

LOS ORGANISMOS INCRUSTANTES DEL PUERTO DE MAR DEL PLATA

II. BIOLOGIA Y ECOLOGIA DE BALANUS AMPHITRITE Y  
BALANUS TRIGONUS (CRUSTACEA-CIRRIPEDIA) \*

Lic. Eduardo Spivak \*\*

Lic. Ricardo Bastida \*\*\*

Lic. Silvia G. L'Hoste \*\*

Ing. Quím. Humberto Adabbo

\* Trabajo realizado con subsidios acordados por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC) y el Servicio Naval de Investigación y Desarrollo (Programa ECOMAR I), y por Convenio con el Instituto de Biología Marina.

\*\* Becarios del CONICET.

\*\*\* LEMIT y Miembro de la Carrera del Investigador Científico del CONICET. Responsable del Area Estudios Biológicos del CIDEPINT (Centro de Investigación y Desarrollo en Tecnología de Pinturas (CIDEPINT)).

---

## INTRODUCCION

---

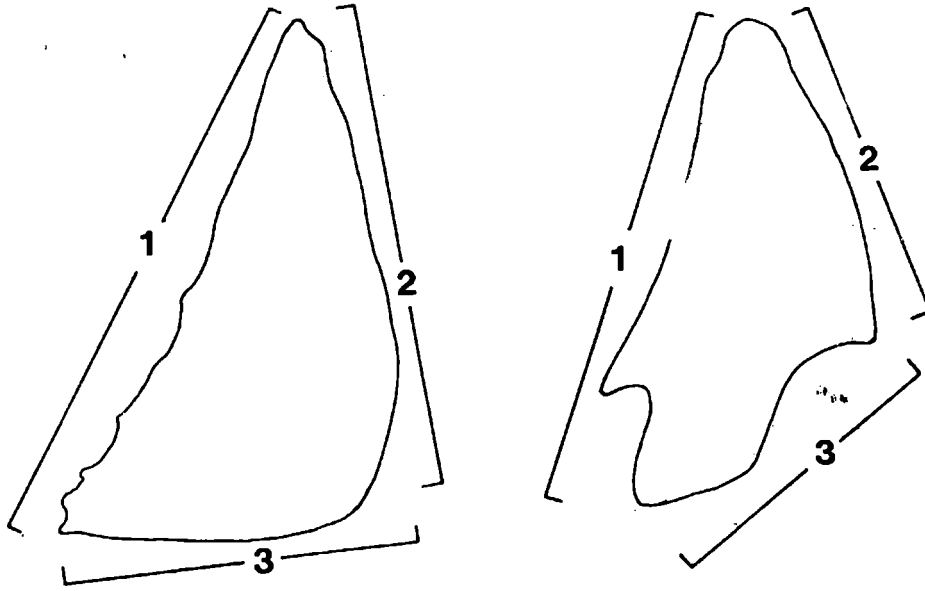
Los cirripedios constituyen uno de los grupos de crustáceos menos conocidos de la Argentina y, hasta que se iniciaron los estudios sobre fouling, no existían investigaciones regionales de tipo sistemático, biológico o ecológico.

Por su agresividad y alta resistencia a los sistemas de control, los cirripedios encierran especial interés en el conocimiento de las incrustaciones biológicas.

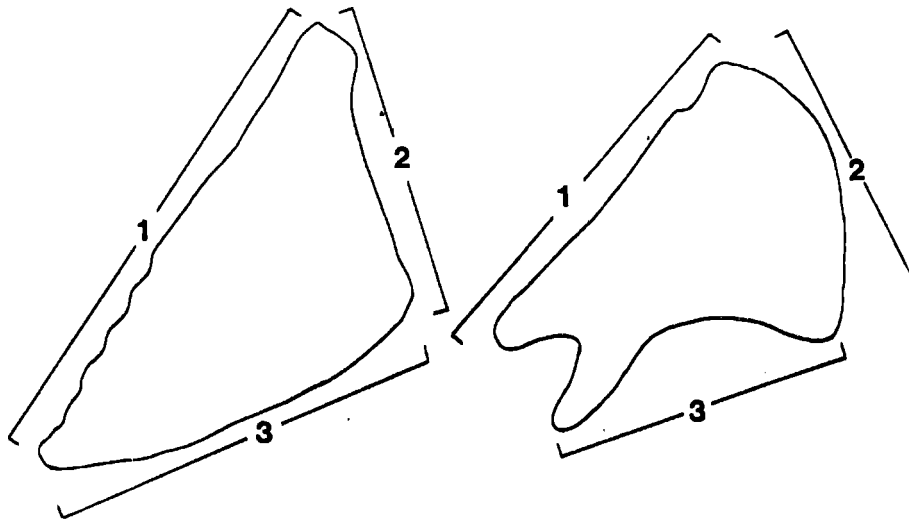
Los cirripedios seleccionados para la realización del presente estudio, Balanus amphitrite y Balanus trigonus, son los más importantes de las comunidades incrustantes del puerto de Mar del Plata. Los ejemplares de Balanus amphitrite estudiados pertenecen, de acuerdo a las consideraciones de Darwin (1854), a la primera de las nueve variedades de Balanus amphitrite por él descritas: Balanus amphitrite var. communis. La gran diversidad de esta especie y la dificultad de decidir si las diferentes variedades debían ser consideradas como tales o como especies separadas, preocupó en su momento a Darwin (pp. 242). Un intento de solucionar este intrincado problema fue realizado por Harding (1962), quien revisó los tipos de Darwin y redistribuyó las variedades en cuatro especies separadas, que constan de nueve subespecies. De acuerdo con este autor, nuestros especímenes corresponden a la subespecie Balanus amphitrite amphitrite.

Las características de esta zona portuaria de Mar del Plata y de las especies que integran el fouling local han sido detalladas en varias contribuciones previas (Bastida, 1968, 1971 a y b, 1972).

Las dos especies objeto de esta investigación, son cosmopolitas, se encuentran en la mayor parte de los puertos del mundo y han sido estudiadas en otras latitudes (Edmonson e Ingram, 1939; Mawatari, Hirosaki, Kobayashi, 1964; Miyakasi, 1938; Moore y Frue, 1969; Moore y Mc Pheron, 1963; Relini y Giordano, 1969; Relini y Relini Orsi,



Balanus trigonus



Balanus amphitrite

Fig. 1.- Medidas del scutum y tergum consideradas en el presente estudio

1969; Sandison, 1962; Skerman, 1958; Werner, 1967). Pese a ello fue necesario realizar investigaciones sobre las poblaciones locales debido a la gran variabilidad morfológica y fisiológica que caracteriza a estas dos especies.

Este estudio ha sido encarado para conocer todos aquellos aspectos básicos de Balanus amphitrite y B. Trigonus, como ser los ciclos de fijación, distribución batimétrica, ritmo de crecimiento y comportamiento ante los sistemas tóxicos de control a base de pinturas antiincrustantes.

---

## MATERIAL Y METODOS

---

Las muestras biológicas estudiadas son de diverso origen: algunas han sido tomadas de las construcciones portuarias, otras corresponden a colecciones del Laboratorio de Incrustaciones Biológicas obtenidas en años anteriores y la mayoría de ellas provienen de la balsa experimental.

Las características de esta balsa han sido detalladas en trabajos previos (Rascio, 1969; Bastida, 1971 a), si bien para el presente ensayo se efectuaron ciertas modificaciones en los paneles inertes. Estos paneles, distribuidos desde superficie hasta dos metros de profundidad, presentan un ancho de 10 centímetros, siendo su largo variable. El panel superior (A) o de línea tiene 46 centímetros de longitud, aunque sólo el tercio inferior se encuentra sumergido. Los tres restantes (paneles B, C y D), llamados de carena, tienen un largo uniforme de 36 centímetros.

En el mes de diciembre de 1973 se sumergieron 6 bastidores, un total de 12 series de paneles, de las cuales fueron retiradas dos en cada inspección mensual. Una serie, que había permanecido sumergida durante el mes inmediato anterior, era reemplazada por otra de paneles limpios y arenados, a los efectos de poder obtener un nuevo registro de la fijación mensual. La otra, en cambio, registraba la fijación acumulada desde el comienzo del ensayo, permitiendo observar de esta forma las variaciones de las poblaciones a lo largo

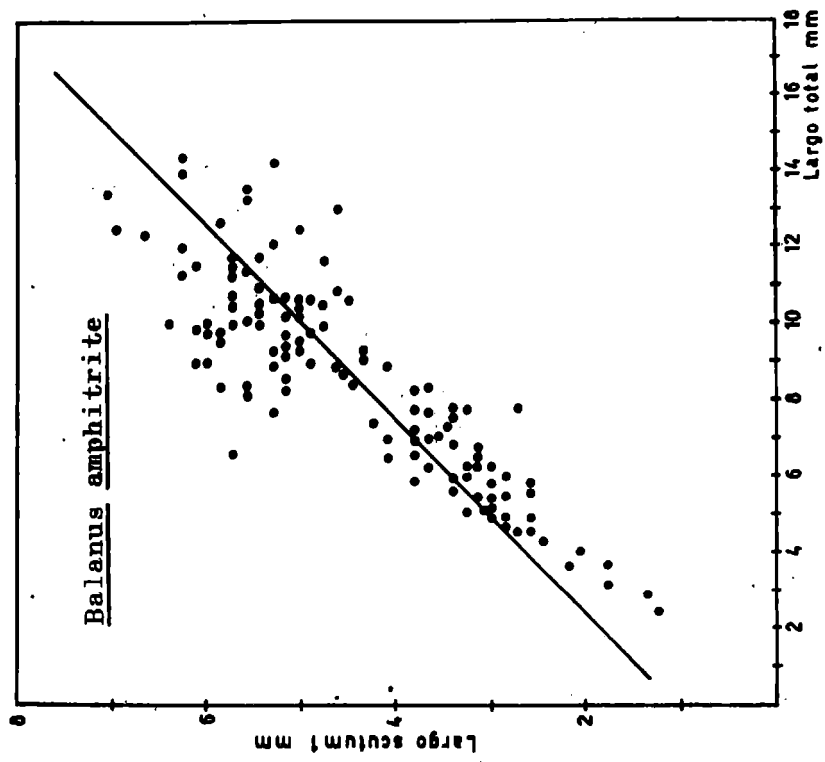
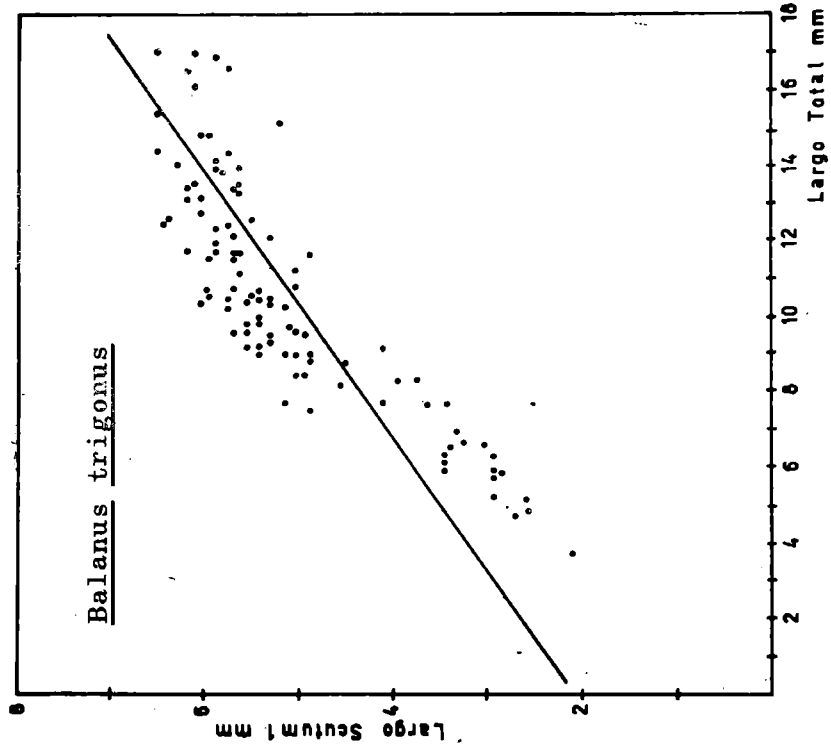


