

## Tesis Doctoral

# Macroalgas bentónicas como sustrato y refugio de invertebrados marinos

Liuzzi, María Gabriela

2010

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Liuzzi, María Gabriela. (2010). Macroalgas bentónicas como sustrato y refugio de invertebrados marinos. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Liuzzi, María Gabriela. "Macroalgas bentónicas como sustrato y refugio de invertebrados marinos". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2010.

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental

# MACROALGAS BENTÓNICAS COMO SUSTRATO Y REFUGIO DE INVERTEBRADOS MARINOS

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área: Ciencias Biológicas

**María Gabriela Liuzzi**

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Juan López Gappa

CONSEJERO DE ESTUDIOS: Dr. Daniel Roccatagliata

Lugar de trabajo: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"

Buenos Aires, 2010

## Agradecimientos

- A mi director, el Dr. Juan López Gappa, por su apoyo, paciencia, dedicación y porque sin sus conocimientos no hubiese sido posible culminar esta tesis en tiempo y forma.
- A la Dra. Alicia Rico por haberme abierto las puertas de su casa y por el apoyo logístico en la ciudad de Comodoro Rivadavia, lugar donde realicé la recolección de las primeras muestras.
- A Roxana Peralta por haber trabajado a mi lado en los intermareales de Comodoro Rivadavia y Rada Tilly.
- A la Lic. María Luz Piriz por haberme alojado en su hogar y por enseñarme a identificar macroalgas bentónicas patagónicas.
- A Neco y Mari (mis padres) que fueron los ayudantes de campo que hicieron posible la recolección de las muestras del intermareal de las ciudades de Necochea y Quequén.
- Al Lic. Néstor Landoni por ayudarme en el proceso de conservación de las muestras y por las lecciones de Microsoft Access que me permitieron confeccionar mi base de datos bibliográfica.
- Al Dr. Daniel Roccatagliata por la identificación del tanaidáceo *Pseudonototanis* y por el asesoramiento continuo.
- A la Dra. Brenda Doti por la identificación de todos los isópodos Asellota asociados a las coralináceas intermareales.
- A la Dra. Gloria Alonso por la identificación de todos los anfípodos hallados en asociación con estas rodofitas calcáreas.
- Al Dr. Diego Zelaya por la identificación de muchos de los moluscos bivalvos y gastrópodos patagónicos.
- A la Dra. Mercedes Varela por la identificación de la ascidia bonaerense *Molgula pyriformis*.
- Al Dr. Martín Ramírez por las fotografías tomadas a *Antarctothoa bougainvillei* con microscopio electrónico de barrido.
- A la Dra. Liliana Quartino por ceder material antártico a partir del cual se describió a *Osthimosia chaotica* sp. nov. y por la bibliografía de macroalgas antárticas.
- A la Lic. Andrea Coradeghini por la paciencia y dedicación con que colaboró facilitando las muestras del herbario del MACN.

- A la Dra. Alicia Boraso por su asesoramiento en taxonomía de macroalgas bentónicas.
- A los Lic. Alejandro Tablado y Néida Lascano por facilitarme bibliografía relacionada con las colecciones científicas de los museos.
- Al Dr. Sergio Miquel por facilitar su impresora.
- A todos los integrantes de la División Invertebrados del MACN por su amistad y apoyo de todos los días.
- A mis padres y a mi hermana por estar siempre.
- A Martín por ayudarme, aconsejarme, cuidarme y por haberme elegido.
- A mis amigos por compartir sus vidas conmigo.

## Índice

	Pág.
➤ Resumen en español	6
➤ Resumen en inglés	7
➤ Introducción general	8
• Macroalgas	8
• Briozoos	9
• Incrustaciones biológicas y epibiosis	13
• Biogeografía	16
• Objetivos	17
➤ Capítulo I	18
• Introducción	19
• Materiales y métodos	24
Algas y sus relaciones con los briozoos	24
Briozoos	27
Grupos funcionales y distancia taxonómica en macroalgas	27
• Resultados	30
Algas	30
Relación entre macroalgas y briozoos	38
Briozoos	38
Grupos funcionales y distancia taxonómica en macroalgas	47
• Discusión	52
➤ Capítulo II	59
• Introducción	60
• Materiales y métodos	62
• Resultados	63
Descripción de una nueva especie del género <i>Osthimosia</i>	63
Observaciones	75
Nuevas especies aún no descritas	77
Ampliación del rango de distribución de algunos taxones	77
• Discusión	79
➤ Capítulo III	81
• Introducción	82
• Materiales y métodos	84
• Resultados	91
• Discusión	108
➤ Capítulo IV	111
• Introducción	112
• Materiales y métodos	116
• Resultados	120
• Discusión	128

➤ Principales resultados y conclusiones finales	132
➤ Bibliografía	136
➤ Apéndice 1	157
➤ Apéndice 2	162
➤ Apéndice 3	167
➤ Apéndice 4	170
➤ Apéndice 5	171
➤ Apéndice 6	173
➤ Trabajos publicados en relación a la presente tesis de doctorado	176

# Macroalgas bentónicas como sustrato y refugio de invertebrados marinos

## Resumen

Las macroalgas constituyen un sustrato favorable para el asentamiento de epibiontes y forman matrices tridimensionales que facilitan la supervivencia de macroinvertebrados en ambientes de elevado estrés. En esta tesis se abordaron cuatro líneas de trabajo tendientes a dilucidar las interacciones producidas entre las macroalgas bentónicas y los invertebrados marinos. Se estudió la composición y biogeografía de briozoos epibiontes de macroalgas a lo largo de 29 grados de latitud a partir de muestras depositadas en el herbario del Museo Argentino de Ciencias Naturales. Aunque los patrones hallados están influenciados por la distribución desigual del esfuerzo de muestreo, puede concluirse que la biodiversidad de los briozoos y macroalgas es mayor en la Patagonia austral que en el litoral bonaerense y rionegrino. Se describe una nueva especie de briozoo antártico (*Osthimosia chaotica*) y se identifican otras dos nuevas especies, aún no descriptas. También se amplía la distribución geográfica para cuatro taxones. Se analizó el recambio taxonómico y las variaciones en la estructura del ensamble de macroinvertebrados asociado a coralináceas intermareales a diferentes escalas espaciales. Los resultados muestran que los cambios observados entre provincias son los más marcados, reflejando un reemplazo casi completo entre biotas de aguas templado-cálidas y templado-frías en el Atlántico Sudoccidental. Se estudió la distribución de colonias del briozoo *Antarctothoa bougainvillei* sobre la rodofita *Hymenena laciniata* en ambientes someros de Bahía San Sebastián (Tierra del Fuego). Las ancéstrulas se asentaron principalmente en las áreas centrales de las frondes, orientándose hacia las partes jóvenes del alga. Las colonias recubren una baja proporción de tejidos reproductivos algales sugiriendo que, en caso de existir, su efecto negativo sobre el alga sería mínimo.

Palabras clave: epibiosis, Bryozoa, macroalgas, invertebrados bentónicos, biodiversidad, recambio taxonómico, biogeografía

# Benthic macroalgae as substrate and refuge for marine invertebrates

## Abstract

Macroalgae are a suitable substrate for the settlement of epibionts and make up three-dimensional matrices that allow the survival of macroinvertebrates in highly stressed habitats. The present work is divided in four lines of research and deals with the study of interactions between benthic macroalgae and marine invertebrates. The composition and biogeographic affinities of epiphytic bryozoans were analysed along 29 degrees of latitude based on material deposited in the phycological herbarium of the Museo Argentino de Ciencias Naturales. Although the patterns that were found are influenced by the unequal distribution of the sampling effort, it can be concluded that the biodiversity of bryozoans and macroalgae is higher in southern Patagonia than along the coasts of Buenos Aires and Río Negro provinces. A new species of Antarctic bryozoan was described (*Osthimosia chaotica*) and the presence of other two new, but yet undescribed, species was recognized. The geographic range of four bryozoans was also extended. The taxonomic turnover and the changes in assemblage structure of macroinvertebrates associated with intertidal coralline turfs was analysed at different spatial scales. Clear-cut changes occur between provinces, mainly due to an almost complete replacement between warm-temperate and cold-temperate biotas in the Southwest Atlantic. The distribution of colonies of the bryozoan *Antarctothoa bougainvillei* on the red alga *Hymenena laciniata* was analysed in shallow habitats of Bahía San Sebastián (Tierra del Fuego). The ancestrulae settle mainly on the central areas of the fronds, facing towards the younger growing edges. A low proportion of reproductive algal tissues is covered by the colonies, suggesting that a negative effect, if present, would be minimal.

Key words: epibiosis, Bryozoa, macroalgae, benthic invertebrates, biodiversity, taxonomic turnover, biogeography

# MACROALGAS BENTÓNICAS COMO SUSTRATO Y REFUGIO DE INVERTEBRADOS MARINOS

## Introducción general

### Macroalgas

Las algas son organismos talófitos, es decir, son vegetales que carecen de raíces, tallos y hojas. Se caracterizan por presentar clorofila *a* como pigmento fotosintético primario y por carecer de una cubierta estéril alrededor de las células reproductivas (Lee 1989).

Las macroalgas tratadas en esta tesis pertenecen a los phyla Rhodophyta, Chlorophyta y Heterokontophyta (que incluye a la Clase Phaeophyceae). Las características de cada uno son las siguientes:

Rhodophyta (también conocidas como algas rojas): constituidas por células eucariotas con cloroplastos rodeados por dos membranas. Presentan clorofilas *a*, *d* y ficobiliproteínas como pigmentos fotosintéticos. Carecen de células flageladas. El producto de reserva es el almidón florideo, que se acumula formando gránulos en el citoplasma.

Chlorophyta (también conocidas como algas verdes): constituidas por células eucariotas con cloroplastos rodeados por dos membranas. Presentan clorofilas *a* y *b* como pigmentos fotosintéticos. El producto de reserva es el almidón, que se encuentra dentro del cloroplasto.

Phaeophyceae (también conocidas como algas pardas): constituidas por células eucariotas con cloroplastos rodeados por cuatro membranas. Presentan clorofilas *a*, *c*<sub>1</sub>, *c*<sub>2</sub> y fucoxantina como pigmentos fotosintéticos. Las células móviles (zoosporas o gametas) presentan dos flagelos, uno anterior y otro

posterior. El producto de reserva es la crisolaminarina, que se encuentra en el citoplasma, dentro de vesículas.

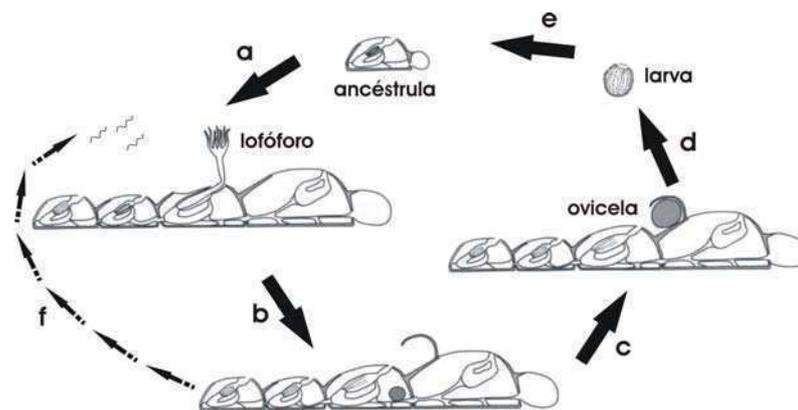
## Briozoos

Los briozoos constituyen el phylum más diversificado dentro de los lofoforados, con más de 5500 especies descritas (Massard y Geimer 2008). En su gran mayoría forman colonias sésiles y habitan principalmente ambientes marinos (López Gappa y Sabattini 2008), aunque hay registradas hasta el momento unas 88 especies de aguas continentales (Massard y Geimer 2008).

Las estructuras básicas que se pueden reconocer en los zooides y colonias se ilustran en la Fig. 1. El orificio primario es una abertura en la pared del zooide a través de la cual éste protruye hacia el exterior (Fig. 1a, d). En algunas especies existe un borde que rodea al orificio primario llamado peristoma. El lofóforo (Fig. 1c) es un anillo de tentáculos ciliados que rodean a la boca con el cual el zooide filtra el agua y se alimenta. El opérculo (Fig. 1c, e) es una estructura generalmente quitinosa que permite el cierre del orificio primario. El movimiento de apertura y cierre del opérculo se produce a través de cóndilos (Fig. 1d). Éstos son un par de protuberancias situadas a los lados del orificio primario y sobre las cuales pivotea el opérculo. En algunas especies el orificio primario presenta una hendidura proximal conocida como sinus (Fig. 1e).

Las colonias están constituidas por zooides genéticamente idénticos que se multiplican por brotación (reproducción asexual clonal, Massard y Geimer 2008) a partir de un primer zooide llamado ancéstrula. La ancéstrula puede ser esquizoporeloide (Fig. 1a), cuando el orificio primario se ubica sobre la pared frontal calcificada, o tatiforme (Fig. 1b) cuando el orificio primario se encuentra sobre una membrana frontal flexible (Hughes et al. 2008). El mecanismo por el cual la ancéstrula origina una colonia se denomina astogenia. En la mayoría de las especies los zooides son hermafroditas, pero en algunas se diferencian en masculinos y femeninos (López Gappa y Sabattini 2008, Fig. 1e). En el Orden Cheilostomata, los zooides femeninos conforman estructuras que actúan como cámaras incubatrices llamadas oviceles (Fig. 1e, f). Las oviceles están rodeadas por dos

capas, una interna por lo general membranosa conocida como entooecio y otra externa, habitualmente calcificada, llamada ectooecio. La gran mayoría de los briozoos produce larvas lecitotróficas que poseen dispersión limitada (Clarke y Lidgard 2000). Una vez que la larva se asienta sufre una metamorfosis que da como resultado a la ancéstrula (Zimmer y Woollacott 1977). A continuación se ilustra un ciclo de vida idealizado (basado en Lidgard 2008):



en donde **a** representa la formación de una colonia a partir de una ancéstrula mediante brotaciones sucesivas de los zooides. Una vez que los zooides están maduros producen gametas (**b**), los oocitos son retenidos mientras que los espermatozoides son liberados al agua (**f**). Los tentáculos del lofóforo capturan los espermatozoides produciéndose la fertilización del oocito (**c**) y la formación de una ovicela para incubar al embrión. Finalmente, la larva abandona la ovicela y luego de una etapa de vida libre se asienta sobre un sustrato sufriendo una rápida metamorfosis (**e**) para transformarse en la ancéstrula.

Los zooides pueden ser polimórficos y estar especializados en diferentes funciones dentro de la colonia (Silén 1977). Los que se encargan de la alimentación se conocen como autozooides. Los que cumplen funciones defensivas se llaman avicularias. Dependiendo de su posición y tamaño se denominan avicularias vicarias si reemplazan a un zooides en una serie lineal, o avicularias adventicias (Fig. 1d, f) cuando están considerablemente reducidas y se desarrollan sobre las paredes frontales o laterales de los zooides. Las vibracularias son los polimorfos encargados de la limpieza de la superficie de la colonia y en algunos casos cumplen funciones de locomoción.

Los tipos de crecimiento incrustante (Fig. 1d, e) y erecto (Fig. 1f) son los más comunes en los briozoos. Las colonias incrustantes, es decir las que tapizan el sustrato adquiriendo su forma, pueden ser unilaminares (cuando todos sus zooides están en contacto con el sustrato) o multilaminares (cuando algunos zooides se encuentran por encima de los basales). A su vez, las colonias pueden ser uniseriales, si están formadas por una única serie de zooides, o pluriseriales si están constituidas por más de una hilera de zooides.

El phylum Bryozoa se divide en 3 Clases:

Phylactolaemata: conformada por especies dulceacuícolas de colonias gelatinosas o membranosas, sin exoesqueleto mineralizado. Los órganos de los zooides confluyen en una cavidad única. No se trataron representantes de esta clase en la presente tesis.

Stenolaemata: colonias de zooides cilíndricos con paredes fuertemente calcificadas. Comunicación interzooidal por espacios en la parte basal de las paredes verticales, aunque en algunos casos existen poros de comunicación. El Orden Cyclostomata es el único tratado en esta tesis. La gran mayoría de las especies de este Orden se caracteriza por presentar zooides largos y una estructura esquelética laminada con poros de comunicación.

Gymnolaemata: los zooides se caracterizan por tener forma de cajas, sacos o por ser tubos cortos. Las paredes pueden ser desde totalmente orgánicas hasta enteramente calcificadas. La comunicación interzooidal se produce por redes funiculares a través de poros en las paredes verticales. Las paredes frontales o verticales se deforman para permitir la protrusión del lofóforo. El Orden Cheilostomata es el único tratado en la presente tesis. En este Orden, las colonias presentan zooides de paredes calcificadas con un orificio primario y un opérculo.

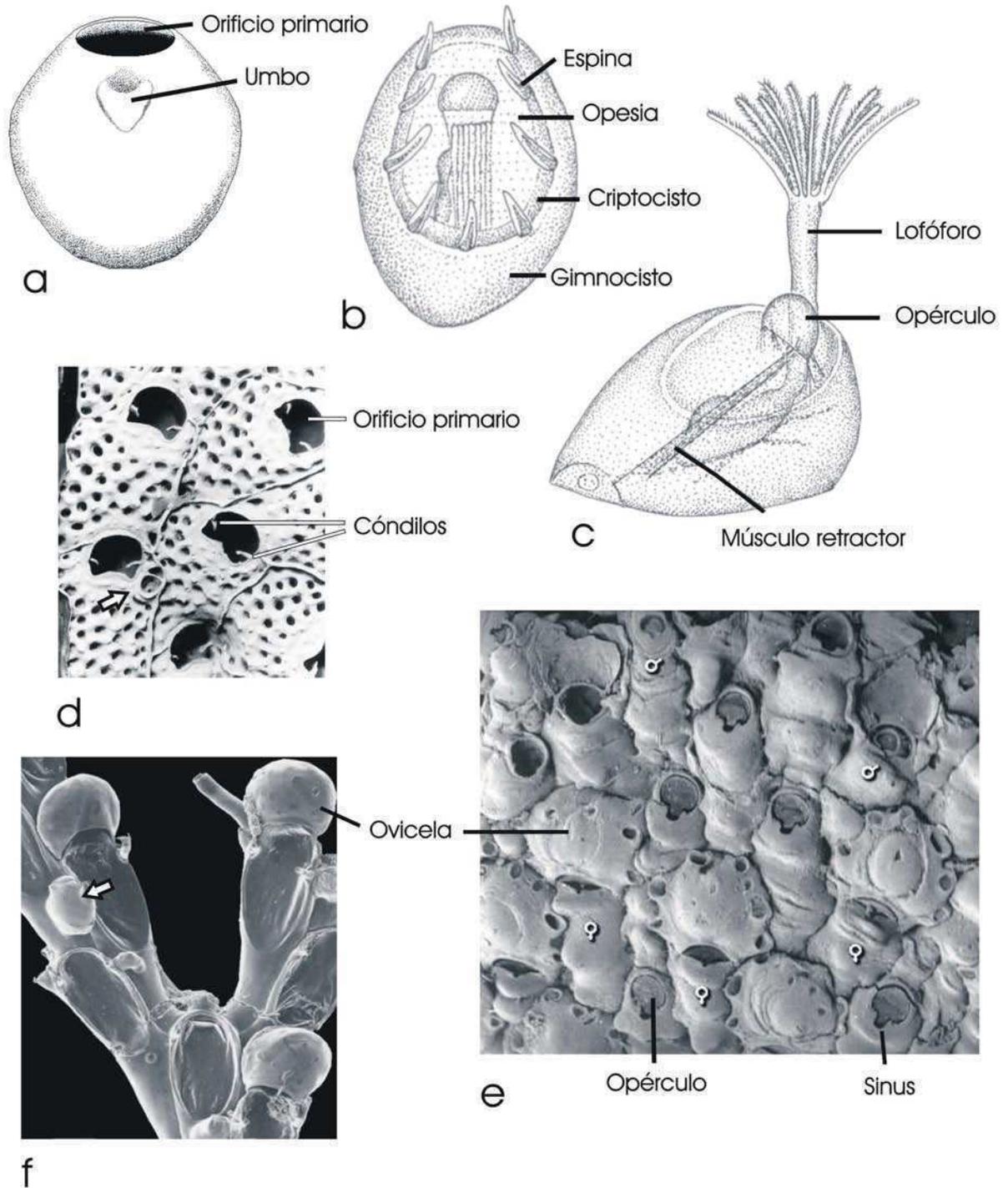


Fig. 1. Ilustraciones de las estructuras básicas de los briozoos. a-c: esquemas; d-f: fotografías con microscopio electrónico de barrido; a: ancéstrula esquizoporeloide; b: ancéstrula tatiforme (basado en Hayward 1995); c: zooide generalizado (basado en Hayward 1995); d: *Emballotheca quadrata* (MacGillivray, 1880) (tomado de [www.bryozoa.net](http://www.bryozoa.net)); e: *Antarctothoa delta* Ryland & Gordon, 1977, ♀: zoides femeninos, ♂: zoides masculinos (tomado de [www.bryozoa.net](http://www.bryozoa.net)); f: *Scrupocellaria* sp. (tomado de Gordon et al. 2008). Las flechas indican avicularias adventicias.

## Incrustaciones biológicas y epibiosis

En el ambiente acuático, todas las superficies sólidas representan posibles sitios de asentamiento para los organismos sésiles. Los sustratos duros suelen ser un factor limitante y su escasez regula la abundancia de muchas especies en ambientes que podrían serles favorables (Wahl 1989, Harder 2009).

La colonización de cualquier superficie se produce a lo largo de una sucesión que puede dividirse en cuatro fases (según Wahl 1989):

- 1) Condicionamiento bioquímico: comienza inmediatamente después de la inmersión de la superficie en el agua de mar, con la formación de una película por adsorción de las macromoléculas disueltas.
- 2) Colonización bacteriana: comienza aproximadamente una hora después de la inmersión, cuando las bacterias son adsorbidas, pasando luego por un proceso de adhesión. La película bacteriana, constituida por células vivas, muertas y sus secreciones, conjuntamente con la película de macromoléculas, constituyen el biofilm.
- 3) Colonización unicelular de organismos eucariotas: comienza varios días después de la inmersión y consiste principalmente en diatomeas, aunque también son comunes las levaduras y los protozoos.
- 4) Colonización de organismos eucariotas multicelulares: comienza desde una a varias semanas después de la inmersión, con el asentamiento de larvas de animales y esporas de algas.

La epibiosis es una asociación facultativa entre dos organismos, uno de los cuales constituye una superficie viviente que hará de sustrato (basibionte), mientras que el otro crece adherido al primero (epibionte). Es un fenómeno típicamente acuático, aunque

puede darse en el ambiente terrestre, pero siempre restringido a climas húmedos (Wahl 1989).

La mayoría de los organismos sésiles relativamente longevos son basibiontes potenciales, sobre todo aquellos que presentan superficies externas permanentes, aunque también se ha observado este fenómeno en especies móviles que presentan superficies externas efímeras que son reemplazadas periódicamente (Wahl 1989, Key y Barnes 1999).

Los briozoos se fijan a diversos sustratos, desde otros organismos vivos como algas (Ryland y Stebbing 1971, Stebbing 1972, Hayward y Harvey 1974a, b, Ryland 1974a, 1974b, Cancino 1986, Cancino et al. 1987, entre otros), isópodos (Key y Barnes 1999), poliquetos (Moyano 1972) y braquiópodos (Gutt 2000), hasta rocas (López Gappa y Lichtschein 1988). En cuanto al número de especies, suelen ser dominantes en los ambientes intermareales y submareales de las costas subantárticas que presentan superficies rocosas (Barnes y Lehane 2001). A su vez, estos organismos pueden comportarse también como basibiontes, proveyendo sustrato favorable para muchos otros invertebrados, como por ejemplo equinodermos (Gutt 2000).

Los basibiontes han evolucionado adquiriendo diferentes adaptaciones para dificultar o impedir el asentamiento de los epibiontes. Defenderse de las incrustaciones biológicas, eludir o tolerar la epibiosis les permite sobrevivir (Wahl 1989). Los mecanismos de defensa se pueden dividir en tres grupos:

Defensa mecánica: mediante estructuras especiales en la superficie del basibionte (como espículas, avicularias, vibracularias, pedicelarios, etc.), producción de mucus (que impide la fijación) y renovación periódica de cutícula o epidermis por muda (Wahl 1989).

Defensa física: conformando un microhábitat desfavorable para la adhesión de las bacterias en las primeras etapas de la colonización, mediante emisión de iones libres, interacciones electrostáticas, etc. (Wahl 1989).

Defensa química: por exudado de metabolitos secundarios y otros compuestos bioactivos que impiden el asentamiento de bacterias, algas y larvas (Slattery et al. 1995).

Los basibiontes pueden también eludir a los epibiontes realizando movimientos en el espacio (por crecimiento acelerado de tejidos a una tasa mayor que la de colonización), en el tiempo (cuando en lugar de invertir las reservas energéticas en defensas antiincrustantes lo hacen incrementando la reproducción) o mimetizándose por camuflaje químico (Wahl 1989).

Muchos organismos toleran la colonización de sus superficies, sobre todo las especies sedentarias que secretan conchillas, tubos, etc. (Wahl 1989). Las algas también constituyen un sustrato favorable para el asentamiento de epibiontes, incluyendo a los briozoos (Rogick y Croasdale 1949, Ryland 1962, Winston y Eiseman 1980, Seed y O'Connor 1981). Los invertebrados marinos eligen al alga hospedadora basándose tanto en características internas como externas, aunque la forma (o complejidad estructural) del alga es un regulador más fuerte que la palatabilidad o las defensas químicas (Bates 2009). La densidad y longitud de las frondes son también consideradas para evaluar la complejidad estructural de las macroalgas (Attrill et al. 2000, Jenkins et al. 2002, Kelaher 2003a, Kelaher y Castilla 2005) y en general, una mayor complejidad estructural algal implica una mayor biodiversidad y abundancia de sus ensamblajes de invertebrados asociados (Chemello y Milazzo 2002, Bates y De Wreede 2007, Unsworth et al. 2007, Bates 2009, entre otros). Sin embargo, esta relación no es lineal, ya que existe un umbral de complejidad por encima del cual se produce una declinación e incluso una relación inversa entre la estructura del hábitat y la biodiversidad (Chemello y Milazzo 2002, Kelaher 2003b, Kelaher y Castilla 2005).

Las asociaciones entre epibiontes y basibiontes crean complejas tramas que suponen ventajas y desventajas para ambos (Wahl 1989, Harder 2009). Entre los perjuicios que los briozoos incrustantes causan sobre sustratos algales pueden mencionarse la disminución de la flexibilidad del alga, con el consiguiente incremento de su fragilidad y posterior pérdida de frondes (Dixon et al. 1981) y la reducción de la tasa fotosintética y

de la densidad del flujo de fotones, lo que afecta la calidad de luz que incide sobre el talo (Cancino et al. 1987, Muñoz et al. 1991). Para compensar la reducción de luz, las algas pueden reaccionar alterando la concentración relativa de pigmentos fotosintéticos (Muñoz et al. 1991, Molina et al. 1991). Por otra parte, el CO<sub>2</sub> liberado por las células de los briozoos puede ser empleado por el alga como una fuente de carbono inorgánico para la fotosíntesis (Muñoz et al. 1991, Mercado et al. 1998).

Los productos metabólicos producidos por el basibionte pueden también beneficiar al epibionte. En este sentido, se ha comprobado que la supervivencia de los briozoos y el porcentaje de zooides que no degeneran para formar cuerpos pardos es más alto en colonias que absorben exudados algales (Manríquez y Cancino 1996). Algunas algas poseen sistemas de defensa mecánicos y químicos para impedir el asentamiento de organismos incrustantes (Dworjanyn et al. 1999, 2006, Nylund y Pavia 2005).

Para maximizar su supervivencia sobre sustratos efímeros, los organismos solitarios y coloniales poseen diferentes estrategias en cuanto al uso del espacio (Jackson 1977). Durante el asentamiento larval ambos son capaces de seleccionar el hábitat, pero solo los animales coloniales se caracterizan por realizar crecimiento direccional hacia los refugios más favorables (Buss 1979). En particular, y como fue demostrado en experimentos en donde se les dio a elegir distintas algas, entre todos los sustratos disponibles al momento del asentamiento, las larvas de los briozoos optan por el basibionte en donde suelen vivir los adultos (Ryland 1959).

## **Biogeografía**

La biogeografía es el estudio de las áreas de distribución de las especies, que a su vez están constituidas por el conjunto de localidades en donde se encuentran (Balech y Ehrlich 2008). En el caso de los organismos marinos, el área es aquella porción de mar donde una especie se encuentra conformando poblaciones. Los hallazgos ocasionales de un organismo, o pseudopoblaciones, no deben ser considerados a la hora de analizar sus distribuciones geográficas. Cabe recordar que una pseudopoblación es un conjunto de individuos de una misma especie que habitan un territorio que les permite persistir

temporalmente pero no reproducirse (ver Young 1989). Los hallazgos ocasionales pueden ser los primeros indicios de la modificación de un área, ya sea por su regresión o expansión (Balech y Ehrlich 2008).

En 1935 Sven Ekman, en su obra "*Tiergeographie des Meeres*", propone la división de las aguas oceánicas someras del mundo en 15 áreas (provincias), cada una de ellas caracterizada por la presencia de especies únicas, exclusivas de cada región. Actualmente, se continúa utilizando a las especies endémicas como uno de los criterios para delimitar a las provincias biogeográficas (Moyano 1999, Boltovskoy et al. 2005, Linse et al. 2006b, entre otros).

## **Objetivos**

Con el fin de dilucidar las interacciones que se producen entre las macroalgas bentónicas y los invertebrados marinos, se abordaron en esta tesis cuatro líneas de trabajo, que a su vez dieron lugar a cuatro capítulos: 1) se estudiaron los briozoos epibiontes de macroalgas bentónicas a lo largo de 29 grados de latitud, incluyendo la costa argentina, el Arco de Scotia y la Península Antártica, a partir de muestras depositadas en el herbario del Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN). Al abarcar un amplio rango latitudinal se pudieron realizar análisis biogeográficos y de recambio taxonómico (diversidad beta). 2) El trabajo anterior puso en evidencia deficiencias en el conocimiento taxonómico de la briozoofauna de la zona. En consecuencia, se abordaron algunos de estos temas, como la descripción de una nueva especie de celepórido antártico, el reconocimiento de dos nuevas especies que aún no fueron descritas, y la ampliación del rango de distribución geográfica para 4 taxones. 3) Se analizó el recambio taxonómico y las variaciones en la estructura del ensamble de macroinvertebrados asociado a coralináceas intermareales a diferentes escalas espaciales a través de una transición biogeográfica en el Atlántico Sudoccidental. 4) Finalmente, se estudió la distribución de colonias del briozoo *Antarctothoa bougainvillei* (d'Orbigny, 1847) sobre la rodofita *Hymenena laciniata* (Hooker f. et Harvey) Kylin en ambientes someros de Bahía San Sebastián (Tierra del Fuego).

## Capítulo I



Briozoos epibiontes de macroalgas a lo largo de la costa argentina, el Arco de Scotia y la Antártida: interacciones, biogeografía y recambio taxonómico

# Briozoos epibiontes de macroalgas a lo largo de la costa argentina, el Arco de Scotia y la Antártida: interacciones, biogeografía y recambio taxonómico

## Introducción

La acción del hombre sobre los ecosistemas, como la sobreexplotación de recursos, la destrucción y fragmentación del hábitat, el impacto producido por especies invasoras y las cadenas de extinciones, conducen a la disminución de la biodiversidad (Diamond 1989). Sin embargo, las extinciones no suelen darse por un único evento y para entender sus causas es necesario considerar no solo los múltiples factores que interactúan, sino también el contexto histórico (LoGiudice 2006). Se sabe que la tasa de extinción de la biodiversidad supera a la de descripción de nuevas especies (Rau 2005) y muchas se habrán extinguido antes que hayamos podido identificarlas (Ceballos y Ehrlich 2009). Asumiendo que la extinción es una función lineal de la pérdida de ambientes, están siendo destruidas solo en los bosques tropicales aproximadamente 1800 poblaciones por hora, es decir unas 16 millones por año (Hughes et al. 1997).

El gran incremento en el número de descripciones de nuevas especies, desde invertebrados marinos como gastrópodos y bivalvos (Clarke et al. 2007) hasta mamíferos terrestres (Ceballos y Ehrlich 2009) evidencia lo lejos que se está de conocer completamente a las especies existentes.

Los esfuerzos por conservar la biota deben ir acompañados de otros tendientes a identificar, registrar y monitorear esa biodiversidad (Rau 2005). Los estudios ecológicos son imprescindibles para desarrollar un manejo ambiental adecuado, y a su vez no pueden realizarse sin la taxonomía, debido a que una incorrecta identificación de las especies puede implicar una comprensión errónea de la naturaleza (Bortolus 2008). Es por eso que las colecciones científicas depositadas en museos tienen una enorme importancia. No solo son un instrumento indispensable en muchas de las disciplinas biológicas, sino que también documentan la biodiversidad actual y extinta, permitiendo a los especialistas hacer revisiones constantes del material depositado. Además, integran el

esfuerzo de recolección de ejemplares hecho durante décadas, o aún siglos, por numerosas expediciones y campañas científicas a lo largo de grandes áreas.

Es importante entender los factores que determinan los límites geográficos de distribución de las especies, ya que éstos permiten analizar problemas ecológicos, evolutivos y de conservación. Los límites surgen de complejas interacciones entre la ecología de las especies, la capacidad de dispersión y el ambiente físico (Roy et al. 2009). El océano no es una masa homogénea de agua, sino que sus propiedades (temperatura, salinidad, circulación, productividad, etc.) pueden variar de un lugar a otro. Estos cambios, sumados a los distintos ambientes y sustratos que proporcionan los continentes, dan lugar a una gran variedad de escenarios en donde los organismos pueden vivir conformando ensambles característicos. De esta manera, las asociaciones entre los organismos definen a las regiones biogeográficas (Floeter y Soares-Gomes 1999, Macpherson 2003).

La distribución de las macroalgas marinas se encuentra influenciada por diversos factores, entre los cuales las corrientes marinas, la amplitud de marea (en el caso de las algas intermareales), los períodos de exposición directa a la luz solar y la presencia de sustratos adecuados para su fijación, son los más importantes (Kühnemann 1972, Boraso 2007).

La costa argentina se encuentra influenciada por dos masas de agua que fluyen en sentido inverso, la corriente templado-cálida de Brasil y la corriente fría de Malvinas (Piola y Rivas 1997, Boltovskoy et al. 1999, Balech y Ehrlich 2008). Estas corrientes, de propiedades diferentes, determinan indirectamente dos grandes áreas biogeográficas, cuyo límite costero se encuentra aproximadamente a los 42° S (Kühnemann 1972): las provincias Argentina y Magallánica (Boschi 2000).

Los regímenes de marea y sus períodos difieren a lo largo de las distintas latitudes (Kühnemann 1972). En las costas bonaerense y rionegrina dejan al descubierto extensiones verticales que van desde 1,2 hasta 4 m aproximadamente. En el litoral patagónico, la amplitud de marea varía entre 5 y 12 m. En Tierra del Fuego la amplitud es menor que la observada en la Patagonia, siendo de aproximadamente 2 m en el Canal Beagle.

Para su fijación, las macroalgas marinas requieren de sustratos duros. La distribución de la flora marina a lo largo de la costa argentina parece estar, al menos en parte, subordinada al tipo de sustrato (Boraso 2007). Según dicha autora, a lo largo de la costa bonaerense solo se observan algunos afloramientos rocosos, sobre todo entre los 38° S y 39° S, en donde la flora marina está bien desarrollada. Al norte de esta latitud, la diversidad de algas se ve limitada por la ausencia de sustratos adecuados y por la influencia del Río de la Plata (Boraso 2007). El conocimiento de las algas de Río Negro es muy escaso, mientras que hacia el sur se han realizado más muestreos, publicándose un mayor número de trabajos (ver Boraso 2007 para un detalle pormenorizado). La diversidad de algas a los 42° S (Golfo San José) es baja en relación a localidades más australes, lo que en parte se debe a que las tobas y areniscas que conforman los sustratos costeros a esa latitud son considerablemente más blandos que los pórfidos encontrados más hacia el sur (Boraso 2007).

Las afinidades faunísticas entre la Región Magallánica y la Península Antártica e islas del Arco de Scotia han sido especialmente estudiadas, debido a que entre éstas existe una relación histórica y geológica (Schmidt y Brandt 2001). La Convergencia Antártica es una barrera irregular pero permanente que contribuye al aislamiento de la fauna antártica (Boltovskoy 1981). No parece ser un obstáculo para la dispersión de organismos planctónicos como copépodos (Fernández-Severini y Hoffmeyer 2005), pero sí para los invertebrados bentónicos (Moyano 1999, Boltovskoy et al. 2005, Tatián et al. 2005). Las islas Georgias del Sur han sido biogeográficamente ubicadas dentro de la Región Antártica al comparar sus afinidades faunísticas para varios grupos de invertebrados como moluscos (Collins et al. 2004, Zelaya 2005), briozoos (Moyano 2005), decápodos (Boschi y Gavio 2005), ascidias (Tatián et al. 2005) y cumáceos (Mühlenhardt-Siegel 1999). Además, se ha encontrado en ellas un alto grado de endemismo para el caso de moluscos bivalvos (Zelaya 2005) y gastrópodos (Linse et al. 2006b).

La búsqueda de gradientes latitudinales de biodiversidad en el ambiente marino ha puesto en evidencia aparentes contradicciones, ya que lo observado en un lugar no siempre puede extrapolarse a otras regiones y lo que sucede en algunos grupos taxonómicos puede diferir de lo que ocurre con otros. Por ejemplo, se ha comprobado

que en el hemisferio norte el número de especies de moluscos disminuye con el aumento de la latitud (Crame 2000, Roy et al. 2000), mientras que en el hemisferio sur no hay indicios de un incremento en la riqueza específica desde la Antártida hacia los trópicos (Clarke 1992, Gray 1997, 2001a, b). Por el contrario, en trabajos previos se halló una disminución de la riqueza específica de sur a norte para las algas bentónicas distribuidas a lo largo de la costa pacífica sudamericana (Santelices 1980, Santelices y Marquet 1998, Santelices y Meneses 2000). Sin embargo, en otros organismos bentónicos con desarrollo larval planctónico, como los crustáceos braquiuros y anomuros, se observó que la biodiversidad disminuye con el aumento de la latitud en las costas atlántica y pacífica de América del Sur (Astorga et al. 2003). En los últimos años, se desarrollaron líneas de trabajo que buscan explicar estos gradientes latitudinales de biodiversidad poniendo a prueba hipótesis relacionadas con las diferencias en los atributos de las historias de vida de las especies, como el modo de desarrollo larval (Astorga et al. 2003, Fernández et al. 2009). En este sentido, se estudió la fauna de crustáceos y moluscos de la costa chilena (entre 18° S y 54° S), hallándose que la riqueza específica decrece hacia los polos en las especies planctotróficas y aumenta en aquellas que presentan desarrollo directo (Fernández et al. 2009).

El análisis de la distribución de los mamíferos de América de Norte puso en evidencia que existe una tendencia hacia la disminución del rango latitudinal de las especies hacia los trópicos (Rapoport 1975). Este patrón, denominado Regla de Rapoport (Stevens 1989), fue corroborado para varios grupos, pero no pudo ser confirmado para otros (ver Fortes y Absalão 2004 para una lista pormenorizada). Para el caso de las algas marinas bentónicas existen resultados opuestos según de qué hemisferio se trate. El patrón de distribución de la flora algal del norte de Europa confirma la Regla de Rapoport, mientras que en el Pacífico Sur (entre 15° S y 55° S) existe una leve disminución del rango medio latitudinal hacia el sur (Santelices y Marquet 1998). Se han propuesto varias teorías para explicar la Regla de Rapoport, aunque algunas fueron refutadas por Gaston et al. (1998), considerándose como la más plausible a la que se refiere al tamaño de la provincia biogeográfica (Roy et al. 1994).

Históricamente, los ecólogos dividieron la diversidad en distintos componentes. Uno de ellos es la diversidad beta, que se define como la variación en la composición de especies entre distintas muestras (Whittaker 1975, Gray 2000, Fontana et al. 2008) y describe el recambio taxonómico de los ensambles a varias escalas espaciales dentro de un hábitat (Winberg et al. 2007). Se han propuesto gran variedad de índices para calcular la diversidad beta (Koleff et al. 2003), algunos de los cuales se usaron para analizar el grado de recambio taxonómico en ambientes marinos bentónicos (Ellingsen 2001, 2002, Ellingsen y Gray 2002), siendo el índice de similitud de Bray-Curtis una de las medidas más sensibles (Ellingsen 2001, Ellingsen y Gray 2002). La diversidad beta es también una medida ecológica importante para designar áreas protegidas (Winberg et al. 2007, Arias-González et al. 2008, Rioja-Nieto y Sheppard 2008). Un recambio taxonómico bajo en una región indica que cualquier lugar sería potencialmente representativo, mientras que uno alto señala que se requerirán múltiples zonas para conseguir la representación del total de los taxones.

Determinar las causas que producen las variaciones espacio-temporales en la estructura de una comunidad es uno de los mayores objetivos en ecología (Chemello y Milazzo 2002). En el ambiente marino, estas variaciones se originan por factores biológicos (como la depredación, la competencia, el reclutamiento, etc.) y/o físicos (como la intensidad lumínica, la disponibilidad de nutrientes, la temperatura del agua, la salinidad, las características hidrodinámicas, etc.), siendo la estructura del hábitat uno de los factores físicos determinantes (McAbendroth et al. 2005). Las macroalgas bentónicas, entre otros organismos sésiles, crean con sus estructuras lo que se conoce como hábitats biogénicos, proveyendo ambientes físicos propicios para albergar a una gran variedad de especies (Padilla y Allen 2000, Roberts et al. 2008). Se observan resultados contradictorios en cuanto a la relación entre la complejidad estructural de las macroalgas hospedadoras y la abundancia y/o diversidad de su fauna asociada. Se ha comprobado que la morfología de las macroalgas no influye en la composición de algunos organismos, como los copépodos harpacticoideos (Jenkins et al. 2002), los decápodos y peces (Hovel et al. 2002), los macroinvertebrados móviles (Attrill et al. 2000) y los anfípodos (Russo 1990), mientras que otros invertebrados, como moluscos (Chemello y

Milazzo 2002), meiofauna y macrofauna (Gee y Warwick 1994) se ven afectados por la arquitectura de las macroalgas sobre las que viven.

A comienzos de la década de 1980 se propuso clasificar a las algas en grupos de acuerdo a la forma de sus talos (modelo de grupos funcionales; Littler 1980, Littler y Arnold 1982). Esta forma de agrupar a las macroalgas permitió predecir e identificar patrones de productividad primaria, rendimiento fotosintético (Littler 1980, Littler y Arnold 1982) y estructura comunitaria algal (Steneck y Dethier 1994). Luego se utilizó para evaluar la capacidad de distintas macroalgas como hospedadoras de invertebrados móviles (Bates y DeWreede 2007, Bates 2009), relación aún desconocida para los epibiontes sésiles. La clasificación de los organismos en grupos funcionales (ya sea de acuerdo al plan estructural de sus cuerpos, al comportamiento o a las estrategias de vida) permite enfatizar las similitudes de especies no relacionadas, ya que los atributos pueden ser compartidos polifiléticamente (Steneck y Dethier 1994). Por otra parte, y debido a que las características internas de las algas tienden a conservarse dentro de los linajes taxonómicos, las especies estrechamente emparentadas suelen compartir rasgos y comportarse de manera similar en los distintos escenarios ecológicos (Bates 2009).

El objetivo de este capítulo es estudiar por primera vez la composición y biogeografía de los briozoos epibiontes de macroalgas bentónicas a lo largo de la costa argentina, islas subantárticas y Península Antártica. Para ello será necesario realizar primero un estudio biogeográfico cuantitativo de las macroalgas. Además, se analizará el recambio taxonómico tanto de briozoos como de macroalgas y se estudiará la relación entre la complejidad morfológica de las macroalgas (mediante clasificación en grupos funcionales y distancia taxonómica) y su composición de briozoos epibiontes.

## **Materiales y métodos**

### ***Algas y sus relaciones con los briozoos***

Se analizó la distribución geográfica de las macroalgas bentónicas incluidas en el *Atlas de Sensibilidad Ambiental de la Costa y el Mar Argentino* (en adelante *Atlas*, Boraso y Zaixso 2008) y se examinaron las algas depositadas en el herbario del Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN).

A partir de los datos del *Atlas* se confeccionó una tabla en donde se resume la distribución geográfica de las 173 especies tratadas en dicha obra (Apéndice 1). Se graficó el número de especies y géneros de algas por grado de latitud desde 36° S a 55° S. En caso de existir contradicciones entre las distribuciones consignadas en el texto y en los mapas del *Atlas*, se optó por estas últimas, ya que por lo general se basan en información inédita en poder de los autores (A. Boraso, com. pers., 2008). Un estudio filogenético reciente (Hayden et al. 2003) demostró que las especies pertenecientes a los géneros *Ulva* y *Enteromorpha* conforman un único clado. Debido a que el género *Ulva* es más antiguo, *Enteromorpha* debe ser considerado como su sinónimo. Esto fue tenido en cuenta al cuantificar el número de géneros representados en el *Atlas*.

Se estudiaron las muestras de macroalgas marinas depositadas en el herbario del MACN, de las cuales el primer registro data de 1895. Dado que en muchos casos las identificaciones a nivel específico del material herborizado eran dudosas o inexistentes, y ya no quedan especialistas en taxonomía de algas marinas en dicha institución, se decidió analizar las algas a nivel genérico. Se confeccionó una tabla en donde se resume la distribución geográfica de los 105 géneros de algas hallados en el herbario (Apéndice 2). La taxonomía de las algas del herbario se actualizó a nivel genérico consultando a Pujals (1963), Ricker (1987), Wiencke y Clayton (2002), Hayden et al. (2003), Boraso y Zaixso (2008), la base de datos Algaebase ([www.algaebase.org](http://www.algaebase.org)) y en algunos casos comunicaciones personales de la Dra. Alicia Boraso. Los datos de distribución abarcan desde los 37° S hasta los 64° S y fueron graficados de dos maneras: a) teniendo en cuenta estrictamente la información consignada en la colección. b) Interpolando las distribuciones entre localidades dentro de una misma región (pero no entre la costa argentina, Islas Malvinas, Georgias del Sur y la Antártida), ya que el esfuerzo de muestreo no fue constante y ciertos grados de latitud no estaban representados en la colección. De

hecho, esta última metodología fue la utilizada en el capítulo sobre macroalgas del *Atlas* (Boraso y Zaixso 2008).

Dado que ambas fuentes (*Atlas* y herbario del MACN) brindan información complementaria, se unificaron los datos para realizar un análisis biogeográfico de las macroalgas como paso previo al estudio de la distribución de sus briozoos epibiontes. A tal fin, se confeccionó un dendrograma mediante el paquete de programas PRIMER, utilizando como algoritmo de agrupamiento el ligamiento promedio (Clarke y Warwick 2001) a partir de una matriz de presencia/ausencia de géneros de algas en cada grado de latitud. La similitud entre cada par de latitudes se calculó mediante el índice de Sørensen, que se obtiene eligiendo la opción Bray-Curtis en el paquete PRIMER, ya que ambos son algebraicamente equivalentes cuando se trabaja con datos de presencia/ausencia (ver nota al pie en pág. 2-6 de Clarke y Warwick 2001). Al evaluar la similitud entre dos muestras (latitudes en este caso), una de ellas llamada  $j$  y la otra  $k$ , la fórmula del índice de Sørensen es:

$$S_{jk} = 100 \frac{2a}{2a + b + c}$$

en donde  $a$  es el número de especies presentes en ambas muestras,  $b$  es el número de especies presentes en la muestra  $j$  pero ausentes en la muestra  $k$ , y  $c$  es el número de especies presentes en la muestra  $k$  pero ausentes en la muestra  $j$ .

El recambio taxonómico (diversidad beta) se estimó de dos maneras distintas a partir de la misma matriz básica de datos:

- 1) Mediante el índice de similitud de Sørensen, como se mencionó anteriormente, pero obtenido entre latitudes contiguas.
- 2) Calculando el número de especies compartidas entre latitudes contiguas, mediante el programa *EstimateS Win 8.00* (Colwell 1997, Ellingsen 2001, 2002, Ellingsen y Gray 2002).

