posible la simple comparación del número de especies observadas sin referencia al grado de estabilización de la riqueza específica alcanzado a través del esfuerzo de muestreo realizado. Por esta razón, junto con los índices de diversidad tradicionales, se han usado recientemente (e.g. Quartino *et al.* 2005), los índices

ACE e ICE calculados con datos de abundancia y de incidencia respectivamente e incorporando criterios para evaluar si la base de información para su cálculo es suficiente (Chazdon *et al.* 1998).

5. Zonación costera

El término zonación se refiere a la disposición de la biota en determinadas áreas, las que se distinguen de las zonas vecinas por su composición en especies. Las causas de la zonación son varias, entre ellas la respuesta de los autótrofos a los diferentes niveles de luz; la disponibilidad de alimento; la exposición al aire, la movilidad del agua, la temperatura, la salinidad, la concentración de nutrientes, el tipo de sustrato, la competencia entre especies y la depredación (Pérès 1982a, Raffaelli y Hawkins, 1996). La zonación en ocasiones es visible, lo que permite observar patrones en la distribución de los organismos, que pueden ser utilizados para la gestión de los ambientes costeros, considerando los desvíos marcados de estos patrones como indicadores de factores de alteración no naturales (e. g. contaminación).

En los bentos se destaca la importancia de la zonación vertical, la que permite la división del mismo en dos sistemas principales: el fital o litoral, donde es posible el desarrollo de organismos bentónicos fotoautótrofos, y el afital, más profundo, donde la luz que llega es insuficiente para estos organismos.

Los ambientes costeros que se consideran en el presente capítulo, corresponden todos ellos al sistema fital, el cual comprende, de acuerdo a Pérès (1982a) los siguientes pisos o zonas: (1) el supralitoral, (2) el mesolitoral, (3) el infralitoral y (4) el circalitoral.

A efectos de homogeneizar las descripciones de las diversas fuentes consultadas en este trabajo ubicamos el límite entre los pisos supralitoral y mesolitoral en el promedio de las pleamaras de sicigias y cuadraturas, y el límite entre mesolitoral e infralitoral en el promedio entre las bajamaras de sicigias y cuadraturas.

El supralitoral corresponde entonces a los niveles que se hallan por encima de las pleamaras medias y están habitados por organismos que rara vez o nunca quedan sumergidos, pero que requieren de un alto grado de humedad o salpicaduras. En costas con una amplitud de mareas grande como en general son las patagónicas, el supralitoral se encuentra totalmente sumergido sólo cuando el agua llega a los niveles más altos, durante las mareas de sicigias. El rango vertical en el que se extiende la zona o piso supralitoral es mayor en los sitios expuestos al oleaje, principalmente en las costas rocosas, que en las

áreas protegidas, debido a que las olas resultan en salpicaduras o “sprays” que amplían el área que recibe humedad.

El piso mesolitoral (o mediolitoral) es el que queda comprendido entre las pleamaras y bajamares medias.

El piso infralitoral queda comprendido entre el nivel de bajamares medias y el compatible con la existencia de algas fotófilas, correspondiente a la profundidad de compensación de las mismas. Esta profundidad depende de la penetración de la luz: en áreas de aguas transparentes como las del golfo San José, se halla aproximadamente en los 40 m, pero puede encontrarse a mucha menos profundidad en aguas de mayor turbidez.

El piso circalitoral se extiende desde el límite inferior del infralitoral hasta el nivel compatible con la supervivencia de algas multicelulares (Pérès 1982a). De acuerdo a Pérès (1982a) las algas no pueden existir por debajo de los 150 m de profundidad. En los fondos de limos-arcillas por lo general no existe vegetación de macroalgas, por lo que el límite inferior del circalitoral no siempre es determinable con este criterio. El circalitoral se desarrolla en las costas patagónicas a partir de los 30 a 40 m de profundidad, si bien esta profundidad puede ser menor en sitios de aguas turbias; la profundidad máxima del circalitoral es difícil de determinar.

El supralitoral, mesolitoral y la parte superior del infralitoral, son incluidos por muchos autores en una zona que denominan *intermareal* o *intertidal* ya que queda cubierta y expuesta al aire con el juego de las mareas; el resto del infralitoral y el circalitoral son descritos en ocasiones como *submareal*. La utilidad de estos términos de zonación tan generales es cuestionada por Pérès (1982a), quien considera que los términos intermareal y submareal no deben ser considerados como unidades con significación ecológica, ya que los breves períodos de emersión o inmersión en las franjas del intermareal que quedan respectivamente cerca de los niveles de bajamares o pleamaras de sicigias, no pueden afectar significativamente a los organismos que viven en ellas; en el submareal por su parte existen poblamientos con diferentes productores lo que se traduce en diferencias en la estructura de las redes tróficas.

A pesar de que se considera que el criterio de Pérès (1982a) es el más correcto, el término intermareal se ha utilizado en algunos casos en este texto por ser el único descriptor posible, ya sea porque el autor original así ha descrito la costa, sin proporcionar detalles de los niveles muestreados, o porque el muestreo se llevó a cabo en todo el ancho de la costa, incluyendo las áreas que exponen las mareas bajas extraordinarias.

Para facilitar la descripción de la distribución vertical de las comunidades o especies, los pisos de las costas rocosas han sido a veces subdivididos en horizontes. Así, el piso mesolitoral se divide en dos o tres horizontes de similar extensión vertical, según la menor o mayor amplitud de las mareas de la localidad. El piso infralitoral puede ser subdividido en un horizonte superior, con influencia más marcada de factores como la agitación del agua, la turbidez y la intensidad luminosa, y uno inferior, donde estos factores están más atenuados.

Otros esquemas de zonación del litoral rocoso, como el de Lewis (1964) o el de Stephenson y Stephenson (1972), se basan en la posición relativa de los principales tipos de comunidades que ellos han observado a lo largo del gradiente vertical en costas rocosas (Tabla 1). Algunos autores consideran que ésta es una consideración práctica conveniente, ya que elimina la necesidad, por lo general laboriosa, de determinar niveles de marea (Raffaelli y Hawkins 1996).

Tabla 1: Equivalencias aproximadas entre los esquemas de zonación de Pérès (1982a) y de Stephenson y Stephenson (1972).

Pérès (1982a)	Stephenson y Stephenson (1972)
Piso supralitoral	Franja supralitoral
Piso mesolitoral	Zona mesolitoral
Horizonte infralitoral superior	Franja infralitoral
Horizonte infralitoral inferior	Zona infralitoral

En las playas de arena, la zonación de la fauna intermareal difiere de la observada en sustratos duros, debido principalmente a que el sustrato es móvil, los efectos de la exposición al sol y al aire son atenuados por el enterramiento de los animales y existen disturbios producidos por las especies que remueven el sustrato. Se han propuesto diversos modelos, pero ninguno parece adaptarse adecuadamente a todos los tipos de playas arenosas. Existen dos grandes tipos de divisiones, las basadas en la distribución de los animales que habitan el intermareal y las basadas en los factores físicos. Como ejemplo de las primeras, en regiones templado-frías Dahl (1952) reconoce tres franjas principales, cada una caracterizada por diferentes tipos de crustáceos: una franja supralitoral, poblada por anfípodos talítridos; una porción de la playa media caracterizada por isópodos cirolánidos; y una franja inferior tipificada por anfípodos haustóridos y oedicerótidos.

Entre los modelos de zonación basados en factores físicos, Salvat (1964, 1967) propone cuatro zonas con movimiento y retención del agua intersticial característicos: una zona superior de arena generalmente seca, mojada sólo por “spray” y olas grandes; una zona media húmeda, sujeta a la alternancia de mareas, donde en marea baja el agua se

pierde a medida que se retira el agua; una zona medio-inferior donde hay resurgencia de agua durante la bajamar; y una zona más baja, permanentemente saturada. El esquema de Dahl y el de Salvat tienen un cierto grado de coincidencia, con la salvedad de que la región media del primero equivale a las zonas media y de resurgencia de Salvat, aunque esta última no siempre es claramente visible en todas las playas. Según Pérès (1982c) y McLachlan (1990), en ambos esquemas la región inferior, denominada a veces zona de barrido, corresponde sólo en parte al mesolitoral y abarca una franja con especies sublitorales. En nuestra experiencia este criterio es correcto ya que, en ambientes protegidos, sin barido de ola importante, esta zona se halla por debajo de la bajamar media, por lo que correspondería al infralitoral superior.

Según la revisión del tema presentada por McLachlan y Jaramillo (1995), el modelo de tres zonas podría ser aplicable en la mayoría de los casos. La zonación resulta más evidente en la parte alta de la playa y se desdibuja al descender, de modo que el estrato inferior puede faltar en playas reflectivas; en el otro extremo, la zonación sería más compleja en condiciones disipativas macromareales.

6. Asociaciones del bentos costero patagónico

Los estudios biocénóticos del bentos realizados en la costa patagónica hasta el momento, abarcan diferentes tipos de estudios, entre los que se cuentan por ejemplo: (1) trabajos descriptivos de base subjetiva tanto sobre áreas grandes (Kühnemann 1969, Escofet *et al.* 1978, Escofet *et al.* 1979) como de sectores acotados de la costa (Olivier *et al.* 1966, Otaegui y Zaixso 1974, Zaixso 1975, Zaixso *et al.* 1978); (2) trabajos descriptivos de base objetiva sobre biocenosis y sus facies (Zaixso y Pastor 1977, Ciocco 1988, Zaixso 2004); (3) delimitación de asociaciones de especies y análisis de su relación con factores ambientales (Boraso de Zaixso y Zaixso 1998, Zaixso *et al.* 1998, Boraso de Zaixso *et al.* 1999b) y (4) estudios de relaciones interespecíficas en el interior de asociaciones (Escofet 1983, López Gappa y Romanello 1985).

Se describen a continuación ordenados por área biogeográfica, los aspectos biocénóticos esenciales de los diferentes pisos litorales, tratando con mayor detalle algunas asociaciones características como las de los bancos de especies comerciales o de importancia ecológica especial.

6.1 El supralitoral

En el piso supralitoral de la costa patagónica hemos considerado las siguientes categorías: (a) Asociaciones supralitorales de los gulfos norpatagónicos; (b) Asociaciones supralitorales del distrito Chubutense; (c) Asociaciones supralitorales del distrito Patagónico; (d) Asociaciones supralitorales del distrito Fueguino y (e) Asociaciones supralitorales características.

6.1.1 Asociaciones supralitorales de los gulfos norpatagónicos

Escofet *et al.* (1978) señalaron que en el golfo San Matías, el piso supralitoral se halla escasamente desarrollado, debido a la presencia de barrancos o acantilados que separan al sector costero del continente y a la moda predominante, relativamente protegida, que reduce la rociada. Dichos autores consideraron como límites del mesolitoral respectivamente al nivel de las pleamaras y bajamaras de sicigias, por lo que incluyeron en el mesolitoral la marisma de *Spartina*, *Sarcocornia* (citada como *Salicornia*) y *Limonium*, la franja del liquen negro *Verrucaria*, la faja de resaca y detritos acumulada en la porción proximal de la playa, los biodermas de cianobacterias y las densas consocies de anfípodos talítridos (*Orchestia gammarella*, *O. mediterranea*) bajo lajas sueltas. En nuestro criterio, estos elementos corresponden a la parte inferior del piso supralitoral, aunque la marisma de halófilas se continúa en el sector superior del piso mesolitoral, tal como en ocurre en la provincia Magallánica.

No existen observaciones sistemáticas sobre el piso supralitoral del golfo San José; sin embargo puede indicarse la presencia de biodermas de cianobacterias en sustratos rocosos horizontales con pequeños charcos en el fondeadero San Román, en los que se puede indicar la presencia durante el invierno de algunos talos delgados de *Porphyra* sp. (Zaixso datos no publicados). En San Román, en sustrato rocoso vertical sombreado y moda relativamente agitada, se ha observado en el nivel del supralitoral una cintura casi pura de *Ulva* (*Enteromorpha*) *prolifera*, acompañada de pequeñas cantidades de otras algas verdes (*Rhizoclonium* sp., *Blidingia minima* y *Cladophora* sp.), cianobacterias (*Dermocarpa hemisphaerica*), algas rojas (*Bostrychia* sp. y *Catenella fusiformis*) y grandes cantidades del bivalvo *Lasaea* sp. (Zaixso, datos no publicados). Esta cintura que ha sido señalada como el extremo superior de la asociación mesolitoral que tiene a *Ulva* (*Enteromorpha*) *prolifera* como especie indicadora (Boraso de Zaixso y Zaixso 1996), es temporal y desaparece en primavera-verano, cuando aumenta la insolación.

Olivier *et al.* (1966) estudiaron el supralitoral del golfo Nuevo en la localidad de punta Pardelas, en la costa norte del golfo. En ese estudio se consideró como límite inferior del

supralitoral el nivel de las pleamaras de cuadratura (Olivier *et al.* 1966: p. 25), y en consecuencia, se incluyó en su descripción parte de los organismos del piso mesolitoral; con esta salvedad se puede indicar que el supralitoral de sustratos rocosos planos presenta allí biodermas constituidos por *Lyngbya aestuarii*, *Microcoleus chthonoplastes*, *Oscillatoria nigro-viridis*, *Phormidium fragile*, *Spirulina labyrinthiformis*, *S. subtilissima* y *Calothrix* sp.

En playas arenosas de los golfos norpatagónicos se ha indicado la presencia del anfípodo talítrido *Orchestia platensis* (Escofet *et al.* 1979).

Lizarralde (2004a) indica para la localidad de Cerro Avanzado (golfo Nuevo) la presencia de *Hyale* sp., un anfípodo talítrido típico del ambiente supralitoral, asociado a la resaca compuesta principalmente por algas de arribazón y que posiblemente invade el mesolitoral durante las bajas mareas para alimentarse. Este comportamiento ha sido descrito para otras especies de talítridos (Escofet *et al.* 1979).

6.1.2 Asociaciones supralitorales del distrito Chubutense

En el golfo San Jorge, el supralitoral rocoso de sustratos con escasa pendiente, comprende una comunidad de cianobacterias, integrada entre otras especies por *Isactis plana* y *Dermocarpa hemisphaerica*, formando o no biodermas (Boraso de Zaixso y Zaixso datos no publicados). En áreas protegidas del golfo San Jorge, como por ejemplo caleta Malaspina, en el supralitoral de sustratos de granulometría fina se pueden encontrar los primeros individuos de la halófita *Sarcocornia perennis*, especie que se desarrolla plenamente en el horizonte mesolitoral superior.

6.1.3 Asociaciones supralitorales del distrito Patagónico

El supralitoral rocoso en la ría Deseado y localidades adyacentes (cabo Blanco y punta Medanosa) se caracteriza en su parte más alta por la presencia de los líquenes *Xanthoria*, *Ramalina* y *Caloplaca*, en tanto que la parte inferior presenta las cianobacterias *Calothrix*, *Lyngbya* y *Microcoleus* que forman biodermas que oscurecen la roca (Kühnemann 1969, Otaegui y Zaixso 1974). En sustratos de lajas sueltas y en arribazones de macroalgas es común la aparición del anfípodo *Orchestia gammarella* (Alonso 1986); en este mismo nivel son frecuentes los individuos de *Sarcocornia perennis*, *Limonium brasiliense* y *Suaeda argentinensis* (Fig. 1). En la ría Deseado, en la resaca de *Macrocytis* se detectó asimismo la presencia de especies terrestres como el tisanuro *Heterolepisma pampaneus*, el isópodo oniscoideo *Porcellio scaber* y el escorpión *Bothriurus burmeisteri* (Ringuelet 1963).

6.1.4 Asociaciones supralitorales del distrito Fueguino

En el supralitoral rocoso de los alrededores de Ushuaia, en el canal Beagle (Tierra del Fuego), sólo se encuentran líquenes (Zaixso *et al.* 1978).

Kühnemann (1976) en sus observaciones sobre la flora y fauna marina de Isla de Los Estados describe para el supralitoral rocoso a un cinturón importante de líquenes (*Ochrolechia*, *Xanthoria*, *Gasparrinia* y *Ramalina*).

6.1.5 Asociaciones supralitorales características

La asociación supralitoral que se destaca por ser relativamente conspicua es la de plantas vasculares halófilas. Como ésta se extiende hasta el piso mesolitoral, donde alcanza su mayor desarrollo, nos remitimos para su descripción al punto de asociaciones características correspondiente a ese piso.



Figura 1: Supralitoral inferior en la zona de isla Quinta (ría Deseado, Santa Cruz). Hacia la esquina superior derecha se observa la cintura del liquen negro *Verrucaria* (límite con el mesolitoral), hacia la esquina inferior izquierda se halla la línea de resaca formada por plantas desprendidas de *Macrocystis pyrifera*, entre ambas se observan algunas matas de *Sarcocornia perennis*.

6.2 . El mesolitoral

En el análisis del mesolitoral de la costa patagónica hemos considerado los siguientes elementos: (a) Asociaciones mesolitorales de los gulfos norpatagónicos; (b) Asociaciones mesolitorales del distrito Chubutense; (c) Asociaciones mesolitorales del distrito Patagónico; (d) Asociaciones mesolitorales del distrito Fueguino; (e) Asociaciones mesolitorales características (poblamientos de plantas vasculares halófilas; el mejillinar y poblamientos de *Darina solenoides*) y (f) Especies exóticas en las asociaciones mesolitorales (*Balanus glandula* y *Crassostrea gigas*).

6.2.1-. Asociaciones mesolitorales de los gulfos norpatagónicos

Escofet *et al.* (1978) indican para el piso mesolitoral una cintura superior con *Sarcocornia perennis* y fauna terrestre asociada, pero como señalamos antes, la misma correspondería según nuestro criterio al supralitoral. En el sector de la marisma correspondiente al mesolitoral se encuentran *Sarcocornia* y *Spartina* acompañadas por cangrejales de *Neohelice granulata* (=*Chasmagnathus granulatus*). Para la zona media del mesolitoral rocoso estos autores señalan la presencia de asociaciones densas de *Brachidontes rodriguezii* y *Perumytilus purpuratus* (a las que denominan comunidad del mejillinar), acompañados de algas verdes (*Ulva* spp.) y frecuentes grupos de *Spartina* sp., los que crecen sobre acumulaciones de arena o grava y constituyen el hábitat de una asociación integrada por el cangrejo *Neohelice granulata*, el poliqueto *Perinereis* sp., el nemertino *Lineus bonaerensis* y los anfípodos talítridos *Orchestia gammarella* y *O. mediterranea*. Escofet *et al.* (1978) indican para los niveles inferiores del mesolitoral del golfo San Matías, una asociación (como comunidad de mejillín-mejillón) integrada también por algas como *Corallina*, *Jania*, *Leathesia*, *Chondria* y *Polysiphonia*. Posteriormente a la publicación de ese trabajo se produjo el ingreso del cirripedio *Balanus glandula* en el golfo San Matías.

En el caso de los sustratos blandos, los límites de los diferentes pisos y horizontes del golfo San Matías son menos precisos, siendo indistinguibles los horizontes medio e inferior del mesolitoral. De acuerdo a Escofet *et al.* (1978) los mismos pueden estar ocupados por plantas vasculares halófilas asociadas a *Neohelice granulata*, o por diferentes asociaciones (comunidades en ese trabajo), como la de *Spartina densiflora* con *Littoridina australis* (=*Heleobia australis*), *Mytilus edulis platensis*, *Brachidontes rodriguezii* y *Neohelice granulata*. En playas y bancos de arena registraron una asociación de <*Callianasa*, *Arenicola* y *Diopatra*>, o bien una de <*Travisia* sp., *Darina solenoides* y *Natica limbata*> en los niveles medios y una de <*Axyothella* sp., *Climenella* sp. y *Astenotherix*

rushii> en el nivel inferior. Las especies de endofauna que componen las asociaciones de <*Golfingia*-*Holoturoideos*-*Scoloplos*> y de <*Tellina*, *Glycera*, *Spio* y maldánidos> ubicadas por Escofet *et al.* (1978) en el mesolitoral estarían ubicadas de acuerdo a nuestro esquema en el horizonte infralitoral superior.

El trabajo de Ragonese y Piccinini (1972) constituye uno de los primeros antecedentes de estudio de vegetación en el golfo San José. En el mismo se analiza la vegetación de la isla de los Pájaros, incluyendo las algas marinas intermareales. Estos autores mencionan la presencia de *Jania* sp. (Corallinaceae), que es un elemento de la flora intermareal en la costa rocosa de Buenos Aires (Parma *et al.* 1987, Mendoza 2002) y que no hemos encontrado en posteriores muestreos de la zona.

Halperín (1970) realizó meticulosos relevamientos de las cianobacterias bentónicas de la costa del Chubut, especialmente en península Valdés y la zona de Rawson, agrupándolas en las siguientes seis asociaciones, a las que denominó comunidades:

-Una asociación limícola del mesolitoral superior sobre sedimentos, que se extiende a veces hasta el supralitoral en la base de *Sarcocornia* y *Spartina*, en la que se encuentran principalmente *Microcoleus chthonoplastes*, *M. cavanillesii*, *M. terrimus*, *Lyngbya aestuarii* e *Hydrocoleum glutinosum*.

-Una asociación saxícola del mesolitoral superior y supralitoral caracterizada principalmente por *Calothrix crustacea*; en rocas con depósito de guano en esta asociación se encuentran *Lyngbya confervoides*, *Rivularia atra*, *Brachytrichia quoyi*, *Isactis plana*, *Lyngbya semiplena*, *Kyrtuthrix maculans* y *Plectonema battersii*.

-Una asociación de mejillines-cianobacterias-rodofíceas con *Phormidium submembranaceum* como especie predominante, además de *Oscillatoria corallinae*, *O. laetevirens*, *O. limnetica*, *Lyngbya lutea*, *Microcoleus terrimus* y *Schizothrix calcicola*.

-Una asociación de endófitas.

-Una asociación de perforantes.

Estas dos últimas con los mismos elementos que se mencionan más adelante para la provincia de Santa Cruz.

-Una asociación de epífitas y epizoicas, comprendiendo una variedad de especies que, como en la ría Deseado, no son muy específicas en cuanto al sustrato.

Boraso de Zaixso y Zaixso (1996) describen las asociaciones cualitativas de macroalgas del intermareal del golfo San José y sus relaciones con diferentes factores ambientales, utilizando datos de presencia-ausencia. En este trabajo la asociación en la que las especies características son <*Ulva prolifera*, *Bostrychia* sp., *Cladophora coelothrix*, *Ulva linza* y *Acrosiphonia* sp.> se asocia a sustratos verticales sombreados y niveles altos.

Una segunda asociación definida en ese estudio, con *<Blidingia minima y Ulva compressa>* como especies características se asocia a niveles altos de la costa, sobre sustratos verticales y horizontales, expuestos al sol y con escasa retención de agua en bajamar y no difiere mucho en composición de la primera, compartiendo seis de sus siete especies. Ambas asociaciones resultan semejantes en composición al conjunto de las asociaciones cuantitativas o facies de algas del mesolitoral medio y superior de la ría Deseado *<Blidingia minima-Porphyra sp.>*, *<Porphyra sp.-Blidingia minima>*, *<Ulva intestinalis>*, *<Ulva lingulata-Porphyra sp.>* y *<Perumytilus purpuratus-Porphyra sp.>*, diferenciadas por Hall y Boraso (1975) y también a la fracción de algas de la asociación en la ría Deseado denominada "comunidad epilítica mesolitoral" por Zaixso y Pastor (1977). La tercera asociación de algas del intermareal del golfo San José descrita por Boraso de Zaixso y Zaixso (1996) fue sólo encontrada en fondeadero San Román y cuenta con las especies características *<Antithamnionella ternifolia, Desmarestia sp. y Streblocladia campnoclada>*, encontrándose asociada a sustratos verticales, sombra y niveles bajos de la costa. El último grupo diferenciado en ese trabajo cuenta con las especies características *<Corallina officinalis, Polysiphonia abcissa y Ceramium rubrum>*, y se encuentra ubicado en los niveles inferiores de la costa; el mismo alcanza su mayor desarrollo en los sustratos duros de pendiente baja, insolados y con alta retención de agua y está escasamente desarrollado en los sustratos blandos estabilizados por la presencia de mitílidos; su composición es semejante a la de las asociaciones cuantitativas de *<Ulva rigida-Ceramium rubrum>* y *<Ulva rigida-Perumytilus purpuratus>* del mesolitoral inferior de la ría Deseado (Hall y Boraso, 1975) y a la "comunidad de *Corallina officinalis*" de golfo Nuevo (Olivier et al. 1966).

Antes de la ingresión al golfo San José de *Balanus glandula*, solía ser notoria en sustratos duros de pendiente suave, la presencia de tres cinturas: una inferior definida fisonómicamente por *Corallina officinalis* y *Polysiphonia abcissa*; una media, denominada comúnmente "mejillinar", integrada por los mitílidos *Perumytilus purpuratus*, *Brachidontes rodriguezii* y *Mytilus edulis platensis*, y una cintura superior de *Ulva compressa* (Sánchez y Zaixso 1995) Dichas cinturas se pueden considerar facies de las asociaciones descritas en Boraso de Zaixso y Zaixso (1996), de manera que la cintura inferior y el mejillinar forman parte de la última asociación *<Corallina officinalis-Polysiphonia abcissa-Ceramium rubrum>*, en tanto que la cintura superior equivale a la asociación de *<Blidingia minima-Ulva compressa>*. Estas tres cinturas son asimismo identificables en sustratos rocosos verticales, si bien la cintura de *<Corallina – Polysiphonia>* se halla en éstos menos desarrollada. Sobre sustratos verticales sombreados se encuentra una cintura medio-inferior correspondiente al mejillinar y una superior de *Ulva prolifera*, con una cintura angosta de *Stictosiphonia* (citada como *Bostrychia* sp.); estas tres cinturas son facies de la asociación de *U. prolifera* (Boraso

de Zaixso y Zaixso 1996). La presencia de *Stictosiphonia* en sitios preferentemente sombreados ya había sido señalada para el mesolitoral de la ría Deseado por Kühnemann (1969) y por Zaixso y Pastor (1977).

A partir de la ingresión de *Balanus glandula* en el golfo San José (Gómez Simes 1993), el cambio más conspicuo fue la aparición de una cintura casi pura de esta especie en el mesolitoral superior.

El mesolitoral de las playas arenosas del golfo San José (Riacho San José, isla de los Pájaros, Fracasso, punta Conos y punta San Román), presenta una asociación cuantitativa caracterizada por la dominancia de *Darina solenoides*, acompañada en orden de importancia por *Microphoxus* sp., *Travisia* sp., *Buccinanops globulosus* y *Tornatina candei*, este conjunto de especies se encontró asociado en todos los niveles del mesolitoral a la presencia de arenas medias hasta muy finas; otra facies de esta asociación, dominada por *Darina solenoides* y acompañada por *Excirolana* sp., *Buccinanops globulosus*, *Cycloleberis pouseni* y *Stephensenia haematopus*, se asoció a niveles medios y altos del mesolitoral y a cantidades altas de arenas medias (Pagnoni 1997).

Díaz *et al.* (2002) analizaron la flora marina intermareal del golfo Nuevo con el objeto de analizar la influencia de los desagües cloacales presentes en la localidad de El Náutico comparados con la flora en las dos localidades menos afectadas punta Ameghino y punta Cerro Avanzado. Aunque el muestreo se extendió hasta el nivel de las mareas bajas extraordinarias, la mayoría de las unidades muestrales se tomaron en el mesolitoral. Las especies mencionadas en dicho trabajo fueron: *Bryopsis* sp., *Chaetomorpha aerea*, *Chaetomorpha linum*, *Cladophora* sp., *Codium vermilara*, *Ulva compressa*, *Ulva rigida*, *Anotrichium furcellatum*, *Antithamnion* sp., *Aphanocladia* spp., *Callithamnion gaudichaudii*, *Ceramium rubrum*, *Ceramium strictum*, *Corallina officinalis*, *Gelidiella* sp., *Gracilaria gracilis*, *Heterosiphonia* sp., *Lomentaria clavellosa*, *Nothogenia fastigiata*, *Polysiphonia abscissa*, *Polysiphonia argentinica*, *Polysiphonia brodiaei*, *Polysiphonia* sp., *Streblocladia camptoclada*, *Cladostephus* sp., *Cutleria multifida*, *Dictyota aff. dichotoma*, *Halopteris* sp., *Leathesia difformis*, *Ralfsia* sp., *Sphacelaria* sp. y *Undaria pinnatifida*. Se concluyó en este estudio que existe un moderado efecto de los efluentes en la composición cuantitativa de la flora, especialmente por la abundancia de *Ulva* en El Náutico.

En el golfo Nuevo, uno de los primeros estudios de carácter biocenológico, anterior a la entrada de *Balanus glandula*, fue realizado por Olivier *et al.* (1966) en punta Pardelas (golfo Nuevo, Chubut), donde la descripción de las asociaciones abarcó fauna y flora. Para el piso mesolitoral de sustratos rocosos, estos autores hacen referencia a una asociación a la que denominan “biocenosis de *Perumytilus purpuratus*” (citado como *Brachydontes*

purpuratus), la que seguramente incluye también ejemplares del mitílido *Brachidontes rodriguezii*, que es abundante en el mesolitoral del golfo Nuevo; acompañando a la especie dominante señalan a *Siphonaria lessoni*, *Nothogenia fastigiata* (como *Chaetangium fastigiatum*), *Hildenbrandia lecannellieri*, *Nemalion helminthoides* y *Scytesiphon lomentaria*. Otras facies de esta misma asociación, descritas como biocenosis, son las dominadas por *Corallina officinalis*, por *Mytilus edulis platensis* (como *Mytilus chilensis*) y *Aulacomya atra atra* (como *Aulacomya magellanica*), y por *Lithophaga patagonica*, ubicadas en la zona inferior del mesolitoral.

El mesolitoral de las playas arenosas de la bahía Nueva (golfo Nuevo), fue estudiado por Escofet (1983) quien señala como la característica macroscópica más conspicua de la zonación en ese ambiente al cinturón de poliquetos constructores de tubos que se ubica en los niveles medio-bajos de la playa. El análisis cuantitativo de agrupamientos revela la segregación espacial de diversas asociaciones faunísticas, las que comprenden una asociación de los niveles superiores de la playa, caracterizada por *Darina solenoides*, *Laeonereis acuta* y *Boccardia polybranchia*; una ubicada en los niveles medios de la playa, intermedia entre la de *Darina* y la de constructores de tubos; una asociación de constructores de tubos en los niveles medio-bajos de la playa, constituida por cuatro especies de poliquetos, donde el más importante es *Clymenella* sp., seguido por *Polydora* sp., *Axiothella* sp. y *Kinbergonuphis dorsalis* y, por último, una caracterizada por el bivalvo *Tellina (Angulus) gibber* (?) ubicada en la parte más baja de la playa, equivalente al infralitoral superior o a una zona intermedia entre éste y el mesolitoral (Escofet 1983). Una asociación de constructores de tubos ha sido descrita también para el golfo San Matías (Escofet et al. 1978), pero el género dominante es allí *Axiothella* en lugar de *Clymenella*.

6.2.2 Asociaciones mesolitorales del distrito Chubutense

En la zona central del golfo San Jorge se encuentran 99 especies de algas marinas, utilizando datos de presencia-ausencia, quedan definidas, cuatro asociaciones principales caracterizadas respectivamente por <*Aphanocladia robusta*-*Corallina elongata*-*Macrocystis pyrifera*-*Callophillis variegata*>; <*Corallina officinalis*-*Cladophora falklandica*-*Ulva rigida*>; <*Ulva prolifera*-*U. bulbosa*-*Cladophora falklandica*> y <*Blidingia minima*-*Porphyra columbina*> (Boraso de Zaixso y Zaixso datos no publicados).

En playas con predominio de arenas finas de la zona central del golfo San Jorge, el mesolitoral, entre 1,6 y 5,3 m, se halla dominado al igual que en los golfos norpatagónicos, por una asociación donde domina el bivalvo *Darina solenoides*, que se relaciona con valores

medio-altos de la altura en la playa, valores bajos de limo-arcillas y valores medios de arenas muy finas (Marraco 1997).

6.2.3 Asociaciones mesolitorales del distrito Patagónico

Ringuelet *et al.* (1962, 1963) realizaron dos de los trabajos pioneros en el mesolitoral de las costas magallánicas, en los que se estudia respectivamente la fauna intermareal y la de playas limosas de la ría Deseado; estos estudios no tienen carácter biocenológico y en su mayor parte sus resultados quedan incluidos dentro de otros estudios de más detalle realizados posteriormente en esa localidad. Halperin (1967) menciona la existencia en la ría Deseado de seis asociaciones de cianobacterias, a las que delimita en forma subjetiva e indica como comunidades:

-Una asociación limícola mediolitoral, que se desarrolla también en fondo de piletas, en la que se encuentran: *Microcoleus chtonoplastes*, *M. tenerimus*, *Lyngbya aestuarii*, *Oscillatoria nigroviridis*, *O. limnetica*, *Spirulina labyrinthiformis*, *S. subtilissima*, *S. subsalsa*, *Hydrocoleum glutinosum*, *Sirocoleus cursi*, *Phormidium molle*, *Agmenellum quadruplicata*, *Anacystis aeruginosa*, *Oscillatoria tenuis*, *Yonedaella lithophila*, *Phormidium ectocarpi* y *Anabaena variabilis*.

Una asociación de *Sarcocornia*-cianobacterias del horizonte superior del mesolitoral y piso supralitoral, en la que predominan *Calothrix crustacea* y *Schizothrix calcicola*.

Una asociación saxícola, en borde de piletas de marea mesolitorales con *Calothrix crustacea*, *Plectonema battersii*, *Anacystis dimidiata* y *Lyngbya confervoides*.

Una asociación de mejillines-cianobacterias-rodofíceas en el limo de los mejillines, donde predominan *Phormidium submembranaceum*, *Lyngbya lutea* y *Oscillatoria corallinae*.

Una asociación de cianobacterias y algas verdes perforantes de conchillas de moluscos, donde predominan *S. calcicola* y *Mastigocoleus testarum*.

Una asociación epífita de algas verdes y rojas, donde son importantes *Dermocarpa leibleniae*, *Lyngbya norgardii*, *Oscillatoria pulchra*, *Spirulina tenerima*, *S. subsalsa*, *Calothrix crustacea*, *C. confervicola* e *Hydrocoleum lyngbyae*.

Kühnemann (1976) realizó una serie de observaciones de tipo subjetivo sobre la flora marina dentro de la ría Deseado y sus alrededores, abarcando una variedad de ambientes. Este trabajo, muy valioso en cuanto a la descripción de los rasgos generales de la flora, se encuentra muy desactualizado desde el punto de vista taxonómico; la lista de especies fue parcialmente revisada (Boraso de Zaixso 1995) siendo evidente que la riqueza específica en la zona amerita seguir trabajando en sus aspectos florísticos.