Figura 2.- Relación largo scutum 1 - largo total

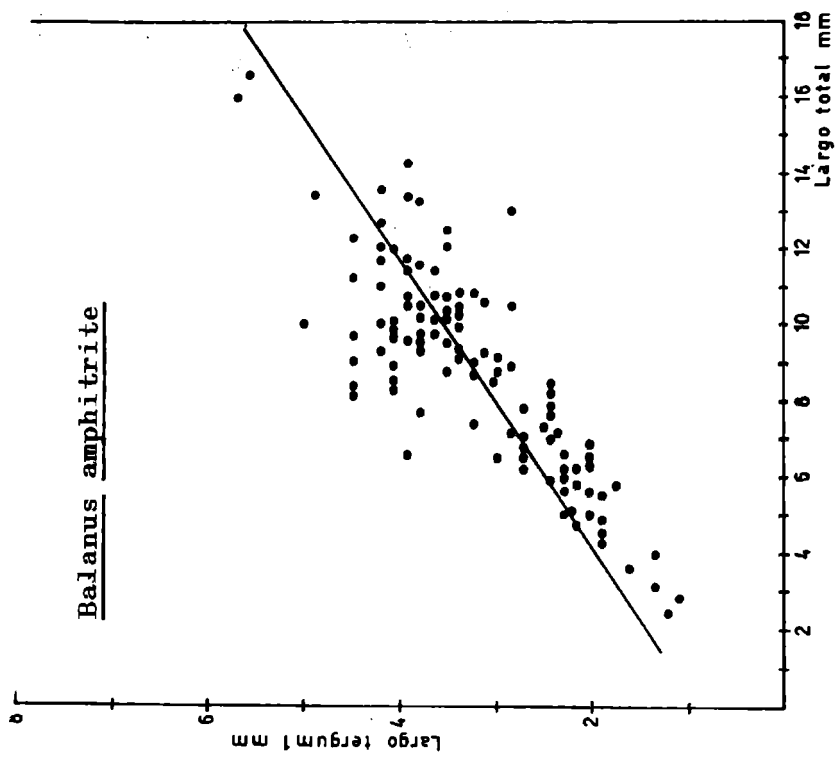
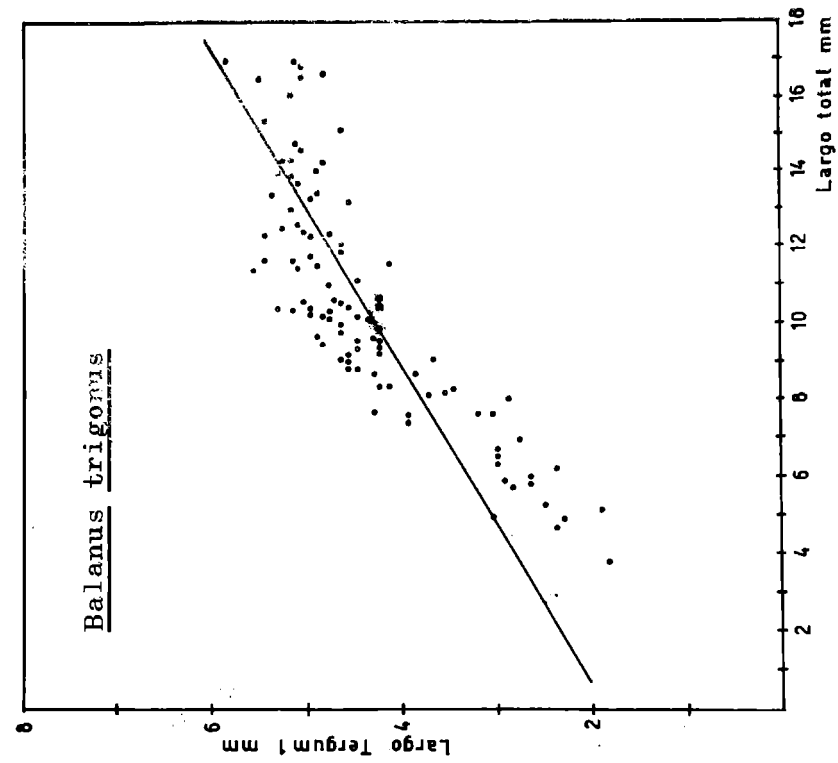


Figura 3.- Relación largo tergum 1 - largo total

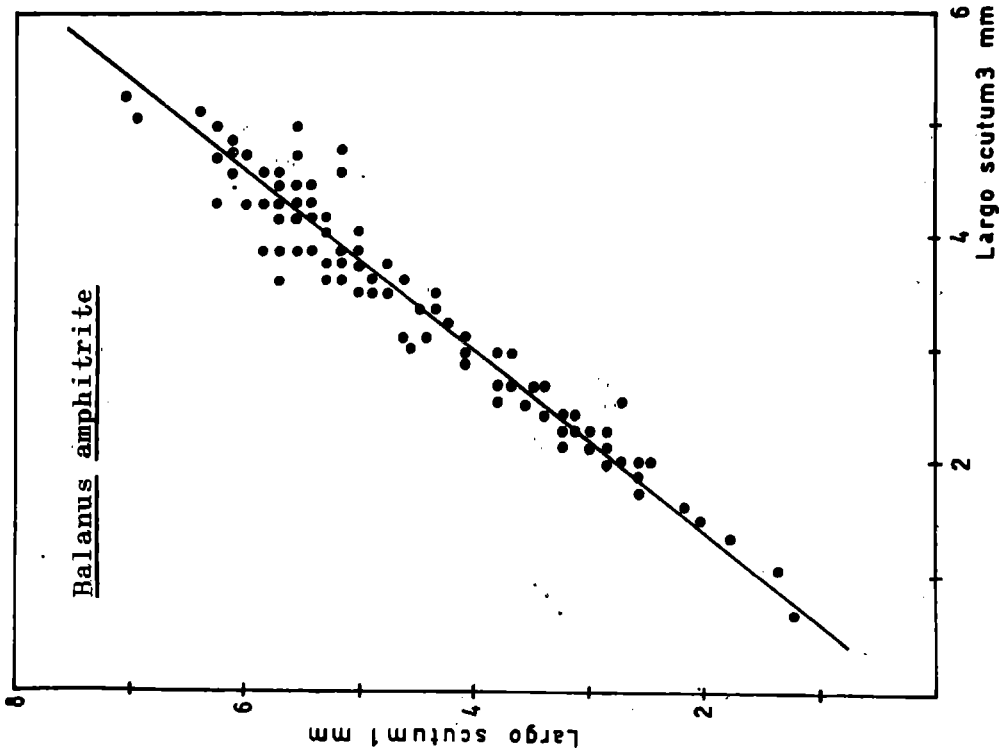
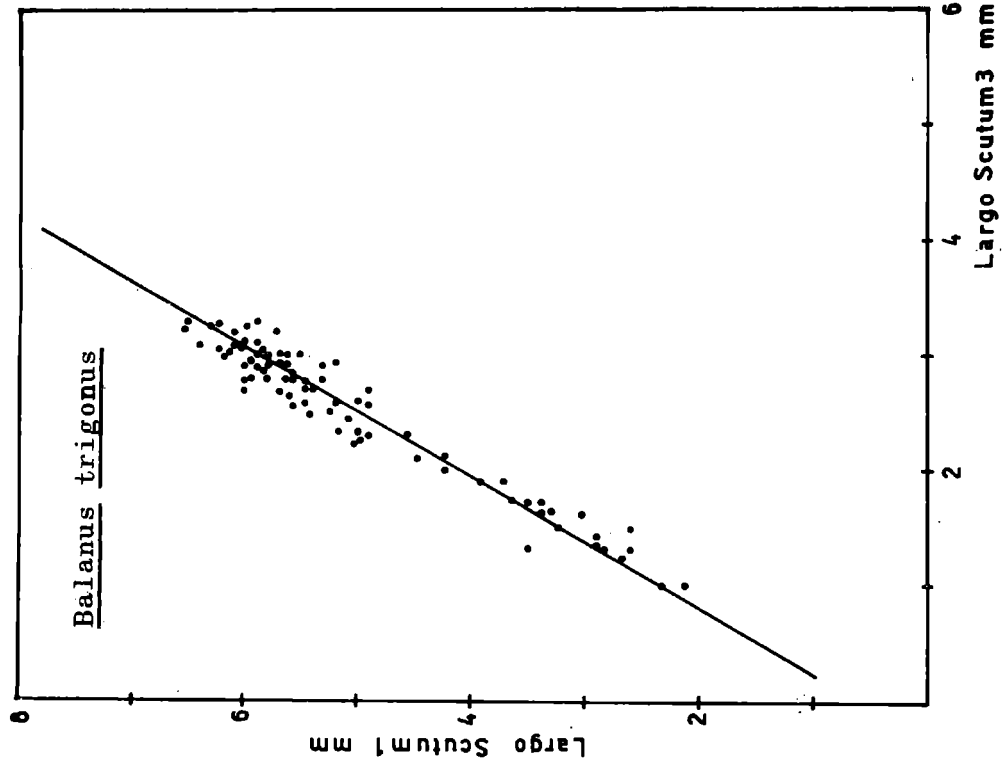


Figura 4.- Relación largo scutum 1 - largo scutum 3

de un ciclo anual.