## **Briozoos**

Se estudiaron los briozoos hallados sobre las macroalgas depositadas en el herbario del MACN. En este caso se tuvieron en cuenta no solo las algas identificadas, sino también aquellas cuya procedencia y conservación permitían identificar las colonias de sus epibiontes. La clasificación supragenérica se realizó consultando a Wright et al. (2007), *Recent and Fossil Bryozoa* (<http://www.bryozoa.net/>) y *Animal Diversity Web* (<http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/classification/Bryozoa.html>). Se confeccionó una tabla en donde se resume la información geográfica de las especies de briozoos (Apéndice 3). Al igual que para las macroalgas herborizadas, los datos de distribución geográfica abarcan 28° de latitud (desde 37° S hasta 64° S). Se confeccionaron dos dendrogramas, uno con los datos originales y el otro con los datos interpolados. Solo se tuvieron en cuenta las latitudes con datos, es decir aquellas en las cuales se observó la presencia de al menos una especie. El análisis del recambio taxonómico se realizó siguiendo la misma metodología que la utilizada para las macroalgas bentónicas. La ausencia de datos de briozoos a 37° S puede deberse a que solo hubo dos muestras de macroalgas a esa latitud y no a la inexistencia real de especies en esa zona. Es por eso que la latitud de 37° S no fue considerada en este análisis.

Se realizó una correlación entre el número de muestras de algas analizadas y el número de especies de briozoos encontradas por cada grado de latitud entre 37° S y 64° S. Como las variables no seguían una distribución normal se optó por una correlación por rangos de Spearman empleando el programa Statistica 6.0.

## ***Grupos funcionales y distancia taxonómica en macroalgas***

La clasificación de los géneros algales en grupos funcionales se realizó siguiendo a Steneck y Dethier (1994), de acuerdo a la complejidad morfológica que aumenta sucesivamente de 1 a 7. No se tuvo en cuenta la categoría de microalgas (algas unicelulares) y se reordenó la numeración como se indica en la Tabla 1.

Tabla 1. Clasificación de las macroalgas en grupos funcionales.

En Steneck y Dethier (1994)	En este trabajo	Anatomía
1. Microalgas	—	unicelular
2. Algas filamentosas	1. Algas filamentosas	uniseriada
3. Algas foliosas	2. Algas foliosas	unilaminar
3.5. Algas foliosas corticadas	3. Algas foliosas corticadas	laminar con médula + corteza
4. Macrofitas corticadas	4. Macrofitas corticadas	cilíndrica con médula + corteza fina
5. Macrofitas coriáceas	5. Macrofitas coriáceas	cilíndrica con médula + corteza gruesa
6. Algas articuladas calcáreas	6. Algas articuladas calcáreas	
7. Algas crustosas	7. Algas crustosas	

Para analizar las diferencias entre los distintos grupos funcionales de macroalgas en cuanto a su composición de briozoos asociados se realizó un análisis de similitud de una vía (ANOSIM) mediante la confección de una matriz triangular de índices de similitud de Sørensen, con datos de presencia/ausencia, utilizando el programa PRIMER. Para realizar este análisis, fue necesario separar previamente a las algas del litoral argentino y las Islas Malvinas de las antárticas, ya que no hubo especies de briozoos en común entre ambas regiones. La prueba ANOSIM no pudo llevarse a cabo en el caso de la flora antártica debido un número insuficiente de géneros (ver más adelante).

La prueba ANOSIM (Clarke y Warwick 2001) consiste en:

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

$$R = \frac{r_B - r_W}{\frac{M}{2}}$$

en donde  $r_B$  es el promedio de todas las similitudes entre réplicas pertenecientes a distintos grupos,  $r_W$  es el promedio de todas las similitudes entre réplicas pertenecientes al mismo grupo y:

$$M = \frac{n(n-1)}{2}$$

en donde  $n$  es el número total de muestras.

2) En caso de ser válida la hipótesis nula de no diferencia entre los grupos funcionales de macroalgas, todos ellos pertenecerían al mismo universo, es decir que todos serían réplicas de un mismo tratamiento. El estadístico  $R$  puede ser recalculado entonces permutando aleatoriamente las etiquetas de los grupos.

3) Se calcula la probabilidad de obtener el *valor observado* del estadístico  $R$  en función de la distribución de frecuencias de las permutaciones. Si la probabilidad hallada es menor a 0,05 se rechaza la hipótesis nula de no diferencia entre grupos funcionales.

Solo fueron considerados en este análisis los géneros algales que satisfacían las condiciones que se detallan a continuación (Apéndices 4, 5):

1º- Al menos una especie de briozoo epibionte creciendo sobre el mismo.

2º- Que una vez clasificados en los distintos grupos funcionales, cada uno de ellos estuviera representado al menos por 4 géneros.

Estas consideraciones solo fueron cumplidas por 42 géneros de macroalgas bentónicas del litoral argentino e Islas Malvinas (Apéndices 4, 5). La segunda condición no permitió analizar a las macroalgas antárticas.

Se analizó la composición de los ensambles de briozoos en los distintos grupos funcionales de macroalgas mediante Escalamiento Multidimensional no-Métrico (MDS) a partir de la misma matriz de similitud usada para el ANOSIM, utilizando el paquete de programas PRIMER. Se calculó un valor denominado estrés, que indica en qué medida el gráfico bivariado del MDS distorsiona las relaciones entre muestras en la matriz de similitud (Kruskal y Wish 1978).

Para determinar la contribución de cada especie de briozoo a la distancia total en los contrastes pareados significativos entre los distintos grupos funcionales algales se utilizó la rutina SIMPER del paquete de programas PRIMER (Clarke 1993), truncándose las tablas cuando el porcentaje acumulado superaba el 50%. El fundamento de esta prueba es que el valor del coeficiente de similitud entre dos muestras cualesquiera puede descomponerse en las contribuciones aportadas individualmente por cada especie, calculándose una similitud promedio entre ambos grupos de muestras, y por lo tanto la contribución

porcentual de cada especie a ese valor promedio. Una especie discriminará bien si es muy abundante en un grupo y rara o ausente en el otro. Por el contrario, si una especie es igualmente abundante en dos grupos de muestras, no servirá para discriminarlos.

Se realizó una correlación por rangos de Spearman entre la complejidad morfológica (grupos funcionales) y el número de especies de briozoos que hospedan empleando el programa Statistica 6.0.

Las distancias taxonómicas entre pares de géneros algales se pesaron mediante el conteo del número de niveles jerárquicos hasta que una categoría taxonómica coincidiera, abarcando desde el epíteto específico hasta Reino (Apéndice 6). Por ejemplo, la distancia taxonómica entre *Georgiella* y *Falklandiella* fue de 1 ya que pertenecen a la misma tribu, pero entre *Desmarestia* e *Iridaea* fue de 9, dado que se clasifican en distintos reinos. Las categorías Subphylum, Infrarreino y Subreino no se usaron debido a que no brindaban información útil en cuanto a la clasificación de ninguno de los pares de géneros analizados. Los datos se obtuvieron del portal Algaebase ([www.algaebase.org](http://www.algaebase.org)). Solo se tuvieron en cuenta los 69 géneros algales con briozoos epibiontes (Apéndice 6). Se confeccionó una matriz triangular de índices de Sørensen con datos de presencia/ausencia de briozoos epibiontes utilizando el paquete de programas PRIMER. La correlación por rangos entre la distancia taxonómica y la similitud en la composición de epibiontes se calculó mediante la prueba no paramétrica del tau ( $\tau$ ) de Kendall (Sokal y Rohlf 1981) utilizando Statistica 6.0.

## Resultados

### Algas

En el *Atlas* se listan 173 especies de macroalgas bentónicas, de las cuales 72 son rodofitas (41,6%), 53 feofitas (30,6%) y 48 clorofitas (27,7%) (Apéndice 1), que a su vez se clasifican en 124 géneros. De éstos, 52 (41,9%) no están representados en el herbario del MACN.

Al utilizar estos datos para graficar la riqueza específica de macroalgas a lo largo del litoral argentino se observa un máximo y tres caídas abruptas de la biodiversidad (Fig. 2a). El máximo se encuentra a los 47° S, mientras que los tres puntos en donde disminuye la riqueza específica se observan entre los 45° S y 44° S, los 42° S y 41° S y los 38° S y 37° S. El patrón descrito se mantiene prácticamente sin cambios a nivel genérico (Fig. 2b).

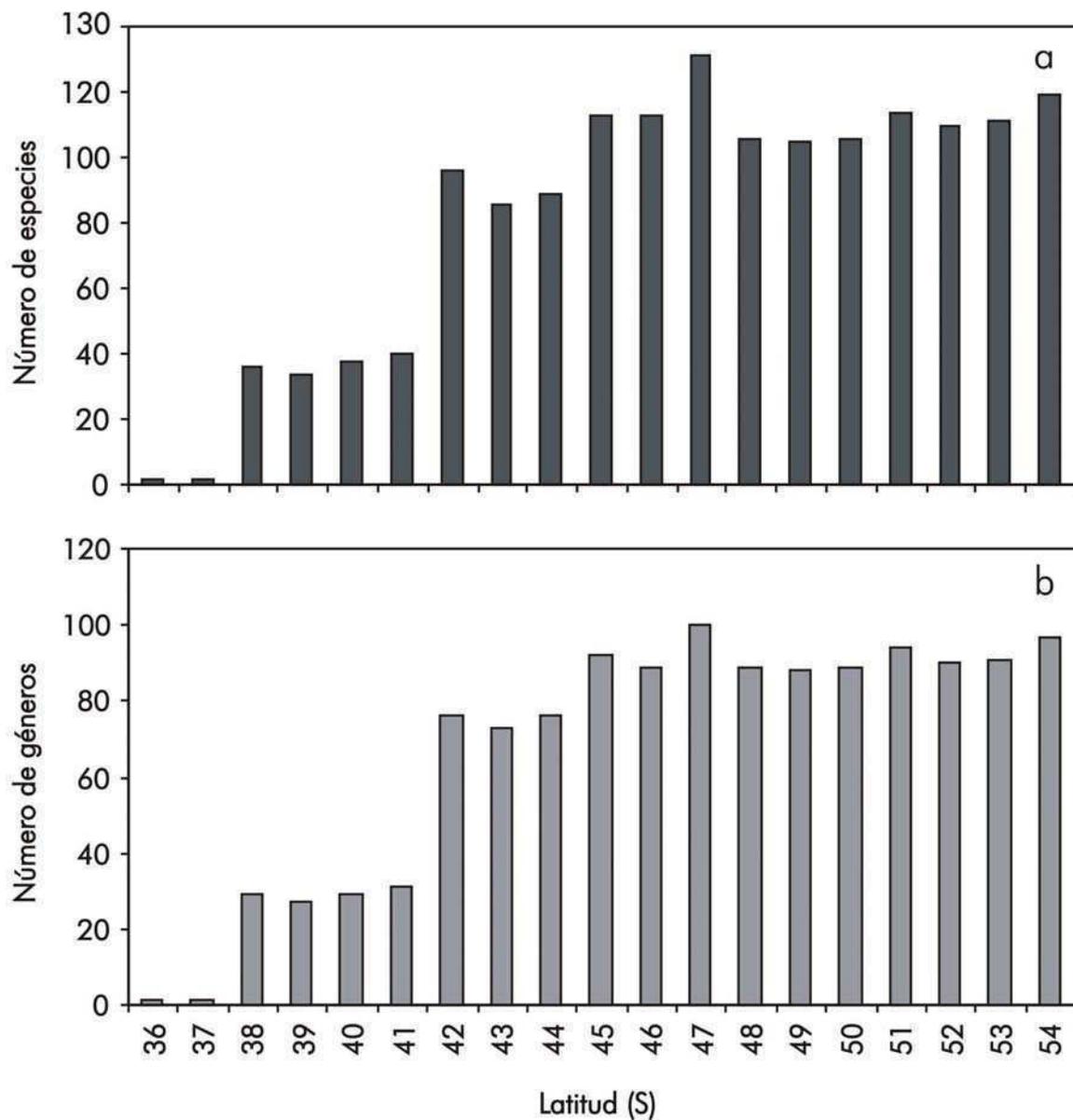


Fig. 2. Número de especies (a) y de géneros (b) de macroalgas bentónicas a lo largo de 19 grados de latitud en la costa argentina, basado en datos de Boraso y Zaixso (2008).

Se examinaron 1592 muestras herborizadas de macroalgas que contaban con identificación confiable, correspondientes a 105 géneros, de los cuales 69 pertenecen a las rodofitas (65,7%), 26 a las feofitas (24,8%) y 10 a las clorofitas (9,5%). Treinta y tres géneros (31,4%) estuvieron representados en el herbario del MACN pero no en el *Atlas*.

En el Apéndice 2 se resume la información biogeográfica de los géneros de macroalgas analizados.

Al graficar el número de géneros a lo largo de un gradiente latitudinal con los datos obtenidos a partir del herbario del MACN se observa prácticamente el mismo patrón que el ya mencionado sobre la base de la información aportada por Boraso y Zaixso (2008), aunque casi no se advierte la disminución del número de géneros entre 42° S y 41° S (Fig. 3a, b).

El *Atlas* y el herbario del MACN solo comparten 72 géneros de algas (45,9%). Es por eso que resulta necesario incorporar en un mismo análisis toda la información recopilada, es decir los 157 géneros.

El gráfico (Fig. 4) del número de géneros (sumando los datos del *Atlas* y del herbario) entre 36° S y 64° S puede dividirse en dos partes, tomando como límite los 55° S. A lo largo de la costa argentina (36° S a 55° S) puede observarse una tendencia hacia la disminución del número de géneros desde los 47° S hacia el norte, mientras que hacia el sur de esta latitud no se aprecian disminuciones escalonadas. La máxima biodiversidad se da en la Ría Deseado (47° S) con 102 géneros (Fig. 4a, 5). Se producen tres disminuciones del número de géneros de macroalgas al norte de esta latitud. Una de ellas ocurre entre los 45° S y 44° S, o sea en la transición entre la zona norte del Golfo San Jorge y la costa abierta de Chubut, en donde se pierden 17 géneros (17,5%), entre ellos *Phycodrys*, *Hymenena*, *Callophyllis*, *Griffithsia*, *Heterosiphonia* y *Desmarestia*. La segunda disminución ocurre entre los 42° S y 41° S, o sea entre Península Valdés y el Golfo San Matías, en donde se pierden 38 géneros (48,1%), entre los cuales se encuentran *Cladostephus*, *Gigartina*, *Macrocystis* y *Microzonia*. Finalmente, la tercera caída en la biodiversidad se observa entre los 38° S y 37° S, coincidentemente con un cambio de sustrato que ocurre entre el fin de

los afloramientos cuarcíticos del sistema de Tandilia y una gran extensión de playas arenosas, en donde la diversidad de géneros disminuye abruptamente de 44 a 2 (95,5%; Fig. 4a, 5). El mismo patrón se observa al utilizar los datos interpolados (Fig. 4b). Al sur de los 55° S se advierte una biodiversidad máxima a los 62° S, con 35 géneros de macroalgas (Fig. 4). Según el herbario del MACN, en las Islas Malvinas el número de géneros de macroalgas es 69% a 77% menor que el observado para la misma latitud pero sobre el litoral argentino (Fig. 4).

El dendrograma clasificó a los grados de latitud en perfecto orden, de norte a sur (Fig. 5). En función de todos los datos (*Atlas* más herbario del MACN), pueden distinguirse 5 grupos. El litoral argentino se subdivide en 3 sectores, cuyas amplitudes son cada vez mayores a medida que aumenta la latitud (Grupos I, IIa, IIb). El número de géneros también aumenta considerablemente de norte a sur (Fig. 5). Las Islas Malvinas constituyen un grupo independiente (Grupo IIc) que se encuentra filológicamente más relacionado con la costa argentina que con las islas subantárticas o la Península Antártica. El Cabo de Hornos (Grupo III) conforma un grupo más afín a las islas subantárticas y la Península Antártica que al litoral argentino. Por otra parte, al sur de los 57° S se distinguen dos grupos, uno constituido por las islas subantárticas (Grupo IV, Georgias y Sandwich del Sur) y el más austral lo conforma la Antártida (Grupo V, Orcadas del Sur y Península Antártica; Fig. 5).

Las dos formas de medir la diversidad beta mostraron que en ciertas zonas el recambio taxonómico es muy marcado. Dentro del litoral argentino se observa que entre 45° S y 54° S el recambio de géneros es bajo, es decir que hay una alta similitud de las asociaciones de macroalgas entre latitudes contiguas (Fig. 6a). Hacia el norte de 45° S se registran tres zonas de transición, en donde la similitud entre latitudes lindantes disminuye. Una de ellas se ubica entre 45° S y 44° S, otra entre 42° S y 41° S y la más pronunciada entre 38° S y 37° S (Fig. 6a). El número de géneros compartidos también permite identificar las mismas transiciones (Fig. 6b). Al sur de los 55° S el recambio de géneros se hace más difícil de interpretar. A partir de los 60° S el número de géneros de macroalgas compartidos aumenta (Fig. 6b).

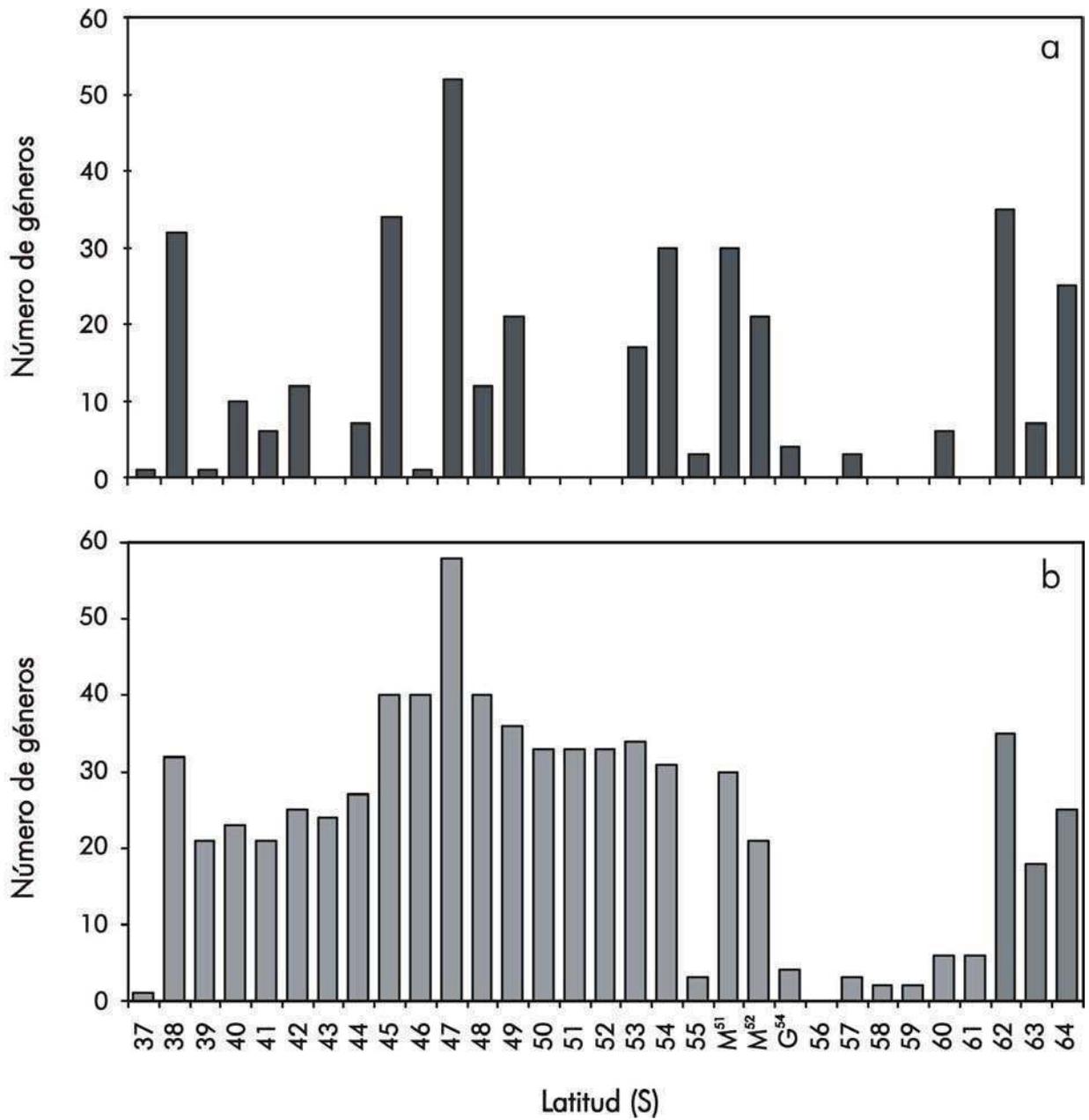


Fig. 3. Número de géneros de algas a lo largo de 28 grados de latitud en el herbario del MACN. (a) basado en los datos originales, (b) basado en datos interpolados. M<sup>51</sup> y M<sup>52</sup> representan localidades en las Islas Malvinas y G<sup>54</sup> en las Islas Georgias del Sur.

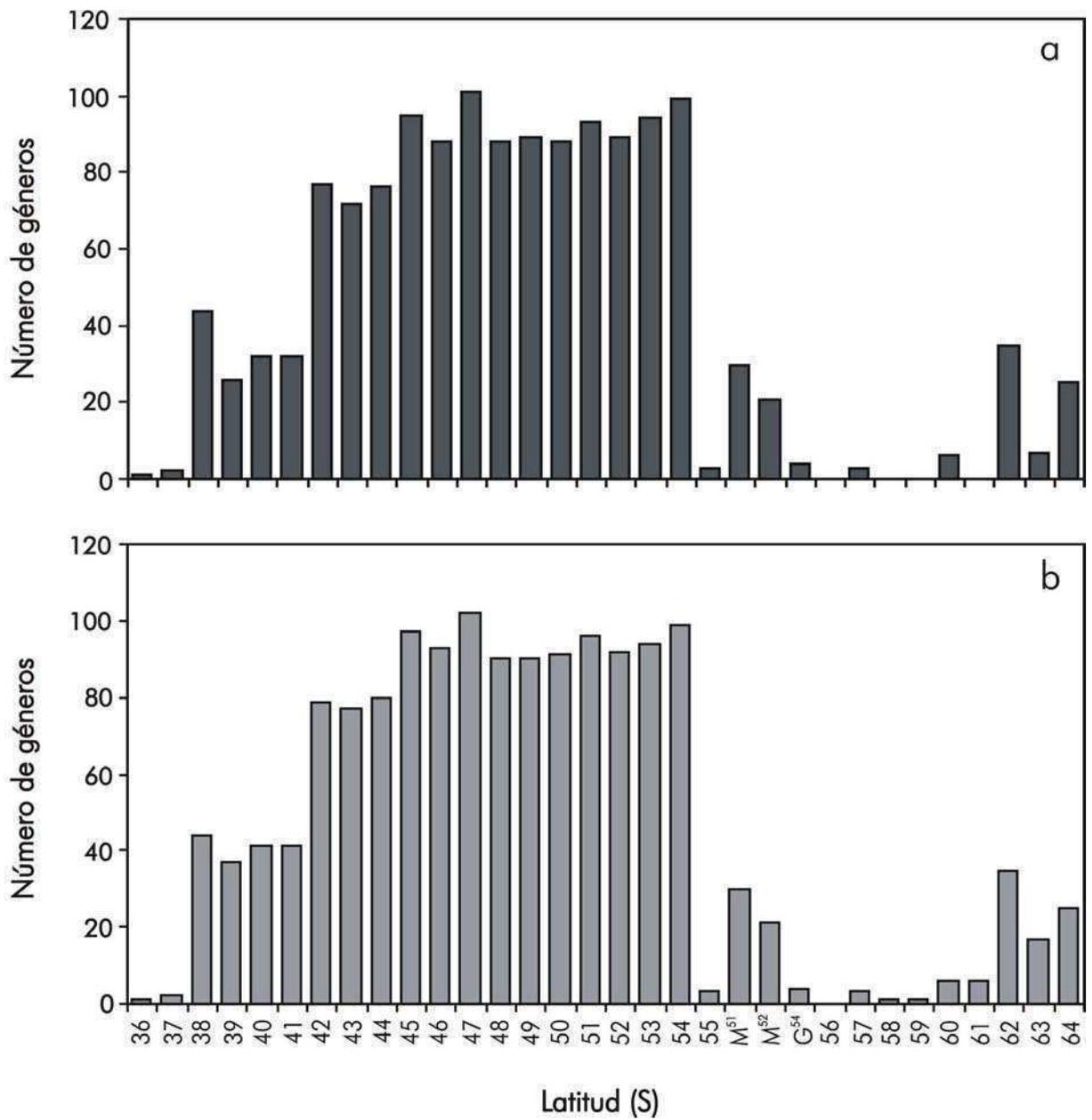


Fig. 4. Número de géneros de macroalgas presentes a lo largo de 29 grados de latitud reuniendo la información del *Atlas* y el herbario del MACN, (a) basado en datos originales, (b) basado en datos interpolados. M<sup>51</sup> y M<sup>52</sup> representan localidades en las Islas Malvinas y G<sup>54</sup> en las Islas Georgias del Sur.

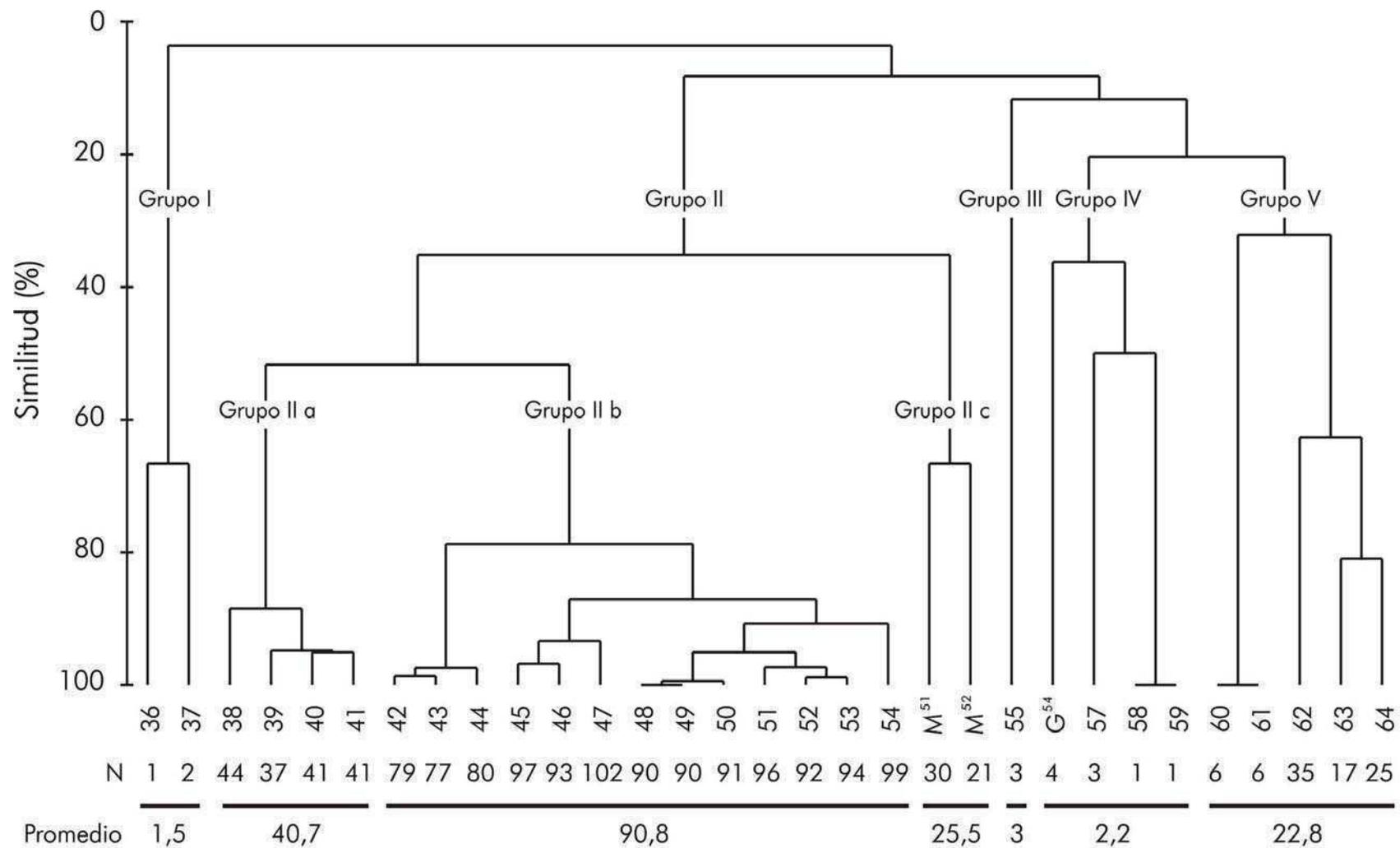


Fig. 5. Dendrograma que ilustra la afinidad entre distintos grados de latitud a lo largo de la costa argentina, el arco de Scotia y la Antártida en base a la composición de géneros de macroalgas. Basado tanto en el herbario del MACN como en Boraso y Zaisso (2008). N: Número de géneros. M<sup>51</sup> y M<sup>52</sup> representan localidades en las Islas Malvinas y G<sup>54</sup> en las Islas Georgias del Sur.

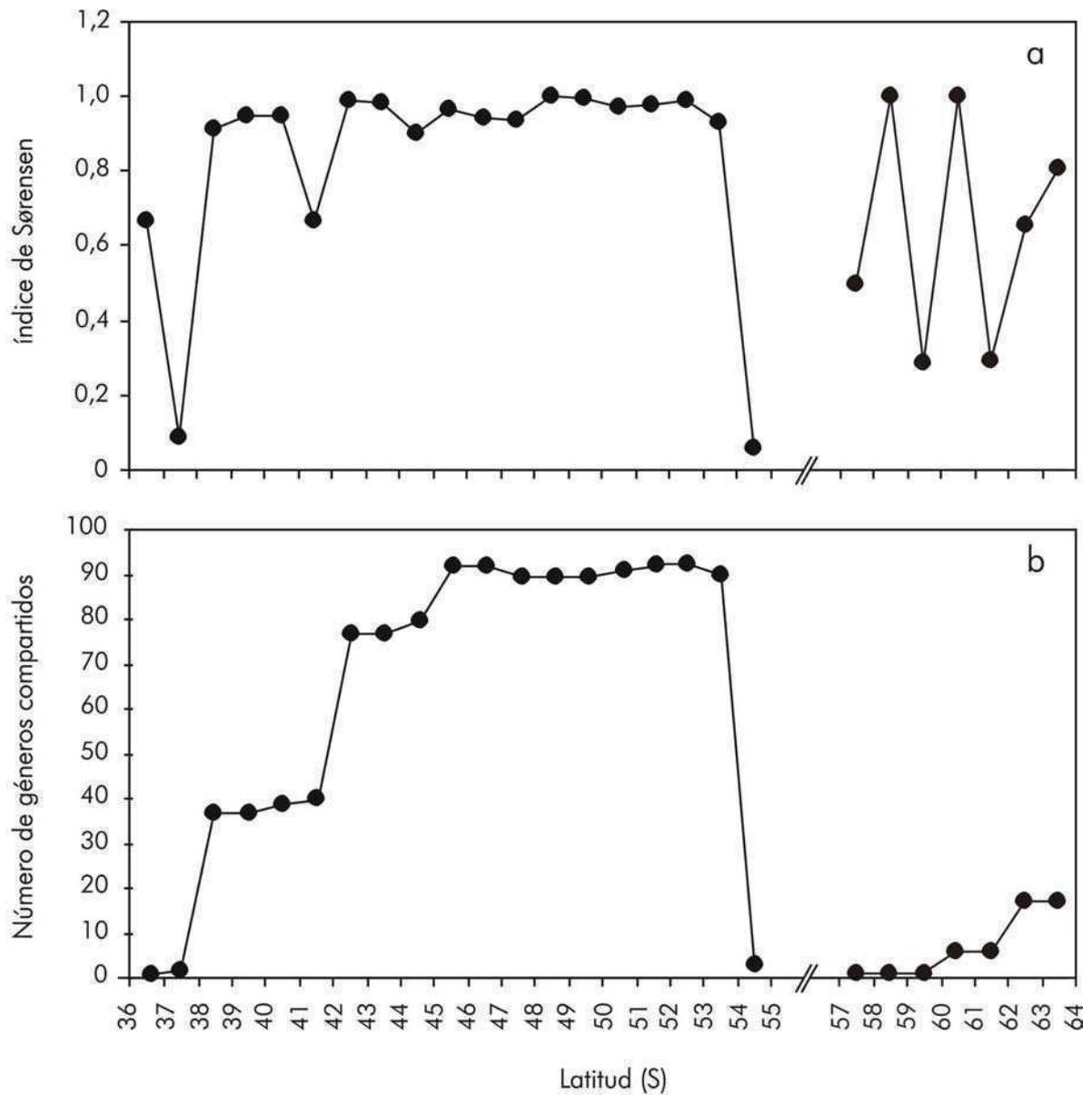


Fig. 6. Dos formas de representar el recambio taxonómico en función de la distribución geográfica de los 157 géneros de macroalgas bentónicas a lo largo de 29 grados de latitud en la costa argentina, Arco de Scotia y Antártida según datos del herbario del MACN y Boraso y Zaixso (2008). a: índice de Sørensen, b: número de géneros compartidos.

## **Relaciones entre macroalgas y briozoos**

Del análisis de las muestras de macroalgas herborizadas se halló que al menos una colonia de briozoo se encontraba creciendo sobre el 59% de los géneros algales. Las rodofitas mostraron la mayor riqueza específica de epibiontes, que alcanzó un máximo de 28 especies de briozoos para el género *Phycodrys*. Puede observarse que de los 20 géneros que encabezan la lista de algas con briozoos, 17 son rodofitas (Tabla 2).

El 68,1% de los géneros de algas rojas se encontraban colonizados por briozoos, mientras que solo el 42,3% y el 40,0% de los géneros de algas pardas y verdes poseían colonias sobre sus talos, respectivamente. Por otra parte, 43 géneros algales no presentaron briozoos epibiontes. De ellos, 51,2% eran rodofitas, 34,9% eran feofitas y 13,9% eran clorofitas (Tabla 2).

Sólo en 7 géneros de algas se observó que el 100% de las muestras se encontraban colonizadas por briozoos, siendo por lo general algas rojas. En la mayoría de los casos por lo menos alguna muestra estaba libre de epibiontes. De los 10 géneros de algas que encabezan esta lista, 9 son rodofitas (Tabla 3).

## **Briozoos**

Se analizaron 1756 muestras de algas herborizadas sobre las que se encontraron no menos de 67 especies de briozoos pertenecientes a 28 familias, que a su vez se clasifican en 2 ordenes: Cheilostomata y Cyclostomata.

*Antarctothoa bougainvillei* (d'Orbigny, 1847) fue la especie observada en la mayor variedad de sustratos, ya que se la halló en 29 géneros algales, principalmente rodofitas (Tabla 4).

Las especies que ocupan los primeros puestos de la Tabla 4 poseen hábitos de crecimiento muy variados, desde colonias incrustantes multiseriales a estolones reptantes con zooides erectos, y pertenecen tanto a los queilostomados como a los ciclostromados.

Tabla 2. Número de especies de briozoos hallados sobre cada uno de los 105 géneros de algas del herbario del MACN, ordenados en forma descendente. Rojo: Rodhophyta, Castaño: Phaeophyta, Verde: Chlorophyta.

Género de alga	Nº especies de briozoos	Género de alga	Nº especies de briozoos	Género de alga	Nºespecies de briozoos	Género de alga	Nºespecies de briozoos
<i>Phycodrys</i>	28	<i>Acanthococcus</i>	6	<i>Lambia</i>	1	<i>Levringia</i>	0
<i>Gigartina</i>	26	<i>Lophurella</i>	6	<i>Macrocystis</i>	1	<i>Mazzaella</i>	0
<i>Ballia</i>	24	<i>Myriogramme</i>	6	<i>Microzonia</i>	1	<i>Microrhinus</i>	0
<i>Rhodymenia</i>	23	<i>Aphanocladia</i>	5	<i>Myriogloia</i>	1	<i>Monostroma</i>	0
<i>Bossiella</i>	16	<i>Callithamnion</i>	5	<i>Neuroglossum</i>	1	<i>Nemalion</i>	0
<i>Himantothallus</i>	14	<i>Curdiea</i>	5	<i>Nereoginkgo</i>	1	<i>Notophycus</i>	0
<i>Chondria</i>	13	<i>Falklandiella</i>	5	<i>Plocamium</i>	1	<i>Pachymenia</i>	0
<i>Hymenena</i>	13	<i>Georgiella</i>	5	<i>Sphacelaria</i>	1	<i>Palmaria</i>	0
<i>Phyllophora</i>	13	<i>Pterosiphonia</i>	5	<i>Ahnfeltiopsis</i>	0	<i>Petalonia</i>	0
<i>Callophyllis</i>	11	<i>Ptilonia</i>	4	<i>Antarctosaccion</i>	0	<i>Phaeurus</i>	0
<i>Corallina</i>	11	<i>Stypocaulon</i>	4	<i>Antithamnion</i>	0	<i>Prasiola</i>	0
<i>Epymenia</i>	11	<i>Camontagnea</i>	3	<i>Ascoseira</i>	0	<i>Polysiphonia</i>	0
<i>Heterosiphonia</i>	11	<i>Delesseria</i>	3	<i>Bryopsis</i>	0	<i>Porphyra</i>	0
<i>Pseudophycodrys</i>	11	<i>Jania</i>	3	<i>Catenella</i>	0	<i>Punctaria</i>	0
<i>Desmarestia</i>	10	<i>Sarcothalia</i>	3	<i>Chaetomorpha</i>	0	<i>Ralfsia</i>	0
<i>Griffithsia</i>	10	<i>Hildenbrandia</i>	2	<i>Colpomenia</i>	0	<i>Rhodochorton</i>	0
<i>Medeiothamnion</i>	10	<i>Lessonia</i>	2	<i>Cystosphaera</i>	0	<i>Rhodomela</i>	0
<i>Pantoneura</i>	10	<i>Nothogenia</i>	2	<i>Delisea</i>	0	<i>Sarcodia</i>	0
<i>Cladostephus</i>	9	<i>Schizoseris</i>	2	<i>Ectocarpus</i>	0	<i>Scytosiphon</i>	0
<i>Picconiella</i>	9	<i>Adenocystis</i>	1	<i>Gastroclonium</i>	0	<i>Scytothamnus</i>	0
<i>Ceramium</i>	8	<i>Bostrychia</i>	1	<i>Gelidiella</i>	0	<i>Sporoglossum</i>	0
<i>Melobesia</i>	8	<i>Cladophora</i>	1	<i>Geminocarpus</i>	0	<i>Streblocladia</i>	0
<i>Ulva</i>	8	<i>Codium</i>	1	<i>Giffordia</i>	0	<i>Synarthrophyton</i>	0
<i>Ahnfeldtia</i>	7	<i>Gracilaria</i>	1	<i>Grateloupia</i>	0	<i>Ulothrix</i>	0
<i>Cladodonta</i>	7	<i>Gymnogongrus</i>	1	<i>Halopteris</i>	0		
<i>Dictyota</i>	7	<i>Hymenocladopsis</i>	1	<i>Herposiphonia</i>	0		
<i>Iridaea</i>	7	<i>Kallymenia</i>	1	<i>Leathesia</i>	0		

Tabla 3. Porcentaje de muestras con briozoos para cada uno de los 105 géneros de algas del herbario del MACN, ordenados en forma descendente. Rojo: Rodhophyta, Castaño: Phaeophyta, Verde: Chlorophyta.

Género de alga	% muestras con briozoos	Género de alga	% muestras con briozoos	Género de alga	% muestras con briozoos	Género de alga	% muestras con briozoos
<i>Cladodonta</i>	100,0	<i>Schizoseris</i>	60,0	<i>Nothogenia</i>	9,5	<i>Mazzaella</i>	0,0
<i>Epymenia</i>	100,0	<i>Heterosiphonia</i>	56,7	<i>Ulva</i>	9,2	<i>Microrhinus</i>	0,0
<i>Hymenocladopsis</i>	100,0	<i>Himantothallus</i>	55,0	<i>Mediothamnion</i>	6,2	<i>Monostroma</i>	0,0
<i>Nereoginkgo</i>	100,0	<i>Jania</i>	55,0	<i>Adenocystis</i>	5,5	<i>Myriogloia</i>	0,0
<i>Neuroglossum</i>	100,0	<i>Curdiea</i>	53,7	<i>Codium</i>	3,8	<i>Nemalion</i>	0,0
<i>Phyllophora</i>	100,0	<i>Dictyota</i>	53,3	<i>Sarcothalia</i>	1,9	<i>Notophycus</i>	0,0
<i>Sphacelaria</i>	100,0	<i>Aphanocladia</i>	50,0	<i>Myriogramme</i>	1,4	<i>Pachymenia</i>	0,0
<i>Griffithsia</i>	91,7	<i>Lambia</i>	50,0	<i>Ahnfeltiopsis</i>	0,0	<i>Palmaria</i>	0,0
<i>Ballia</i>	85,3	<i>Pterosiphonia</i>	47,4	<i>Antarctosaccion</i>	0,0	<i>Petalonia</i>	0,0
<i>Georgiella</i>	84,6	<i>Falklandiella</i>	46,7	<i>Antithamnion</i>	0,0	<i>Phaeurus</i>	0,0
<i>Callophyllis</i>	83,3	<i>Chondria</i>	46,4	<i>Ascoseira</i>	0,0	<i>Polysiphonia</i>	0,0
<i>Phycodrys</i>	83,3	<i>Picconiella</i>	43,7	<i>Bryopsis</i>	0,0	<i>Porphyra</i>	0,0
<i>Cladostephus</i>	80,0	<i>Corallina</i>	43,4	<i>Catenella</i>	0,0	<i>Prasiola</i>	0,0
<i>Melobesia</i>	80,0	<i>Ptilonia</i>	41,7	<i>Cladophora</i>	0,0	<i>Punctaria</i>	0,0
<i>Ahnfeldtia</i>	77,8	<i>Lophurella</i>	40,0	<i>Colpomenia</i>	0,0	<i>Ralfsia</i>	0,0
<i>Gigartina</i>	76,4	<i>Gracilaria</i>	33,3	<i>Cystosphaera</i>	0,0	<i>Rhodochorton</i>	0,0
<i>Acanthococcus</i>	75,0	<i>Hildenbrandia</i>	33,3	<i>Delisea</i>	0,0	<i>Rhodomela</i>	0,0
<i>Pantoneura</i>	75,0	<i>Callithamnion</i>	31,2	<i>Ectocarpus</i>	0,0	<i>Sarcodia</i>	0,0
<i>Pseudophycodrys</i>	75,0	<i>Camontagnea</i>	25,0	<i>Gastroclonium</i>	0,0	<i>Scytosiphon</i>	0,0
<i>Rhodymenia</i>	75,0	<i>Hymenena</i>	22,6	<i>Geminocarpus</i>	0,0	<i>Scytothamnus</i>	0,0
<i>Stypocaulon</i>	75,0	<i>Ceramium</i>	17,6	<i>Gelidiella</i>	0,0	<i>Sporoglossum</i>	0,0
<i>Bossiella</i>	68,7	<i>Bostrychia</i>	16,7	<i>Giffordia</i>	0,0	<i>Streblocladia</i>	0,0
<i>Kallymenia</i>	66,7	<i>Delesseria</i>	16,7	<i>Grateloupia</i>	0,0	<i>Synarthrophyton</i>	0,0
<i>Microzonia</i>	66,7	<i>Macrocystis</i>	15,4	<i>Halopteris</i>	0,0	<i>Ulothrix</i>	0,0
<i>Lessonia</i>	62,5	<i>Iridaea</i>	15,0	<i>Herposiphonia</i>	0,0		
<i>Plocamium</i>	62,3	<i>Chaetomorpha</i>	14,3	<i>Leathesia</i>	0,0		
<i>Gymnogongrus</i>	60,0	<i>Desmarestia</i>	11,4	<i>Levringia</i>	0,0		

Al igual que para las macroalgas bentónicas, el gráfico del número de especies de briozoos a lo largo de 28 grados de latitud (entre 37° S y 64° S) puede dividirse en dos partes, tomando como límite los 55° S. En la costa argentina (37° S a 55° S) la riqueza específica de briozoos varía considerablemente, alcanzando un máximo a los 47° S, con 27 especies (Figs. 7, 8b). Al norte de esta latitud se observa una disminución abrupta de la biodiversidad entre los 45° S y 44° S, o sea en la transición entre la zona norte del Golfo San Jorge y la costa abierta de Chubut, en donde se pierden 7 especies (36,8%; Figs. 7b, 8b). A los 38° S vuelve a incrementarse la riqueza específica de briozoos hasta 18 especies (Figs. 7, 8). No se observaron colonias de briozoos en macroalgas procedentes de localidades a 37° S. En las aguas antárticas (al sur de 60° S) se observa un aumento de la biodiversidad de briozoos con el aumento de la latitud (Fig. 7).

En el dendrograma en donde se analiza la similitud entre grados de latitud en base a la composición de especies de briozoos epibiontes de algas se distinguen 3 ó 4 grupos dependiendo de si se utilizan los datos interpolados (Fig. 8b) o los datos originales (Fig. 8a). Los datos interpolados permiten evaluar el gradiente latitudinal de manera continua ya que con los datos originales existen varios grados de latitud sin información (Fig. 7a). Teniendo esto en consideración y sumado al hecho de que no hay grandes diferencias en la manera en que ambos dendrogramas agrupan a las latitudes (cf. Fig. 8a, b), se optó por analizar sólo el gráfico construido en base a datos interpolados. El litoral argentino (entre 38° S y 54° S) se subdivide en dos sectores (Fig. 8b). El que comprende las latitudes más australes (Grupo Ib) incluye a las Islas Malvinas y posee una amplitud superior al compuesto por las latitudes más bajas (Grupo Ia). Este último se extiende desde 38° S (Mar del Plata) hasta 44° S (al sur del Cabo Dos Bahías), mientras que el primero abarca desde 45° S hasta 54° S (Canal Beagle). La riqueza específica aumenta considerablemente de norte a sur (promedios: 10,7 vs. 16,7 especies, Fig. 8b). Las Islas Malvinas se encuentran briozoológicamente más relacionadas con la costa argentina que con las islas subantárticas o la Antártida, formando parte del Grupo Ib (Fig. 8b).

Tabla 4. Número de géneros de algas en las cuales se encontraron las distintas especies de briozoos, ordenados en forma descendente.