Hall y Boraso (1975) analizaron la composición de las asociaciones de algas mesolitorales en la playa rocosa de punta Cavendish (norte de la ría Deseado) a través de varios procedimientos alternativos de cálculo. Este trabajo fue el primer estudio a través de métodos objetivos realizado en la Argentina sobre las asociaciones marinas bentónicas. A grandes rasgos se distinguieron dos grupos con diferentes cantidades de *Porphyra* y *Blidingia minima*, otros dos formados por algas del nivel del mejillinar y un quinto dominado por algas verdes. Zaixso y Pastor (1977) realizaron un análisis biocénótico, sobre una base cuali-cuantitativa, de las asociaciones con mitílidos de la ría Deseado. A nivel cualitativo encuentran un grupo mesolitoral principal, al que denominan “comunidad epilítica mesolitoral” y que por su definición correspondería a una biocenosis, integrada por unidades muestrales con *Perumytilus purpuratus* (como *Brachidontes purpuratus*), que se corresponde con el mejillinar de los autores anteriores, y asociaciones donde *P. purpuratus* y *Mytilus edulis platensis* son ambas abundantes (Fig. 2); como especies acompañantes se indican las algas *Ulva (Enteromorpha) compressa*, *U. (Enteromorpha) lingulata*, *U. (Enteromorpha) intestinalis*, *Halopteris* sp., *Bostrychia* sp., *Ulva californica*, *Chaetangium fastigiatum*, *Catenella fusiformis*, *Blidingia minima*, *Adenocystis* sp., *Scytosiphon lomentaria* y *Cladostephus* sp., los isópodos *Edotia tuberculata* y *E. doellojuradoi* (como *Edotia* sp.), los bivalvos *Lasaea* sp. (como *Lasaea consanguinea*) y *Mytilus edulis platensis* (como *M. edulis chilensis*), y los gasterópodos pulmonados *Kerguelenella lateralis* y *Siphonaria lessoni*.

Esta biocenosis se resuelve a nivel cuantitativo en dos subgrupos principales, uno de ellos correspondiente a una facies con dominancia de *Perumytilus purpuratus* y otra con dominancia de *P. purpuratus* y *Bostrichia* sp.; el segundo subgrupo corresponde a una facies con dominancia compartida de *P. purpuratus*, *Mytilus edulis platensis* y *Ulva (Enteromorpha) compressa*, y otra con dominancia de *U. (Enteromorpha) compressa*. Estas observaciones coinciden con las obtenidas por Otaegui y Zaixso (1974) y por Zaixso (1975) en sus estudios sobre la distribución vertical de moluscos de sustratos rocosos y sustratos con fracción limosa respectivamente. Para el horizonte superior del mesolitoral en Puerto Deseado se señala la presencia de una asociación de *Sarcocornia perennis* y *Spartina densiflora*, acompañadas del anfípodo *Orchestia gammarella* (como *Talorchestia scutigerula*) y varias especies de algas verdes y azules (Zaixso y Pastor 1977); esta asociación ya había sido mencionada por Halperín (1967) para el horizonte superior del mesolitoral (Fig. 3).



Figura 2: Biocenosis epilítica mesolitoral (mejillinar con *Perumytilus* y *Porphyra*) en la zona de punta Cavendish (ría Deseado, Santa Cruz).



Figura 3: Cintura de halófitas del mesolitoral superior en la zona de isla Quiroga (Ría Deseado, Santa Cruz). Se observan varias matas de *Sarcocornia perennis*; en el ángulo superior derecho se observa el cinturón del liquen negro *Verrucaria* que marca el límite superior del mesolitoral.

Pastor de Ward (1998) en un estudio sobre las asociaciones de nematodos libres de la ría Deseado, encuentra cinco asociaciones de muestras, tres de las cuales corresponden al piso mesolitoral: la primera sobre algas filamentosas rojas y pardas, distribuidas a ambos lados de la desembocadura de la ría Deseado, desde el mesolitoral medio hasta la zona superior del infralitoral superior, con moda agitada y con poco sedimento, con las especies *Steineridora archaica*, *Enoplus michaelensi*, *Crestanema patagonicum*, *Anoplostoma camus* y *Chromadora nudicapitata*. La segunda asociación en sedimento constituido por arena media del horizonte supralitoral inferior y horizonte mesolitoral superior, distribuido en la zona interna de la ría y de moda calma, con las especies *Paraethmolaimus dahli* y *Metalinhomoeus typicus*. La tercera asociación mencionada para el mesolitoral por Pastor de Ward (1988) se encuentra en sedimento formado por arena fina del horizonte mesolitoral inferior, distribuido en la zona interna de la ría, con las especies *Paraethmolaimus dahli*, *Sabatieria mortensenii*, *Odontophora peritricha*, *Paracyatholaimus chilensis*, *Aponema papillatum* y *Halichoanolaimus ovalis*.

La costa sur del estuario del río Gallegos se caracteriza por la presencia de extensas marismas, formadas por *Sarcocornia perennis* y la gramínea *Puccinellia biflora*, y planicies de marea que en bajamar pueden alcanzar un ancho cercano a 1 km. El sedimento en las planicies intermareales es predominantemente limo-arcilloso y alberga diversas asociaciones de organismos del macrobentos. Los niveles superiores del intermareal se caracterizan por la presencia de *Scolecolepides* sp., un poliqueto que domina en sedimentos limo-arcillosos con un alto contenido de materia orgánica. En los niveles medios y bajos (entre los 2 y 6 m de altura de marea) en sedimentos con altos porcentajes de arenas medias y finas con bajo contenido de materia orgánica, se desarrolla una comunidad de *Darina solenoides*, acompañada por diversas especies de poliquetos, entre los cuales se destaca por su abundancia el tubícola *Kinbergonuphis dorsalis*. En sectores del intermareal caracterizados por altas proporciones de grava, se desarrolla un poblamiento de *Mytilus edulis platensis*, que utiliza estos sedimentos para fijarse mediante sus filamentos bisales (Lizarralde, 2004b).

6.2.4 Asociaciones mesolitorales del distrito Fueguino

En el canal Beagle, Zaixso *et al.* (1978) analizaron las cinturas de organismos en el mesolitoral rocoso de los alrededores de Ushuaia. Se menciona en ese trabajo la presencia de 56 especies, distinguiendo dos situaciones extremas, de acuerdo a la pendiente, suave o moderada-abrupta. En los niveles más altos del piso, en localidades de pendiente moderada o abrupta, se encuentra una cintura más o menos desarrollada de *Porphyra* sp., acompañada del liquen negro *Verrucaria*, y en las bases de *Porphyra*, la clorofícea *Ulothrix*

subflaccida y las cianobacterias *Calothrix crustacea*, *C. confervicola*, *Plectonema battersii* y *Lyngbya nordgaardii*; por debajo de esta cintura se observa otra del cirripedio *Chthamalus scabrosus*; en los niveles altos del mesolitoral de localidades de pendiente suave puede desarrollarse también, por encima de la cintura de *Porphyra* sp., una cintura de *Prasiola* sp.

En la mitad inferior del mesolitoral de las localidades de pendiente moderada-abrupta, se desarrolla un equivalente al mejillinar de las localidades de la costa atlántica patagónica, pero a diferencia de éste, la especie dominante es el mejillón, *Mytilus edulis platensis* (citado como *M. e. chilensis*), acompañado de *Perumytilus purpuratus* (citado como *Brachidontes purpuratus*), *Lasaea* sp., *Kerguelenella lateralis*, *Siphonaria lessoni*, *Chthamalus scabrosus*, *Colisella ceciliiana* y *Laevilittorina caliginosa*; superpuesta a la cintura de mejillones, se halla en la parte superior, una cintura de *Nothogenia fastigiata* (como *Chaetangium fastigiatum*), otras algas componentes de la cintura son: *Bostrychia* sp., *Adenocystis utricularis*, *Blidingia minima*, *Pylaiella* sp. y *Cladophora* sp. (Fig. 4)

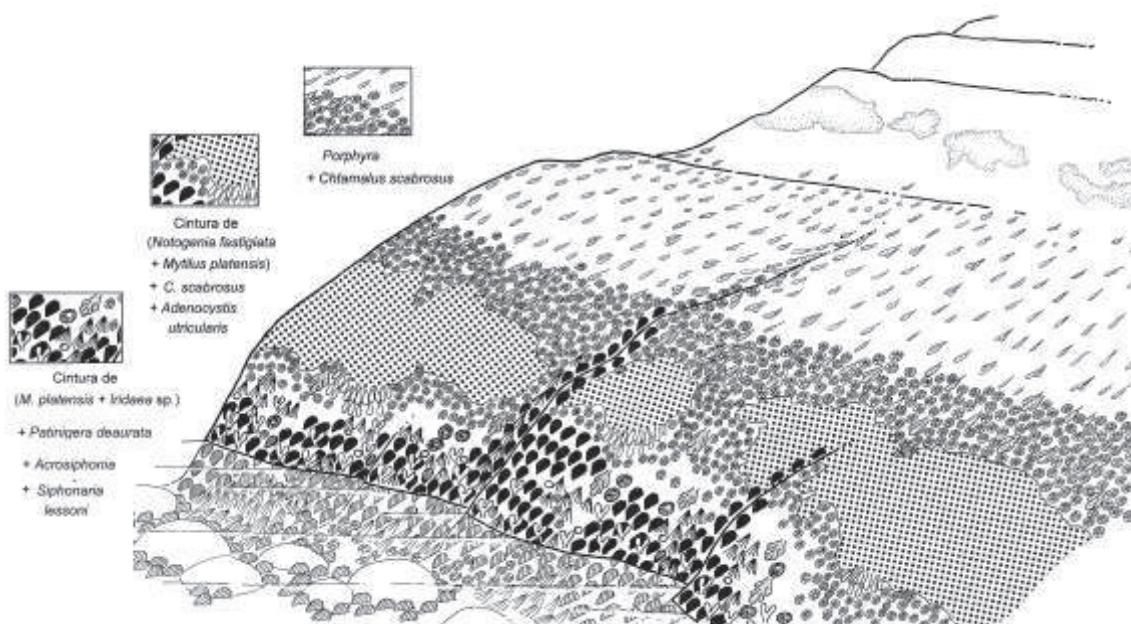


Figura 4: Aspecto semiesquemático de una costa rocosa de pendiente moderada-abrupta del canal de Beagle (Tierra del Fuego).

Las observaciones en Zaixso *et al.* (1978) referidas al mesolitoral rocoso de los alrededores de Ushuaia, coinciden con la descripción de la distribución de la flora en términos de cinturas realizadas por Skottsberg (1941).

Estos autores asignan la cintura de coralináceas incrustantes al horizonte infralitoral superior, y en esto difieren con el esquema de zonación propuesto por Knox (1960) para localidades de la costa chilena de la provincia Magallánica, esta diferencia podría deberse a

que las localidades en alrededores de Ushuaia son de moda relativamente calma, donde las coralináceas sólo se encuentran en el intermareal en piletas de marea y lugares con retención de agua.

La feofícea *Durvillea antarctica* se encuentra formando matorrales en la zona inferior del intermareal. Kühnemann (1976) señala que existen dudas sobre si el hábitat de *Durvillea* debe ser ubicado en el mesolitoral inferior o en el infralitoral superior, decidiéndose por el piso mesolitoral (Fig. 5).

Las cinturas de *Durvillea antarctica* son típicas de las costas rocosas sujetas a oleaje intenso de isla de los Estados, islas Malvinas y en el extremo este de la isla Grande de Tierra del Fuego, donde el área de bahía Thetis es el límite norte de su distribución (Kühnemann 1976). Skottsberg (1941) describe la cintura de *Durvillea antarctica* (citada como *D. harveyi*) para la costa de las islas Malvinas, indicando que se halla integrada además de la feofícea por *Ballia callitricha*, *Iridaea boryana* y pequeñas plantas de *Lessonia nigrescens*.



Figura 5: *Durvillea antarctica*, aspecto general de las plantas sobre las rocas durante la marea baja en isla de los Estados.

6.2.5 Asociaciones mesolitorales características

i. Asociaciones de plantas vasculares halófilas y cianobacterias

Estas asociaciones se extienden ocupando parte del supralitoral y parte del piso mesolitoral en sustratos limosos, limo-arenosos o aún rocosos donde hay depósito de sedimentos. En general se forman en sitios lo suficientemente protegidos del efecto de las olas, donde se permite la acumulación de sedimentos y el crecimiento de plantas vasculares (Chapman 1960). Se caracterizan por la presencia de halófitas de los géneros *Sarcocornia*, *Spartina* y *Limonium*, con dominancia de las dos primeras. Junto a estas especies se encuentran otras como *Perumytilus purpuratus*, *Porcellio lamellatus*, *Kerguelenella lateralis*, *Lasaea* sp. y varias especies de cianobacterias y algas verdes, es decir una mezcla de organismos de origen terrestre y marino. Esta asociación fue denominada comunidad de *Sarcocornia*-algas azules por Halperin (1967), indicándose como dominantes en la base de las fanerógamas a *Calothrix crustacea* y *Schizothrix calcicola*. Cuando la pendiente del terreno es muy suave y el sustrato adecuado, estas asociaciones se extienden para ocupar áreas de terreno muy grandes, denominadas marismas; en cambio en costas de pendiente más elevada tienden a formar cinturas de halófilas más o menos conspicuas, dependiendo esto de la naturaleza del sustrato (Fig. 6 y 7).

El desarrollo de áreas restringidas con esta asociación es común a lo largo de toda la costa patagónica, en tanto que marismas grandes pueden ser encontradas por ejemplo en la bahía de San Antonio (golfo San Matías), en el Riacho, isla de los Pájaros y Fracasso (golfo San José), en caleta Malaspina (golfo San Jorge), ría Deseado (prov. Santa Cruz), punta Medanosa (prov. Santa Cruz), bahía San Julián (prov. Santa Cruz) y Río Chico (ría Gallegos, prov. Santa Cruz).

Ragonese y Piccinini (1972) describen en la isla de los Pájaros del golfo San José (Chubut), una flora de halófilas compuesta por *Sarcocornia perennis*, *Spartina densiflora*, *S. longispica* y *Limonium brasiliense*. *Spartina longispica* forma densos pajonales en el mesolitoral superior, sobre suelos cenagosos con abundante materia orgánica; *S. densiflora* se ubica por encima de la anterior, aún en el mesolitoral superior, mezclada en ocasiones con *Sarcocornia perennis*, especie esta última que puede ser encontrada hasta el supralitoral, junto con algunos ejemplares de *Limonium brasiliense*.

Para la playa de Fracasso, en el ángulo SE del golfo San José, se ha indicado la presencia en el mesolitoral superior, de un extenso pastizal de halófitas constituido por *Spartina* sp., *Sarcocornia perennis* y *Limonium brasiliense* (Pagnoni 1997) (Fig. 8 y 9). Esta playa es protegida de los vientos dominantes y el sector correspondiente a la marisma se

halló formado por sedimentos muy finos; observaciones sobre la meiofauna de la marisma señalan la presencia sobre *Sarcocornia perennis* de los nematodos *Paraethmolaimus dahli* y *Diplolaimelloides ochei* como especies dominantes (Pastor de Ward datos no publicados).

Lorusso (2005) estudiando los nematodos del frente de marisma, es decir mesolitoral superior de la playa del fuerte San José, halló los géneros *Sabatiera*, *Odontophora*, *Paramonohystera*, *Theristus*, *Oncholaimellus*, *Halolaimus* y *Paralinhomoeus*.

Olivier *et al.* (1966) describen en punta Pardelas una asociación mesolitoral de manchones densos de *Spartina montevidensis* y *Sarcocornia perennis*, a las que se asocian *Cyrtograpsus angulatus*, *Perumytilus purpuratus*, *Siphonaria lessoni* y *Ulva intestinalis*. Esta asociación se desarrolla sobre montículos de sedimentos limo-arenosos que se forman en la parte superior del mesolitoral de sustratos rocosos planos. Asociaciones de igual estructura y constitución, pueden ser observadas en punta Este en la bahía Nueva (Pastor de Ward datos no publicados).



Figura 6: Biocenosis de plantas vasculares halófilas y cianofíticas, cintura de halófitas (*Sarcocornia perennis* y *Spartina densiflora*) en isla Quinta (ría Deseado, Santa Cruz).



Figura 7: Biocenosis de plantas vasculares halófilas y cianofíceas, marisma dominada por *Sarcocornia perennis* en cañadón del Paraguayo, ría Deseado (Santa Cruz).



Figura 8: Biocenosis de plantas vasculares halófilas y cianofíceas, marisma de *Sarcocornia perennis* y *Spartina* sp. en Fracasso (golfo San José, Chubut).



Figura 9: Biocenosis de plantas vasculares halófilas y cianofíceas, marisma de *Sarcocornia perennis* y *Spartina* sp. en Fracasso (golfo San José, Chubut).

En los horizontes mesolitoral superior y medio de la caleta Malaspina (golfo San Jorge) son frecuentes las marismas de *Sarcocornia perennis* y *Spartina* sp., donde estas especies se ubican respectivamente en la parte alta y baja de la marisma. A diferencia de las asociaciones equivalentes encontradas por ejemplo en el golfo Nuevo, las halófitas aparecen sólo acompañadas de los cangrejos *Cyrtograpsus angulatus* y *C. altimanus*, los cuales excavan cuevas entre las raíces de las plantas o dentro de manchones ubicados entre las halófitas, desprovistos de vegetación macroscópica y de superficie más o menos importante (Zaixso datos no publicados).

Zaixso (1975) indica que en las localidades ubicadas dentro de la ría Deseado y cerca de su boca, con sustratos con fracción limosa, se pueden observar, en el supralitoral inferior y mesolitoral superior asociaciones más o menos desarrolladas de las fanerógamas halófilas *Sarcocornia perennis* y *Spartina densiflora*, las que difieren ya sea que se desarrolle en costas de lajas sueltas o con predominio de la fracción limosa (Fig. 10, 17 y 19). En las primeras, que sólo ofrecen los espacios entre las lajas como sitio de arraigue, la densidad de ambas especies es baja, encontrándose las matas espaciadas entre sí. En el supralitoral de costas de lajas de baja pendiente, en la base de *Sarcocornia* y *Spartina* y bajo las lajas, se encuentran el anfípodo *Orchestia gammarella* y el isópodo *Porcellio*

Iamellatus, y también matas dispersas de *Limonium brasiliense* y *Suaeda argentinensis*. Ya en el mesolitoral desaparece el isópodo y, además de *Sarcocornia* y *Spartina*, aparecen escasos ejemplares del gasterópodo pulmonado *Kerguelenella lateralis* y algunos talos de la rodofícea *Porphyra columbina*; a medida que aumenta la cantidad de *K. lateralis* y *P. columbina*, disminuye la de *Orchestia gammarella*, que es reemplazado por el isópodo *Edotia tuberculata*. La cara superior de las rocas y lajas se halla cubierta en este horizonte por el liquen negro *Verrucaria*. Algo por debajo, se encuentran las algas *Blidingia minima* y *B. marginata*, y fijados a la base de *Sarcocornia* los primeros ejemplares de *Perumytilus purpuratus* y *Lasaea* sp., cuya densidad aumenta paulatinamente a medida que pueblan zonas con mayores períodos de inmersión, haciéndose independientes de la protección de las fanerógamas. En costas de lajas de pendiente mayor, con menor retención de agua en bajamar, la asociación se halla tan empobrecida que sólo persisten el liquen *Verrucaria*, las algas *Blidingia minima*, *B. marginata* y *Porphyra columbina* y debajo de las lajas el gasterópodo *K. lateralis* (Zaixso 1975).

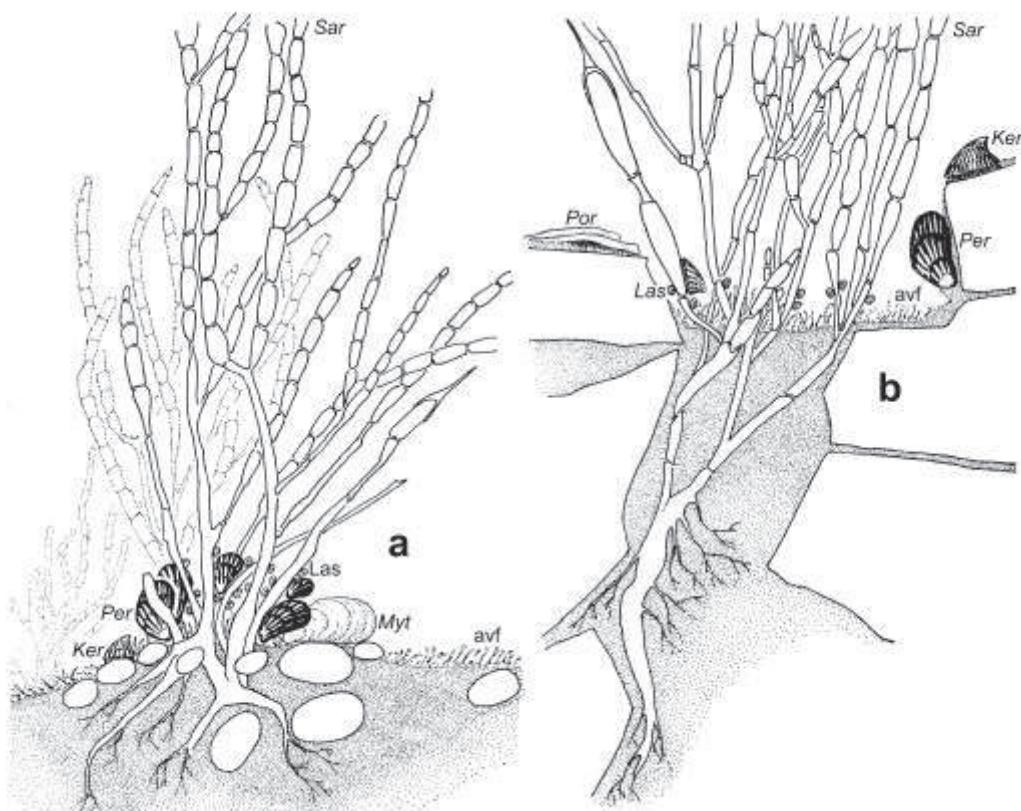


Figura 10: Biocenosis de plantas vasculares halófilas y cianofíceas (ría Deseado, Santa Cruz). a, sustratos con predominio de limo; b, sustratos de lajas. avf, algas verdes filamentosas; Ker, *Kerguelenella lateralis*; Las, *Lasaea*; Myt, *Mytilus edulis platensis*; Per, *Perumytilus purpuratus*; Por, *Porphyra columbina*; Sar, *Sarcocornia perennis*. Modificado de Zaixso (1975).

En las costas de sitios protegidos y estables de la ría Deseado, donde la pendiente es baja y el sustrato es predominantemente barroso, se forman marismas más o menos grandes donde la especie dominante es *Sarcocornia perennis*, que forma agregaciones de matas bajas muy compactas dentro de las que *Spartina* presenta una distribución irregular y por lo general agregada (Fig. 11). En el horizonte mesolitoral superior de estas localidades, húmedo y sombreado debido a la alta densidad de plantas, las bases de las fanerógamas se hallan cubiertas por asociaciones de cianobacterias (*Lyngbya*, *Oscillatoria*) y algas verdes (*Blidingia marginata*), en parches barrosos libres de plantas vasculares se forman biodermas de *Microcoleus chthonoplastes*.



Figura 11: Biocenosis de halófilas y cianofíceas (cañadón del Paraguayo, ría Deseado, Santa Cruz). En primer plano se observa una alfombra de matas bajas de *Sarcocornia perennis*, seguida hacia abajo por un cangrejal de *Cyrtograpsus angulatus* con biodermas superficiales de la cianofícea *Microcoleus chthonoplastes* y algunas matas de *Spartina* sp.

En otras localidades se ha observado que la zonación descrita para costas de lajas se desplaza hacia arriba, encontrándose en este nivel principalmente algunos ejemplares de *Kerguelenella lateralis* y algo más abajo, de *Perumytilus purpuratus*, ambos asociados a la base de *Sarcocornia* y *Spartina*, juntamente con varias algas verdes filamentosas típicas de este hábitat que llegan al mesolitoral superior: *Blidingia marginata*, *Percursaria percursa*, *Ulva torta*, *U. prolifera*, *Rhizoclonium* sp. y *Ulothrix* spp. En el mesolitoral se agregan a la

asociación de halófilas los bivalvos *Lasaea* sp. y *Mytilus edulis platensis*, mientras que en otras localidades se forman canales de pendientes más abruptas que el terreno circundante, ocupados por cangrejales con cuevas de *Cyrtograpsus angulatus* y donde el sustrato se halla recubierto por biodermas de la cianobacteria *Microcoleus chthonoplastes* (Zaixso 1975, Zaixso datos no publicados) (Fig. 11 y 12).



Figura 12: Cangrejales con cuevas de *Cyrtograpsus angulatus* (cañadon del Paraguayo, ría Deseado, Santa Cruz), donde el sustrato se halla recubierto por biodermas de la cianofícea *Microcoleus chthonoplastes*. En primer plano tapiz de *Sarcocornia perennis*.

En la bahía de San Julián las marismas constituyen asociaciones muy importantes en superficie que se desarrollan desde los niveles de las pleamaras extraordinarias hasta algo por encima del nivel de las mareas medias. En los niveles más altos de la marisma, la asociación se halla constituida por una extensa planicie de *Sarcocornia perennis* acompañada por otras vasculares halófilas y costras de cianobacterias. Los representantes más conspicuos son subarbustos de *Suaeda argentinensis* y *Atriplex vulgarissima*, hierbas perennes, hemicriptófitas, como *Limoniun brasiliensis* y *Puccinellia glaucescens*. En estos niveles superiores son frecuentes las piletas de marea ocupadas en su mayoría por algas verdes y cianobacterias, mientras que en otras se encuentra la vascular acuática *Ruppia maritima*. En los niveles inferiores las plantas de *Sarcocornia* se encuentran en los bordes de zanjas y muchas veces toda la planta desde la base se encuentra desenterrada y expuesta al movimiento del agua. Las plantas son robustas, con sus tallos basales lignificados y con abundantes algas epífitas del grupo de las Chlorophyta y Rodophyta. Entre ellas se pueden citar *Blidingia marginata*, *Ulva prolifera*, *Ulothrix*, *Urospora* y *Porphyra*

columbina. En todos los niveles de la marisma, los organismos de la macrofauna se hallan prácticamente ausentes, exceptuando a algunas especies de peces entre los que predominan los juveniles de pejerrey (*Odontesthes* spp.) que hallan en las piletas de marea un hábitat adecuado (Boraso de Zaixso y Zaixso datos no publicados). Por su parte los organismos de la meiofauna son particularmente abundantes en los sedimentos de la marisma, llegando a densidades del orden de los 20.000 individuos por cada 10 cm², siendo los nemátodos los organismos dominantes, seguidos de los oligoquetos (Pastor de Ward datos no publicados).

En Santa Cruz, en el estuario de Río Gallegos (desembocaduras de los ríos Gallegos y Chico) y en Tierra del Fuego, en la bahía de San Sebastián y las rías de los ríos Grande, Chico y Cullen, las marismas se asientan sobre suelos arcillosos y salinos, periódicamente inundados, donde crece *Sarcocornia perennis*, pionera que forma alfombras de menos de 5 cm de altura, con altas coberturas que llegan al 100%, estando la especie acompañada por la gramínea *Puccinellia biflora*. En ambientes menos inundados prosperan otras especies halófilas como *Frankenia chubutensis*, *Limonium brasiliense*, *Atriplex aff. macrostyla*, *Puccinellia glaucescens* y *Suaeda argentinensis* (Collantes y Faggi 1999).

ii. El mejillinar

El mejillinar es una facies de la biocenosis que se desarrolla en el mesolitoral de sustratos rocosos, denominada comunidad epilítica mesolitoral por Zaixso y Pastor (1977), que se encuentra por lo general desde el horizonte superior hasta el horizonte inferior del mesolitoral (Fig. 13). Su nombre común deriva de la dominancia en algunas localidades del mitílido *Perumytilus purpuratus* (en la provincia Magallánica) o de *P. purpuratus* y *Brachidontes rodriguezii* (en los golfos norpatagónicos), denominados comúnmente mejillines. Los mitílidos pueden en estas áreas llegar a ocupar el 100% de la superficie disponible y a disponerse en varias capas. En ocasiones el poblamiento puede establecerse en ambientes fango-arenosos con presencia de elementos de soporte tales como gránulos, conchas o grava.

El mejillinar constituye una fisonomía conspicua del mesolitoral y ha sido estudiado en distintas localidades a lo largo de la costa patagónica (Ringuelet *et al.* 1962, Olivier *et al.* 1966, Otaegui y Zaixso 1974, Zaixso 1975, Zaixso y Pastor 1977, Zaixso *et al.* 1978, Sánchez y Zaixso 1995). Una descripción bastante detallada es proporcionada para el mejillinar de la ría Deseado por Zaixso y Pastor (1977), trabajo que tomaremos como base para la descripción del mismo y establecer comparaciones con otras localidades. En dicho trabajo se propone al sustrato, su pendiente y la retención de agua en bajamar como factores que afectan la fisonomía del mejillinar, y en consecuencia se organiza la

descripción sobre la base de las asociaciones que pueden ser observadas en diferentes sustratos y pendientes. En sustratos rocosos de pendiente abrupta el mejillinar se encuentra en todos los niveles del mesolitoral; en la zona superior, *Perumytilus purpuratus* se presenta a muy altas densidades de individuos pequeños, ocupando el sustrato en forma total o casi total, siendo los intersticios en este último caso colonizados por el liquen negro *Verrucaria* y ejemplares pequeños del gasterópodo pulmonado *Kerguelenella lateralis* (Fig. 14a, b, c). Los mejillines usualmente se disponen en varias capas, en tanto que *K. lateralis* se ubica tanto como epibionte de los mejillines como en grupos dentro de las grietas y oquedades desprovistas de mitílidos. En estos niveles son componentes habituales del mejillinar, el bivalvo *Lasaea* sp., que se ubica entre los filamentos bisales, el pulmonado *Siphonaria lessoni* y el alga roja *Chaetangium fastigiatum*.



Figura 13: Aspecto de la facies de mejillinar (biocenosis epilítica mesolitoral) en el horizonte mesolitoral superior de la ría Deseado (Santa Cruz). Además de los ejemplares de *Perumytilus purpuratus*, pueden observarse algunas manchas oscuras que corresponden al liquen negro *Verrucaria*.

En la zona media del mesolitoral, los mejillones, dispuestos en dos o tres estratos, ocupan la totalidad del sustrato (Fig. 14d, e, f); sobre ellos puede o no haber una cobertura más o menos continua de algas, formada fundamentalmente por *Bostrychia* sp., acompañada en ocasiones de *Catenella fusiformis*. *Bostrychia* aparece cubriendo al mejillón en los lugares sombreados, faltando en los insolados; otras especies que se encuentran en este nivel son el mejillón *Mytilus edulis platensis* y el asteroideo depredador *Anasterias minuta*.

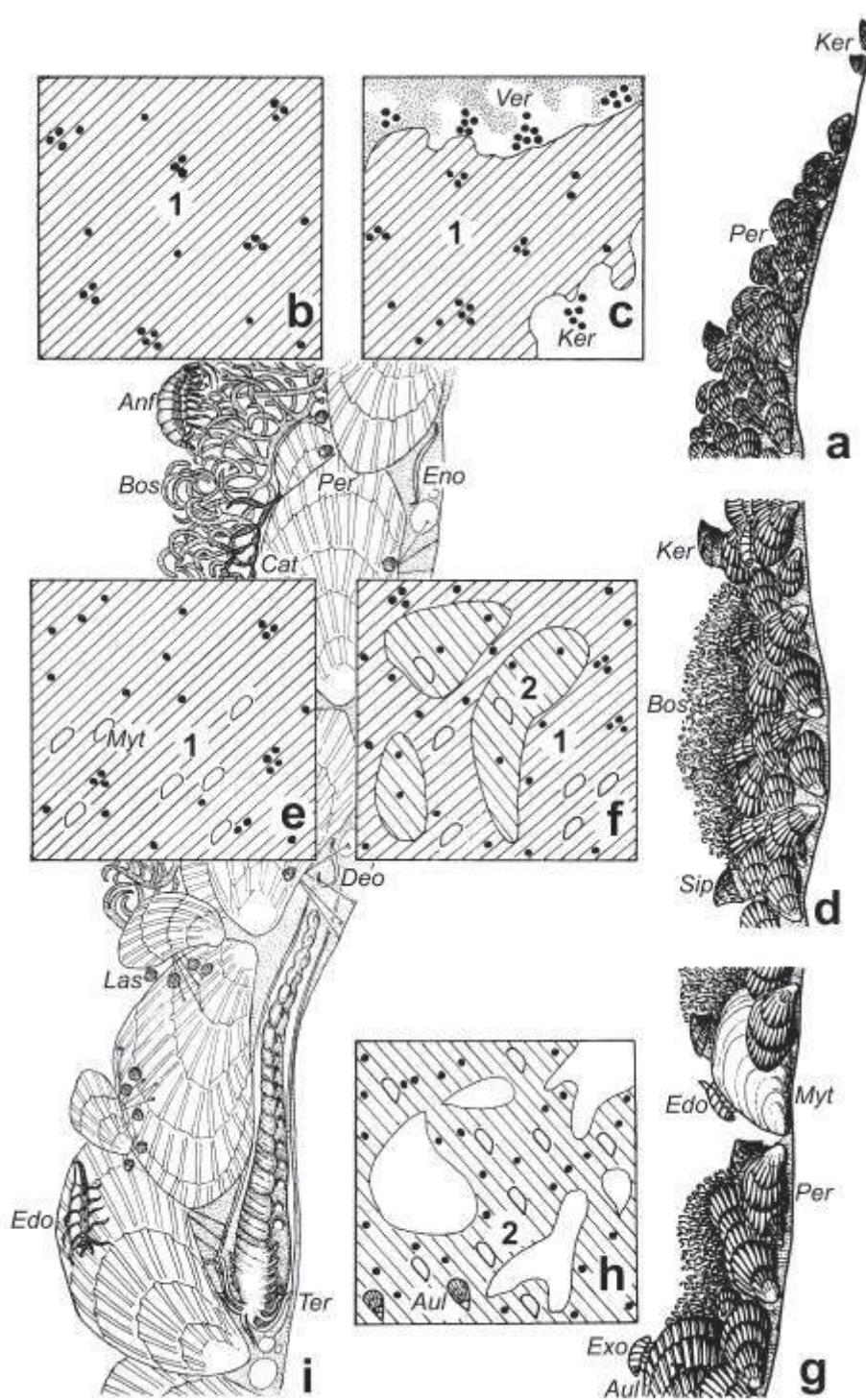


Figura 14: Mejillinar en sustratos rocosos de pendiente abrupta (ría Deseado, Santa Cruz). Horizonte mesolitoral superior: a, aspecto de perfil; b y c, esquemas de planta. Horizonte mesolitoral medio: d, aspecto de perfil; e y f, esquemas de planta; i, detalle. Horizonte mesolitoral inferior: g, aspecto de perfil; h, esquema de planta. Modificado de Zaixso y Pastor (1977).

Anf, anfípodo; Aul, *Aulacomya atra atra*; Bos, *Bostrychia* sp.; Cat, *Catenella fusiformis*; Deo, *Deontostoma antarcticum*; Edo, *Edotia tuberculata*; Eno, *Enoplus michaelseni*; Exo, *Exosphaeroma lanceolatum*; Ker, *Kerguelenella lateralis*; Las, *Lasaea*; Myt, *Mytilus edulis platensis*; Per, *Perumytilus purpuratus*; Sip, *Siphonaria lessoni*; Ter, poliqueto terebelido; Ver, *Verrucaria*; 1, *Perumytilus purpuratus*; 2, *Perumytilus purpuratus* + *Bostrychia* sp.