En todos los casos, los paneles fueron transportados al laboratorio en envases de polietileno conteniendo agua de mar. Una vez allí fueron fijados con formol neutralizado al 5 %.

Posteriormente cada panel fue analizado con el fin de obtener diversos datos sobre la fijación de cirripedios: número de individuos, densidad, proporción de especies, mortalidad. Asimismo, para cada panel fue trazado un plano con la ubicación de cada individuo para posteriores estudios de distribución espacial.

Por último, los cirripedios fueron desprendidos del panel a fin de posibilitar el estudio de cada individuo mediante su disección, medición, pesaje, etc.

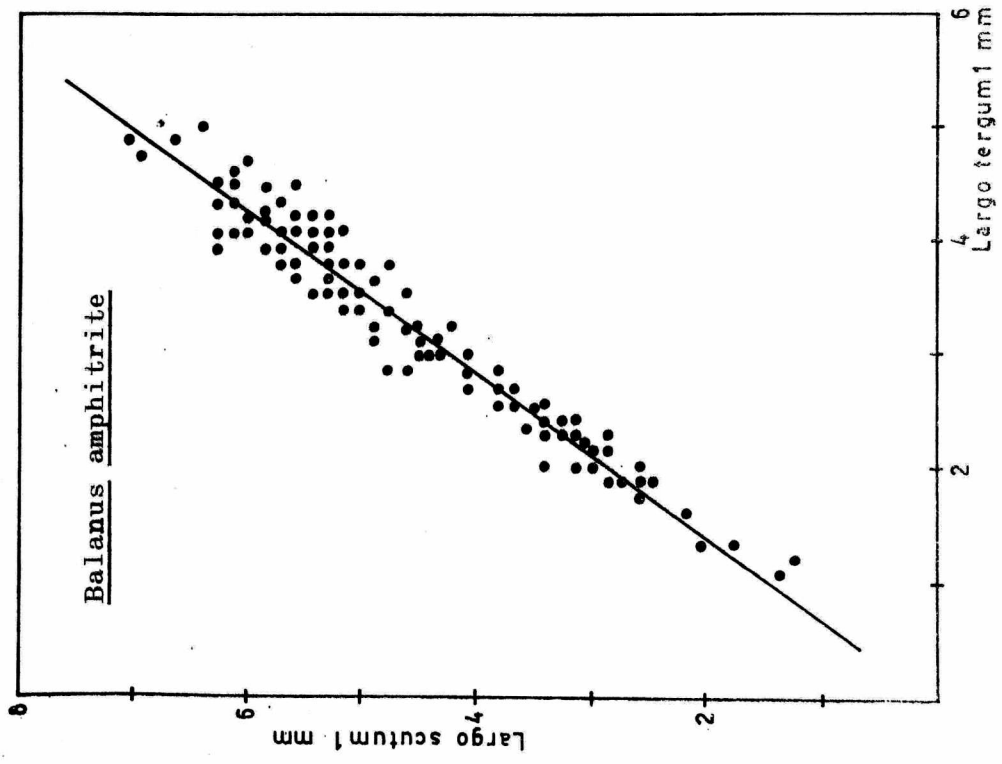
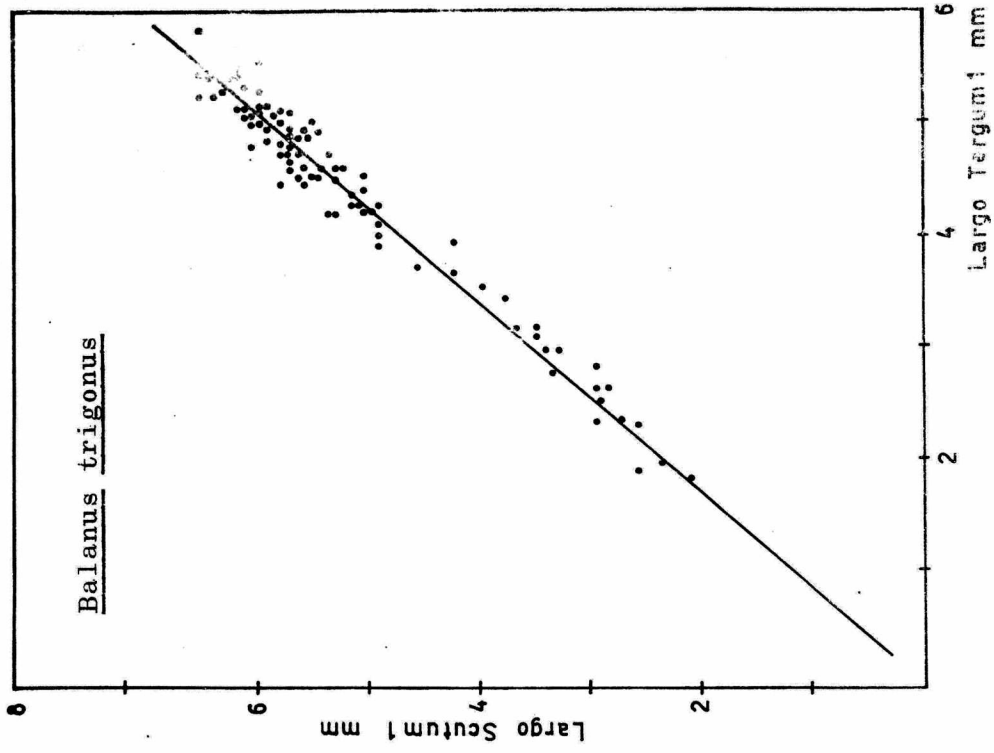
---

#### RELACIONES MORFOLOGICAS

---

Las diversas especies de cirripedios balanomorfos presentan una considerable variabilidad morfológica, resultado de su capacidad de adaptación a diferentes sustratos, a altas densidades de fijación y en términos generales a las diversas condiciones ambientales que tipifican las áreas portuarias. Muchas de estas especies presentan una distribución geográfica muy amplia que ha conducido a la formación de distintas razas o incluso subespecies. De esta forma se han originado problemas taxonómicos, que han sido enfocados de distintas maneras a lo largo del tiempo (Darwin, 1854; Harding, 1962; Henry, 1959; Hiro, 1938; Pilsbry, 1916; Utinomi, 1967).

Hasta el presente no se habían estudiado los parámetros morfológicos de las poblaciones argentinas de Balanus amphitrite y B. trigonus. Estas costas brindan una interesante oportunidad para efectuar comparaciones entre las numerosas poblaciones de ambas especies que se encuentran a lo largo de las mismas y especialmente en áreas portuarias. Estos estudios posibilitan, además, conocer los efectos de la densidad sobre las poblaciones y otros aspectos de naturaleza más



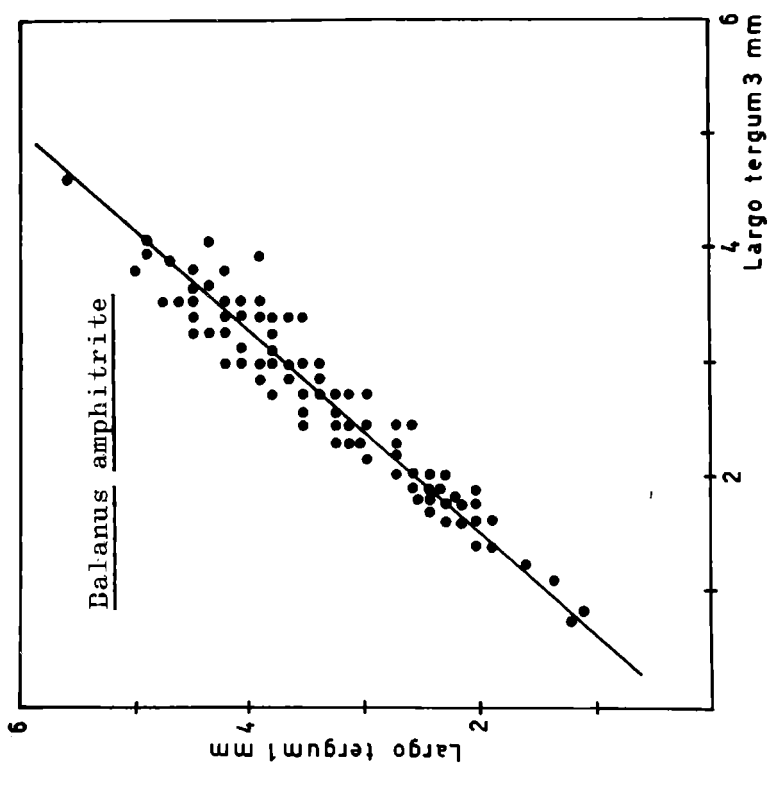
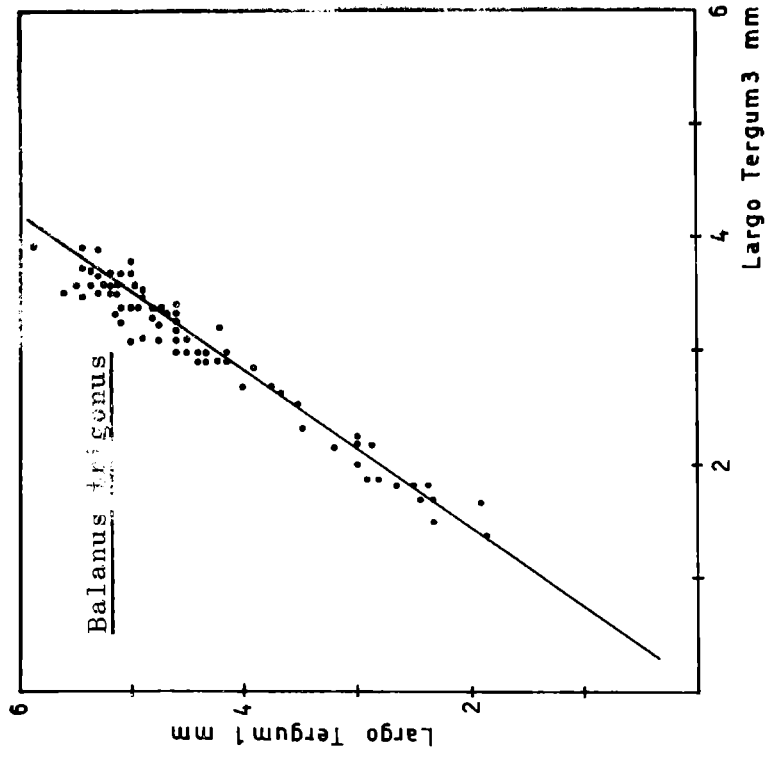


Figura 6.- Relación largo tergum 1 - largo tergum 3

aplicada, tales como la detección de alteraciones en el crecimiento por acción de los tóxicos, lugar de origen del fouling de una embarcación mediante la identificación de sus poblaciones, etc.