Especie de briozoo	Nº géneros de algas	Especie de briozoo	Nº géneros de algas	Especie de briozoo	Nº géneros de algas
<i>Antarctothoa bougainvillei</i> (d'Orbigny, 1847)	29	<i>Membranipora isabelleana</i> (d'Orbigny, 1847)	5	<i>Amastigia nuda</i> Busk, 1852	1
<i>Aetea anguina</i> (Linnaeus, 1758)	28	<i>Scrupocellaria scruposa puelcha</i> (d'Orbigny, 1847)	5	<i>Antarctothoa mauricei</i> Wright, Hayward y Hughes, 2007	1
<i>Scruparia ambigua</i> (d'Orbigny, 1847)	26	<i>Ellisina antarctica</i> Hastings, 1945	4	<i>Arachnopusia</i> cf. <i>decipiens</i> Hayward y Thorpe, 1988	1
<i>Bicrisia</i> spp.	24	<i>Smittina monacha</i> (Jullien, 1888)	4	<i>Beania magellanica</i> (Busk, 1852)	1
<i>Celleporella hyalina</i> sensu lato (Linnaeus, 1767)	23	<i>Callopora deseadensis</i> López Gappa, 1981	3	<i>Camptoplites</i> sp.	1
<i>Antarctothoa tehuelcha</i> (López Gappa, 1985)	21	<i>Chaperia acanthina</i> (Lamouroux, 1825)	3	<i>Cellaria malvinensis</i> (Busk, 1852)	1
<i>Tubulipora</i> spp.	21	<i>Crisia</i> spp.	3	<i>Cellaria scoresbyi</i> Hastings, 1946	1
<i>Antarctothoa polystachya</i> Wright, Hayward y Hughes, 2007	19	<i>Menipea patagonica</i> Busk, 1852	3	<i>Electra monostachys</i> (Busk, 1854)	1
<i>Austrothoa yagana</i> (Moyano y Gordon, 1980)	19	<i>Micropora notialis</i> Hayward y Ryland, 1993	3	<i>Exidmonea</i> sp.	1
<i>Tricellaria aculeata</i> (d'Orbigny, 1847)	18	<i>Osthimosia chaotica</i> López Gappa y Liuzzi, 2008	3	<i>Fenestulina</i> cf. <i>dupla</i> Hayward y Ryland, 1990	1
<i>Beania costata</i> (Busk, 1876)	16	<i>Antarctothoa alia</i> (Hayward, 1993)	2	<i>Himantozoum antarcticum</i> (Calvet, 1909)	1
<i>Neothoa patagonica</i> (Busk, 1852)	16	<i>Antarctothoa cancinoi</i> Wright, Hayward y Hughes, 2007	2	<i>Membranipora</i> cf. <i>arborescens</i> (Canu y Bassler, 1928)	1
<i>Antarctothoa antarctica</i> (Moyano y Gordon, 1980)	12	<i>Antarctothoa</i> sp.	2	<i>Membranipora puelcha</i> d'Orbigny, 1847	1
<i>Harpecia spinosissima</i> (Calvet, 1904)	12	<i>Arachnopusia columnaris</i> Hayward y Thorpe, 1988	2	<i>Metroperiella galeata</i> (Busk, 1854)	1
<i>Antarctothoa dictyota</i> (Hayward, 1993)	10	<i>Beania erecta</i> Waters, 1904	2	<i>Micropora brevissima</i> Waters, 1904	1
<i>Lacerna eatoni</i> (Busk, 1876)	9	<i>Beania inermis</i> (Busk, 1852)	2	<i>Osthimosia bicornis</i> (Busk, 1881)	1
<i>Antarctothoa aneae</i> Wright, Hayward y Hughes, 2007	8	<i>Bicelliariella</i> sp.	2	<i>Osthimosia eatonensis</i> (Busk, 1881)	1
<i>Inversiula nutrix</i> Jullien, 1888	8	<i>Electra longispina</i> (Calvet, 1904)	2	<i>Plagioecia</i> sp.	1
<i>Aimulosia antarctica</i> (Powell, 1967)	7	<i>Exochella</i> sp.	2	<i>Porella hyadesi</i> Jullien, 1888	1
<i>Disporella</i> sp.	7	<i>Filaguria spatulata</i> (Calvet, 1909)	2	<i>Microporella</i> sp.	1
<i>Plesiothoa australis</i> Moyano y Gordon, 1980	7	<i>Romancheina labiosa</i> (Busk, 1854)	2	<i>Turbicellepora pourtalesi</i> Winston, 2005	1
<i>Caberea darwinii</i> Busk, 1884	6	<i>Umbonula alvareziiana</i> (d'Orbigny, 1847)	2		
<i>Jellyella tuberculata</i> (Bosc, 1802)	6	<i>Amastigia gaussi</i> (Kluge, 1904)	1		

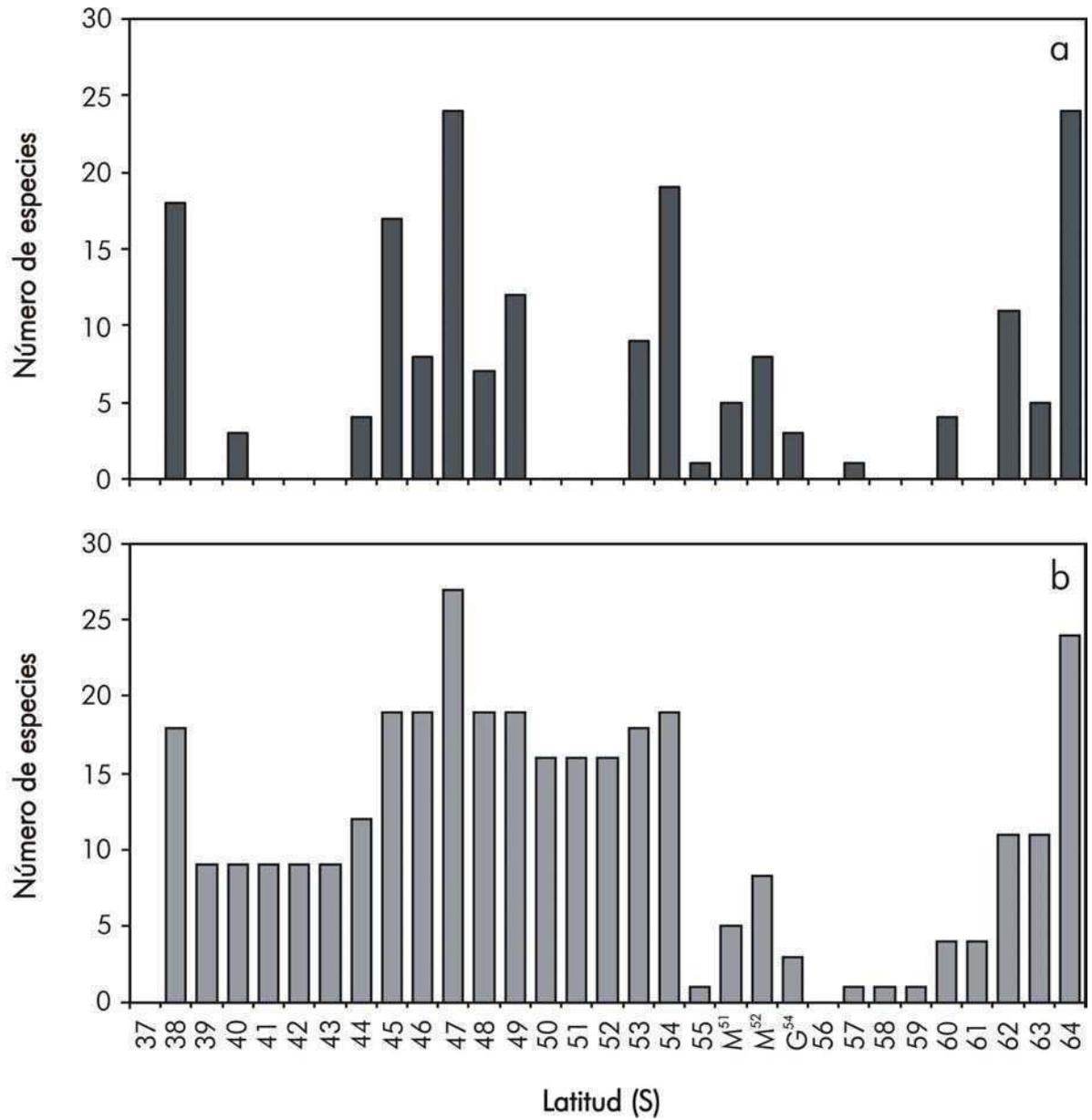


Fig. 7. Número de especies de briozoos presentes sobre las macroalgas herborizadas del MACN a lo largo de 28 grados de latitud, (a) basado en datos originales, (b) basado en datos interpolados. M<sup>51</sup> y M<sup>52</sup> representan localidades en las Islas Malvinas y G<sup>54</sup> en las Islas Georgias del Sur.

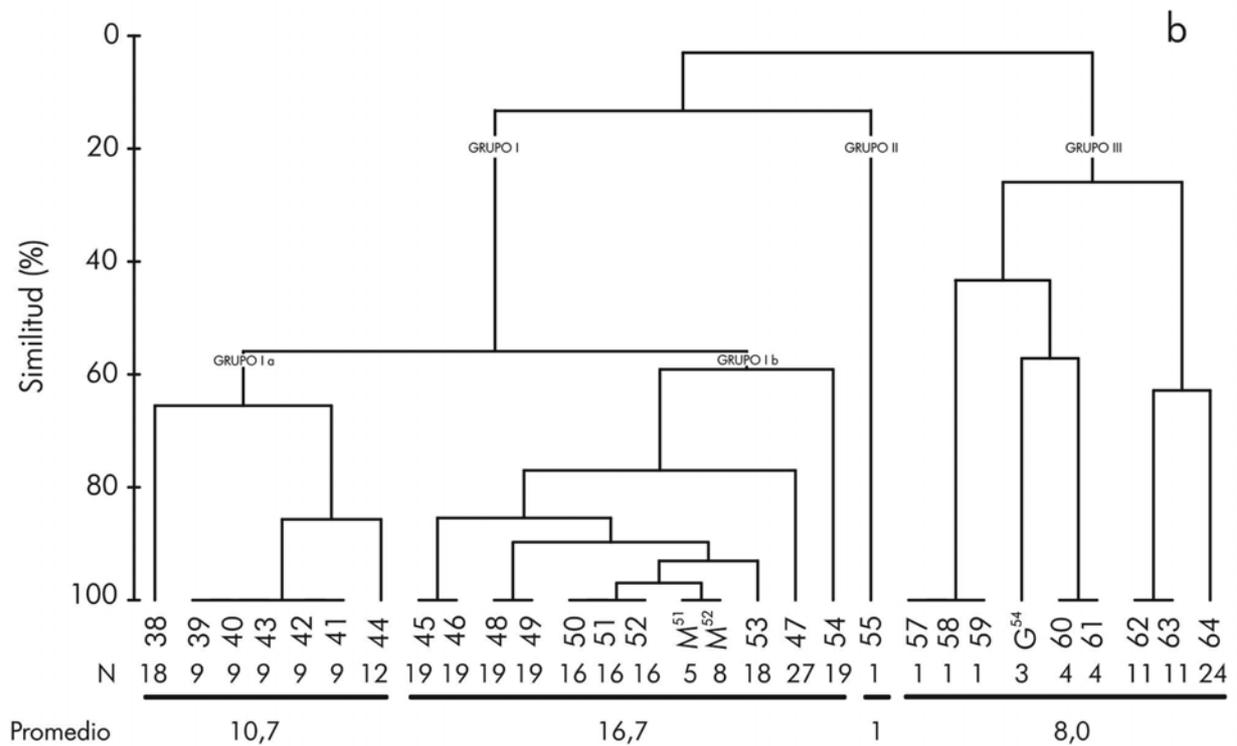
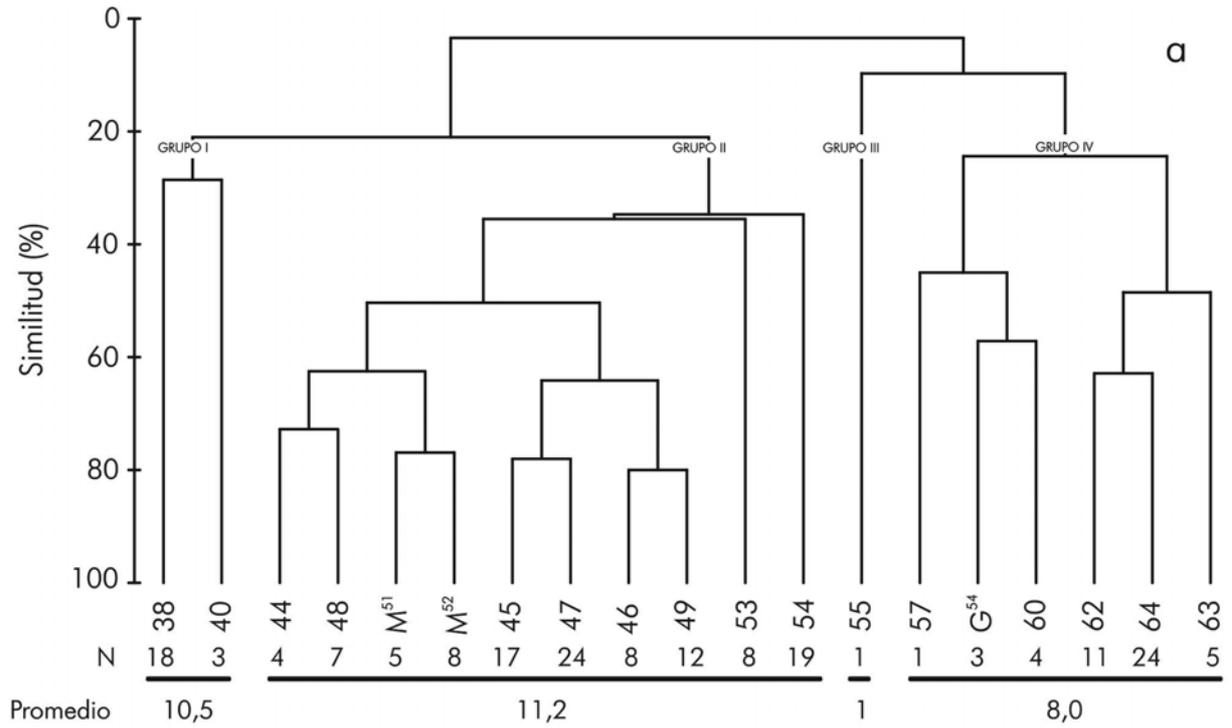


Fig. 8. Dendrogramas que ilustran la afinidad entre distintos grados de latitud a lo largo de la costa argentina, el arco de Scotia y la Antártida en base a la composición de especies de briozoos. N: Número de especies. M<sup>51</sup> y M<sup>52</sup> representan localidades en las Islas Malvinas y G<sup>54</sup> en las Islas Georgias del Sur. a: basado en datos originales, b: basado en datos interpolados.

El Cabo de Hornos fue clasificado como un grupo aparte (grupo II) probablemente por la escasez de algas muestreadas a esa latitud, aunque conforma un grupo más afín al litoral argentino que a las islas subantárticas y la Antártida (Fig. 8b). El grupo III está representado por las islas Georgias y Sandwich del Sur y la Antártida (Orcadas del Sur y Península Antártica; Fig. 8b).

La interpretación de los gráficos que ilustran la variación en el índice de Sørensen y en el número de especies compartidas es problemática debido a las distorsiones producidas por la falta de muestreos en ciertas latitudes. La disminución de la similitud entre 38° S y 39° S (Fig. 9a) se debe a la escasa cantidad de muestras algales en el herbario del MACN procedentes de la costa del partido bonaerense de Villarino (39° S). Algo similar ocurre en el extremo austral del litoral sudamericano (54° S a 55° S). En consecuencia, se estima que las variaciones en el recambio taxonómico en esas latitudes extremas no merecen ser analizadas en detalle. Un claro aumento en el recambio taxonómico se produce en la transición entre el sector norte del Golfo San Jorge y el litoral expuesto de la provincia de Chubut (45° S a 43° S), en donde se observa una caída en la similitud (Fig. 9a) y una marcada disminución en el número de especies compartidas (Fig. 9b).

Las variaciones en el recambio taxonómico a lo largo de los archipiélagos subantárticos y la Península Antártica no muestran un patrón claro, probablemente debido también a distorsiones producidas por diferencias en la intensidad del esfuerzo de muestreo (Figs. 9a, b).

La correlación entre el número de muestras analizadas y el número de especies de briozoos hallado en cada grado de latitud fue positiva y altamente significativa (Fig. 10;  $n = 23$ ;  $R_s = 0,794$ ;  $P < 1 \times 10^{-6}$ ). Esto indica que como el esfuerzo de muestreo a lo largo de la costa no ha sido constante, las interpretaciones de los resultados deben hacerse con cautela.

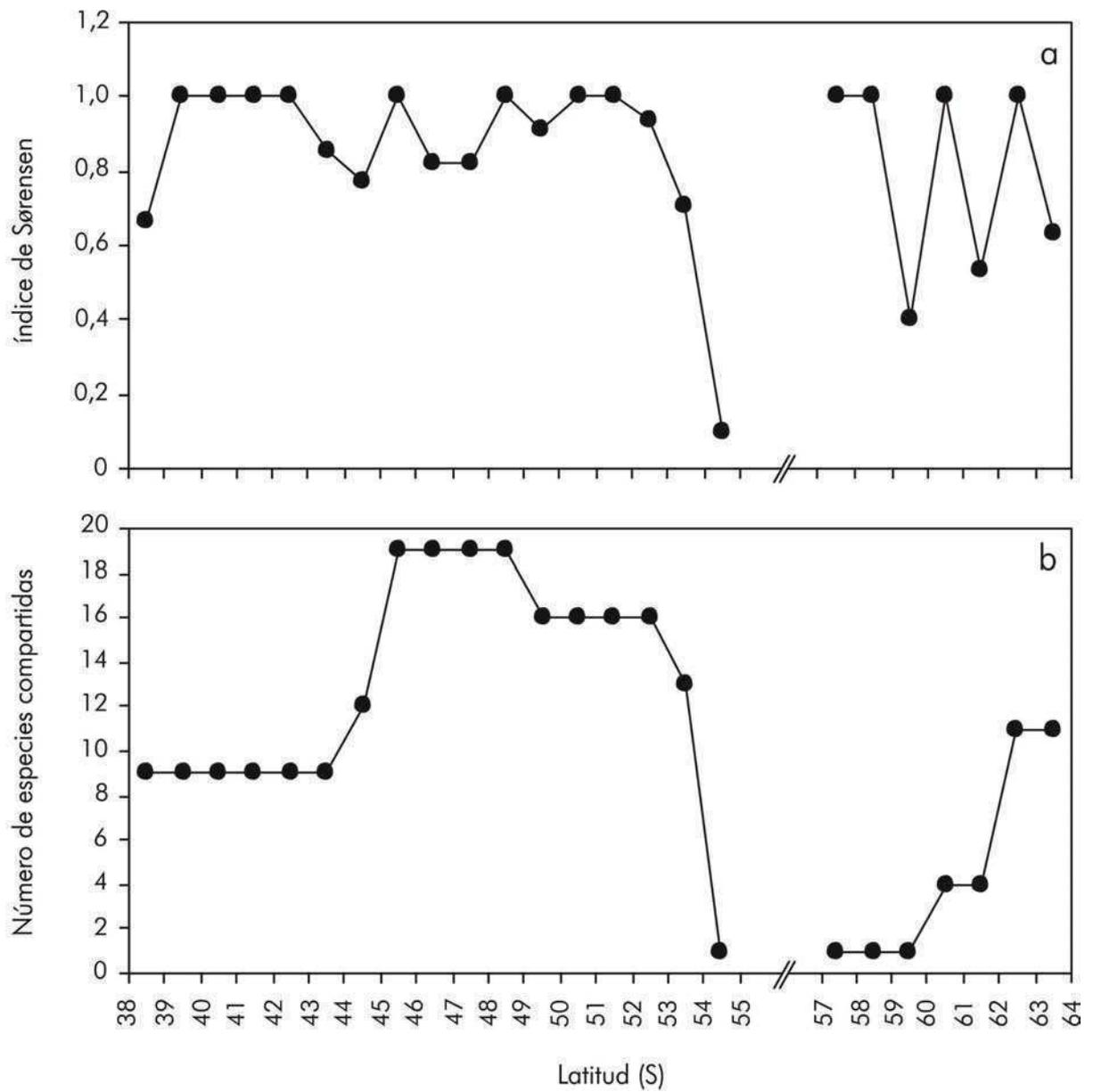


Fig. 9. Dos formas de representar el recambio taxonómico en función de la distribución geográfica de las 67 especies de briozoos a lo largo de 27 grados de latitud en la costa argentina, Arco de Scotia y Antártida según datos del herbario del MACN. a: índice de Sørensen, b: número de especies compartidas.

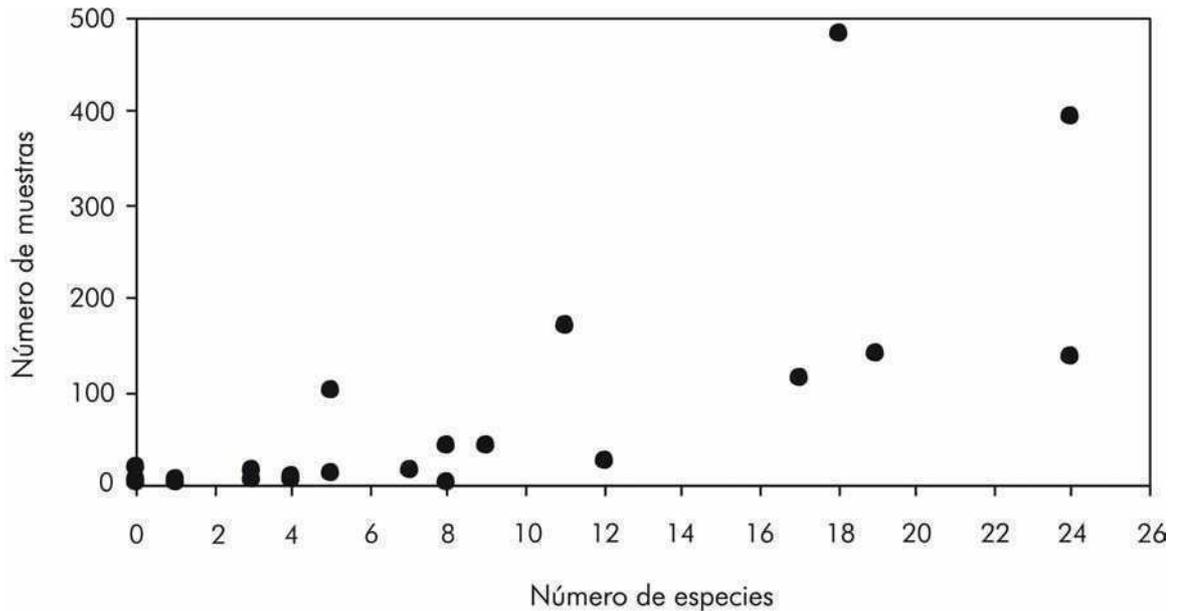


Fig. 10. Relación entre el número de muestras y el número de especies de briozoos por grado de latitud.

### *Grupos funcionales y distancia taxonómica en macroalgas*

Los grupos funcionales 5 (macrofitas coriáceas), 6 (algas articuladas calcáreas) y 7 (algas crustosas) no pudieron analizarse dado que estuvieron representados por un número insuficiente de géneros. En el Apéndice 4 se indica el grupo funcional al que pertenecen los restantes géneros de algas del litoral argentino e Islas Malvinas. La mayoría de los mismos correspondieron al grupo funcional 1 (algas filamentosas,  $n = 17$ ). Los grupos funcionales 2 (algas foliosas), 3 (algas foliosas corticadas) y 4 (macrofitas corticadas) estuvieron representados por 8, 11 y 6 géneros, respectivamente.

La prueba ANOSIM mostró diferencias significativas en la composición de briozoos epibiontes entre distintos grupos funcionales de algas ( $R$  global: 0,131;  $P = 0,027$ ). Solo dos contrastes pareados resultaron significativos: entre los grupos funcionales 1 vs. 2 y 1 vs. 3, es decir entre las macroalgas filamentosas y las foliosas (Tabla 5).

El resultado del MDS (Fig. 11) permite observar que en el gráfico bivariado las algas filamentosas (1) se separan mejor de las foliosas (2 y 3) que de las del grupo funcional 4 (macrofitas corticadas).

Los resultados obtenidos con la rutina SIMPER (Tabla 6) muestran que no existieron briozoos exclusivos de un único grupo funcional algal. Las briozoos incrustantes fueron los que más contribuyeron a las diferencias significativas entre las algas filamentosas y las foliosas (1 vs. 2 y 1 vs. 3). Dentro de éstos, las especies con crecimiento pluriserial *Austrothoa yagana* y *Antarctothoa bougainvillei* fueron halladas con mayor frecuencia sobre algas foliosas, mientras que sobre las filamentosas los briozoos más comunes fueron los que presentan crecimiento uniserial, como *Scruparia ambigua* y *Aetea anguina*, o erecto, como *Bicrisia* spp. La excepción fue *Antarctothoa tehuelcha*, una especie incrustante pluriserial que fue más frecuente sobre las algas filamentosas que sobre las foliosas (Tabla 6).

No se observó una correlación significativa entre los grupos funcionales y el número de especies de briozoos (correlación por rangos de Spearman,  $n = 42$ ;  $R_s = 0,077$ ;  $P = 0,49$ ) para las algas del litoral argentino e Islas Malvinas.

La correlación entre la distancia taxonómica y la similitud del ensamble de briozoos epibiontes fue negativa y altamente significativa tanto para los géneros de macroalgas del litoral argentino (correlación por rangos de Kendall,  $n = 1128$ ;  $\tau = -0,241$ ;  $P = 1 \times 10^{-6}$ ; Fig. 12a) como para los géneros antárticos (correlación por rangos de Kendall,  $n = 231$ ;  $\tau = -0,09$ ;  $P = 0,037$ ; Fig. 12b), lo que significa que la similitud de los ensambles de briozoos epibiontes fue mayor entre algas estrechamente emparentadas que entre aquellas de parentesco lejano.

Tabla 5. Contrastes pareados de la prueba ANOSIM entre los cuatro grupos funcionales analizados. Resultados significativos en negrita.

Contraste	R	P
Grupo funcional 4 vs. Grupo funcional 1	0,057	0,316
Grupo funcional 4 vs. Grupo funcional 3	0,045	0,306
Grupo funcional 4 vs. Grupo funcional 2	0,122	0,109
Grupo funcional 1 vs. Grupo funcional 3	<b>0,234</b>	<b>0,005</b>
Grupo funcional 1 vs. Grupo funcional 2	<b>0,207</b>	<b>0,037</b>
Grupo funcional 3 vs. Grupo funcional 2	-0,05	0,715

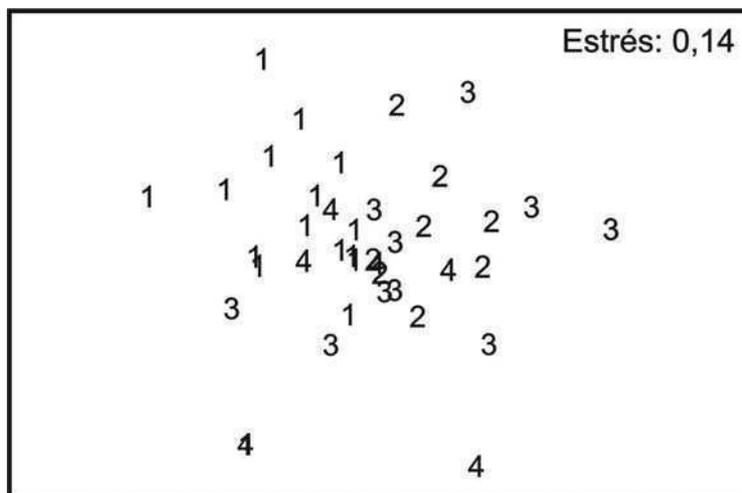


Fig. 11. Escalamiento Multidimensional no-Métrico (MDS), basado en el índice de similitud de Sørensen. Se suprimió la muestra correspondiente al género *Georgiella* (grupo funcional 1) por tener un valor de similitud muy bajo en relación con las restantes, lo que impedía una observación adecuada del gráfico.

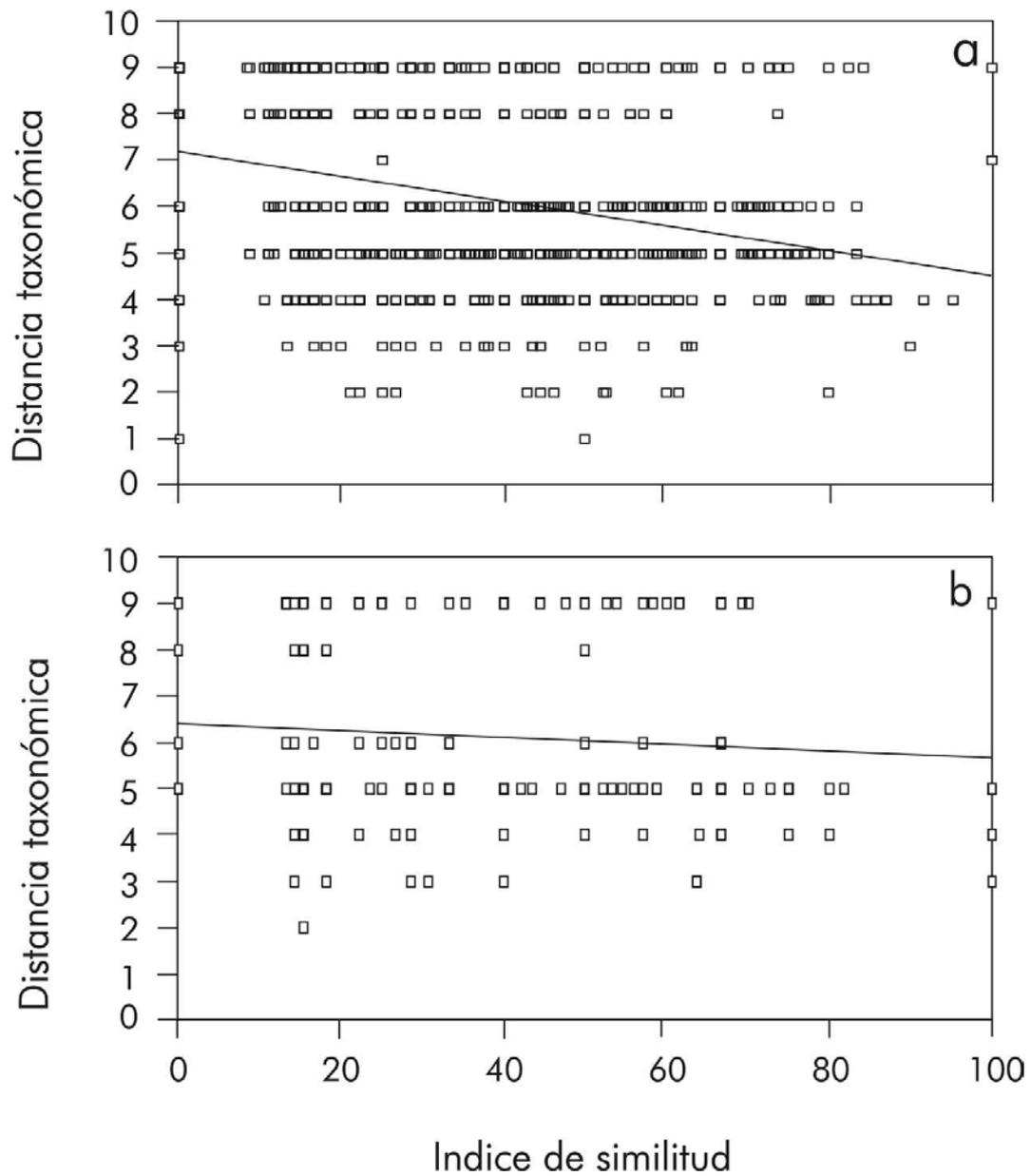


Fig. 12. Relación entre la distancia taxonómica entre macroalgas y el ensamble de sus briozoos epibiontes (índice de Sørensen). (a) Macroalgas del litoral argentino e Islas Malvinas, (b) macroalgas antárticas. Se muestran las líneas de tendencia.

Tabla 6. Resultados de la rutina SIMPER para los contrastes significativos entre los distintos grupos funcionales. La lista de especies se truncó cuando el porcentaje acumulativo superó el 50%.

Especies	Abundancia promedio	Abundancia promedio	Distancia promedio	% de contribución a la distancia total	% de contribución acumulativa	Tipo de crecimiento
Distancia promedio=77,12						
	Grupo funcional 1	Grupo funcional 3				
<i>Austrothoa yagana</i>	0,06	0,64	7,72	10,01	10,01	incrustante pluriserial
<i>Antarctothoa bougainvillei</i>	0,47	0,73	5,84	7,57	17,58	incrustante pluriserial
<i>Scruparia ambigua</i>	0,71	0,45	5,61	7,28	24,86	incrustante uniserial
<i>Aetea anguina</i>	0,71	0,55	5,46	7,08	31,94	incrustante uniserial
<i>Antarctothoa tehuelcha</i>	0,59	0,18	5,45	7,07	39,01	incrustante pluriserial
<i>Bicrisia</i> spp.	0,65	0,27	5,38	6,98	45,99	erecto
<i>Celleporella hyalina sensu lato</i>	0,53	0,36	4,83	6,26	52,25	incrustante pluriserial
Distancia promedio=72,15						
	Grupo funcional 1	Grupo funcional 2				
<i>Austrothoa yagana</i>	0,06	0,88	6,79	9,42	9,42	incrustante pluriserial
<i>Antarctothoa bougainvillei</i>	0,47	1,00	6,18	8,57	17,99	incrustante pluriserial
<i>Scruparia ambigua</i>	0,71	0,38	4,78	6,62	24,61	incrustante uniserial
<i>Bicrisia</i> spp.	0,65	0,50	4,70	6,52	31,13	erecto
<i>Aetea anguina</i>	0,71	0,50	4,57	6,33	37,46	incrustante uniserial
<i>Antarctothoa tehuelcha</i>	0,59	0,38	4,40	6,09	43,56	incrustante pluriserial
<i>Beania costata</i>	0,18	0,63	4,21	5,83	49,39	incrustante pluriserial
<i>Tricellaria aculeata</i>	0,29	0,50	4,17	5,79	55,18	erecto

## Discusión

En los últimos años, el estudio de la biodiversidad marina y los planes de manejo para su conservación han puesto en evidencia la importancia de contar con bases de datos e inventarios taxonómicos que permitan evaluar los mecanismos e interacciones que se producen a lo largo de distintas escalas espaciales. Los resultados obtenidos en este capítulo y el próximo son el producto de contar con la información que provee la colección científica de un museo. El acceso a los ejemplares depositados en el herbario de macroalgas del MACN permitió recopilar información tanto taxonómica como biogeográfica a partir de muestras recolectadas desde 1895. Esta información fue utilizada para analizar a los briozoos y sus basibiontes a una escala espacial de más de 3000 kilómetros. Trabajos previos han expresado la importancia de contar con la información de colecciones científicas (Ponder et al. 2001, Schnack y López 2003, Miller et al. 2004, Bortolus 2008, Brummitt et al. 2008) y muchos han propuesto y desarrollado su digitalización para acceder más rápidamente a esta información (Costello y Vanden Berghe 2006, Costello et al. 2006, Vanden Berghe et al. 2008).

Conocer la composición y distribución de las macroalgas bentónicas es un requerimiento indispensable para interpretar la biogeografía de sus briozoos epibiontes. La distribución de las macroalgas marinas estudiadas en este capítulo estaría influenciada por varios factores: el tipo de sustrato presente en las distintas localidades, las masas de agua costeras y los eventos biogeográficos acaecidos a lo largo de millones de años en la región. A su vez, su interpretación se ve influenciada por un esfuerzo de muestreo heterogéneo a lo largo de la costa. Varios de estos factores ya han sido considerados en trabajos previos como decisivos en la distribución de los organismos marinos costeros (Kühnemann 1972, Vinuesa 1977, López Gappa y Lichtschein 1988, Genzano y Zamponi 1997, Clarke y Lidgard 2000, López Gappa 2000, Ponder et al. 2001, López Gappa y Landoni 2005, López Gappa et al. 2006, Boraso 2007, Balech y Ehrlich 2008, Qian y Ricklefs 2007, Genzano et al. 2009, Roy et al. 2009, entre otros).

Los resultados obtenidos en este estudio podrían interpretarse de manera errónea si se analizaran superficialmente, ya que el punto de máxima diversidad tanto de briozoos

como de macroalgas se encuentra a los 47° S. Cabe recordar que en la Ría Deseado funcionaba el Centro de Investigación de Biología Marina (CIBIMA), donde se desarrollaron múltiples líneas de investigación, entre las cuales los estudios de las algas marinas fueron llevados a cabo por Aldo Asensi (feofitas), Alicia Boraso (clorofitas), Delia R de Halperin (cianofitas), María L Piriz y María L Mendoza (rodofitas). Esto permite suponer que el esfuerzo de muestreo en esa zona fue mucho más intenso que el desarrollado en otras localidades patagónicas, lo que también se ve reflejado en un mayor número de muestras depositadas en el herbario del MACN ( $n = 395$ ). Las costas del norte de la provincia de Santa Cruz y sur de la provincia de Chubut presentan amplias extensiones intermareales de rocas sedimentarias que constituyen el sustrato propicio para el asentamiento de comunidades de macroalgas (Borasó 2007). Sin embargo, la latitud mejor representada en el herbario del MACN fue 38° S con 483 muestras. En este rango de latitud, las muestras procedentes de las localidades de Mar del Plata, Miramar y Necochea fueron las más numerosas, siendo Carmen Pujals una de las principales recolectoras. Históricamente, estas localidades bonaerenses también han sido intensamente muestreadas por su accesibilidad y cercanía al MACN.

Aunque la latitud bonaerense de 38° S se encuentra representada en el herbario del MACN por un mayor número de muestras, el menor número de especies de briozoos y de géneros de algas que los observados para 47° S sugiere que también estarían actuando factores biogeográficos. Varios análisis de grupos de invertebrados macrobentónicos en el Atlántico Sudoccidental han demostrado que la riqueza específica es mayor en aguas templado-frías de la Región Magallánica que en los ambientes relativamente más cálidos del litoral bonaerense (Bastida et al. 1992, López Gappa 2000, López Gappa et al. 2006). Una revisión de los ecosistemas bentónicos costeros de Chile también demostró que existe una zona de alta biodiversidad al sur de los 42° S en el Pacífico sudoriental (Fernández et al. 2000, Valdovinos et al. 2003). Estudios que analizaron la evolución de las conexiones marinas cenozoicas en el región circumpolar dan sustento a la hipótesis de que la biota magallánica ingresó al Atlántico Sudoccidental durante el Terciario, después que el Pasaje de Drake se abriera a la circulación profunda durante el límite Eoceno-Oligoceno ( $\sim 31 - 32$  Ma., Lawver y Gahagan 2003). Un análisis biogeográfico de la malacofauna miocénica de Argentina y Uruguay (Martínez y del Río

2002) concluyó que luego de la formación de la Corriente de Malvinas, los elementos caribeños dominantes se extinguieron o se desplazaron hacia el norte. De acuerdo a estos estudios, la Provincia Biogeográfica Argentina, es decir el sur de Brasil, Uruguay y la costa argentina al norte de los 42° S - 43° S, debería ser considerada como una transición entre las Provincias Biogeográficas Magallánica y Brasileña.

Las tres disminuciones abruptas en el número de géneros de macroalgas a lo largo de la costa argentina pueden atribuirse a distintos factores. La que ocurre entre los 38° S y 37° S podría deberse a un cambio de sustrato que se produce entre el fin de los afloramientos cuarcíticos del sistema de Tandilia y una gran extensión ininterrumpida de playas arenosas que comienza al norte del partido de General Pueyrredón. Este resultado coincide con lo expresado por Kühnemann (1972) y Boraso (2007).

La que se produce entre los 42° S y 41° S coincide con el cambio de provincia biogeográfica ya citado por Kühnemann (1972), quien define como Dominio Subtropical al sector ubicado al norte de 42° S y como Dominio Atlántico Austral Americano al comprendido entre los 42° S y el Pasaje de Drake. Entre estas latitudes se observa un cambio en la dureza del sustrato, ya que se pasa de las tobas y areniscas características de la zona del Golfo San José a pórfidos en zonas más australes como la Ría Deseado (Boraso 2007). Meneses y Santelices (2000) coinciden en que a esa latitud existe también un punto de quiebre en la composición de las algas bentónicas en el Pacífico Sudoriental.

Finalmente, la disminución observada entre 45° S y 44° S, es decir en la transición entre la zona norte del Golfo San Jorge y la costa abierta de Chubut, podría deberse a un esfuerzo de muestreo asimétrico, ya que el número de muestras presentes en el herbario del MACN para los 45° S es 14 veces mayor que para los 44° S. Esto también afecta al número de especies de briozoos hallado entre estas dos latitudes y se haría extensivo a lo observado entre 47° S y 46° S.

En cuanto a la composición de géneros de macroalgas, la Región Magallánica se encuentra escasamente relacionada tanto con la Península Antártica como con las islas del Arco de Scotia, y no se relaciona en absoluto si se evalúan sus briozoos epibiontes.

Ninguna de las especies de briozoos hallados sobre macroalgas es compartida entre las regiones Magallánica y Antártica. Además, solo 2 especies de las 20 encontradas al sur de los 60° S alcanzan su límite septentrional de distribución en las Islas Georgias del Sur (*Harpezia spinosissima* y *Antarctothoa polystachya*), mientras que las restantes se restringen a aguas antárticas. Por otra parte, solo una de las especies halladas en la Región Magallánica se registró también en las Islas Georgias del Sur (*Electra longispina*). La escasa o nula afinidad taxonómica en cuanto a la composición de organismos bentónicos entre Magallanes y Antártida ya ha sido discutida en estudios previos referidos a la biota de esas regiones (Barnes y Lehane 2001, Boltovskoy et al. 2005, Tatián et al. 2005, Zelaya 2005, entre otros). Moyano (1999) encuentra que solo un 10% de las especies de briozoos son compartidos entre las regiones Magallánica y Antártica, ya que al momento de publicarse ese trabajo se conocían 196 especies en la Región Magallánica, 203 especies en la Región Antártica (incluyendo a las islas subantárticas) y solo 33 eran comunes a ambas áreas. Estos valores se han modificado y seguramente seguirán cambiando debido a la resolución de problemas taxonómicos y al hallazgo de nuevas especies. En los últimos años, el estudio morfológico exhaustivo para reconocer estructuras de valor taxonómico en los briozoos (Wright et al. 2007) y las herramientas moleculares (Gómez et al. 2007a, b, Hughes et al. 2008) han permitido distinguir especies crípticas, como por ejemplo las existentes dentro del género *Antarctothoa*, y complejos de especies que anteriormente se englobaban bajo la denominación de especies supuestamente cosmopolitas, como por ejemplo *Celleporella hyalina*. Asimismo, al evaluar las afinidades en cuanto a la composición de briozoos epibiontes y macroalgas, se observa que las Islas Malvinas pertenecen biogeográficamente a la Región Magallánica. Estos resultados coinciden con los hallados anteriormente para la composición de algas (Kühnemann 1972), tanaidáceos (Schmidt y Brandt 2001), invertebrados bentónicos incrustantes (Barnes y Lehane 2001), briozoos (López Gappa y Lichtschein 1988) y anfípodos (López Gappa et al. 2006).

En este estudio se confirma la existencia de un aumento de la biodiversidad, tanto de géneros de macroalgas como de sus briozoos epibiontes, con el incremento de la latitud en el Océano Atlántico Sudoccidental entre los 36° S y 54° S. Este gradiente latitudinal ya había sido observado para las costas del Pacífico sudoriental en organismos bentónicos

como macroalgas (Santelices 1980, Santelices y Marquet 1998, Santelices y Meneses 2000) y poliquetos (Hernández et al. 2005). En el Atlántico Sudoccidental también se verifica para briozoos (López Gappa y Lichtschein 1988, López Gappa 2000), poríferos (López Gappa y Landoni 2005) y anfípodos (López Gappa et al. 2006). Por el contrario, en el hemisferio norte el gradiente latitudinal de biodiversidad de organismos bentónicos es inverso. La riqueza específica de briozoos (principalmente entre los 30° N y 80° N en el Atlántico, Clarke y Lidgard 2000), de ensamblajes de animales sésiles intermareales a lo largo de la costa japonesa del Pacífico (entre 31° N y 43° N, Okuda et al. 2009) y de moluscos (Crame 2000, Roy et al. 2000) disminuye considerablemente con el aumento de la latitud.

En el Océano Austral, al sur de la Convergencia Antártica, la biodiversidad de briozoos epífitos también parece incrementarse hacia el sur. Esta observación se desprende de que el número de especies es más del doble a los 64° S que a los 62° S, pero sobre la base de un menor número de muestras algales, ya que en el herbario son muy frecuentes las muestras procedentes de las Islas Shetland del Sur (62° S). No ocurre lo mismo en los moluscos bivalvos y gastrópodos del Océano Austral. En los primeros la riqueza específica disminuye hacia el sur, mientras que en los segundos no se observó gradiente latitudinal alguno (Clarke et al. 2007).

Un objetivo frecuente en trabajos en donde se analizan distribuciones biogeográficas en grandes áreas del ambiente marino ha sido la confirmación o no de la Regla de Rapoport (Santelices y Marquet 1998, Floeter y Soares-Gomes 1999, Macpherson 2003, Fortes y Absalão 2004, Hernández et al. 2005 entre otros), que fue observada inicialmente en vertebrados terrestres (Rapoport 1975). Sin embargo, para poner a prueba la hipótesis de que la amplitud del rango de distribución de las especies aumenta con la latitud deberían conocerse las áreas geográficas completas. Esto solo es posible cuando la biota de una región ha sido estudiada exhaustivamente, el esfuerzo de muestreo ha sido relativamente constante y no existen incertidumbres taxonómicas importantes. De lo contrario, podrían obtenerse conclusiones erróneas (Gaston et al. 1998). Para poner a prueba la hipótesis de que los géneros de macroalgas marinas y sus briozoos epibiontes cumplen con la Regla de Rapoport a lo largo del Atlántico Sudoccidental sería necesario tener en cuenta

un área geográfica mayor, conocer la distribución geográfica total de los taxones analizados, solucionar los problemas taxonómicos existentes y asegurarse una continuidad razonable en el esfuerzo de muestreo.

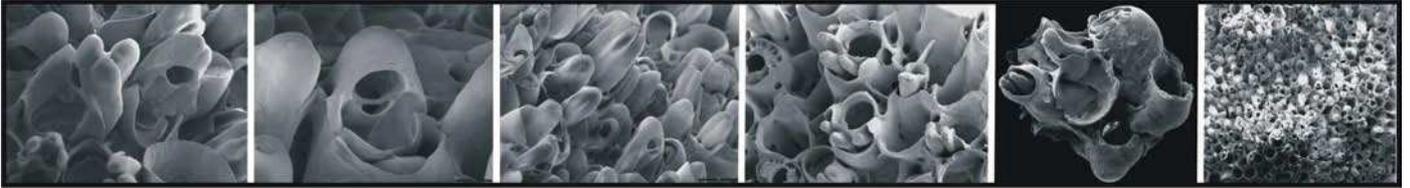
La abundancia y/o biodiversidad de muchos invertebrados se ven influenciadas positivamente por la complejidad estructural de las macroalgas que los hospedan (Gee y Warwick 1994, Chemello y Milazzo 2002). Por este motivo es esperable encontrar que la riqueza específica de los briozoos epibiontes aumente a mayor complejidad estructural del alga hospedadora. Sin embargo, no se observó correlación entre estas dos variables en el caso de las algas del litoral argentino e Islas Malvinas.

La estructura de los ensambles de briozoos epibiontes, en cambio, mostró diferencias significativas entre los grupos funcionales de algas filamentosas y foliosas. En un estudio en el que se analizaron 32 especies de la costa pacífica de Canadá, las algas filamentosas y foliosas también presentaron diferentes ensambles de invertebrados móviles asociados (Bates 2009). Por el contrario, en un trabajo previo, Bates y DeWreede (2007) no habían encontrado una relación entre los grupos funcionales de algas y sus ensambles de invertebrados móviles. Como era de esperar, los briozoos con colonias incrustantes y redondeadas fueron más frecuentes sobre las algas foliosas. Los talos filamentosos no son propicios para los briozoos con este tipo de crecimiento. Es por eso que en la mayoría de los casos sirven de sustrato a colonias que forman estolones uniseriales ramificados, como las de *Aetea anguina* o *Scruparia ambigua*, existiendo una similitud estructural entre basibiontes y epibiontes. Aunque las colonias de *Antarctothoa tehuelcha* son incrustantes pluriseriales, tienden a crecer en forma tubular, rodeando a los talos filamentosos.

Bates (2009) halló que la similitud de los ensambles de invertebrados móviles asociados no decrece a medida que aumenta la distancia taxonómica de las macroalgas hospedadoras. Es decir que se encontró una epifauna móvil similar tanto sobre algas estrechamente emparentadas como sobre especies pertenecientes a distintos reinos. Los resultados obtenidos sobre la base del análisis de las macroalgas depositadas en el herbario del MACN, en cambio, muestran que la composición de los briozoos epibiontes está relacionada con la distancia taxonómica de sus basibiontes algales. Esto indicaría

que las macroalgas estrechamente emparentadas cumplen un rol similar como proveedoras de sustrato. Un examen de la información suministrada en los Apéndices 4 y 6 indica que la correlación entre la distancia taxonómica de las algas y la composición de sus ensambles de briozoos epibiontes no es independiente del posible efecto de los grupos funcionales discutido en el párrafo anterior, ya que la mayoría de las algas filamentosas (grupo funcional 1) pertenece al Orden Ceramiales.

## Capítulo II



Briozoos epibiontes de algas de la costa argentina, el Arco de Scotia y la Península  
Antártica: nuevas especies y registros de distribución

# Briozoos epibiontes de algas de la costa argentina, el Arco de Scotia y la Península Antártica: nuevas especies y registros de distribución

## Introducción

El análisis biogeográfico de la briozoofauna epibionte de macroalgas depositadas en el herbario del MACN hizo evidente algunas deficiencias en el conocimiento taxonómico del grupo. Es por esto que en el presente capítulo se comienzan a resolver algunos de estos temas describiendo una nueva especie para la ciencia, reconociendo dos nuevas especies aún no descritas, y ampliando el rango de distribución geográfica de cuatro taxones.