En la zona inferior del mesolitoral, *Perumytilus purpuratus* se dispone en grupos poco densos de individuos grandes y un solo estrato de espesor (Fig. 14g, h, i); los mejillines dejan aquí espacios libres que son ocupados por *Patinigera magellanica*, *Plaxiphora aurata*, *Kerguelenella lateralis* y *Siphonaria lessoni*; cubriendo a los mejillines se encuentran *Bostrychia* sp. y *Catenella fusiformis*; entre los mejillines, además de las especies ya citadas, se encuentran *Aulacomya atra*, *Exosphaeroma lanceolatum*, *Halicarcinus planatus* y varias especies de algas (Zaixso y Pastor 1977).

Un componente importante del mejillinar, es el díptero marino *Clunio brasiliensis*, que se halla presente en la ría Deseado (Paggi 1981) y ha sido observado en los golfos San José, Nuevo y San Jorge donde, en algunas épocas del año, sus larvas llegan a alcanzar densidades muy altas (Zaixso datos no publicados).

Existe por otra parte una variedad de organismos propios de sedimentos limo-arenosos que quedan retenidos por la red de filamentos bisales, entre los cuales se pueden indicar: los nematodes libres *Enoplus michaelensi* y *Deontostoma antarcticum*, los poliquetos *Telephus* sp. y *Cirriformia filigera* y el foraminífero *Elphidium macellum*. Asimismo sobre la capa de sedimento es dable encontrar una variedad de cianobacterias, entre las que predominan *Phormidium submembranaceum*, *Oscillatoria corallinae* y *Lyngbya lutea* (Zaixso y Pastor 1977).

En sustratos rocosos de pendiente intermedia, el mejillinar ubicado en la zona superior del mesolitoral aparece como pequeños grupos algo discontinuos de *P. purpuratus* en capas monoestratificadas. Las algas dominantes en este nivel son *Porphyra columbina* y *Blidingia minima* var. *minima*; la presencia de la primera parece favorecer a su vez la de *Kerguelenella lateralis* y *Edotia tuberculata*, las que se ubican durante la bajamar debajo de sus talos; otros componentes de este nivel son: *Lasaea* sp., *Siphonaria lessoni* y escasos ejemplares de *Mytilus edulis platensis*. La composición del mejillinar de los niveles medios e inferiores es semejante a la del descrito para sustratos de pendiente abrupta (Fig. 15). En el caso de los niveles medios, las algas dominantes son *Nothogenia fastigiata* (como *Chaetangium fastigiatum*) y *Bostrychia* sp., dispuestas en manchones discontinuos, en los que la primera predomina en los sitios expuestos al sol y la segunda en los sitios sombreados. Una significativa diferencia respecto de los sustratos de pendiente abrupta consiste en la acumulación de limo sobre y entre los organismos del mejillinar, este hecho posiblemente determine la ausencia en el nivel inferior del mejillinar de especies raspadoras como *Patinigera magellanica* y *Plaxiphora aurata*, y la presencia de otras como *Pareuthria plumbea* (Zaixso y Pastor 1977).

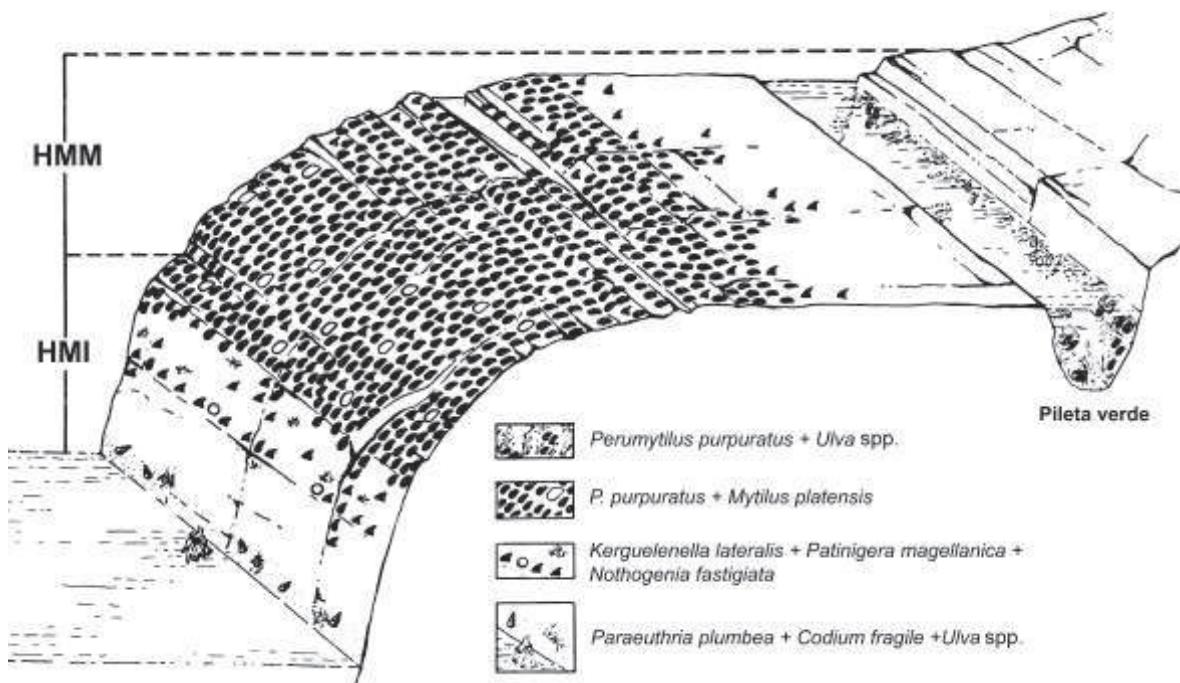


Figura 15: Mejillinar en sustratos rocosos de pendiente moderada-abrupta. (Dos Hermanas, ría Deseado, Santa Cruz). HMM, horizonte mesolitoral medio; HMI, horizonte mesolitoral inferior. Se ha omitido la cobertura algal sobre los mejillines.

En los sustratos con pendiente leve, con mayor retención de agua, se observan manchones de *P. purpuratus*, con buen número de discontinuidades y una cobertura algal conspicua de *Ulva (Enteromorpha) lingulata*, *Nothogenia fastigiata* y *Porphyra columbina* en los niveles superiores (Fig. 16a); de *Ulva lingulata*, *Ulva* sp. y *Cladophora* en los niveles medios (Fig. 16b); *Ulva rigida*, *Ulva (Enteromorpha) lingulata*, *Cladophora* y en menor grado *Corallina officinalis*, en los niveles superiores del mesolitoral inferior y sólo *Corallina officinalis* en los niveles inferiores, con un cambio gradual entre estas dos últimas cinturas (Fig. 16c).

Hacia el límite con el infralitoral el mejillinar en sustratos de pendiente leve sufre un proceso de desintegración, pasando la población de *P. purpuratus* de pequeños grupos de individuos a ejemplares aislados; la riqueza específica de la fauna del horizonte mesolitoral inferior es menor que la de niveles equivalentes de sustratos de mayor pendiente (Zaixso y Pastor 1977).

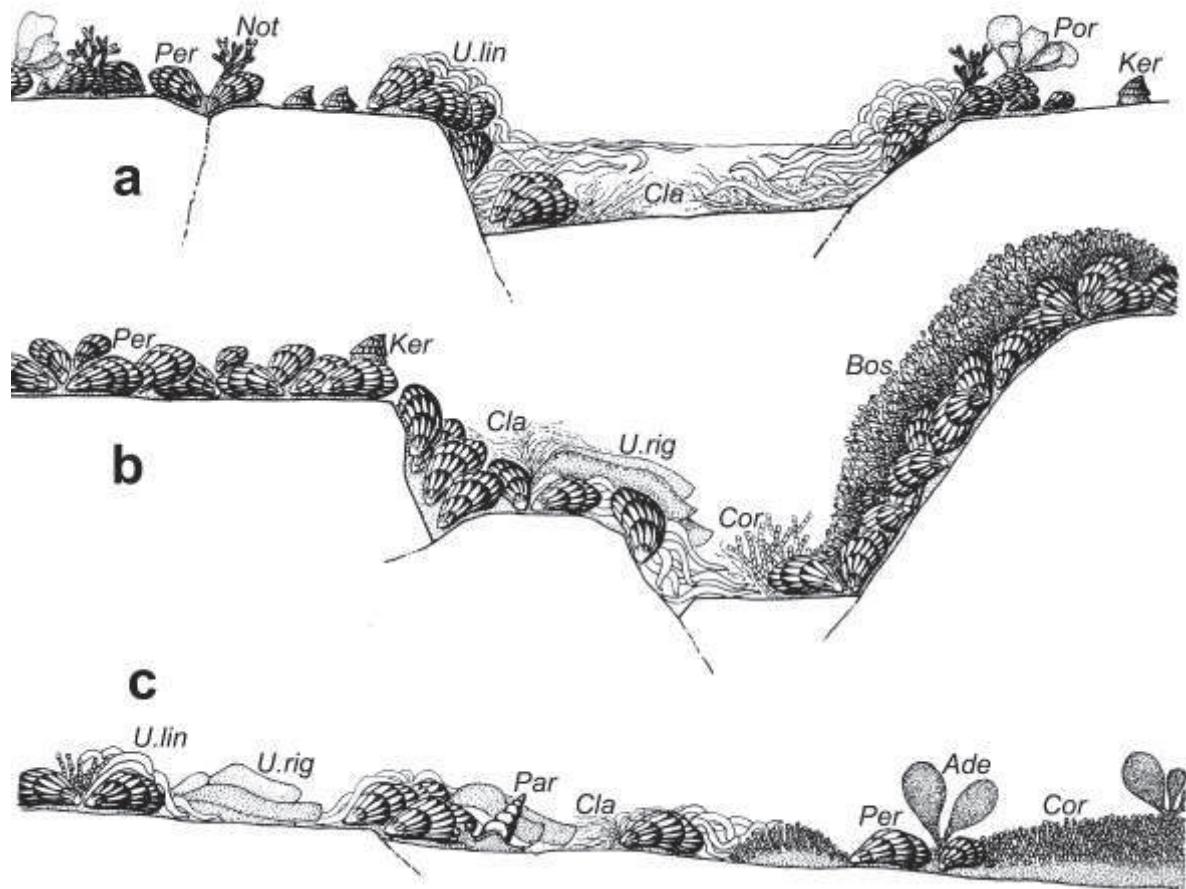


Figura 16: Mejillinar en sustratos rocosos de pendiente leve (ría Deseado, Santa Cruz), aspectos de perfil. a, horizonte mesolitoral superior; b, horizonte mesolitoral medio; c, horizonte mesolitoral inferior. Modificado de Zaixso y Pastor (1977).

Ade, *Adenocystis utricularis*; Bos, *Bostrychia* sp.; Cla, *Cladophora* sp.; Cor, *Corallina officinalis*; Ker, *Kerguelenella lateralis*; Not, *Nothogenia fastigiata*; Par, *Pareuthria plumbea*; Per, *Perumytilus purpuratus*; Por, *Porphyra columbina*; U.lin, *Ulva linza*; U.rig, *Ulva rigida*.

En la ría Deseado, el proceso de desintegración de los niveles altos del mejillinar se hace más notorio en los sustratos de lajas o de fracción limosa predominante con elementos de soporte (Fig. 17 y 19). En ambos casos se observa un corrimiento hacia arriba de una fracción o de la totalidad de los integrantes del mejillinar que puede ser observado en sustratos rocosos; este corrimiento, provocado probablemente por una desecación amortiguada, se ve favorecido en los niveles más altos de la costa por la presencia de un poblamiento de *Sarcocornia perennis* y *Spartina densiflora*, que proporciona retención de agua, sombra y soporte a los mitílidos y acompañantes.

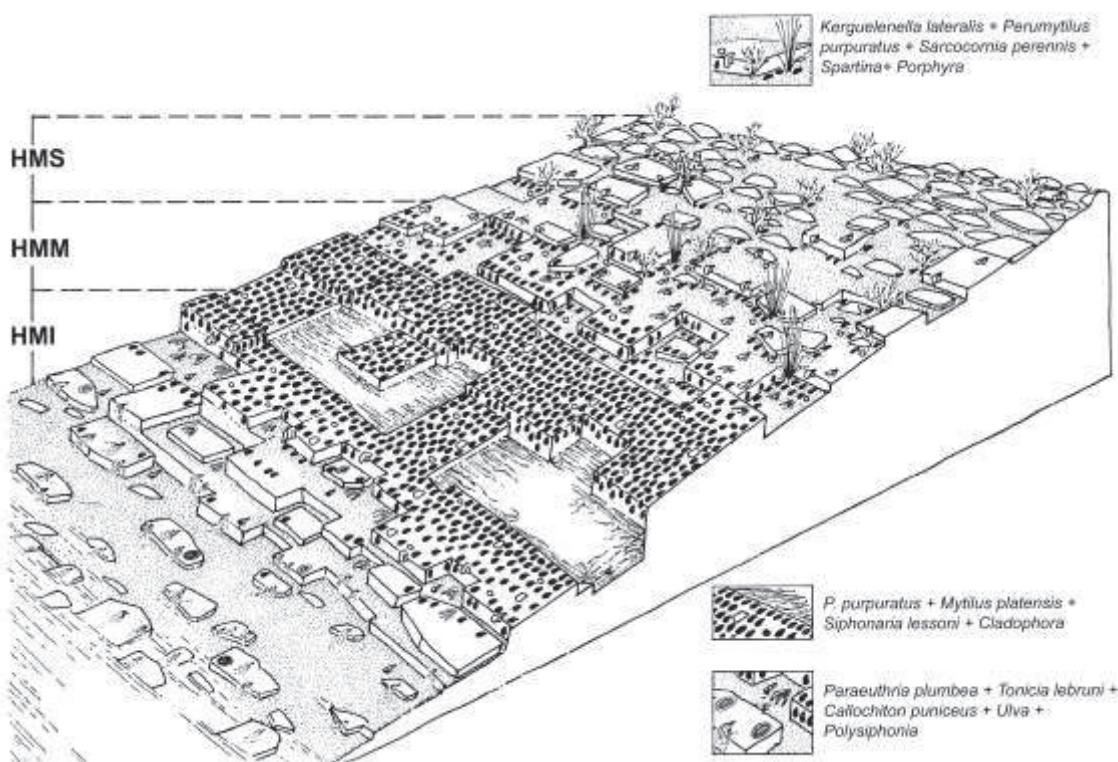


Figura 17: Aspecto semiesquemático de una costa rocosa de lajas (con fracción limosa) en la ría Deseado (Santa Cruz). Se ha omitido la cobertura algal sobre el mejillinar (ver texto). HMS, horizonte mesolitoral superior; HMM, horizonte mesolitoral medio; HMI, horizonte mesolitoral inferior. Modificado de Zaixso (1975).

En los sustratos de lajas el mejillinar del horizonte mesolitoral superior se presenta disperso, existiendo un reemplazo gradual de las especies características de la asociación de *Sarcocornia-Spartina* por las especies propias del mejillinar (Fig. 18a, b); en el mesolitoral medio *P. purpuratus* se dispone casi exclusivamente según las discontinuidades del terreno, en grupos monoestratificados de pocos individuos pequeños; la fauna, compuesta principalmente por *Kerguelenella lateralis*, *Siphonaria lessoni*, *Edotia tuberculata*, *Lasaea* sp., *Mytilus edulis platensis*, *Pareuthria plumbea*, *Anasterias minuta*, *Halicarcinus planatus* y *Cyrtograpsus angulatus*, evidencia corrimiento hacia arriba; las algas se distribuyen de forma discontinua según las vías de retención de agua, entre y sobre los mitílidos, observándose la proliferación local de algunas especies como *Ulva prolifera*, *Halopteris* sp. y *Cladophora* spp., y la presencia de especies que son comunes a todos los niveles como *Bostrychia* sp., *Chaetangium fastigiatum*, *Blidingia minima*, *Rhizoclonium* sp., *Adenocystis utricularis*, *Porphyra columbina* y *Ulothrix* spp. (Fig 18 c, d)

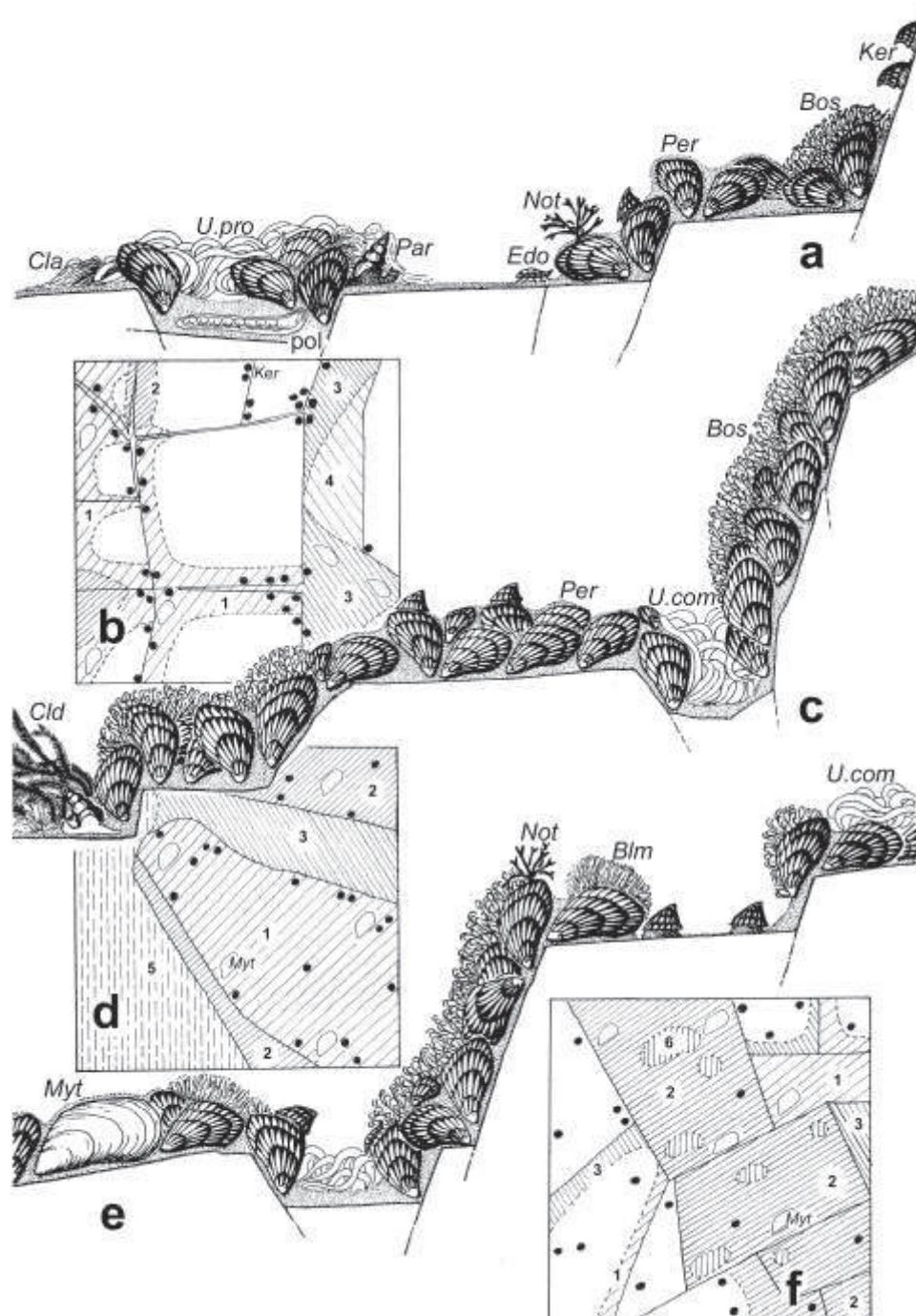


Figura 18: Mejillinar en sustratos de lajas (ría Deseado, Santa Cruz). Horizonte mesolitoral superior: a, aspecto de perfil; b, esquema de planta. Horizonte mesolitoral medio: c, aspecto de perfil; d, esquema de planta. Horizonte mesolitoral inferior: e, aspecto de perfil; f, esquema de planta. Modificado de Zaixso y Pastor (1977). Blm, *Blidingia minima*; Bos, *Bostrychia* sp.; Cla, *Cladophora* sp.; Cld, *Cladostephus* sp.; Edo, *Edotia tuberculata*; Ker, *Kerguelenella lateralis*; Myt, *Mytilus edulis platensis*; Not, *Nothogenia fastigiata*; Par, *Pareuthria plumbea*; Per, *Perumytilus purpuratus*; Pol, poliqueto; U.com, *Ulva compressa*; U.pro, *Ulva prolifera*; 1, *Perumytilus purpuratus*; 2, *P. purpuratus* + *Bostrychia*; 3, *P. purpuratus* + *Ulva* spp.; 4, *Cladophora* + *Halopteris* + *Ulva prolifera*; 5, *Cladostephus* + diatomeas; 6, *P. purpuratus* + *Blidingia minima*.

. En el mesolitoral inferior las especies de la fauna son prácticamente las mismas que en el mesolitoral medio, al igual que la flora donde dominan algunas especies como *Bostrychia* sp. y *Ulva compressa*.

La disposición regular de las grietas y planos del sustrato, unido a la presencia de grupos densos de algas y la constante capa de limo asentada sobre los mejillines, proporciona al mejillinar de costas de lajas una fisonomía en mosaico característica (Zaixso 1975, Zaixso y Pastor 1977)(Fig. 18e, f).

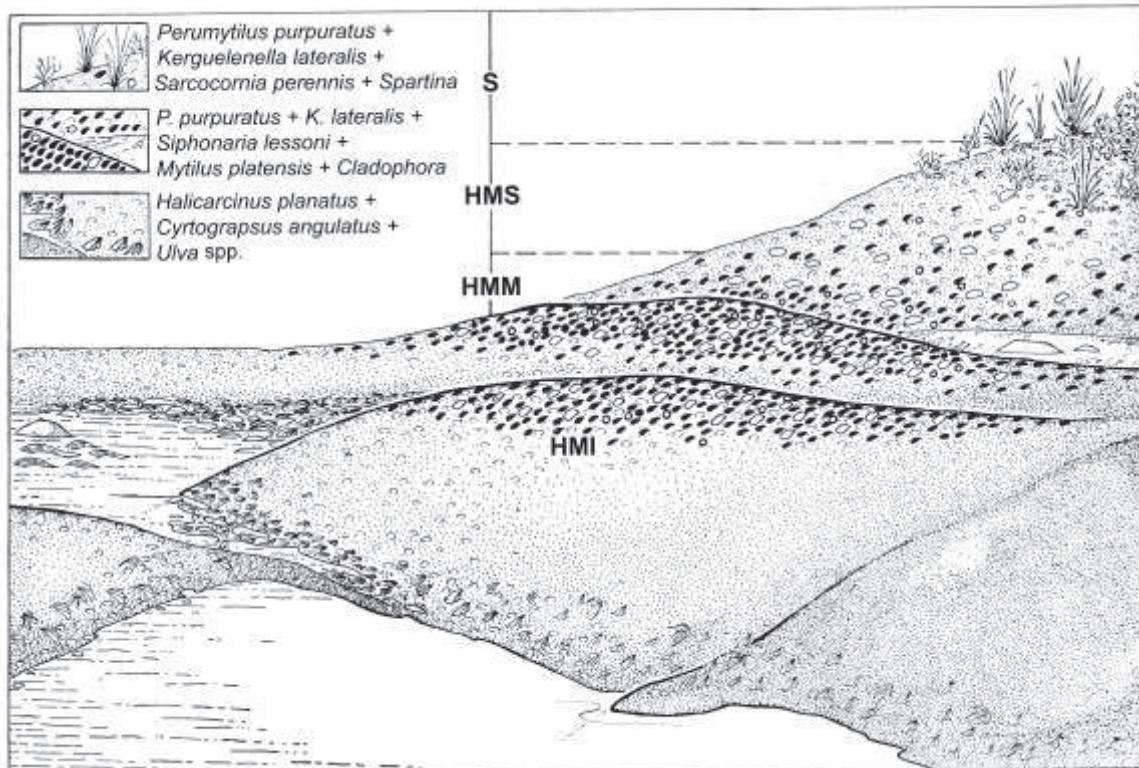


Figura 19: Aspecto semiesquemático de una costa con sustrato limoso predominante en la isla Larga (ría Deseado, Santa Cruz). Se ha omitido la cobertura algal sobre el mejillinar (ver texto). S, supralitoral inferior; HMS, horizonte mesolitoral superior; HMM, horizonte mesolitoral medio; HMI, horizonte mesolitoral inferior. Modificado de Zaixso (1975).

En los sustratos con fracción limosa predominante con elementos de soporte, la presencia de gránulos, rodados chicos, valvas vacías o rotas y ejemplares vivos reunidos por los filamentos bisales componen un aglomerado coherente, anclado firmemente al sustrato limoso por los rodados de mayor tamaño (Fig. 20 y 21). En el mesolitoral superior, las distribuciones yuxtapuestas de especies del poblamiento de *Sarcocornia-Spartina* y el mejillinar son semejantes a las descritas para sustratos de lajas, pero a diferencia de estos últimos no se observa la fisonomía en mosaico.

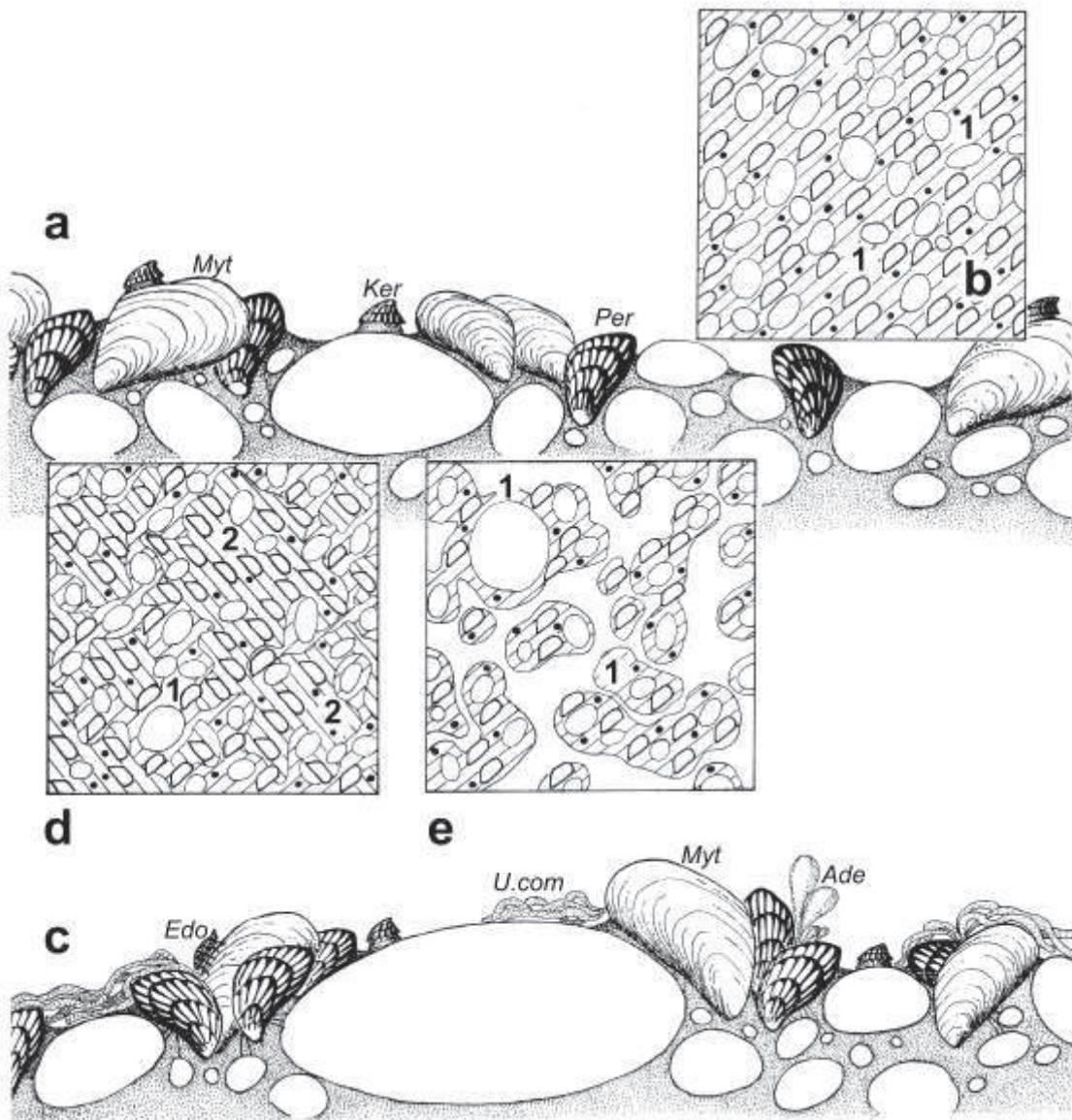


Figura 20: Mejillinar en sustratos con fracción limosa predominante (ría Deseado, Santa Cruz). Horizonte mesolitoral medio: a, aspecto de perfil; b, esquema de planta. Horizonte mesolitoral inferior: c, aspecto de perfil; d y e, esquemas de planta. Modificado de Zaixso y Pastor (1977).
Ade, *Adenocystis utricularis*; *Edo*, *Edotia tuberculata*; *Ker*, *Kerguelenella lateralis*; *Myt*, *Mytilus edulis platensis*; *Per*, *Perumytilus purpuratus*; *U.com*, *Ulva compressa*; 1, *Perumytilus purpuratus*; 2, *Perumytilus purpuratus* + *Ulva compressa*.

En el mesolitoral medio e inferior la fauna es aproximadamente constante y se halla compuesta por *Perumytilus purpuratus*, *Mytilus edulis platensis*, *Lasaea* sp., *Kerguelenella lateralis*, *Siphonaria lessoni*, *Edotia tuberculata* y *Cyrtograpsus angulatus*. La homogeneidad en la composición y la mayor abundancia relativa de *Mytilus edulis platensis*, diferencia a los poblamientos de sustratos limosos de los poblamientos de sustratos rocosos (Zaixso 1975, Zaixso y Pastor 1977).

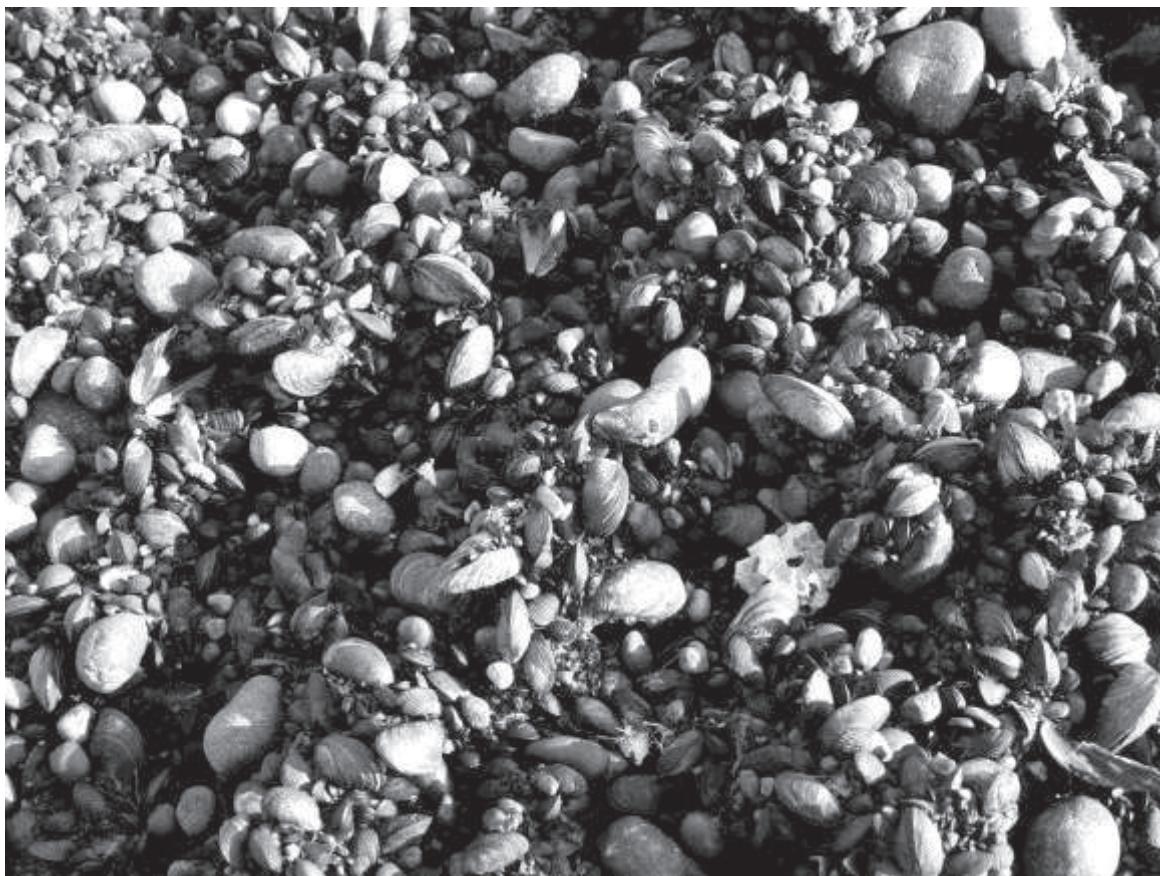


Figura 21: Mejillinar en sustratos con fracción limosa predominante en el horizonte mesolitoral medio (ría Deseado, Santa Cruz).

Bala (1989) describe en líneas generales el mejillinar del golfo San José; la principal diferencia respecto del encontrado en la provincia Magallánica se refiere a la presencia conjunta en el golfo San José del mejillín del sur *Perumytilus purpuratus* y del mejillín del norte *Brachidontes rodriguezii*.

Sánchez y Zaixso (1995) analizaron en el golfo San José los procesos de recolonización en el mejillinar del mesolitoral rocoso inferior, encontrando que: (1) la distribución porcentual de la biomasa en remuestreos sucesivos responde a un modelo de disturbio intermedio (Connell, 1978), con máxima equitabilidad en tiempos intermedios a partir de la denudación; (2) la época de denudación del sustrato tiene influencia tanto en los estados iniciales de la sucesión como en los estados intermedios; y (3) en los sitios disturbados se alcanza la misma estructura que el poblamiento circundante en un plazo de dos años.

La existencia de poblamientos mesolitorales de mitílidos sobre sustratos blandos estabilizados por filamentos bisales ha sido señalada para el golfo San José en la localidad

de playa La Ballena (Bala 1989). En líneas generales, en el piso mesolitoral de esta localidad, el mejillón *Mytilus edulis platensis* domina en número los niveles medio-inferiores, la cholga *Aulacomya atra* se halla escasamente representada y las especies de mejillín, *Brachidontes rodiguezii* y *Perumytilus purpuratus*, dominan respectivamente el nivel medio y superior del mesolitoral. La fauna acompañante es pobre y se halla constituida por *Cyrtograpsus* en el nivel medio, *Siphonaria lessoni* y *Lasaea* sp. en el nivel medio-alto, y *Buccinanops globulosus* en el inferior (Zaixso datos no publicados). En estos poblamientos las macroalgas son escasas y no se observan en consecuencia facies determinadas por la presencia de macroalgas (Boraso de Zaixso y Zaixso 1996).

El mejillinar en las costas rocosas del golfo Nuevo es semejante al observado en este tipo de sustratos en el golfo San José, encontrándose el óptimo de *Perumytilus purpuratus* en la parte superior y el de *Brachidontes rodriíguezii* en la inferior del mesolitoral respectivamente (Zaixso datos no publicados).