Las mediciones necesarias para establecer las diversas relaciones morfológicas se efectuaron tratando que las mismas no se vieran afectadas por la densidad de la fijación y la forma de obtención de los especímenes. A través de la observación superficial de las poblaciones del puerto de Mar del Plata se pudo comprobar que tanto el largo careno-rostral (largo mayor de la base), como la altura del ejemplar, eran notablemente afectados por ambos factores.

En cambio, el largo del scutum resultó la mejor forma para obtener medidas precisas de cada individuo, según ya había sido establecido por otros autores (Barnes y Healy, 1965; Petersen, 1956). La principal razón de esto es que el scutum siempre está presente en las muestras, al margen de los métodos de recolección empleados, mientras que otras estructuras y consecuentemente sus medidas (largo total, altura, volumen, peso total) pueden alterarse en ciertos ejemplares por daños ocasionados durante su colección. Incluso el scutum ofrece posibilidades de medidas precisas para animales de tipo "cilíndrico", o sea, aquellos cuya forma ha sido muy afectada por alta densidad de fijación.

Por tal motivo, se enfocó la atención en la forma y dimensiones de las valvas operculares y también en las dimensiones de la abertura, ya que la misma está relacionada con las del scutum y tergum. Por otra parte, las valvas operculares han servido de base para realizar estudios en los que se comparan poblaciones y se discuten problemas de especiación (Barnes y Healy, 1966, 1969, 1971; Sandison, 1962 y Yamaguchi, 1973).

Para el estudio de las relaciones morfológicas se analizaron 137 ejemplares de Balanus amphitrite y 113 de B. trigonus, procedentes de la balsa de ensayos y de zonas portuarias adyacentes.

Cada ejemplar analizado fue sometido a una rutina de trabajo, consistente en:

- a) medición del largo careno-rostral y la altura, con

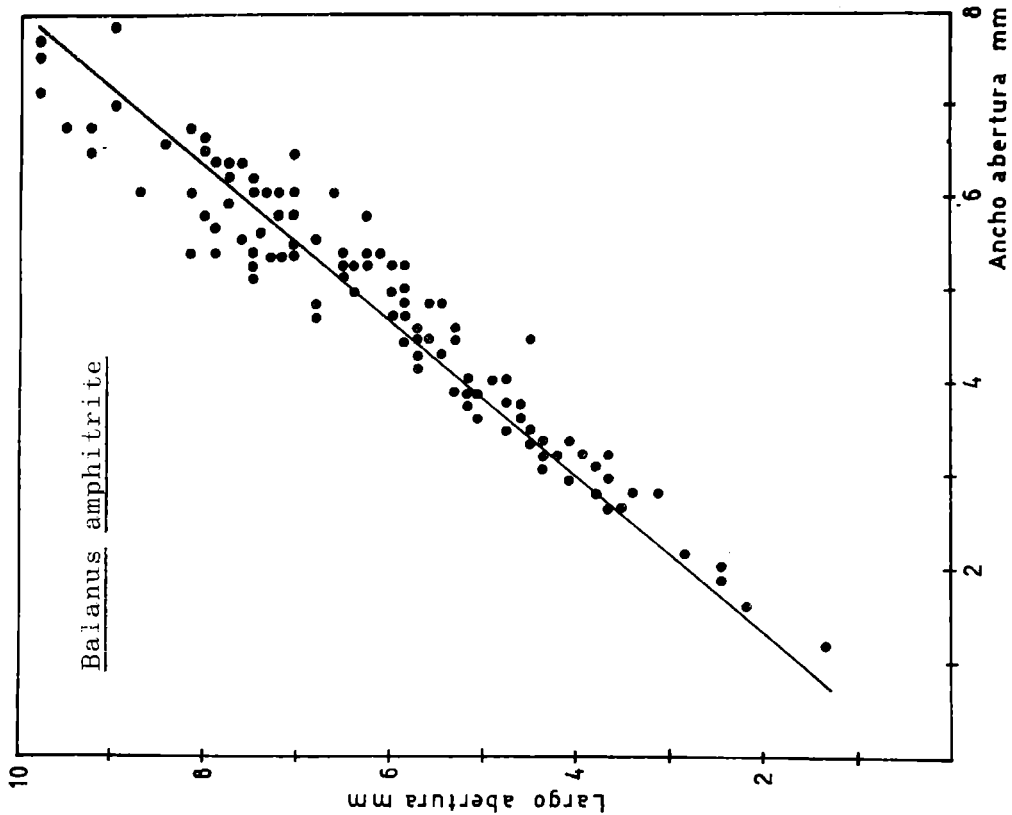
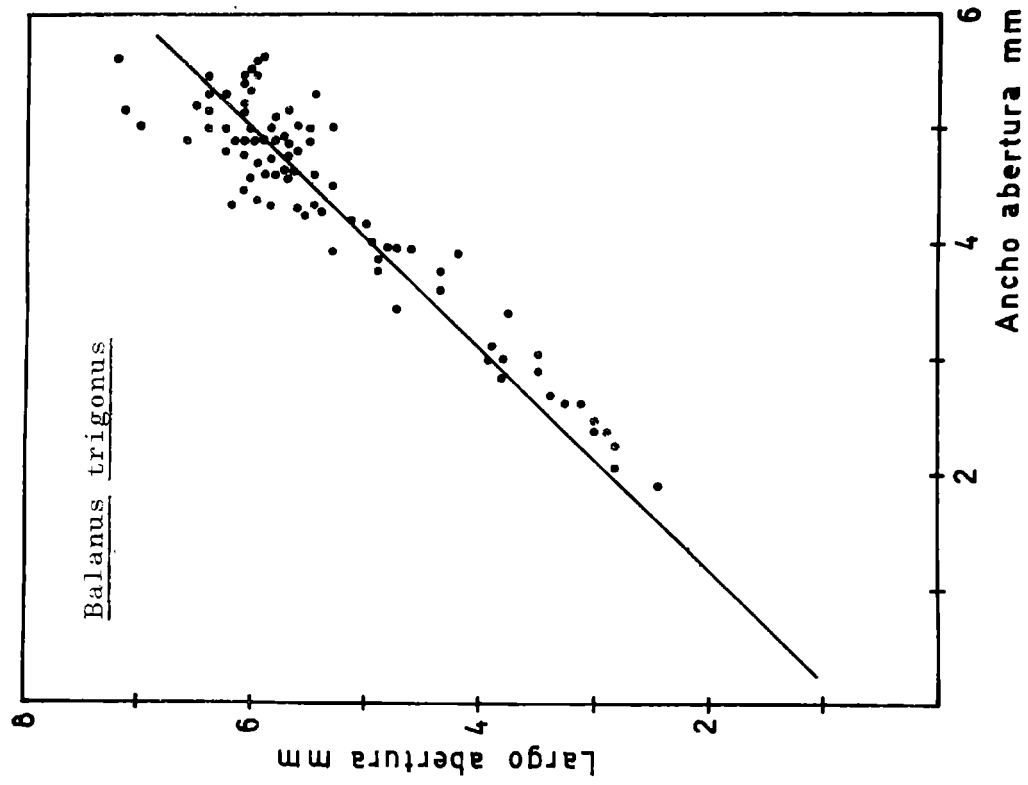


Figura 7.- Relación largo abertura - ancho abertura

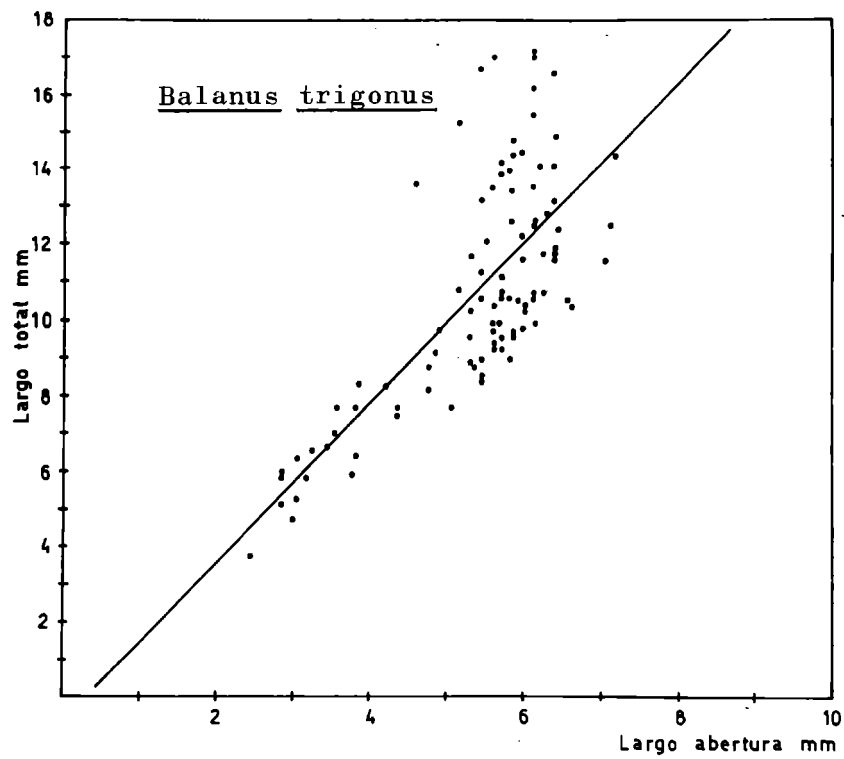
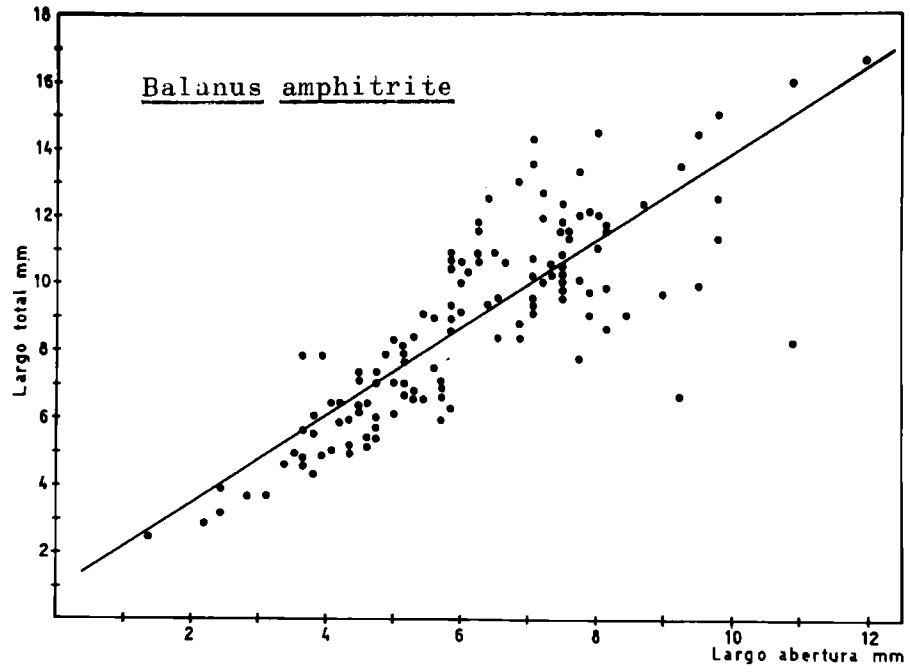