*Osthimosia* Jullien es un género ampliamente representado en el Océano Austral (Hayward 1992, 1995). Forma parte de la familia Celleporidae y se diferencia de *Celleporina* Gray porque en este último el entooecio (la capa calcárea interna de la ovicela) presenta diminutas perforaciones, mientras que en *Osthimosia* es imperforado. Expediciones oceanográficas antárticas y subantárticas han permitido la recolección de material y la posterior descripción de varias especies de este género (Busk 1881, 1884, Jullien 1888, Waters 1904, Calvet 1904, 1909, Rogick 1959, Liu y Hu 1991, Hayward 1992) resumiéndose su conocimiento en una obra monográfica sobre los Cheilostomata antárticos (Hayward 1995). A pesar de que la Península Antártica es una de las regiones mejor muestreadas del hemisferio sur, se comprobó la presencia de una especie aún no descrita de *Osthimosia* que crece sobre rodofitas laminares y filamentosas. La misma se caracteriza por su polimorfismo, pues el orificio primario de los zooides femeninos es de un tamaño notablemente menor que el de los autozooides, un rasgo inusual para la familia, que sin embargo ya había sido descrito en otra especie antártica del género *Osthimosia* (ver Rogick 1959). La existencia de polimorfismo zooidal en los Celleporidae fue pasada por alto en diagnósis recientes de esta familia (por ejemplo Hayward 1992, 1995), por lo que se discute esta característica a la luz del nuevo material.

El género *Exochella* está escasamente representado en el Mar Argentino, ya que solo se conocen dos especies para la región: *Exochella discors* Hayward, 1991 y *Exochella*

*longirostris* Jullien, 1888. *E. discors* fue descrita sobre la base de un único ejemplar del sur de la plataforma patagónica, frente a la provincia de Santa Cruz (Hayward 1991). La descripción original de *E. longirostris* se basó en material procedente de la Bahía Orange en la Isla Hoste y de la Isla Gable, en el Canal Beagle (Jullien 1888). Posteriormente fue hallada en distintas localidades a lo largo de la costa argentina, desde proximidades de la Bahía San Blas (provincia de Buenos Aires), hasta las cercanías de Río Grande, en Tierra del Fuego (López Gappa y Lichtschein 1990). Esta especie también fue citada para las Islas Malvinas, pero bajo el nombre de *Mucronella tricuspis* (Busk 1884, Pratt 1898, Hayward 1991). Otros autores registraron su presencia en Brasil (Marcus 1937, 1941a, 1949), el Golfo de México (Lagaij 1963) y la costa atlántica de los Estados Unidos (Maturó 1968). Sin embargo, Hayward (1991) restringió el rango de distribución de *E. longirostris* para la Región Magallánica.

Moyano (1986) propuso la división del género *Celleporella* en cuatro subgéneros: *Celleporella*, *Antarctothoa*, *Austrothoa* y *Neothoa* de acuerdo al tipo de ancéstrula, a la astogenia temprana y a la forma de crecimiento de la colonia. Un estudio molecular reciente confirmó la existencia de esos cuatro clados y planteó la elevación de los subgéneros propuestos por Moyano a la categoría genérica (Hughes et al. 2008). Las especies del género *Antarctothoa* se caracterizan por presentar ancéstrula esquizoporeloide de cuya brotación surgen dos zooides distolaterales en posición simétrica o subsimétrica, conformando colonias pluriseriales y unilaminares (Moyano 1986).

*Celleporella hyalina* es en realidad un complejo de especies crípticas compuesto por numerosos linajes genéticos aislados reproductivamente, que ocupan en su mayoría regiones alopátricas alrededor del mundo (Gómez et al. 2007a, b, Hughes et al. 2008).

*Antarctothoa tehuelcha* es una especie conocida para la Región Magallánica. Su distribución se extiende desde la provincia de Santa Cruz (localidades entre 47° S y 48° S, López Gappa 2000) hasta la provincia de Tierra del Fuego (Bahía San Sebastián, López Gappa y Sueiro 2007).

*Antarctothoa cancinoi* es un briozoo queilostomado conocido solo a partir de su descripción original sobre la base de material obtenido en el Estrecho de Magallanes que crecía sobre la feofita *Macrocystis pyrifera* (Linnaeus) C. Agardh (Wright et al. 2007).

*Cellepora dichotoma* Hincks, 1862 es un briozoo queilostomado descrito originalmente para Gran Bretaña (Hincks 1862) que actualmente forma parte del género *Buskea* (Hayward y Ryland 1979). Posteriormente, varios autores creyeron encontrar a esta especie en el Banco Victoria, São Paulo y Paraná (Brasil), Golfo de México y el Océano Ártico (Ridley 1881, Osburn 1914, Nordgaard 1918, Canu y Bassler 1928, Marcus 1938, 1941a, entre otros). Sin embargo, los ejemplares encontrados en Brasil por Ridley (1881) y Marcus (1938, 1941a) corresponden en realidad a *Turbicellepora pourtalesi* (Vieira et al. 2008).

*Porella hyadesi* también es un briozoo queilostomado solo conocido por su descripción original (Jullien 1888). Su localidad tipo es la bahía Orange (isla Hoste, Tierra del Fuego), en donde crecía sobre algas del género *Rhodymenia*.

El género *Bicellariella* es conocido para Inglaterra, Sudeste de Australia, India, China, Indonesia y recientemente se describió una nueva especie para Sudáfrica (Florence et al. 2007). Excoffon et al. (1999) hallaron ejemplares de *Bicellariella* sp. como parte del macrobentos asociado a anémonas de mar en el puerto de Mar del Plata. Aunque los autores no mencionan de qué modo identificaron a dicho género, su presencia en la zona es probable.

## **Materiales y métodos**

Se analizaron las macroalgas depositadas en el herbario del MACN a partir de las cuales se estudiaron las colonias de sus briozoos asociados.

Además, se examinaron muestras de la rodofita *Ballia callitricha* procedentes de Caleta Potter (Isla 25 de Mayo, Archipiélago Shetland del Sur). Las algas fueron fijadas en formol al 5% y posteriormente conservadas en etanol al 70%.

Las colonias se analizaron utilizando microscopio estereoscópico y óptico. Para fotografiar los ejemplares mediante microscopía electrónica de barrido se blanquearon las colonias con hipoclorito de sodio, se lavaron con agua corriente y finalmente fueron metalizadas con oro-paladio.

## Resultados

### Descripción de una nueva especie del género *Osthimosia*

*Osthimosia chaotica* sp. nov.

Colonia masiva, incrustante sobre algas, formando extensiones irregulares (holotipo de 9,0 x 7,5 mm) de aspecto desordenado, ya que los zooides que brotan frontalmente se orientan en todas direcciones (Fig. 13). Se observa un predominio del desarrollo de autozooides en áreas más elevadas de la colonia, mientras que los zooides femeninos abundan en zonas relativamente más deprimidas.

Autozooides amontonados, de paredes lisas, sin espinas y con poros marginales. Orificio primario más largo que ancho, con alrededor de 0,17 mm de largo y 0,15 mm de ancho, provisto de un par de cóndilos bien desarrollados y un sinus proximal mediano en forma de U relativamente ancha, que ocupa poco más de un tercio del ancho del borde proximal del orificio (Fig. 14). El desarrollo del peristoma comienza proximalmente, con la formación de 3 tubérculos redondeados (Figs. 14, 15) que incrementan su tamaño hasta convertirse en 3 (o más raramente 4) columnas de ápice romo que se fusionan entre sí en distinto grado (Fig. 16). En la cara suboral de esta estructura se desarrolla una única avicularia mediana perpendicular al plano del orificio, de rostro ovalado dirigido frontalmente, apenas visible en vista frontal, provista de una barra transversal completa (Fig. 17). El cistidio avicularial se prolonga en dirección basal, conectándose con la

cavidad principal del autozooide mediante poros de comunicación (Fig. 15). También se observan casos en donde la avicularia suboral está rematada por una sola cúspide roma, aparentemente originada por fusión de las columnas que se desarrollan inicialmente (Fig. 17). No se observaron otras avicularias adventicias sobre el autozooide, ni tampoco avicularias vicarias.

Los polipidios poseen 14 tentáculos.

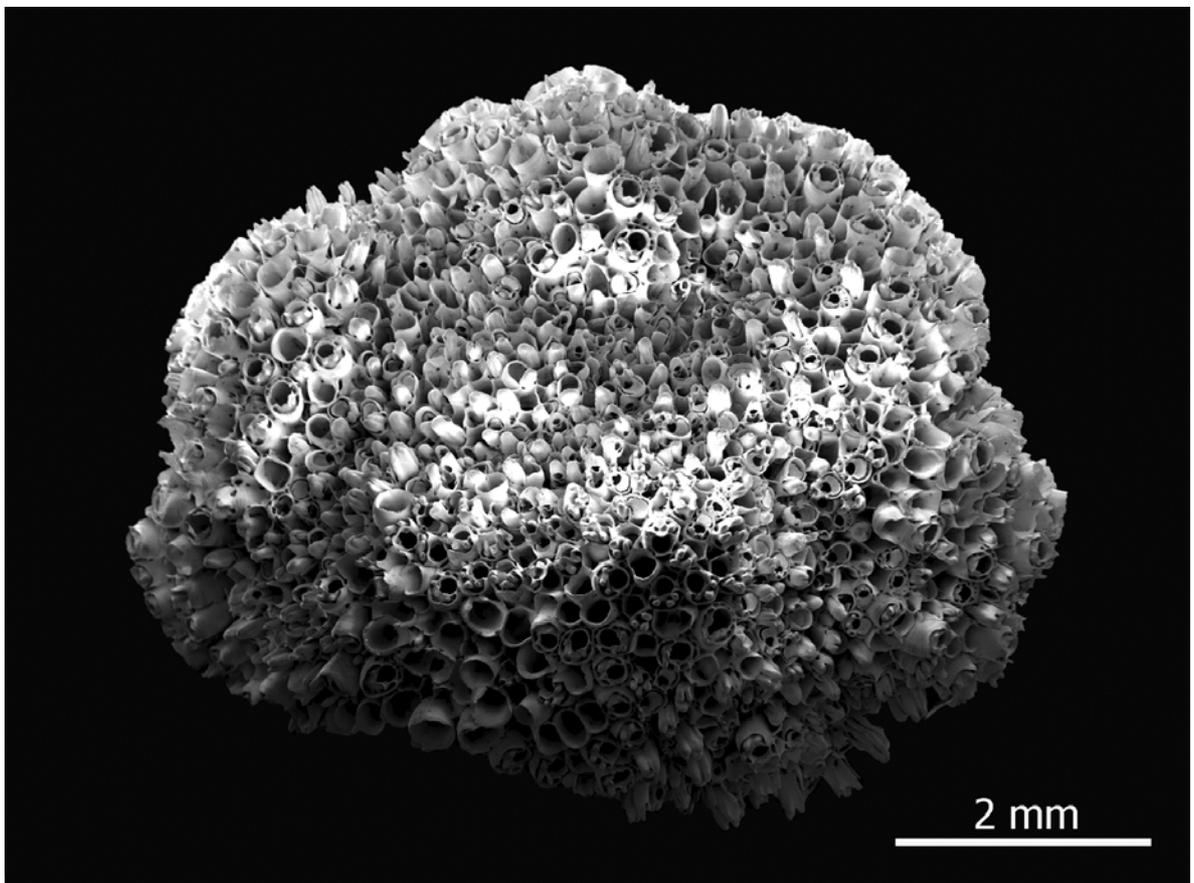


Fig. 13. Holotipo. MACN-In N° 37489. Aspecto general de la colonia.

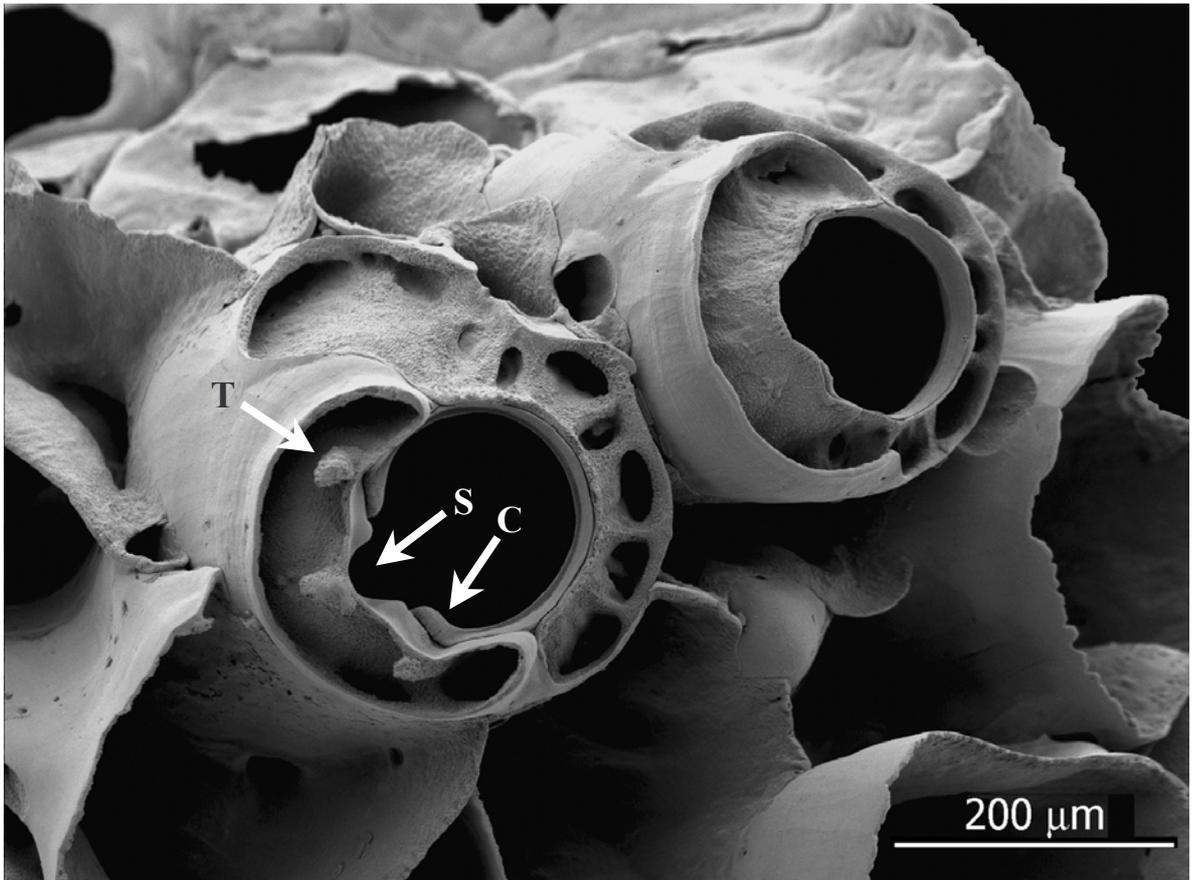


Fig. 14. Holotipo. MACN-In N° 37489. Detalle del orificio primario de un autozoide. S: sinus; C: cóndilo; T: tubérculo. En el autozoide de la derecha la ontogenia se encuentra en una etapa anterior.

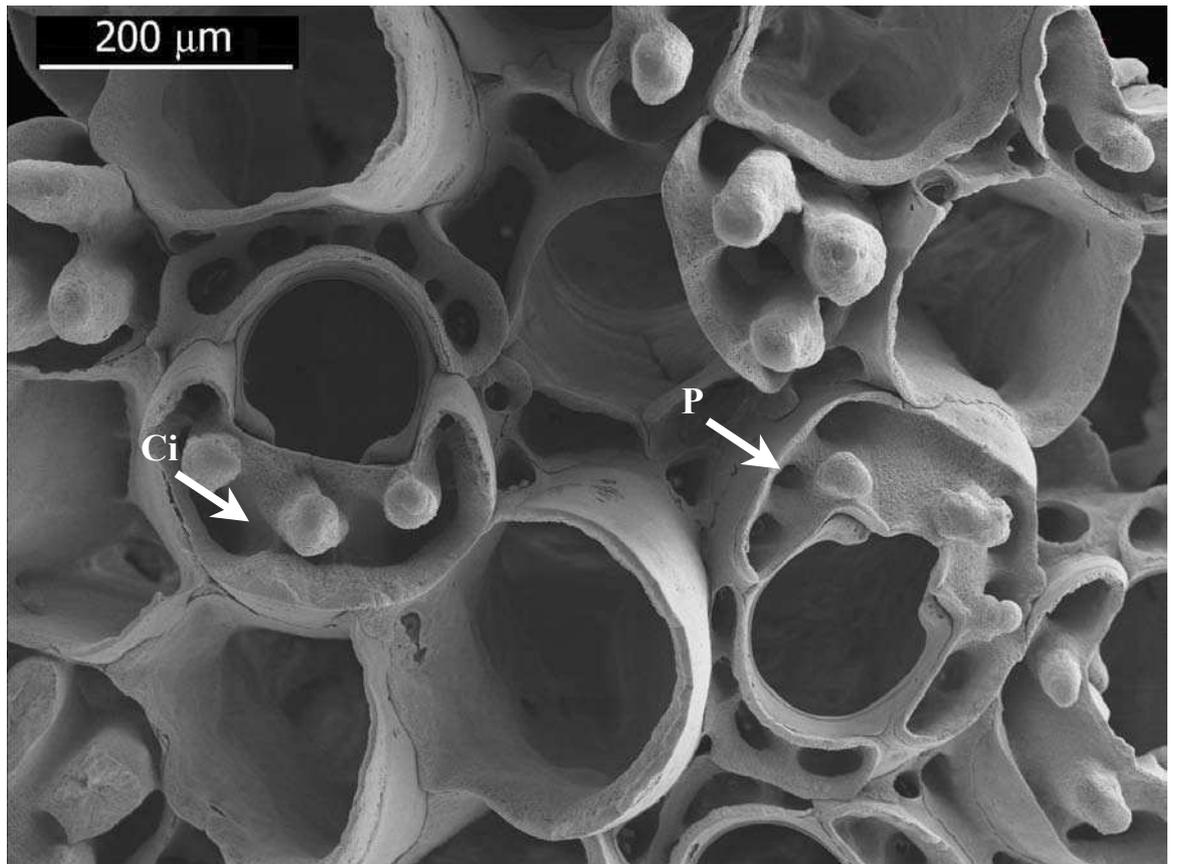


Fig. 15. Holotipo. MACN-In N° 37489. Se observan varias etapas en el desarrollo del peristoma. Ci: cistidio avicularial. P: poro de comunicación con la cavidad principal del autozooides.

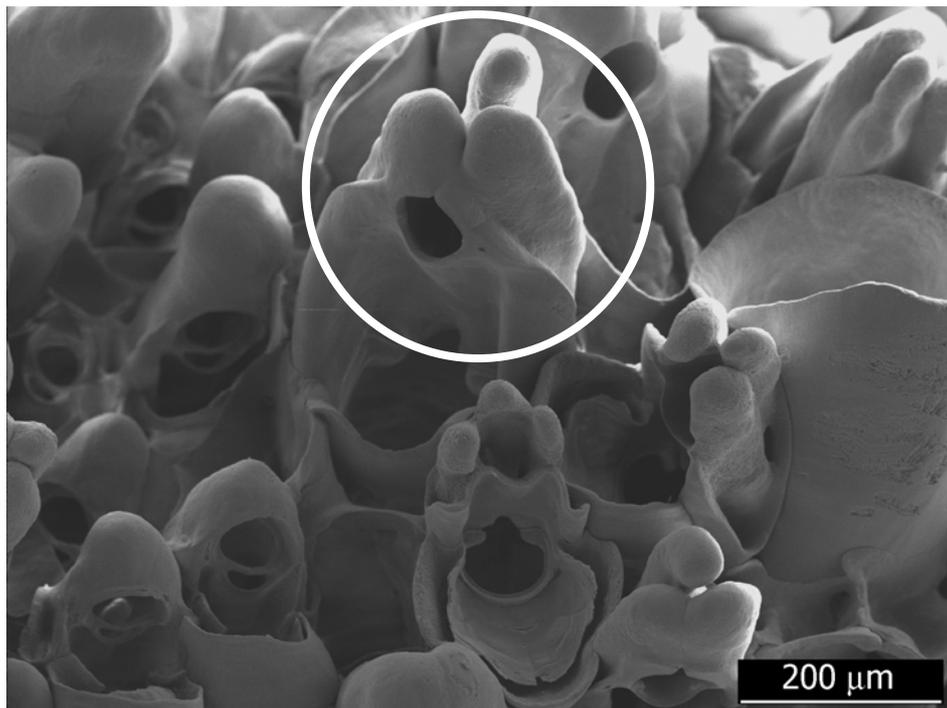
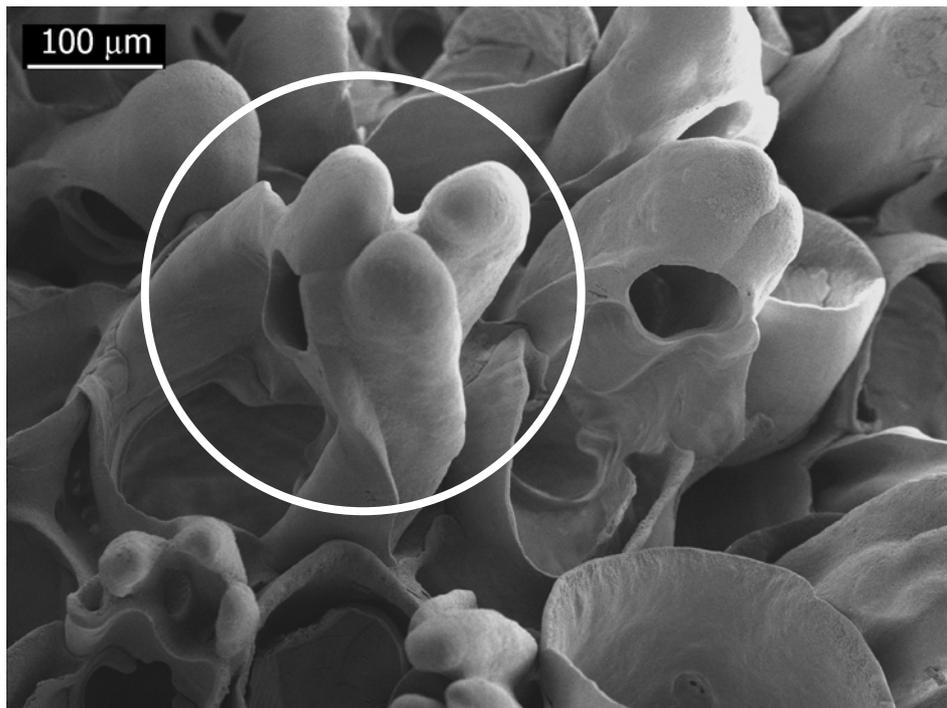


Fig. 16. Holotipo. MACN-In N° 37489. Los círculos señalan las tres columnas de ápice romo en el peristoma de un autozooid. La avicularia suboral aún no ha desarrollado su barra transversal. En la parte inferior de la figura se observan varias ovicelas en distinto grado de desarrollo.

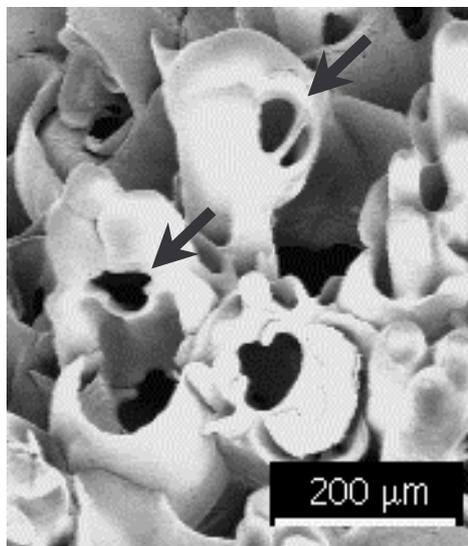
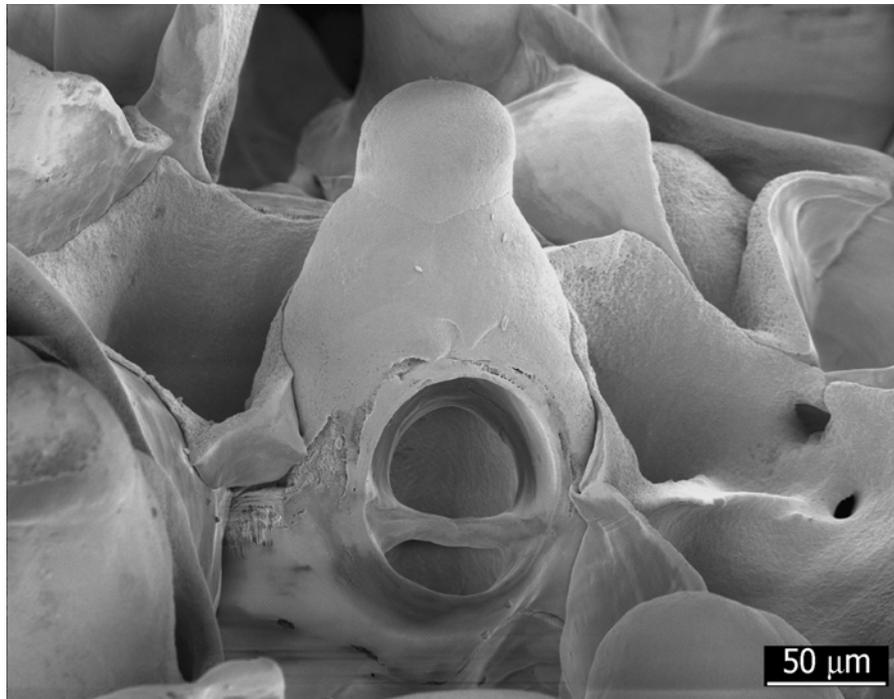


Fig. 17. Holotipo. MACN-In N° 37489. Detalle de avicularias suborales en los peristomas de autozooides en donde las cúspides se han fusionado.

Orificio primario de los zooides femeninos de tamaño y forma diferente a la de los autozooides, ya que son mucho más pequeños y más anchos que largos (aproximadamente 0,07 mm de largo por 0,09 mm de ancho). El sinus mediano es ancho (ocupa alrededor de un tercio del ancho del orificio), poco profundo y está limitado por cóndilos prominentes y engrosados, relativamente más desarrollados que los de los autozooides (Fig. 18). Al igual que en estos últimos, el desarrollo del peristoma de los zooides ovicelados comienza con la formación de 3 tubérculos proximales. Las avicularias suborales suelen estar rematadas por una sola cúspide roma (Fig. 19), aunque pueden observarse hasta tres en algunos casos. La ovicela es esférica, con ectooecio liso, que deja expuesto al entooecio, también liso, en un área de forma semilunar limitada proximalmente por el peristoma del zoide (Fig. 20). En la base del ectooecio se observan amplios poros de comunicación (Fig. 18).

La ancéstrula es tatiforme, de aproximadamente 0,34 mm de largo y 0,25 mm de ancho, con una opesia subcircular provista de 5 delicadas espinas erectas en su borde proximal (Fig. 21). El plano de la opesia se encuentra inclinado basalmente en dirección distal. El borde distal de la ancéstrula aparentemente no posee espinas, ya que de él brotan los primeros zooides de la colonia. La astogenia temprana es asimétrica (Fig. 22), generándose un primer zoide distolateral orientado distalmente y luego un segundo zoide perpendicular al primero, orientado lateralmente.

#### Material examinado

Holotipo: MACN-In N° 37489. Una colonia sobre *Ballia callitricha*, metalizada con oro-paladio e ilustrada en las Figs. 13-20. Caleta Potter (Isla 25 de Mayo, archipiélago Shetland del Sur), Antártida, 18/02/2006. Leg. María Liliana Quartino.

Paratipos: MACN-In N° 37490. Seis colonias en distintos estadios de desarrollo sobre *Ballia callitricha*. Misma localidad que el holotipo.

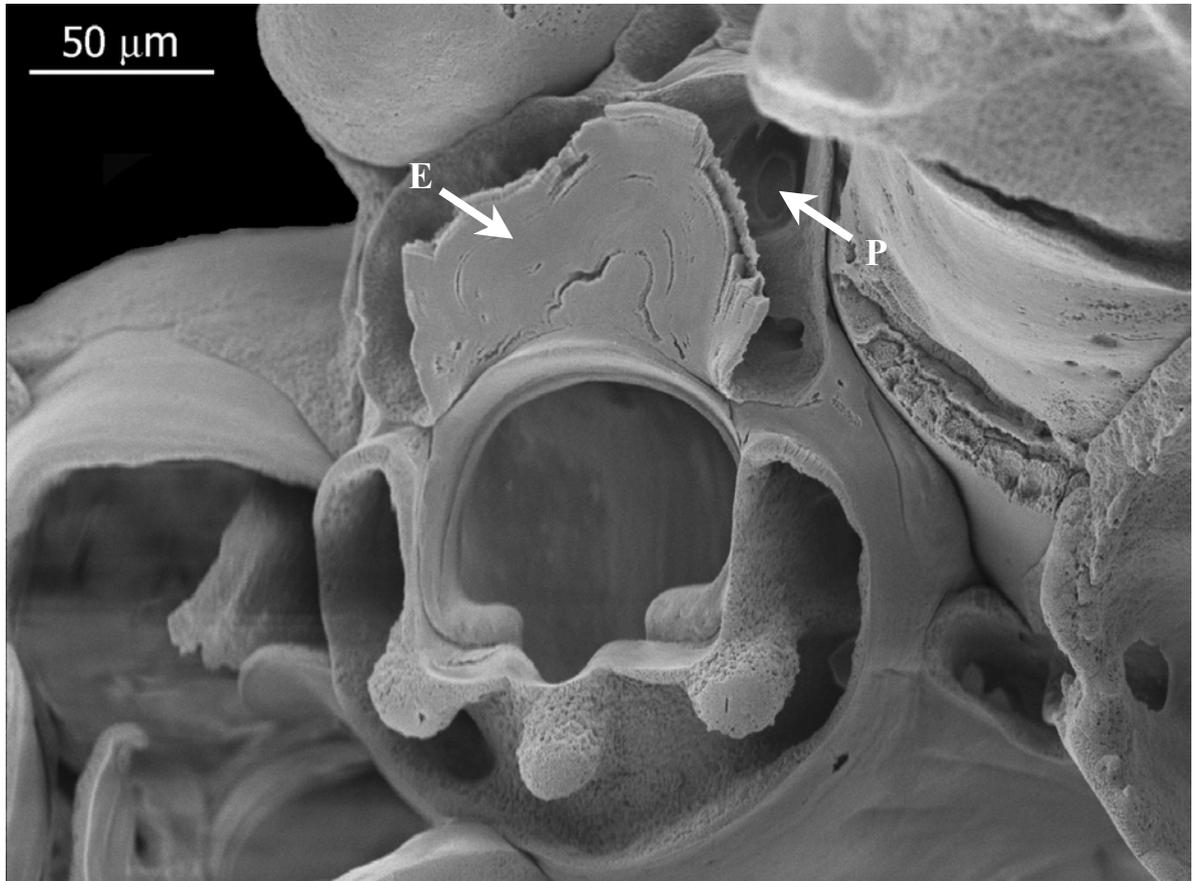


Fig. 18. Holotipo. MACN-In N° 37489. Detalle del orificio primario de un zooide femenino en donde se observa el sinus, los cóndilos, los 3 tubérculos y una ovicela en formación. E: entooecio; P: poro de comunicación en la base del ectooecio.

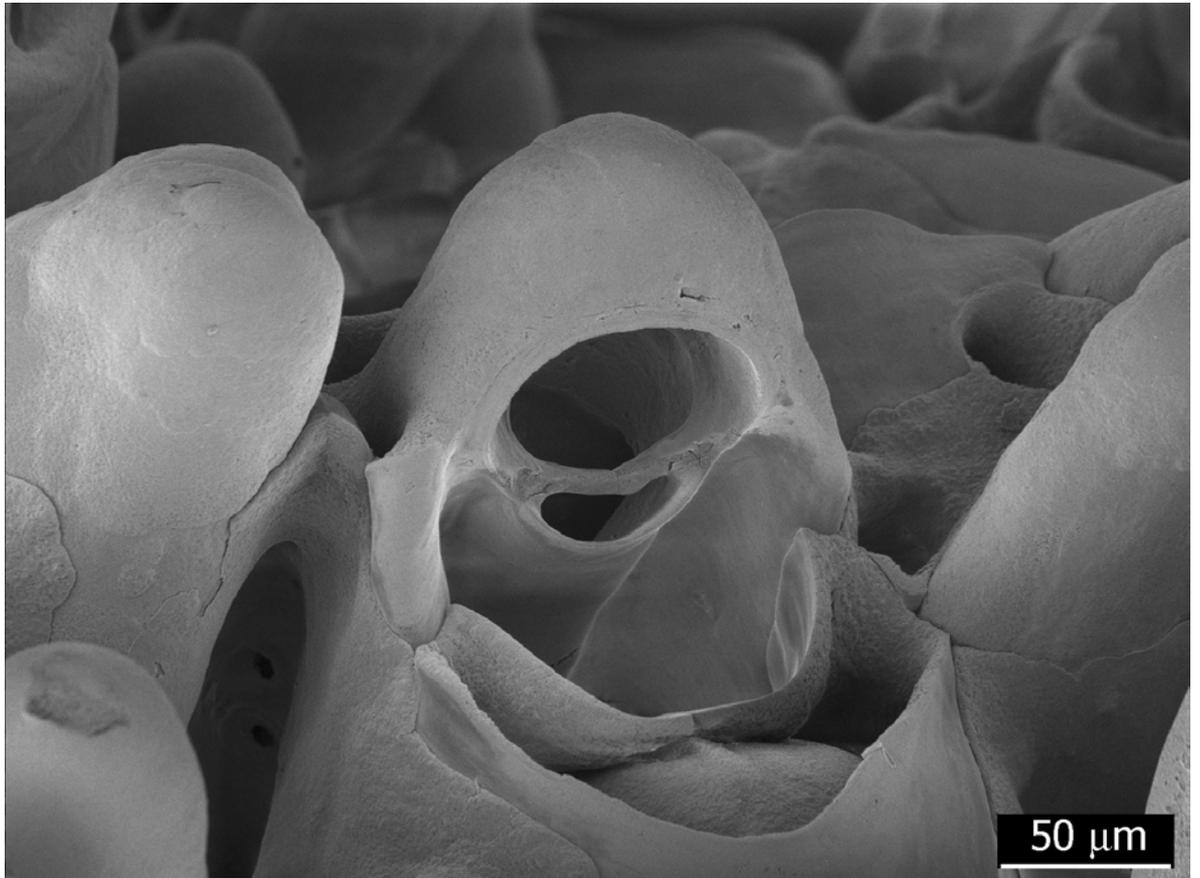


Fig. 19. Holotipo. MACN-In N° 37489. Detalle de una avicularia suboral en el peristoma de un zooide femenino en donde las cúspides se han fusionado. Se aprecia la forma semilunar del área expuesta del entoocio.

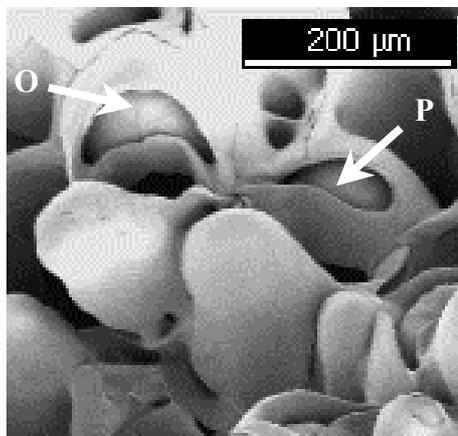
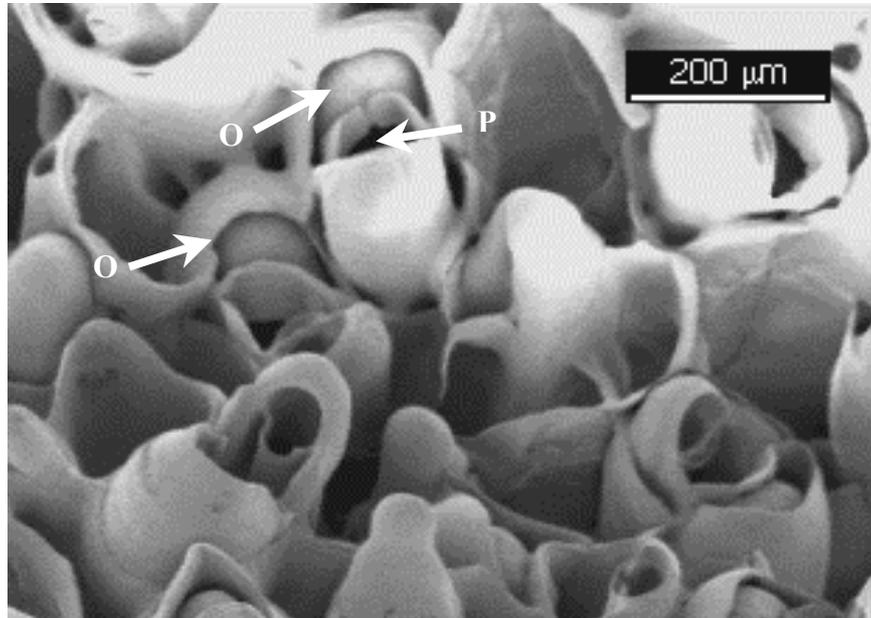


Fig. 20. Holotipo. MACN-In N° 37489. Varios zooides femeninos con ovelas totalmente desarrolladas en un área deprimida de la colonia. O: ovelas; P: peristoma.

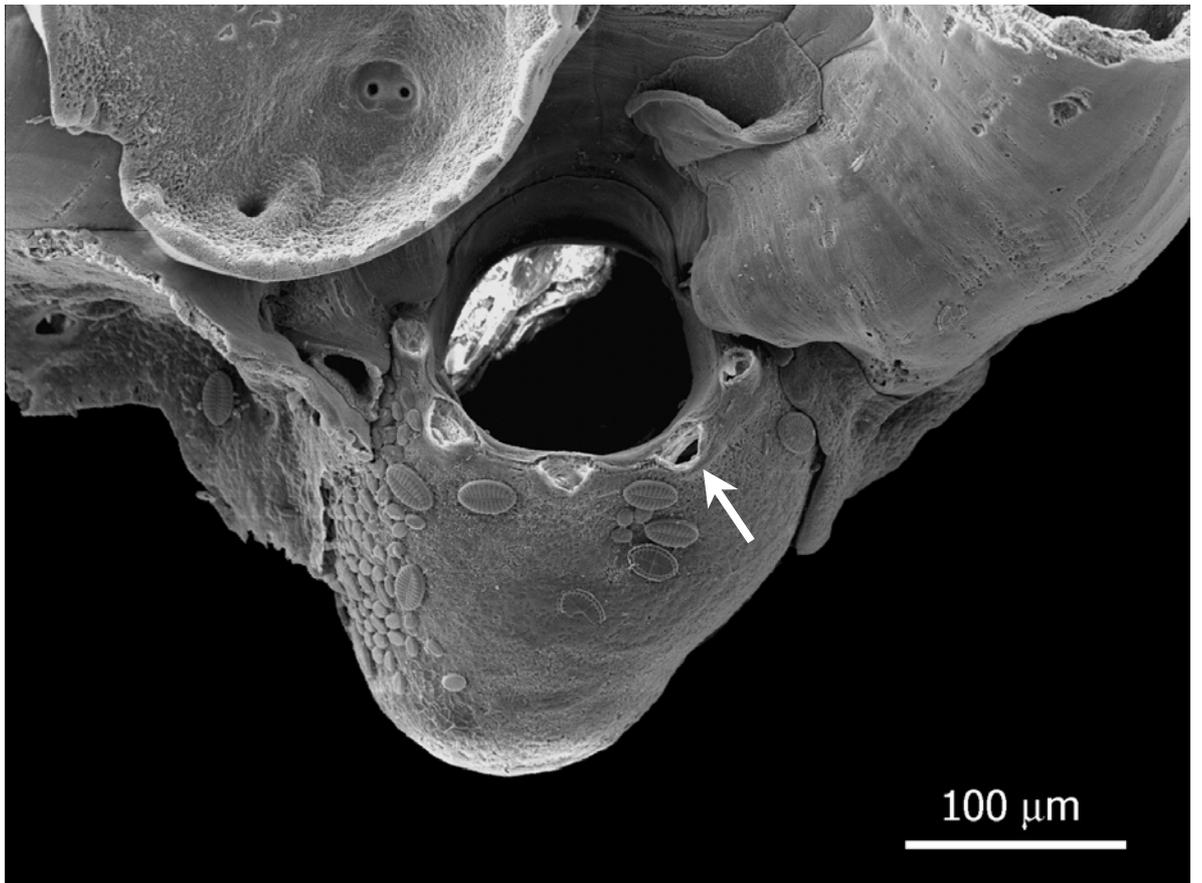


Fig. 21. Paratipo. MACN-In N° 37490. Detalle de la ancéstrula. La flecha señala la base de una de las 5 espinas.

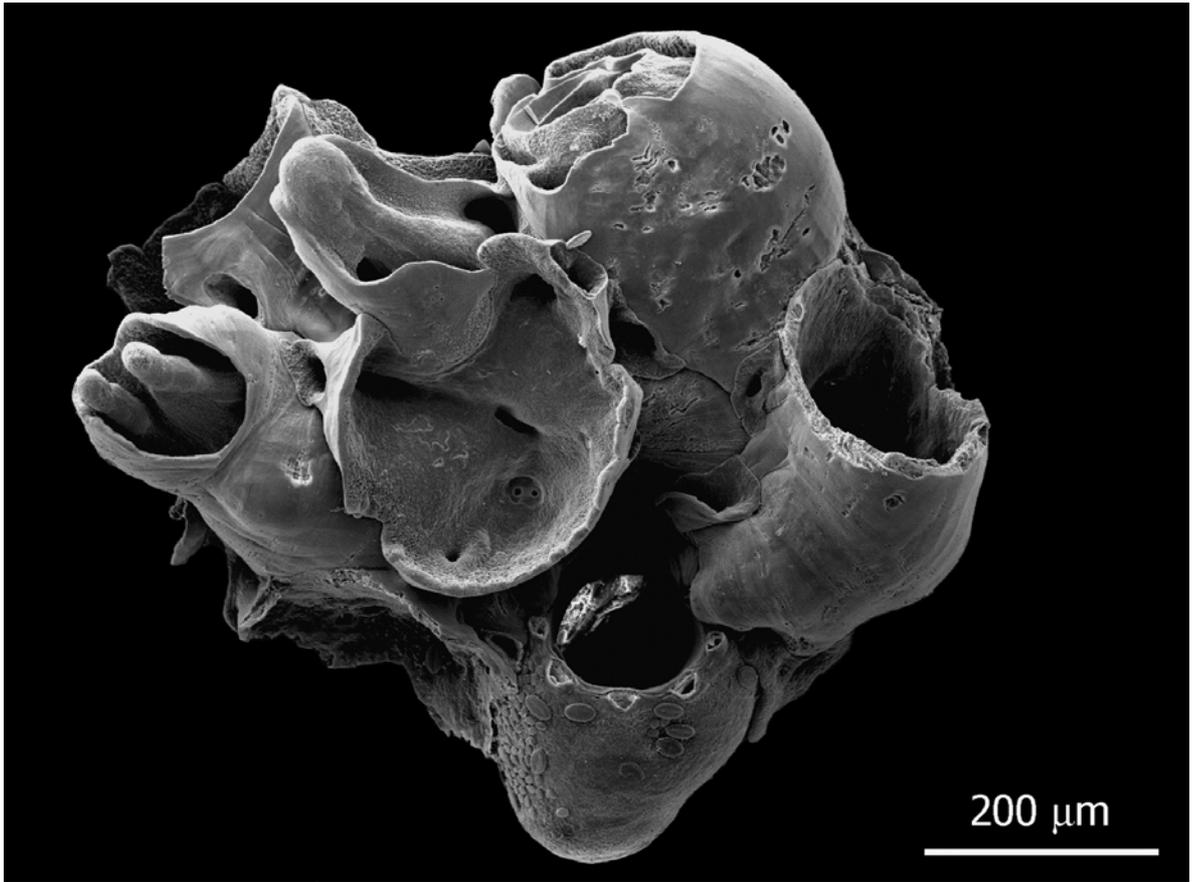


Fig. 22. Paratipo. MACN-In N° 37490. Detalle de la astogenia temprana.

Otro material antártico examinado en el herbario del MACN: Isla Media Luna, archipiélago Shetland del Sur (herbario BA N° 13850, sobre *Gigartina* sp.), archipiélago Melchior (herbario BA N° 19875, sobre *Gigartina* sp., N° 19856, sobre *Plocamium* sp.), Bahía Esperanza, Península Antártica (herbario BA N° 15093, sobre *Plocamium* sp.).

Etimología: el nombre de la especie alude al aspecto desordenado de los zooides en la colonia.

## Observaciones

*Osthimosia chaotica* difiere de todas las especies antárticas y subantárticas del género (ver Liu y Hu 1991, Hayward 1992, 1995) por la ausencia de avicularias vicarias. Hasta el momento solo ha sido hallada en epibiosis sobre rodófitas antárticas de talo laminar o filamentoso ramificado, compartiendo ese hábitat con *Inversiula nutrix*, *Harpecia spinosissima* y varias especies del género *Antarctothoa*.

La única especie del género en donde se ha verificado la presencia de zooides femeninos cuyos orificios poseen una forma diferente a la de los autozooides es *Osthimosia milleporoides* Calvet, 1909, también de Antártida (Calvet 1909). *Osthimosia chaotica* sp. nov. se diferencia de esta última porque los orificios primarios de sus zooides femeninos son mucho menores que los de los autozooides, por no poseer avicularias vicarias, y por el característico desarrollo de su peristoma y avicularia suboral. Además, el área de entooecio que queda al descubierto en la zona frontal de la ovicele no es tan amplia como en *O. milleporoides* y posee forma semilunar.

La Tabla 7 permite comparar las principales diferencias biométricas y morfológicas entre *Osthimosia chaotica* y *Osthimosia milleporoides*.

Tabla 7. Resumen de las diferencias biométricas (en mm) y morfológicas entre *Osthimosia chaotica* y *O. milleporoides*. La longitud y el ancho del orificio secundario de los autozooides y zooides ovicelados de *O. chaotica* excluyen a la avicularia. Los promedios y rangos de *O. milleporoides* fueron tomados de Rogick (1959, n = 10). DE: desviación estándar.

	<i>Osthimosia chaotica</i>			<i>Osthimosia milleporoides</i>	
	n	$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	Rango
Longitud del orificio secundario del autozoide	15	0,172	0,030	0,196	0,173 – 0,216
Ancho del orificio secundario del autozoide	15	0,195	0,037	0,192	0,166 – 0,216
Longitud del orificio secundario del zoide ovicelado	15	0,067	0,013	0,138	0,122 – 0,158
Ancho del orificio secundario del zoide ovicelado	15	0,128	0,010	0,126	0,101 – 0,158
Longitud del orificio primario del autozoide	20	0,206	0,010	–	–
Ancho del orificio primario del autozoide	20	0,165	0,010	–	–
Longitud del orificio primario del zoide ovicelado	20	0,096	0,013	–	–
Ancho del orificio primario del zoide ovicelado	20	0,104	0,011	–	–
Longitud de la ovicela	15	0,124	0,012	0,262	0,216 – 0,302
Ancho de la ovicela	15	0,199	0,020	0,235	0,187 – 0,274
Longitud de la avicularia peristomial	20	0,109	0,012	0,080	0,072 – 0,086
Avicularias vicarias		ausentes		presentes	
3–4 tubérculos/columnas peristomiales		presentes		ausentes	
Entoocio expuesto		estrecho		ancho	
Avicularias peristomiales		apuntando frontalmente, apenas visibles en vista frontal		apuntando proximalmente, visibles en vista frontal	

## Nuevas especies aún no descritas

Se encontraron colonias de *Exochella* creciendo sobre rodofitas de los géneros *Epymenia* y *Pterosiphonia* en Mar del Plata y Miramar. Una redescrición reciente de *Exochella longirostris* Jullien, 1888 en base a microscopía electrónica de barrido ha restringido el rango de variación morfológica de la especie, circunscribiendo su distribución a la Región Magallánica (Hayward 1991). Dado que en los ejemplares bonaerenses se observan características que no coinciden con las del material magallánico, puede concluirse que las muestras de *Exochella* sp. de Mar del Plata y Miramar probablemente correspondan a una nueva especie, que podría ser coespecífica con el material citado como *E. longirostris* para los estados de Espírito Santo (Marcus 1937), São Paulo (Marcus 1941a) y Santa Catarina (Marcus 1949) en Brasil, así también como para el Golfo de México (Lagaaij 1963) y la costa atlántica de los Estados Unidos (Maturó 1968).