En el golfo San Jorge, donde predominan los sustratos rocosos de pendiente suave (sedimentitas fosilíferas más o menos duras), sólo se encuentra a *Perumytilus purpuratus*, siendo además la especie dominante, aunque en ocasiones *Mytilus edulis platensis* puede ser subdominante, particularmente si el sector de costa considerado ha resultado expuesto a disturbios recientes (Fig. 22); las especies acompañantes son prácticamente las mismas que fueran indicadas para los sustratos de pendiente suave en la ría Deseado (Zaixso datos no publicados).

En el canal Beagle, como ya fue indicado, la relación numérica entre *Mytilus edulis platensis* y mejillines (en este caso *Perumytilus purpuratus*), se halla invertida respecto de lo observado en las costas rocosas de Río Negro, Chubut y Santa Cruz, siendo dominante el mejillón (Zaixso et al. 1978)

Una facies particular del mejillinar en sustratos blandos tiene lugar en algunas islas y en los bancos Justicia y Cormorán del interior de la bahía de San Julián, con sustrato fangoso o fango-arenoso, donde los mejillones (*Mytilus edulis platensis*) son ampliamente dominantes, con escasez o ausencia de *Perumytilus purpuratus* (Fig. 23).

Estos poblamientos de mejillones constituyen un aspecto característico del intermareal inferior de sustratos blandos de la bahía de San Julián. Estos bancos de mejillón se distribuyen entre el mesolitoral medio y el infralitoral superior, quedando totalmente expuestos durante las mareas de siccias, por lo que se los puede definir como intermareales.



Figura 22: Mejillinar en sustrato rocoso de pendiente suave en el horizonte mesolitoral medio de la zona central del golfo San Jorge (Santa Cruz).



Figura 23: Banco de mejillón mesolitoral sobre sustrato limoso en la bahía de San Julián (Santa Cruz). En el extremo inferior izquierdo de la imagen se observa el sustrato limoso que actúa de base.

En todos los casos, las mayores densidades de mejillones se hallan en el horizonte mesolitoral inferior, tratándose casi siempre de poblaciones prácticamente puras. Ubicados por debajo del nivel de marismas, pueden ser de dos tipos principales: (1) dominados por mejillón y separados de las plantas de la marisma por un sector medio de playa limosa cuando no hay suficientes elementos de soporte (piedritas, rodados o fósiles); (2) continuos con los poblamientos vegetales en sitios fangosos con abundantes elementos de soporte (como por ejemplo en partes del banco Justicia o en la isla Cormoranes) y en ese caso las zonas medias de la playa se hallan dominadas por el mejillín *Perumytilus purpuratus* y las zonas más bajas por *Mytilus edulis platensis* o sea que en este segundo tipo de costas se repite aproximadamente la estructura típica observable en el mesolitoral de costas rocosas, con la diferencia de que las densidades de mejillones en la zona inferior de las costas fangosas son mucho más altas que las observables en los niveles correspondientes de costas rocosas (Zaixso datos no publicados).

iii. Poblamientos de *Darina solenoides*

Estas asociaciones son propias del mesolitoral de las playas arenosas patagónicas, las que se encuentran desde el golfo San Matías hasta las costas de Tierra del Fuego. Han sido particularmente estudiadas en el golfo Nuevo por Escofet (1983) y en el golfo San José por Pagnoni (1997). En los golfos norpatagónicos, estas asociaciones están separadas claramente de los poblamientos infralitorales de *Tellina petitiana* (Pagnoni 1997, Lizarralde 2001).

En el golfo San José los poblamientos con dominancia de *Darina solenoides* fueron estudiados en playa Fracasso, por Pagnoni (1997). La playa analizada tiene unos 3400 metros de largo y unos 800 m de ancho en bajamar y se caracteriza por la presencia de arenas medias y finas. Las principales especies de este poblamiento son: *Darina solenoides*, *Microphoxus* sp., *Travisia* sp., *Buccinanops globulosus*, *Tornatina candei*, *Excirolana* sp., *Cycloleberis pouseni* y *Stephensenia haematopus*. El bivalvo suspensívoro *Darina solenoides* es la especie más importante, apareciendo alrededor de los 6,5 m de altura respecto del plano de reducción local y llegando hasta algo por debajo de los 2 m de altura, su óptimo tiene lugar entre los 5 y los 6 m de altura dependiendo de la época del año, llegando a densidades máximas de 3200 individuos por m². Igual óptimo presenta el isópodo *Excirolana* sp. (máximo de 450 individuos por m²). El poliqueto *Travisia* sp., acompaña a *D. solenoides* en el mesolitoral, ubicándose en general su óptimo en los 5 m de altura, con densidades muy variables de año en año. El gasterópodo *Tornatina candei* se distribuye verticalmente entre el infralitoral y los 6 m de altura, con un máximo que varía de año en año: por ejemplo, en 1994 el óptimo se ubicó alrededor de los 3 m, con densidades

máximas de 170 individuos por m². El gasterópodo *Olivella plata* en cambio, presentó un óptimo en los 2 m de altura, con densidades muy variables entre años sucesivos. El gasteropodo *Buccinanops globulosus* y el ostrácodo *Cycloleberis pouseni* presentaron en general un óptimo en los 2 m de altura, con una densidad del orden de los 100 y 150 individuos por m² respectivamente, si bien se los encontró en densidades apreciables entre el infralitoral y los 6 m de altura. Finalmente los anfípodos *Microphoxus* sp. y *Stephensenia haematopus* alcanzaron sus máximas densidades alrededor del nivel de 2 m, con máximos del orden de los 800 y 1200 individuos por m², respectivamente.

El chorlito *Calidris canutus*, ave migradora conocida como playero rojizo, concentra en la zona de Fracasso miles de ejemplares durante los meses de febrero a abril; durante estos meses los individuos se alimentan principalmente tanto de *Darina solenoides* como de mitílidos, dependiendo esto de la disponibilidad de presas. La cohorte de *Darina solenoides* reclutada en 1993 constituyó la principal fuente de alimento del playero rojizo durante 1994; en cambio durante 1995 la disponibilidad de *D. solenoides* fue baja y las aves se alimentaron de otras presas, principalmente de mitílidos, y cuando las bajamaras les permitieron acceder al infralitoral, se alimentaron de ejemplares de *Tellina petitiana* (Pagnoni 1997).

En el golfo Nuevo, la macrofauna de las playas de sustrato relativamente grueso y pendiente media, como “El Doradillo”, está dominada por crustáceos, seguidos por bivalvos y poliquetos; el crustáceo dominante es *Excirolana argentina*, que habita los niveles de marea intermedios (Pastor de Ward datos no publicados). En las playas de sustrato más fino, como es la playa de Puerto Pirámides, la fauna presenta en cambio, predominio de poliquetos, seguidos por los moluscos y crustáceos en bajas densidades; los niveles medios de la playa son habitados dominantemente por *Darina solenoides* y el anfípodo *Paramonoculopsis acuta*; en los niveles superiores también se encuentra el isópodo *Excirolana argentina*, pero en abundancia mucho menor que en las playas de sustrato grueso antes mencionadas (Pastor de Ward datos no publicados).

6.2.6-. Especies exóticas y asociaciones mesolitorales

Hacia finales de la década del 60 el cirripedio exótico *Balanus glandula* fue detectado en el puerto de Mar del Plata (Spivak y L'Hoste 1976, Spivak, 2005). Es nativo de la costa norteamericana entre California y Alaska, donde ocupa la zona intermareal alta de las costas rocosas (Orensanz *et al.* 2002). El ingreso a aguas patagónicas del cirripedio tuvo lugar entre los años 1983-1984 en el golfo San José y en 1986 en el golfo Nuevo (Gómez Simes 1993). Actualmente la especie ha llegado hasta la ría Deseado, en cuyo

interior su incidencia es relativamente baja e irregular, mientras que en el vecino golfo San Jorge, la especie se puede presentar en densidades muy altas.

La especie ocupa, en las costas rocosas de la Patagonia norte, un cinturón ubicado por encima del mejillinar (Fig. 24), carente originalmente de especies de la macrofauna; por debajo de esta cintura, *Balanus glandula* se asienta tanto sobre el sustrato como sobre los mejillines. El cinturón de *B. glandula* es particularmente conspicuo en sustratos verticales, ya que en sustratos de pendiente suave la densidad del cirripedio es por lo general baja.



Figura 24: Cintura de *Balanus glandula* del mesolitoral superior en punta Cuevas (golfo Nuevo, Chubut).

Los efectos del asentamiento de *Balanus glandula* en el piso mesolitoral de las costas patagónicas no han sido publicados. Sin embargo la comparación de la situación actual con estudios previos a la entrada de la especie en el golfo San José permite indicar que, al menos sobre sustratos de pendiente suave, no se observa reemplazo de especies de la macrofauna, si bien los datos sugieren el corrimiento hacia niveles superiores de *Perumytilus purpuratus* y *Siphonaria lessoni* (Zaixso datos no publicados).

Observaciones en la zona central del golfo San Jorge indican que *Balanus glandula* interacciona en forma compleja con *Perumytilus purpuratus*, interviniendo en los mecanismos de sucesión del mesolitoral rocoso. En sitios muy agitados, los espacios vacíos (*gaps*) provocados por tormentas u olas fuertes en el mejillinar suelen ser colonizados por

individuos de *Balanus*, los que son a su vez cubiertos por reclutas de mejillín y eventualmente muertos por sofocación. El sustrato ofrecido por los cirripedios se debilita luego hasta el punto en que un nuevo disturbio provoca el desprendimiento del conjunto de animales y conchas vacías, dejando el sustrato sólo con las bases de los cirripedios. La epibiosis de *Balanus* sobre *Perumytilus* puede a su vez ser muy intensa y tendría por efecto aumentar el “lifting” de los mejillines durante las tormentas, contribuyendo de esta forma a la formación de nuevos espacios vacíos (Zaixso datos no publicados). En la provincia de Buenos Aires, la reproducción invernal de *Balanus glandula* permitiría la ocupación de los sustratos desnudos creados por las tormentas de otoño e invierno (Vallarino y Elías 1997, Elías y Vallarino 2001).

La ostra del Pacífico, *Crassostrea gigas*, en su área de origen (mares de Japón, China, Corea) es una especie propia del intermareal rocoso, es decir que normalmente vive adherida a rocas ubicadas entre las mareas alta y baja, particularmente en el intermareal inferior, donde alcanza su máxima abundancia; la especie no se halla en el submareal (Numachi 1977). Puede vivir y crecer en aguas con temperaturas entre 4 y 24°C, mostrando altas tasas de crecimiento a 15-19°C (Walne 1979); según otros autores estas temperaturas pueden ser aún más extremas, oscilando entre 2 y al menos 25°C (Shatkin *et al.* 1997). En Japón la ostra del Pacífico soporta salinidades del agua comprendidas entre 5 y 35 UPS (Numachi 1977).

Crassostrea gigas fue introducida en 1982 en la bahía Anegada (provincia de Buenos Aires) (39° 50'S a 40° 40'S y 61° 59'W a 62° 28'W), con el objeto de iniciar una actividad acuicultural; la operación fue suspendida a los pocos meses de empezada, pero a pesar de esto, las ostras comenzaron a colonizar los sustratos duros intermareales de la zona (Orensanz *et al.* 2002). Escapa *et al.* (2004) analizaron la distribución y los efectos ecológicos de *C. gigas* 20 años después de su introducción en dicha bahía. Usando imágenes satelitales e inspecciones aéreas y de campo, estos autores encuentran 10 bancos de ostras que cubren menos del 0,05% del mesolitoral de la bahía (área cubierta por las ostras: 36,45 ha). Estos bancos quedan restringidos a sustratos rocosos superficiales (afloramientos de toscas), actuando el sustrato en la zona de estudio, como factor limitante a la distribución de la especie. La mayor parte de los organismos de la epifauna (los cangrejos *Cyrtograpsus angulatus* y *Neohelice granulata*, el isópodo *Melita palmata*, y el caracol *Heleobia australis*) muestran mayores densidades dentro de los bancos de ostras que fuera de ellos; los experimentos llevados a cabo con bancos artificiales (hechos con ostras trasplantadas de bancos naturales), muestran que éstos incrementan las densidades de las especies citadas, en tres zonas estudiadas del intermareal (marisma alta, marisma

baja e intermareal inferior con sustratos duros). Los bancos artificiales también aumentan las densidades de los organismos de la infauna (los poliquetos *Laeonereis acuta* y *Nephthys fluviatilis*, y el priapúlico *Priapulus tuberculatospinosus*) en el intermareal inferior con sustratos duros. Esto puede ser el resultado de un aumento en la complejidad del hábitat y la cantidad de refugios para los organismos de la epifauna y de un aumento en la deposición y estabilidad de los sedimentos, que beneficia a los organismos infaunales. La densidad de especies de aves locales (*Larus dominicanus* y *Haematopus palliatus*) y migratorias (*Charadrius falklandicus*, *Pluvialis dominica*, *Calidris canutus* y *Tringa flavipes*) es mayor dentro de los bancos de ostras cuando se la compara con áreas desprovistas de ellos, lo que puede ser el resultado de una mayor disponibilidad de presas. La tasa de forrajeo para *P. dominica* y *C. falklandicus* es también mayor. En base a los anteriores resultados, los autores concluyen que no se observan efectos ecológicos adversos debidos a la introducción de la especie (Escapa et al. 2004). A la misma conclusión arriba Borges (2005), señalando que no se observan efectos negativos derivados de la presencia de *C. gigas* en bahía Anegada.

Borges (2005) indica que *C.gigas* también se asienta en las marismas de bahía Anegada, usando principalmente como sustrato a los mejillines (*Brachidontes rodiguezii*), adheridos a tallos y rizomas de la halofita *Spartina alterniflora*, observándose una mayor mortalidad en estas poblaciones que en las de sustratos duros, debido al desprendimiento de los mejillines por efecto de tormentas.

A partir de 2004 *C. gigas* es encontrada en el balneario El Condor, al SW de la desembocadura del río Negro y a partir de 2005 se observa su reclutamiento masivo sobre sustratos duros y conchas de *Brachidontes rodiguezii* (R. González com. pers.).

La amplia tolerancia de *C. gigas* a los factores ambientales y la posesión de una larva planctónica, la hacen un candidato apropiado a expandir su área de distribución, particularmente hacia las costas de Patagonia norte, donde la disponibilidad de sustrato duro no se halla limitada como en bahía Anegada.

6.3 . El infralitoral

En el infralitoral hemos organizado la información biocenótica en los siguientes ítems: (a) Asociaciones infralitorales de los gulfos norpatagónicos; (b) Asociaciones infralitorales del distrito Chubutense; (c) Asociaciones infralitorales del distrito Patagónico; (d) Asociaciones infralitorales del distrito Fueguino; (e) Asociaciones infralitorales características (praderas de *Gracilaria gracilis*, bosques de *Macrocystis pyrifera*, bancos de

Aequipecten tehuelchus, bancos de *Mytilus edulis platensis*, bancos de *Aulacomya atra* y poblamientos de peces en arrecifes templados) y (f) Especies exóticas y asociaciones infralitorales.

6.3.1 Asociaciones infralitorales de los gulfos norpatagónicos

En el golfo San Matías el piso infralitoral llega hasta aproximadamente los 30 m de profundidad. El horizonte superior se extiende hasta la isobata de los 10 m y presenta facies rocosas dominadas fisonómicamente por *Codium vermilara*, *Dictyota* sp. y *Aulacomya atra*, y facies arenosas con dominancia de *Diopatra viridis* y *Amiantis purpurata*; entre los 10 y los 30 m, el horizonte inferior del infralitoral presenta sustratos de arena o arena-grava caracterizados por mosaicos de asociaciones de *Aequipecten tehuelchus*, *Mytilus edulis platensis* y *Austromegabalanus psittacus* o bien de *Glycymeris longior* y *Ophioplocus januarii* (Escofet et al. 1978). Para el sector noroeste del golfo San Matías se han indicado para fondos arenosos hasta los 12 m de profundidad poblamientos compuestos básicamente por bivalvos: *Amiantis purpurata*, *Mactra marplatensis*, *M. isabelleana*, *Glycymeris longior*, *Tivela ventricosa*, *Trachycardium muricatum* y *Solen tehuelchus*; figuran además varios gasterópodos como *Adelomelon brasiliiana*, *Buccinanops lamarckii* (citado como *B. gradatum*), *Dorsanum moniliferum*, *Olivancillaria urceus*, *O. carcellesi* y *O. deshayesiana*, y los crustáceos *Callianasa* sp., *Ovalipes trimaculatus*, *Callinectes sapidus*, *Lisiosquilla* sp., *Libinia spinosa* y *Macrochiridotea giambiageae* (Escofet et al. 1979). Morsan (2000) señala que la comunidad de *Amiantis purpurata* en el infralitoral superior de Villarino (San Antonio Este, golfo San Matías) se halla integrada, además de la especie dominante, principalmente por los gasterópodos *Buccinanops globulosus* y *Olivancillaria urceus*.

Para el resto del golfo San Matías y los gulfos San José y Nuevo los fondos arenosos del infralitoral superior se hallan poblados por una asociación de los bivalvos tellinidos *Tellina petitiana* o *T. (Angulus) gibber* y el trárido *Bushia rushi*, acompañados por el gasterópodo *Buccinanops globulosus*, el actiniario *Neoparacondylactis haraldoi*, los anfípodos *Monoculopsis valentini*, *Orchomene chilensis* y *Stephensenia haematopus*, y los poliquetos *Paraonides* sp., *Arycidea* sp., *Eteone* sp., *Aglaophamus polipharus*, *Spiو* sp. y *Lumbrineris cingulata* (Escofet et al. 1979). Cuando el sedimento se hace más fangoso, el ensamble de *Tellina-Bushia* es reemplazado por otro integrado por el pennatuláceo *Stylatula darwini*, holoturoideos y poliquetos Maldanidae (Escofet et al. 1979).

Escofet et al. (1978) señalan una serie de asociaciones de endofauna relacionada con la granulometría a las que ubican en el mesolitoral, pero que quedarían en el horizonte infralitoral superior según nuestro esquema. Estas asociaciones son la de <*Golfingia-*

Holoturoideos-Scoloplos> dependiente de la presencia de arena gruesa y grava, y la de <*Tellina-Glycera-Spio*-Maldánidos>, relacionada a arena.

Una parte de las asociaciones de macroalgas descritas para el intermareal del golfo San José por Boraso de Zaixso y Zaixso (1996) se continúan en el horizonte superior del infralitoral, por lo que para su descripción remitimos al punto respectivo.

Un amplio sector del golfo San José (55% de su superficie), ubicado en su área central, carece de asociaciones de algas bentónicas y se caracteriza por profundidades mayores a 40 m y por sustratos con dominancia de arenas muy finas o dominancia de limos y arcillas. Boraso de Zaixso *et al.* (1999b) no encuentran razones de carácter florístico para diferenciar biogeográficamente al infralitoral del golfo San José del de las demás localidades de la costa patagónica argentina y describen para éste, un total de cuatro asociaciones cualitativas de macroalgas; la mayor parte de las cuales se ubica en la franja costera del golfo, particularmente a menos de 40 m de profundidad:

En el horizonte superior del infralitoral se desarrolla la asociación predominante, cubriendo un 30% de la superficie del golfo. Se halla caracterizada por *Dictyota dichotoma*, *Heterosiphonia merenia* y *Ulva* sp. y se encuentra principalmente en profundidades inferiores a 10 m, sobre sustratos duros o en fondos muebles con dominancia de la fracción de gránulos.

La segunda asociación, que ocupa aproximadamente un 2% de la superficie del golfo, cerca de su costa este, está integrada por *Medeiorthamnion flaccidum*, *Polysiphonia* sp., *P. brodiaei*, *P. abissa* y *Desmarestia* sp. como especies características; está asociada principalmente a profundidades entre 30 y 40 m, sustratos con dominancia de arenas muy finas o dominancia de arenas finas y a bajas transparencias del agua.

La tercera asociación, que ocupa un 7% de la superficie del golfo y se ubica hacia la zona SE del mismo, está integrada por *Codium vermilara* y *Bryopsis* sp. como especies características; se encuentra entre 10 y 30 m de profundidad, sobre sustratos con dominancia de arenas finas y en una zona con baja concentración de nitratos.

La última asociación, ocupa un área del 6 % de la superficie del golfo y se ubica principalmente en su costa sur. Su especie característica es *Hymenena laciniata* y se halla principalmente en profundidades entre 10 y 20 m sobre fondos blandos, con fauna que actúa como sustrato para las algas.

Codium vermilara es uno de los elementos principales dentro del submareal del golfo San José y se encuentra también en el submareal en punta Pardelas (golfo Nuevo, provincia del Chubut) (Olivier *et al.* 1966) y en el infralitoral superior en el golfo San Matías,

en la provincia de Río Negro (Escofet *et al.* 1978); esta especie es también parte de la comunidad de *Macrocystis pyrifera* en bahía Cracker (golfo Nuevo) y bahía Camarones (Barrales y Lobban 1975). Es probable que tanto *C. vermilara* como las algas rojas submareales que crecen más al sur bajo la canopia de *Macrocystis* encuentren niveles de luz adecuados en las profundidades de 10 a 40 m en el golfo San José. La irradiancia en el golfo San José bajo el nivel de los 40 m es menor a $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, aun durante los meses de verano; estos valores muy probablemente sean limitantes para el desarrollo de la flora bentónica. La asociación del golfo San José donde *C. vermilara* es dominante se ubica en la zona sudeste de éste, en tanto que aquella en la que *Ulva* es característica, se encuentra en prácticamente toda la costa del golfo. Orensanz (1986) analizó la distribución de *Ulva* y *Codium* dentro del golfo San José como determinantes de la distribución de la vieira *Aequipecten tehuelchus* en el golfo. Este autor sugiere que la dominancia de *Ulva* responde a su afinidad por altos niveles de nitrógeno, en tanto que *Codium* puede desarrollarse bien aun con bajos niveles de este elemento; las respectivas afinidades por niveles de nitrógeno altos y bajos de las asociaciones caracterizadas por *Ulva* y *Codium* que señala el análisis de correspondencias realizado por Boraso de Zaixso *et al.* (1999b) apoyan esta hipótesis.

La biocenología de la macrofauna del golfo San José fue estudiada por Zaixso *et al.* (1998), quienes encuentran un total de siete asociaciones cualitativas, de las cuales tres están establecidas en el piso infralitoral. La más importante de estas asociaciones, en cuanto a número de especies e importancia económica, es la que tiene como especies indicadoras al bivalvo *Aulacomya atra*, a los poliquetos *Harmothoe magellanica* y *Eunice argentinensis* y a los equinodermos *Ophiactis asperula* y *Arbacia dufresnei*; entre las especies preferentes se cuentan los moluscos *Chaetopleura isabellei*, *Pododesmus rufus*, *Fissurella radiosa tixierae*, *Tegula patagonica*, *Aequipecten tehuelchus* y *Zygochlamys patagonica*, el poliqueto *Chaetopterus variopedatus*, el crustáceo *Nauticaris magellanica* y el ofiuroido *Ophioplodus januarii*. A esta asociación, que consideramos una biocenosis, denominada de raspadores y suspensívoros por Zaixso *et al.* (1998) y Zaixso (2004), se pueden asignar lo que comúnmente se denominan “bancos” de cholga (*Aulacomya atra*), de vieira (*Aequipecten tehuelchus*) y de mejillones (*Mytilus edulis platensis*), los cuales son objeto de pesca comercial en el golfo San José. Esta asociación se relaciona principalmente con sustratos de toba o con dominancia de granulometrías gruesas (más del 30% de gránulos) y profundidades menores de 10 m (horizonte superior del infralitoral), pero también con profundidades mayores; estas afinidades responden principalmente a los hábitos de vida o modo de alimentación de las especies características del grupo (e.g., raspadores de algas, suspensívoros, especies con fijación bisal y perforadores de sustratos

calcáreos), que requieren de sustratos adecuados para el desarrollo de algas o áreas donde los procesos hidrodinámicos aseguren una buena circulación del agua de fondo. La alta riqueza de especies encontrada en esta biocenosis se halla de acuerdo con una alta complejidad estructural: sustratos duros y/o gránulos, conchas de organismos vivos o muertos, algas, filamentos bisales y fracciones sedimentarias finas retenidas entre el sustrato y los filamentos bisales (Zaixso *et al.* 1998). Esta biocenosis coincide con la asociación de los moluscos *Aulacomya atra*, *Chaetopleura isabellei*, *Tegula patagonica*, *Aequipecten tehuelchus*, *Pododesmus rufus* y *Fissurella radiosa*, descrita para el golfo San José por Zaixso (1997), y con la asociación de *Dictyota dichotoma*, *Heterosiphonia merenia* y *Ulva* sp. descrita por Boraso de Zaixso *et al.* (1999b) para el mismo golfo. Algunas facies de esta biocenosis (bancos de cholga, vieira y mejillón) son descritas con más detalle en el punto referido a asociaciones infralitorales características.

Pagnoni (1997) describe, para la franja más alta del infralitoral superior del golfo San José, una asociación definida por la dominancia de *Tellina petitiana* (36% de dominancia en número), acompañada de *Stephensenia haematopus*, *Microphoxus* sp., *Olivella plata* y *Monoculopsis valentini*, relacionada con la presencia de sedimentos de grano fino, principalmente arenas finas y muy finas; una asociación emparentada con la anterior, quedó restringida a un nivel equivalente de la localidad de El Riacho San José, con *Buccinanops globulosus* como especie dominante (41%), acompañado de *Glycera americana*, *Olivella plata*, *Tellina petitiana* y *Cyrtograpsus* sp. y asociada a rodados abundantes, granulos finos, arenas muy gruesas, gruesas y medianas.

Zaixso *et al.* (1998) encuentran sobre fondos arenosos dos asociaciones infralitorales. Una de ellas <*Buccinanops globulosus-Tellina petitiana-Olivella plata-Glycera* sp.-*Nainereis* sp.-*Nebalia* sp.-*Monoculopsis valentini*>, se ubica en profundidades menores a 10 m y sustratos con predominio de arenas medianas a muy finas. La segunda asociación <*Tellina* (*Angulus*) *gibber-Buccinanops lamarckii-Aглаophamus heteroserratus-Macrochiridotea stebbingi*-*Monoculopsis valentin-Tellina petitiana-Olivella tehuelcha*>, se asocia a profundidades entre 10 y 30 m y sustratos con predominio de arenas muy finas. Resultados semejantes fueron obtenidos en el estudio de asociaciones infralitorales de moluscos del golfo San José (Zaixso 1997).

El infralitoral del golfo Nuevo (punta Pardelas) fue estudiado por Olivier *et al.* (1966), donde describen una “biocenosis” de <*Codium fragile-Codium vermilara*> y una de *Ovalipes trimaculatus* (citado como *O. punctatus*). La asociación de *Codium* se desarrolla sobre fondos rocosos entre el límite de las bajamas de sicigias y los 8 m de profundidad; se halla compuesta, además de las especies dominantes, por el gasterópodo *Tegula*

orbignyana, el mitílido perforador *Lithophaga patagonica*, el gasterópodo carnívoro *Trophon geversianus*, el poliplacóforo *Plaxiphora aurata*, y los equinodermos *Arbacia dufresnei*, *Cosmasterias lurida*, *Anasterias antarctica* (posiblemente *A. minuta*) y *Allostichaster capensis*. La asociación de *Ovalipes* se desarrolla por debajo de la asociación de *Codium*, en sustratos arenosos; el cangrejo es acompañado por *Buccinanops globulosus*, *Marginella* sp. y *Serolis gaudichaudii*; son asimismo abundantes los poliquetos y los holoturoideos.

En el infralitoral superior de Bahía Nueva (golfo Nuevo) se desarrollan asociaciones de algas dominadas por *Codium vermilara*, y en menor medida por *C. decorticatum*, junto con *Ulva* spp. (Boraso *et al.*, 1999a). En observaciones de varios puntos en el infralitoral superior de golfo Nuevo, abarcando bahía Cracker y punta Este, se verificó la presencia en el infralitoral de *Cladophora* spp., *Ulva* spp., *Bryopsis australis*, *Derbesia* sp., *Codium vermilara*, *Dictyota* sp., *Desmarestia* sp., *Macrocystis pyrifera*, *Epymenia falklandica*, *Schizoseris dichotoma*, *Schizoseris laciniata*, *Hymenena laciniata*, *Aphanocladia robusta*, *Streblocladia corymbifera*, *S. campyoclada*, *Bossiella orbigniana*, *Picconiella pectinata*, *Polysiphonia abissa*, *P. hassleri*, *Heterosiphonia merenia*, *Ceramium rubrum*, *C. strictum-diaphanum*, *Medeiorthamnium flaccidum*, *Antithamnion densum* y *Antithamnionella ternifolia* (AL Boraso de Zaixso y ML Lazo datos no publicados).

Lizarralde (2001, 2004a) analiza la biocenología de una playa arenosa de golfo Nuevo. Considera al plano de reducción como límite entre el intermareal y el submareal, y en consecuencia asigna al intermareal a una zona que corresponde realmente al infralitoral superior. En este horizonte encuentra una asociación formada por *Tellina petitiana*, *Aricidia* sp., *Microphoxus* sp., *Idotea baltica*, *Jassa* sp., *Monoculopsis valentini*, *Travisia olens*, *Buccinanops globulosus*, *Glycera americana*, *Sthenelais* sp., *Onuphis eremita*, *Puelche oreansanzi* y *Neoparacondylactis haraldoi*, asociada a profundidades bajas y arenas medias.

Por debajo de la anterior se observa una asociación formada por *Tellina (Angulus) gibber*, *Bushia rushi*, *Corbula* sp. y *Exosphaeroma lanceolatus*, asociada a arenas muy finas. Se encuentra finalmente una asociación algo más profunda (unos 6 a 11 metros) formada por *Turbonilla* sp., *Notomastus* sp., *Lyonsia alvarezi*, *Artacama* sp., *Pterygosquilla armata*, *Peltarion spinosulum*, *Pinnixa brevipollex*, *Liljeborgia* sp. y *Pinuca chilensis*, relacionada como la anterior a porcentajes altos de arenas muy finas.

Escofet *et al.* (1979) en su esquema biocenológico de las playas arenosas de los gulfos norpatagónicos, señalan para la zona de barrido (infralitoral), la presencia de los bivalvos *Bushia rushi* y *Tellina petitiana*, el gasterópodo caroñero *Buccinanops globulosus* y varios anfípodos como *Monoculopsis valentini*, *Stephensenia haematopus*, *Orchomene chilensis*, *Metharpinia* sp. y especies de Haustoriidae y Phoxocephaliidae.

Las asociaciones infralitorales de peces (taxocenosis) en arrecifes rocosos han sido descritas para los golfos norpatagónicos (Galván *et al.* 2003, Galván y Parma 2003). Estos arrecifes están formados por aglomerados de gravas o por rocas volcánicas (Galván y Parma 2003), sobre los que la erosión produce grietas, cavidades y aleros que los peces y otras especies usan como refugio.

En el infralitoral de sustratos blandos del golfo Nuevo fueron encontrados en toda la columna de sedimento los nemátodos *Paralinhomoeus visitus* y *Sabatieria celtica*; como dominantes en la capa oxigenada *Microlaimus decoratus*, *Ptycholaimellus setosus* y *Biarmifer madrynensis*, y como dominantes de la capa anóxica *Sabatieria elongata*, *Trefusia* sp. y *Microlaimus macrocirculum* (Pastor datos no publicados).

6.3.2-. Asociaciones infralitorales del distrito Chubutense

En el golfo San Jorge el horizonte superior del infralitoral rocoso cuenta con una asociación compleja caracterizada por *Aulacomya atra*, donde interviene asimismo *Macrocystis pyrifera* (Fig. 25 y 26). Estudios efectuados indican que la asociación se halla conformada, además de la cholga, por *Crepidatella dilatata*, *Ophiactis asperula*, *Pseudechinus magellanicus*, *Trophon geversianus*, *Anasterias minuta*, *Cosmasterias lurida*, juveniles de *Lithodes santolla*, *Fissurella radiosa*, *Codium fragile* y el alga *Desmarestia* sp. (Zaixso datos no publicados).



Figura 25: Biocenosis de algas fotófilas y suspensívoros-raspadores del infralitoral superior de la zona central del golfo San Jorge (Chubut). El sustrato rocoso se halla cubierto por *Aulacomya atra* atra, recubierta a su vez por las algas *Corallina mediterranea*, *Dyctiota* sp., *Codium fragile* y ejemplares jóvenes de *Macrocystis pyrifera*.



Figura 26: Biocenosis de algas fotófilas y suspensívoros-raspadores del infralitoral superior de la zona central del golfo San Jorge (Chubut). Se observan juveniles de centolla (*Lithodes santolla*) alimentándose entre cholgas y grampones de cachiyuyo.

6.3.3 Asociaciones infralitorales del distrito Patagónico

Inmediatamente por debajo del nivel de las bajamaras medias, para el infralitoral superior de sustratos con fracción limosa predominante y presencia de algunos elementos de soporte (e.g. rodados, valvas) de la ría Deseado, se ha descrito un poblamiento con dominancia del cangrejo *Halicarcinus planatus* y el holoturoideo *Chiridota pisanii*, acompañados de los moluscos *Pareuthria plumbea*, *Photinastoma taeniata*, *Margarella violacea*, *Photinula caeruleescens*, *Amauropsis* sp., *Tonicia lebruni*, *Callochiton puniceus*, *Entodesma patagonica* y *Pyrene* sp., los equinodermos *Abatus cavernosus*, *Trochodata purpurea*, *Anasterias minuta*, *Astrocidaris canaliculata* y *Amphiura princeps*, el crustáceo *Exosphaeroma lanceolatum* y los braquíópodos *Terebratella dorsata* y *Magellania venosa* (Zaixso 1975). Algo por debajo, aún en el infralitoral superior, fue encontrada una asociación con dominancia de los equinodermos *Abatus cavernosus* y *Amphiura princeps*, hallándose asimismo a los moluscos *Amauropsis* sp., *Limatula pygmaea*, *Photinastoma taeniata* y *Margarella violacea* (Zaixso 1975). Una mayor cantidad de elementos de soporte implica la desaparición de organismos que se desplazan dentro del fango, como *Abatus cavernosus*,

pero al mismo tiempo aumenta la disponibilidad para otros como *Calyptaea costellata* (=C. *pileolus*), *Lepidopleurus medinae*, *Photinula caerulescens*, *Pareuthria rosea* y *Epitonium orbigny*; en la flora dominan las rodofíceas como *Epymenia*, *Griffithsia*, *Ceramium* y *Pseudophycodris* y Ulvales (Zaixso 1975).

Zaixso y Pastor (1977) en su estudio sobre la distribución de mitílidos en la ría Deseado, señalan la presencia de tres asociaciones cuantitativas que se ubican en el infralitoral superior: una de ellas denominada “zona de transición” en sustratos rocosos, con dominancia (en recubrimiento) de *Aulacomya atra*; otra “zona de transición” en sustratos limosos, sin *Aulacomya* y con *Cladostephus* sp. como especie dominante; y una última asociación sobre sustratos rocosos verticales con dominancia compartida entre *Aulacomya atra*, *Hymenena* sp., *Macrocystis pyrifera*, *Lessonia flavicans* (citada como *L. fuscencens*) y *Paramolgula gregaria*.