Figura 8.- Relación largo total - largo abertura

calibre;

- b) medición del largo y ancho de la abertura con ocular micrométrico bajo estereomicroscopio;
- c) disección de las valvas operculares; y
- d) medición de las distintas dimensiones de scuta y terga con ocular micrométrico bajo estereomicroscopio (fig. 1).

En base a los datos obtenidos se procedió a establecer una serie de relaciones, que se resumen en la tabla I.

El crecimiento de scuta y terga resultó isométrico en ambas especies. Así lo confirman los elevados valores de correlación lineal que presentan tanto las relaciones entre las distintas medidas que definen la forma de cada una de estas estructuras, como las que existen entre las medidas de ambas (fig. 4 a 6). Es importante aclarar que los ejemplares analizados provenían de lotes extraídos en distintos sitios y en fechas muy diversas, lo cual prueba la uniformidad de las poblaciones del área portuaria. Incluso los ejemplares deformes, como resultado de fijaciones muy densas, presentan valores muy próximos a los de aquellos normales.

La forma de la abertura es una de las características que permiten diferenciar más fácilmente ambas especies. En Balanus amphitrite es constante la forma romboidal, aunque sus dimensiones pueden ser muy variables, llegando en algunos casos a presentar un tamaño mayor que el de la propia base del animal. En Balanus trigonus la forma de la abertura es triangular y sus dimensiones menos variables.

El largo y el ancho de la abertura presentan, pese a sus variaciones, un alto índice de correlación lineal en ambas especies (fig. 7). Este hecho también se presenta para la relación largo de la abertura-largo del scutum, como consecuencia de la íntima asociación anatómica de ambas (figura 9).

En las dos especies analizadas, los parámetros menos vinculados resultaron ser el largo de la base y la altura (fig. 10). Esto se debe a varios factores y en especial a que cuando la densidad de ejemplares es alta, los individuos siguen creciendo en altura, aún cuando su base permane-

TABLA I

Número	Relación	Balanus amphitrite				Balanus trigonus			
		Coefficiente de correlación	Ecuación de regresión	Coefficiente de correlación	Ecuación de regresión	Coefficiente de correlación	Ecuación de regresión	Coefficiente de correlación	Ecuación de regresión
1	Largo 1 scutum - largo base	0,8733	$y = 0,5926 x + 1,0486$	0,8364	$y = 0,2840 x + 2,0930$				
2	Largo 1 tergum - largo base	0,8206	$y = 0,2653 x + 0,9027$	0,8404	$y = 0,2381 x + 1,8468$				
3	Largo 1 scutum - largo 1 tergum	0,9782	$y = 1,5985 x + 0,0311$	0,9818	$y = 1,1721 x - 0,0920$				
4	Largo 1 scutum - largo 3 scutum	0,9772	$y = 1,2357 x + 0,2749$	0,9646	$y = 1,7662 x + 0,5880$				
5	Largo 1 tergum - largo 3 tergum	0,9667	$y = 1,1442 x + 0,2505$	0,9749	$y = 1,4570 x - 0,0880$				
6	Largo abertura - ancho abertura	0,8704	$y = 1,1968 x + 0,3640$	0,9350	$y = 1,0800 x + 0,6557$				
7	Largo base - largo abertura	0,8189	$y = 1,2998 x + 0,7947$	0,7329	$y = 2,1465 x - 0,7150$				
8	Largo 1 scutum - largo abertura	0,9469	$y = 0,6847 x + 0,2808$	0,9479	$y = 0,9220 x + 0,1985$				
9	Largo base - altura	0,7081	$y = 1,0282 x + 3,1582$	0,6935	$y = 1,3424 x + 1,7767$				
10	Largo 1 scutum - altura	0,9001	$y = 0,6072 x + 1,2093$	0,8805	$y = 0,5739 x + 1,2584$				

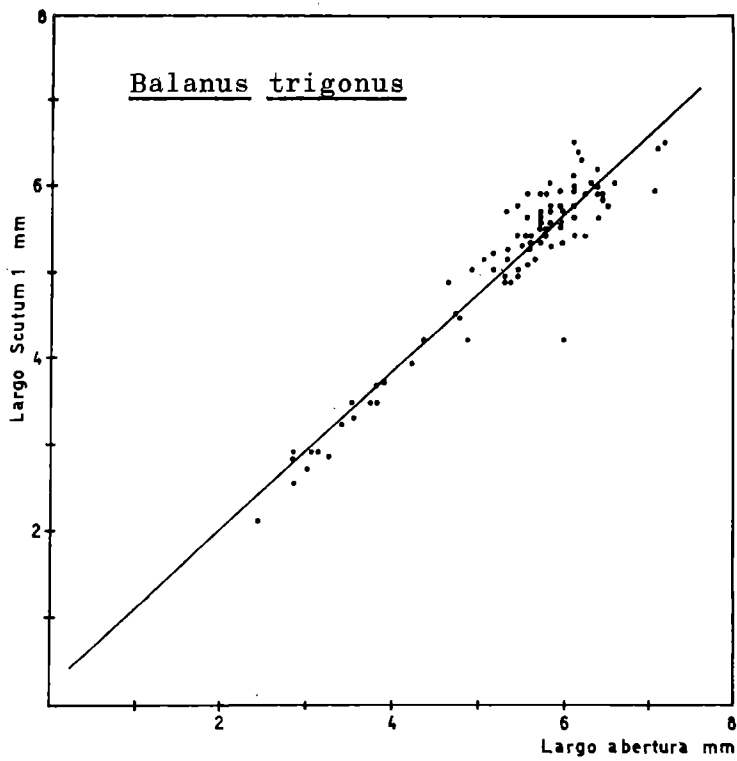
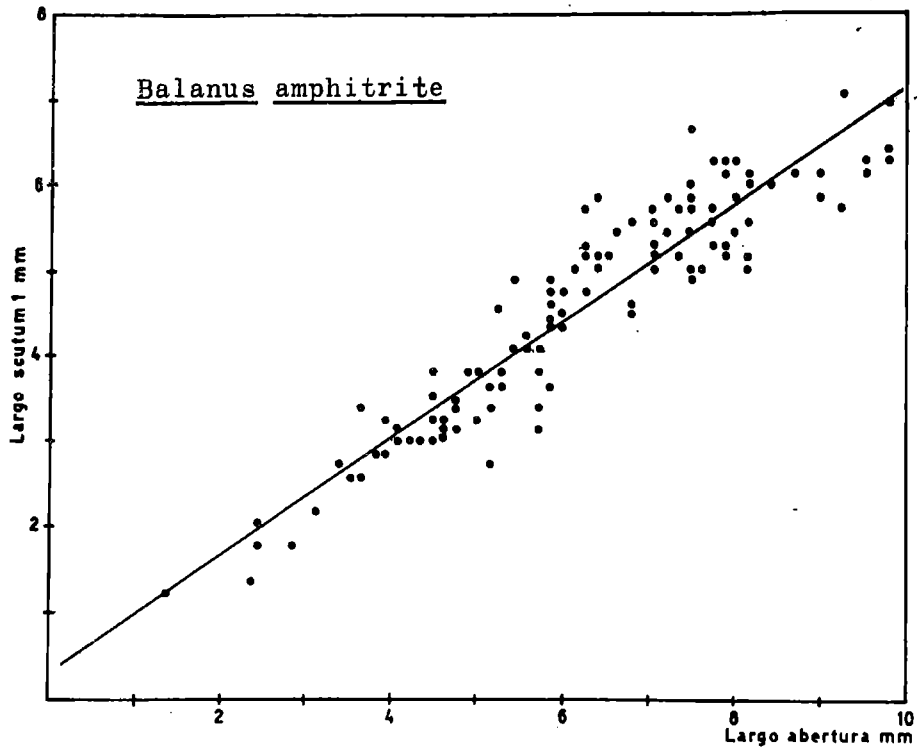