Las colonias de la Isla de los Estados y Río Grande (Tierra del Fuego) identificadas como *Antarctothoa* sp. sobre material herborizado de los géneros *Iridaea* y *Ballia* posiblemente correspondan a una nueva especie, ya que sus características morfológicas no concuerdan con las de ninguno de los representantes del género conocidos para la zona (ver Moyano 1986, Wright et al. 2007).

## Ampliación del rango de distribución de algunos taxones

El hallazgo de *Turbicellepora pourtalesi* sobre una macroalga bentónica en las costas de Mar del Plata amplía su rango de distribución en casi 13 grados de latitud hacia el sur (Fig. 23a).

En esta tesis se amplía el rango de distribución geográfica de *Antarctothoa tehuelcha* hacia el norte (hasta los 45° S, Comodoro Rivadavia, provincia del Chubut) y también hasta las Islas Malvinas (Fig. 23b).

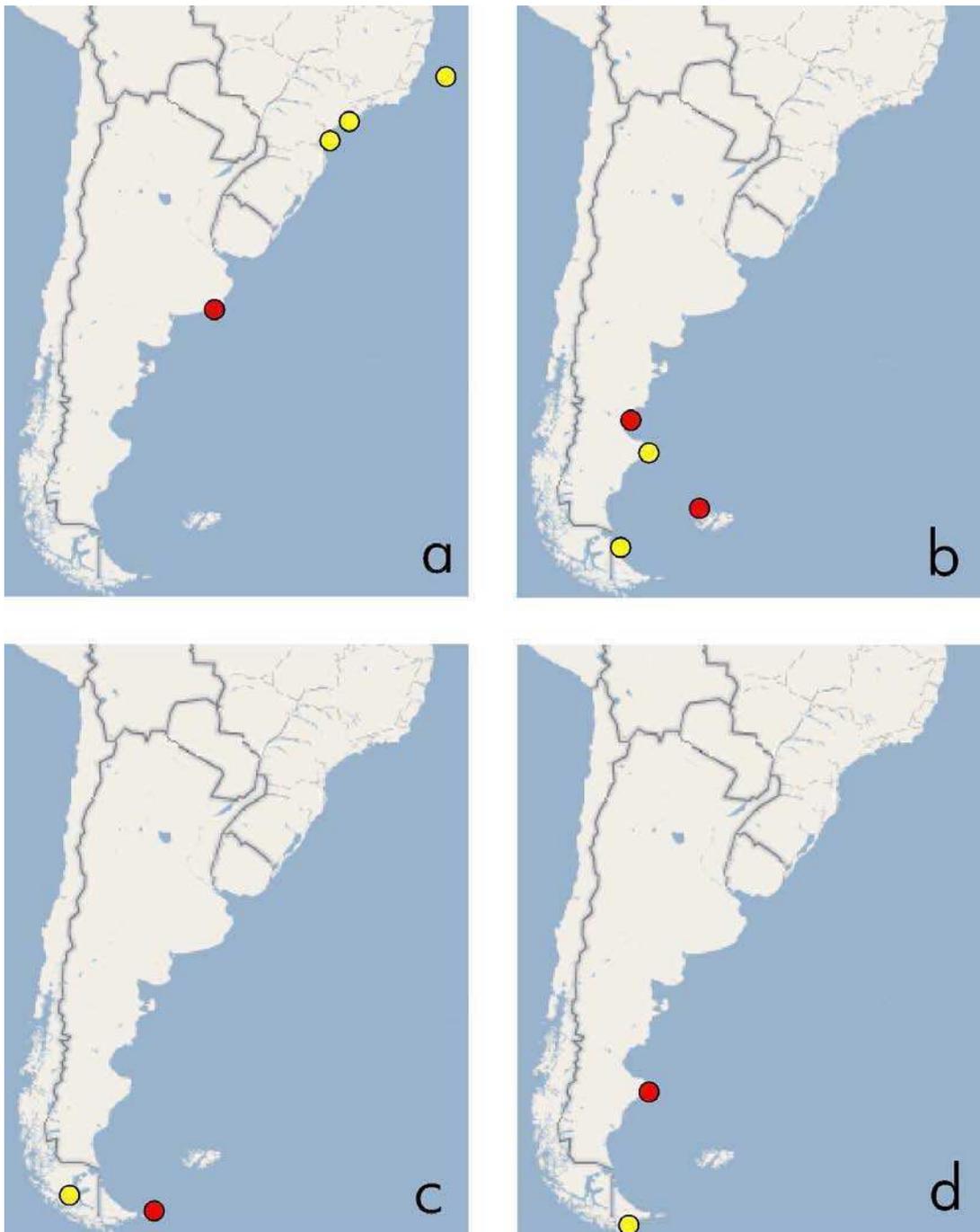


Fig. 23. Mapas que ilustran las ubicaciones de las especies de briozoos en las que se amplía su rango de distribución. En amarillo se señalan las localidades conocidas anteriormente de la bibliografía y en rojo se representan los nuevos registros. a: *Turbicellepora pourtalesi*, b: *Antarctothoa tehuelcha*, c: *Antarctothoa cancinoi*, d: *Porella hyadesi*.

*Antarctothoa cancinoi* solo era conocida a partir de su descripción original para el Estrecho de Magallanes (Wright et al. 2007). En consecuencia, este es su primer registro para el Atlántico Sudoccidental, ya que fue encontrada en Isla de los Estados (Fig. 23c) sobre rodofitas de los géneros *Bossiella* y *Callophyllis*.

El registro de *Porella hyadesi* para la Ría Deseado, creciendo sobre *Pseudophycodrys* sp., es el segundo hallazgo de la especie, ampliándose su rango de distribución aproximadamente 8 grados de latitud hacia el norte (Fig. 23d).

Es posible que los ejemplares de *Bicellariella* sp. encontrados en las algas herborizadas de los géneros *Bossiella* y *Callithamnion* en las localidades de Miramar y Mar del Plata correspondan a *Bicellariella edentata* Marcus, 1953. Esta especie fue descrita originalmente como una forma de *Bicellariella ciliata* (Linnaeus, 1758) y recientemente elevada al rango específico (Vieira et al. 2008). El material registrado como *Bicellariella* sp. por Excoffon et al. (1999) en asociación con anémonas de mar en el puerto de Mar del Plata podría ser coespecífico con la especie de Marcus. De confirmarse la identidad de estos ejemplares, se ampliaría considerablemente hacia el sur el rango de distribución de *Bicellariella edentata*.

## Discusión

Se conocen varios casos de dimorfismo zooidal ligado al sexo en muy diversas familias de briozoos queilostomados (Silén 1977), aunque la existencia de este fenómeno hasta ahora había pasado desapercibida en los Celleporidae. Sin duda los Hippothoidae son los queilostomados en donde el polimorfismo sexual alcanza su máxima expresión. En varias especies y géneros de esta familia se observan simultáneamente en una misma colonia autozooides, zooides femeninos y masculinos, los dos últimos por lo general con tamaños reducidos (Cancino y Hughes 1988, Moyano 1986, Wright et al. 2007).

Gordon (1968) observó que los zooides masculinos del hippoporídrido *Odontoporella bishopi* (citado como *Hippopodinella adpressa* en ese trabajo, ver Carter y Gordon 2007)

poseen un número menor de tentáculos que los autozooides, aunque no se observa dimorfismo a nivel de los zoecios. Cook (1968) observó en otro miembro de la misma familia, *Hippoporidra senegambiensis* (Carter, 1882), dos tipos de zooides: autozooides provistos de 12 tentáculos ciliados y zooides corticales más grandes, con sólo 6 tentáculos no ciliados. Se presume que estos últimos podrían ser masculinos, aunque hasta ahora no se verificó la presencia de espermatozoides en su interior. El watersipórido *Uscia mexicana* Banta, 1969 posee autozooides normales y otros mucho menos frecuentes en los que los opérculos son más grandes y reforzados, aunque se desconoce si este dimorfismo está relacionado o no al sexo (Banta 1969).

Un caso más extraño es la presencia de zooides femeninos dimórficos en *Cribrilina annulata* (Fabricius, 1780), un cribrilínido del Pacífico nororiental (Powell 1967). En esta especie existen zooides ovicelados en la capa basal de la colonia y además zooides enanos provistos de ovicelas que brotan sobre las paredes frontales de los autozooides subyacentes.

En el talamoporélido *Thalamoporella evelinae* Marcus, 1939 los zooides femeninos son más cortos y anchos (Soule et al. 1992) y sus lofóforos poseen un menor número de tentáculos que los de los zooides estériles y masculinos (Marcus 1941b).

Rogick (1959) fue la primera en señalar que los orificios primarios de los zooides femeninos en *Osthimosia milleporoides* tienen diferente forma y tamaño que los de los autozooides. Esta característica había pasado inadvertida en la descripción original de la especie (Calvet 1909). Sin embargo, el dimorfismo sexual estaría ausente en muchas otras especies australes de *Osthimosia* (ver Uttley y Bullivant 1972, Moyano 1974, 1991, Hayward 1980, 1992, 1995, Gordon 1984, 1989, Taylor et al. 1989, Liu y Hu 1991).

Quedan aún por abordar en trabajos futuros las descripciones de las nuevas especies de *Exochella* y *Antarctothoa* halladas sobre las macroalgas herborizadas del MACN.

## Capítulo III



Macrofauna asociada a algas coralináceas: diversidad beta y cambios en la estructura a distintas escalas espaciales

# Macrofauna asociada a algas coralináceas: diversidad beta y cambios en la estructura a distintas escalas espaciales

## Introducción

Las algas analizadas en este capítulo son rodofitas que pertenecen a la familia Corallinaceae por presentar sus paredes celulares impregnadas de carbonato de calcio en forma de calcita (Bold y Wynne 1985). Morfológicamente constan de dos partes, una zona postrada con la que se adhieren al sustrato y una porción erecta y segmentada que emerge de la primera.

Estas algas calcáreas conforman una matriz tridimensional que facilita la supervivencia de una gran diversidad de invertebrados macrobentónicos en ambientes de elevado estrés, como lo son las costas intermareales rocosas, en donde atenúan las condiciones físicas extremas, permitiendo la presencia de muchas especies infaunales y epifaunales que de lo contrario no estarían presentes en este nivel (Bertness et al. 2006). En dicho hábitat, los invertebrados asociados a coralináceas encuentran refugio durante los períodos de desecación y protección contra la acción del oleaje y los depredadores. Debido a que estas algas modifican el entorno con sus propios tejidos, tanto vivos como muertos, son consideradas como ingenieras autogénicas del ecosistema (Jones et al. 1994, Daleo et al. 2006, Kelaher et al. 2007b, Nelson 2009). La estructura física y la complejidad del hábitat, entre otros factores, ejercen una gran influencia en la biodiversidad de estos ensambles (Kelaher et al. 2001, 2003, 2007a, Kelaher 2002, 2003a, b, Kelaher y Castilla 2005).

Comprender el rol de las escalas espaciales es fundamental para los ecólogos, ya que el modo en que varía la naturaleza puede afectar tanto nuestra capacidad para analizar un fenómeno, como nuestra percepción de sus causas (Denny et al. 2004). A su vez, la escala a la cual se realice un estudio determinará la variedad de patrones y procesos que puedan detectarse, es decir que, si estudiamos un sistema a una escala inapropiada podremos identificar patrones que en realidad son artificios de la escala (Wiens 1989). Se

sabe que en ambientes planctónicos existe una variabilidad biológica a distintas escalas espaciales (Kahru et al. 1981, Doney et al. 2003, entre otros). Trabajos previos en la zona intermareal reportaron variaciones significativas en la diversidad y abundancia de moluscos entre parches de *Corallina* separados por decenas de metros (Kelaher et al. 2004, 2007a). Del mismo modo, a escala continental, tanto la riqueza específica como la abundancia total de moluscos asociados a coralináceas son mayores en las costas australianas que en las europeas y sudamericanas (Kelaher et al. 2004). Debido a que las coralináceas proveen refugio a un gran número de pequeños invertebrados (Chapman et al. 2005, Bussell et al. 2007) y su distribución se extiende a lo largo de miles de kilómetros, resultan útiles para realizar estudios en donde se analicen la biodiversidad bentónica y el recambio taxonómico a distintas escalas espaciales.

La especiación, la adaptación evolutiva y el clima son factores que influyen el recambio de especies (diversidad beta) a lo largo de grandes escalas espaciales (Clarke y Lidgard 2000). El recambio taxonómico de los ensamblajes a lo largo de un gradiente latitudinal puede estimarse de varias maneras (Gray 2000, Ellingsen 2002, Koleff et al. 2003, Winberg et al. 2007).

Los gradientes latitudinales de riqueza específica son bien conocidos en los ecosistemas terrestres (Rosenzweig 1995). No obstante, se ha discutido mucho sobre la existencia de un cambio gradual de la fauna de aguas someras en el ambiente marino. En el hemisferio norte, el número de especies de bivalvos (Crame 2000, Roy et al. 2000) y de gastrópodos prosobranquios (Roy et al. 1998) decrece con el aumento de la latitud, mientras que no hay evidencias convincentes de un cambio gradual en la biodiversidad del macrobentos de sedimentos blandos a lo largo de un gradiente latitudinal de 15 grados en la costa de Noruega (Ellingsen y Gray 2002). Por otra parte, en el hemisferio sur no hay indicios de un incremento en la riqueza específica desde la Antártida hacia los trópicos (Clarke 1992, Gray 1997, 2001a, b). Se piensa que los altos niveles de diversidad y endemismo observados en muchos taxones antárticos se deben a una larga historia de aislamiento geográfico (Clarke 1992). Al norte de la Convergencia Antártica, las provincias biogeográficas costeras en el Atlántico Sudoccidental están indirectamente influenciadas por la corriente templado-cálida de Brasil y las aguas subantárticas de la

corriente de Malvinas, que fluyen en direcciones opuestas (Piola y Rivas 1997). Los patrones de biodiversidad que se desarrollan a lo largo de la transición entre masas de agua templado-frías y templado-cálidas en el Mar Argentino aún no fueron examinados en detalle en el hábitat bentónico. Es por eso que el objetivo principal de este capítulo es analizar el recambio taxonómico y las variaciones en la estructura del ensamble de macroinvertebrados asociado a las coralináceas intermareales a diferentes escalas espaciales a través de una transición biogeográfica en el Atlántico Sudoccidental.

## **Materiales y métodos**

Los muestreos en el intermareal rocoso de la costa argentina se realizaron del 4 de abril al 8 de mayo de 2005. Los cambios en la estructura del ensamble y la diversidad beta se analizaron a cuatro escalas espaciales: provincias (~1100 km), localidades (~10-15 km), sitios (~100-200 m) y réplicas (~1-3 m) (Fig. 24, Tablas 8, 9). Para la escala más grande se eligieron las provincias de Buenos Aires y Chubut. La primera se encuentra bajo la influencia indirecta de una masa de agua templado-cálida conocida como Corriente del Brasil y es considerada como la región más austral de la Provincia Biogeográfica Argentina. La segunda esta influenciada por masas de agua templado-frías y es conocida tradicionalmente como el Distrito Patagónico de la Provincia Magallánica (Bastida et al. 1992).

Las costas de todas las localidades analizadas se encontraban relativamente expuestas al oleaje. Las praderas de coralináceas intermareales se asentaban sobre plataformas de loess en la provincia de Buenos Aires (López Gappa y Tablado 1997) y sobre tobas en la provincia de Chubut (Bertness et al. 2006).

Dentro de la provincia de Buenos Aires se eligieron las localidades de Quequén y Necochea (Fig. 24). En Quequén, el muestreo se realizó en una zona conocida como Bahía de los Vientos, aproximadamente 3,5 km al este de Puerto Quequén, que a su vez se ubica en la desembocadura del río Quequén Grande. En la localidad de Necochea las

muestras se obtuvieron en una zona conocida como Punta Negra, situada 11,4 km al oeste del área urbana.

En la provincia de Chubut se eligieron las localidades de Comodoro Rivadavia y Rada Tilly. En ambos casos las muestras se obtuvieron en plataformas intermareales cercanas a las zonas urbanas. Los sitios muestreados en Comodoro Rivadavia se encuentran 1,3 km al sudoeste del puerto (Fig. 24).

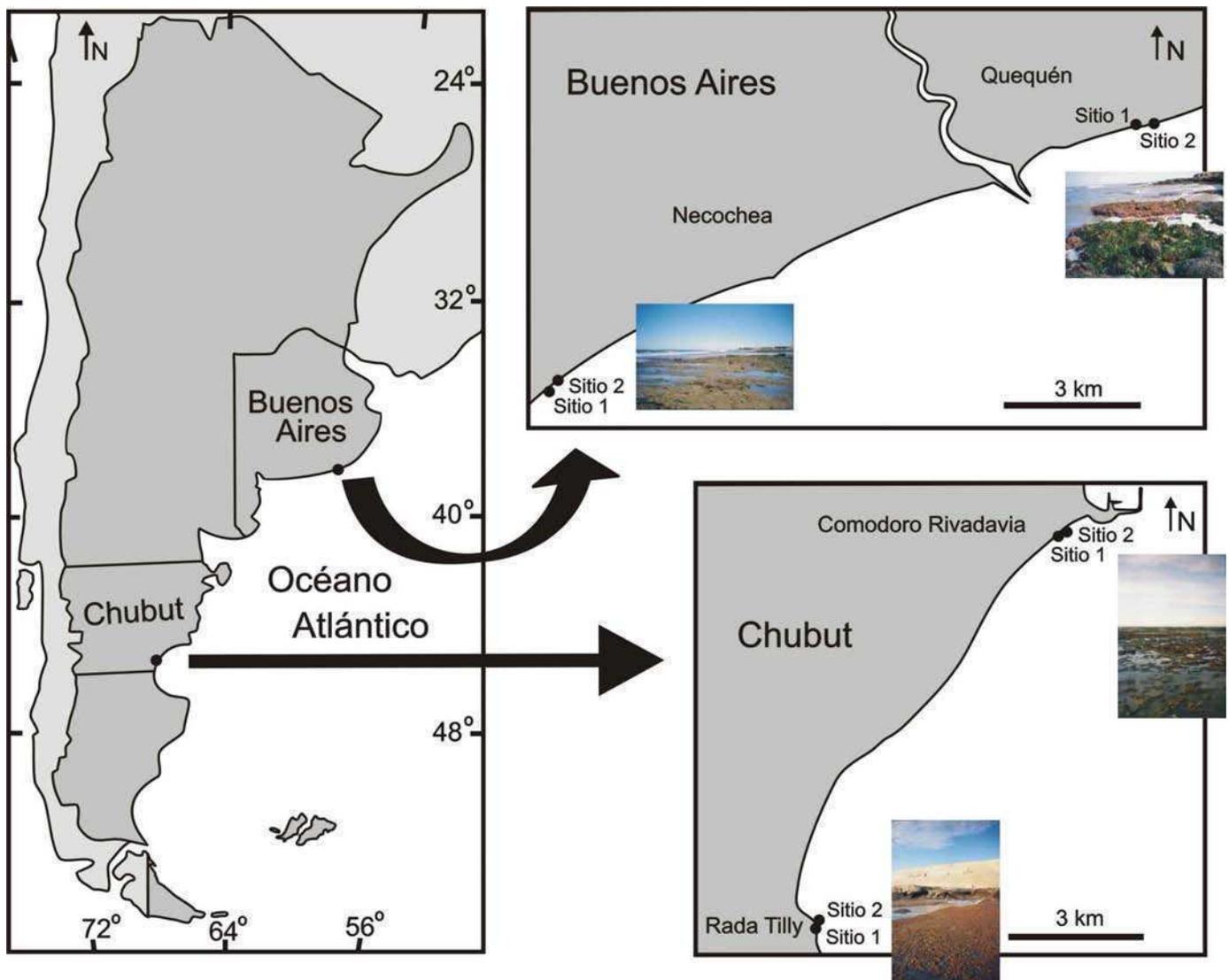


Fig. 24. Área de estudio en donde se observa la ubicación geográfica de las provincias, las localidades y los sitios.

En cada localidad se tomaron dos sitios al azar separados por 119 a 181 m (Tabla 8), que fueron georreferenciados mediante un Sistema de Posicionamiento Global (GPS). Se confeccionó una matriz de distancias entre cada par de sitios utilizando el sistema de información geográfica ArcView 3.2 (Tabla 9).

Tabla 8. Coordenadas geográficas de los sitios muestreados obtenidas con GPS.

Provincia	Buenos Aires		Chubut	
Localidad	Quequén	Necochea	Comodoro Rivadavia	Rada Tilly
Sitio 1	38° 34,241 'S 58° 39,897 'W	38° 37,142 'S 58° 49,318 'W	45° 52,059 'S 67° 28,443 'W	45° 56,864 'S 67° 32,803 'W
Sitio 2	38° 34,223 'S 58° 39,801 'W	38° 37,085 'S 58° 49,217 'W	45° 52,017 'S 67° 28,336 'W	45° 56,800 'S 67° 32,798 'W

Tabla 9. Matriz de distancias (en km) entre todas las combinaciones de sitios. Qu: Quequén, Ne: Necochea, CR: Comodoro Rivadavia, RT: Rada Tilly.

	Qu2	Ne1	Ne2	CR1	CR2	RT1	RT2
Qu1	0,144	14,716	14,544	1088,253	1088,099	1098,550	1098,461
Qu2		14,861	14,686	1088,367	1088,213	1098,664	1098,575
Ne1			0,181	1075,459	1075,306	1085,771	1085,682
Ne2				1075,633	1075,480	1085,946	1085,856
CR1					0,159	10,552	10,449
CR2						10,693	10,589
RT1							0,119

Los muestreos se restringieron al nivel más bajo de la zona intermareal, en donde se observó una cobertura total de coralináceas. Con la ayuda de una espátula se tomaron al azar 5 cuadrados de 10 cm de lado (100 cm<sup>2</sup>), separados entre sí por una distancia de 1 a 3 m. Este diseño de muestreo arroja un total de 40 muestras (2 provincias x 2 localidades x 2 sitios x 5 réplicas).

Para la identificación taxonómica de las coralináceas se consultó a Mendoza (1976, 2002) y Mendoza et al. (1996). Algunos especialistas colaboraron en la identificación de la fauna de invertebrados: Daniel Roccatagliata (*Pseudonototanaïs* sp.), Brenda Doti (isópodos Asellota), Gloria Alonso (anfípodos), Diego Zelaya (moluscos bivalvos y gastrópodos) y Mercedes Varela (*Molgula pyriformis*).

Las muestras se fijaron en formol al 4% en el campo y luego de ser lavadas se transfirieron a etanol 70% en el laboratorio. Posteriormente se utilizó un tamiz con un tamaño de malla de 62 micrones para separar la macrofauna y las coralináceas del sedimento más fino. La identificación de los invertebrados se realizó hasta el menor nivel taxonómico posible. Los organismos meiofaunales (nemátodos, copépodos harpacticoideos, oligoquetos, ostrácodos, larvas de quironómidos, etc.), y los epífitos microscópicos como diatomeas, no se tuvieron en cuenta en este estudio. Los invertebrados coloniales se contabilizaron como número de colonias o fragmentos de colonias.

La separación de los invertebrados del sedimento restante y de las coralináceas se realizó en forma manual usando un microscopio estereoscópico. Las algas se secaron por exposición al aire durante 3 días hasta obtener un peso constante y posteriormente se las pesó en una balanza analítica Chyo JK-180 con una precisión de 0,1 mg.

El promedio de la longitud de las frondes en cada sitio se obtuvo por medición de 15 talos completos tomados al azar, incluyendo la zona de fijación. Siguiendo la metodología empleada en varios estudios ecológicos previos en praderas de coralináceas (Kelaheer 2003b, Kelaheer et al. 2003, 2007a, Kelaheer y Castilla 2005), la densidad de las frondes se estimó indirectamente, dividiendo el peso seco de coralináceas en 100 cm<sup>2</sup> por

el promedio de la longitud de las frondes (cm). Se utilizó esta medida sustituta porque resulta muy difícil medir en forma directa y con precisión la densidad de frondes en un área dada y porque ha demostrado ser una buena representación del número de frondes por unidad de área (Kelaheer 2003b). Las unidades de la densidad de frondes en este caso son  $\text{g.cm}^{-3}$ .

La riqueza específica, diversidad (índice de Shannon-Wiener, aplicando logaritmos naturales) (Shannon y Weaver 1963) y equitabilidad (índice J de Pielou) (Pielou 1966) de cada muestra se calcularon utilizando la rutina DIVERSE del paquete de programas PRIMER (Clarke y Warwick 2001), basándose en el número de individuos o colonias por  $100 \text{ cm}^2$  de coralinácea. Todas estas variables macrofaunales, como así también la densidad de frondes, se analizaron a distintas escalas espaciales usando un modelo de ANOVA anidado. El factor 1 fue provincia (fijo, cruzado), con 2 niveles. El factor 2 fue localidad (fijo, anidado en provincia), con 2 niveles. El factor 3 fue sitio (al azar, anidado en provincia y localidad), con 2 niveles. La homogeneidad de las varianzas se verificó con la prueba C de Cochran (Winer 1971). Las varianzas de los datos de densidad de frondes y de riqueza específica se estabilizaron mediante la transformación logarítmica y raíz cuadrada, respectivamente.

Para determinar la contribución proporcional de cada escala ( $\omega^2$ ) a la variación total se usaron los cuadrados medios esperados y las sumas de cuadrados de cada uno de los factores anidados del modelo de ANOVA (Graham y Edwards 2001, Winberg et al. 2007). Solo en el caso de la densidad de frondes se obtuvieron componentes de la varianza negativos para los factores localidad y sitio. Siguiendo las recomendaciones de Fletcher y Underwood (2002), se procedió de la siguiente manera: 1) los valores negativos se reemplazaron por ceros. 2) Los factores correspondientes se eliminaron del modelo. 3) Los valores estimados de los factores restantes se recalcularon (Tabla 10).

Tabla 10. Metodología propuesta por Fletcher y Underwood (2002) para recalcular los componentes de la varianza cuando existen estimaciones negativas, aplicada en este caso a la densidad de frondes. Pr: provincia, Lo: localidad, Si: sitio, gl: grados de libertad, SC: suma de cuadrados, CM: cuadrado medio,  $\omega^2$ : contribución proporcional de cada escala a la variación total.

Factor	Estimaciones iniciales					Estimaciones intermedias					Estimaciones finales				
	gl	SC	CM	$\omega^2$	%	gl	SC	CM	$\omega^2$	%	gl	SC	CM	$\omega^2$	%
Pr	1	1,4687	1,4687	0,144	85	1	1,4687	1,4687	0,144	85,2	1	1,4687	1,4687	0,144	84,9
Lo (Pr)	2	0,0310	0,0155	-0,001	-0,5	2	0,0310	0,0155	-0,001	-0,6					
Si (Pr x Lo)	4	0,0952	0,0238	-0,001	-0,3										
Residual	32	0,8480	0,0265	0,026	16	36	0,9417	0,0262	0,026	15,4	38	0,9727	0,0256	0,026	15,1
Total	39	57,2793	1,4687	0,170	100	1			0,169	100,0				0,170	100,0

La diversidad beta se estimó de dos maneras distintas sobre la base de datos de presencia/ausencia dispuestos en una matriz que contenía al total de las especies:

1) La similitud entre pares de muestras se calculó mediante la opción Bray-Curtis del Paquete de Programas PRIMER, que en este caso equivale algebraicamente al índice de Sørensen (ver nota al pie en pág. 2-6 de Clarke y Warwick 2001).

2) La magnitud de las especies ganadas y perdidas entre cada par de muestras se midió usando el coeficiente  $\beta_{sim} = \min(b, c) / [\min(b, c) + a]$ , en donde  $a$  es el número total de especies compartidas entre las dos muestras,  $b$  es el número de especies presentes en la segunda muestra pero ausentes en la primera, y  $c$  es el número de especies presentes en la primera muestra pero ausentes en la segunda (Koleff et al. 2003).

Como las varianzas de los datos de similitud a distintas escalas espaciales fueron heterogéneas y no pudieron ser estabilizadas luego de varias transformaciones, se optó por la utilización de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis en lugar de ANOVA (Sokal y Rohlf 1981). Finalmente, se llevaron a cabo comparaciones pareadas *a posteriori* con la prueba de Dunn (Zar 1996).

Se utilizó el paquete de programas PRIMER para confeccionar un gráfico de curvas de acumulación de especies por muestra, con 999 aleatorizaciones (Clarke y Warwick 2001). Esta representación permitió visualizar y comparar la riqueza de especies a diferentes escalas espaciales.

Los cambios en la estructura a distintas escalas se analizaron mediante una combinación de Análisis de Agrupamiento jerárquico (*cluster analysis*), usando ligamiento promedio entre grupos, Escalamiento Multidimensional no-Métrico (MDS) y Análisis de Similitud de una vía (ANOSIM) sobre la base de una matriz triangular de índices de similitud de Czekanowski (identificado erróneamente como índice de Bray-Curtis en el paquete PRIMER, ver Yoshioka 2008a, b). En estos análisis multivariados se incluyó solo a las especies que fueron halladas en más de una muestra, es decir 92 de las 118 especies.

Los datos de abundancia (número de individuos o colonias) de cada taxón se transformaron mediante raíz cuarta a fin de reducir la excesiva influencia de las especies dominantes.

Para determinar la contribución de cada especie a la distancia total en los contrastes pareados significativos entre provincias, localidades y sitios se utilizó la rutina SIMPER del paquete de programas PRIMER (Clarke 1993), truncándose las tablas cuando el porcentaje acumulado alcanzó o superó el 50%.

## Resultados

Las praderas de coralináceas estaban compuestas por una mezcla de cuatro especies: *Corallina officinalis* Linnaeus, *Corallina elongata* Ellis & Solander, *Jania rubens* (Linnaeus) Lamouroux var. *rubens* Irvine & Johansen y *Bossiella orbigniana* (Decaisne) Silva.

*Corallina officinalis* fue la especie dominante en la mayoría de las muestras (36/40), tanto en la provincia de Buenos Aires como en Chubut. *Jania rubens* var. *rubens* solo se observó en las muestras procedentes de la provincia de Buenos Aires (ver Mendoza 2002) y, a excepción de 4 muestras de Necochea, resultó ser mucho menos abundante que *C. officinalis*. *Corallina elongata* solo se encontró en las muestras de Chubut y usualmente constituía menos del 20% del total de coralináceas. En una única muestra procedente de Rada Tilly se hallaron fragmentos de *Bossiella orbigniana*.

La densidad de frondes varió significativamente solo a escala de provincias, siendo tres veces más alta para la provincia de Chubut que para Buenos Aires (Fig. 25a). Esta escala espacial explicó el 85% del total de la varianza (Tabla 11). Asimismo, una proporción considerable de esta variación (15%) se debió a las diferencias observadas a nivel de réplicas (Tabla 11). Cabe destacar que el cambio en la densidad de coralináceas a la escala espacial de provincias se debió principalmente a los cambios en el peso por unidad de área, ya que no se observaron diferencias significativas en la longitud de las frondes a dicha escala (ANOVA,  $F = 7,66$ ;  $p > 0,05$ ).

La riqueza específica varió significativamente solo a las escalas de provincias y localidades, explicando el 86% y el 11% de la varianza total, respectivamente (Tabla 11). A la escala de provincias, la riqueza específica de Chubut fue el doble que la de Buenos Aires. A la escala de localidades, en Quequén fue el doble que en Necochea, y en Rada Tilly fue 40% más alta que en Comodoro Rivadavia (Fig. 26). Los sitios y las réplicas solo explicaron el 0,5% y el 1,6% de la varianza total, respectivamente (Tabla 11).

Los valores de diversidad también variaron significativamente solo a las escalas de provincias y localidades, explicando el 97% y el 2% de la varianza total del modelo, respectivamente (Tabla 11). La diversidad a escala de provincias fue más de 4 veces mayor en Chubut que en Buenos Aires. A la escala de localidades, la diversidad en Quequén fue 80% más alta que en Necochea y 20% más alta en Rada Tilly que en Comodoro Rivadavia (Fig. 25b).

La equitabilidad solo varió significativamente a la escala de provincias, explicando casi el total de la varianza en el modelo (Tabla 11). En la provincia de Chubut sus valores fueron casi 3 veces más altos que en Buenos Aires (Fig. 25c). Esto se debió, en parte, a la gran abundancia de *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) en la provincia de Buenos Aires (hasta 284.000 ind.m<sup>-2</sup>). A la escala de réplicas, tanto la equitabilidad como la diversidad contribuyeron muy poco a la varianza total del modelo (Tabla 11).

La densidad de organismos macrofaunales varió de 46.500 a 304.400 ind.m<sup>-2</sup>. El macrobentos estuvo constituido por 118 especies pertenecientes a 11 phyla de invertebrados (Tabla 12). Los grupos más diversos fueron los poliquetos, artrópodos y moluscos con 40, 26 y 22 especies, respectivamente. Debido a la gran abundancia del mitílido *Brachidontes rodriguezii* en Buenos Aires y del espiónido *Rhynchospio glutaea* (Ehlers, 1897) en Chubut, la mayoría de los individuos analizados en las distintas muestras correspondieron a moluscos y poliquetos.

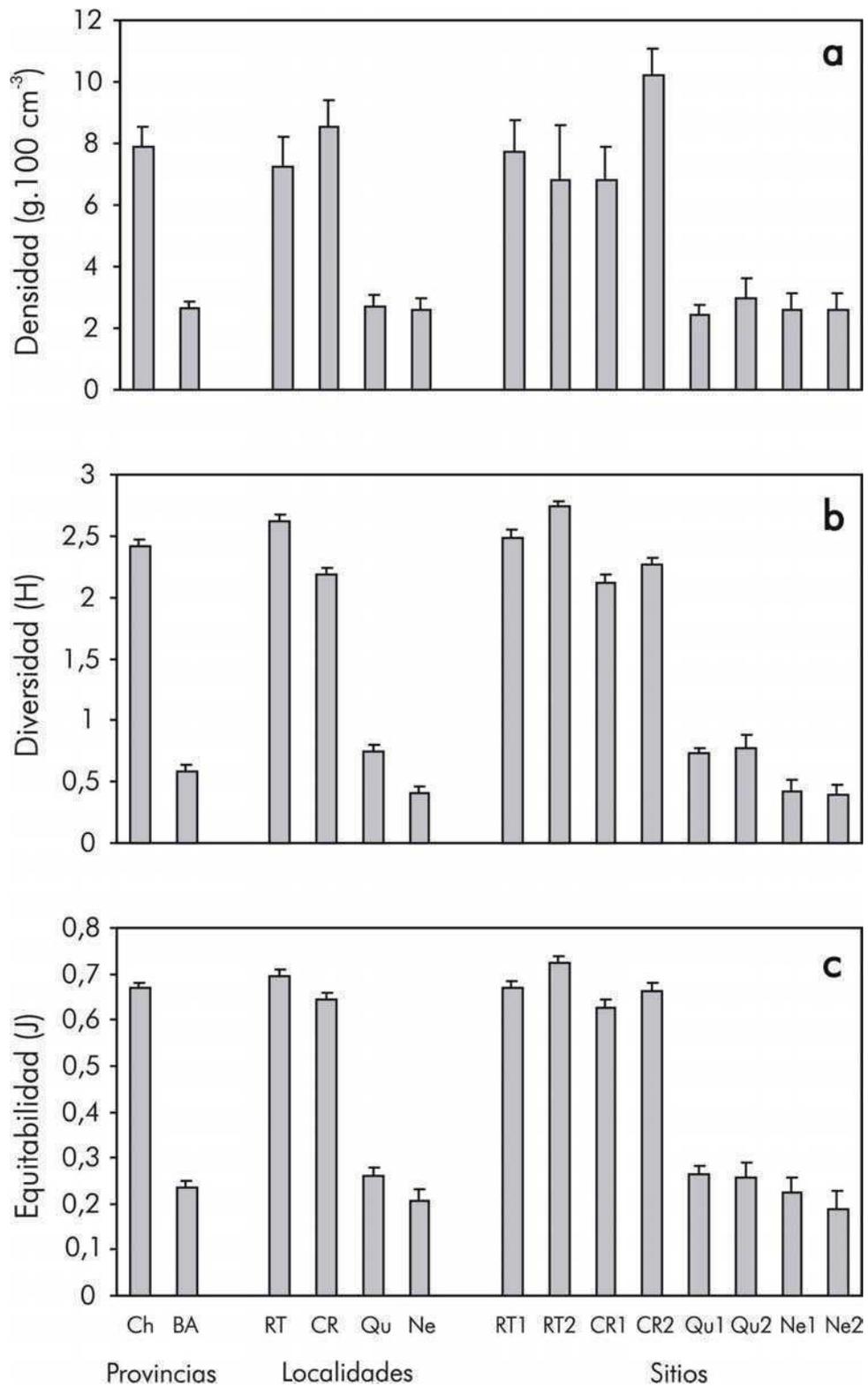


Fig. 25. Cambios en la densidad de coralináceas y en la diversidad y equitabilidad del ensamble macrofaunal entre provincias, localidades y sitios (promedio + error estándar). Ch: Chubut, BA: Buenos Aires, RT: Rada Tilly, CR: Comodoro Rivadavia, Qu: Quequén, Ne: Necochea.

Tabla 11. Resumen de los resultados de los ANOVAs, en donde se compara la densidad de coralináceas, y la riqueza específica, diversidad y equitabilidad de los invertebrados macrobentónicos. Los valores de  $\omega^2$  y % indican la contribución proporcional de cada factor a la varianza total. Pr: provincia, Lo: localidad, Si: sitio, gl: grados de libertad, SC: suma de cuadrados, CM: cuadrado medio. Los datos de densidad de frondes y de riqueza específica se estabilizaron mediante transformación logarítmica y raíz cuadrada, respectivamente.

	Factor	gl	SC	CM	F	P	$\omega^2$	%
Densidad de frondes (g.100 cm <sup>-3</sup> )	Pr	1	1,4687	1,4687	57,375	< 1 x 10 <sup>-6</sup>	0,144	84,9
	Residual	38	0,9727	0,0256			0,026	15,1
	Total	39	2,4414				0,170	
Riqueza específica	Pr	1	63,4884	63,4884	210,146	0,0001	6,319	86,5
	Lo (Pr)	2	17,3479	8,6740	28,711	0,0042	0,837	11,4
	Si (Lo(Pr))	4	1,2085	0,3021	2,643	0,0516	0,038	0,5
	Residual	32	3,6574	0,1143			0,114	1,6
	Total	39	85,7022				7,308	
Diversidad (H')	Pr	1	33,2125	33,2125	629,780	< 0,0001	3,316	97,1
	Lo (Pr)	2	1,4829	0,7414	14,059	0,0155	0,069	2,0
	Si (Lo(Pr))	4	0,2109	0,0527	2,119	0,1013	0,006	0,2
	Residual	32	0,7962	0,0249			0,025	0,7
	Total	39	35,7025				3,416	
Equitabilidad (J)	Pr	1	1,9089	1,9089	532,972	< 0,0001	0,191	97,9
	Lo (Pr)	2	0,0269	0,0135	3,760	0,1206	0,001	0,5
	Si (Lo(Pr))	4	0,0143	0,0036	1,163	0,3456	0,000	0,0
	Residual	32	0,0986	0,0031			0,003	1,6
	Total	39	2,0488				0,195	

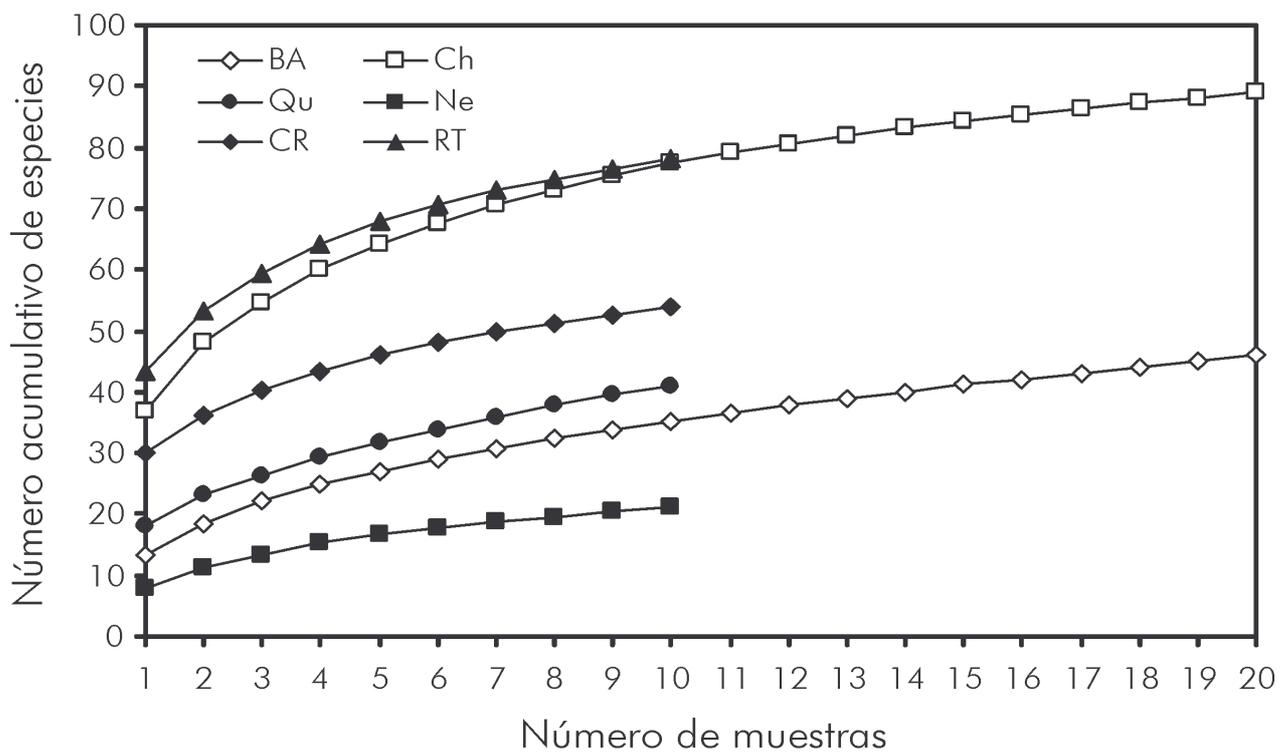


Fig. 26. Curvas de acumulación de especies a escala de provincias y localidades. Se grafican los valores promedio basados en 999 aleatorizaciones. Ch: Chubut, BA: Buenos Aires, RT: Rada Tilly, CR: Comodoro Rivadavia, Qu: Quequén, Ne: Necochea.

Tabla 12. Listado de las especies de invertebrados asociadas a praderas de coralináceas en el área de estudio.

Clasificación		Provincia de Buenos Aires															Provincia de Chubut																			
Phylum	Taxa	Quequén					Necochea					Comodoro Rivadavia					Rada Tilly																			
		Sitio 1		Sitio 2			Sitio 1		Sitio 2			Sitio 1		Sitio 2			Sitio 1		Sitio 2																	
		R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5
Annelida	<i>Ophioglycera eximia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Perinereis anderssoni</i>	21	22	13	16	13	56	1	16	15	5	3	0	0	3	11	1	15	0	4	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Platynereis magalhaensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	27	20	32	49	39	40	45	39	41	77	116	81	78	88
	<i>Marphysa aenea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	31	50	21	24	47	45	57	34	41	42	11	21	6	14	13
	<i>Ampharetidae</i> sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1
	<i>Steggoa</i> sp.	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	2	1
	<i>Halosydna australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Halosydna patagonica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1
	<i>Polynoidae</i> sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	3	2	2	2
	<i>Polynoidae</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
	<i>Boccardia polybranchia</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Cirriiformia filigera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
	<i>Cirratulus cirratus</i>	0	0	0	0	0	8	6	5	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Caulleriella alata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	324	417	126	168	382	241	249	169	244	185	96	149	107	144	124
	<i>Cirratulidae</i> sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	4	1	0	22	0	5	6	12	11	9
	<i>Cirratulidae</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	2	1	0	0	0	2	1	1	16	1	0	5
	<i>Lumbrineris tetraura</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Lumbrineris cingulata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1
	<i>Arabella protomutans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
	<i>Rhynchospio glutaea</i>	1	0	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1019	1068	531	642	1229	810	789	820	789	536	482	388	146	273	322
	<i>Dispio</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	39	7	17	17	15	10	13	12	7	6	2	1	11	5
	<i>Proscoplos</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	70	103	25	62	72	15	54	31	53	48	27	75	36	81	55
	<i>Orbiniidae</i> sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	42	15	25	25
	<i>Capitella</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	61	104	16	8	28	12	17	11	19	4	18	10	11	32	18
	<i>Naineris</i> sp. nov.*	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Thelepus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33	121	25	46	115	36	21	43	24	28	5	10	7	12	9
	<i>Terebellidae</i> sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	7	1	4	5	54	35	21	0	8	1	2	1	0	1
	<i>Potamilla</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	6	2	2	3
	<i>Pherusa</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	4	2
	<i>Flabelligera multipapillata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Erinaceusyllis</i> sp. 1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29	65	40	57	79	142	147	130	140	118	42	27	24	34	32
	<i>Erinaceusyllis</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	<i>Sphaerosyllis</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	72	135	67	65	115	117	235	60	161	139	48	116	102	72	85
<i>Exogoninae</i> sp. 1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	185	271	177	142	276	227	198	127	248	211	66	53	39	43	50	
<i>Brania</i> sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	9	5	3	3	6	21	7	12	5	2	2	3	6	3	
<i>Typosyllis prolixa</i>	33	76	66	56	55	162	47	116	69	76	41	4	0	37	35	173	70	14	0	61	9	15	7	11	17	18	20	18	37	19	20	21	23	20	21	
<i>Syllis gracilis</i>	3	48	17	20	13	30	40	18	63	12	37	38	38	27	64	77	41	25	60	3	2	7	7	0	4	21	8	7	20	4	103	87	78	57	81	

\* Blake JA (com. pers.). Identificado como *Protoariciella uncinata* por Elías et al. (2000).

Tabla 12. Continuación.

Clasificación		Provincia de Buenos Aires										Provincia de Chubut																													
Phylum	Taxa	Quequén					Necochea					Comodoro Rivadavia					Rada Tilly																								
		Sitio 1					Sitio 2					Sitio 1					Sitio 2																								
		R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5															
Arthropoda	Syllinae sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
	Syllinae sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	41	22	16	17	31	34	13	43	22	17	38	19	24	25	46	39	50	17	100					
	Syllinae sp. 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3					
	<i>Halicarcinus planatus</i>	2	0	10	9	4	3	1	5	2	9	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	3	0	1	2	0	3	7	1	4	4	5	10	3	5	9					
	<i>Pachycheles haigae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	<i>Caprella dilatata</i>	2	3	2	2	4	25	4	61	6	1	1	0	0	4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	<i>Jassa</i> sp.	0	3	0	0	0	11	1	15	10	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	<i>Paradexamine</i> sp.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	<i>Ampithoe valida</i>	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	<i>Lembos</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0					
	<i>Corophium</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	<i>Crassikorophium bonelli</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	2	9	0	3	1	2	0	9	15	10	10	11	35	21	12	11	58
	<i>Haplocheira barbimana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1					
	<i>Fuegiphoxus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0					
	<i>Heterophoxus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	2	7	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	<i>Paramoera</i> sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	<i>Paramoera</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	15	28	1	3	0	3	5	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Idothea metallica</i>	3	5	8	1	0	8	2	16	18	2	0	9	5	14	0	1	2	11	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	<i>Exosphaeroma lanceolata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	83	31	130	148	33	36	23	22	36	30	18	10	24	7	15	3	23	21	8	25
	<i>Edotia tuberculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	12	5	22	6	4	2	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Gnathiidae sp.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	<i>Neojaera antarctica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	<i>Iais</i> cf. <i>pubescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	1					
<i>Munna</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	4	2	0	19						
Cirripedia sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0						
<i>Pseudonototanaïs</i> sp.	0	42	1	1	5	37	0	68	9	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
<i>Tanaïs dulangi</i>	0	0	2	1	9	2	1	2	1	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	
<i>Tanystylum orbiculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
<i>Achelia</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	4	0	0	4	0	0	4	8	7	10	7	76	19	17	21	48						
Mollusca	<i>Ennucula grayi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	5	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Protothaca antiqua</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	Galleomatoidea sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	26	4	35	16	131	66	34	187	74	9	0	9	2	5	0	0	13	0	0
	<i>Petricola dactylus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	6	21	7	15	12	17	33	21	7	49					
	<i>Eurhemalea exhalbida</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	<i>Neolepton cobbi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	8	5	0	2	0	2	0					
	<i>Lyonsia fretalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0					



Tabla 12. Continuación.