Callebaut Cardu y Borzone (1979) clasificaron las asociaciones del infralitoral superior presentes en la localidad de península Foca, ubicada cerca de la boca de la ría Deseado. Estos autores determinaron la presencia de más de 140 especies y la existencia de dos asociaciones cualitativas principales. La primera, a la que pertenecen la mayoría de las muestras, se halla ubicada sobre sustrato arenolimoso con rodados; son abundantes varias Ulvales (*Ulva lactuca*, *U. rigida* y *U. linza*), *Polysiphonia* spp., *Ectocarpus* spp., *Edotia* sp., *Lasaea* sp., *Peltarion spinosulum*, *Astacilla* sp. y *Haliclystus auricula*. La segunda asociación, que se desarrolla sobre sustrato rocoso cubierto con una capa más o menos uniforme de limo, corresponde al bosque de *Macrocystis pyrifera* y comprende muestras tomadas entre los grampones, caracterizadas por *Pseudophycodrys* sp., *Lasaea* sp., *Haliclystus auricula*, *Myriogramme* sp., *Edotia* sp., *Dictyota* sp., *Plocamium* sp., *Jaeropsis* sp., *Sycozoa sigillinaoides*, *Fissurella radiosa* (como *F. oriens*), *Iatridia* sp., *Desmarestia* sp., *Gigartina skottsbergii* (como *Gigartina* sp.), *Patinigera delicatissima* y *Savatieria* (*Lisosavatieria*) deseadense; en los grampones de *Macrocystis* predominaban *Platynereis australis magalhaensis*, *Thelepus plagiostoma*, *Hippothoa bouganvillei*, *Pareuthria plumbea*, *Anasterias minuta*, *Bircenna fulva* y *Limnoria* (*Phycolimnoria*) sp.

En las localidades más internas de la ría Deseado se encuentra un conjunto de asociaciones infralitorales con dominancia de detritívoros y consumidores de depósitos, cuyas relaciones recíprocas no han sido estudiadas. En bahía Uruguay y parte proximal de bahía Concordia, con fondos fango-arenosos, con rodados chicos, trozos de conchas y gránulos, se han encontrado en el infralitoral *Serolis gaudichaudi*, *Syndotea* sp., *Pseudocnus dubiosus leoninus*, briozoos, *Abatus cavernosus*, *Photinastoma taeniata*, *Peltarion spinosulum* y *Euryopodium latrellei*. Sobre sustratos fangosos de la misma zona, se

desarrolla una asociación de *Malletia cumingi*, *Serolis schythei* y *Cyrtograpsus angulatus*. Más hacia el interior de la ría (parte distal de bahía Concordia), donde predominan aguas muy turbias (10 cm de disco de Secchi) y fondos muy fangosos, se encuentra una asociación con dominancia de *Malletia cumingi* y el ofiuroideo *Amphiura princeps* (Zaixso datos no publicados). Estos poblamientos son semejantes a los descritos para el infralitoral de fondos fangosos y fango-arenosos de las islas Kerguelen por Arnaud (1974), con dominancia de *Abatus cordatus*, *Laternula elliptica*, poliquetos y *Ophionotus hexactis*, y dominancia de *Yoldia* sp. y *Malletia gigantea* respectivamente.

Pastor de Ward (1998) en un estudio sobre nematodos libres de la ría Deseado, encuentra dos asociaciones que corresponden al infralitoral:

En sedimento constituido por arena fina del infralitoral de la zona interna de la ría, con las especies *Paramonohystera megacephala*, *Sabatieria wisieri*, *Neochromadora papilosa* y *Halichoanolaimus ovalis*.

En rodados, moluscos y algas del infralitoral, con las especies *Paralinhomoeus pachyamphis*, *Spirinia septentrionalis*, *Pseudocella chincha*, *Deontostoma duanei*, *Deontostoma conicum*, *Eurystomina chilensis* y *Graphonema amokurae*.

En la zona de bahía de Los Nodales se ha descrito un banco del bivalvo *Ensis macha* en sustrato con dominancia de arenas finas y muy finas (más del 90%) y densidades de hasta 68 individuos por m² y profundidades de entre 8 y 18 metros; la especie dominante se halla acompañada de *Buccinanops globulosus*, *Pagurus* sp. y varias especies de cangrejos e isópodos (Bala, 1998). *Ensis macha* se distribuye por la costa argentina desde el golfo San Matías hasta Tierra del Fuego; la presencia de bancos de la especie ha sido observada en todo el rango de su distribución, pero no se han encontrado estudios referidos a su biocenología.

6.3.4 . Asociaciones infralitorales del distrito Fueguino

El antecedente más importante acerca de las asociaciones infralitorales de algas marinas en la zona de Tierra del Fuego e islas Malvinas, es el de Skottsberg (1941). Una de las asociaciones infralitorales de macroalgas más importantes que se describen en este trabajo es la de *Macrocystis pyrifera-Rhodymenia cuneifolia* (probablemente *R. subantarctica*), donde entre otras se citan como especies acompañantes a: *Desmarestia willii*, *Ceramium diaphanum*, *Delesseria macloviana*, *Ulva lactuca*, *Halopteris obovata*, *Lessonia flavicans*, *Lophurella hookeriana*, *Phycodris quercifolia*, *Gymnogongrus* sp., *Punctaria plantaginea*, *Scytosiphon lomentaria*, *Sphaelaria* spp., *Lithothamnion decipiens*, *Plocamium secundatum* y *Polysiphonia microcarpa*.

Kühnemann (1976) menciona para el infralitoral superior de la isla de Los Estados la presencia de bosques de *M. pyrifera* con Rhodophyceae, de composición semejante a los bosques de Puerto Deseado.

6.3.5- Asociaciones infralitorales características

En lo que al infralitoral se refiere, muchas de sus asociaciones características como los bancos de cholgas, mejillones, vieiras y diferentes especies de almejas, así como las praderas y bosques de macroalgas poseen importancia comercial.

i. Praderas de *Gracilaria gracilis*

A diferencia de la mayor parte de las especies de macroalgas de Patagonia, las poblaciones de *Gracilaria gracilis* se desarrollan bien sobre fondos muebles. Las poblaciones, una vez establecidas por reclutamiento a partir de esporas, pueden mantenerse en algunas localidades principalmente por fragmentación del talo y brotación lateral o apical de los fragmentos. Para que el ciclo del alga se cierre, se requiere sin embargo de una fracción de elementos duros, como pedregullo o valvas sobre los que se desarrolla el disco basal del alga. Estos elementos se encuentran sometidos a procesos de erosión por rozamiento y enterramiento que no permiten la fijación de otras especies de algas, pero que son soportados por las porciones postradas de *G. gracilis*. Sobre los elementos duros de mayores dimensiones, como lajas o cantos rodados grandes, que ofrecen superficies más estables, pueden desarrollarse otras algas de crecimiento más rápido, como *Ulva* y *Desmarestia*, las que compiten exitosamente con *Gracilaria*, desplazándola parcial o totalmente.

Tanto en golfo Nuevo como en Bahía Melo se pueden observar ascidias y poliquetos tubícolas que son reclutados sobre los filamentos de *Gracilaria* y terminan recubriendo las partes más viejas de los talos, adhiriéndose entre sí y conformando una red que actúa como anclaje. Las porciones enterradas de los talos, forman una red que mantiene *in situ* material que puede recomponer la pradera por rebrote y sirve también como anclaje (Boraso de Zaixso 1983).

En golfo Nuevo *G. gracilis* se ha observado epifitada por diatomeas de los géneros *Licmophora*, *Cocconeis*, *Grammatophora* y *Navicula*, y ocasionalmente por *Synedra* y *Pleurosigma*. Las diatomeas a veces son tan abundantes que recubren a los talos de *Gracilaria*. Entre las macrofitas epífitas se observaron: *Chaetomorpha* sp., *Bryopsis australis*, *Cladophora* spp., *Ectocarpus falklandicus*, *Giffordia* spp., *Sphacelaria* sp., *Dictyota* spp., *Punctaria latifolia*, *Bangia atropurpurea*, *Erytrotrichia carnea*, *Antithamnionella*

ternifolia, *Aglaothamnion polyspermum*, *Ceramium rubrum*, *Polysiphonia abcissa* y *Lomentaria clavellosa* (Boraso de Zaixso 1983).

En Bahía Arredondo, *Gracilaria* se observó acompañada de otras macroalgas de talo relativamente grande, como *Ulva lactuca*, *U. rigida*, *Desmarestia* sp. y varias Delesseriaceae.

La fauna vagante asociada a la población de *Gracilaria* comprende anfípodos, isópodos de los géneros *Idotea* y *Exosphaeroma*, cangrejos, poliquetos y pequeños peces clíndidos (*Ribeiroclinus eigenmanii*) y nototénidos (Boraso de Zaixso 1983). En las praderas de *Gracilaria* de bahía Bustamante, se han encontrado los cangrejos *Leucipa pentagona*, *Cyrtograpsus altimanus*, *Halicarcinus planatus*, *Leurocyclus tuberculatus*, poliquetos, el pez *Ribeiroclinus eigenmanii* y el isópodo *Serolis gaudichaudi* (Boraso de Zaixso datos no publicados). Con el objeto de profundizar el conocimiento sobre las especies de peces que integran las redes tróficas de las poblaciones de cormoranes, Caille y Colombo (1994) realizaron lances de pesca dentro de la pradera de *G. gracilis* de Bahía Bustamante, utilizando redes de arrastre de 1,8 m de boca y 2 cm de luz de malla y detectando la presencia de *Ribeiroclinus eigenmanii*, *Agonopsis chiloensis*, *Notothenia cornicula* (=*Patagonotothen cornicula*) y *Notothenia sima* (=*Patagonotothen sima*).

Entre el año 2000 y 2004 se constató la aparición de una enfermedad que produce agallas en los talos de *Gracilaria gracilis*; su origen es por ahora desconocido y su presencia ha afectado negativamente a la producción de las praderas comerciales del Chubut durante esos años. Esta enfermedad no fue nunca observada durante los extensos y detallados muestreos realizados durante la década de 1980 (Boraso de Zaixso 1983), por lo que su propagación debe haber sido posterior. Desde 2005 y hasta el presente parece haber disminuido la frecuencia de talos enfermos.

ii. Bosques de *Macrocystis pyrifera*

La asociación de *Macrocystis pyrifera* es el poblamiento que se considera más importante bajo el punto de vista ecológico, dentro del sistema litoral patagónico, ya que se extiende desde el golfo San Matías (punta Buenos Aires y puerto Lobos) hacia el sur (Tierra del Fuego, Malvinas y Georgias del Sur), mientras haya sustratos adecuados (Fig. 27). Por su similitud con los bosques terrestres, Kühnemann (1970) denomina “bosques de *Macrocystis*” a la asociación de algas que integran esta facies, donde el cachiyuyo es el componente más conspicuo..



Figura 27: Aspecto general de superficie de un bosque de *Macrocystis pyrifera* ubicado al norte de la ría Deseado (Santa Cruz).

En bahía Cracker (golfo Nuevo) se desarrolla uno de los núcleos ubicados más al norte de una población de *Macrocystis pyrifera*. En bahía Camarones la comunidad fitobentónica del bosque de *Macrocystis* incorpora algunas de las especies típicas de su composición en la zona subantártica, como *Gigartina skottsbergii*, que es parte importante del estrato medio del bosque.

Barrales (1975) resume sus observaciones por buceo autónomo de la biota asociada a las poblaciones de *Macrocystis pyrifera* del Chubut, señalando en la zona inferior, que denomina horizonte del endobentos, a coralináceas incrustantes, poliquetos tubícolas y errantes. Para la porción basal, asociada al grampón, a la que denomina zona eubéntica, menciona a los siguientes organismos como acompañantes o epífitas: las algas rojas *Ballia*, *Bossiella*, *Griffithsia* y *Chondria*, y al alga parda *Dictyota*. Como consumidores menciona a ascidias, isópodos, (*Limnoria* sp.), nematodes, equinoideos (*Arbacia dufresnei*, *Pseudechinus magellanicus*), asteroideos (*Allostichaster*), ofiuroideos, anfípodos, moluscos (*Tegula*), poliquetos y copépodos. Entre la fauna epibionte en este nivel señala briozoos e *Hippothoa*.

El horizonte esporofílico es alcanzado por *Arbacia*, *Pseudechinus*, *Tegula*, nematodes y copépodos. En la zona epibética, que abarca a los estipes, se añaden a la fauna del horizonte esporofílico varios anfípodos y el briozoo *Membranipora* como epibionte. En el dosel aparecen algunas epífitas fotófilas como Ectocarpales; la fauna de invertebrados está compuesta por copépodos, anfípodos, isópodos, nudibranquios, *Arbacia*, *Pseudechinus* y *Membranipora*. En el dosel se menciona también la presencia de los mamíferos *Otaria*, *Mirounga* y *Orcinus*.

Barrales y Lobban (1975) hipotetizan que la biota de los bosques de *Macrocystis* del Chubut responde a diferentes grados de exposición: *Codium vermilara* sería un elemento de los bosques más protegidos; *Lessonia*, *Corallina*, *Chondria* y *Callophyllis* se encontrarían en moderada exposición. Aunque estos autores citan a *Zonaria* sp. es probable de que se trate de *Microzonaria velutina*. En los bosques más expuestos habría *Griffithsia* y *Dictyota*; en bosques muy expuestos de punta Norte (península Valdés) se encontró *Hymenena*, *Epymenia* y coralináceas incrustantes con *Ophioceramis januarii* (= *Ophioplocus januarii*), *Pachycheles chubutensis* y *Tegula orbygniana*. En el bosque de bahía Cracker (golfo Nuevo), se observó la presencia del tunicado *Sycozoa umbellata*, el erizo *Arbacia dufresnei* y pocas algas: *Hymenena falklandica*, *Polysiphonia* sp. y *Dictyota* sp. En las áreas con mucho sedimento los organismos dominantes eran los poliquetos. En cabo Raso, el área arenosa estaba dominada por el cangrejo *Leucippa pentagona*, cuyas caparazones estaban cubiertas por las algas *Goniotrichum* sp., *Ulva* y *Dictyota*. *Ptilonia* era especialmente importante en cabo Raso y caleta Carolina. En caleta Carolina dominaba la fauna, especialmente *Eunice frauenfeldi*, *Corinactys* sp. y otras anémonas; también abundaba *Ophiomyxa vivipara*. Sobre rocas blandas en rada Tilly se observó un gran desarrollo de poliquetos polinoideos.

Los briozoos son abundantes tanto en los bosques de Chubut como en la ría Deseado, mencionándose: *Membranipora*, *Aetea sica* y *A. anguina*, *Beania* spp. e *Hippotaea hyalina*, entre otras especies que no pudieron ser identificadas.

Si bien Barrales y Lobban (1975) relacionan la ausencia de *Codium vermilara* con las localidades más expuestas, se debe tener en cuenta la distribución geográfica del alga, la que se vuelve menos frecuente hacia el sur de la provincia del Chubut.

A nuestro parecer, las diferencias más notables en la flora que se encuentra en los bosques depende en gran parte de la latitud, observándose a menor latitud un paulatino empobrecimiento en variedad de las especies subtárticas de algas acompañantes, las que fueran caracterizadas originalmente por Skottsberg (1941), conjuntamente con la adición de otros elementos diferentes, como *Codium vermilara* y *Dictyota*.

Otro elemento importante es el tipo de sustrato que condiciona incluso hasta el tamaño de las plantas de *Macrocystis pyrifera* que pueden permanecer arraigadas en cada sitio.

Barrales y Lobban (1975) mencionan las siguientes especies de peces asociadas a los bosques de *M. pyrifera* del Chubut: *Pinguipes brasiliensis* (como *P. fasciatus*), *Pseudopercis semifasciata* (como *Pinguipes sonnambula*), *Acanthiscius brasiliensis* (como *A. patachonicus*), *Sebastes oculatus*, *Nemadactylus bergi* (como *Cheilodactylus* sp.) y muchos peces pequeños (indicados como “blenny”). posiblemente clíndidos, tripterígidos y zoárcidos.

Vanella et al. (2003) señalan para bosques de *Macrocystis pyrifera* del canal Beagle como muy abundante al pez nototénido semipelágico *Paranotothenia magellanica*, con un 82,46% de las capturas en número en redes de enmallé colocadas en superficie y en el fondo, acompañado de las especies demersales *Patagonotothen tessellata*, *P. longipes* y *Cottoperca gobio*; en los grampones, la especie más abundante fue el nototénido *Patagonotothen cornucola* (57,41%), acompañado de *P. sima*, los zoárcidos *Crossostomus sobrali* y *Austrolycus depressiceps*, y el cicloptérido *Careproctus pallidus*.

Quast (1968) hace la descripción de los habitats y nichos utilizados por peces adultos habitantes de bosques de Laminariales de California, distinguiendo tres zonas:

- ✓ Intersticiales, o que se alimentan y refugian en la superficie del sustrato, abarcando microcarnívoros en grampones, estipes y dosel.
- ✓ Especies continuamente móviles, que ocasionalmente usan el sustrato como refugio, abarcando microcarnívoros, mesocarnívoros y megacarnívoros del grampón, estipes y dosel.
- ✓ Especies que utilizan los espacios de agua abierta cercanos a la costa, abarcando microcarnívoros y mesocarnívoros de estipes y dosel. También menciona en este ambiente especies que se asignan a la comunidad nerítica demersal de fondos arenosos.

Entre las especies de vertebrados mayores se mencionan los lobos de mar, *Otaria flavescens* (citada como *O. byronia*) y *Arctocephalus australis* y al elefante de mar *Mirounga leonina* (Barrales y Lobban 1975).

Boraso de Zaixso y Zaixso (datos no publicados) delimitaron en la zona central del golfo San Jorge (área de Comodoro Rivadavia), una asociación de algas submareales caracterizada por *Aphanocladia robusta*, *Corallina elongata*, *Macrocystis pyrifera* y *Callophyllis variegata*, evidentemente relacionada con el bosque de *Macrocystis* (Fig. 28).

Kühnemann (1963) menciona la limitación de las poblaciones de *Macrocystis pyrifera* en el interior de la ría de Deseado debido a la turbidez del agua por sedimentos en suspensión. En dicho trabajo se señala la presencia sobre las láminas del alga de los isópodos *Cassidinopsis emarginata*, *Exosphaeroma calcarea*, *Cymodocella eatoni*, anfípodos, poliquetos Nereidae y Terebellidae, y el molusco bivalvo *Gaimardia trapesina*. Por otra parte menciona asociados a los grampones los isópodos *C. eatoni* y *E. calcarea*, y los moluscos *Mytilus edulis* y *Fissurella* sp., poliquetos Terebellidae y Nereidae y entre los equinodermos, asteroideos del género *Anasterias*, ofiuras y holoturias.



Figura 28: Aspecto subacuático de un bosque de *Macrocystis pyrifera* de la zona central del golfo San Jorge (Chubut); se observa la asociación del cachiyuyo con el mitílido *Aulacomya atra atra*, que tapiza el sustrato.

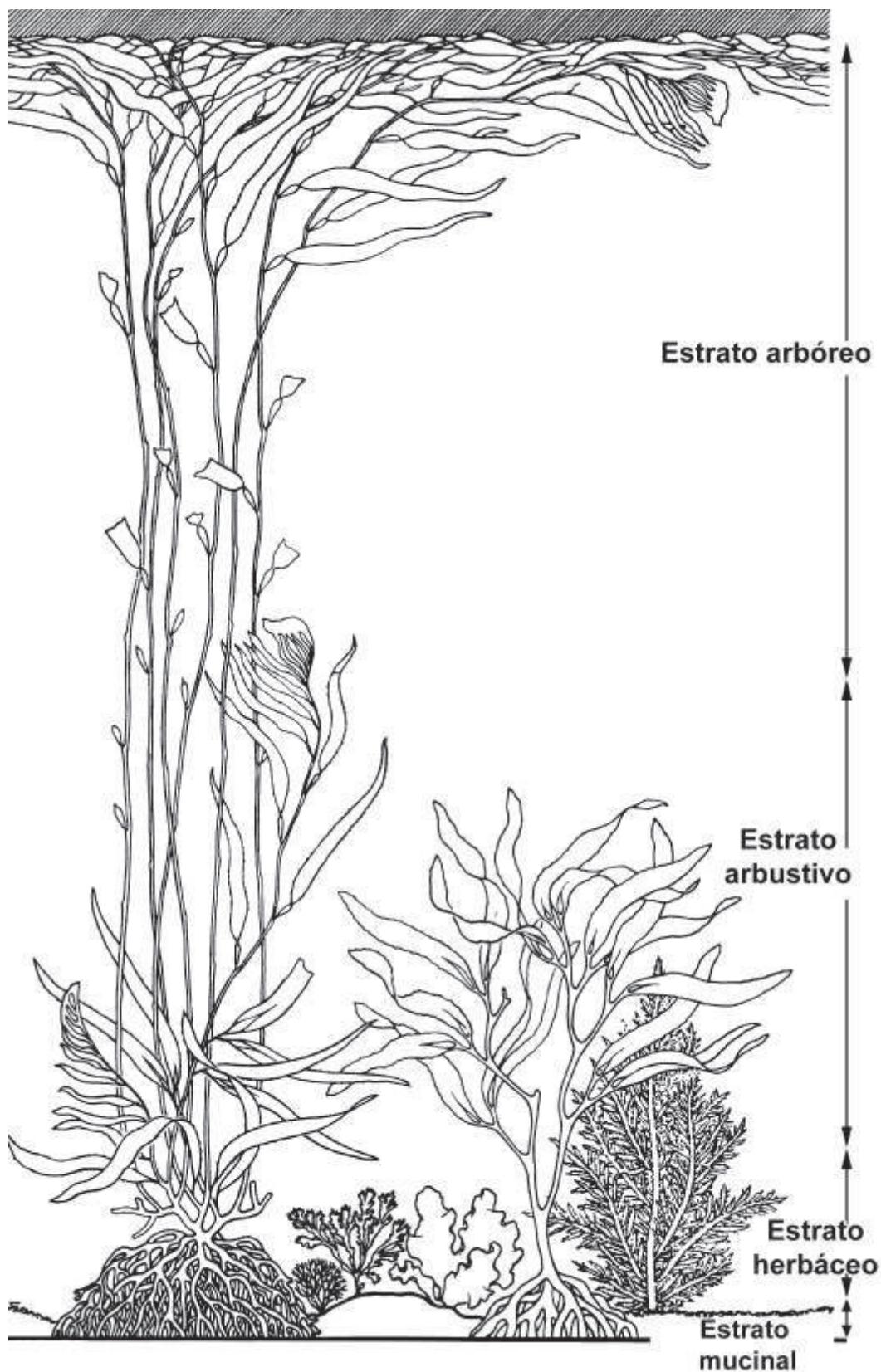


Figura 29: Principales estratos de la vegetación en un bosque de *Macrocystis pyrifera*.
Modificado de Kühnemann (1970).

Kühnemann (1970) señala para los bosques de *Macrocystis pyrifera* de la zona de la ría Deseado un estrato muscinal conformado por Corallinaceae incrustantes (Fig. 29); un estrato herbáceo con *Ulva* sp., *Codium fragile*, *Bryopsis australis*, *Bryopsis rizophora*, *Ptilonia magallanica*, *Bossiella orbigniana*, *Callophyllis atrosanguinea*, *Grateloupia* sp., *Plocamium secundatum*, *Acanthococcus antarcticus*, *Ahnfeltia plicata*, *Gigartina skottsbergii*, *Iridaea* (?*Sarcothalia*) sp., *Epymenia* sp., *Rhodymenia* sp., *Callithamnion montagnei*, *Ceramium* sp., *Camontagnea oxyclada* (citada como *Ballia scoparia*), *Dasyptilon harveyi*, *Griffithsia antarctica*, *Cladodonta lyalli*, *Delesseria macloviana*, *Hymenena falklandica*, *H. laciniata*, *Myriogramme smithii*, *Phycodrys quercifolia*, *Pseudophycodrys phyllophora*, *Chondria macrocarpa*, *Ectocarpus* sp., *Dictyota cervicornis* y *Desmarestia* sp. El estrato arbustivo está formado por los esporofilos de *Macrocystis pyrifera*, *Lessonia* (*L. flavicans*) y *Desmarestia* aff. *D. ligulata*. Sobre las láminas observa al briozoo *Membranipora*. Entre la fauna vagante señala a los peces Zoarcidae *Phucocoetes latitans* y varias especies de Notothenidae. La presencia de *Codium difforme*, *Codium adhaerens*, *Jania verrucosa* y *Phycodrys antarctica*, si bien es posible que integren la comunidad de *Macrocystis* en otras localidades, no se ha confirmado para los alrededores de la ría Deseado.

López Gappa *et al.* (1982) realizaron un análisis detallado de la macrofauna y flora asociada a los grampones de *Macrocystis pyrifera* en la ría Deseado. Además de las especies de algas mencionadas por Kühnemann (1963, 1970) observaron *Ballia callitricha*, *Ceramium rubrum*, *Ceramium strictum*, *Cladophora* spp., *Corallina officinalis* y *Heterosiphonia* sp., *Aphanocladia robusta*, *Medeiorthamnion flaccidum* (como *Medeiorthamnion sanctacrucensis*) y *Ulva lingulata*. A la fauna señalada anteriormente por Kühnemann (1963, 1970) añaden varias especies de foraminíferos, el más frecuente de los cuales es *Elphidium macellum*, siguiendo *Milionella subrotunda*, *Rotalia baccari* y *Cibicides aknerianus*. Entre los Folliculinidae destacan *Ascobius simplex* var. *irregularis* y *Lagotia expansa*, epífitos sobre los hapterios. Entre los hidrozoos destacan la presencia de *Sertularia operculata*, *Plumularia setacea*, *Phialella chilensis* y *Obelia longissima*. Entre los actinarios fueron determinados: *Phlyctenactis tuberculosa*, *Aiptasiomorpha minima*, *Acontiophorum mortensenii* e *Isanthus capensis*. En este trabajo se obtuvo información detallada sobre los briozos, encontrándose 46 especies, de las cuales seis pertenecen al género *Celeporella*, siendo la más frecuente *C. yagana*. También se encontraron bien representados los géneros *Aetea*, *Scruparia*, *Smittina*, *Arachnopusia*, *Alcyonidium* y *Tubulipora* (Fig. 30).

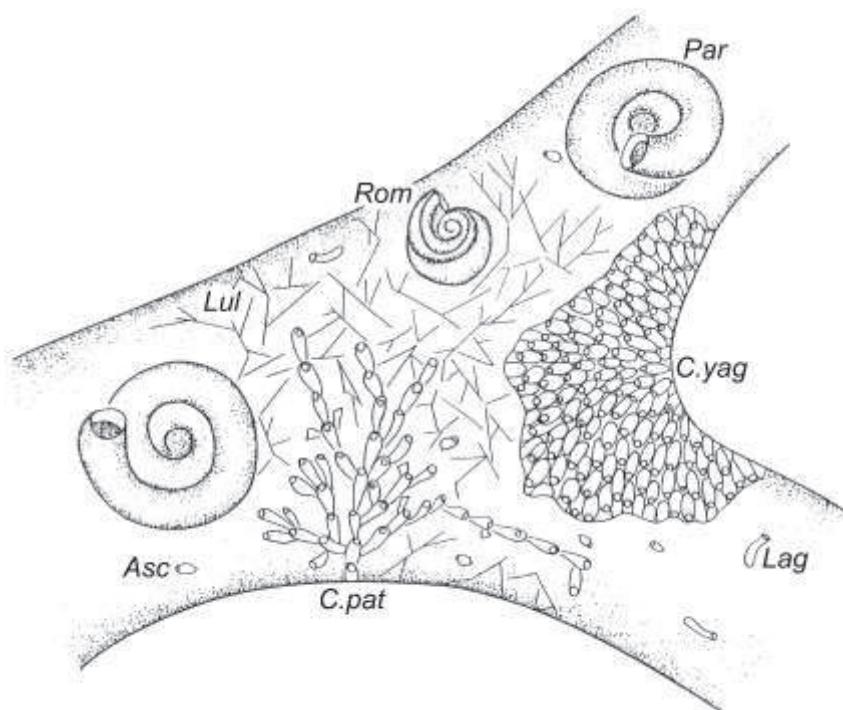


Figura 30: Principales organismos sésiles sobre los hapterios de *Macrocystis pyrifera* (ría Deseado, Santa Cruz). Asc, *Ascobius simplex* var. *irregularis* (foliculínido); C.pat, *Celleporella patagonica* (briozoo); C.yag, *Celleporella yagana* (briozoo); Lag, *Lagotia expansa* (foliculínido); Lul, *Lulworthia* sp. (ascomicete); Par, *Paralaeospira levinseni* (poliqueto); Rom, *Romanchella perrieri* (poliqueto).

Modificado de López Gappa et al. (1982).

Se señala a *Membranipora hyadesi* como la especie más importante del género sobre el dosel de *Macrocystis*. Entre los poliquetos se señalan como importantes: los espirórbidos *Paraleospira levinseni*, *Romanchella perrieri* y *Protolaespira lebruni*, los sedimentívoros *Cirriformia filigera* y *Theleopus plagiostoma* y los carnívoros *Platynereis australis magalhaensis*, *Harmothoe magellanica* y representantes de la familia Syllidae; las especies *Ophioglyceria eximia* y *Phylo felix* son propias de ambientes anaeróbicos. El molusco más abundante fue *Pareuthria plumbea*. Entre las holoturias la más importante fue *Pseudocnus dubiosus leoninus* y en menor grado *Cladodactyla crocea*; en grampones con mucho limo se encuentran las holoturias ápodas *Chiridota pisanii*, *Trochodata purpurea* y *Taeniogyrus contortus*. Entre los equinodermos se destacan los equinoideos *Austrocidarlis canaliculata*, los asteroideos *Patiriella fimbriata* y *Anasterias minuta*, y los ofiuroides *Amphiura princeps* y *Ophiomyxa vivipara*.

En los grampones de la ría Deseado, los isópodos más abundantes son *Exosphaeroma calcarea*, *Cymodocella eatoni* y *Limnoria (Phycolimnoria) chilensis* (López Gappa et al. 1982); esta última especie cava galerías dentro de los hapterios del grampón

de *Macrocystis pyrifera* y se ha indicado como uno de los factores, a través de la debilitación de los grampones, que contribuyen al desprendimiento de plantas (Elías 1981).

Paternoster y Escofet (1976) mencionan los anfípodos *Bircenna fulva* y *Ampithoe femorata* asociados a los bosques de *Macrocystis pyrifera* de Chubut. Ambas especies presentan estrechas relaciones tanto tróficas como habitacionales con *Macrocystis*. Si bien Paternoster y Escofet (1976) señalan que *A. femorata* está asociada a esporofilos, guías y dosel, López Gappa *et al.* (1982) encuentran a esta especie también en el grampón, aunque es probable que se trate de individuos cuyos habitáculos se sitúan en otras partes de la planta.

Las grandes Laminariales producen sustancia orgánica disuelta y particulada, ya sea sedimentada o en suspensión. Esta materia orgánica puede ser utilizada por bacterias y ser el inicio de redes tróficas locales o ser filtrada directamente por los bivalvos que componen la comunidad (e.g.. *Aulacomya atra*) (Linley *et al.* 1981, Lucas *et al.* 1981, Stuart *et al.* 1982). Los campos de algas del litoral patagónico-fueguino ofrecen un hábitat de protección para los cardúmenes de postlarvas y juveniles de sardina contra los predadores, generalmente peces ictiófagos (Barrales y Lobban 1975, V. Angelescu com. pers.).

Los bosques de *Macrocystis pyrifera* constituyen un ambiente favorable para la vida de especies del zooplancton, entre ellas las de copépodos planctónicos y fitófilos. Así por ejemplo, en la zona de Puerto Deseado, en los bosques de *Macrocystis pyrifera* se determinaron hasta 73 especies del mencionado grupo, con dominancia de las especies planctónicas, las que presentan sus densidades máximas en los meses cálidos del año (Pallares y Hall 1974). Algunas de estas especies están consideradas como el principal alimento de las poslarvas y los juveniles de la sardina fueguina.

López Gappa *et al.* (1982) y López Gappa y Romanello (1985) mencionan la frecuente presencia del ascomycete *Lulworthia* en grampones de *Macrocystis* a lo largo de todo el rango de distribución del alga sobre la costa de la Argentina.

Dentro de los bosques de *Macrocystis pyrifera* se reconoce usualmente la existencia de varios estratos de vegetación. Mendoza *et al.* (2005) analizaron la variación temporal en la composición de las asociaciones de algas que conforman el estrato vegetacional inferior, o herbáceo-mucinal, del bosque de *M. pyrifera* frente a la isla Despard (Canal Beagle, Argentina), donde se observó una única asociación cualitativa con dos facies cuantitativas, la primera de ellas relacionada con la abundancia de *Gigartina skottsbergii* y la segunda con la etapa de reclutamiento de *Macrocystis pyrifera*. Como resultado adicional se sistematizó en este trabajo la información sobre aparición estacional de las especies

infralitorales de macroalgas y, en el caso de *G. skottsbergii* y de los pequeños talos del reclutamiento de *M. pyrifera*, se discutió la variación en la abundancia y en el tamaño de los individuos.



Figura 31: Grampón de *Macrocystis pyrifera* del golfo San Jorge (Chubut). Se observan cholgas, algunos ejemplares del erizo *Pseudechinus magellanicus*, anémonas y, sobre los hapterios, colonias de briozoos.

Adami y Gordillo (1999) estudiaron la comunidad asociada a *M. pyrifera* en el canal Beagle (Tierra del Fuego), sus variaciones en la composición y las relaciones tróficas entre

estos elementos. Los principales herbívoros, que ramonean sobre *M. pyrifera* son el erizo *Pseudechinus magellanicus*, anfípodos y varias especies de gasterópodos (e.g. *Fissurella oriens*, *Nacella mytilina*, *Margarella violacea*) y quitones (*Plaxiphora* sp.). Los asteroideos *Cosmasterias lurida*, *Anasterias minuta* y *A. antarctica*, depredan sobre el grupo anterior, sobre un grupo de detritívoros y carroñeros (e.g. *Pareuthria plumbea*, *Exosphaeroma* sp., *Halicarcinus planatus*, *Pagurus* sp.) y además sobre los gasterópodos carnívoros *Trophon* spp., que a su vez se alimentan preferentemente del mitílido *Aulacomya atra* y el cirripedio *Chthamalus* sp. Una estructura trófica semejante ha sido observada en bosques de los distritos Chubutense y Patagónico (Zaixso datos no publicados) (Fig. 31).