Figura 9.- Relación largo scutum 1 - largo abertura

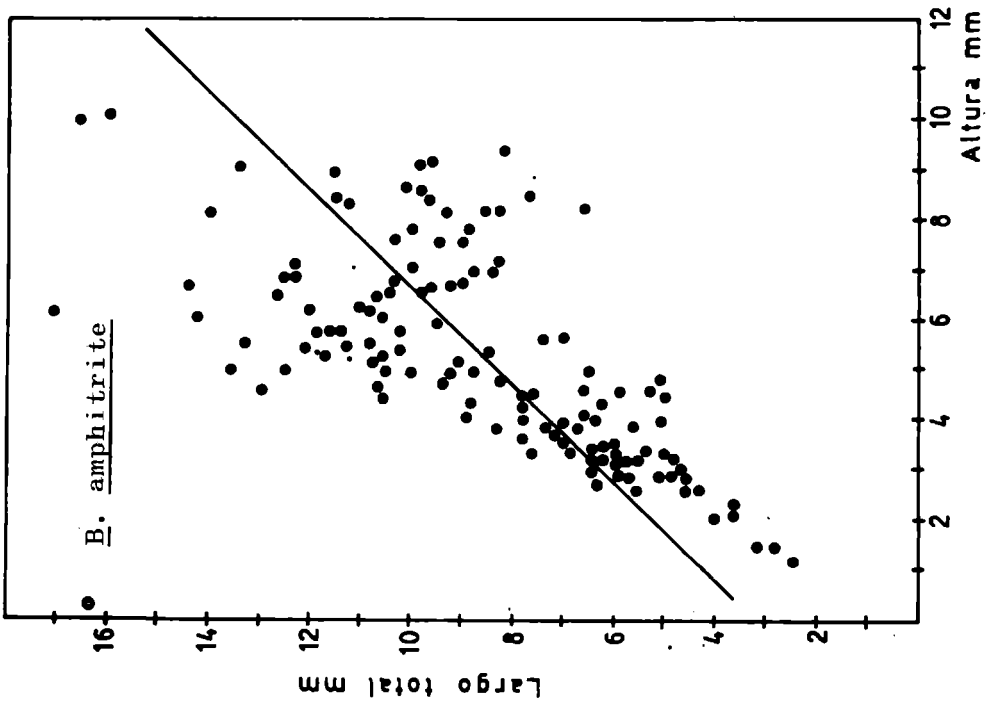
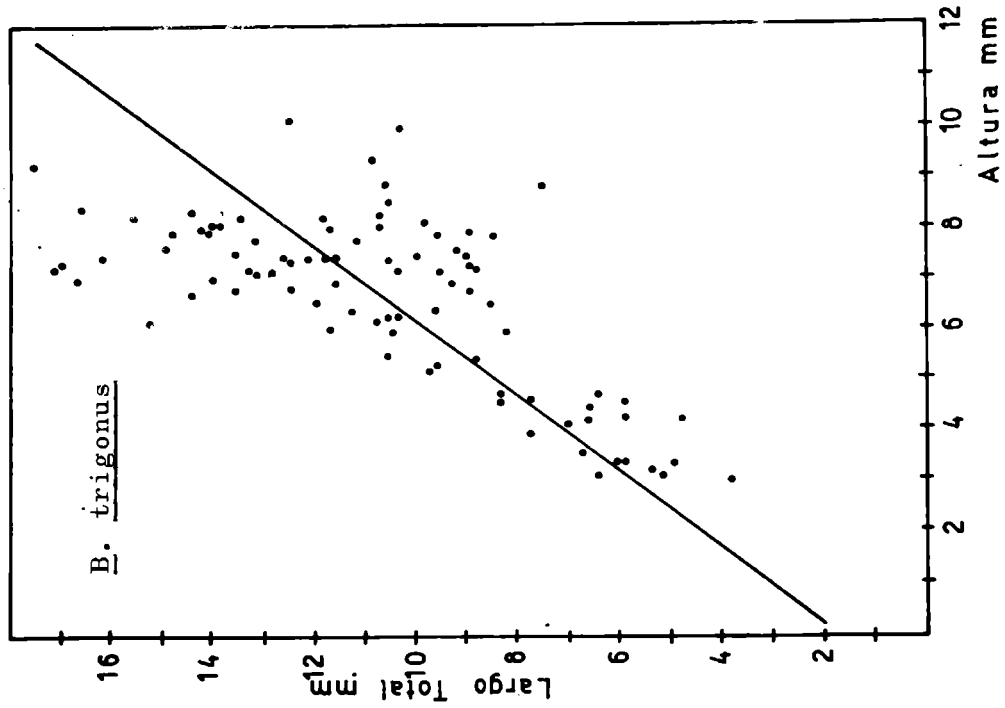


Figura 10.- Relación largo total - altura

ce constante y limitada por el desarrollo de los ejemplares vecinos. Además debe tenerse en cuenta que la acción mecánica del mar produce cierto desgaste sobre el ápice de las conchillas. La relación entre la altura y el largo del scutum, en cambio, está caracterizada por un alto índice de correlación (fig. 11).

### Relacion largo-peso

Para el análisis de la relación largo-peso se decidió prescindir del peso total, pues si bien se sabe que el peso de la conchilla es relativamente constante para un largo dado, el peso de las partes blandas es función del estado sexual y del desarrollo gonadal del individuo. A su vez existe una fuente imponderable de error debido a las alteraciones que sufre la conchilla al ser desprendida del sustrato, por más cuidado que se tenga al hacerlo.

Por tal motivo se decidió estudiar la relación largo-peso del scutum, considerando la utilidad demostrada por esta estructura como referencia del animal entero. Para ello se analizaron 502 ejemplares de Balanus amphitrite y 727 de B. trigonus, que fueron disecados para obtener las valvas operculares, y luego medir y pesar el scutum del lado izquierdo.

De los datos analizados se obtuvieron las siguientes ecuaciones que vinculan el largo y el peso del scutum.

Balanus amphitrite:  $p = 0,0185.L^{3,1558}$  (fig. 12).

Balanus trigonus :  $p = 0,0411.L^{2,9092}$  (fig. 13).

---

### FIJACION

---

La fijación de los cirripedios, como consecuencia de la producción y liberación de larvas, responde a una serie compleja de variables ambientales, en especial la temperatura y la disponibilidad alimentaria. Esto hace que la intensidad de fijación a lo largo del año sea variable según la latitud y la región. En aquellas regiones frías, o incluso

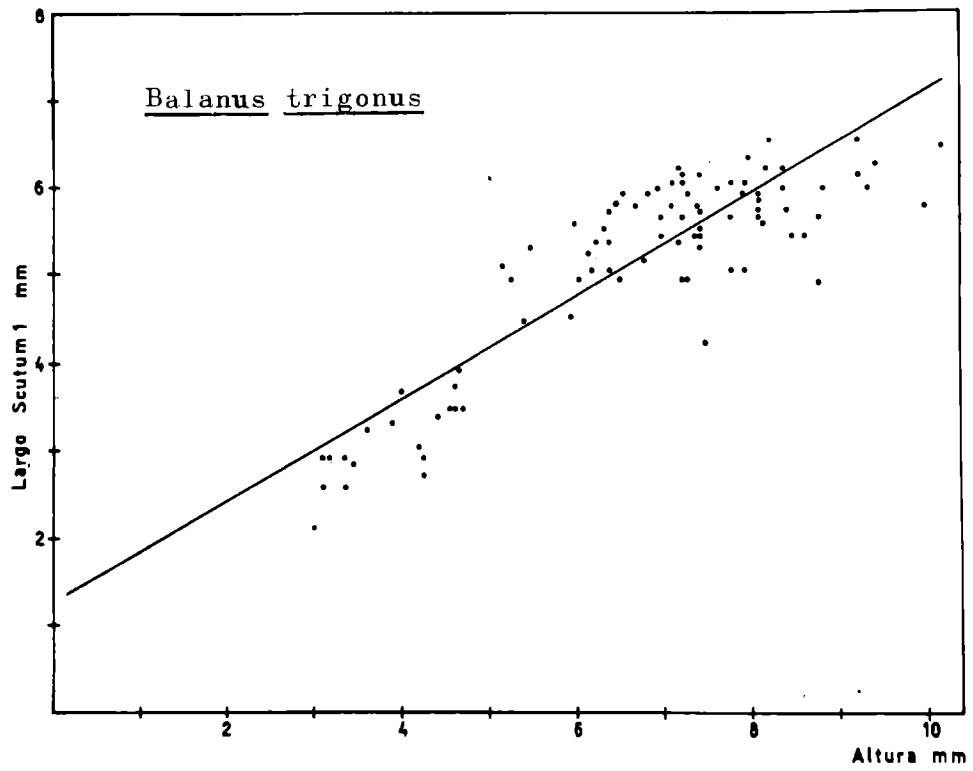
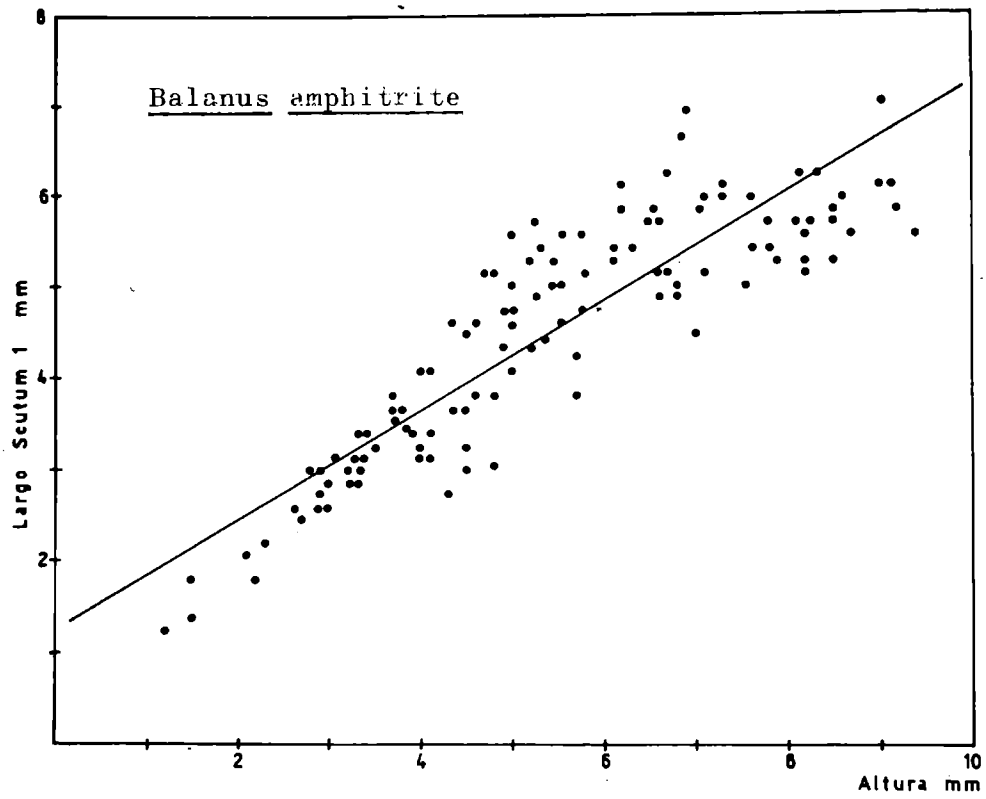


Figura 11.- Relación largo scutum 1 - altura

templadas, la estación de reproducción es muy definida, originándose períodos de fijación más o menos breves pero intensos. Por el contrario, en regiones cálidas ambos fenómenos se producen regularmente a lo largo de todo el año.