Clasificación		Provincia de Buenos Aires										Provincia de Chubut																													
Phylum	Taxa	Quequén					Necochea					Comodoro Rivadavia					Rada Tilly																								
		Sitio 1					Sitio 2					Sitio 1					Sitio 2					Sitio 1					Sitio 2														
		R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5					
	<i>Sarsia sarsii</i>	10	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Rhizogetum nudum</i>	0	0	0	0	0	8	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Plumularia setacea</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	1
	<i>Plumularia pulchella</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Clytia gracilis</i>	3	1	0	0	3	35	22	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1
	Actinida sp. 1	0	1	4	0	0	3	23	1	1	0	0	0	0	0	0	0	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Actinida sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Actinida sp. 3	0	0	0	2	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Actinida sp. 4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2	0	0	3	3	2	1	2	2	4	9	7	3
	Anthozoa sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Entoprocta	<i>Pedicellina cernua</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	4	0	0	0
	<i>Barentsia gracilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Platyhelminthes	<i>Notoplana</i> sp.	0	2	11	8	13	8	15	3	4	10	0	3	0	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Turbellaria</i> sp. 1	0	0	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Turbellaria</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

Las dos maneras de medir la diversidad beta mostraron una correlación significativa con la distancia entre muestras. El grado de recambio taxonómico fue bajo a moderado en las muestras obtenidas en un mismo sitio ( $\sim 1\text{--}3$  m), en diferentes sitios de la misma localidad ( $\sim 100\text{--}200$  m) y en diferentes localidades de la misma provincia ( $\sim 10\text{--}15$  km). Sin embargo, el recambio de especies fue elevado cuando se compararon muestras pertenecientes a distintas provincias, o sea a una escala de  $\sim 1000$  km (Fig. 27). Las dos provincias analizadas tuvieron apenas 17 especies en común, lo que significa que solo comparten el 14,4% de la macrofauna de invertebrados. Cuando la escala más grande fue eliminada del análisis (muestras pertenecientes a diferentes provincias) la correlación entre distancia y recambio taxonómico siguió siendo significativa al ser medida con el índice de Sørensen ( $r = -0,64$ ;  $p < 1 \times 10^{-6}$ ), pero no con el índice  $\beta_{\text{sim}}$  ( $r = -0,02$ ;  $p = 0,70$ ). Esto indica que el índice de similitud de Sørensen es una herramienta más sensible que el  $\beta_{\text{sim}}$  al estimar el recambio taxonómico. La relación entre diversidad beta y distancia entre muestras fue examinada con mayor detalle usando la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis en lugar de ANOVA, debido a la heterogeneidad de las varianzas. A la escala de provincias, la varianza fue un orden de magnitud más baja que a las otras 3 escalas, indicando que la similitud entre muestras separadas por  $10^6$  m fue uniformemente baja, mientras que a las 3 escalas menores no solo fue relativamente alta, sino también más variable (ver Fig. 27a).

Como era de esperar, los valores del índice de Sørensen variaron significativamente a lo largo de las distintas escalas espaciales (prueba de Kruskal-Wallis,  $H = 616,2$ ;  $p < 0,001$ ). Las comparaciones pareadas *a posteriori* mostraron que, a excepción de las 2 escalas más bajas (muestras obtenidas en el mismo sitio o en diferentes sitios dentro de la misma localidad; prueba de Dunn,  $p > 0,05$ ), todas las demás escalas diferían significativamente entre sí (prueba de Dunn,  $p < 0,05$ ).

El dendrograma se elaboró con los datos de abundancias de 92 especies macrobentónicas transformados mediante raíz cuarta. En el gráfico puede observarse que las muestras de las provincias y las localidades se separan perfectamente. Sin embargo, las muestras pertenecientes a distintos sitios están parcialmente mezcladas, particularmente las de Quequén y Necochea (Fig. 28).

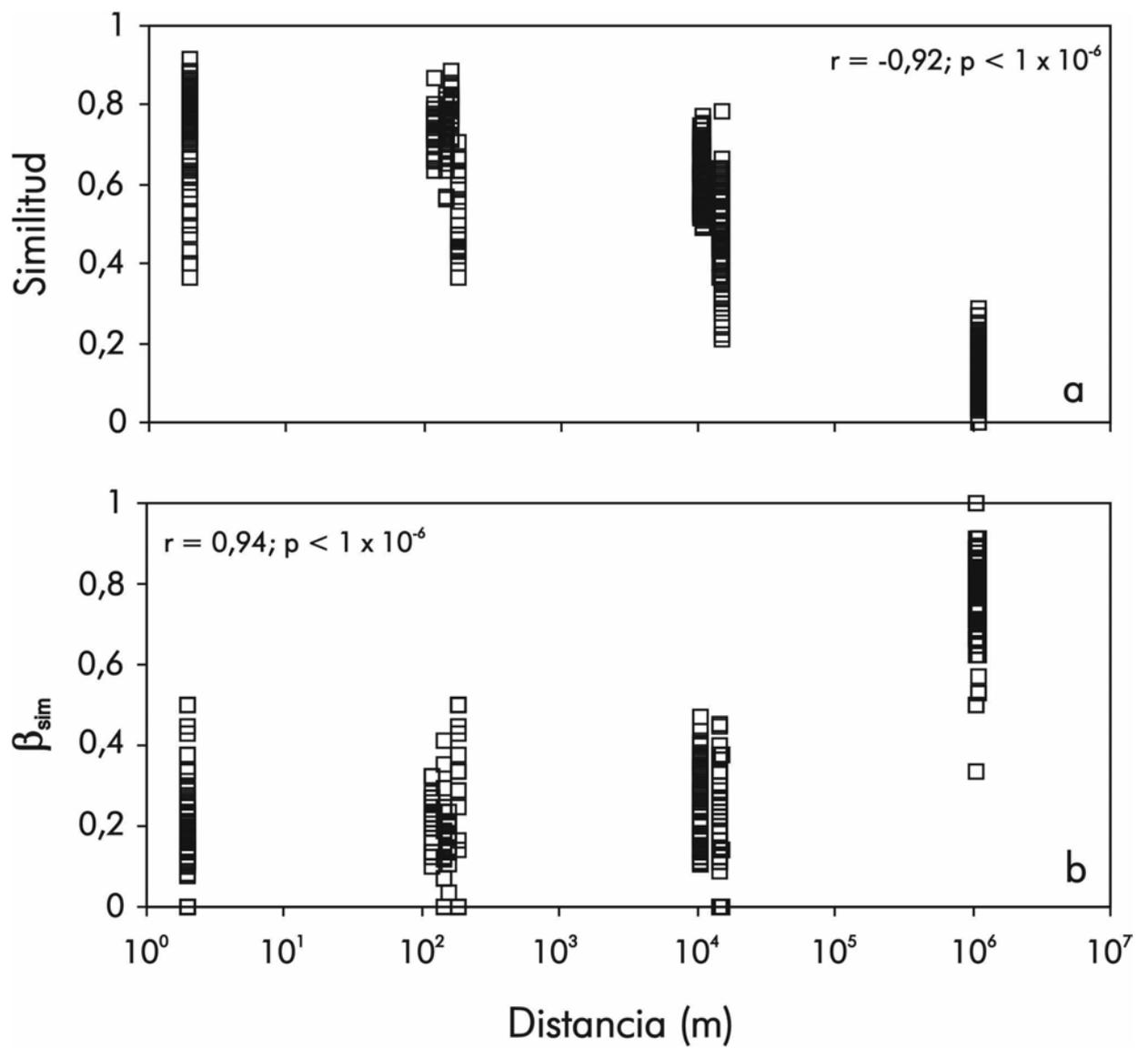


Fig. 27. Relación entre diversidad beta y distancia entre muestras a distintas escalas (n=780). (a) Similitud de Sørensen, (b)  $\beta_{sim}$ . r: coeficiente de correlación. La distancia entre réplicas dentro del mismo sitio se fijó arbitrariamente en 2 m.

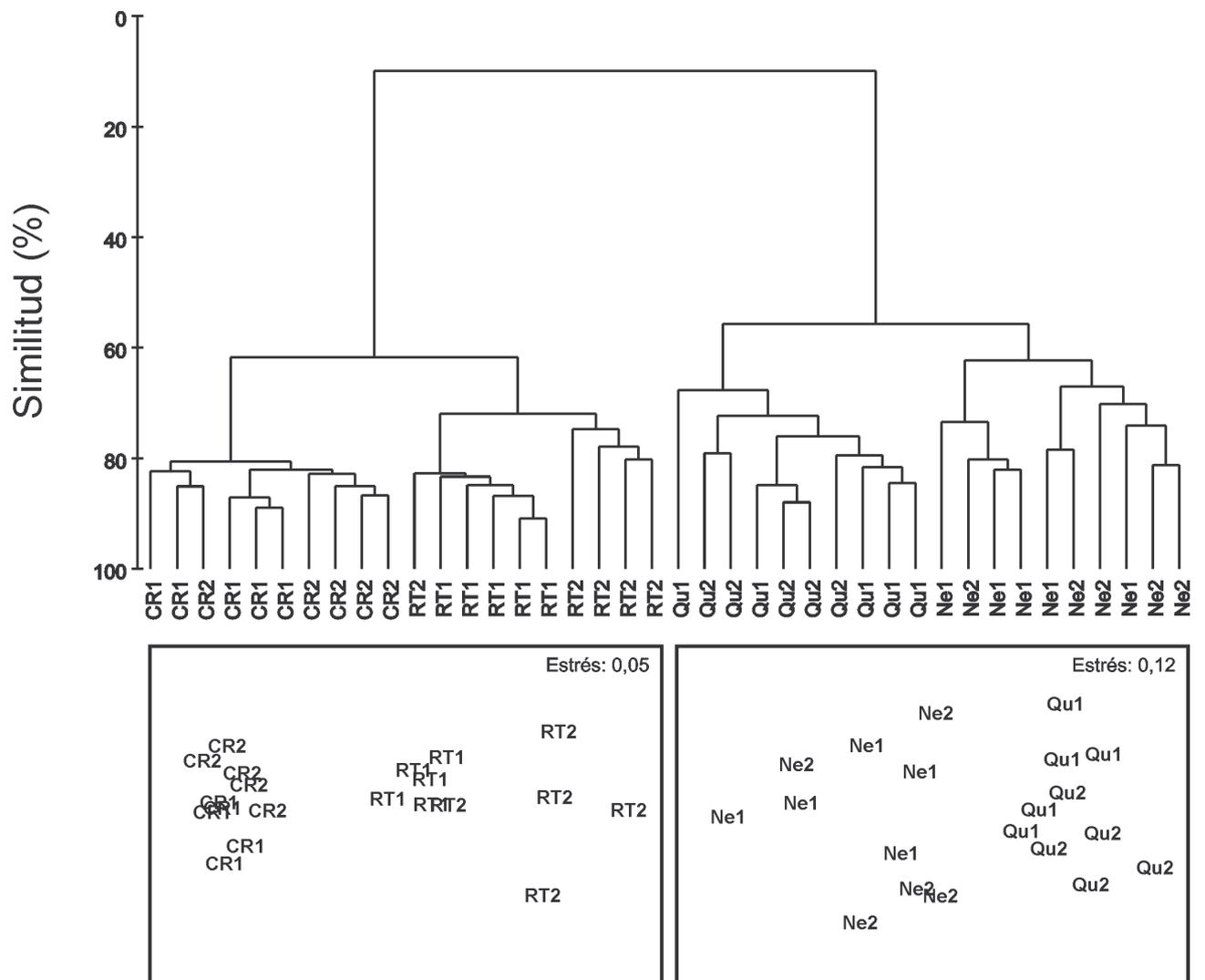


Fig. 28. Análisis de agrupamiento usando ligamiento promedio entre grupos (arriba) y Escalamiento Multidimensional no-Métrico (abajo), basados en el índice de similitud de Czekanowski. Las abundancias de las 92 especies macrobentónicas fueron transformadas mediante raíz cuarta. Ch: Chubut, BA: Buenos Aires, RT: Rada Tilly, CR: Comodoro Rivadavia, Qu: Quequén, Ne: Necochea.

La prueba ANOSIM mostró que los cambios en la estructura de la comunidad fueron altamente significativos a la escala de provincias y localidades. Los sitios difirieron significativamente solo en Comodoro Rivadavia y Rada Tilly, pero no en Necochea y Quequén (Tabla 13).

Los resultados obtenidos con la rutina SIMPER (Tabla 14) muestran que los mitílidos y los poliquetos son los grupos que más contribuyeron a las diferencias significativas entre provincias. *Brachidontes rodriguezii* fue extremadamente abundante en Buenos Aires (Tabla 12) pero estuvo ausente en Chubut. Por el contrario, *Perumytilus purpuratus* (Lamarck, 1819) fue encontrado solo en Chubut pero no en Buenos Aires. Varios poliquetos espiónidos, cirratúlidos, sílidos, orbínidos, eunícidos, terebélidos, capitélidos y nereidos, junto con isópodos y nemertinos, abundaron en Chubut pero fueron raros o ausentes en Buenos Aires. Una especie de poliqueto (*Perinereis anderssoni* Kinberg, 1866) fue hallada solo en la provincia de Buenos Aires.

Los nemertinos, tanaidáceos, ascidias solitarias, decápodos, planarias, poliquetos y anfípodos fueron más abundantes en Quequén que en Necochea. Las diferencias de estructura entre Comodoro Rivadavia y Rada Tilly fueron más sutiles y difíciles de interpretar. Esto se debió a que no hubo especies que hicieran una contribución individual destacada a la distancia entre muestras. Del mismo modo, las especies responsables de las diferencias significativas entre los sitios de Comodoro Rivadavia y Rada Tilly mostraron también contribuciones muy pequeñas y graduales a la distancia total (Tabla 14).

Tabla 13. Resultados de los contrastes de la prueba ANOSIM entre muestras a escala de provincias, localidades y sitios. Los resultados significativos se señalan en negrita.

Contraste	R	P
Buenos Aires – Chubut	1,000	<b>&lt;0,001</b>
Quequén – Necochea	0,799	<b>&lt;0,001</b>
Comodoro Rivadavia – Rada Tilly	0,926	<b>&lt;0,001</b>
Sitios en Quequén	0,260	0,056
Sitios en Necochea	0,132	0,206
Sitios en Comodoro Rivadavia	0,444	<b>0,016</b>
Sitios en Rada Tilly	0,616	<b>0,008</b>

Tabla 14. Resultados de la rutina SIMPER para los contrastes significativos entre provincias, localidades y sitios. La lista de especies se truncó cuando el porcentaje acumulativo superó el 50%. Bi: bivalvos, Po: poliquetos, Is: isópodos, Ne: nemertinos, Ta: tanaidáceos, Tu: tunicados, De: decápodos, Pl: planarias, An: anfípodos, Hi: hidrozoos, Pi: picnogónidos, Es: esponjas, Qu: quitones, Ga: gastrópodos, Of: ofiuras.

Especies	Grupo	Abundancia promedio	Abundancia promedio	Distancia promedio	% de contribución a la distancia total	% de contribución acumulativa
Distancia promedio=90,09		Buenos Aires	Chubut			
<i>Brachidontes rodriguezii</i>	Bi	1215,25	0,00	6,12	6,79	6,79
<i>Rhynchospio glutaea</i>	Po	0,25	520,16	4,60	5,11	11,90
<i>Perumytilus purpuratus</i>	Bi	0,00	240,68	3,95	4,38	16,28
<i>Caulleriella alata</i>	Po	0,00	162,25	3,56	3,96	20,24
<i>Exogoninae sp. 1</i>	Po	0,05	124,41	3,34	3,71	23,95
<i>Sphaerosyllis sp.</i>	Po	0,00	95,08	3,24	3,59	27,54
<i>Platynereis magalhaensis</i>	Po	0,00	67,15	2,92	3,24	30,78
<i>Erinaceusyllis sp. 1</i>	Po	0,10	57,34	2,64	2,93	33,71
<i>Proscoloplos sp.</i>	Po	0,00	44,14	2,46	2,73	36,44
<i>Exosphaeroma lanceolata</i>	Is	0,00	36,29	2,45	2,72	39,16
<i>Syllinae sp. 1</i>	Po	0,00	31,38	2,44	2,70	41,86
<i>Marphysa aenea</i>	Po	0,00	25,75	2,32	2,57	44,43
<i>Thelepus sp.</i>	Po	0,00	29,08	2,29	2,54	46,97
<i>Nemertea sp. 2</i>	Ne	0,00	15,10	2,07	2,30	49,27
<i>Capitella sp.</i>	Po	0,00	19,69	2,00	2,22	51,48

Tabla 14. Continuación.

Especies	Grupo	Abundancia promedio	Abundancia promedio	Distancia promedio	% de contribución a la distancia total	% de contribución acumulativa
Distancia promedio=44,34						
		Quequén	Necochea			
<i>Nemertea</i> sp.1	Ne	22,00	1,50	3,17	7,15	7,15
<i>Pseudonototanis</i> sp.	Ta	16,60	0,10	2,80	6,32	13,47
<i>Molgula pyriformis</i>	Tu	3,70	0,00	2,79	6,28	19,76
<i>Halicarcinus planatus</i>	De	4,50	0,00	2,69	6,06	25,82
<i>Lineus bonaerensis</i>	Ne	8,40	5,30	2,55	5,75	31,57
<i>Notoplana</i> sp.	Pl	7,40	0,90	2,44	5,49	37,07
<i>Typosyllis prolixa</i>	Po	75,60	43,50	2,31	5,20	42,27
<i>Caprella dilatata</i>	An	11,00	0,80	2,23	5,02	47,29
<i>Perinereis anderssoni</i>	Po	17,80	4,30	2,11	4,76	52,05
Distancia promedio=38,30						
		Comodoro Rivadavia	Rada Tilly			
Orbiniidae sp. 1	Po	0,00	22,43	1,48	3,86	3,86
Galleomatoidea sp.	Bi	58,80	3,80	1,23	3,20	7,07
<i>Rhynchospio glutaea</i>	Po	823,30	217,03	1,22	3,19	10,25
<i>Petricola dactylus</i>	Bi	0,40	18,83	1,18	3,07	13,32
<i>Obelia longissima</i>	Hi	0,00	13,00	1,16	3,04	16,36
<i>Achelia</i> sp.	Pi	1,00	21,73	1,06	2,77	19,13
<i>Edotia tuberculata</i>	Is	6,90	0,00	1,05	2,75	21,88
<i>Potamilla</i> sp.	Po	0,20	11,03	1,02	2,66	24,53
<i>Leucandra</i> sp.	Es	0,10	16,15	0,99	2,59	27,13
Cirratulidae sp. 1	Po	3,30	13,25	0,91	2,37	29,50
Paramoera sp. 2	An	6,10	0,00	0,90	2,36	31,86
<i>Syllis gracilis</i>	Po	8,00	64,03	0,90	2,35	34,21
Exogoninae sp. 1	Po	206,20	42,63	0,88	2,30	36,50

Tabla 14. Continuación.

Especies	Grupo	Abundancia promedio	Abundancia promedio	Distancia promedio	% de contribución a la distancia total	% de contribución acumulativa
<i>Caulleriella alata</i>	Po	250,50	74,00	0,87	2,28	38,78
<i>Pherusa</i> sp.	Po	0,00	2,80	0,80	2,10	40,88
<i>Perumytilus purpuratus</i>	Bi	110,70	370,65	0,80	2,08	42,96
<i>Dispia</i> sp.	Po	16,20	2,80	0,79	2,07	45,03
<i>Crassicorophium bonelli</i>	An	2,10	19,20	0,79	2,05	47,08
<i>Erinaceusyllis</i> sp. 1	Po	94,70	19,98	0,78	2,03	49,12
<i>Halosydna patagonica</i>	Po	0,00	1,93	0,73	1,90	51,02
Distancia promedio= 18,86						
		Comodoro Rivadavia S1	Comodoro Rivadavia S2			
<i>Galleomatoidea</i> sp.	Bi	19,20	98,40	0,81	4,27	4,27
<i>Terebellidae</i> sp. 1	Po	5,40	23,60	0,71	3,78	8,05
<i>Cirratulidae</i> sp. 1	Po	1,20	5,40	0,70	3,71	11,77
<i>Heterophoxus</i> sp.	An	2,40	0,40	0,57	3,02	14,79
<i>Erinaceusyllis</i> sp. 1	Po	54,00	135,40	0,56	2,99	17,78
<i>Paramoera</i> sp. 2	An	9,20	3,00	0,56	2,96	20,74
<i>Halicarcinus planatus</i>	De	1,00	1,20	0,55	2,93	23,66
<i>Ennucula grayi</i>	Bi	0,60	1,80	0,54	2,87	26,54
<i>Achelia</i> sp.	Pi	1,20	0,80	0,53	2,83	29,37
<i>Crassicorophium bonelli</i>	An	3,00	1,20	0,52	2,73	32,10
<i>Cirratulidae</i> sp. 2	Po	1,40	0,60	0,51	2,72	34,83
<i>Syllis gracilis</i>	Po	4,00	12,00	0,50	2,67	37,50
<i>Petricola dactylus</i>	Bi	0,00	0,80	0,50	2,63	40,13
<i>Exosphaeroma lanceolata</i>	Is	85,00	29,40	0,49	2,62	42,75
<i>Plaxiphora aurata</i>	Qu	1,00	0,40	0,49	2,61	45,36
<i>Capitella</i> sp.	Po	43,40	12,60	0,49	2,61	47,97
<i>Edotia tuberculata</i>	Is	11,60	2,20	0,47	2,50	50,47

Tabla 14. Continuación.

Especies	Grupo	Abundancia promedio	Abundancia promedio	Distancia promedio	% de contribución a la distancia total	% de contribución acumulativa
Distancia promedio=26,57		Rada Tilly S1	Rada Tilly S2			
<i>Leucandra</i> sp.	Es	1,50	30,80	0,99	3,73	3,73
<i>Proscoplos</i> sp.	Po	54,75	15,20	0,96	3,62	7,35
<i>Munna</i> sp.	Is	0,00	8,40	0,85	3,20	10,56
<i>Caulleriella alata</i>	Po	124,00	21,00	0,82	3,10	13,65
<i>Rhynchospio glutaea</i>	Po	322,25	111,80	0,80	2,99	16,65
<i>Dispia</i> sp.	Po	5,00	0,60	0,78	2,92	19,57
<i>Galleomatoidea</i> sp.	Bi	5,00	2,60	0,73	2,76	22,32
<i>Terebellidae</i> sp. 1	Po	1,00	11,20	0,62	2,35	24,67
<i>Neolepton cobbi</i>	Bi	5,25	0,80	0,59	2,22	26,89
<i>Molgula pyriformis</i>	Tu	0,00	3,20	0,58	2,17	29,06
<i>Odostomia</i> sp. 2	Ga	0,00	3,00	0,58	2,16	31,23
<i>Brania</i> sp. 1	Po	3,25	1,20	0,58	2,16	33,39
<i>Steggoa</i> sp.	Po	1,25	0,00	0,57	2,16	35,55
<i>Erinaceusyllis</i> sp. 1	Po	31,75	8,20	0,56	2,12	37,67
<i>Didemnidae</i> sp. 1	Tu	0,00	3,40	0,56	2,11	39,78
<i>Capitella</i> sp.	Po	17,75	5,00	0,55	2,07	41,85
<i>Odostomia</i> sp. 1	Ga	2,00	3,60	0,51	1,90	43,76
<i>Cirratulidae</i> sp. 2	Po	4,50	1,60	0,50	1,86	45,62
<i>Amphipholis squamata</i>	Of	2,00	6,00	0,48	1,81	47,43
<i>Achelia</i> sp.	Pi	7,25	36,20	0,48	1,80	49,24
<i>Lumbrineris cingulata</i>	Po	0,75	0,60	0,48	1,80	51,04

## Discusión

Este estudio demuestra que la diversidad y la riqueza específica del ensamble macrofaunal asociado a las praderas de coralináceas, al igual que la densidad de frondes, son significativamente más altas en una región templado-fría que en una templado-cálida del Atlántico Sudoccidental. Los valores significativamente más bajos de diversidad observados en la provincia con menor densidad de coralináceas se debieron en parte a la extrema abundancia de juveniles del mitílido *Brachidontes rodriguezii* reclutados en el nivel intermareal inferior de la provincia de Buenos Aires, lo que causó una marcada disminución en los valores de equitabilidad, uno de los componentes de la diversidad. Es bien sabido que juveniles de otros mitílidos se fijan sobre algas rojas filamentosas antes de asentarse en los bancos de mejillones adultos (Bayne 1964). Por lo tanto, las praderas de coralináceas del intermareal inferior pueden actuar como un reservorio temporal de nuevos plantígrados que luego se desprenden y experimentan una segunda fase de asentamiento en los bancos del intermareal medio dominado por adultos de su propia especie.

No solo la diversidad, sino también la riqueza específica, fueron más bajas en la provincia de Buenos Aires que en Chubut. Factores que actúan a escalas de cientos o miles de kilómetros pueden ser los responsables de este patrón, como por ejemplo un conjunto menos diversificado de especies a menores latitudes frente a las costas de Argentina. Los procesos biogeográficos y la influencia de la irrupción de la Corriente de Malvinas en el Atlántico Sudoccidental durante el Terciario ya fueron discutidos en el Capítulo I.

Los cambios en la estructura del ensamble a la escala de localidades, y en algunos casos también entre sitios, fueron de mucho menor magnitud que los observados entre provincias. Esto podría atribuirse a pequeñas diferencias en la topografía del hábitat, altura intermareal, exposición al oleaje y distancia a puertos o fuentes de contaminación urbana y/u orgánica. En un estudio del ensamble de moluscos asociados a las praderas de *Corallina* en la Patagonia argentina, Kelaher et al. (2007a) encontraron que los cambios entre sitios separados por 20 a 50 m representaban una proporción

relativamente pequeña del total de la varianza. Dichos autores sostienen que la riqueza específica de moluscos asociados a las praderas de *Corallina* en Patagonia varía significativamente entre costas pero no encontraron evidencias de un fuerte gradiente latitudinal, hecho que parece inconsistente con los resultados obtenidos durante el presente estudio. El trabajo de Kelaher et al. (2007a) está basado, sin embargo, en una lista taxonómica de moluscos que incluye especies de validez dudosa, como *Brachidontes blakeanus* y *B. granulata*, y en la que falta el mejillín dominante en la Provincia Biogeográfica Argentina (*B. rodriguezii*). Debe tenerse en cuenta además, que las 3 localidades más septentrionales muestreadas por dichos autores se encontraban dentro del Golfo San Matías. Este ambiente relativamente más cálido (Guerrero y Piola 1997) está poblado por una rica fauna de moluscos (Scarabino 1977), muchas de cuyas especies alcanzan su límite austral de distribución en este golfo norpatagónico. Por el contrario, estudios previos reportaron bajos niveles de biodiversidad bentónica en la costa bonaerense (Leno y Bastida 1998, López Gappa et al. 2001).

Los organismos macrofaunales de mayor importancia para explicar las diferencias en la estructura a la escala de provincias fueron los mitílidos y los poliquetos. Diferentes especies de mejillines caracterizaron cada provincia: *Brachidontes rodriguezii* y *Perumytilus purpuratus* se hallaron solo en las muestras de Buenos Aires o Chubut, respectivamente, sin superponer sus distribuciones. Material examinado en la Colección Nacional de Invertebrados del MACN (Néstor Landoni, com. pers.) permitió confirmar este patrón. *P. purpuratus* es el mitílido intermareal dominante en las Islas Malvinas, en las provincias de Tierra del Fuego y Santa Cruz y a lo largo de las costas abiertas del centro y sur de la provincia de Chubut (es decir de 43° S a 55° S). Por el contrario, *B. rodriguezii* domina el intermareal medio de las costas rocosas de la provincia de Buenos Aires y el Golfo San Matías (37° S a 42° S). Las dos especies coexisten al menos entre 42° S y 43° S (Golfos San Matías, San José y Nuevo), con *P. purpuratus* ocupando niveles relativamente más altos que *B. rodriguezii* cuando ambos mejillines se encuentran juntos (Sánchez y Zaixso 1995). Futuros estudios posiblemente demuestren que la zona transicional en donde estos dos mitílidos coexisten es mayor que la que se supone actualmente.

Se obtuvo una correlación significativa entre la diversidad beta y la distancia solo a escalas de  $10^4$  m o mayores. El alto recambio taxonómico observado entre muestras pertenecientes a distintas provincias indica un reemplazo faunístico casi completo a la escala de  $10^6$  m. Los índices de similitud también disminuyeron significativamente a la escala de localidades pero no a las dos escalas menores. Estudios previos en el bentos marino no siempre mostraron una clara correlación entre diversidad beta y escala espacial. En un análisis de las comunidades macrobentónicas de sedimentos blandos de la plataforma continental de Noruega (Ellingsen y Gray 2002), se halló que la diversidad beta era más alta a la escala espacial más grande (1958 km) que a escalas menores (100 x 260 km). Otros estudios llevados a cabo en el mismo ambiente (Ellingsen 2001, 2002) comprobaron que sitios adyacentes no presentaban significativamente más especies en común que pares de sitios separados por distancias de hasta 130 km, y que la diversidad beta estaba más relacionada a los cambios ambientales que a la distancia espacial entre sitios. Winberg et al. (2007) reportaron que la diversidad beta del macrobentos en una marisma estuarial era máxima a escalas espaciales intermedias. Un estudio del ensamble macrobentónico asociado a sedimentos blandos en un arrecife de coral (Schlacher et al. 1998) reportó que el número de especies compartidas entre todas las permutaciones pareadas de los sitios era bajo y estaba pobremente relacionado con la distancia a una escala de 18 x 11 km. Un análisis de la distribución de equinodermos en el Indopacífico (Izsak y Price 2001) dio como resultado una relación inversa entre la diversidad beta y la escala espacial.

En conclusión, los resultados de este capítulo muestran que si bien se encontraron diferencias significativas a varias escalas espaciales en la riqueza específica, diversidad, equitabilidad y estructura del ensamble macrofaunal asociado a praderas de coralináceas intermareales, los cambios observados entre provincias fueron los más marcados y reflejan un reemplazo casi completo entre biotas de aguas templado-cálidas y templado-frías de distinto origen en el Atlántico Sudoccidental.

## Capítulo IV



Distribución de colonias de *Antarctothoa bougainvillei* (Bryozoa)  
sobre la rodofita *Hymenena laciniata*

# Distribución de colonias de *Antarctothoa bougainvillei* (Bryozoa) sobre la rodofita *Hymenena laciniata*

## Introducción

Las colonias de los briozoos no se distribuyen al azar sobre las algas, sino que el asentamiento se produce en sectores específicos (Hayward y Harvey 1974a) o sobre las partes más jóvenes de las frondes (Stebbing 1972), en donde su esperanza de vida es máxima (Cancino 1986). Los estudios de orientación de las ancestrulas mostraron que en su mayoría se alinean paralelas al eje de las frondes, orientándose en dirección al ápice de crecimiento de las mismas (Ryland y Stebbing 1971, Ryland 1974a, b, 1977). El proceso de brotación de zooides puede extenderse hasta que el sustrato queda cubierto completamente por un mosaico de colonias (Hayward y Ryland 1975), cuya fecundidad esta relacionada linealmente con su área (Hayward 1973). Aunque la agregación de las colonias no parece tener efectos sobre el crecimiento y la mortalidad (Hayward y Harvey 1974b), se comprobó experimentalmente que el hacinamiento entre colonias de la misma especie desencadena el inicio de la madurez sexual (Harvell y Grosberg 1988, Cancino et al. 1991, Harvell y Helling 1993).

La mayoría de las investigaciones sobre la distribución, demografía e interacciones competitivas de los briozoos se llevaron a cabo en asociaciones que crecían sobre algas pardas (Ryland 1974a, Stebbing 1972, 1973, Hayward 1973, Hayward y Ryland 1975, Cancino 1986, entre otros). Debido a que diferentes taxones algales muestran una gran variedad de defensas mecánicas y químicas para contrarrestar la herbivoría (Hay y Fenical 1988, Hay 1991) y la epibiosis (Dworjanyn et al. 1999, 2006, Nylund y Pavia 2005), resulta interesante estudiar si estos patrones también se producen sobre la superficie de las algas rojas.

*Antarctothoa bougainvillei* es un briozoo queilostomado perteneciente a la familia Hippothoidae. Sus colonias exhiben un crecimiento de tipo incrustante unilaminar y multiserial (Moyano 1986, Fig. 29a-c).

*Hymenena laciniata* es una rodofita ceramial que pertenece a la familia Delesseriaceae. Su fronde es erecta con ramificaciones subdicotómicas que se expanden en forma de abanico (Fig. 30). Los márgenes pueden ser lisos o crenulados, las zonas apicales monostromáticas y las células meristemáticas se ubican en las áreas marginales. Las zonas medias y basales, sin embargo, son poliestromáticas. En la mayoría de las frondes hay vénulas microscópicas anastomosadas. En la parte basal del talo se ubica el disco de fijación mediante el cual se adhiere al sustrato (Mendoza 1969, Ricker 1987). Ha sido citada tanto para la región magallánica como para la Antártida (Pujals 1963, Mendoza 1969, Santelices y Ojeda 1984, Ricker 1987).

La abundancia de *Antarctothoa bougainvillei* en ambientes someros de Bahía San Sebastián permitió estudiar el patrón espacial de distribución de sus colonias sobre *Hymenena laciniata*. En este capítulo se analizó: (1) la proporción de las superficies somática y reproductiva de *H. laciniata* cubiertas por *A. bougainvillei*, (2) la relación existente entre la competencia intraespecífica y la fecundidad en *A. bougainvillei*, (3) si las ancéstrulas se asientan al azar o si muestran preferencias por algún área del talo en particular, y (4) si las ancéstrulas exhiben una orientación clara o si se disponen al azar con respecto al eje de crecimiento de la fronde.

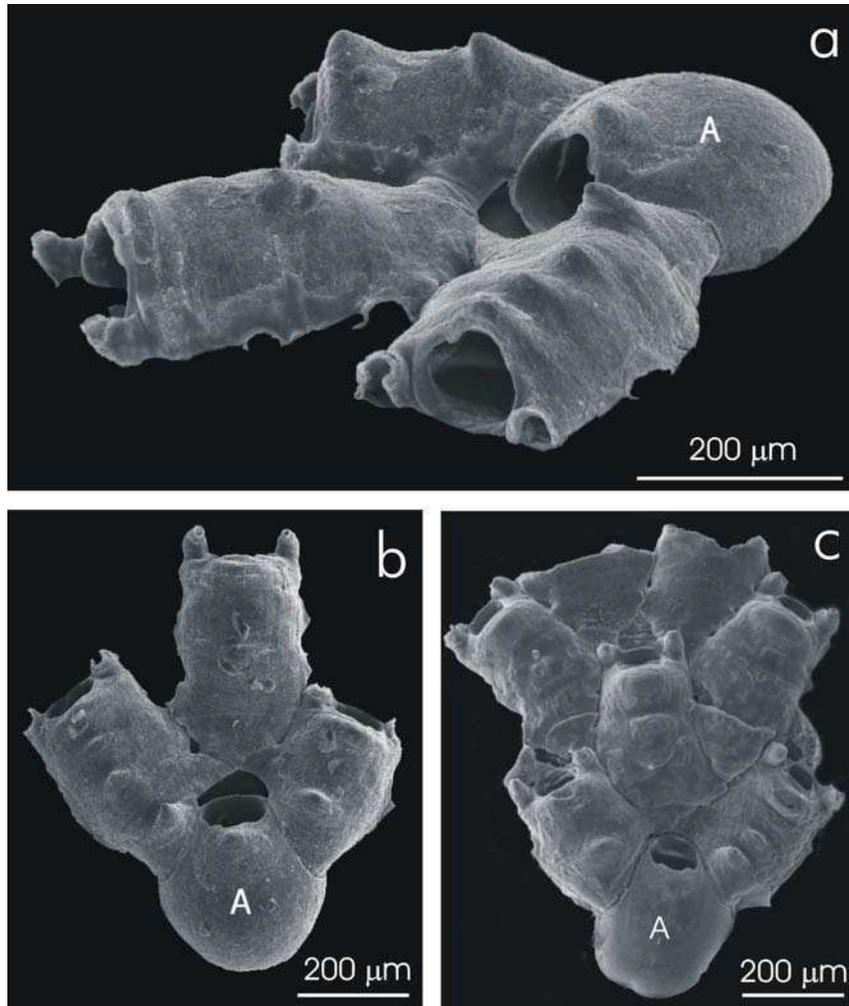


Fig. 29. Fotografías de *Antarctothoa bougainvillei* tomadas con microscopio electrónico de barrido. a- b: astogenia temprana en donde se observa la ancestrula (A) y los 3 primeros zooides, a: vista lateral, b: vista frontal de la misma colonia, c: colonia en un estado de desarrollo más avanzado.

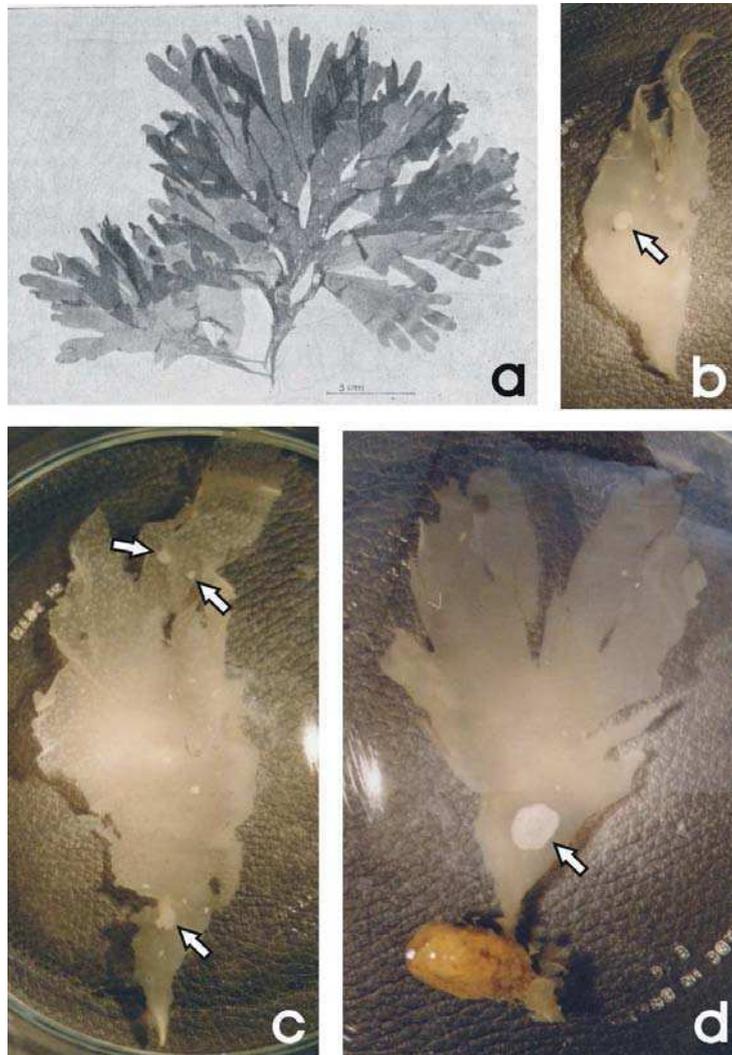


Fig. 30. Talos completos de *Hymenena laciniata*. a: aspecto general (tomado de Mendoza 1969), b-d: fotografías de talos estudiados en este capítulo. Las flechas indican colonias de *Antarctothoa bougainvillei*.

## Materiales y métodos

Con el propósito de analizar la distribución de *Antarctothoa bougainvillei* sobre *Hymenena laciniata* se estudiaron 21 talos procedentes de Bahía San Sebastián, Tierra del Fuego ( $53^{\circ} 14' - 15' S$ ,  $68^{\circ} 16' - 17' W$ , Fig. 31) sobre los que se examinó un total de 1484 colonias. Las algas fueron recolectadas a bordo del PSV *Laurel* mediante una red de arrastre de 1,28 x 4,16 m (tamaño de malla: 32 mm) a una profundidad de entre 5 y 13 m el día 11 de marzo de 2006.

Las colonias se estudiaron bajo microscopio estereoscópico. Los contornos de las colonias y de los talos se trazaron en cartulina, se recortaron y luego se pesaron en una balanza analítica Chyo JK-180 con una sensibilidad de 0,1 mg para estimar sus áreas por comparación con el peso de una superficie conocida. El área de los tejidos reproductivos y somáticos de cada talo se estimó de la misma manera. El error del método se calculó dibujando y pesando 10 veces el contorno de una misma colonia elegida al azar. El coeficiente de variación obtenido fue de 0,7%.

Se tomaron los siguientes datos de cada colonia: (1) lado del talo sobre el cual estaba creciendo, (2) área, y (3) número de ovicejas.

En las colonias que experimentaban competencia intraespecífica ( $n = 223$ ) se midió la longitud de los márgenes obstruidos y libres digitalizando las colonias con un escáner y utilizando el software de información geográfica ArcView 3.2. Se tuvieron en cuenta todos los encuentros intraespecíficos, independientemente de la longitud del contacto entre colonias.

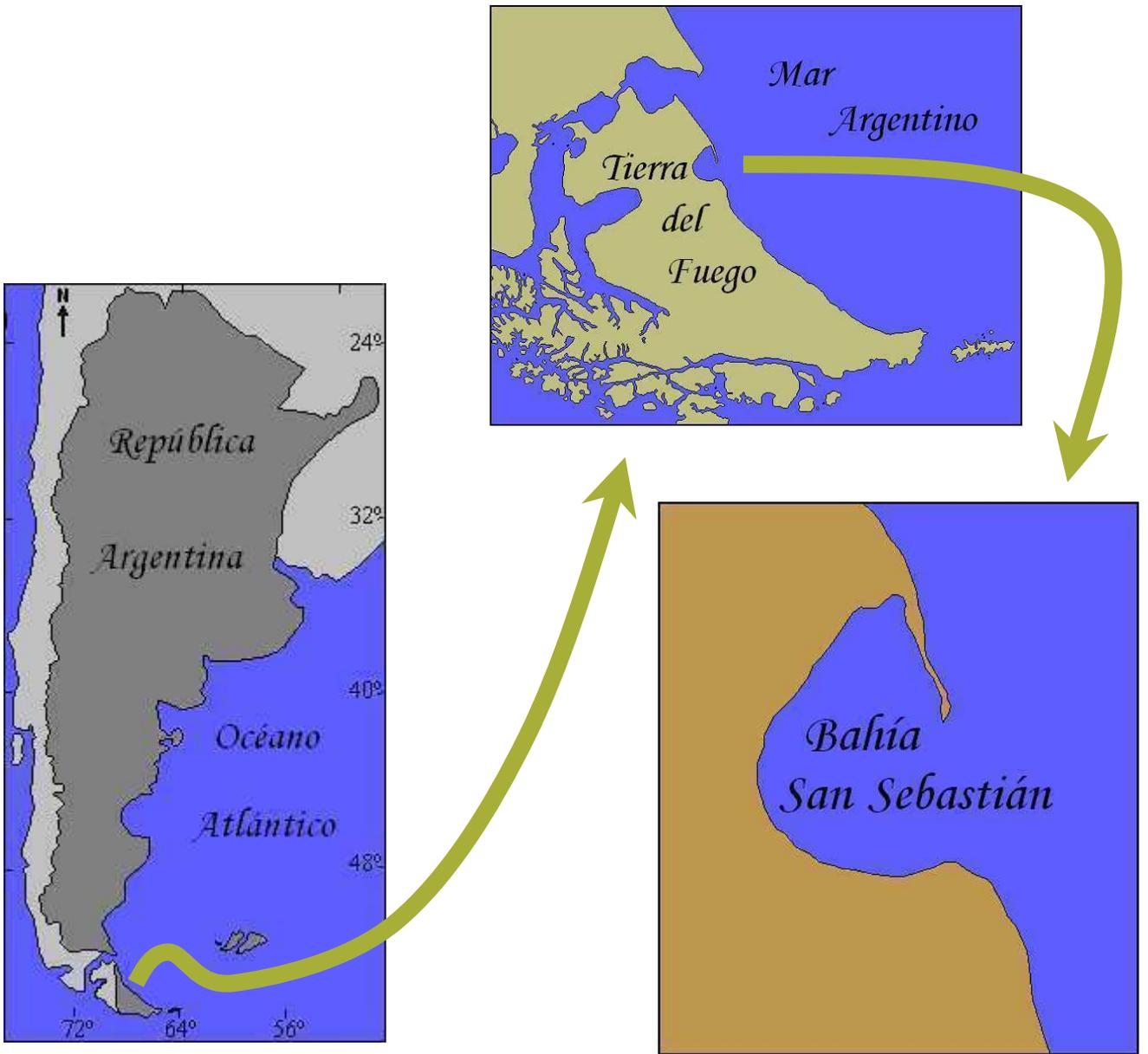


Fig. 31. Mapas esquemáticos del área de estudio.

En aquellas colonias en donde aún podía observarse la ancéstrula (Fig. 29a-c) se midió: (1) la distancia desde la misma hasta el disco de fijación del talo ( $n = 874$ ), (2) el ángulo entre el eje longitudinal del talo y el de la ancéstrula, y (3) la distancia entre la ancéstrula y los bordes derechos e izquierdos del talo ( $n = 799$ ). Las colonias cercanas a bordes algales rotos no se tuvieron en cuenta para esta última medición.

Se definió como “marginal” a la colonia cuya ancéstrula se encontraba a una distancia del borde del talo menor a  $\frac{1}{4}$  del ancho total a esa altura. Las restantes colonias se consideraron como “centrales”.

La hipótesis nula de que las ancéstrulas se orientan al azar con relación al eje de la fronde se evaluó mediante la prueba de Rayleigh (Zar 1996), que plantea la comparación entre un valor  $z$  obtenido a partir de los datos (“ $z$  de Rayleigh”) y un valor de  $z_{\alpha,n}$  crítico. Si se rechaza la hipótesis nula, puede concluirse que las ancéstrulas no se orientan al azar con respecto al eje de las frondes, sino que prefieren una orientación en particular.

Para obtener el valor “ $z$  de Rayleigh” deben seguirse los siguientes pasos:

1) Cálculo de las coordenadas rectangulares del ángulo promedio ( $X$  e  $Y$ ):

$$X = \frac{\sum \cos a_i}{n}$$

$$Y = \frac{\sum \text{sen } a_i}{n}$$

en donde,  $a_i$  es cada valor angular y  $n$  es el número total de datos angulares.

2) Cálculo de la longitud del vector promedio ( $r$ ):

$$r = \sqrt{X^2 + Y^2}$$

3) Cálculo del valor “ $R$  de Rayleigh” ( $R$ ):

$$R = n \cdot r$$

4) Cálculo del valor “z de Rayleigh” (z):

$$z = \frac{R^2}{n}$$

La correlación entre el número de ovicelas y (1) el área de la colonia o (2) el porcentaje de contactos intraespecíficos se calculó usando la prueba no paramétrica de Spearman (Sokal y Rohlf 1981).

En los talos maduros ( $n = 17$ ) se midió la distancia desde el disco de fijación hasta la zona del talo en donde comenzaban a observarse tetrasporangios, cistocarpios o espermatangios.

Para estimar la proporción de tejidos reproductivos algales cubiertos por este epibionte se consideró el área de las colonias y las distancias desde las ancéstrulas hasta el disco de fijación. La localización más probable de las ancéstrulas en colonias que las habían perdido se estimó siguiendo hacia atrás la brotación de los zooides en la zona de cambio astogenético.

El número de colonias y sus áreas se compararon a ambos lados del talo mediante la prueba de chi-cuadrado y ANOVA univariado, respectivamente. A tal efecto solo se tuvieron en cuenta los talos con más de cinco colonias a cada lado ( $n = 15$ ). La homogeneidad de las varianzas se verificó mediante la prueba de Cochran (Winer 1971). La relación entre el número de ovicelas y el área en colonias con márgenes de crecimiento obstruidos y libres se analizó inicialmente mediante ANCOVA. Como la homogeneidad de las medias ajustadas no pudo ser comprobada porque las pendientes de las regresiones lineales no eran paralelas, se utilizó finalmente solo regresión lineal (Sokal y Rohlf 1981).

## Resultados

De los 21 talos examinados en este estudio solo 17 estaban maduros: 11 eran femeninos, 2 eran masculinos y 4 eran tetrasporofitos. El área de las algas varió entre 1,02 y 672,77 cm<sup>2</sup> (Tabla 15).

El epibionte más común sobre *Hymenena laciniata* fue *Antarctothoa bougainvillei*. Se observaron raramente otros invertebrados como bivalvos, ascidias, hidrozooos y el briozoo ciclostomado *Bicrisia biciliata*.

La densidad de *Antarctothoa bougainvillei* varió entre 0,05 y 2,93 colonias por cm<sup>2</sup>. La colonia más pequeña midió 0,05 mm<sup>2</sup> mientras que la más grande poseía un área de 78,74 mm<sup>2</sup>.