Kühnemann (1970) lleva a cabo una revisión de los factores que regulan el desarrollo de los bosques de *Macrocystis* en la costa patagónica, señalando a la temperatura, los factores edáficos y la luz entre los físicos. Respecto del papel de la temperatura, indica que la distribución de la especie va desde la isoterma media de invierno de 0°C (islas Georgias del Sur) hasta la isoterma media de verano de 16°C, a la altura del paralelo de 42° (Puerto Lobos). El sustrato es condicionante, ya que *M. pyrifera* se asienta preferentemente sobre sustratos duros o de rodados consolidados con limo; en estos últimos, las condiciones de estabilidad se ven favorecidas por la inclusión de rodados en el grampón. El factor luz determina la profundidad a la cual pueden desarrollarse bosques de cachiyuyo; así en las aguas transparentes pueden llegar a los 30-35 m de profundidad; las plantas pueden desarrollarse asimismo en aguas muy poco transparentes (transparencia con disco de Secchi: 10 cm), ya que el dosel se desarrolla en la superficie (Kühnemann 1963, Kühnemann 1970).

iii. Bancos de *Aequipecten tehuelchus*

Los bancos infralitorales de la vieira *Aequipecten tehuelchus* (= *Chlamys tehuelcha*) fueron estudiados principalmente en el golfo San José (Fig. 32). Ciocco (1988) describe los poblamientos bajo el punto de vista cuali y cuantitativo, encontrando varios grupos relacionados entre sí e integrando un único grupo ecológico. Este conjunto de especies incluye algas, donde las más frecuentes son *Ulva lactuca*, *Dyctiota* sp. y las ceramiales *Ceramium rubrum*, *Aphanocladia* sp., *Callithamnion* sp. y *Griffithsia* sp., hasta consumidores secundarios, de los cuales *Allostichaster capensis* (citado como *A. inaequalis*) es uno de los más frecuentes, pasando por organismos suspensívoros como *Aulacomya atra*, poliquetos terebélidos y ascidias, y ramoneadores como el poliplacóforo *Chaetopleura isabellei* y los erizos *Arbacia dufresnei* y *Pseudechinus magellanicus*. Sobre las valvas de *Aequipecten tehuelchus* se asientan poliquetos, en su mayoría espirórbidos, *Balanus* sp. y

cianobacterias; los rodados presentes en el sustrato se hallan cubiertos con frecuencia por coralináceas incrustantes.



Figura 32: La vieira *Aequipecten tehuelchus* en un banco de fondeadero San Román (golfo San José, Chubut).

Los agrupamientos cualitativos encontrados permitieron discernir al menos dos tipologías principales: una de ellas corresponde a las puntas de Juan de la Piedra y Logaritmo, y la otra a las localidades de punta Tehuelche y fondeadero San Román; el primer grupo difiere del segundo en que tiene un menor número de especies, especialmente de algas, una menor frecuencia del ofiuroido *Ophioplocus januarii*, de *Fissurella radiosa* y de *Tegula patagonica*, y una mayor frecuencia de *Arbacia dufresnei*, de *Aulacomya atra* y de la falsa ostra *Pododesmus rufus*; estas diferencias son asignadas a una mayor presencia de superficies adecuadas para la fijación en los sustratos de San Román y punta Tehuelche (Ciocco 1988).

A nivel cuantitativo se diferencian, tanto en verano como en invierno, dos grupos principales: (1) El integrado por las muestras de fondeadero San Román, caracterizado por la dominancia de *Aequipecten tehuelchus*, seguida de *Fissurella radiosa*, *Phyllochaetopterus aff. socialis* y *Chaetopleura isabellei*; (2) El formado por muestras de las restantes localidades que carece de especies dominantes notorias (Ciocco 1988).

La fauna asociada a bancos de vieira del golfo San Matías (Olivier *et al.* 1970, Astor y Borzone 1980), no tiene mayores diferencias cualitativas con la descrita para los bancos

del golfo San José, excepto una mayor frecuencia de ostras (*Ostrea puelchana* y *O. spreta* = *Ostreola equestris*) en el golfo San Matías y una mayor diversidad de peces y crustáceos.

iv. Bancos de *Mytilus edulis platensis*

Los bancos infralitorales de *Mytilus edulis platensis* han sido descritos para el golfo San José por Trancart (1978) y principalmente por Bala (1989). Se desarrollan entre 0 y 15 metros de profundidad, sobre sustratos blandos infralitorales con dominancia de arenas finas y baja cantidad de rodados y limos-arcillas. En el banco de El Bote (costa oeste del golfo San José) las especies más frecuentes fueron: los mitílidos *Mytilus edulis platensis* y *Aulacomya atra*, el gasterópodo *Crepidatella dilatata* (citada como *Crepidula dilatata*), el isópodo *Edotia doellojuradoi* y las macroalgas *Ulva* sp. y *Ceramium* sp. Menos frecuentes se encuentran la ascidia *Molgula* sp., el poliqueto *Lumbrineris* sp. y el poliplacóforo *Chaetopleura isabellei*. Se encuentran también formando parte del poblamiento el alga *Dictyota* sp., el poliqueto *Platynereis australis*, los gasterópodos *Fissurella radiosa* y *Crepidula aculeata* y los cangrejos *Peltarion spinosulum* y *Halicarcinus planatus*. El mejillón es la especie dominante en biomasa descalcificada (cerca del 50%), seguido de *Aulacomya atra* y de *Ulva* sp. En el banco de punta Logaritmo las especies más frecuentes fueron el mejillón, *Crepidula protea* y las algas *Ulva* y *Griffithsia*; le siguen en importancia los poliquetos *Platynereis australis* y *Harmothoe* sp., la ascidia *Molgula* sp. y el cangrejo *Leucipa pentagona*; la especie dominante en biomasa es el mejillón (Bala 1989).

Zaixso (2004) indica que en los bancos de mejillón la fijación bisal se lleva a cabo principalmente a gránulos, gravas, conchas o fragmentos de éstas, que se hallan en la superficie o a escasa profundidad; las valvas de los animales fijados directamente al sustrato sirven a su vez como sustrato de fijación y soporte para otros mejillones, para las especies de epibiontes que viven sobre ellos y para las especies en los numerosos intersticios de la matriz del banco; existe una marcada tendencia a que los mejillones se dispongan en varias capas. La unión del conjunto de animales al sustrato es relativamente débil, ya que depende estrechamente del efecto de anclaje que puedan proporcionar los gránulos utilizados en la fijación de los individuos más cercanos a éste.

Ante la presencia de disturbios como tormentas u oleaje fuerte, los bancos del golfo San José más susceptibles a alteraciones serían los ubicados en aguas someras, en particular si la unión de los animales al sustrato es de tipo débil o lábil, como ocurre en los bancos de mejillón; esta suposición se ve confirmada por la ocurrencia más o menos frecuente de arribazones intermareales de mejillones y de sus especies acompañantes, las que han sido reportadas en diferentes oportunidades (Bala 1989, Zaixso 2004).

La ubicación y extensión de los bancos infralitorales de mejillón ha variado de acuerdo a los registros disponibles en forma notable. A partir de 1974, se han citado diferentes bancos infralitorales de mejillón en el golfo San José: punta Juan de La Piedra, isla de los Pájaros y punta Logaritmo en la costa sur, San Román y baliza Sarmiento en la costa norte y banco de El Riacho-El Bote en la costa oeste. Todos ellos habían desaparecido hacia los años 90 (Bala 1993) aunque algunos remanentes del banco de El Riacho-El Bote, siguen siendo explotados por los pescadores artesanales de El Riacho.

Un banco de *Mytilus edulis platensis* en el infralitoral superior de sustratos arenosos de la bahía de San Julián ha sido observado por Zaixso (datos no publicados). Acompañando al mejillón se han encontrado a *Buccinanops squalidus*, *Photinula caerulescens*, *Trophon geversianus*, *Peltarion spinosulum*, *Halicarcinus planatus* y macroalgas de los géneros *Ulva*, *Ceramium*, *Ectocarpus*, *Desmarestia*, *Pseudophycodris*, *Phycodris* y *Heterosiphonia* (Fig. 33).

v. Bancos de *Aulacomya atra*

Los bancos de cholga, *Aulacomya atra atra*, de la costa argentina, ubicados entre el golfo San Matías y Tierra del Fuego (Fig. 34), constituyen una fisonomía corriente en los fondos rocosos o de granulometría muy gruesa del piso infralitoral (Olivier *et al.* 1966, Urquiola de Carli y Aramayo 1970, Otaegui y Zaixso 1974, Barrionuevo *et al.* 1976, Zaixso y Pastor 1978, Escofet *et al.* 1978, Zaixso *et al.* 1979, Zaixso 1997, Zaixso *et al.* 1998, Zaixso 1999, 2004). Si bien la mayor parte de los bancos estudiados se ubican entre 0 y 30 m de profundidad, preferentemente sobre fondos rocosos; eventualmente bajo condiciones ambientales apropiadas, los bancos de *Aulacomya* pueden ser encontrados también en el piso circalitoral (Zaixso 1999).

Los bancos de cholga son una de las facies de la biocenosis infralitoral de raspadores y suspensívoros descrita para el golfo San José por Zaixso *et al.* (1998). Los bancos puros de cholga, resultaron ser los más diversos de esta biocenosis. Tanto los bancos puros de cholga como los mixtos de cholga con vieira tehuelche (*Aequipecten tehuelchus*) o mejillón (*Mytilus edulis platensis*) resultaron ser los más ricos en especies y los bancos puros de cholga fueron los más uniformes (o equitables), o sea aquellos donde las abundancias de las especies constituyentes fueron más parecidas (Zaixso 2004). En ellos la especie de la macrofauna dominante en número es la cholga, seguida en orden de importancia por *Ophiactis asperula*, *Tegula patagonica*, *Eunice argentinensis*, nemertinos, *Paramolgula gregaria*, *Platynereis* sp., *Arbacia dufresnei*, Cirratulidae, *Pododesmus rudis*, *Fissurella radiosa tixierae* y *Allostichaster capensis* (Zaixso 2004). La fauna asociada a los bancos de cholga del golfo Nuevo es semejante a la señalada para el golfo San José

(Urquiola de De Carli y Aramayo 1970). Las macroalgas generalmente se extienden sobre la superficie de los bancos otorgándoles una fisonomía particular. Así en el golfo San José es común la cobertura de *Ulva* (Zaixso datos no publicados), en tanto que en el golfo Nuevo era común la cobertura del alga parda *Dictyota* sp. (Urquiola de De Carli y Aramayo 1970), antes del ingreso de *Undaria pinnatifida*.

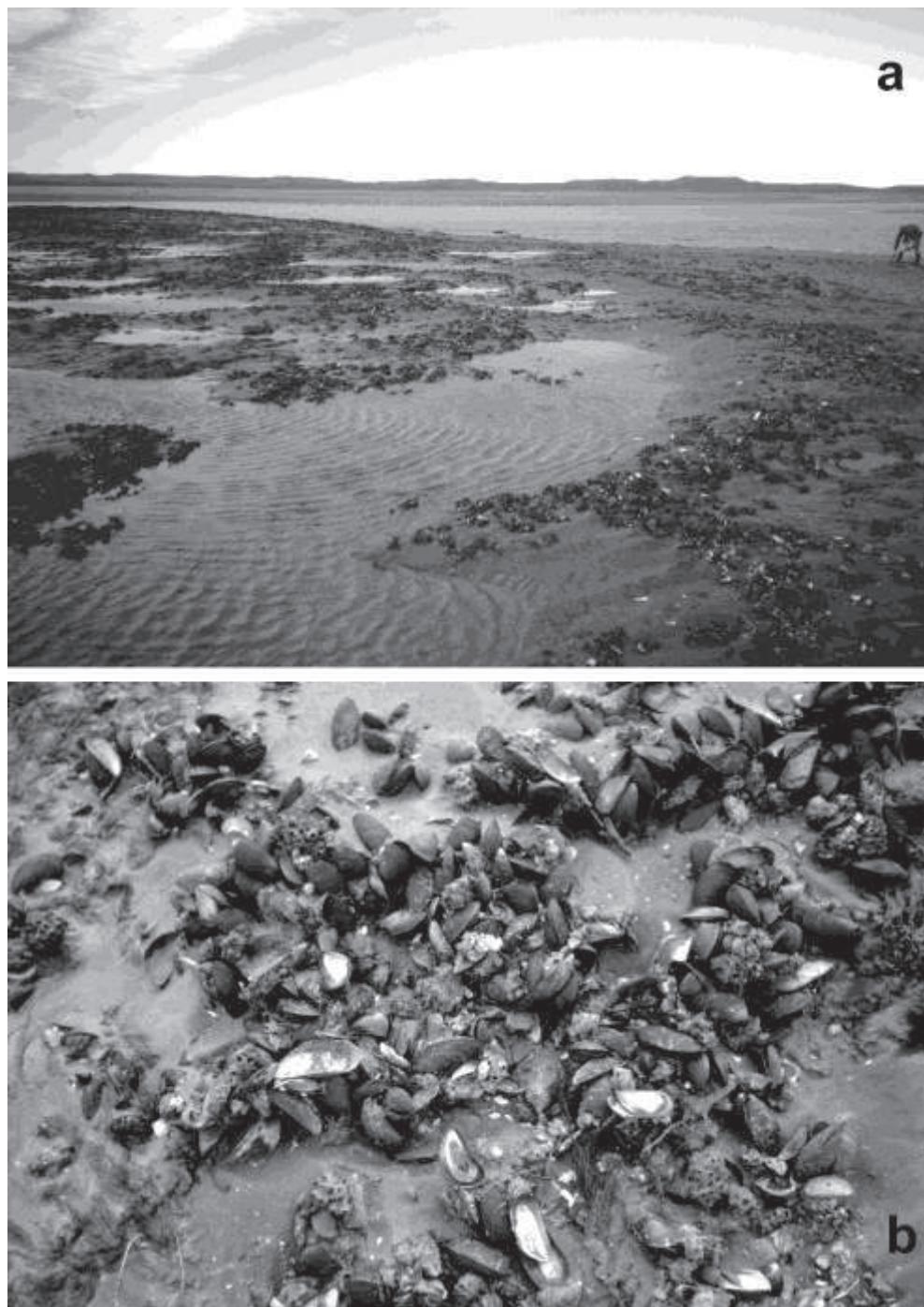


Figura 33: Banco de mejillón en el infralitoral superior de sustratos arenosos (banco Inglés) en la bahía de San Julián (Santa Cruz). a, aspecto general; b, detalle.



Figura 34: Banco de *Aulacomya atra atra* del infralitoral superior de La Tranquera (golfo San Jorge, Santa Cruz), área expuesta durante las bajamaras de sicigias.

En los bancos de cholga, los individuos más cercanos al sustrato se fijan directamente a la roca y sus valvas sirven para la fijación de otras cholgas, macroalgas, diversos tipos de epibiontes y especies de la macrofauna (Fig. 35); especies de la meiofauna viven en los intersticios o entre los filamentos bisales; no se observa tendencia de los individuos a disponerse en varias capas, pero sí a su agregación.

La cholga cubre total o parcialmente al sustrato; en este último caso, los espacios entre cholgas están usualmente ocupados por otras especies y raramente están desnudos. Los bancos de cholga no son exclusivos de fondos duros y pueden estar asociados a otros tipos de sustratos, particularmente aquellos donde predominan las fracciones de gravas y gránulos; en este caso los individuos más cercanos al fondo se fijan a gránulos, trozos de conchas y gravas (Zaixso 2004).

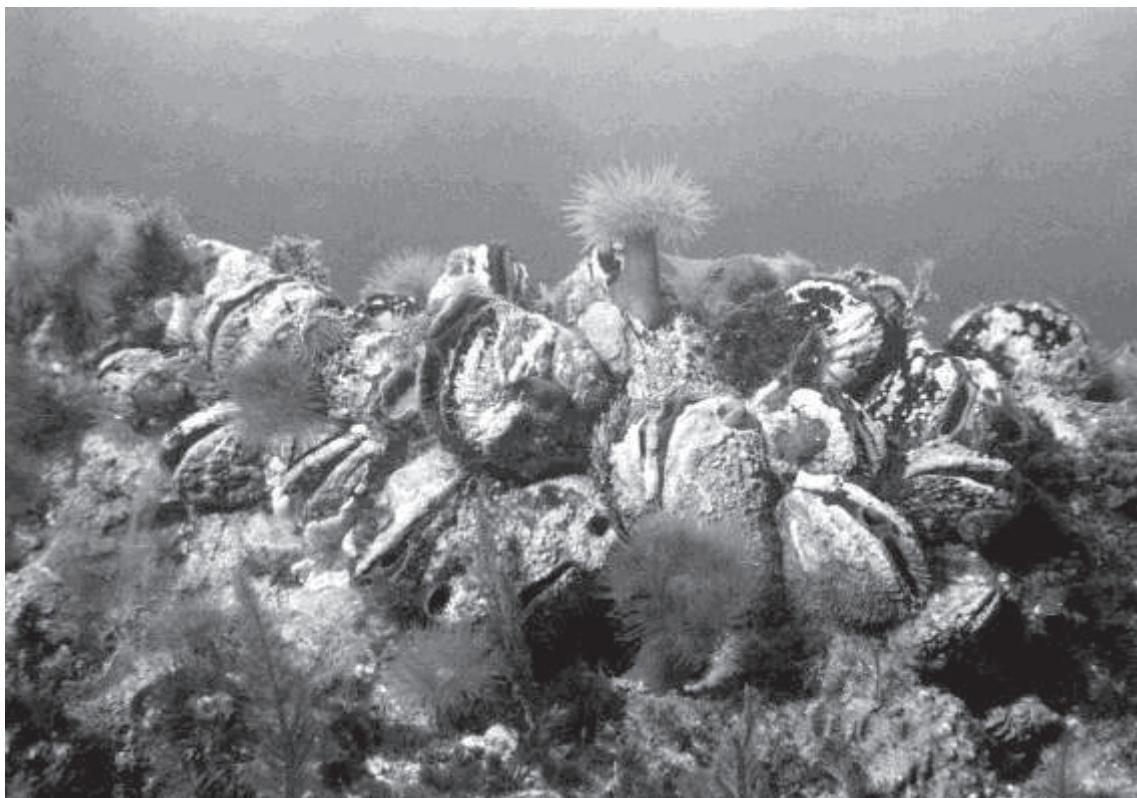


Figura 35: Banco de *Aulacomya atra atra* del infralitoral superior de La Tranquera (golfo San Jorge, Santa Cruz), aproximadamente a unos cinco metros de profundidad en marea baja.
Las cholgas se hallan cubiertas por coralináceas incrustantes.

Los bancos de cholga sobre sustratos duros del golfo San José no se ven mayormente afectados por disturbios del tipo tormentas u oleaje fuerte, por hallarse en sitios protegidos y por poseer una matriz física fijada firmemente a la roca.

Como fue indicado, los valores de diversidad encontrados en los bancos de cholga puros del golfo San José concuerdan con la hipótesis que relaciona a la diversidad con la estabilidad.

En costas más expuestas, como las del golfo San Jorge, con temporales de mayor magnitud que los que pueden tener lugar en el golfo San José, se han observado arribazones de cholgas provenientes de bancos asentados sobre fondos de roca, luego de tormentas extremadamente fuertes (Zaixso 2003).

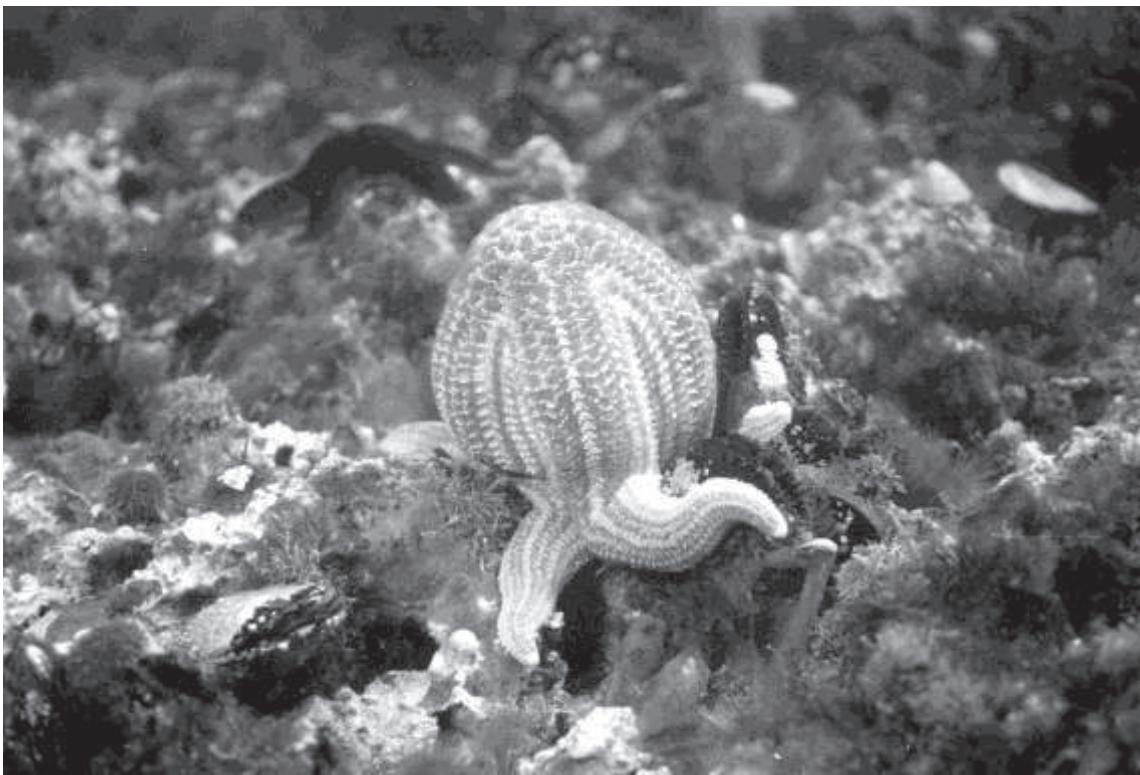


Figura 36: Depredadores en un banco de *Aulacomya atra atra* del infralitoral superior de La Tranquera (golfo San Jorge, Santa Cruz), aproximadamente unos cuatro metros de profundidad en marea baja. Se observa un ejemplar de la estrella *Cosmasterias lurida* alimentándose de una cholga y algo por detrás un individuo de *Anasterias minuta*.

Los depredadores más frecuentes en los bancos de cholga del golfo San José son el murícido *Trophon geversianus* y los asteroideos *Cosmasterias lurida* y *Allostichaster capensis*, los cuales se alimentan preferentemente de *Aulacomya atra atra* (Zaixso 2004). En los golfo Nuevo y San Jorge, los depredadores observados para los bancos de cholga son los asteroideos *Cosmasterias lurida* y *Anasterias minuta* (Urquiola de De Carli y Aramayo 1970, Barrionuevo *et al.* 1976, Zaixso datos no publicados) (Fig. 36).

Las relaciones entre bancos de cholga y bancos de fondos blandos de la almeja *Ameghinomya antiqua* han sido estudiadas en el golfo Nuevo, encontrándose que la acumulación de valvas de individuos muertos de venéridos posibilita el asiento de un poblamiento del mitílido *Aulacomya atra atra* y del alga parda *Dictyota* (Barrionuevo *et al.* 1976). Esta facies de *Aulacomya-Dictyota* es considerada como la etapa clímax de una sucesión (Barrionuevo *et al.* 1976). A su vez, el establecimiento de la cholga, con su flora y fauna acompañantes, alteraría el sustrato de forma irreversible, lo que impediría el re establecimiento de las almejas (Barrionuevo *et al.* 1976). Se ha sugerido que los mismos mecanismos podrían operar en el golfo San José y dado que las poblaciones de almejas persisten en el tiempo, resulta probable que al menos en aguas someras, sean las

t tormentas o mares de fondo las que reviertan dicha sucesión, permitiendo que los bancos de almejas puedan reinstalarse (Zaixso 2004).

Para bancos de mejillón del golfo San José se ha señalado la posibilidad de una vía de sucesión entre éstos y bancos mixtos de cholga-mejillón, ambos sobre fondos blandos (Zaixso 2004). El hecho de que los bancos de mejillón y los mixtos de cholga-mejillón se presenten en ambientes de características similares en cuanto a sustrato, profundidad y exposición al oleaje podría indicar que ambos tipos de banco son diferentes aspectos temporales de un mismo ensamble, el mayor número de especies en los bancos mixtos, respecto de los bancos de mejillón, podría deberse a un período más largo de colonización, a un aumento de los hábitats disponibles como resultado de la incorporación de conchas vacías a la matriz y/o a una alteración del sustrato por parte de los mejillones, entre otras razones (Zaixso 2004).

vi. Taxocenos de peces de arrecifes templados

En todos los ambientes marinos costeros se observa una clara diferencia entre los ensambles de peces que habitan sitios de fondo duro y aquellos que se hallan asociados a fondos blandos. En general los fondos duros proveen posibilidades de refugio, por lo que las especies que los habitan presentan en su mayoría algún grado de fidelidad a estos ambientes y una morfología característica (Choat y Bellwood 1991).

Los golfos norpatagónicos San Matías, Nuevo y San José (41° - 43° S) se caracterizan por poseer fondos predominantemente blandos, en los que afloran pequeños frentes de sustrato duro, sobre los que la erosión talla grietas, cavidades y aleros irregulares (Parker *et al.* 1997). Estos arrecifes rocosos, localmente denominados “salmoneras”, son habitados por una asociación distintiva de peces, constituida por un bajo número de especies con filiaciones biogeográficas diferentes (Tabla 2). Así, en un mismo arrecife cohabitan especies de distribución cálido-templada y templado-fría (González 1993, Galván 2000, Galván *et al.* 2003, 2005, Irigoyen *et al.* 2005, Venerus *et al.* 2007).

Las especies más conspicuas y abundantes son: *Pseudopercis semifasciata* (salmón de mar), *Acanthistius brasiliensis* (mero), *Pinguipes brasiliensis* (turco), *Sebastes oculatus* (escrófalo) y *Diplodus argenteus* (sargo) (Fig. 37).

Si bien se las observa en la mayoría de los arrecifes, se observan claras diferencias en su densidad entre diferentes arrecifes y en el tipo de uso dentro de un mismo arrecife. *Pseudopercis semifasciata* aparece mayormente asociado a refugios de relieve bajo, cerrados, con una boca pequeña y generalmente rodeados de arena. En contraposición, *Diplodus argenteus* muestra una preferencia por sitios rocosos, elevados y con galerías, en

tanto que *Acanthistius brasiliensis* parece estar asociado a refugios rodeados de canto rodado (Galván y Parma 2003). Además de estas diferencias de micro hábitat *D. argenteus* presenta una mayor abundancia en el golfo San Matías (Galván *et al.* 2005), mientras que *S. oculatus* es una especie rara para este golfo y muy abundante en los gulfos Nuevo y San José.

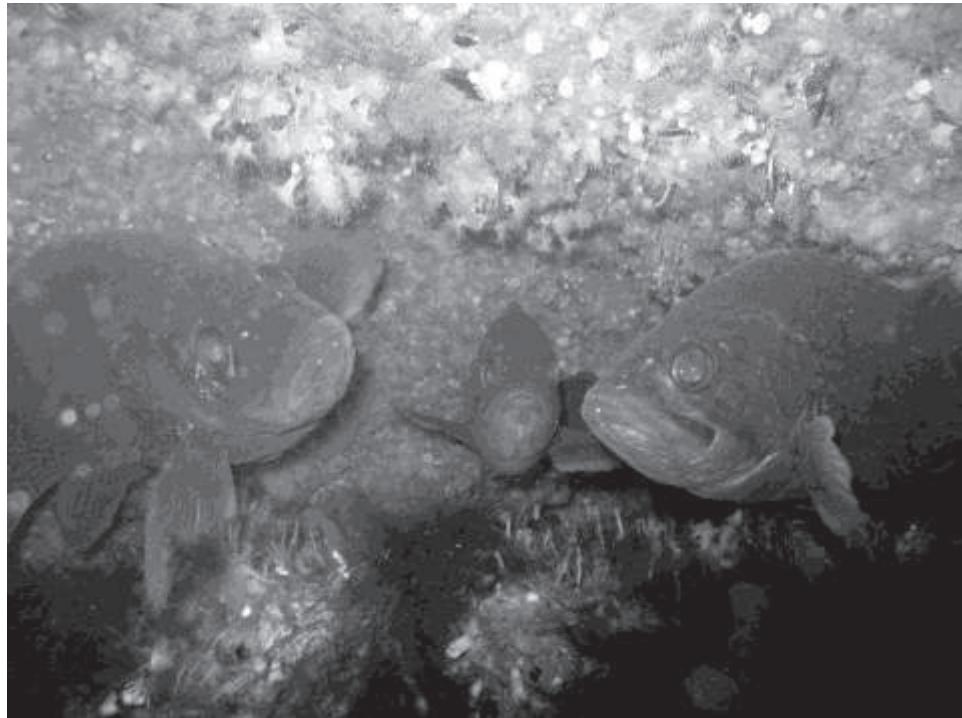


Figura 37: Taxoceno de peces del golfo Nuevo (Chubut). Alero recubierto de cholgas y anémonas donde se refugian algunos ejemplares de mero (*Acanthistius brasiliensis*).

Al igual que con el uso del refugio, se observan diferencias en la dieta de estos peces, tanto en las presas consumidas como en el hábitat del que proceden las mismas. *Pseudopercis semifasciata* es el predador tope del taxoceno. Esta especie depreda recursos externos al arrecife (presas de fondos blandos o peces pelágicos) (Elías y Rajoy 1992, González 2002, Venerus 2006). *Acanthistius brasiliensis* incluye en su dieta una mayor proporción de crustáceos (Goldstein y Cousseau 1987, Sánchez y Prenski 1996), y *Pinguipes brasiliensis*, en contraposición al salmón, presenta una dieta mucho más asociada a recursos propios del arrecife (Galván datos no publicados).

Los gulfos norpatagónicos se ubican dentro de un clima templado, por lo cual es de esperar que el cambio estacional afecte la abundancia y la diversidad de los peces (e.g. Olla *et al.* 1979, Stanley y Wilson 1997). Tal es el caso de *Pseudopercis semifasciata* (Venerus 2006), que aunque presenta una densidad relativamente estable a lo largo del ciclo anual, presenta una mayor abundancia durante otoño e invierno en los arrecifes

costeros del golfo San José. *Acanthistius brasiliensis*, en contraposición, presenta un máximo en su abundancia hacia fines del verano y principios del otoño, para los arrecifes con una profundidad menor a los 30 metros (Irigoyen 2006). Este mismo autor reporta una agregación en primavera para la franja comprendida entre los 40 y 60 metros de profundidad en la plataforma argentina, aunque no incluye información para los golfos en este rango batimétrico. Los espáridos, al igual que el mero, son más abundantes durante los meses en que la temperatura del agua es máxima (14°-18°C). Sin embargo, mientras que *Diplodus argenteus* es una especie residente, *Pagrus pagrus* (besugo) sería una especie transitoria que sólo se encuentra presente durante la temporada estival (Galván *et al.* 2005).

Cabe destacar que este ensamble de peces no sólo se asocia a los ambientes de fondos duros naturales, sino que coloniza rápidamente estructuras artificiales tales como barcos hundidos, estructuras de fondeo, etc. (Galván 2000). La colonización de los arrecifes artificiales ha promovido interés en distintas partes del mundo por la posibilidad de utilizarlos para actividades extractivas, recreativas o de remediación de ecosistemas (e.g. Grove *et al.* 1989, McGurin y Felder 1989, Van Treeck y Schuhmacher 1998). En particular en el golfo Nuevo se ha promovido la creación de arrecifes artificiales con un objetivo recreativo, existiendo ya cuatro arrecifes frente a las costas de Puerto Madryn.

Los taxocenos de peces de arrecifes templados no son exclusivos de los golfos norpatagónicos y se extienden al sur, al menos hasta el golfo San Jorge. En la zona de Comodoro Rivadavia, las especies de peces más conspicuas de las “salmoneras” de profundidad (25 a 30 metros) son el escrótalo *Sebastes oculatus*, el salmón de mar *Pseudopercis semifasciata*, la brótola austral *Salilota australis* y el pez sapo *Notothenia angustata*; el mero *Acanthistius brasiliensis* es una especie relativamente rara en estos taxocenos (H. Marraco com. pers.).

Por otra parte, las “salmoneras” no sólo constituyen el hábitat de peces costeros sino que también son el refugio de otras especies como el pulpo colorado *Enteroctopus megalocyathus* y de un conjunto de especies esciáfilas poco estudiadas. La presencia de *Aulacomya atra* en la asociación adscribe a este “taxoceno” a la biocenosis de algas fotófilas, suspensívoros y raspadores, de la cual constituiría una facies esciáfila.

6.3.5 . Especies exóticas y asociaciones infralitorales

La especie *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Alariaceae) originaria de Japón, sur de China y Corea, se ha incorporado a la flora patagónica (Piriz y Casas, 1994; Casas y Piriz 1996). Esta especie comestible fue reportada en 1971 invadiendo las costas del Mediterráneo francés; posteriormente se observó en la laguna de Venecia, Galicia, Asturias,

en las costas del sur de Inglaterra y más recientemente en Holanda, Bélgica, Nueva Zelanda, Tasmania, Australia, California y Méjico (Guiry y Guiry 2007). En diciembre de 1992 se detectó la presencia de *Undaria* dentro del golfo Nuevo, en el muelle Almirante Storni; en la primavera de 1993 los ejemplares eran ya numerosos y habían alcanzado la madurez (Piriz y Casas 1994, Casas y Piriz 1996).



Figura 38: Talos del alga parda *Undaria pinnatifida* en el infralitoral superior del golfo San Jorge, expuestos durante una bajamar de sicigia.

Esta especie se encuentra en las bahías del norte del golfo San Jorge (e.g. bahías Arredondo y Bustamante), con abundancia de plantas juveniles, siendo ya en el 2006 objeto de cosecha y exportación. En enero de 2004 se observaron en la ría Deseado (Santa Cruz) numerosos ejemplares adultos y fértiles de *Undaria pinnatifida*, mientras que a partir de 2006 fueron observados ejemplares de la especie frente a Comodoro Rivadavia y Caleta Olivia; se ignora si la aparición de la especie en la ría Deseado y zona central del golfo San Jorge son o no sucesos separados (Boraso de Zaixso datos no publicados).

El desarrollo de estas grandes plantas, que actualmente han ocupado el infralitoral de los golfos Nuevo y San Jorge con sustratos apropiados, ha cambiado significativamente el paisaje submarino. Los ejemplares colonizan sustratos naturales y artificiales desde zonas descubiertas por las mareas hasta los 22 m de profundidad (Fig 38) y forman densos matorrales que producen un efecto de sombreado sobre el fondo (Casas y Piriz 1996). La recolección de las algas con máquinas, para mantener limpias las playas, implica

a su vez el retiro de grandes cantidades de arena y un cambio consecuente en la granulometría de la playa y sus comunidades (Lizarralde datos no publicados).

Los efectos del ingreso de *Undaria pinnatifida* en las aguas del golfo San José son potencialmente catastróficos, tanto a nivel biocenológico como económico, ya que las exigencias de luz y sustrato del alga coinciden con las de los poblamientos infralitorales de sustratos duros o con fracción gruesa y en particular con los bancos de especies comerciales del golfo.

6.4 El circalitoral

En el circalitoral distinguimos los siguientes ítems: (a) Asociaciones circalitorales de los golfos norpatagónicos; (b) Asociaciones circalitorales del distrito Chubutense; (c) Asociaciones circalitorales de plataforma (d) Asociaciones circalitorales características (bancos circalitorales de *Aulacomya atra atra*, bancos de *Zygochlamys patagonica* y bancos circalitorales de *Mytilus edulis platensis*).

6.4.1 . Asociaciones circalitorales de los golfos norpatagónicos

En el golfo San Matías (zonas norte y centro), los fondos fangosos o arenofangosos del circalitoral entre 30 y 70 m de profundidad están ocupados por el mosaico de biocenosis de <*Ameghinomya antiqua-Chaetopterus variopedatus*>, <*Ensis macha*> o de <ceriantarios>. Los fondos rocosos o mixtos presentan comunidades dominadas por poríferos, antozoos e hidrozoos coloniales. Por debajo de los 70 m la cuenca fangosa central del golfo presenta una biocenosis de <*Eunice frauenfeldi-Trypilaster philippii-holoturoideos Chiridotidae*> (Escofet *et al.* 1978).