El conocimiento de los ciclos de fijación de las principales especies del fouling, constituye uno de los elementos fundamentales desde el punto de vista aplicado de estas investigaciones. Es precisamente en base a este tipo de conocimiento que se pueden evaluar los resultados de los sistemas de control en diferentes regiones.

Con el objeto de conocer exactamente el período de fijación de Balanus amphitrite y B. trigonus en el puerto de Mar del Plata, se analizaron mensualmente los paneles de la balsa experimental a lo largo de un año (18-XII-73/18-XII-74) y a distintas profundidades.

Durante cada inspección se realizó un recuento de los ejemplares de ambas especies, teniéndose en cuenta también la presencia de ejemplares muertos, fácilmente visualizados por la conchilla vacía o por la impronta de la base. Al mismo tiempo se midió en todas las oportunidades el diámetro máximo (carena-rostral) alcanzado por los especímenes al fin de cada período mensual de inmersión.

Esta información fue complementada a través del análisis de muestras de plancton recolectadas en las adyacencias de la balsa de ensayos. Todos los meses se obtenían dos tipos de muestras: una horizontal de superficie y otra vertical, cada una de ellas con un volumen de  $0,3 \text{ m}^3$ .

Este análisis fue realizado con la finalidad de lograr una información preliminar sobre la presencia de larvas de cirripedios en la zona portuaria y correlacionarlo con los procesos de colonización.

Los datos obtenidos sobre la fijación de cada especie se representan en la fig. 14 y 15. Cabe mencionar que el número de cirripedios fijados en el panel A ha sido corregido, llevándolo al valor correspondiente a una superficie de  $360 \text{ cm}^2$ , para poder comparar dichas cifras con aquellas de los tres paneles de carena.