El porcentaje de superficie algal cubierta por *Antarctothoa bougainvillei* (Tabla 15) fue en promedio muy bajo pero extremadamente variable (promedio: 4,43%, rango: 0,02 - 35,76%). El porcentaje de tejido algal reproductivo cubierto por este briozoo fue aún más bajo (promedio: 0,53%, rango: 0 - 2,29%).

No se observaron diferencias significativas entre las áreas de los tejidos reproductivos y somáticos en *Hymenena laciniata* (ANOVA,  $F = 0,58$ ;  $P = 0,45$ ; Fig. 32a).

Tampoco hubo diferencias significativas en cuanto al número de colonias de *Antarctothoa bougainvillei* en cada uno de estos tejidos (ANOVA,  $F = 1,64$ ;  $P = 0,21$ ; Fig. 32b). Sin embargo, las colonias fueron significativamente más grandes sobre los tejidos somáticos que sobre los reproductivos (transformación logarítmica, prueba de Cochran,  $C = 0,62$ ;  $P = 0,32$ ; ANOVA,  $F = 6,64$ ;  $P = 0,01$ ; Fig. 32c).

Tabla 15. Porcentaje de superficie algal y tejidos reproductivos de *Hymenena laciniata* cubiertos por colonias de *Antarctothoa bougainvillei*. Los talos N° 11, 19, 20 y 21 corresponden a algas inmaduras.

Talo N°	Área talo (cm <sup>2</sup> )	Número total de colonias	Área total de las colonias (mm <sup>2</sup> )	Área de colonias sobre tejidos reproductivos algales (mm <sup>2</sup> )	% del talo cubierto por colonias	% de tejido reproductivo algal cubierto por colonias
1	672,77	121	696,4	95,9	1,04	0,23
2	488,96	386	1606,3	310,5	3,29	0,88
3	132,29	155	1573,8	264,0	11,90	2,29
4	273,12	42	204,2	29,5	0,75	0,11
5	162,56	56	401,4	0,0	2,47	0,00
6	329,16	46	283,4	6,1	0,86	0,06
7	514,49	217	2216,3	27,7	4,31	0,12
8	90,09	16	23,8	10,8	0,26	0,13
9	142,00	54	516,0	3,0	3,63	0,34
10	194,81	75	321,3	50,5	1,65	0,35
11	48,35	10	49,1	–	1,02	–
12	19,06	1	0,3	0,0	0,02	0,00
13	174,64	106	985,2	56,8	5,64	0,68
14	32,22	7	21,2	21,2	0,66	0,80
15	258,56	59	333,9	4,6	1,29	0,07
16	84,41	23	89,7	66,0	1,06	0,84
17	179,15	70	341,5	245,8	1,91	1,47
18	108,40	17	24,8	13,5	0,23	0,56
19	53,61	9	48,9	–	0,91	–
20	10,36	11	148,1	–	14,30	–
21	1,02	3	36,6	–	35,76	–

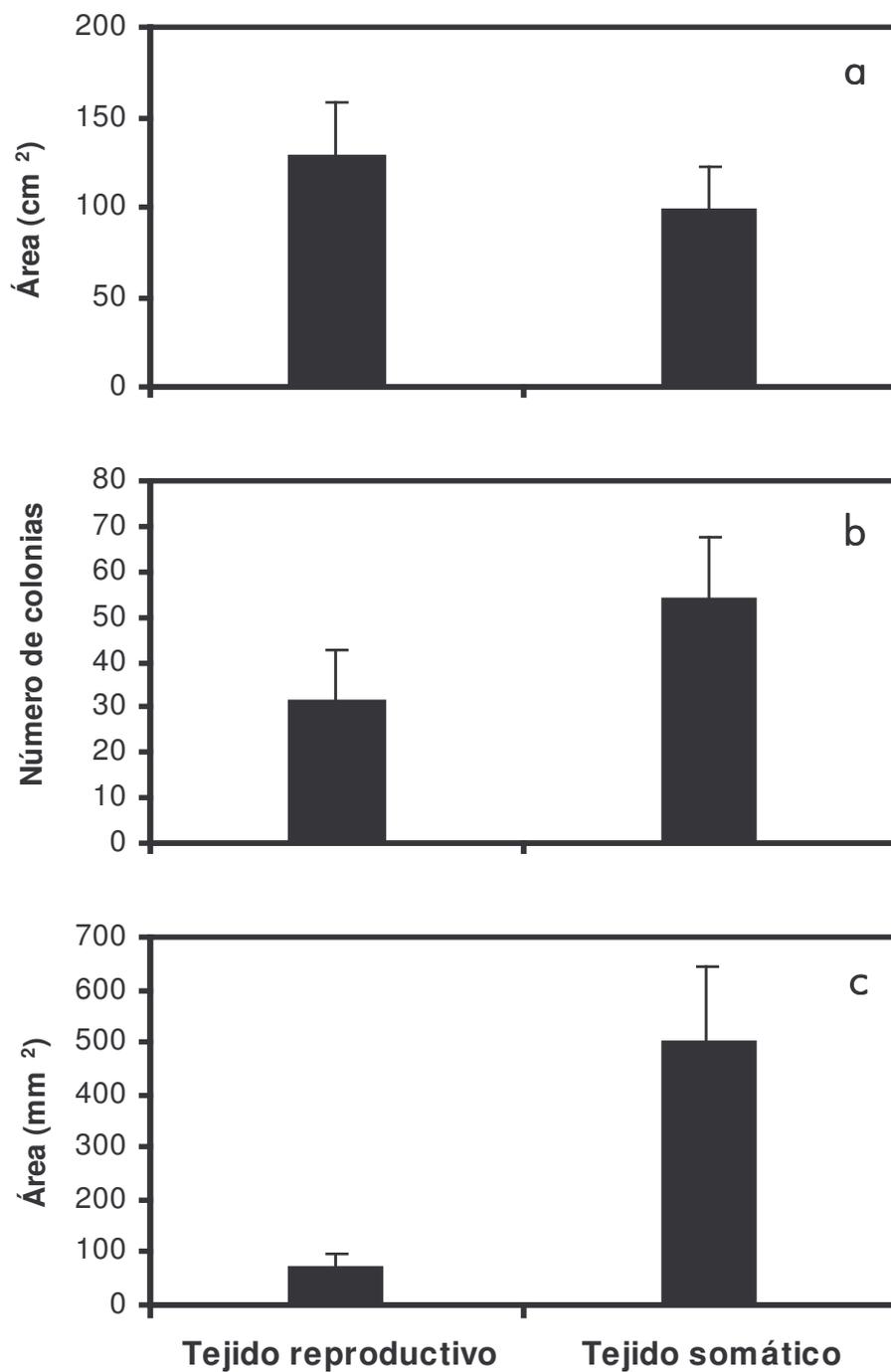


Fig. 32. (a) Tejidos reproductivos y somáticos de *Hymenena laciniata* (n = 17 talos), (b) número y (c) área de las colonias de *Antarctothoa bougainvillei* que crecían sobre los tejidos reproductivos y somáticos del alga (media + error estándar).

El número de colonias fue significativamente mayor en uno de los dos lados del alga solo en el talo N° 6 (lado A: 30, lado B: 16, chi-cuadrado = 4,26; P = 0,039). En los restantes 14 talos no se observaron diferencias significativas.

Del mismo modo, solo en el talo N° 7 el área de las colonias fue significativamente mayor en uno de los lados del alga (prueba de Cochran, C = 0,57; P = 0,138; promedio: lado A = 12,04 mm<sup>2</sup>; lado B = 8,04 mm<sup>2</sup>; ANOVA, n = 217, F = 4,97; P = 0,027), mientras que en los restantes, incluyendo el N° 6, no mostraron diferencias significativas.

Las colonias centrales fueron significativamente más frecuentes que las marginales (centrales: 494, marginales: 305, chi-cuadrado = 44,71; P < 1 x 10<sup>-4</sup>).

La prueba de Rayleigh permitió rechazar la hipótesis nula de que las ancéstrulas se orientan al azar con respecto al eje de las frondes (z = 365,2; P < 0,001). En este sentido, la mayoría de las ancéstrulas (66,2%) se orientaron hacia el ápice de crecimiento del alga (entre 315° y 45°). El ángulo promedio correspondió a un valor de 0,4° (Fig. 33).

La correlación entre el área de las colonias y la distancia desde la ancéstrula hasta el disco de fijación del alga fue negativa y altamente significativa (correlación por rangos de Spearman, n = 874; R<sub>s</sub> = -0,287; P = 1 x 10<sup>-6</sup>). Esto indica que las colonias de mayor tamaño se ubicaron en la zona basal de los talos (Fig. 34).

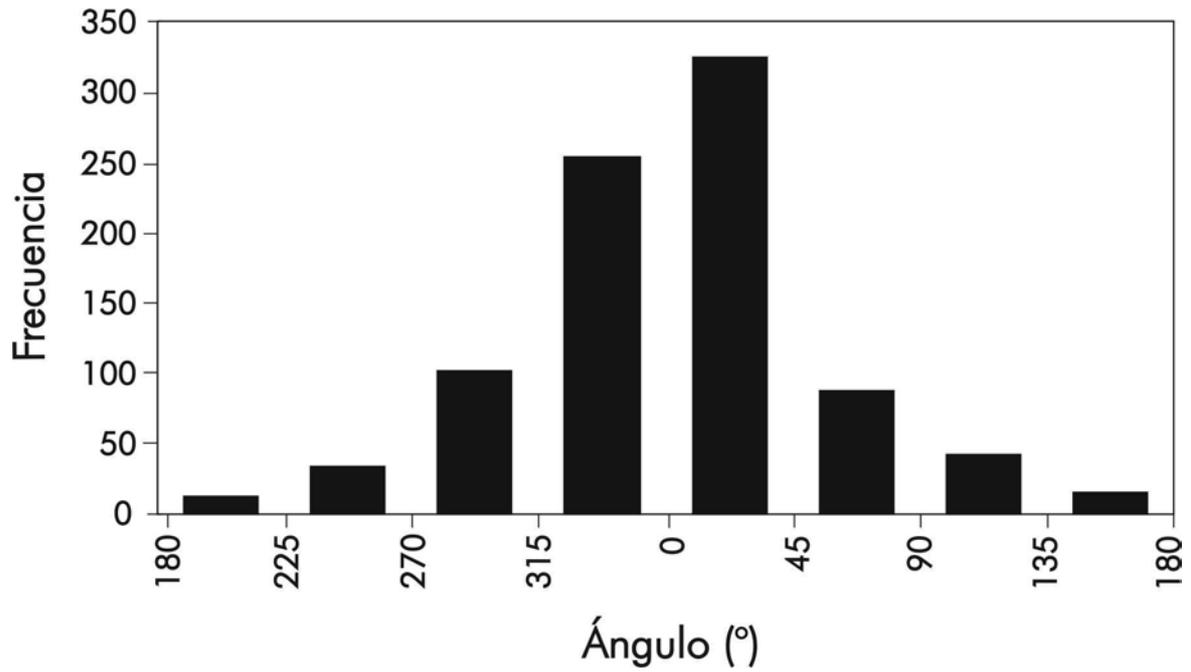


Fig. 33. Distribución de frecuencias de los ángulos (en grados) entre el eje medio longitudinal de la ancéstrula y de la fronde.

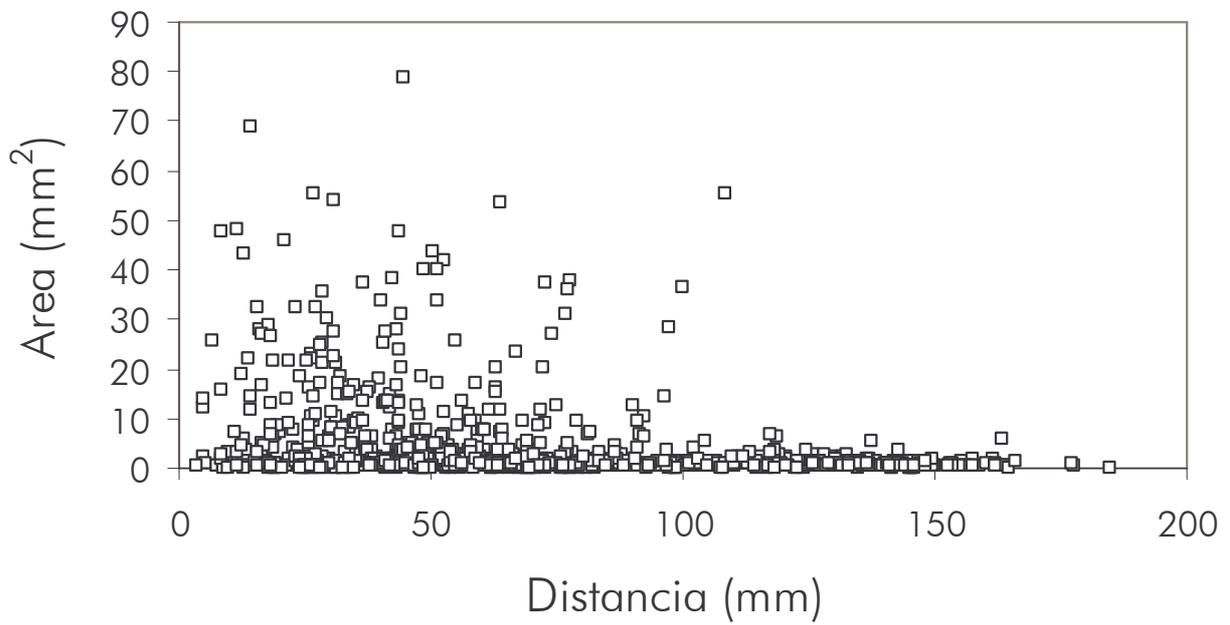


Fig. 34. Relación entre el área de las colonias de *Antarctothoa bougainvillei* y la distancia desde las ancéstrulas hasta el disco de fijación de *Hymenena laciniata*.

El 15,0% de las colonias experimentaban competencia intraespecífica. La correlación entre el porcentaje de contacto intraespecífico y la distancia desde la ancéstrula hasta el disco de fijación del alga fue también negativa y altamente significativa (correlación por rangos de Spearman,  $n = 874$ ;  $R_s = -0,269$ ;  $P < 1 \times 10^{-6}$ ; Fig. 35a), lo que significa que la competencia intraespecífica era más intensa en la porción basal de los talos.

La correlación entre el área de las colonias y el número de ovcelas fue positiva y altamente significativa (correlación por rangos de Spearman,  $n = 1484$ ;  $R_s = 0,420$ ;  $P < 0,01$ ).

La correlación entre el porcentaje de contactos intraespecíficos y el número de ovcelas por unidad de área fue también positiva y altamente significativa (correlación por rangos de Spearman,  $n = 1484$ ;  $R_s = 0,552$ ;  $P < 0,01$ ; Fig. 35b).

La distribución de frecuencias de tamaños mostró que el área del 79% de las colonias de *A. bougainvillei* era menor a  $10 \text{ mm}^2$  (Fig. 36).

La colonia más pequeña con ovcelas midió  $3,71 \text{ mm}^2$ .

Finalmente, la regresión lineal entre el número de ovcelas y el área en colonias con márgenes de crecimiento obstruidos y libres mostró que la pendiente de la recta era significativamente mayor ( $P < 0,0001$ ; Fig. 37) en las obstruidas ( $y = -4,37 + 0,49 x$ ) que en las que podían seguir creciendo libremente ( $y = -0,33 + 0,12 x$ ). Esto indica que la tasa de reproducción sexual en *Antarctothoa bougainvillei* se incrementa con el aumento de la competencia intraespecífica.

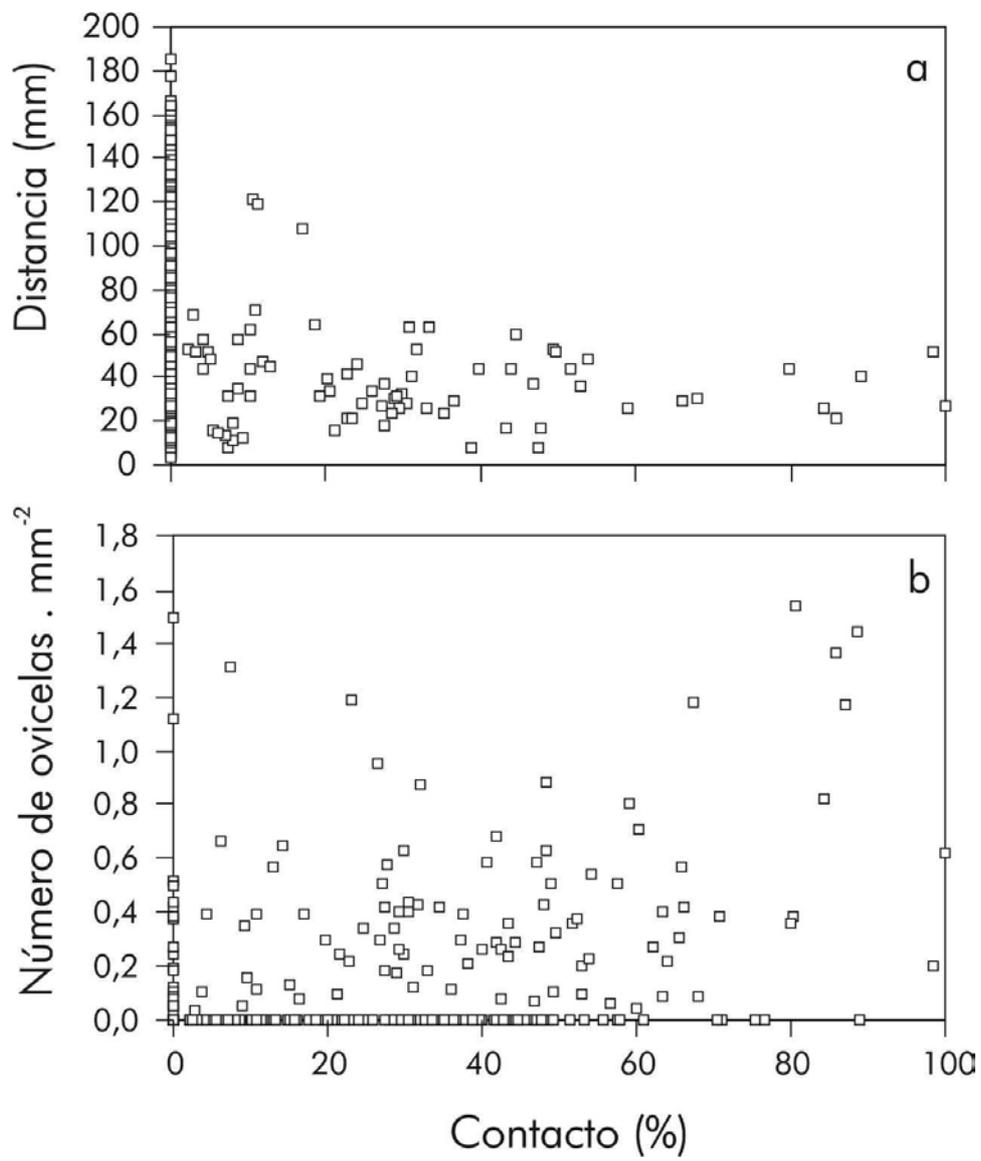


Fig. 35. Relación entre el porcentaje de contactos intraespecíficos y (a) distancia desde la ancéstrula hasta el disco de fijación de *Hymenena laciniata*, (b) número de ovcelas por unidad de área.

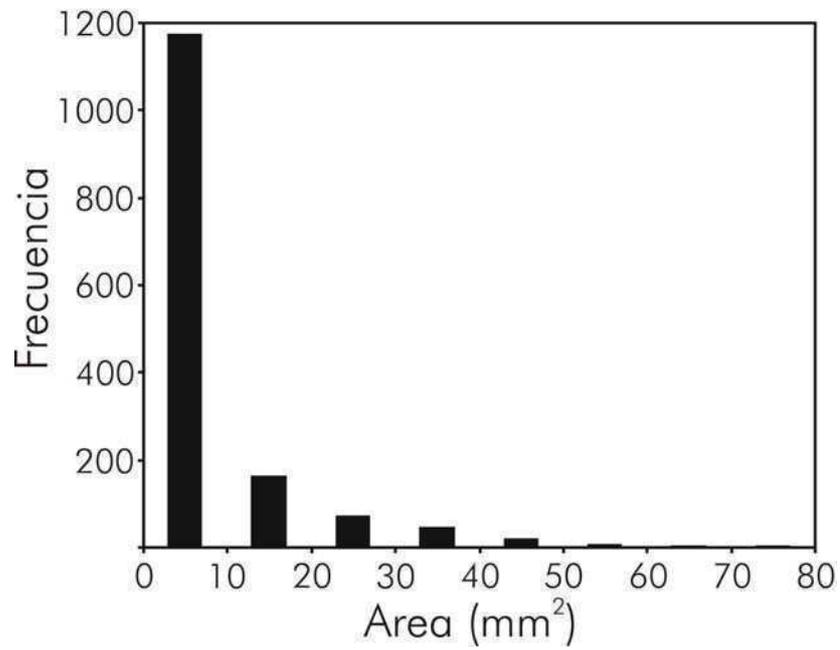


Fig. 36. Distribución de frecuencias de tamaños de colonias de *Antarctothoa bougainvillei* creciendo sobre *Hymenena laciniata*.

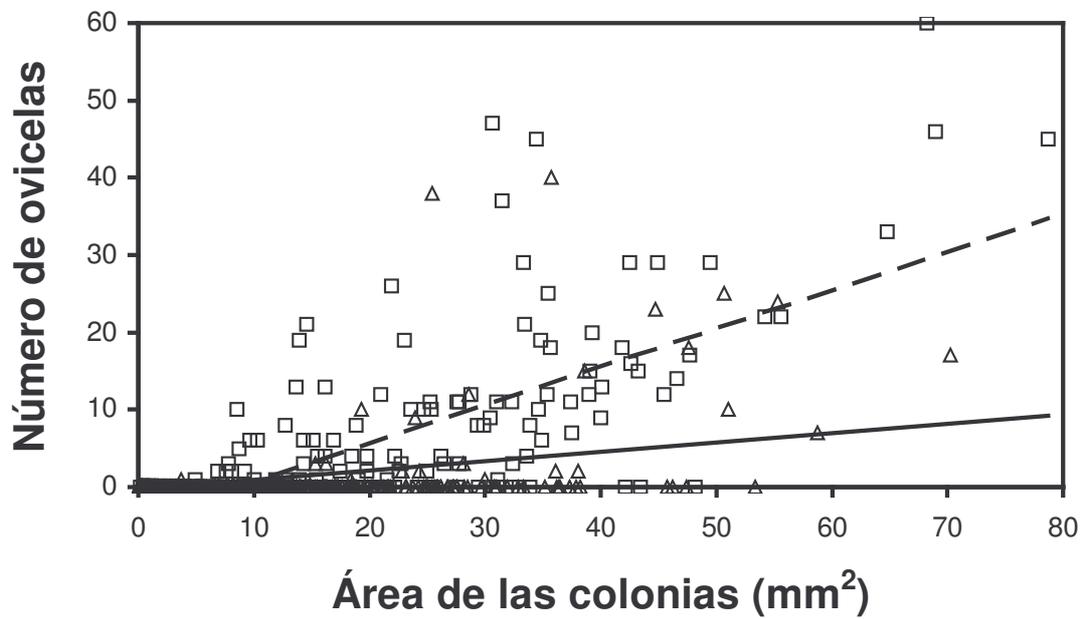


Fig. 37. Relación entre el número de ovcelas y el área de la colonia en colonias con márgenes de crecimiento libres (triángulos, línea continua) u obstruidos (cuadrados, línea punteada).

## Discusión

Es probable que las macroalgas bentónicas que habitan en los primeros metros de la zona submareal se balanceen de un lado a otro por acción de las fuertes corrientes de marea características de cada ciclo semidiurno de llenado y vaciado de la Bahía San Sebastián (Isla et al. 1991). Numerosos trabajos han demostrado que las colonias de los briozoos suelen ser mucho más abundantes en las áreas protegidas de la sedimentación que en las superficies superiores de distintos sustratos. La sedimentación es claramente perjudicial para organismos filtradores como los briozoos (Lagaaij y Gautier 1965). Las colonias de *Antarctothoa bougainvillei* presentaron densidades similares en ambas caras de la mayoría de los talos de *Hymenena laciniata*. Esto sugiere que en esta alga roja de talos flexibles y acintados, cualquiera de las dos superficies es igualmente favorable para el asentamiento de los briozoos.

Estudios previos mostraron un claro patrón en la distribución espacial de briozoos sobre superficies algales. Por ejemplo, las colonias de *Alcyonidium hirsutum* (Fleming, 1828) no solo se fijan preferentemente a lo largo de los surcos contiguos a la nervadura media de *Fucus serratus* Linnaeus y no sobre ella, sino que también son más frecuentes en la región media que en las zonas basales o apicales de las frondes (Hayward y Harvey 1974a).

La morfología de *H. laciniata* es bastante más simple que en la mayoría de las algas pardas cuya epibiosis ya fue analizada por otros autores. Los rasgos morfológicos principales de esta especie son un sistema de vénulas microscópicas, regiones meristemáticas apicales y órganos reproductores (Mendoza 1969, Ricker 1987). En este estudio se observó un mayor número de colonias en la zona central de las frondes que en sus márgenes, lo que podría interpretarse como una consecuencia del comportamiento larval al momento del asentamiento. La selección del lugar de fijación aseguraría un máximo crecimiento de la colonia en el futuro.

Al igual que en otras especies en donde este patrón también parece relacionarse con el comportamiento larval (Stebbing 1972, Hayward y Harvey 1974a, Cancino 1986), colonias muy pequeñas y hasta ancéstrulas estuvieron presentes en todo el talo, lo que

sugiere que cualquier mortalidad post asentamiento de las colonias marginales no hubiera pasado desapercibida.

Era esperable que las colonias de mayor tamaño se observaran cerca de la base, ya que la zona más joven del talo de *H. laciniata*, conformada por tejido meristemático, es apical (Mendoza 1969, Ricker 1987). Las colonias del briozoo *Jellyella tuberculata* también se localizan mayormente sobre la porción basal del alga roja *Gelidium rex* Santelices et Abbott (Cancino et al. 1987, Molina et al. 1991). El patrón opuesto se observa en el alga parda *Laminaria*, en donde las colonias más viejas y la mayor biomasa de epibiontes se localizan cerca del extremo distal de las frondes, ya que en este caso el tejido meristemático se encuentra en la parte basal del talo (Stebbing 1972).

La superficie de *H. laciniata* cubierta por colonias de *A. bougainvillei* en Tierra del Fuego es relativamente baja. Además, las estructuras reproductivas del alga están localizadas principalmente en la porción distal del talo (Ricker 1987), en donde la mayoría de las colonias son más jóvenes y pequeñas. Las más grandes y viejas, en cambio, se encuentran mayormente sobre los tejidos somáticos, cerca de la región basal de la planta. Esta distribución de las colonias sugiere que el efecto perjudicial de *A. bougainvillei* sobre la fotosíntesis y la reproducción de *H. laciniata*, debería ser mínimo o nulo.

El presente estudio muestra que la mayoría de las ancéstrulas de *A. bougainvillei* se orientan hacia la zona de crecimiento de *H. laciniata*. Este comportamiento larval, probablemente una respuesta al flujo de agua unidireccional (Ryland 1974b), también fue observado en *Electra pilosa* (Linnaeus) sobre *Fucus serratus* y en *Jellyella tuberculata* sobre dos especies del género *Sargassum* (Ryland y Stebbing 1971, Ryland 1974a, ver revisión en Ryland 1974b, 1977). La orientación de las ancéstrulas podría interpretarse como una adaptación para que las colonias se extiendan hacia las zonas más jóvenes del talo, en donde hay más sustrato disponible y la competencia por el espacio aún es menos intensa que en las superficies más viejas, es decir las zonas basales del alga.

Sobre el esqueleto frontal calcáreo de *A. bougainvillei* pueden observarse líneas estacionales originadas por pausas invernales en la alimentación y el crecimiento (Barnes y

Arnold 2001, Linse et al. 2006a). En esta especie, la tasa de crecimiento aumenta con la latitud y está inversamente correlacionada con la longevidad de la colonia (Linse et al. 2006a). Asumiendo que la población fueguina de *A. bougainvillei* (53° S) crece a una tasa similar (38 mm<sup>2</sup>.y<sup>-1</sup>; Linse et al. 2006a) que la de las islas Georgias del Sur (54° S), la edad del 97,5% de las colonias examinadas en este estudio sería menor a 1 año. En las únicas 2 colonias de más de 70 mm<sup>2</sup> se observó una sola línea periférica de detención estacional del crecimiento, con desarrollo de pocos zooides después de la reanudación de la actividad metabólica. Esto sugiere que al menos una pequeña proporción de las colonias podría tener poco más de 1 año. La tasa de crecimiento de este briozoo en Tierra del Fuego podría ser más alta que la estimada por Linse et al. (2006a) para las Georgias del Sur, ya que se observó que una colonia de 78,7 mm<sup>2</sup> había generado relativamente pocos zooides luego de su primera línea de detención del crecimiento.

Las larvas lecitotróficas de los briozoos son incubadas en las ovicelas y su período de vida libre es muy corto. Es por eso que suelen asentarse en las cercanías de la colonia madre (Keough y Chernoff 1987). La distribución de frecuencias de tamaños observada en este trabajo, con pocas colonias grandes y muchas pequeñas, sugiere la existencia de un gran reclutamiento generado por las colonias más viejas, que se asentaron tempranamente, cuando los talos jóvenes de *H. laciniata* estaban comenzando a crecer. El inicio de la reproducción sexual se produce en colonias de 3,7 mm<sup>2</sup>, es decir con una edad estimada de solo 1,2 meses (Linse et al. 2006a). Esto indica que *A. bougainvillei*, una especie que resulta recubierta en la mayoría de los encuentros interespecíficos con otros queilostomados (López Gappa 1989), asume una estrategia que favorece la reproducción temprana sobre sustratos efímeros, en lugar de destinar más recursos para defender sus colonias.

En las superficies algales suele producirse una intensa competencia interespecífica e interfilética por el espacio (Stebbing 1973). Sin embargo, debido a la abundancia de colonias de *A. bougainvillei* y a la escasez de otros epibiontes en el material examinado, todos los encuentros fueron intraespecíficos. El resultado de éstos implicó, casi invariablemente, la detención del crecimiento a lo largo de la línea de contacto entre las colonias. Este estudio muestra que la tasa de producción de ovicelas en *A. bougainvillei* es

significativamente más alta en colonias obstruidas por otras de la misma especie que en las capaces de crecer libremente, y que el número de cámaras incubadoras por unidad de área aumenta a mayor competencia intraespecífica. En *Membranipora* spp. y *Celleporella hyalina* el hacinamiento entre colonias de la misma especie también desencadena el inicio de la madurez sexual (Harvell y Grosberg 1988, Cancino et al. 1991, Harvell y Helling 1993). Este proceso podría deberse al desvío de la energía que la colonia normalmente invierte en crecimiento hacia la reproducción. Trabajos experimentales mostraron que colonias de *C. hyalina* creciendo en contacto con otras de la misma especie producían larvas viables, mientras que las criadas en aislamiento nunca generaban zooides femeninos (Cancino et al. 1991).

En resumen, del análisis de la epibiosis de *H. laciniata* llevado a cabo en este estudio se puede concluir que:

- (1) las colonias de *Antarctothoa bougainvillei* son igualmente frecuentes de un lado que del otro en la mayoría de los talos,
- (2) prefieren ubicarse en las áreas centrales y no en las marginales,
- (3) las ancéstrulas se orientan hacia las partes más jóvenes del alga,
- (4) la mayor parte de la población de *A. bougainvillei* está compuesta por colonias jóvenes ( $< 10 \text{ mm}^2$ ) que se distribuyen a lo largo de todo el talo,
- (5) las colonias más grandes (es decir, las más viejas) se ubican principalmente en la base del talo,
- (6) en donde la competencia intraespecífica es más intensa,
- (7) la obstrucción del crecimiento por colonias vecinas de la misma especie incrementa la producción de ovelas,
- (8) y la baja proporción de tejidos reproductivos algales cubiertos por este briozoo sugiere que su efecto negativo sobre el alga sería mínimo o nulo.

## Principales resultados y conclusiones finales

- Las colecciones científicas de museos pueden ser aprovechadas para estudiar los cambios latitudinales en la biodiversidad a grandes escalas espaciales.
- También sirven para obtener información taxonómica y biogeográfica sobre organismos que no fueron el propósito principal por el que se conservaron las muestras. En este caso, una colección de algas herborizadas aportó datos novedosos sobre los briozoos que crecían sobre ellas.
- Los briozoos son epibiontes comunes de macroalgas, siendo las rodofitas las preferidas como sustrato.
- *Antarctothoa bougainvillei* fue el briozoo que se encontró sobre la mayor cantidad de basibiontes algales. *Phycodrys* (Rhodophyta) fue el género que sirvió de sustrato a más especies de briozoos epibiontes.
- Las distribuciones geográficas, tanto de las macroalgas como de sus briozoos epibiontes, se ven influenciadas por diversos factores, como la presencia de sustratos apropiados para la fijación, las masas de agua y eventos biogeográficos acaecidos a escalas temporales de millones de años.
- Es necesario tener en cuenta que el conocimiento de las distribuciones geográficas de macroalgas y briozoos se ve afectado por un esfuerzo de recolección desigual, lo que a su vez se relaciona con la accesibilidad de cada lugar de muestreo.
- A diferencia de los patrones latitudinales observados en el hemisferio norte, a lo largo de la costa argentina existe un marcado aumento del número de géneros de macroalgas y de especies de briozoos epibiontes hacia el sur.

- La Región Magallánica se encuentra ficológicamente poco relacionada tanto con la Península Antártica como con las islas subantárticas. El número de taxones en común es aún menor si se evalúan sus briozoos epibiontes.
- La composición de macroalgas y briozoos epibiontes de las Islas Malvinas esta más relacionada con la del litoral argentino que con la de las islas subantárticas o la Península Antártica.
- Las islas subantárticas (Georgias y Sandwich del Sur) y la Antártida (islas Orcadas del Sur y Península Antártica) forman dos grupos ficológica y briozoológicamente separados.
- No se observó correlación entre la complejidad estructural de las macroalgas y la riqueza específica de briozoos.
- La composición de briozoos epibiontes de algas filamentosas fue significativamente diferente de la de las algas foliosas.
- La epibiosis de algas foliosas esta dominada por briozoos con colonias pluriseriales (como *Austrothoa yagana* y *Antarctothoa bougainvillei*), mientras que la de las algas filamentosas se caracteriza por la presencia de briozoos con colonias uniseriales o erectas (como *Scruparia ambigua*, *Aetea anguina* y *Bicrisia* spp.). La excepción la constituye *Antarctothoa tehuelcha*, cuyas colonias pluriseriales crecen principalmente sobre algas filamentosas.
- La similitud en la composición de los ensambles de briozoos epibiontes fue mayor cuanto más cercano era el parentesco taxonómico de los basibiontes algales. Esto indicaría que las macroalgas estrechamente emparentadas suelen cumplir un rol similar como proveedoras de sustrato.
- *Osthimosia chaotica* sp. nov. es un briozoo antártico que se caracteriza por presentar dimorfismo zooidal ligado al sexo (zooides ovicelados considerablemente más

pequeños que los autozooides), por la ausencia de avicularias vicarias y por el desarrollo característico de su peristoma y avicularia suboral.

- Existen dos especies aún no descritas de los géneros *Antarctothoa* y *Exochella* en el litoral argentino.
- En este trabajo se amplía la distribución geográfica de cuatro especies de briozoos: *Antarctothoa cancinoi*, *A. tehuelcha*, *Turbicellepora pourtalesi* y *Porella hyadesi*.
- La riqueza específica y la diversidad del ensamble de macroinvertebrados asociado a las praderas de coralináceas, al igual que la densidad de frondes, fueron mayores en una región templado-fría (Provincia de Chubut) que en una templado-cálida (Provincia de Buenos Aires) del Atlántico Sudoccidental.
- La equitabilidad de los ensambles asociados a coralináceas fue significativamente menor en la Provincia de Buenos Aires que en Chubut, debido principalmente a la extrema abundancia del mejillín *Brachidontes rodriguezii* en Necochea y Quequén.
- Las praderas de coralináceas del intermareal inferior probablemente sirven como un reservorio temporario de nuevos reclutas, que luego de desprenderse experimentan una segunda fase de asentamiento en los bancos del intermareal medio, donde se encuentran los mejillines adultos.
- Cada provincia estuvo caracterizada por una especie diferente de mejillín asociado a coralináceas. *Brachidontes rodriguezii* solo fue hallado en muestras de la Provincia de Buenos Aires, mientras que en las de Chubut solo se encontraron ejemplares de *Perumytilus purpuratus*.
- Los cambios en la estructura del ensamble de invertebrados asociados a coralináceas a la escala de localidades (~10-15 km) o entre sitios (~100-200 m) fueron mucho menores que los observados entre provincias (~1100 km). Los mitílidos y los poliquetos fueron los mayores responsables de esas diferencias.

- El alto recambio taxonómico observado entre muestras pertenecientes a distintas provincias indica un reemplazo faunístico casi completo a la escala de  $10^6$  m, es decir entre biotas de aguas templado-cálidas y templado-frías de distinto origen en el Atlántico Sudoccidental.
- *Antarctothoa bougainvillei* se asienta indistintamente sobre ambas caras de los talos acintados de la rodofita *Hymenena laciniata*.
- Las ancéstrulas de *A. bougainvillei* se asientan preferentemente sobre las zonas centrales de las frondes y se orientan hacia el margen de crecimiento apical de *H. laciniata*.
- El efecto perjudicial de *A. bougainvillei* sobre la fotosíntesis y la reproducción de *H. laciniata* probablemente sea mínimo o nulo.
- La competencia intraespecífica en *A. bougainvillei* resulta casi siempre en cesación de crecimiento en la línea de contacto entre colonias.
- La tasa de reproducción de *A. bougainvillei* es significativamente mayor en colonias con márgenes de crecimiento obstruidos que en las que pueden crecer libremente.
- Puede estimarse que el inicio de la producción de ovicelas en *A. bougainvillei* ocurre poco después del primer mes de vida, indicando que esta especie destina en proporción más recursos a reproducirse tempranamente que a la defensa de la colonia.

## Bibliografía

- Arias-González JE, Legendre P y Rodríguez-Zaragoza FA (2008). Scaling up beta diversity on Caribbean coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366: 28-36.
- Astorga A, Fernández M, Boschi EE y Lagos N (2003). Two oceans, two taxa and one mode of development: latitudinal diversity patterns of South American crabs and test for possible causal processes. *Ecology Letters*, 6: 420-427.
- Attrill MJ, Strong JA y Rowden AA (2000). Are macroinvertebrate communities influenced by seagrass structural complexity? *Ecography*, 23: 114-121.
- Balech E y Ehrlich MD (2008). Esquema biogeográfico del Mar Argentino. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 19: 45-75.
- Banta WC (1969). *Uscia mexicana*, new genus, new species, a watersiporid bryozoan with dimorphic autozooids. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 68: 30-35.
- Barnes DKA y Arnold R (2001). A growth cline in encrusting benthos along a latitudinal gradient within Antarctic waters. *Marine Ecology Progress Series*, 210: 85-91.
- Barnes DKA y Lehane C (2001). Competition, mortality and diversity in South Atlantic coastal boulder communities. *Polar Biology*, 24: 200-208.
- Bastida R, Roux A y Martínez DE (1992). Benthic communities of the Argentine continental shelf. *Oceanologica Acta*, 15: 687-698.
- Bates CR (2009). Host taxonomic relatedness and functional-group affiliation as predictors of seaweed-invertebrate epifaunal associations. *Marine Ecology Progress Series*, 387: 125-136.
- Bates CR y DeWreede RE (2007). Do changes in seaweed biodiversity influence associated invertebrate epifauna? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 344: 206-214.
- Bayne BL (1964). Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca). *Journal of Animal Ecology*, 33: 513-523.
- Bertness MD, Crain CM, Silliman BR, Bazterrica MC, Reyna MV, Hidalgo F y Farina JK (2006). The community structure of western Atlantic Patagonian rocky shores. *Ecological Monographs*, 76: 439-460.

- Bold HC y Wynne MJ (1985). Introduction to the Algae: Structure and Reproduction. Prentice-Hall, New Jersey, pp. 1-706.
- Boltovskoy D (1981). Características biológicas del Atlántico sudoccidental. En: Boltovskoy D (ed.), Atlas del Zooplankton del Atlántico Sudoccidental y Métodos de Trabajo con el Zooplankton Marino. Publicaciones Especiales del Instituto de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, pp. 239-251.
- Boltovskoy D, Correa N y Boltovskoy A (2005). Diversity and endemism in cold waters of the South Atlantic: contrasting patterns in the plankton and the benthos. *Scientia Marina*, 69: 17-26.
- Boltovskoy D, Gibbons MJ, Hutchings L y Binet D (1999). General biological features of the South Atlantic. En: Boltovskoy D (ed.), South Atlantic Zooplankton. Volumen 1, pp. 1-42.
- Boraso A (2007). Macroalgas marinas. En: Carreto JI y Bremec C (eds.), El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros. Tomo 5, pp. 71-90.
- Boraso A y Zaiusso JM (2008). Algas Marinas Bentónicas. En: Boltovskoy D (ed.), Atlas de Sensibilidad Ambiental de la Costa y el Mar Argentino. <http://atlas.ambiente.gov.ar>
- Bortolus A (2008). Error cascades in the biological sciences: the unwanted consequences of using bad taxonomy in ecology. *Ambio*, 37: 114-118.
- Boschi EE (2000). Species of decapod crustaceans and their distribution in the American marine zoogeographic provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* N° 13: 7-136.
- Boschi EE y Gavio MA (2005). On the distribution of decapod crustaceans from the Magellan Biogeographic Province and the Antarctic region. *Scientia Marina*, 69: 195-200.
- Brummitt N, Bachman SP y Moat J (2008). Applications of the IUCN Red List: towards a global barometer for plant diversity. *Endangered Species Research*, 6: 127-135.
- Busk G (1881). Descriptive catalogue of the species of *Cellepora* collected on the "Challenger" Expedition. *Journal of the Linnean Society (Zoology)*, 15: 341-356.
- Busk G (1884). Report on the Polyzoa collected by HMS Challenger during the years 1873-1876. Part I. The Cheilostomata. Report on the Scientific Results of the Voyage of HMS Challenger, *Zoology*, 10: 1-216.

- Buss LW (1979). Habitat selection, directional growth and spatial refuges: why colonial animals have more hiding places. En: Larwood GP y Rosen BR (eds.), *Biology and Systematics of Colonial Organisms*. Academic Press, London, pp. 459-497.
- Bussell JA, Lucas IAN y Seed R (2007). Patterns in the invertebrate assemblage associated with *Corallina officinalis* in tide pools. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87: 383-388.
- Calvet L (1904). Bryozoen. Hamburger Magalhaensische Sammelreise. L. Friederichsen & Co., Hamburg, pp. 1-45.
- Calvet L (1909). Bryozoaires. Expedition Antarctique Francaise (1903-1905) commandée par le Dr. Jean Charcot. Masson et Cie., Paris, pp. 1-45.
- Cancino JM (1986). Marine macroalgae as a substratum for sessile invertebrates: a study of *Celleporella hyalina* (Bryozoa) on fronds of *Laminarina saccharina* (Phaeophyta). *Monografías Biológicas*, 4: 279-308.
- Cancino JM, Castañeda B y Orellana MC (1991). Reproductive strategies in bryozoans: experimental test of the effects of conspecific neighbours. En: Bigey FP (ed.), *Bryozoaires Actuels et Fossiles: Bryozoa Living and Fossil*. Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France, Mémoire HS1, Nantes, pp. 81-88.
- Cancino JM y Hughes RN (1988). The zooidal polymorphism and astogeny of *Celleporella hyalina* (Bryozoa: Cheilostomata). *Journal of Zoology*, London, 215: 167-181.
- Cancino JM, Muñoz J, Muñoz M y Orellana MC (1987). Effects of the bryozoan *Membranipora tuberculata* (Bosc.) on the photosynthesis and growth of *Gelidium rex* Santelices et Abbott. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 113: 105-112.
- Canu F y Bassler RS (1928). Fossil and recent Bryozoa of the Gulf of Mexico region. *Proceedings of the United States National Museum*, 72: 1-199.
- Carter MC y Gordon DP (2007). Substratum and morphometric relationships in the bryozoan genus *Odontoporella*, with description of a new paguridean-symbiont species from New Zealand. *Zoological Science*, 24: 47-56.
- Ceballos G y Ehrlich PR (2009). Discoveries of new mammal species and their implications for conservation and ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 3841-3846.

- Chapman MG, People J y Blockley D (2005). Intertidal assemblages associated with natural *Corallina* turf and invasive mussel beds. *Biodiversity and Conservation*, 14: 1761-1776.
- Chemello R y Milazzo M (2002). Effect of algal architecture on associated fauna: some evidence from phytal molluscs. *Marine Biology*, 140: 981-990.
- Clarke A (1992). Is there a latitudinal diversity cline in the sea? *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 286-287.
- Clarke A, Griffiths HJ, Linse K, Barnes DKA y Crame JA (2007). How well do we know the Antarctic marine fauna? A preliminary study of macroecological and biogeographical patterns in Southern Ocean gastropod and bivalve molluscs. *Diversity and Distributions*, 13: 620-632.
- Clarke A y Lidgard S (2000). Spatial patterns of diversity in the sea: bryozoan species richness in the North Atlantic. *Journal of Animal Ecology*, 69: 799-814.
- Clarke KR (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143.
- Clarke KR y Warwick RM (2001). *Change in Marine Communities: an Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. PRIMER-E: Plymouth.
- Collins M, Allock A y Belchier M (2004). Cephalopods of the South Georgia slope. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84: 415-419.
- Colwell RK (1997). EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species, from Samples, Version 5. User's Guide and Application. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut Storrs, CT, USA. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Cook PL (1968). Observations on living Bryozoa. *Atti de la Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 108: 155-160.
- Costello MJ, Bouchet P, Emblow CS y Legakis A (2006). European marine biodiversity inventory and taxonomic resources: state of the art and gaps in knowledge. *Marine Ecology Progress Series*, 316: 257-268.
- Costello MJ y Vanden Berghe E (2006). 'Ocean biodiversity informatics': a new era in marine biology research and management. *Marine Ecology Progress Series*, 316: 203-214.

- Crame JA (2000). Evolution of taxonomic diversity gradients in the marine realm: evidence from the composition of Recent bivalve faunas. *Paleobiology*, 26: 188-214.
- Daleo P, Escapa M, Alberti J e Iribarne O (2006). Negative effects of an autogenic ecosystem engineer: interactions between coralline turf and an ephemeral green alga. *Marine Ecology Progress Series*, 315: 67-73.
- Denny MW, Helmuth B, Leonard GH, Harley CDG, Hunt LJH y Nelson EK (2004). Quantifying scale in ecology: lessons from a wave-swept shore. *Ecological Monographs*, 74: 513-532.
- Diamond J (1989). Overview of recent extinctions. En: Western D y Pearl MC (eds.), *Conservation for the Twenty-first Century*. Wildlife Conservation International, New York, pp. 37-41.
- Dixon J, Schroeter SC y Kastendiek J (1981). Effects of the encrusting bryozoan, *Membranipora membranacea*, on the loss of blades and fronds by the giant kelp, *Macrocystis pyrifera* (Laminariales). *Journal of Phycology*, 17: 341-345.
- Doney SC, Glover DM, McCue SJ y Fuentes M (2003). Mesoscale variability of Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor (SeaWiFS) satellite ocean color: Global patterns and spatial scales. *Journal of Geophysical Research - Oceans*, 108: 3024-1.
- Dworjanyn SA, de Nys R y Steinberg PD (1999). Localisation and surface quantification of secondary metabolites in the red alga *Delisea pulchra*. *Marine Biology*, 133: 727-736.
- Dworjanyn SA, de Nys R y Steinberg PD (2006). Chemically mediated antifouling in the red alga *Delisea pulchra*. *Marine Ecology Progress Series*, 318: 153-163.
- Elías R, Vallarino EA y Bremec CS (2000). *Protoariciella uncinata* Hartmann-Schröder, 1962 (Polychaeta, Orbiniidae): a new record for intertidal mussel beds of the Southwestern Atlantic shore affected by sewage effluents. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 35: 181-184.
- Ellingsen KE (2001). Biodiversity of a continental shelf soft-sediment macrobenthos community. *Marine Ecology Progress Series*, 218: 1-15.
- Ellingsen KE (2002). Soft-sediment benthic biodiversity on the continental shelf in relation to environmental variability. *Marine Ecology Progress Series*, 232: 15-27.