En el circalitoral del golfo San José y sur del golfo San Matías se han descrito tres asociaciones circalitorales principales de índole cualitativa (Zaixso *et al.* 1998). La menos profunda, relacionada principalmente con profundidades entre 30 y 60 m y sustratos con predominio de arenas muy finas y porcentajes bajos de limos y arcillas, presenta como especies indicadoras a *Ampelisca* sp., *Notomastus* aff. *luridus* y un cirolánido, y entre sus especies preferentes dominan los poliquetos. La segunda asociación, más importante que la primera en superficie ocupada, está relacionada con profundidades entre 30 y 100 m y sustratos con predominio de limo-arcillas y arenas muy finas, presenta como especie indicadora al poliqueto *Harmothoe magellanica*, y como preferentes a *Graviriella* sp., *Eunice magellanica* y *Pholoe* sp. Ambas asociaciones presentan en común un conjunto de especies no preferentes constituido por *Nucula puelcha*, *Phylo felix*, *Amphiura crassipes*, *Pinnixa brevipollex*, *Malletia cumingi*, *Macoma uruguayensis*, *Pitar rostrata*, *Goniada maculata* y *Glycera americana*. La última asociación corresponde a profundidades mayores a 100 m y

sustratos con predominio de limos-arcillas y porcentajes medios de arenas muy finas; presenta como especies indicadoras a *Chiridota marenzelleri* y *Peltarion spinosulum* y como preferentes a *Sthenelais tehuelcha*, *Proscalibregma* sp., *Munida subrugosa*, *Rochinia gracilipes*, *Ophiactis asperula*, *Tryplilaster philippii*, *Pentamera chiloensis*, *Olivella tehuelcha*, *Trachycardium muricatum* y *Pterigosquilla armata armata*.

Carriquiriborde *et al.* (1983) describen para el circalitoral del golfo Nuevo dos asociaciones cualitativas principales. Una de ellas corresponde a la zona profunda del golfo (zona central), entre los 70 y 170 m de profundidad y se la ha subdividido en dos grupos, uno asociado a sustratos limo-arcillosos y profundidades entre 110 y 170 m (*Malletia cumingi*, *Pandora brasiliensis*, *Leanira quatrefagesi*, *Amphitrite* sp., *Peltarion spinosulum*, *Callianassa brachyophtalma* y como especie exclusiva *Pterygosquilla armata armata*); el segundo grupo está asociado a sustratos limo-arenosos y profundidades entre 70 y 110 m (*Nucula puelcha*, *Phylochaetopterus socialis*, *Callianassa brachyophtalma*, *Leanira quatrefagesi* y *Paramolgula* sp.). La segunda asociación circalitoral, que potencialmente puede incluir elementos infralitorales (entre aproximadamente los 25-30 y los 70 m de profundidad), también fue subdividida en dos subgrupos, el primero de ellos asociado a sustratos arenosos (*Trachycardium muricatum*, *Tegula* sp., *Lepidopleurus medinae*, *Diplodonta patagonica* y *Euphrösine armadilloides* como especies exclusivas; *Corbula patagonica*, *Eunice argentinensis*, *Aphrodita longicornis* y polinoideos como especies características) y el segundo asociado a fondos de sustratos duros y arenosos intercalados (*Lithophaga patagonica*, *Calliostoma carcellesi*, *C. coppingeri*, *C. nordenskjoldi*, *Crepidula aculeata*, *C. protea*, *Pachycheles chubutensis*, *Collodes rostratus*, *Coenophthalmus tridentatus* y *Eurypodium latrellei*); ambos subgrupos presentan especies comunes como *Magellania venosa*, *Eunice argentinensis*, *Arbacia dufresnei* y *Austropandalus grayi*. Los erizos *Trypilaster philippii* y *Pseudechinus magellanicus*, el bivalvo *Corbula patagonica* y el anomuro *Munida subrugosa*, son especies de amplia distribución y son comunes a ambos tipos de asociaciones principales.

6.4.2 . Asociaciones circalitorales del distrito Chubutense

Los poblamientos circalitorales de sustratos finos del golfo San Jorge han sido descritos por Roux *et al.* (1995) y Roux y Fernández (1997). Estos fondos se caracterizan por el predominio de la fracción fango-arenosa y por carecer de componentes carbonáticos de origen biológico; la fauna presenta abundancia de moluscos, poliquetos, crustáceos y equinodermos, entre los que destacan: *Nuculana sulculata*, *Nucula puelcha*, *Kennerleya patagonica*, *Pseudechinus magellanicus*, *Pterigosquilla armata armata*, *Munida subrugosa*,

Malletia cumingi, *Trypilaster philippii* y Maldanidae. A este tipo de poblamientos de fondos blandos se asocian los adultos del langostino *Pleoticus muelleri*.

En áreas más costeras del litoral chubutense y en las proximidades de los cabos Dos Bahías y Tres Puntas (extremos de la boca del golfo San Jorge), se ha descrito un segundo tipo de poblamiento circalitoral, esta vez asociado a sedimentos mediano gruesos, con predominio de grava-arena y una fracción carbonática biogénica representada fundamentalmente por restos de conchas de bivalvos (*Pitar rostrata*, *Eurhomalea exalbida*) y cirripedios (*Balanus* sp.). Este tipo de fondos permite el asentamiento de un elevado número de organismos bentónicos entre los que predominan los briozos, celenterados y poríferos, con Sertulariidae, *Bowerbankia* sp. y *Aetea* sp. como especies dominantes (Roux et al. 1995, Roux y Fernández 1997). Los juveniles de *Pleoticus muelleri* se asocian a las zonas de transición entre poblamientos de fondos blandos y fondos duros (Roux et al. 1995, Roux y Fernández 1997).

6.4.3 . Asociaciones circalitorales de los distritos Patagónico y Fueguino

No hemos encontrado referencias a asociaciones circalitorales en estos distritos.

6.4.4. Asociaciones circalitorales de plataforma

Bastida et al. (1992) describen para la plataforma continental argentina tres asociaciones cuantitativas, dos de las cuales corresponden con certeza al circalitoral. De las asociaciones cuantitativas, la primera se presenta hasta profundidades de 67 m, se extiende desde la provincia de Buenos Aires hasta la península Valdés, por fuera de los límites del golfo San Matías y se halla bajo la influencia de las aguas subtropicales de la corriente del Brasil; su fauna presenta un alto porcentaje de especies exclusivas entre las que se pueden indicar: *Tegula patagonica*, *Corbula lyoni*, *C. caribaea*, *Crassinella marplatensis*, *C. lunulata*, *Plicatula spondyloidea* y *Transepitar americana*. La segunda asociación se encuentra hasta los 145 m de profundidad, se considera influida por la corriente Patagónica y sería un grupo empobrecido asociado al grupo de estaciones ubicado a mayor profundidad (la tercera asociación, influenciada por la corriente de Malvinas). Se extiende desde la península Valdés hasta Tierra del Fuego y dado que la zona más costera no fue muestreada, se ignora cuán cerca de la costa se ubica esta asociación. Carece prácticamente de especies exclusivas, ya que la mayor parte de sus especies pertenecen también a la tercera asociación; entre sus especies preferentes se encuentran: *Nuculana sulculata*, *Amphiura princeps*, *Amphioplus albidus*, *Bicrisia edwardsiana*, *Chella longirostris*, *Labidiaster radiosus*, *Jolietina latimarginata*, *Calvetia dissimilis* y *Ophiomyxa vivipara*.

6.4.5 Asociaciones circalitorales características

Pérès (1982c) describe a un grupo particular de ensambles frecuentes y distintivos del sistema fital que no se hallan relacionados con la zonación vertical. Su composición depende de la influencia determinante de uno o más factores de tipo edáfico, como el tipo de sustrato o el movimiento del agua, que predominan sobre los factores de tipo climático, como la luz. Es probable que todas las asociaciones que, en forma sumaria, se describen a continuación y que en general se relacionan con sitios con corrientes fuertes (e.g. boca del golfo San José) o sistemas frontales (e.g. península Valdés), correspondan a estos poblamientos edáficos.

i. Bancos circalitorales de *Aulacomya atra atra*

El ejemplo más claro de ensambles edáficos en aguas patagónicas está constituido por los bancos circalitorales de *Aulacomya atra atra*, los cuales han sido señalados para la boca del golfo San José por Zaixso *et al.* (1998) y Zaixso (1999). La composición específica de estos bancos se caracteriza por la abundancia de individuos relativamente pequeños de *Aulacomya atra* y la dominancia numérica del ofiuroido *Ophiactis asperula*; otros componentes abundantes o frecuentes de la asociación son el cirripedio *Austromegabalanus psittacus*, el erizo *Pseudechinus magellanicus*, el mitílido perforador *Lithophaga patagonica*, el gasterópodo carnívoro *Trophon geversianus*, y el poliplacóforo *Chaetopleura isabellei*. Este ensamble se desarrolla en una zona con corrientes de superficie muy fuertes, del orden de los 3 m s^{-1} , profundidades del orden de 30 a 60 m y sustratos de tobas y/o de granulometría gruesa, muchas veces formados por las conchas rotas de *Austromegabalanus psittacus*. Según la evidencia disponible, estos poblamientos son contínuos con los bancos infralitorales de cholga (Zaixso datos no publicados).

Para las islas Kerguelen ha sido descrito un poblamiento “profundo” semejante, formado por la subespecie *Aulacomya atra regia*, en sitios con buena circulación de fondo (Arnaud 1971, Guille y Soyer 1976). Pérès (1982c) ha señalado que los bancos profundos de mitílidos aparecen en circunstancias donde las corrientes de fondo proveen abundante alimento e impiden la sedimentación de partículas finas.

ii. Bancos de *Zygochlamys patagonica*

Presentes a lo largo de las costas bonaerenses y patagónicas, han sido estudiados preferentemente en el sector norte de su distribución. Respecto de la composición específica de los bancos ubicados en el sector patagónico, se cuenta con las descripciones de Walosek (1982), Bremec *et al.* (1998) y Zaixso (1996, 2004), las que son complementarias entre sí, ya que en general no se superponen en sus áreas de estudio.

Walosek (1982), a partir de una serie de campañas del buque de investigación Walther Herwig de los años 1966 a 1978, describe una serie de bancos de *Zygochlamys patagonica* ubicados sobre la plataforma entre los 40 y los 52°S a profundidades entre 60 y 200 metros. Los bancos de mayor abundancia relativa se ubican al E-SE de península Valdés (42°-44°S y 61°-64°W, 60-100 m de profundidad), al E de la mitad sur del golfo San Jorge (46°-48°S y 63°-66°W, aproximadamente 60-150 m) y a la altura de puerto San Julián (49°-50°S y 65°-66°W, aproximadamente 100-150 m). En los bancos de vieira patagónica, donde predominan los fondos de arena fina, el sustrato duro proporcionado por la concha de la vieira patagónica, resulta aprovechado por un número importante de especies sésiles y semisésiles. En muchas conchas crece la esponja *lophon* sp., particularmente en valvas con escultura escamosa; también se encuentran ejemplares de *Tedania spinata*, *Menyllus proximum* y *Amphilectes rugosus*. Entre los poliquetos epizoicos se encontraron *Idanthyrsus armatus*, *Serpula vermicularis*, *Potamilla antarktica*, *Chaetopterus variopedatus*, *Typosyllis variegata*, *Nicolea chilensis*, *Terebella* sp., *Telephus setosus*, *Sabellastarte* sp., *Eunice* sp. y espirórbidos. Entre los briozoos epizoicos más importantes se hallan *Arachnopusia monoceras*, *Osthinosia bicornis*, *Rhynchozoon* sp. y *Seittina* sp. También se encuentran como epizoicos a octocorales, al braquiópodo *Magellania venosa*, al cirripedio *Scalpellum* sp. y a las ascidias *Cnemidocarpa nordenskjoldi*, *Alleocarpa incrassata*, *Molgula kophameli*, *Paramolgula gregaria* y *Pyura legumen* (Walosek 1982).

Bremec et al. (1998), en su análisis de la captura incidental asociada a la pesquería de *Z. patagonica*, describen la fauna de los bancos de vieira, agrupados éstos por su cercanía geográfica. El grupo patagónico ubicado más al norte entre los descritos, es el conjunto de los bancos denominados San Blas, SAO (San Antonio Oeste) y SWSAO, ubicado aproximadamente entre los 39° 48'S y los 41° 51'S y entre los 89 y 105 m de profundidad. Las especies más importantes en cuanto a su presencia (porcentaje de unidades muestrales donde la especie se halla presente) con un grado de presencia del 50%, son: la vieira patagónica, el cnidario *Actinostola crassicornis*, los ofiuroides *Ophiacantha vivipara*, *Ophiactis asperula* y *Ophiuroglypha limanii*, el asteroideo *Ctenodiscus australis*, el erizo *Sterechinus agassizi* y como epibiontes de las valvas de la vieira, la esponja *lophon* sp. y poliquetos espirórbidos y serpúlidos. Un segundo grupo es el que reune a los bancos Valdés y Tango B, entre los 42° 10'S y los 42° 36'S, ubicados entre 93 y 101 metros de profundidad; en este grupo, las especies con mayor presencia relativa son: *Zygochlamys patagonica*, las estrellas *Cosmasterias lurida* y *Ctenodiscus australis*, los erizos *Austrocidaris canaliculata* y *Sterechinus agassizi*, los ofiuroides *Ophiacantha vivipara*, *Ophiactis asperula* y *Ophiuroglypha limanii*, los holoturoideos *Psolus patagonicus* y *Pseudocnus dubiosus leoninus*, la anémona *Actinostola crassicornis*, el poliqueto tubícola

Chaetopterus variopedatus, esponjas del género *Tedania* y como epibiontes de la vieira a la esponja *lophon* sp., el cnidario *Alcyonium* sp., el poliqueto *Idanthyrsus armatus*, serpúlidos y espirórbidos y el gasterópodo *Calyptaea pileolus*. El grupo más austral analizado es el correspondiente al banco “Sea Bay” y al área del golfo San Jorge, entre los 43° 04’S y 47° 32’S y a unos 54 a 113 metros de profundidad; en este grupo las especies con mayor presencia relativa son: la vieira patagónica, el erizo *Pseudechinus magellanicus*, la estrella *Ctenodiscus australis*, *Actinostola crassicornis*, y como epibiontes *lophon* sp., el braquiópodo *Magellania venosa*, *Idanthyrsus armatus* y espirórbidos.

En los bancos de vieira patagónica del golfo San José y sur del golfo San Matías en general, *Zygochlamys patagonica* se encuentra acompañada de los erizos *Arbacia dufresnei* y *Pseudechinus magellanicus*, el ofiuroido *Ophiactis asperula*, el caracol *Calliostoma coppingeri*, la estrella *Cosmasterias lurida*, el braquiópodo *Magellania venosa*, el cirripedio *Austromegabalanus psittacus* y los poliquetos *Eunice argentinensis* y *Chaetopterus aff. variopedatus*; estos bancos profundos (entre los 80 y 185 m), se asocian a fondos de granulometría media o fina donde las vieiras se fijan con su biso a gránulos, restos de valvas o a la concha de vieiras vivas. Además de bancos con dominancia de vieira patagónica, fueron encontrados bancos mixtos de esta especie con cholga, vieira tehuelche y almeja rayada; se han observado asimismo situaciones de transición hacia biocenosis caracterizadas por la dominancia de consumidores de depósitos (Zaixso 2004).

La asociación entre máximas abundancias de la vieira patagónica con fondo de granulometría grosera del golfo San José y sur del golfo San Matías, podría hallarse en relación, tanto con la necesidad de los individuos de algún tipo de soporte para la fijación bisal, como con la formación de bioclastos por parte de las mismas vieiras (Bastida *et al.* 1981, Zaixso 1996). Cabe hacer notar que la asociación de *Z. patagonica* con sedimentos más gruesos no ocurre en aguas someras donde éstos son más frecuentes, sino que tiene lugar a profundidades relativamente grandes (zona de la boca del golfo), sugiriendo que la profundidad, o algún factor relacionado con la misma, condiciona la relación (Zaixso 1996).

Conviene resaltar que la distribución de los bancos conocidos de *Zygochlamys patagonica* coincide con la ubicación de zonas con fuertes corrientes de marea (Zaixso, 1996) o como indican Baldoni *et al.* (2003) con algunos de los sistemas frontales de nuestra plataforma, definidos como áreas de elevados gradientes en las propiedades oceanográficas, tales como el frente de talud (bancos de talud: San Blas, SAO, SWSAO, Valdés y Tango B), el sistema frontal de la Patagonia norte (banco “Sea Bay”) y el frente mareal costero de la Patagonia sur (área del golfo San Jorge: banco Tres Puntas). Orensanz *et al.* (1991) y Acha *et al.* (2004) indican que las altas concentraciones de vieira

patagónica al E-SE de península Valdés responden a la presencia de un frente (mareal) ubicado frente a la península. Las condiciones de estos frentes ofrecen en común, a través de la disponibilidad de alimento y la retención de larvas, la sustentación de las metapoblaciones de vieira patagónica (Orensanz *et al.* 1991, Baldoni *et al.* 2003, Acha *et al.* 2004).

iii. Bancos circalitorales de *Mytilus edulis platensis*

Descritos para la provincia Argentina por Penchaszadeh (1979), los bancos circalitorales de *Mytilus edulis platensis* no han sido estudiados en la Patagonia, conociéndose para esta región la existencia de al menos dos de ellos, uno frente a la península Valdés en el Chubut (Penchaszadeh 1979, Carreto *et al.* 1981) y otro frente a las costas de cabo Blanco en Santa Cruz (Zaixso datos no publicados). Penchaszadeh (1979), refiriéndose a los bancos de la zona norte de la costa argentina, indica que la existencia de bancos importantes de la especie entre los 36 y 58 m de profundidad, contrasta con los mejillones del hemisferio norte (*Mytilus edulis*), ya que estos últimos viven esencialmente en el mesolitoral. Pérès (1982c) asigna los bancos profundos de mejillón descritos por Penchaszadeh, a los ensambles del sistema fital no relacionados con la zonación vertical.

La estructura del banco ubicado frente a península Valdés no ha sido descrita. El banco es conocido por haber sido el sitio donde se verificó el primer episodio de envenenamiento por saxitoxina documentado de la Argentina en 1980; se ubica aproximadamente entre 42°S a 42°30'S y 62°15'W a 62°30'W, a unos 60 m de profundidad (Penchaszadeh 1979, Carreto *et al.* 1981, Walosek 1982).

El banco circalitoral ubicado frente a cabo Blanco (47°20'S, 65°26,5'W) se halla sobre fondos blandos, a una profundidad de 36 metros y en el momento en que fue muestreado (marzo de 1985), estaba constituido principalmente por juveniles y algunos ejemplares adultos de gran tamaño de la especie dominante, *Mytilus edulis platensis*, acompañada de *Balanus* sp. como subdominante, del muricido *Ximenopsis muriciformis*, las estrellas *Allostichaster capensis* y *Anasterias* sp., briozos, hidrozoos, poliquetos y el venérido *Tawera gayi* (Zaixso datos no publicados).

Los bancos circalitorales de mejillón conocidos de la Patagonia, el de península Valdés y el de cabo Blanco, se asociarían a frentes de marea, al igual que ocurre con los bancos de vieira patagónica.. En ambos casos los bancos de mejillón son más costeros que los de vieira patagónica.

7 Biocenosis, facies y asociaciones

Resumiendo el panorama descrito en los puntos anteriores, podemos señalar los siguientes rasgos generales para las asociaciones de la biota en la costa patagónica:

(1) Una **biocenosis de plantas vasculares halófilas y cianobacterias** se desarrolla en el supralitoral inferior y la mitad superior del piso mesolitoral en sustratos limosos, limo-arenosos o aún rocosos donde hay depósito de sedimentos, y en sitios lo suficientemente protegidos del efecto de las olas, donde se permite la acumulación de sedimentos y el crecimiento de halofitas (*Sarcocornia*, *Spartina*, *Limonium*, etc.) Con sustratos adecuados y pendientes del terreno muy bajas, estas asociaciones se extienden para ocupar áreas de terreno muy grandes y son denominados marismas; en cambio, cuando la pendiente es más elevada, tienden a formar cinturas de halófitas, más o menos conspicuas, dependiendo esto de la naturaleza del sustrato (blando con o sin elementos de soporte o de lajas sueltas o rocoso con acumulación de sedimentos finos). En sitios donde no se favorece la presencia de vasculares halófilas (e.g. roca), la biocenosis se halla representada por facies formadas por biodermas de cianobacterias saxícolas o limícolas. En ambientes con rocas sueltas o depósitos de resaca de algas se desarrollan facies de anfípodos talítridos.

(2) Las asociaciones que se encuentran en el mesolitoral rocoso, de lajas o rodados asentados en limo, pueden ser consideradas facies de una única **biocenosis epilítica mesolitoral**, que fue descrita originalmente para la ría Deseado por Zaixso y Pastor (1977).

La apariencia del mesolitoral rocoso, caracterizada en la mayor parte de la costa patagónica por mareas amplias, es homogénea, ya que se halla ocupado en esencia por asociaciones con dominancia de mitílidos (*Brachidontes*, *Perumytilus*, *Mytilus*), conocidas comúnmente en conjunto como mejillinar. En los golfo norpatagónicos (San Matías, San José y Nuevo) los mitílidos dominantes son los mejillines *Brachidontes rodriguezii* y *Perumytilus purpuratus*, en tanto que más al sur en la costa patagónica, *B. rodriguezii* desaparece y es totalmente reemplazado por *P. purpuratus*; otros mitílidos, como el mejillón *Mytilus edulis platensis*, son por lo general menos abundantes; la cholga *Aulacomya atra* es relativamente escasa en el mesolitoral y se hace más abundante hacia el límite con el infralitoral, donde es la especie dominante. En la zona de los golfo norpatagónicos la cholga es acompañada por el mitílido perforador *Lithophaga patagonica*.

En la parte superior del mesolitoral rocoso del área patagónica norte y centro (hasta Puerto Deseado), se observa actualmente una cintura con predominio del cirripedio *Balanus glandula*, especie exótica cuya presencia en el golfo San José fue detectada en 1986

(Gómes Simes 1993), y ha avanzado de norte a sur, hasta aproximadamente la localidad de Puerto Deseado, donde todavía (2007) no es muy abundante. Esta cintura es una facies del mesolitoral superior de la biocenosis epilítica mesolitoral.

Los sustratos barro-arenosos con predominio de lajas sueltas, frecuentes en el interior de la ría de Puerto Deseado, muestran situaciones de tipo intermedio entre las anteriores, con asociaciones empobrecidas de *Sarcocornia*, *Spartina* y *Limonium* en su parte superior y abundantes ejemplares de *Cyrtograpsus* y escasos mitílidos debajo de las lajas o adheridos a la cara inferior de las mismas, respectivamente.

En sustratos barrosos o barro-arenosos que cuentan con buena circulación de agua y elementos de soporte como rodados y/o gránulos, se puede desarrollar una asociación semejante al mejillinar de las costas rocosas, donde los mejillones son subdominantes o dominantes. Como caso extremo, en la bahía de San Julián se encuentran asociaciones mesolitorales con escasos elementos de soporte donde el mejillón es dominante.

En el canal Beagle, caracterizado por mareas de poca amplitud, el mesolitoral rocoso toma un aspecto algo diferente del de la costa atlántica, ya que en vez de una cintura superior de *Balanus glandula*, se desarrolla una cintura media del cirripedio *Chthamalus scabrosus* y el mejillinar con dominancia de *Perumytilus purpuratus* es reemplazado por una cintura más o menos conspicua con dominancia del mejillón *Mytilus edulis platensis*, con las algas rojas *Chaetangium* e *Iridaea*.

(3) En playas arenosas de la costa atlántica patagónica, es típica una biocenosis mesolitoral de **bivalvos suspensívoros y cirolánidos**, para la cual se han descrito dos facies, una dominada por el bivalvo *Darina solenoides* y la otra por poliquetos formadores de tubos.

(4) Sin asignación a una biocenosis en particular, se han descrito para el mesolitoral de sustratos limosos, las asociaciones dominadas por cangrejos grapoideos, una con dominancia de *Neohelice granulata* y otra dominada por *Cyrtograpsus angulatus*. En la ría Deseado, cuando estos sustratos se encuentran en sitios protegidos y estables, los cangrejales de *Cyrtograpsus angulatus* se ubican por debajo del nivel correspondiente a la cintura de halófitas. En la caleta Malaspina en cambio los individuos de *Cyrtograpsus* se ubican en la parte inferior de la marisma, tanto entre las raíces de las plantas como en sitios desprovistos de vegetación. Esta última circunstancia permite pensar que los “cangrejales” constituyen una facies de la biocenosis de plantas vasculares halófilas y cianobacterias. Relacionada a estas asociaciones de grapoideos, puede ser considerada la asociación mesolitoral de cianobacterias limícolas descrita por Halperin (1967).

(5) En el infralitoral de sustratos rocosos o de sustratos de arenas con gránulos o gravas se desarrolla una **biocenosis de algas fotófilas, raspadores y suspensívoros**, la que presenta una composición cualitativa relativamente uniforme a lo largo de toda la costa patagónica. Esta biocenosis pueden ser asimilada a los “assemblages with predominant photophilic soft algae” descritos a escala mundial por Pérès (1982c) y que en el caso particular del golfo San José han sido señalados como una “asociación de raspadores y suspensívoros” (Zaixso *et al.* 1998, Zaixso 2004). Uno de los aspectos de esta biocenosis tiene lugar en los golfos norpatagónicos, donde en el horizonte superior del infralitoral con sustratos duros o con gránulos o rodados (sin limo), se desarrolla una facies con dominancia de la cholga *Aulacomya atra*. Otras facies relacionadas con la anterior son los bancos de *Mytilus edulis platensis*, *Aequipecten tehuelchus* y *Ameghinomya antiqua*. Los bosques de *Macrocystis pyrifera*, particularmente al sur de los golfos norpatagónicos, constituyen uno de los aspectos que puede tomar la biocenosis de algas fotófilas y suspensívoros-raspadores. Sobre sustratos rocosos, el cachiyuyo y la cholga se hallan por lo general asociados formando facies mixtas de *Macrocystis-Aulacomya* (Urquiola de De Carli y Aramayo 1970, Barrales y Lobban 1975, Adami y Gordillo 1999). En el golfo San José, en el límite norte de la distribución de *Macrocystis pyrifera*, los bancos de cholga (y los de vieira), pueden presentar esporádicamente algunos ejemplares de cachiyuyo (Zaixso datos no publicados). En otras localidades, donde los grampones de *Macrocystis* se hallan anclados a rodados inmersos en sustratos con predominio del componente limoso, la fisonomía conjunta *Aulacomya-Macrocystis* se desacopla, ya que como fue indicado por Zaixso (1999), este tipo de ambientes son evitados por la cholga. Otras facies de la biocenosis de algas fotófilas, suspensívoros y raspadores son las praderas de *Codium spp.*, comunes en los golfos norpatagónicos y las asociaciones de peces de arrecifes que se extienden desde el golfo San Matías hacia el sur. El ingreso del alga parda exótica *Undaria pinnatifida* en el litoral patagónico ha producido cambios de magnitud en los poblamientos infralitorales receptores, donde el desarrollo de estas grandes plantas ha cambiado significativamente el paisaje submarino. Buena parte de las asociaciones infralitorales descritas en este capítulo tienen el dudoso privilegio de poder constituirse en testigos cronológicos de la situación previa a la invasión de *Undaria pinnatifida*.

(6) Las praderas de *Gracilaria gracilis* descritas para el infralitoral del golfo Nuevo y las bahías Arredondo, Melo y Bustamante y caleta Malaspina, no han podido ser asignadas con seguridad a ninguna biocenosis en particular y es probable que consistan en una asociación independiente de este nivel, para sustratos arenosos con elementos de soporte.

(7) Un segundo tipo de biocenosis infralitoral se desarrolla sobre **fondos blandos sin algas**, y en ella se han descrito las siguientes facies: fondos de *Buccinanops globulosus*, fondos de *Diopatra viridis* y *Amiantis purpurata*, fondos de *Tellina (Angulus) gibber* y *Buccinanops lamarckii* y fondos de *Ovalipes trimaculatus*.

(8) En aguas costeras circalitorales se han descrito dos tipos principales de asociaciones, las cuales son asignadas a biocenosis: los **fondos profundos de suspensívoros** y los **fondos de depositívoros**.

Los fondos profundos de suspensívoros en general se relacionan con sitios con corrientes fuertes o sistemas frontales y corresponden a lo que Péres (1982c) define como poblamientos edáficos. Estos poblamientos son un grupo particular de poblamientos frecuentes y distintivos del sistema fital que no se hallan relacionados con la zonación vertical; su composición depende de la influencia determinante de uno o más factores de tipo edáfico, como el tipo de sustrato o el movimiento del agua, que predominan sobre los factores de tipo climático, como la luz. Facies de estos fondos son los bancos de *Zygochlamys patagonica*, los bancos circalitorales de *Aulacomya atra* y los bancos circalitorales de *Mytilus edulis platensis*.

Al parecer se puede postular para los fondos circalitorales fangosos y a pesar de la escasez de datos disponibles, la existencia un poblamiento generalizado de especies consumidoras de depósitos, el que podría ser asimilado tanto a los poblamientos circalitorales detrítico-fangosos como a los terrígeno-fangosos descritos por Péres (1982c). Los poblamientos circalitorales de fondos fangosos (limo-arcillosos) son al parecer generales en los golfos norpatagónicos, ya que la asociación profunda de *Chiridota-Peltarion* del golfo San José (Zaixso *et al.* 1998), es semejante a la de *Eunice-Trypilaster-Chiridotidae* de la cuenca central fangosa del golfo San Matías (Escofet *et al.* 1978) y a la de *Malletia-Peltarion-Callianassa-Pterigosquilla* del centro de la cuenca del golfo Nuevo (Carriquiriborde *et al.* 1983). Las asociaciones de *Notomastus-Ampelisca-Cirolanidae* y de *Harmothoe* del golfo San José, muy relacionadas entre sí y con presencia de moluscos depositívoros como *Nucula*, *Macoma* y *Malletia* (Zaixso *et al.* 1998), son a su vez semejantes al poblamiento descrito para el circalitoral en el golfo Nuevo entre 70 y 100 m (Carriquiriborde *et al.* 1983) y a la asociación de fondos fangosos del golfo San Jorge (Roux *et al.* 1995, Roux y Fernández 1997).

El anterior resumen ha sido volcado en la Tabla 3, donde se listan las biocenosis propuestas por diferentes autores y sus facies, así como las asociaciones o comunidades descritas que no han sido asignadas a una biocenosis en particular.

Tabla 3: Biocenosis propuestas para la costa patagónica y algunas de las facies relacionadas con las mismas. Se indican asimismo asociaciones cuantitativas que no es posible por el momento referir a una biocenosis determinada. Sólo se incluyen facies y asociaciones conspicuas o que resultan de análisis objetivos.

Piso	Biocenosis propuestas	Facies o asociaciones identificadas
Supralitoral inferior – Mesolitoral	Plantas vasculares halófilas y cianobacterias (Halperin, 1967; Zaixso y Pastor, 1977)	Biodermas de cianobacterias saxícola Halperin (1967, 1970)
		Biodermas de cianobacterias limícolas Halperin (1967, 1970)
		Marisma (Escofet et al., 1978; Collantes y Faggi, 1999)
		Cinturas de halófitas Este trabajo
		<i>Blidingia minima - Ulva compressa</i> (Boraso de Zaixso y Zaixso, 1996)
		Talítridos en resaca de algas o bajo rocas sueltas (Escofet et al., 1978)
Mesolitoral	Epilítica mesolitoral (Zaixso y Pastor, 1977)	<i>Balanus glandula</i> Este trabajo
		Mejillinar con <i>Brachidontes</i> y <i>Perumytilus</i> (Escofet et al., 1978)
		Mejillinar epilítica con <i>Perumytilus</i> (Ringuelet et al., 1962; Zaixso y Pastor, 1977)
		Mejillinar con cinturas de diferentes algas sobrepuertas (Zaixso y Pastor, 1977)
		Mejillinar en sustratos blandos con <i>Perumytilus</i> y <i>Mytilus</i> (Zaixso, 1975; Zaixso y Pastor, 1977)
		Epilítica con dominancia de mejillones (Zaixso et al., 1978)
		Epilítica con dominancia de mejillones con cinturas de diferentes algas sobrepuertas (Zaixso et al., 1978)
		Con dominancia de mejillones en sustratos blandos Este trabajo
		<i>Ulva linza</i> y <i>U. flexuosa</i> (Zaixso et al., 1978)

Tabla 3: continuación.

Piso	Biocenosis propuestas	Facies o asociaciones identificadas
Mesolitoral (continuación)	Bivalvos suspensívoros y cirolánidos (Escofet et al., 1979)	<i>Darina solenoides</i> (Escofet et al., 1979; Pagnoni ,1997)
		Poliquetos constructores de tubos . (Escofet et al. ,1978; 1983)
		Biodermas de cianobacterias limícolas (Halperin ,1967)
	Sin asignación por el momento	Cangrejal de <i>Cyrtograpsus angulatus</i> Este trabajo
		Cangrejal de <i>Neohelice granulata</i> (Escofet et al.,(1978)
		Cangrejal de <i>Cyrtograpsus angulatus</i> y <i>C. altimanus</i> Este trabajo
Infralitoral	Fondos de algas fotófilas- suspensívoros- raspadores Este trabajo	Bancos de <i>Mytilus edulis platensis</i> . (Zaixso, 2004)
		Bancos de <i>Aulacomya atra</i> (Zaixso, 2004)
		Bancos de <i>Aequipecten tehuelchus</i> (Ciocco,1988; Zaixso, 2004)
		Facies mixtas de cholga y <i>Macrocytis</i> . Este trabajo
		Bancos de <i>Ameghinomya antiqua</i> (Barriouevo et al. ,1976)
		Facies de <i>Macrocytis pyrifera</i> (Kühnemann, 1970)
		Praderas de <i>Codium spp.</i> Este trabajo
		<i>Glycymeris longior – Ophioplocus januarii</i> (Escofet et al.,1978)
		Peces de arrecifes templados (Galván y Parma, 2003)
	Sin asignación	Praderas de <i>Gracilaria gracilis</i> (Boraso ,1983)
	Fondos blandos sin algas (Escofet et al., 1979) Este trabajo	<i>Buccinanops globulosus</i> (Escofet et al.,1979; Zaixso et al.,1998;Lizarralde,2001)
		<i>Diopatra viridis - Amiantis purpurata.</i> (Escofet et al.,1978)
		<i>Tellina (Angulus) gibber – Buccinanops lamarckii</i> (Zaixso et al.,1998)
		<i>Ovalipes trimaculatus</i> (Olivier et al., 1966)
		<i>Stylatula darwini – holoturoideos – maldánidos</i> (Escofet et al.,1979)

Tabla 3: continuación.