- Ellingsen KE y Gray JS (2002). Spatial patterns of benthic diversity: is there a latitudinal gradient along the Norwegian continental shelf? *Journal of Animal Ecology*, 71: 373-389.
- Excoffon AC, Genzano GN y Zamponi MO (1999). Macrobenthos associated with a population of *Anthothoe chilensis* (Lesson, 1830) (Cnidaria, Actiniaria) in Mar del Plata Harbor, Argentina. *Ciencias Marinas*, 25: 177-191.
- Fernández M, Astorga A, Navarrete SA, Valdovinos C y Marquet PA (2009). Deconstructing latitudinal species richness patterns in the ocean: does larval development hold the clue? *Ecology Letters*, 12: 601-611.
- Fernández M, Jaramillo E, Marquet PA, Moreno CA, Navarrete SA, Ojeda FP, Valdovinos CR y Vásquez JA (2000). Diversity, dynamics and biogeography of Chilean benthic nearshore ecosystems: an overview and guidelines for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73: 797-830.
- Fernández-Severini MD y Hoffmeyer MS (2005). Mesozooplankton assemblages in two bays in the Beagle Channel (Argentina) during January 2001. *Scientia Marina*, 69: 27-37.
- Fletcher DJ y Underwood AJ (2002). How to cope with negative estimates of components of variance in ecological field studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 273: 89-95.
- Floeter SR y Soares-Gomes A (1999). Biogeographic and species richness patterns of Gastropoda on the Southwestern Atlantic. *Revista Brasileira de Biologia*, 59: 567-575.
- Florence WK, Hayward PJ y Gibbons MJ (2007). Taxonomy of shallow-water Bryozoa from the west coast of South Africa. *African Natural History*, 3: 1-58.
- Fontana G, Ugland KI, Gray JS, Willis TJ y Abbiati M (2008). Influence of rare species on beta diversity estimates in marine benthic assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366: 104-108.
- Fortes RR y Absalão RS (2004). The applicability of Rapoport's rule to the marine molluscs of the Americas. *Journal of Biogeography*, 31: 1909-1916.
- Gaston KJ, Blackburn TM y Spicer JI (1998). Rapoport's rule: time for an epitaph? *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 70-74.

- Gee JM y Warwick RM (1994). Metazoan community structure in relation to the fractal dimensions of marine macroalgae. *Marine Ecology Progress Series*, 103: 141-150.
- Genzano NG, Giberto D, Schejter L, Bremec C y Meretta P (2009). Hydroid assemblages from the Southwestern Atlantic Ocean (34-42° S). *Marine Ecology*, 30: 33-46.
- Genzano NG y Zamponi MO (1997). Frequency of study and diversity of benthic hydrozoa of the Argentine continental shelf. *Ciencias Marinas*, 23: 285-302.
- Gómez A, Wright PJ, Lunt DH, Cancino JM, Carvalho GR y Hughes RN (2007a). Mating trials validate the use of DNA barcoding to reveal cryptic speciation of a marine bryozoan taxon. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 274: 199-207.
- Gómez A, Hughes RN, Wright PJ, Carvalho GR y Lunt DH (2007b). Mitochondrial DNA phylogeography and mating compatibility reveal marked genetic structuring and speciation in the NE Atlantic bryozoan *Celleporella hyalina*. *Molecular Ecology*, 16: 2173-2188.
- Gordon DP (1968). Zooidal dimorphism in the polyzoan *Hippopodinella adpressa* (Busk). *Nature*, 219: 633-634.
- Gordon DP (1984). The marine fauna of New Zealand: Bryozoa: Gymnolaemata from the Kermadec Ridge. *New Zealand Oceanographic Institute Memoir*, 91: 1-198.
- Gordon DP (1989). The marine fauna of New Zealand: Bryozoa: Gymnolaemata (Cheilostomida Ascophorina) from the Western South Island continental shelf and slope. *New Zealand Oceanographic Institute Memoir*, 97: 1-158.
- Gordon DP, Hosie AM y Carter MC (2008). Post-2000 detection of warm-water alien bryozoan species in New Zealand – the significance of recreational vessels. En: Hageman SJ, Key Jr MM y Winston JE (eds.), *Bryozoan Studies 2007, Proceedings of the 14th International Bryozoology Association Conference*. Virginia Museum of Natural History Publications, Martinsville, Virginia, pp. 37-48.
- Graham MH y Edwards MS (2001). Statistical significance versus fit: estimating the importance of individual factors in ecological analysis of variance. *Oikos*, 93: 505-513.
- Gray JS (1997). Marine biodiversity: patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity and Conservation*, 6: 153-175.

- Gray JS (2000). The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250: 23-49.
- Gray JS (2001a). Antarctic marine benthic biodiversity in a world-wide latitudinal context. *Polar Biology*, 24: 633-641.
- Gray JS (2001b). Marine diversity: the paradigms in patterns of species richness examined. *Scientia Marina*, 65: 41-56.
- Guerrero RA y Piola AR (1997). Masas de agua en la plataforma continental. En: Boschi E (ed.), *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros*, Vol. 1. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, 107-118.
- Gutt J (2000). Some "driving forces" structuring communities of the sublittoral Antarctic macrobenthos. *Antarctic Science* 72: 297-373.
- Harder T (2009). Marine epibiosis: concepts, ecological consequences and host defence. *Marine and Industrial Biofouling*, 4: 219-231.
- Harvell CD y Grosberg RK (1988). The timing of sexual maturity in clonal animals. *Ecology*, 69: 1855-1864.
- Harvell CD y Helling R (1993). Experimental induction of localized reproduction in a marine bryozoan. *The Biological Bulletin*, 184: 286-295.
- Hay ME (1991). Marine-terrestrial contrasts in the ecology of plant chemical defences against herbivores. *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 362-365.
- Hay ME y Fenical W (1988). Marine plant-herbivore interactions: The ecology of chemical defense. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 111-145.
- Hayden HS, Blomster J, Maggs CA, Silva PC, Stanhope, MJ y Waaland JR (2003). Linnaeus was right all along: *Ulva* and *Enteromorpha* are not distinct genera. *European Journal of Phycology*, 38: 277-294.
- Hayward PJ (1973). Preliminary observations on settlement and growth in populations of *Alcyonidium hirsutum* (Fleming). En: Larwood GP (ed.), *Living and Fossil Bryozoa*. Academic Press, London, pp. 107-113.
- Hayward PJ (1980). Cheilostomata (Bryozoa) from the South Atlantic. *Journal of Natural History*, 14: 701-722.

- Hayward PJ (1991). Systematic studies on some Antarctic and sub-Antarctic Ascophora (Bryozoa: Cheilostomata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 101: 299-335.
- Hayward PJ (1992). Some Antarctic and sub-Antarctic species of Celleporidae (Bryozoa, Cheilostomata). *Journal of Zoology, London*, 226: 283-310.
- Hayward PJ (1995). Antarctic cheilostomatous Bryozoa. Oxford University Press, Oxford, pp. 1-355.
- Hayward PJ y Harvey PH (1974a). The distribution of settled larvae of the bryozoans *Alcyonidium hirsutum* (Fleming) and *Alcyonidium polyoum* (Hassall) on *Fucus serratus* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 54: 665-676.
- Hayward PJ y Harvey PH (1974b). Growth and mortality of the bryozoan *Alcyonidium hirsutum* (Fleming) on *Fucus serratus* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 54: 677-684.
- Hayward PJ y Ryland JS (1975). Growth, reproduction and larval dispersal in *Alcyonidium hirsutum* (Fleming) and some other Bryozoa. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 39: 226-241.
- Hayward PJ y Ryland JS (1979). British Ascophoran Bryozoans. En: Kermack DM y Barnes RSK (eds.), *Synopses of the British Fauna (New Series)*. Academic Press, London, pp. 1-312.
- Hernández CE, Moreno RA y Rozbaczylo N (2005). Biogeographical patterns and Rapoport's rule in southeastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *Ecography*, 28: 363-373.
- Hincks T (1862). A catalogue of the zoophytes of South Devon and South Cornwall. *Annals and Magazine of Natural History*, 9: 303-310.
- Hovel KA, Fonseca MS, Myer DL, Kenworthy WJ y Whitfield PE (2002). Effects of seagrass landscape structure, structural complexity and hydrodynamic regime on macrofaunal densities in North Carolina seagrass beds. *Marine Ecology Progress Series*, 243: 11-24.
- Hughes JB, Daily GC y Ehrlich PR (1997). Population diversity: its extent and extinction. *Science*, 278: 689-692.

- Hughes RN, Gómez A, Wright PJ, Moyano HI, Cancino JM, Carvalho GR y Lunt DH (2008). Molecular phylogeny supports division of the cosmopolitan taxon *Celleporella* (Bryozoa; Cheilostomata) into four major clades. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46: 369-374.
- Ileno EN y Bastida RO (1998). Spatial and temporal patterns in coastal macrobenthos of Samborombon Bay, Argentina: A case study of very low diversity. *Estuaries*, 21: 690-699.
- Isla FI, Vilas FE, Bujalesky GG, Ferrero M, Gonzalez Bonorino G y Arche Miralles A (1991). Gravel drift and wind effects on the macrotidal San Sebastian Bay, Tierra del Fuego, Argentina. *Marine Geology*, 97: 211-224.
- Izsak C y Price ARG (2001). Measuring  $\beta$ -diversity using a taxonomic similarity index, and its relation to spatial scale. *Marine Ecology Progress Series*, 215: 69-77.
- Jackson JBC (1977). Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies. *The American Naturalist*, 111: 743-767.
- Jenkins GP, Walker-Smith GK, Hamer PA (2002). Elements of habitat complexity that influence harpacticoid copepods associated with seagrass beds in a temperate bay. *Oecologia*, 131: 598-605.
- Jones CG, Lawton JH y Shachak M (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69: 373-386.
- Jullien J (1888). Bryozoaires. *Mission Scientifique du Cap Horn 1882-1883*, 6: 3-92.
- Kahru M, Aitsam A y Elken J (1981). Coarse-scale spatial structure of phytoplankton standing crop in relation to hydrography in the open Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 5:311-318.
- Kelaher BP (2002). Influence of physical characteristics of coralline turf on associated macrofaunal assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 232: 141-148.
- Kelaher BP (2003a). Effects of frond length on diverse gastropod assemblages in coralline turf. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83: 159-163.
- Kelaher BP (2003b). Changes in habitat complexity negatively affect diverse gastropod assemblages in coralline algal turf. *Oecologia*, 135: 431-441.

- Kelamer BP y Castilla JC (2005). Habitat characteristics influence macrofaunal communities in coralline turf more than mesoscale coastal upwelling on the coast of Northern Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 63: 155-165.
- Kelamer BP, Castilla JC y Prado L (2007b). Is there redundancy in bioengineering for molluscan assemblages on the rocky shores of central Chile? *Revista Chilena de Historia Natural*, 80: 173-186.
- Kelamer BP, Castilla JC, Prado L, York P, Schwindt E y Bortolus A (2007a). Spatial variation in molluscan assemblages from coralline turfs of Argentinean Patagonia. *Journal of Molluscan Studies*, 73: 139-146.
- Kelamer BP, Castilla JC y Seed R (2004). Intercontinental test of generality for spatial patterns among diverse molluscan assemblages in coralline algal turf. *Marine Ecology Progress Series*, 271: 221-231.
- Kelamer BP, Chapman MG y Underwood AJ (2001). Spatial patterns of diverse macrofaunal assemblages in coralline turf and their associations with environmental variables. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81: 917-930.
- Kelamer BP, Underwood AJ y Chapman MG (2003). Experimental transplantations of coralline algal turf to demonstrate causes of differences in macrofauna at different tidal heights. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 282: 23-41.
- Keough MJ y Chernoff H (1987). Dispersal and population variation in the bryozoan *Bugula neritina*. *Ecology*, 68: 199-210.
- Key Jr MM y Barnes DKA (1999). Bryozoan colonization of the marine isopod *Glyptonotus antarcticus* at Signy Island, Antarctica. *Polar Biology*, 21: 48-55.
- Koleff P, Gaston KJ y Lennon JJ (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72: 367-382.
- Kruskal JB y Wish M (1978). *Multidimensional Scaling*. Sage Publications, Beverly Hills, California, pp. 1-879.
- Kühnemann (1972). Bosquejo fitogeográfico de la vegetación marina del litoral argentino. *Physis*, 31: 117-142.
- Lagaaij R (1963). New additions to the bryozoan fauna of the Gulf of Mexico. *Publications of the Institute of Marine Science*, 9: 161-236.

- Lagaaij R y Gautier YV (1965). Bryozoan assemblages from marine sediments of the Rhône delta, France. *Micropaleontology*, 11: 39-58.
- Lawver LA y Gahagan LM (2003). Evolution of Cenozoic seaways in the circum-Antarctic region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 198: 11-37.
- Lee RE (1989). *Phycology*. Cambridge University Press, New York, pp. 1-654.
- Lidgard S (2008). How should we consider predation risk in marine bryozoans? En: Hageman SJ, Key Jr MM y Winston JE (eds.), *Bryozoan Studies 2007, Proceedings of the 14th International Bryozoology Association Conference*. Virginia Museum of Natural History Publications, Martinsville, Virginia, pp. 123-131.
- Linse K, Barnes DKA y Enderlein P (2006a). Body size and growth of benthic invertebrates along an Antarctic latitudinal gradient. *Deep-Sea Research II*, 53: 921-931.
- Linse K, Griffiths HJ, Barnes DKA y Clarke A (2006b). Biodiversity and biogeography of Antarctic and sub-Antarctic mollusca. *Deep-Sea Research II*, 53: 985-1008.
- Littler MM (1980). Morphological form and photosynthetic performances of marine macroalgae: tests of a functional/form hypothesis. *Botanica Marina* 22:161-165.
- Littler MM y Arnold KE (1982) Primary productivity of marine macroalgal functional form groups from southwestern North America. *Journal of Phycology*, 18: 307-311.
- Liu X y Hu Y (1991). On the cheilostome bryozoans from the northwest waters off the Antarctic Peninsula. *Studia Marina Sinica*, 32: 7-160.
- LoGiudice K (2006). Toward a synthetic view of extinction: a history lesson from a North American rodent. *BioScience*, 56: 687-693.
- López Gappa J (1989). Overgrowth competition in an assemblage of encrusting bryozoans settled on artificial substrata. *Marine Ecology Progress Series*, 51: 121-130.
- López Gappa J (2000). Species richness of marine Bryozoa in the continental shelf and slope off Argentina (south-west Atlantic). *Diversity and Distributions*, 6: 12-27.
- López Gappa J, Alonso GM y Landoni NA (2006). Biodiversity of benthic Amphipoda (Crustacea: Peracarida) in the Southwest Atlantic between 35°S and 56°S. *Zootaxa*, 1342: 1-66.
- López Gappa J y Landoni NA (2005). Biodiversity of Porifera in the Southwest Atlantic between 35° S and 56° S. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 7: 191-219.

- López Gappa J y Lichtschein V (1988). Geographic distribution of bryozoans in the Argentine Sea (South-Western Atlantic). *Oceanologica Acta*, 11: 89-99.
- López Gappa J y Lichtschein V (1990). Los briozoos coleccionados por el B/I Shinkai Maru en la Plataforma Continental Argentina. Servicio de Hidrografía Naval, pp. 1-31.
- López Gappa J y Sabattini N (2008). Bryozoa. En: Camacho HH y Longobucco MI (eds.), *Los Invertebrados Fósiles*. Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires, pp. 221-242.
- López Gappa J y Sueiro MC (2007). The subtidal macrobenthic assemblages of Bahía San Sebastián (Tierra del Fuego, Argentina). *Polar Biology*, 30: 679-687.
- López Gappa J y Tablado A (1997). Growth and production of an intertidal population of the chiton *Plaxiphora aurata* (Spalowski, 1795). *The Veliger*, 40: 263-270.
- López Gappa J, Tablado A, Fonalleras MC y Adami ML (2001). Temporal and spatial patterns of annelid populations in intertidal sediments of the Quequén Grande estuary (Argentina). *Hydrobiologia*, 455: 61-69.
- Macpherson E (2003). Species range size distributions for some marine taxa in the Atlantic Ocean. Effect of latitude and depth. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80: 437-455.
- Manríquez PH y Cancino JM (1996). Bryozoan-macroalgal interactions: do epibionts benefit? *Marine Ecology Progress Series*, 138: 189-197.
- Marcus E (1937). Briozoários marinhos brasileiros, I. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, Zoología*, 1: 1-224.
- Marcus E (1938). Briozoários marinhos brasileiros, II. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, Zoología*, 2: 1-137.
- Marcus E (1941a). Briozoários marinhos do litoral paranaense. *Arquivos do Museu Paranaense*, 1: 7-36.
- Marcus E (1941b). Sobre Bryozoa do Brasil. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Zoologia* 5: 3-208.
- Marcus E (1949). Some Bryozoa from the brazilian coast. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 3: 1-33.
- Martínez S y del Río CJ (2002). Late Miocene mollusks from the southwestern Atlantic Ocean (Argentina and Uruguay): a palaeobiogeographic analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 188: 167-187.

- Massard JA y Geimer G (2008). Global diversity of bryozoans (Bryozoa or Ectoprocta) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 93-99.
- Maturo Jr FJS (1968). The distributional pattern of the Bryozoa of the east coast of the United States exclusive of New England. *Atti de la Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 108: 261-284.
- McAbendroth L, Ramsay PM, Foggo A, Rundle SD y Bilton DT (2005). Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? *Oikos*, 111: 279-290.
- Mendoza ML (1969). Las Delesseriaceae (Rhodophyta) de Puerto Deseado, Provincia de Santa Cruz, Argentina. I. Estudio sistemático y ecológico de los géneros *Schizoseris* Kylin, *Cladodonta* Skottsberg e *Hymenena* Greville. *Physis*, 28: 419-441.
- Mendoza ML (1976). Estudio de las variaciones morfológicas externas, internas y citológicas de las Corallineae (Rhodophyta) de la Argentina. *Physis A*, 35: 15-25.
- Mendoza ML (2002). Presencia del género *Jania* Lamouroux (Rhodophyta, Corallinales) para la costa de la Argentina. *Naturalia Patagonica*, 1: 51-59.
- Mendoza ML, Molina S y Ventura P (1996). Rhodophyta: Orden Corallinales. Flora Criptogámica de Tierra del Fuego, 8: 1-72.
- Meneses I y Santelices B (2000). Patterns and breaking points in the temperate Pacific coast of South America. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73: 615-623.
- Mercado JM, Carmona R y Niell FX (1998). Bryozoans increase available CO<sub>2</sub> for photosynthesis in *Gelidium sesquipedale* (Rhodophyceae). *Journal of Phycology*, 34: 925-927.
- Miller S, Kress WJ y Samper K C (2004). Crisis for biodiversity collections. *Science*, 303: 310.
- Molina X, Cancino JM y Montecino V (1991). Cambios en los pigmentos fotosintetizadores de *Gelidium rex* (Rhodophyta) inducidos por el epibionte *Membranipora tuberculata* (Bryozoa). *Revista Chilena de Historia Natural*, 64: 289-297.
- Moyano HI (1972). Briozoos epizoos de *Laetmonice producta* Grube (Annelida, Polychaeta). *Serie Científica Instituto Antártico Chileno*, 2: 3-10.
- Moyano HI (1974). Briozoos marinos chilenos II. Briozoos de Chile Austral I. *Gayana Zoología*, 30: 1-41.

- Moyano HI (1986). Bryozoa marinos chilenos VI. Cheilostomata Hippothoidae: South Eastern Pacific species. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 57: 89-135.
- Moyano HI (1991). Bryozoa marinos chilenos VII: notas nomenclaturales sobre especies litorales I. *Gayana Zoología*, 55: 115-137.
- Moyano HI (1999). Magellan Bryozoa: a review of the diversity and of the subantarctic and Antarctic zoogeographical links. *Scientia Marina*, 63: 219-226.
- Moyano HI (2005). Scotia Arc bryozoans from the LAMPOS expedition: a narrow bridge between two different faunas. *Scientia Marina*, 69: 103-112.
- Muñoz J, Cancino JM y Molina MX (1991). Effect of encrusting bryozoans on the physiology of their algal substratum. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 71: 877-882.
- Mühlenhardt-Siegel U (1999). On the biogeography of Cumacea (Crustacea, Malacostraca). A comparison between South America, the Subantarctic Islands and Antarctica: present state of the art. *Scientia Marina*, 63: 295-302.
- Nelson WA (2009). Calcified macroalgae – critical to coastal ecosystems and vulnerable to change: a review. *Marine and Freshwater Research*, 60: 787-801.
- Nordgaard O (1918). Bryozoa from the Arctic regions. *Tromsø Museums Aarshefter*, 40: 1-99.
- Nylund GM y Pavia H (2005). Chemical versus mechanical inhibition of fouling in the red alga *Dilsea carnosa*. *Marine Ecology Progress Series*, 299: 111-121.
- Okuda T, Noda T, Yamamoto T, Hori M y Nakaoka M (2009). Latitudinal gradients in species richness in assemblages of sessile animals in rocky intertidal zone: mechanisms determining scale-dependent variability. *Journal of Animal Ecology*, 78: 328-337.
- Osburn RC (1914). The Bryozoa of the Tortugas Islands, Florida. Publication of the Carnegie Institution of Washington, 182: 181-222.
- Padilla DK y Allen BJ (2000). Paradigm lost: reconsidering functional form and group hypotheses in marine ecology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250: 207-221.
- Pielou EC (1966). The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13: 131-144.

- Piola AR y Rivas AL (1997). Corrientes en la plataforma continental. En: Boschi EE (ed.) El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros, Vol. 1. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, pp. 119-132.
- Ponder WF, Carter GA, Flemons P y Chapman RR (2001). Evaluation of museum collection data for use in biodiversity assessment. *Conservation Biology*, 15: 648-657.
- Powell NA (1967). Sexual dwarfism in *Cribrilina annulata* (Cribrilinidae-Bryozoa). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 24: 1905-1910.
- Pratt EM (1898). Contribution to our knowledge of the marine fauna of the Falkland Islands. *Memoirs of the Manchester Literary and Philosophical Society*, 42:1-26.
- Pujals C (1963). Catálogo de Rhodophyta citadas para la Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, Ciencias Botánicas, 3: 1-139.
- Qian H y Ricklefs RE (2007). A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters*, 10: 737-744.
- Rapoport EH (1975). Areografía. Estrategias geográficas de las especies. Fondo de Cultura Económica, México, pp. 1-214.
- Rau J (2005). Biodiversidad y colecciones científicas. *Revista Chilena de Historia Natural*, 78: 341-342.
- Ricker RW (1987). Taxonomy and biogeography of Macquarie Island seaweeds. *British Museum (Natural History)*, London, pp. 1-344.
- Ridley SO (1881). Polyzoa. Account of the zoological collection of *HMS Alert* in the strait of Magellan and on the coast of Patagonia. *Proceedings of the Zoological Society of London*, pp. 44-61.
- Rioja-Nieto R y Sheppard C (2008). Effects of management strategies on the landscape ecology of a marine protected area. *Ocean & Coastal Management*, 51: 397-404.
- Roberts DA, Johnston EL y Poore AGB (2008). Contamination of marine biogenic habitats and effects upon associated epifauna. *Marine Pollution Bulletin*, 56: 1057-1065.
- Rogick MD (1959). Studies on marine Bryozoa. XI. Antarctic *Osthimosiae*. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 79: 9-42.

- Rogick MD y Croasdale H (1949). Studies on marine Bryozoa, III. Woods Hole region Bryozoa associated with algae. *The Biological Bulletin*, 96: 32-69.
- Rosenzweig ML (1995). *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-460.
- Roy K, Hunt G, Jablonski D, Krug AZ y Valentine JW (2009). A macroevolutionary perspective on species range limits. *Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences*, 276: 1485-1493.
- Roy K, Jablonski D y Valentine JW (1994). Eastern Pacific molluscan provinces and latitudinal diversity gradient: no evidence for 'Rapoport's rule'. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91: 8871-8874.
- Roy K, Jablonski D y Valentine JW (2000). Dissecting latitudinal diversity gradients: functional groups and clades of marine bivalves. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 267: 293-299.
- Roy K, Jablonski D, Valentine JW y Rosenberg G (1998). Marine latitudinal diversity gradients: Tests of causal hypotheses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95: 3699-3702.
- Russo AR (1990). The role of seaweed complexity in structuring Hawaiian epiphytal amphipod communities. *Hydrobiologia* 194: 1-12.
- Ryland JS (1959). Experiments on the selection of algal substrates by polyzoan larvae. *Journal of Experimental Biology*, 36: 613-631.
- Ryland JS (1962). The association between Polyzoa and algal substrata. *Journal of Animal Ecology*, 31: 331-338.
- Ryland JS (1974a). Observations on some epibionts of gulf-weed, *Sargassum natans* (L.) Meyen. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 14: 17-25.
- Ryland JS (1974b). Behaviour, settlement and metamorphosis of bryozoan larvae: A review. *Thalassia Jugoslavica*, 10: 239-262.
- Ryland JS (1977). Taxes and tropisms of bryozoans. En: Woollacott RM y Zimmer RL (eds.), *Biology of Bryozoans*. Academic Press, New York, pp. 411-436.
- Ryland JS y Stebbing ARD (1971). Settlement and orientated growth in epiphytic and epizoic bryozoans. En: Crisp DJ (ed.), *Proceedings of the 4th European Marine Biology Symposium*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 283-300.

- Sánchez V y Zaixso HE (1995). Secuencias de recolonización mesolitoral en una costarocosa del Golfo San José (Chubut, Argentina). *Naturalia Patagonica, Ciencias Biológicas*, 3: 57-83.
- Santelices B (1980). Phytogeographic characterization of the temperate coast of Pacific South America. *Phycologia*, 19: 1-12.
- Santelices B y Marquet P (1998). Seaweeds, latitudinal diversity patterns, and Rapoport's Rule. *Diversity and Distributions*, 4: 71-75.
- Santelices B y Meneses I (2000). A reassessment of the phytogeographic characterization of Temperate Pacific South America. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73: 605-614.
- Santelices B y Ojeda FP (1984). Effects of canopy removal on the understory algal community structure of coastal forests of *Macrocystis pyrifera* from southern South America. *Marine Ecology Progress Series*, 14: 165-173.
- Scarabino V (1977). Moluscos del Golfo San Matías. Inventario y claves para su identificación. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 4: 177-285.
- Schlacher TA, Newell P, Clavier J, Schlacher-Hoenlinger MA, Chevillon C y Britton J, 1998. Soft-sediment benthic community structure in a coral reef lagoon – the prominence of spatial heterogeneity and 'spot endemism'. *Marine Ecology Progress Series*, 174: 159-174.
- Schmidt A y Brandt A (2001). The tanaidacean fauna of the Beagle Channel (southern Chile) and its relationship to the fauna of the Antarctic continental shelf. *Antarctic Science*, 13: 420-429.
- Schnack JA y López HL (2003). Biodiversidad, iniciativa global y elaboración de inventarios sistemáticos. *ProBiota, Serie Técnica y Dicáctica* n° 3, versión *on-line*, Buenos Aires, pp. 1-14.
- Seed R y O'Connor RJ (1981). Community organization in marine algal epifaunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12: 49-74.
- Shannon CE y Weaver W (1963). *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana, pp. 1-117.
- Silén L (1977). Polymorphism. En: Woollacott RM y Zimmer RL (eds.), *Biology of Bryozoans*. Academic Press, New York, pp. 183-231.

- Slattery M, McClintock JB y Heineb JN (1995). Chemical defenses in Antarctic soft corals: evidence for antifouling compounds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 190: 61-77.
- Sokal RR y Rohlf FJ (1981). *Biometry*. Freeman, New York, pp. 1-859.
- Soule DF, Soule JD y Chaney HW (1992). The genus *Thalamoporella* worldwide (Bryozoa, Anasca). Morphology, evolution and speciation. Irene McCulloch Monograph Series, 1: 1-93.
- Stebbing ARD (1972). Preferential settlement of a bryozoan and serpulid larvae on the younger parts of *Laminaria* fronds. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 52: 765-772.
- Stebbing ARD (1973). Competition for space between the epiphytes of *Fucus serratus* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 53: 247-261.
- Steneck RS y Dethier MN (1994). A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69: 476-498.
- Stevens GC (1989). The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, 133: 240-256.
- Tatián M, Antacli JC y Sahade R (2005). Ascidians (Tunicata, Ascidiacea): species distribution along the Scotia Arc. *Scientia Marina*, 69: 205-214.
- Taylor PD, Schembri PJ y Cook PL (1989). Symbiotic associations between hermit crabs and bryozoans from the Otago region, southeastern New Zealand. *Journal of Natural History*, 23: 1059-1085.
- Unsworth RKF, De Grave S, Jompa J, Smith DJ y Bell JJ (2007). Faunal relationships with seagrass habitat structure: a case study using shrimp from the Indo-Pacific. *Marine and Freshwater Research*, 58: 1008-1018.
- Uttley GH y Bullivant JS (1972). Biological results of the Chatham Islands 1954 Expedition. Part 7. Bryozoa Cheilostomata. *New Zealand Oceanographic Institute Memoir*, 57: 1-59.
- Valdovinos C, Navarrete SA y Marquet PA (2003). Mollusk species diversity in the Southeastern Pacific: why are there more species towards the pole? *Ecography*, 26: 139-144.
- Vanden Berghe E, Claus S, Appeltans W, Faulwetter S, Arvanitidis C, Somerfield PJ, Aleffi IF, Amouroux JM, Anisimova N, Bachelet G, Cochrane SJ, Costello MJ,

- Craeymeersch J, Dahle S, Degraer S, Denisenko S, Dounas C, Duineveld G, Emblow C, Escaravage V, Fabri MC, Fleischer D, Grémare A, Herrmann M, Hummel H, Karakassis I, Kedra M, Kendall MA, Kingston P, Kotwicki L, Labrune C, Laudien J, Nevrova EL, Occhipinti-Ambrogi A, Olsgard F, Palerud R, Petrov A, Rachor E, Revkov N, Rumohr H, Sardá R, Sisternans WCH, Speybroeck J, Janas U, Van Hoey G, Vincx M, Whomersley P, Willems W, Wlodarska-Kowalczyk M, Zenetos A, Zettler ML y Heip CHR (2008). MacroBen integrated database on benthic invertebrates of European continental shelves: a tool for large-scale analysis across Europe. *Marine Ecology Progress Series*, 382: 225-238.
- Vieira LM, Migotto AE y Winston JE (2008). Synopsis and annotated checklist of recent marine Bryozoa from Brazil. *Zootaxa*, 1810: 1-39.
- Vinuesa JH (1977). Aportes al conocimiento de los crustáceos decápodos de Tierra del Fuego con algunas observaciones zoogeográficas. *Physis*, 36: 9-19.
- Wahl M (1989). Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Marine Ecology Progress Series*, 58: 175-189.
- Waters AW (1904). Bryozoa. Resultats du Voyage du SY 'Belgica' 1897-99, *Zoologie*, pp. 1-114.
- Whittaker RH (1975). *Communities and Ecosystems*. MacMillan, New York, pp. 1-383.
- Wiencke C y Clayton MN (2002). Antarctic seaweeds. En: Wägele JW (ed.), *Synopses of the Antarctic benthos*, 9: 1-239.
- Wiens JA (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3: 385-397.
- Winberg PC, Lynch TP, Murray A, Jones AR y Davis AR (2007). The importance of spatial scale for the conservation of tidal flat macrobenthos: An example from New South Wales, Australia. *Biological Conservation*, 134: 310-320.
- Winer BJ (1971). *Statistical principles in experimental design*. McGraw-Hill, Kogakusha, pp. 1-907.
- Winston JE y Eiseman NJ (1980). Bryozoan-algal associations in coastal and continental shelf waters of eastern Florida. *Florida Scientist*, 43: 65-74.
- Wright PJ, Hayward PJ y Hughes RN (2007). New species of *Antarctothoa* (Cheilostomata: Hippothoidae) from the Falkland Isles, South Shetland Isles and Magellan Strait. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87: 1133-1140.

- Yoshioka PM (2008a). Misidentification of the Bray-Curtis similarity index. *Marine Ecology Progress Series*, 368: 309-310.
- Yoshioka PM (2008b). The Bray-Curtis similarity index remains misidentified: Reply to Somerfield (2008). *Marine Ecology Progress Series*, 372: 307-309.
- Young CM (1989). Distribution and dynamics of an intertidal ascidian pseudopopulation. *Bulletin of Marine Science*, 45: 288-303.
- Zar JH (1996). *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, pp. 1-662.
- Zelaya DG (2005). The bivalves from the Scotia Arc islands: species richness and faunistic affinities. *Scientia Marina*, 69: 113-122.
- Zimmer RL y Woollacott RM (1977). Metamorphosis, ancestrulae, and coloniality in bryozoan life cycles. En: Woollacott RM y Zimmer RL (eds.), *Biology of Bryozoans*. Academic Press, New York, pp. 91-142.



Especie	Grados de latitud																		
	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54
<i>Iridaea cordata</i>																			x
<i>Lomentaria clavellosa</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Lophurella hookeriana</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Medeiothamnion flaccidum</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Myriogramme livida</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Nemalion helminthoides</i>			x	x	x	x	x												
<i>Nothogenia fastigiata</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Odontolaingia fueguiensis</i>																			x
<i>Phycodris quercifolia</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Picconiella pectinata</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Plocamium secundatum</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Polysiphonia abscissa</i>			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Polysiphonia brodiaei</i>					x	x	x	x	x	x	x	x							
<i>Polysiphonia harveyi</i>			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x							
<i>Porphyra columbina</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Porphyra linearis</i>							x												
<i>Porphyra pujalsiae</i>			x																
<i>Porphyridium purpureum</i>			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Pseudolaingia larsenii</i>												x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Pseudophycodris phyllophora</i>										x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Pterosiphonia pennata</i>			x	x	x	x	x												
<i>Ptilonia magellanica</i>										x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Rhodothamniella floridula</i>											x								
<i>Rhodymenia subantarctica</i>											x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Sahlingia subintegra</i>			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Sarcothalia crispata</i>										x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Sarcothalia dichotoma</i>							x	x	x	x	x	x							
<i>Schizoseris condensata</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Schizoseris dichotoma</i>											x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Stictosiphonia intricata</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Streblocladia camptoclada</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Streblocladia corymbifera</i>					x	x	x												
<i>Stylonema alsidii</i>										x	x	x							
<i>Trailiella intricata</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<b>Phaeophyta</b>																			
<i>Acinetospora crinita</i>							x	x	x	x									
<i>Adenocystis utricularis</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Asperococcus compressus</i>							x	x	x	x	x	x							
<i>Asteronema australe</i>													x	x	x	x	x	x	x



Especie	Grados de latitud																		
	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54
<i>Sphacelaria fusca</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Sporochnus pedunculatus</i>						x													
<i>Stereocladon rugulosus</i>															x	x	x	x	x
<i>Streblonema cokeri</i>										x									
<i>Stypocaulon funiculare</i>										x	x	x	x						
<i>Undaria pinnatifida</i>							x	x	x	x	x	x							
<i>Utriculidium durvillaei</i>																			x
<b>Chlorophyta</b>																			
<i>Blidinaia marainata</i>			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Blidingia minima</i>			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Bryopsis australis</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Bryopsis rhizophora</i>										x									
<i>Capsosiphon fulvescens</i>			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Chaetomorpha aerea</i>			x	x	x	x	x	x	x	x	x								
<i>Chaetomorpha linum</i>										x	x	x							
<i>Cladophora albida</i>										x	x								
<i>Cladophora coelothrix</i>							x												
<i>Cladophora falklandica</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Cladophora subsimplex</i>												x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Cladophoropsis brachyarthro</i>																x	x	x	x
<i>Coccomyxa parasitica</i>										x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Codium decortcatum</i>			x	x	x	x	x												
<i>Codium fragile</i>			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Codium subantarcticum</i>																	x	x	x
<i>Codium vermilara</i>					x	x	x	x	x										
<i>Derbesia marina</i>																			x
<i>Enteromorpha bulbosa</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Enteromorpha clathrata</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Enteromorpha compressa</i>			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Enteromorpha flexuosa</i>			x	x	x	x	x												
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x							
<i>Enteromorpha lingulata</i>							x	x	x	x	x								
<i>Enteromorpha linza</i>			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Enteromorpha flexuosa var. pilifera</i>																			x
<i>Enteromorpha prolifera</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Enteromorpha torta</i>												x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Lola implexa</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Percursaria percura</i>										x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Prasinocladus marinus</i>							x	x	x	x	x								
<i>Prasiola crispa</i>																		x	x
<i>Protomonostroma undulatum</i>										x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Rama antarctica</i>																x	x	x	x

Especie	Grados de latitud																		
	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54
<i>Rama novaezelandiae</i>																x	x	x	x
<i>Rhizoclonium riparium</i>												x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Rosenvingiella polyrhiza</i>																			x
<i>Spongomorpha arcta</i>										x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Spongomorpha pacifica</i>																x	x	x	x
<i>Sporocladopsis novaezelandiae</i>										x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Ulothrix australis</i>											x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Ulothrix flacca</i>			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Ulva californica</i>												x							
<i>Ulva lactuca</i>			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Ulva rigida</i>							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Ulvaria obscura</i>										x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Ulvella lens</i>			x	x	x	x	x	x	x	x									
<i>Urospora penicilliformis</i>			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<b>Total de especies</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>36</b>	<b>34</b>	<b>38</b>	<b>40</b>	<b>96</b>	<b>86</b>	<b>89</b>	<b>11</b>	<b>11</b>	<b>13</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>11</b>	<b>11</b>	<b>11</b>









Género	Grados de latitud																															
	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	M <sup>51</sup>	M <sup>52</sup>	G <sup>54</sup>	56	57	58	59	60	61	62	63	64	
<i>Cladophora</i>		x	i	i	i	x	i	i	x	i	x																					
<i>Codium</i>		x	i	x	x	x	i	x	i	i	x									x	x											
<i>Lambia</i>																														x	i	x
<i>Monostroma</i>																														x	x	x
<i>Prasiola</i>																				x										x	x	x
<i>Ulothrix</i>																																x
<i>Ulva</i>		x	x	x	i	i	i	i	x	i	x	i	x	i	i	i	x			x										x	i	x
<b>Total (sin interpolar)</b>	<b>1</b>	<b>32</b>	<b>1</b>	<b>10</b>	<b>6</b>	<b>12</b>		<b>7</b>	<b>34</b>	<b>1</b>	<b>52</b>	<b>12</b>	<b>21</b>				<b>17</b>	<b>30</b>	<b>3</b>	<b>30</b>	<b>21</b>	<b>4</b>		<b>3</b>		<b>6</b>		<b>35</b>	<b>7</b>	<b>25</b>		
<b>Total (interpolado)</b>	<b>1</b>	<b>32</b>	<b>21</b>	<b>23</b>	<b>21</b>	<b>25</b>	<b>24</b>	<b>27</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>58</b>	<b>40</b>	<b>36</b>	<b>33</b>	<b>33</b>	<b>33</b>	<b>34</b>	<b>31</b>	<b>3</b>	<b>30</b>	<b>21</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>35</b>	<b>18</b>	<b>25</b>	







## Apéndice 4.

Grupo funcional de los géneros de macroalgas del litoral argentino e Islas Malvinas con briozoos epibiontes.

	Género	Grupo funcional
1	<i>Acanthococcus</i>	4
2	<i>Ahnfeldtia</i>	4
3	<i>Aphanocladia</i>	1
4	<i>Ballia</i>	1
5	<i>Bostrychia</i>	1
6	<i>Callophyllis</i>	3
7	<i>Camontagnea</i>	1
8	<i>Callithamnion</i>	1
9	<i>Ceramium</i>	1
10	<i>Chondria</i>	4
11	<i>Cladodonta</i>	2
12	<i>Epymenia</i>	3
13	<i>Falklandiella</i>	1
14	<i>Georgiella</i>	1
15	<i>Gigartina</i>	3
16	<i>Gracilaria</i>	4
17	<i>Griffithsia</i>	1
18	<i>Heterosiphonia</i>	1
19	<i>Hymenena</i>	2
20	<i>Iridaea</i>	3
21	<i>Sarcothalia</i>	3
22	<i>Lophurella</i>	4
23	<i>Medeiothamnion</i>	1
24	<i>Myriogramme</i>	2
25	<i>Nothogenia</i>	3
26	<i>Phycodrys</i>	2
27	<i>Picconiella</i>	1
28	<i>Plocamium</i>	3
29	<i>Pseudophycodrys</i>	2
30	<i>Pterosiphonia</i>	1
31	<i>Ptilonia</i>	2
32	<i>Rhodymenia</i>	3
33	<i>Schizoseris</i>	2
34	<i>Chaetomorpha</i>	1
35	<i>Codium</i>	4
36	<i>Ulva</i>	2
37	<i>Cladostephus</i>	1
38	<i>Desmarestia</i>	3
39	<i>Dictyota</i>	3
40	<i>Microzonia</i>	3
41	<i>Sphacelaria</i>	1
42	<i>Stypocaulon</i>	1





## Apéndice 6.

Clasificación de todas las macroalgas con briozoos epibiontes analizadas, según Algaebase ([www.algaebase.org](http://www.algaebase.org)).

Género	Tribu	Subfamilia	Familia	Orden	Subclase	Clase	Phylum	Reino
<i>Acanthococcus</i>	-	-	Cystocloniaceae	Gigartinales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Ahnfeldtia</i>	-	-	Ahnfeltiaceae	Ahnfeltiales	Ahnfeltiophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Antithamnion</i>	Antithamnieae	Ceramioideae	Ceramiaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Aphanocladia</i>	-	-	Rhodomelaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Ballia</i>	-	-	Balliaceae	Balliales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Bostrychia</i>	Bostrychieae	-	Rhodomelaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Bossiella</i>	-	Corallinoideae	Corallinaceae	Corallinales	Corallinophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Callophyllis</i>	-	-	Kallymeniaceae	Gigartinales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Catenella</i>	-	-	Caulacanthaceae	Gigartinales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Camontagnea</i>	-	-	Rhodothamniellaceae	Palmariales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Callithamnion</i>	Callithamnieae	-	Callithamniaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Ceramium</i>	Ceramiaceae	Ceramioideae	Ceramiaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Chondria</i>	Chondrieae	-	Rhodomelaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Cladodonta</i>	Phycodryeae	Phycodryoideae	Delesseriaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Gastroclonium</i>	-	-	Champiaceae	Rhodymeniales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Corallina</i>	-	Corallinoideae	Corallinaceae	Corallinales	Corallinophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Curdiea</i>	-	-	Gracilariaceae	Gracilariales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Delesseria</i>	Delesserieae	Delesserioideae	Delesseriaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Delisea</i>	-	-	Bonnemaisoniaceae	Bonnemaisoniales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Epymenia</i>	-	-	Rhodymeniaceae	Rhodymeniales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Falklandiella</i>	Ptiloteae	-	Wrangeliaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Georgiella</i>	Ptiloteae	-	Wrangeliaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Gigartina</i>	-	-	Gigartinaceae	Gigartinales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Gracilaria</i>	-	-	Gracilariaceae	Gracilariales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Griffithsia</i>	Griffithsieae	-	Wrangeliaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Gymnogongrus</i>	-	-	Phylloporaceae	Gigartinales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Heterosiphonia</i>	-	-	Dasyaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Hildenbrandia</i>	-	-	Hildenbrandiaceae	Hildenbrandiales	Hildenbrandiophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Hymenena</i>	Cryptopleureae	Phycodryoideae	Delesseriaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae

Género	Tribu	Subfamilia	Familia	Orden	Subclase	Clase	Phylum	Reino
<i>Hymenocladopsis</i>	-	-	Fryellaceae	Rhodymeniales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Iridaea</i>	-	-	Gigartineae	Gigartinales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Sarcothalia</i>	-	-	Gigartineae	Gigartinales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Jania</i>	Janieae	Corallinoideae	Corallinaceae	Corallinales	Corallinophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Kallymenia</i>	-	-	Kallymeniaceae	Gigartinales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Lophurella</i>	Polysiphonieae	-	Rhodomelaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Medeiothamnion</i>	Sphondylothamnieae	-	Wrangeliaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Melobesia</i>	-	Melobesioideae	Hapalidiaceae	Corallinales	Corallinophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Myriogramme</i>	Myriogrammeae	Phycodryoideae	Delesseriaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Nereoginkgo</i>	-	-	Kallymeniaceae	Gigartinales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Neuroglossum</i>	Schizoserideae	Phycodryoideae	Delesseriaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Nothogenia</i>	-	-	Scinaiceae	Nemaliales	Nemaliophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Pantoneura</i>	-	-	Delesseriaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Phycodrys</i>	Phycodryeae	Phycodryoideae	Delesseriaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Phyllophora</i>	-	-	Phylloporaceae	Gigartinales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Picconiella</i>	-	-	Rhodomelaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Plocamium</i>	-	-	Plocamiaceae	Plocamiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Polysiphonia</i>	Polysiphonieae	-	Rhodomelaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Pseudophycodrys</i>	Hemineureae	Delesserioideae	Delesseriaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Pterosiphonia</i>	Pterosiphonieae	-	Rhodomelaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Ptilonia</i>	-	-	Bonnemaisoniaceae	Bonnemaisoniales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Rhodymenia</i>	-	-	Rhodymeniaceae	Rhodymeniales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Sarcodia</i>	-	-	Sarcodiaceae	Gigartinales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Schizoseris</i>	Schizoserideae	Phycodryoideae	Delesseriaceae	Ceramiales	Rhodymeniophycidae	Florideophyceae	Rhodophyta	Plantae
<i>Chaetomorpha</i>	-	-	Cladophoraceae	Cladophorales	-	Ulvophyceae	Chlorophyta	Plantae
<i>Codium</i>	-	-	Codiaceae	Bryopsidales	-	Bryopsidophyceae	Chlorophyta	Plantae
<i>Ulva</i>	-	-	Ulvaceae	Ulvales	-	Ulvophyceae	Chlorophyta	Plantae
<i>Lambia</i>	-	-	Bryopsidaceae	Bryopsidales	-	Bryopsidophyceae	Chlorophyta	Plantae
<i>Adenocystis</i>	-	-	Adenocystaceae	Ectocarpales	-	Phaeophyceae	Heterokontophyta	Chromista
<i>Cladostephus</i>	-	-	Sphacelariaceae	Sphacelariales	-	Phaeophyceae	Heterokontophyta	Chromista
<i>Cystosphaera</i>	-	-	Seirococcaceae	Fucales	-	Phaeophyceae	Heterokontophyta	Chromista
<i>Desmarestia</i>	-	-	Desmarestiaceae	Desmarestiales	-	Phaeophyceae	Heterokontophyta	Chromista
<i>Dictyota</i>	Dictyoteae	-	Dictyotaceae	Dictyotales	-	Phaeophyceae	Heterokontophyta	Chromista
<i>Ectocarpus</i>	-	-	Ectocarpaceae	Ectocarpales	-	Phaeophyceae	Heterokontophyta	Chromista
<i>Himantothallus</i>	-	-	Desmarestiaceae	Desmarestiales	-	Phaeophyceae	Heterokontophyta	Chromista

<b>Género</b>	<b>Tribu</b>	<b>Subfamilia</b>	<b>Familia</b>	<b>Orden</b>	<b>Subclase</b>	<b>Clase</b>	<b>Phylum</b>	<b>Reino</b>
<i>Lessonia</i>	-	-	Lessoniaceae	Laminariales	-	Phaeophyceae	Heterokontophyta	Chromista
<i>Macrocystis</i>	-	-	Laminariaceae	Laminariales	-	Phaeophyceae	Heterokontophyta	Chromista
<i>Microzonia</i>	-	-	Cutleriaceae	Cutleriales	-	Phaeophyceae	Heterokontophyta	Chromista
<i>Sphacelaria</i>	-	-	Sphacelariaceae	Sphacelariales	-	Phaeophyceae	Heterokontophyta	Chromista
<i>Stypocaulon</i>	-	-	Stypocaulaceae	Sphacelariales	-	Phaeophyceae	Heterokontophyta	Chromista

## TRABAJOS PUBLICADOS EN RELACIÓN A LA PRESENTE TESIS DE DOCTORADO

Liuzzi MG y López Gappa J (2008). The distribution of colonies of the bryozoan *Antarctothoa bougainvillei* on the red alga *Hymenena laciniata*. *Hydrobiologia*, 65: 65-73.

Liuzzi MG y López Gappa J (2008). Macrofaunal assemblages associated with coralline turf: species turnover and changes in structure at different spatial scales. *Marine Ecology Progress Series*, 363: 147-156.

López Gappa J y Liuzzi MG (2008). A new Antarctic *Osthimosia* (Bryozoa, Cheilostomata, Celleporidae) with dimorphic zooids. *Polar Biology*, 32: 47-51.