Piso	Biocenosis propuestas	Facies o asociaciones identificadas
Circalitoral	Fondos profundos de suspensívoros Este trabajo	Bancos de <i>Zygochlamys patagónica</i> . (Walosek, 1982)
		Bancos de <i>Aulacomya atra</i> (Zaixso, 1999; 2004)
		Bancos de <i>Mytilus edulis platensis</i> . (Penchaszadeh, 1979). Este trabajo
	Fondos de depositívoros Este trabajo	<i>Chiridota - Peltarion y Trypilaster</i> . (Escofet et al., 1978; Carriquiriborde et al., 1983; Zaixso et al., 1998; Roux y Fernández, 1997) Este trabajo
		<i>Harmothoe - Eunice spp.</i> y depositívoros. (Zaixso et al., 1998). Este trabajo
		<i>Notomastus - Ampelisca</i> - cirolánidos y depositívoros (Carriquiriborde et al., 1983; Zaixso et al., 1998) Este trabajo

Bibliografía del capítulo 2

- Acha EM, Mianzan HW, Guerrero RA, Favero M y Bava J 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. Journal of Marine Systems 44: 83-105.
- Adami ML y Gordillo S 1999. Structure and dynamics of the biota associated with *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta) from Beagle Channel, Tierra del Fuego. En: Arntz WE y Ríos C (eds) Magellan-Antarctic: ecosystems that drifted apart. Scientia Marina 63 (Supl. 1): 183-191.
- Adey WH y Steneck RS 2001. Thermogeography over time creates biogeographic regions: A temperature/space/time-integrated model and an abundance-weighted test for benthic marine algae. Journal of Phycology 37: 677-698.
- Alonso GM 1986. Nuevos registros de anfípodos marinos (Amphipoda, Gammaridea) para la Argentina. Physis (Buenos Aires) Secc. A 44 (107): 67-69.
- Allee WC y Schmidt KP 1951. Ecological animal geography (2nd edition). An authorized edition, rewritten and revised based on *Tiergeographie aus oekologischer Grundlage* by the late Richard Hesse. John Wiley & Sons, London, 715 pp.

- Arnaud PM 1971. Les moulières à *Mytilus* et *Aulacomya* des îles Kerguelen (Sud de l'Océan Indien). Les moulières du seuil et leur intérêt possible pour l'aquaculture des Pélécypodes. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris 272: 1423-1425.
- Arnaud PM 1974. Contribution à la bionomie marine benthique des régions antarctiques et subantarctiques. Téthys 6 : 465-656.
- Astor ED y Borzone CA 1980. Edad y crecimiento de la vieyra *Chlamys tehuelchus* (d'Orb.) en el golfo San Matías y algunas observaciones sobre su ecología. Seminario Curso Oceanografía Biológica, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (Argentina), 23 pp.
- Bala LO 1989. Biología y ecología del mejillón (*Mytilus edulis platensis*) en el golfo San José, provincia del Chubut. Tesis de Doctorado, Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Plata, 278 pp.
- Bala LO 1993. Evolución de los bancos de mejillón del golfo San José en los últimos veinte años. Resúmenes XVI Reunión Argentina de Ecología, Puerto Madryn, Argentina: 130.
- Bala LO 1998. Evaluación de bancos de bivalvos intermareales y submareales de la costa de Santa Cruz. Informe Subsecretaría de Pesca y Actividades Portuarias, Provincia de Santa Cruz, Río Gallegos, 89 pp.
- Balech E 1964. Caracteres biogeográficos de la Argentina y Uruguay. Seminario sobre biogeografía de los organismos marinos. Boletín Instituto de Biología Marina (Mar del Plata) 7: 107-112.
- Baldoni A, Bogáis E, Rivas A, Martos P, Reta R, Orensanz JM, Lasta M y Dell'Arciprete P 2003. Asociación entre las áreas de concentración de vieira patagónica (*Zygochlamys patagonica*) y los sistemas frontales del Atlántico sudoccidental. Resúmenes V Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Mar del Plata, Argentina: 69.
- Barrales HL 1975. Relevamiento de los bosques de *Macrocystis pyrifera* (Linn.) C. Agardh y normas para su explotación. Informes Técnicos del Centro Nacional Patagónico 1.3.1., 74 pp.
- Barrales H y Lobban C 1975. The comparative ecology of *Macrocystis pyrifera* with emphasis on the forests of Chubut. Journal of Ecology 63: 657-677.
- Barriónuevo DN, Schuldt M y Verdinelli M 1976. Nuevas consideraciones ecológicas sobre la cholguera de punta Loma, golfo Nuevo, Chubut. Revista Museo de La Plata (Nueva Serie) Zoología 118: 167-181.
- Bastida R, Urien CM, Lichtschein de Bastida V, Roux AM y Arias P 1981. Investigaciones sobre comunidades bentónicas. Características generales del sustrato (Campañas

- IV, V, X y XI del B/I «Shinkai Maru». En: Angelescu V (ed.) Campañas de investigación pesquera realizadas en el mar Argentino por los B/I «Shinkai Maru» y «Walther Herwig» y el B/P «Marburg», años 1978 y 1979. Resultados de la parte argentina. Contribución Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (Mar del Plata) 383: 318-339.
- Bastida R, Roux AM y Martínez DE 1992. Benthic communities of the Argentine continental shelf. *Oceanologica Acta* 15: 687-698.
- Bernasconi I 1964. Distribución geográfica de los equinoideos y asteroideos de la extremidad austral de Sudamérica. Seminario sobre biogeografía de los organismos marinos. Boletín Instituto de Biología Marina (Mar del Plata) 7: 43-50.
- Boraso de Zaixso AL 1983. Ecología de *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss en la prov. del Chubut (Rep. Argentina). Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 176 pp.
- Boraso de Zaixso AL 1995. Algas bentónicas de Puerto Deseado (Santa Cruz), Composición de la flora luego de la erupción del volcán Hudson (1991). Naturalia patagónica, Ciencias Biológicas 3 (1-2): 129-152.
- Boraso de Zaixso AL y Zaixso HE 1996. Asociaciones de algas bentónicas intermareales en el golfo San José (Chubut, Argentina). Naturalia patagónica, Ciencias Biológicas 4: 47-64.
- Boraso de Zaixso AL, Romanello EE y Escobar J 1999 a. *Codium vermilara* en golfo Nuevo (prov. del Chubut). Resúmenes V Congreso Latinoamericano y III Reunión Iberoamericana de Ficología, Puerto Varas, Chile: 63 .
- Boraso de Zaixso AL, Zaixso HE y Casas G 1999 b. Asociaciones de algas bentónicas submareales en el golfo San José (Chubut, Argentina). Physis (Buenos Aires) Sección A 57: 17-27.
- Borges M 2005. La ostra del Pacífico en la bahía Anegada (provincia de Buenos Aires). En: P. E. Penchaszadeh (ed.) Invasores. Invertebrados exóticos en el Río de la Plata y región marina aledaña. Eudeba, Buenos Aires: 311-367.
- Boschi EE 2000a. Species of decapod crustaceans and their distribution in the American marine zoogeographic provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 13: 7-136.
- Boschi EE 2000b. Biodiversity of marine decapod brachyuran of the Americas. *Journal of Crustacean Biology* 20 (Special 2): 337-342.
- Bremec CS, Lasta ML, Lucifora L y Valero J 1998. Análisis de la captura incidental asociada a la pesquería de vieira patagónica (*Zygochlamys patagonica* King & Broderip,

- 1832). Informe Técnico 22, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, 18 pp.
- Caille G y Colombo M 1994. Peces hallados en las praderas de macroalgas de la Bahía Bustamante, Chubut, Argentina. *Naturalia patagónica, Ciencias Biológicas* 2 (1-2): 89-91.
- Callebaut Cardu J y Borzone C 1979. Observaciones ecológicas del infralitoral de puerto Deseado (Provincia de Santa Cruz, Argentina). I Península Foca. *Ecosur* 6 (11): 45-54.
- Carreto JI, Lasta ML, Negri R y Benavides H 1981. Los fenómenos de marea roja y toxicidad de moluscos bivalvos en el mar argentino. Contribución Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (Mar del Plata) 399, 111 pp.
- Carriquiriborde L, Borzone C, Lizarralde Z, Pombo A, Manriquez R y Ichazo M 1983. Aspectos biocenológicos del golfo Nuevo (Chubut, Argentina). Informe Interno, Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, 12 pp.
- Casas GN y Piriz ML 1996. Surveys of *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyta) in Golfo Nuevo, Argentina. *Hydrobiologia* 326/327: 213-215.
- Chapman VJ 1960. Salt marshes and salt deserts of the world. Leonard Hill Limited, London, 392 pp.
- Chazdon RL, Colwell RK, Denslow JS y Guariguata M 1998. Statistical estimation of species richness of woody regeneration in primary and secondary rainforests of NE Costa Rica. En: Dallmeier F. y Comisky J (eds) *Forest Biodiversity in North, Central, and South America and the Caribbean: Research and Monitoring*. Parthenon Press, Paris: 285-309.
- Choat JH y Bellwood DR 1991. Reef fishes: Their history and evolution. En: Sale PF (ed.) *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, San Diego: 39-66.
- Ciocco N 1988. Observaciones sobre la ecología del molusco bivalvo *Chlamys tehuelchus* (d'Orb.) en el golfo San José (Chubut, Argentina). I. Análisis biocenótico. *Neotropica* 34: 3-22.
- Collantes M y Faggi A 1999. Los humedales del sur de Sudamérica. En: Malvárez AI (ed.) *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. MAB, Montevideo: 15-25.
- Connell JH 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Connor DW, Allen JH, Golding N, Howell KL, Lieberknecht LM, Northen KO y Reker JB 2004. The marine habitat classification for Britain and Ireland. Version 04.05© 2004 Copyright JNCC, Peterborough ISBN 1 861 07561 8 (internet version)
www.jncc.gov.uk/MarineHabitatClassification

- Cousseau M y Perrotta R 2000. Peces marinos de Argentina: biología, distribución, pesca. INIDEP, Mar del Plata, 163 pp.
- Dadon JR 1989. Pteropoda Euthecosomata del Mar Epicontinental Argentino y adyacencias. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 285 pp.
- Dahl E. 1952. Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. *Oikos* 4: 1-27.
- Díaz P, López Gappa JJ y Piriz ML 2002. Symptoms of eutrophication in intertidal macroalgal assemblages of Nuevo Gulf (Patagonia, Argentina). *Botanica Marina* 45: 267 – 273
- Elías I 1981. Estudios sobre la población del isópodo *Limnoria (Phycolimnoria) chilensis* Menzies, asociado al grampón de *Macrocystis pyrifera*. *Physis, Sección A* 40 (98): 33-42.
- Elías I y Rajoy CR 1992. Hábitos alimentarios del "salmón de mar" *Pseudopercis semifasciata* (Cuvier, 1829): Pinguipedidae en aguas norpatagónicas argentinas. *Revista de Biología Marina* 27: 133–146.
- Elías R y Vallarino EA 2001. The introduced barnacle *Balanus glandula* (Darwin) in the Mar del Plata port as a structuring species in the intertidal community. *Investigaciones Marinas (Valparaíso, Chile)* 29: 37-46.
- Escapa M, Isacch JP, Daleo P, Alberti J, Iribarne O, Borges M, Dos Santos EP, Gagliardini DA y Lasta M 2004. The distribution and ecological effects of the introduced pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in northern patagonia. *Journal of Shellfish Research* 23: 765-772.
- Escofet AM 1983. Community ecology of a sandy beach from Patagonia (Argentina, South America). Thesis (M. Sc.), University of Washington, USA, 122 pp.
- Escofet AM, Orensan JM, Olivier SR y Scarabino V 1978. Biocenología bentónica del golfo San Matías (Río Negro, Argentina): Metodología, experiencias y resultados del estudio ecológico de un gran espacio geográfico en América Latina. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México* 5 (1): 59 - 82.
- Escofet AM, Gianuca N, Maytía S y Scarabino V 1979. Playas arenosas del atlántico sudoccidental entre los 29° y 43° LS.: Consideraciones generales y esquema biocenológico. En: *Memorias del Seminario sobre ecología bentónica y sedimentación de la plataforma continental del Atlántico Sur*. UNESCO, Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y el Caribe, Montevideo: 245-258.

- Galván DE 2000. Poblamiento y utilización de refugios por especies ícticas en el arrecife artificial Albatros. Resúmenes IV Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Centro Nacional Patagónico y Universidad Nacional de la Patagonia, Puerto Madryn: 66.
- Galván DE, Parma AM y Venerus LA 2003. Estructura de las comunidades de peces de arrecifes templados en el litoral norpatagónico Argentino. Resúmenes XXIII Congreso de Ciencias del Mar, Sociedad Chilena de Ciencias del Mar y Universidad de Magallanes, Punta Arenas: 151.
- Galván DE y Parma AM 2003. Asociación entre variables microambientales y utilización de refugios en peces de arrecifes norpatagónicos. Resúmenes V Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Mar del Plata, Argentina: 109.
- Galván DE, Venerus LA, Irigoyen AJ, Parma AM y Gosztonyi AE 2005. Extension of the distributional range of the silver porgy, *Diplodus argenteus* (Valenciennes 1830), and the red porgy, *Pagrus pagrus* (Linnaeus 1758) (Sparidae) in Northern Patagonia, South-Western Atlantic. Journal of Applied Ichthyology 21: 444–447.
- Glorioso PD 1987. Temperature distribution related to shelf-sea fronts on the Patagonian shelf. Continental Shelf Research 14: 267-278.
- Goldstein HE y Cousseau MB 1987. Estudios sobre el régimen alimentario el mero (*Acanthistius brasiliensis*) y su relación con la características morfométricas del sistema digestivo (Pisces, Fam. Serranidae). Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero 7: 85-104.
- Gómes Simes E 1993. *Balanus glandula* Darwin, 1854 (Cirripedia: Operculata) en los golfo Nuevo y San José, Chubut, Argentina. Resúmenes Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar 1993, Puerto Madryn: 93.
- González RAC 1993. Variaciones en la abundancia de las especies ícticas durante un ciclo anual, en una restinga del submareal costero norpatagónico. Actas II Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Universidad Nacional de la Patagonia y Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn: 118-128
- González RAC 2002. Alimentación del salmón de mar *Pseudopercis semifasciata* (Cuvier, 1829) en el golfo San Matías. Instituto de Biología Marina y Pesquera (San Antonio Oeste), Serie Publicaciones 1: 14–21
- Grove RS, Sonu JC y Nakamura M 1989. Recent Japanese trends in fishing design and planning. Bulletin of Marine Science 44: 984-996.
- Guerrero RA y Piola AR 1997. Masas de agua en la plataforma continental. En: Boschi EE (ed.) El Mar Argentino y sus recursos pesqueros, 1. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata: 107-118.

- Guille A y Soyer J 1976. Prospections bionomiques du plateau continental des îles Kerguelen, golfe de Morbihan et golfe des Baleiniers. Comission Nationale Française de la Recherche Antarctique, Paris, 39 : 49-82.
- Guiry MD y Guiry GM 2007. AlgaeBase version 4.2. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>.
- Halperin DR de 1967. Cianofíceas marinas de Puerto Deseado (provincia de Santa Cruz, Argentina), II. Darwiniana 14: 273-354.
- Halperin DR de. 1970. Cianofíceas marinas del Chubut (Argentina). I. Golfo San José, golfo Nuevo y alrededores de Rawson. Physis 30 (80): 33-96.
- Hall MA y Boraso AL 1975. Clasificación de asociaciones vegetales bentónicas por métodos objetivos; aplicación al mediolitoral de una playa rocosa. Physis 34 (88): 31-47.
- Irigoyen AJ 2006. Distribución espacial y temporal del mero (*Acanthistius brasiliensis*) en la plataforma argentina. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, 54 pp.
- Irigoyen AJ, Galván D y Venerus L 2003. Registro de dos especies de peces de aguas calido-templadas, *Epinephelus marginatus* (Lowe1834) y *Seriola lalandi* Valenciennes 1833, en los gulfos norpatagónicos. Resúmenes V Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar. Universidad Nacional de Mar del Plata e Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata (Argentina): 123.
- Irigoyen AJ, Galván DE y Venerus LA 2005. Occurrence of dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) in gulfs of northern Patagonia, Argentina. Journal of Fish Biology 67: 1741–1745.
- Knox GA 1960. Littoral ecology and biogeography of the southern oceans. Proceedings of the Royal Society, Ser. B, 152: 577-624.
- Kühnemann O 1963. Penetración de *Macrocystis pyrifera* en la Ría de Puerto Deseado. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 10 (1-2) : 105-112.
- Kühnemann O 1969. Vegetación marina de la Ría de Puerto Deseado. Opera Lilloana (Tucumán) 17: 123 pp.
- Kühnemann O 1970. Algunas consideraciones sobre los bosques de *Macrocystis pyrifera*. Physis 29: 273-296.
- Kühnemann O 1972. Bosquejo fitogeográfico de la vegetación marina del litoral argentino. Physis 31 (82): 117-142 y 31 (83): 295-325.
- Kühnemann O 1976. Observaciones ecológicas sobre la vegetación marina y terrestre de la isla de los Estados (Tierra del Fuego, Argentina). Ecosur 3 (6): 121-248.
- Linley EAS, Newell RC y Bosma SA. 1981. Heterotrophic utilisation of mucilage released during fragmentation of kelp (*Ecklonia maxima* and *Laminaria pallida*). I.

- Development of microbial communities associated with the degradation of kelp mucilage. *Marine Ecology Progress Series* 4: 31-41.
- Lizarralde ZI 2001. Ecología y reproducción de *Tellina petitiana* d'Orbigny en el golfo Nuevo (Chubut, Argentina). Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn, 148 pp.
- Lizarralde ZI 2004a. Distribución y abundancia de *Tellina petitiana* (Bivalvia, Tellinidae) en Cerro Avanzado, Chubut, Argentina. *Physis* (Buenos Aires), Sección A, 60: 7-14.
- Lizarralde ZI 2004b. Las comunidades bentónicas y su relación con las aves playeras. En: Albrieu C, Imberti S y Ferrari S (eds.). *Las aves de la patagonia sur, el estuario del río Gallegos y zonas aledañas*. Editorial Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos, Argentina: 26-29.
- Lewis JB 1964. *The ecology of rocky shores*. English University Press Ltd., London, 323 pp.
- López RB 1964. Problemas de la distribución geográfica de los peces marinos sudamericanos. Seminario sobre biogeografía de los organismos marinos. Boletín Instituto de Biología Marina (Mar del Plata) 7: 57-63.
- López Gappa JJ y Lichtschein V 1988. Geographic distribution of bryozoans in the Argentine Sea. *Oceanologica Acta* 11: 89-99.
- López Gappa JJ y Romanello EE 1985. Sobre la distribución de la asociación *Lulworthia* sp. (Ascomycotina) – *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Agardh (Phaeophyta). Contribuciones del Centro Nacional Patagónico 107: 6 pp.
- López Gappa JJ, Romanello EE y Hernández DA 1982. Observaciones sobre la macrofauna y flora asociada a los grampones de *Macrocystis pyrifera* (L.) J. Agardh en la Ría Deseado (Santa Cruz, Argentina). *Ecosur* 9: 67-106.
- Lorusso V. 2005. Estudio de comunidades de nematodos de la marisma Fuerte San José. Tesis de Grado Biología, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia S. J. Bosco, Argentina, 60 pp.
- Lucas MI, Newell RC y Velimirov B. 1981. Heterotrophic utilisation of mucilage released during fragmentation of kelp (*Ecklonia maxima* and *Laminaria pallida*). II. Differential utilisation of dissolved organic components from kelp mucilage. *Marine Ecology Progress Series* 4: 43-55.
- Madden CJ, Grossman DH y Goodin KL 2005. *Coastal and Marine Systems of North America: Framework for an ecological classification standard: Version II*. NatureServe, Arlington, Virginia, 48 pp.
- Margalef R 1974. *Ecología*. Ediciones Omega S.A., Barcelona, 951 pp.
- McGurrin JM y Felder AJ 1989. Tenneco II artificial reef project: an evaluation of rigs to reef fisheries development. *Bulletin of Marine Science* 44: 777-781.

- Marraco HG 1997. Distribución vertical de *Darina solenoides* en el área patagónica norte. Tesis de Grado Biología, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia S. J. Bosco, 89 pp.
- McLachlan A 1990. Dissipative beaches and macrofauna communities on exposed intertidal sands. *Journal of Coastal Research* 6: 57-71.
- Mendoza ML 2002. Presencia del género *Jania* Lamouroux (Rhodophyta, Corallinales) para la costa de la Argentina). *Naturalia patagónica, Ciencias Biológicas* 1: 51-59.
- Mendoza M, Boraso A, Zaixso H, Nizovoy A y Ramos L 2005. Composición estacional del estrato herbáceo-mucinal en un bosque de *Macrocystis pyrifera* de Isla Despard (Canal de Beagle, Argentina). *Resúmenes XI Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar. Viña del Mar, Chile*: 168.
- Menni RC y Gosztonyi AE 1982. Benthic and semidemersal fish associations in the Argentine Sea. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 17: 1-29.
- Menni RC y López HL 1984. Distributional patterns of Argentine marine fishes. *Physis (Buenos Aires) Sección A* 42 (103): 71-85.
- Menni R, Ringuelet R y Arámburu R 1984. Peces marinos de la Argentina y Uruguay. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires, 359 pp.
- Möbius K 1877. Die Auster und die Austernwirtschaft. Wiegandt, Hempel & Parry, Berlin. (Traducción al inglés de United States Community of Fish and Fisheries, Report of Community for 1880: 683-751).
- Morsan EM 2000. Dinámica poblacional y explotación pesquera de la almeja púrpura, *Amiantis purpurata* (Lamarck, 1818). Tesis Doctoral Universidad Nacional del Sur, 182 pp.
- Numachi R 1977. Biological research on the oyster. Ecology. En: Imai T (ed.) *Aquaculture in shallow seas: Progress in shallow sea culture*. Amerind Publishing Company, New Delhi: 133-144.
- Olivier SR, Kreibohm de Paternoster I y Bastida R 1966. Estudios biocenóticos en las costas de Chubut (Argentina). I. Zonación biocenológica de Puerto Pardelas (Golfo Nuevo). *Boletín del Instituto de Biología Marina (Mar del Plata)* 10, 74 pp.
- Olivier SR, Christiansen HE y Capitoli R 1970. Notas preliminares sobre la vieyra tehuelche del golfo San Matías (Pcia. Río Negro). Contribución Instituto de Biología Marina (Mar del Plata, Argentina) 123, 29 pp.
- Olla BL, Bejda AJ y Martin AD 1979. Seasonal dispersal and habitat selection of cunner, *Tautogolabrus adspersus*, and young tautog, *Tautoga onitis*, in Fire Island Inlet, Long Island, New York. *Fisheries Bulletin* 77: 255-261.

- Orensanz JM, 1986. Size, environment and density: the regulation of a scallop stock and its management implications. En: Jamieson GS y Bourne N (eds), North Pacific Workshop on Stock Assessment and Management of Invertebrates. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 92: 195-227.
- Orensanz JM, Pascual M y Fernández M 1991. Argentina. En: Shumway SE (ed.), Scallops: Biology, ecology and aquaculture. Elsevier, Amsterdam: 981-999.
- Orensanz JM, Schwindt E, Pastorino G, Bortolus A, Casas G, Darrigan G, Elías R, López Gappa JJ, Obenat S, Pascual M, Penchaszadeh P, Piriz ML, Scarabino F, Spivak ED y Vallarino E 2002. No longer the pristine confines of the world ocean: a survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. Biological Invasions 4: 115-143.
- Otaegui AV y Zaixso HE 1974. Distribución vertical de los moluscos marinos del litoral rocoso de la ría de Puerto Deseado (Santa Cruz, Argentina). Una guía para reconocer los diferentes pisos y horizontes litorales. Physis, Sección A, 33: 321-334.
- Paggi AC 1981. Presencia de *Clunio brasiliensis* Oliveira 1950 (Diptera Chironomidae Orthocladiinae) en Puerto Deseado, Argentina. Physis (Buenos Aires), Sección A, 33: 47-49.
- Pagnoni GO 1997. Poblamiento de la infauna en la zona intermareal del golfo San José (Provincia del Chubut) y su importancia en la alimentación de aves migradoras. Tesis Doctoral, Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Plata, 280 pp.
- Pallares R y Hall MA 1974. Análisis bioestadístico-ecológico de la fauna de copépodos asociados a los bosques de *Macrocystis pyrifera*. Physis (Buenos Aires) Sección A 33 (86): 275-319 y 33 (87): 409-432.
- Pastor de Ward CT 1998. Distribución espacial de nemátodos libres de la ria Deseado, Santa Cruz (Patagonia, Argentina). Revista de Biología Marina y Oceanografía (Chile) 33: 291-311.
- Paternoster IK de y Escofet A 1976. La fauna de anfípodos asociada a los bosques de *Macrocystis pyrifera* en el Chubut: *Amphitoe femorata* (Kroyer) (Amphitoidae) y *Bircenna fulva* Chilton (Eophliantidae). Physis (Buenos Aires), Sección A, 35: 77-91.
- Parker G, Paterlini MCy Violante MA 1997. El fondo marino. En: Boschi EE (ed.) El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo pesquero (Mar del Plata) 1: 65-68.
- Parma A, Pascual M y Sar E 1987. Clave para el reconocimiento de los géneros de algas macrofitas del intermareal rocoso bonarense. Serie Técnica y Didáctica, Serie aperiódica de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata (Argentina) 15, 29 pp.

- Penchaszadeh PE 1979. Estructura de la comunidad y procesos que la determinan en bancos circalitorales de mejillón *Mytilus platensis*. Memorias del Seminario sobre ecología bentónica y sedimentación de la plataforma continental del Atlántico Sur. UNESCO, Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América latina y el caribe, Montevideo: 131-147.
- Pérès JM 1982a. Zonations. En: Kinne O (ed.) Marine Ecology. A comprehensive, integrated treatise on life in oceans and coastal waters, 5 (1). John Wiley & Sons, Chichester: 9-45.
- Pérès JM 1982b. General features of organismic assemblages in pelagial and benthal. En: Kinne O (ed.) Marine Ecology. A comprehensive, integrated treatise on life in oceans and coastal waters, 5 (1). John Wiley & Sons, Chichester: 47-66.
- Pérès JM 1982c. Major benthic assemblages. En: Kinne O (ed.) Marine Ecology. A comprehensive, integrated treatise on life in oceans and coastal waters, 5 (1). John Wiley & Sons, Chichester: 373-522.
- Petersen CGJ 1911. Valuation of the sea. I. Animal life of the sea-bottom, its food and quantity. Reports of the Danish Biological Station 20: 1-81.
- Petersen CGJ 1913. Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography. Reports of the Danish Biological Station 21: 1-44.
- Piola AR y Rivas AL 1997. Corrientes en la plataforma argentina. En: Boschi EE (ed.) El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo pesquero (Mar del Plata) 1: 119-132.
- Piriz ML y Casas G 1994. Occurrence of *Undaria pinnatifida* in Golfo Nuevo, Argentina. Applied Phycology Forum 10 (3): 4.
- Quartino ML, Zaixso HE y Boraso de Zaixso AL 2005. Biological and environmental characterisation of marine macroalgae assemblages in Potter cove, South Shetland Islands, Antarctica. Botanica Marina 98 (3):187-197.
- Quast JC 1968. Fish fauna of the rocky inshore zone. In W. H. North y C. L. Hubbs (eds.) Utilization of kelp- bed resources in southern California. State of California Department of Fish and Game Fish Bulletin 139: 35-54.
- Raffaelli D y Hawkins S 1996. Intertidal ecology. Chapman & Hall, London, 356 pp.
- Ragonese AE y Piccinini BG 1972. La vegetación de la “Isla de los Pájaros” (Provincia del Chubut). Idia (Buenos Aires) (291): 31-50.
- Ringuelet RA 1963. Estudios ecológicos en el litoral patagónico. El piso supralitoral en la ría Deseado (Santa Cruz, Argentina). Physis (Buenos Aires) 24 (67): 103-106.

- Ringuelet RA, Amor A, Magaldi N y Pallares R 1962. Estudio ecológico de la fauna intercotidal de Puerto Deseado en febrero de 1961. *Physis* (Buenos Aires) 23 (64): 35-52.
- Ringuelet RA, Dioni W y Bückle F 1963. Reconocimiento previo de la distribución de la iliofauna en el fango intertidal de Puerto Deseado (Santa Cruz, Argentina). *Physis* (Buenos Aires) 24: 95-101.
- Roux AM y Fernández M 1997 Caracterización de los fondos de pesca del langostino patagónico *Pleoticus muelleri* en el golfo San Jorge y litoral de la provincia del Chubut-Argentina. Informe Técnico INIDEP (Mar del Plata) 13, 28 pp.
- Roux AM, Fernández M y Bremec C 1995. Estudio preliminar de las comunidades bentónicas de los fondos de pesca del langostino patagónico del golfo San Jorge (Argentina). *Ciencias Marinas* 21 (3): 295-310.
- Salvat B 1964. Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sediments meubles intertidaux et la répartition verticale de la faune endogénee. *Comptes Rendues de l'Académie des Sciences, Paris*, 259: 1576-1579.
- Salvat B 1967. La macrofaune carcinologique endogénee des sédiments meublés intertidaux (tanaïdaces, isopodes et amphipodes): éthologie, bionomie et cycle biologique. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Ser. A*, 45: 1-275.
- Sánchez F y Prenski LB 1996. Ecología trófica de peces demersales en el golfo San Jorge. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 10: 57-71.
- Sánchez V y Zaixso HE 1995. Secuencias de recolonización mesolitoral en una costa rocosa del golfo San José (Chubut, Argentina). *Naturalia patagónica, Ciencias Biológicas* 3: 57-83.
- Scasso LM y Piola AR 1988. Intercambio neto de agua entre el mar y la atmósfera en el golfo San Matías. *Geoacta* 15: 13-31.
- Shatkin G, Shumway SE y Hawes, R 1997. Considerations regarding the possible introduction of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) to the Gulf of Maine: A review of global experience. *Journal of Shellfish Research* 16: 463-477.
- Skottsberg C 1941. Communities of Marine Algae in Subantarctic and Antarctic waters. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Tredje Serien, 19 (4), 92 pp., 7 figs., 3 pls.
- Spivak ED 2005. Los cirripedios litorales (Cirripedia, Thoracica, Balanomorpha) de la región del Río de la Plata y las costas marinas adyacentes. En: Penchaszadeh PE (ed.) Invasores. Invertebrados exóticos en el Río de la Plata y región marina aledaña. Eudeba, Buenos Aires: 251-309.

- Spivak ED y L'Hoste SG 1976. Presencia de cuatro especies de *Balanus* en la costa de la provincia de Buenos Aires. Distribución y aspectos ecológicos. Edición del autor, Mar del Plata, 17 pp.
- Stanley DR y Wilson CA 1997. Seasonal and spatial variation in the abundance and size distribution of fishes associated with a petroleum platform in the Northern Gulf of Mexico. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 54: 1166-1176.
- Stephenson TA. y Stephenson A 1972. Life between tidemarks on rocky shores. W. H. Freeman & Co., San Francisco, 425 pp.
- Stuardo J 1964. Distribución de los moluscos marinos litorales en Latinoamérica. Seminario sobre biogeografía de los organismos marinos. Boletín Instituto de Biología Marina (Mar del Plata) 7: 79-91.
- Stuart V, Newell RC y Lucas MI. 1982. Conversion of kelp debris and fecal material of the mussel *Aulacomya ater* by marine micro-organisms. Marine Ecology Progress Series 7: 47-57.
- Trancart M 1978. Biologie et possibilités d'exploitation de *Mytilus platensis* (d'Orb.) dans le golfe San José, peninsule Valdés, Argentine. Thèse de Doctorat de 3^{ème} Cycle, Oceanologie, Université d'Aix-Marseille II, 86 pp.
- Urquiola de De Carli MJ y Aramayo SA 1970. Observaciones ecológicas sobre la cholguera de punta Loma (Golfo Nuevo). Neotrópica 16 (2): 35-41.
- Vallarino EA y Elías R 1997. The dynamics of an introduced *Balanus glandula* population in the southwestern Atlantic rocky shores. The consequences on the intertidal community. Pubblicazioni della Stazioni Zoologica di Napoli, Marine Ecology 18: 319-335.
- Vanella F, Calvo J, Romero C y Fernández D 2003. Efecto del corte del dosel de un bosque de *Macrocystis pyrifera* del canal Beagle sobre la fauna íctica asociada. Resúmenes XXIII Congreso de Ciencias del Mar, Punta Arenas (Chile): 137.
- Van Treeck P y Schuhmacher H 1998. Mass diving tourism - A new dimension calls for new management approaches. Marine Pollution Bulletin 37:499-504
- Venerus LA 2006. Dinámica espacial del salmón de mar *Pseudopercis semifasciata*. Implicancias para el uso sustentable de sistemas de arrecifes rocosos. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 182 pp.
- Venerus LA, Galván DE, Irigoyen AJ y Gosztonyi AE 2007. First record of the namorado sandperch, *Pseudopercis numida* Miranda-Ribeiro, 1903 (Pinguipedidae; Osteichthyes) in Argentine waters. Journal of Applied Ichthyology 23: 110-112.

- Walne P 1979. Culture of bivalve molluscs: 50 years of experience in Conwy. Fishing News Books Ltd., Surrey, 189 pp.
- Walosek D 1982. Zur Verbreitung, Variabilität, Taxonomie, Biologie und Nutzbarkeit von *Chlamys patagonica* (King & Broderip, 1832) (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae). Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades des Fachbereichs Biologie der Universität Hamburg, 141 pp., XIV Taf.
- Zaixso HE 1975. Distribución vertical de los moluscos marinos de la ría Deseado (Santa Cruz, Argentina). Sustratos con fracción limosa. *Physis* (Buenos Aires), Sección A, 34 (89): 229-243.
- Zaixso HE 1996. Distribución de *Chlamys tehuelcha* y *Chlamys patagonica* (Bivalvia, Pectinidae) en el golfo San José (Chubut, Argentina) en función de la profundidad y del sustrato . *Physis* (Buenos Aires), Sección A, 51 (120-121): 1-11.
- Zaixso HE 1997. Asociaciones de moluscos bentónicos submareales del golfo San José y sur del golfo San Matías (Chubut, Argentina). *Physis* (Buenos Aires), Sección A, 54 (126-127): 1-21.
- Zaixso HE 1999. Distribución submareal del mitílido *Aulacomya atra atra* (Molina) en el golfo San José (Argentina) en relación a la profundidad, características del fondo y condiciones hidrográficas. *Physis* (Buenos Aires), Sección A, 57 (132-133): 1-10.
- Zaixso HE 2003. Ecología de la cholga, *Aulacomya atra atra*. Resúmenes XXIII Congreso de Ciencias del Mar, Punta Arenas, Chile: 51.
- Zaixso HE 2004. Bancos de cholga *Aulacomya atra atra* (Molina) (Bivalvia: Mytilidae) del golfo San José (Chubut, Argentina): Diversidad y relaciones con facies afines. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 39 (2): 61-78.
- Zaixso HE y Pastor CT 1977. Observaciones sobre la ecología de los mitílidos de la ría Deseado. I. Distribución y análisis biocenótico. *Ecosur* 4: 1-46.
- Zaixso HE, Boraso de Zaixso AL y López Gappa JJ 1978. Observaciones sobre el mesolitoral rocoso de la zona de Ushuaia (Tierra del Fuego) Argentina. *Ecosur* 5 (10):119-130.
- Zaixso HE, Lizarralde ZI, Pastor C, Gómes Simes E, Romanello E y Pagnoni G 1998. Distribución espacial del macrozoobentos submareal del golfo San José (Chubut, Argentina). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 33: 43-72.