Durante este ciclo anual, la fijación de cirripedios

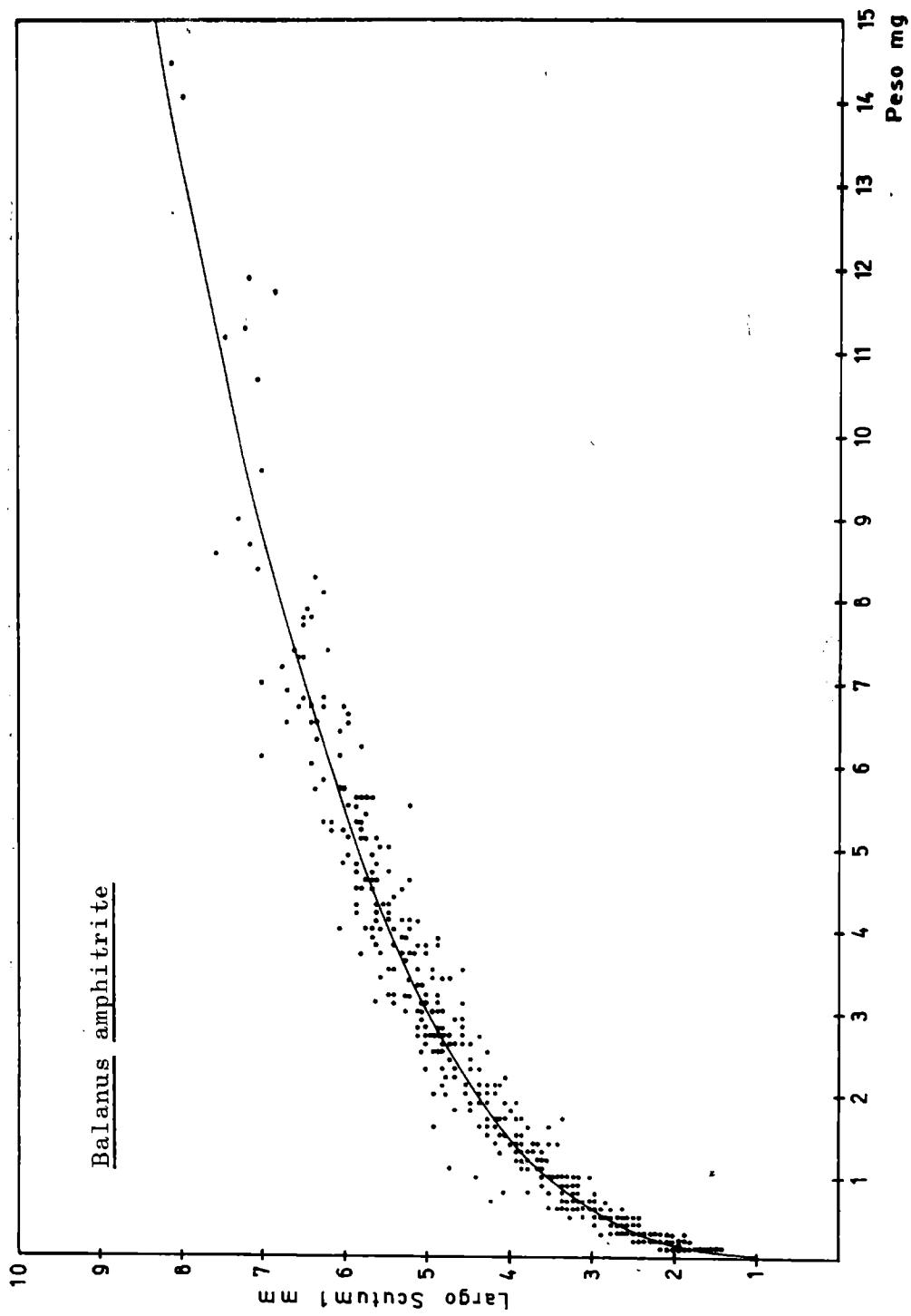


Figura 12.- Relación largo scutum 1 - peso scutum

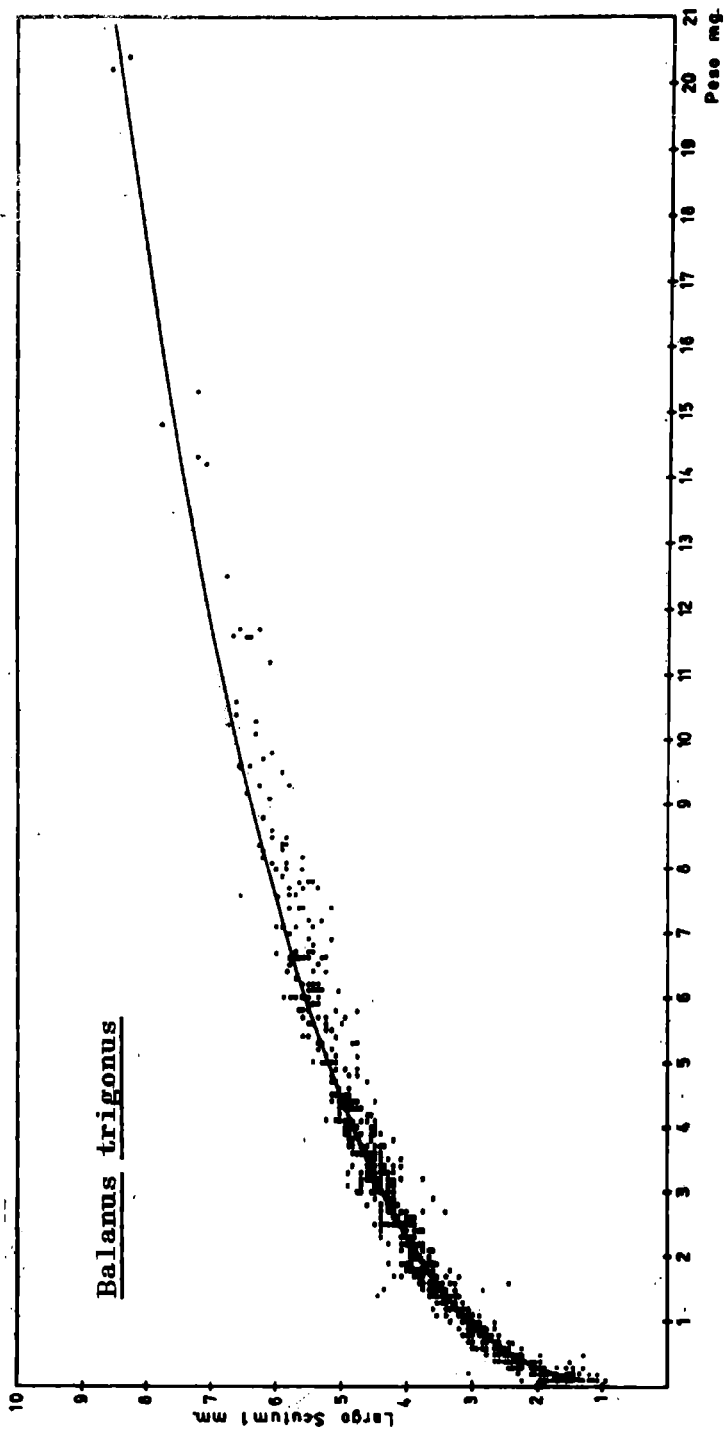


Figura 13.- Relación largo scutum 1 - peso scutum

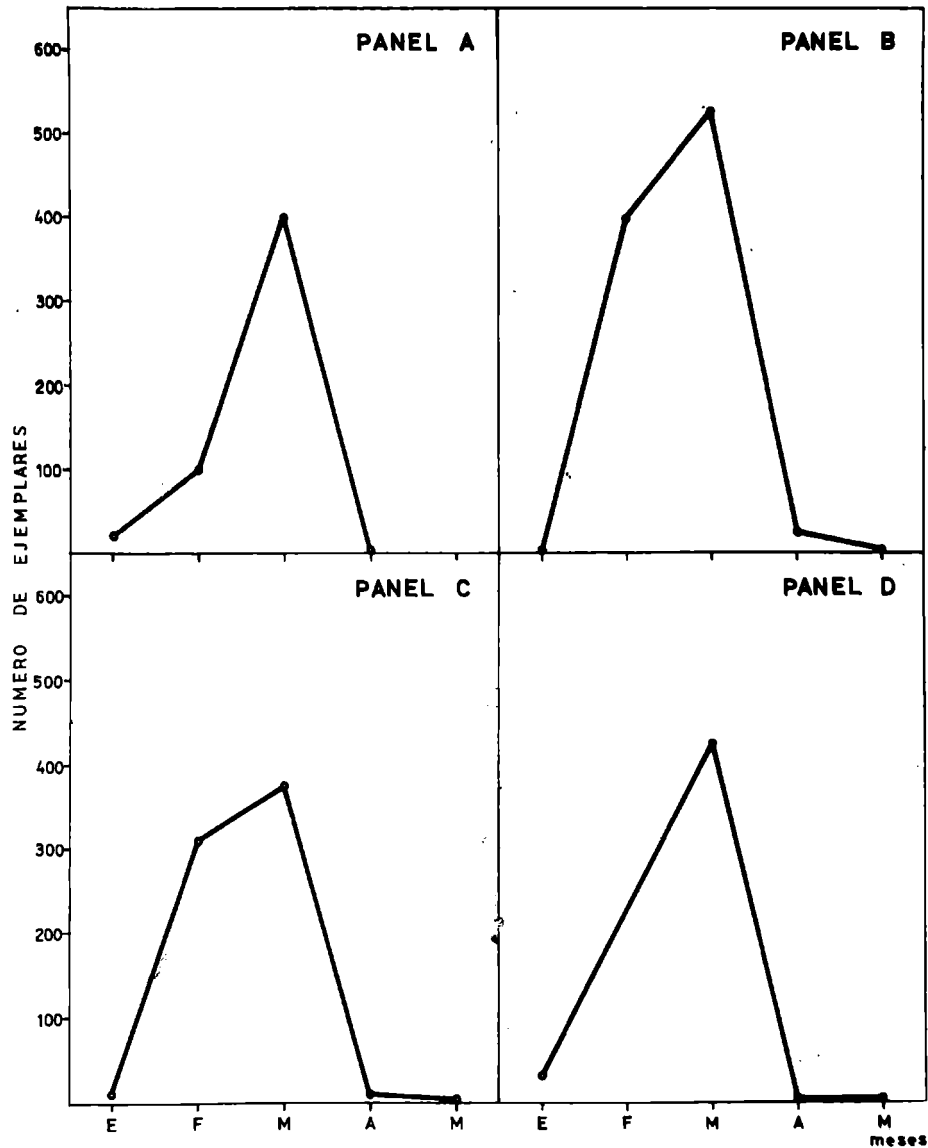


Figura 14.- Fijación mensual de Balanus amphitrite

se extendió desde diciembre a mayo para Balanus amphitrite y de diciembre a marzo para B. trigonus, con temperaturas medias del agua que oscilaron entre 14,5 y 20,5°C. Bastida (1971 b) obtuvo para este mismo puerto, durante varios ciclos anuales, resultados semejantes.

Esta fijación, marcadamente estival, se encuentra también en ambas especies de Auckland, Nueva Zelandia (Skerman,

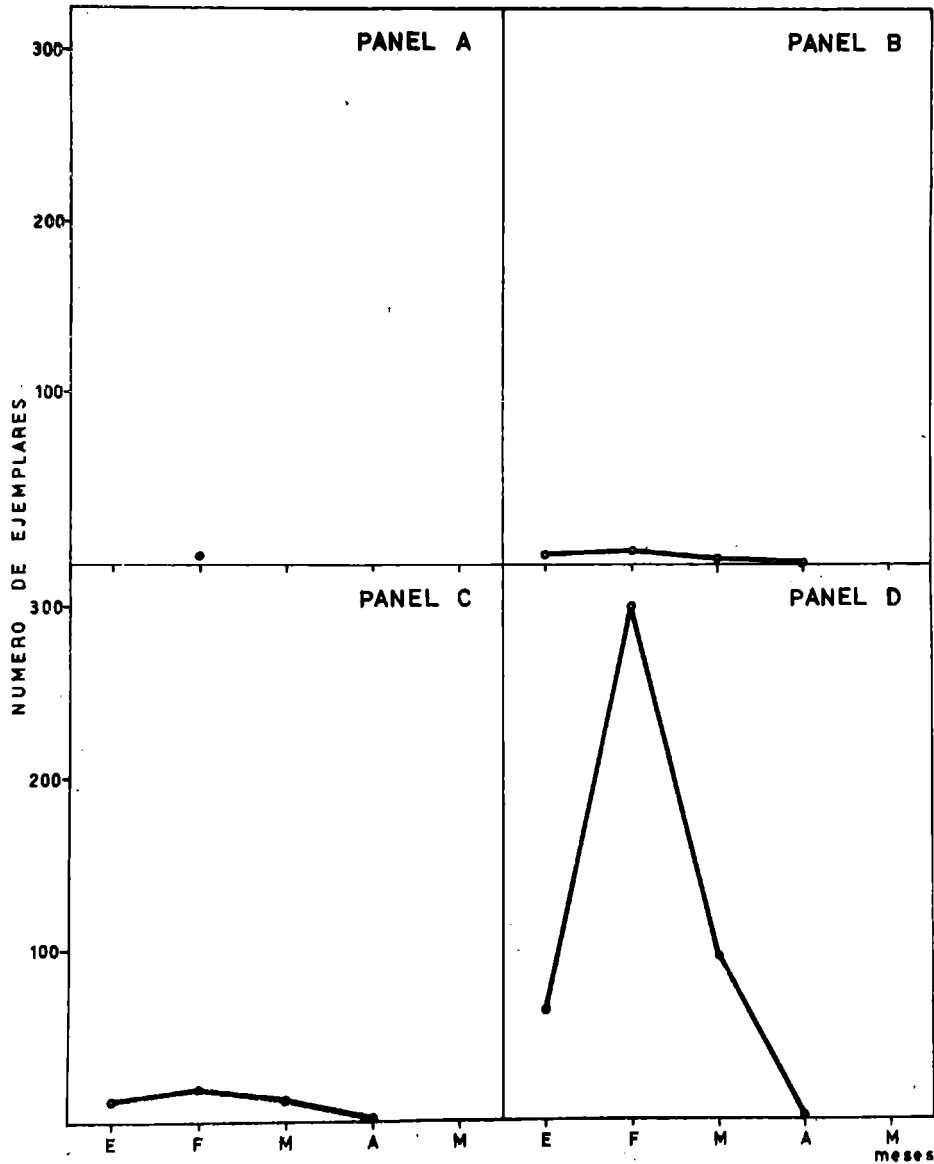


Figura 15.- Fijación mensual de Balanus trigonus

1959), pues aparecen entre setiembre y marzo.

En el hemisferio norte existen diversas referencias sobre B. trigonus. Para la zona de Miami, Werner (1967) menciona que se reproduce y fija durante todo el año, con períodos más intensos entre marzo y junio y de setiembre a noviembre. En el Mediterráneo Relini y Giordano (1969) citan para el puerto de Génova un período de fijación que se extiende de

abril a diciembre; Kawahara (1965) menciona para el Japón un período de colonización que va desde abril hasta noviembre, con algunas interrupciones.

Balanus amphitrite ha sido citada como especie que presenta fijación durante todo el año en los puertos de Hawai (Edmonson e Ingram, 1939), Génova, Italia (Relini y Giordano, 1969) y Kanazawa, Japón (Miyakasi, 1938). Sin embargo, Kawahara menciona para Amakusa, Japón, un ciclo más breve que se extiende de julio a setiembre con algo de fijación también durante octubre.

El número total de cirripedios fijados por mes en el puerto de Mar del Plata sufre importantes variaciones. Se nota, en términos generales, para ambas especies, una fijación inicial que se incrementa rápidamente hasta llegar a un nivel de estabilización que, al finalizar la estación estival, desciende bruscamente.

De los 418 cirripedios fijados entre el 18-XII-73 y el 18-I-74, el 67,7 % corresponde al panel D, disminuyendo paulatinamente la intensidad de fijación hacia los niveles superiores. Entre el 18-I-74 y el 18-II-74 el número de ejemplares se cuadruplicó, alcanzando un valor total de 1762 y, si bien el mayor porcentaje se encuentra en el panel D, la distribución vertical se hizo más homogénea.

La característica fundamental del tercer período (18-II-74/18-III-74) está dada por el proceso de estabilización que se registra en la magnitud de la fijación, con un total de 1752 cirripedios. Los valores más altos de colonización se encuentran simultáneamente en los paneles B y D (31 % del total), de modo que pareciera iniciarse una tendencia a la disminución de la intensidad de colonización en los paneles más profundos, en beneficio de aquellos más superficiales.

Entre el 18-III-74 y el 18-IV-74 sólo se registraron 69 ejemplares, todos ellos Balanus amphitrite, localizándose la mayor colonización en el panel B. Durante el mes siguiente, último en producirse fijaciones de cirripedios, se contaron solamente 13 ejemplares, también de Balanus amphitrite exclusivamente.

La presencia de larvas en el plancton sigue al principio un modelo semejante al de la colonización, es decir, un

ascenso que culmina en un pico durante el mes de febrero. Posteriormente, se observa una disminución no correlacionada con la estabilidad que muestra la fijación sobre los paneles. Este fenómeno es de difícil interpretación por el momento, dada la falta de conocimientos sobre la duración local de la vida larval y de las variaciones que pueda sufrir por acción de diversos factores ambientales.

Debe mencionarse también que el método empleado no tiene en cuenta varios aspectos del comportamiento de las larvas, tales como fenómenos de agrupación-dispersión, migraciones verticales, etc. y tampoco brinda información sobre las cypris, puesto que ellas se encuentran muy cerca de los sustratos a colonizar.

Los valores obtenidos del diámetro máximo alcanzado por los ejemplares (fig. 16), luego de un mes de inmersión, indican una talla de 12 mm para Balanus amphitrite y de 8,5 mm para B. trigonus. El valor máximo del diámetro careno-rostral de Balanus amphitrite en Puerto Belgrano (Bastida, Spivak, L'Hoste, Adabbo, 1974) fue de 11 mm.

Las tallas mayores se alcanzan durante los meses de intensa fijación y en los niveles de profundidad de más alta densidad. Las tallas menores, por su parte, se registran durante los meses de poca fijación, existiendo pues una clara relación entre el crecimiento y la intensidad de la fijación. Posiblemente los factores que condicionan la intensidad de la fijación sean los mismos que regulan la velocidad o el ritmo de crecimiento.

---

#### DISTRIBUCION VERTICAL

---

El conocimiento de la distribución vertical de los cirripedios encierra gran importancia en los aspectos aplicados del fouling. Pese a ello, no existen trabajos particulares al respecto, salvo aquél reciente de Relini y Giordano (1969) en el cual además se recopilan las escasas referencias bibliográficas sobre el tema.

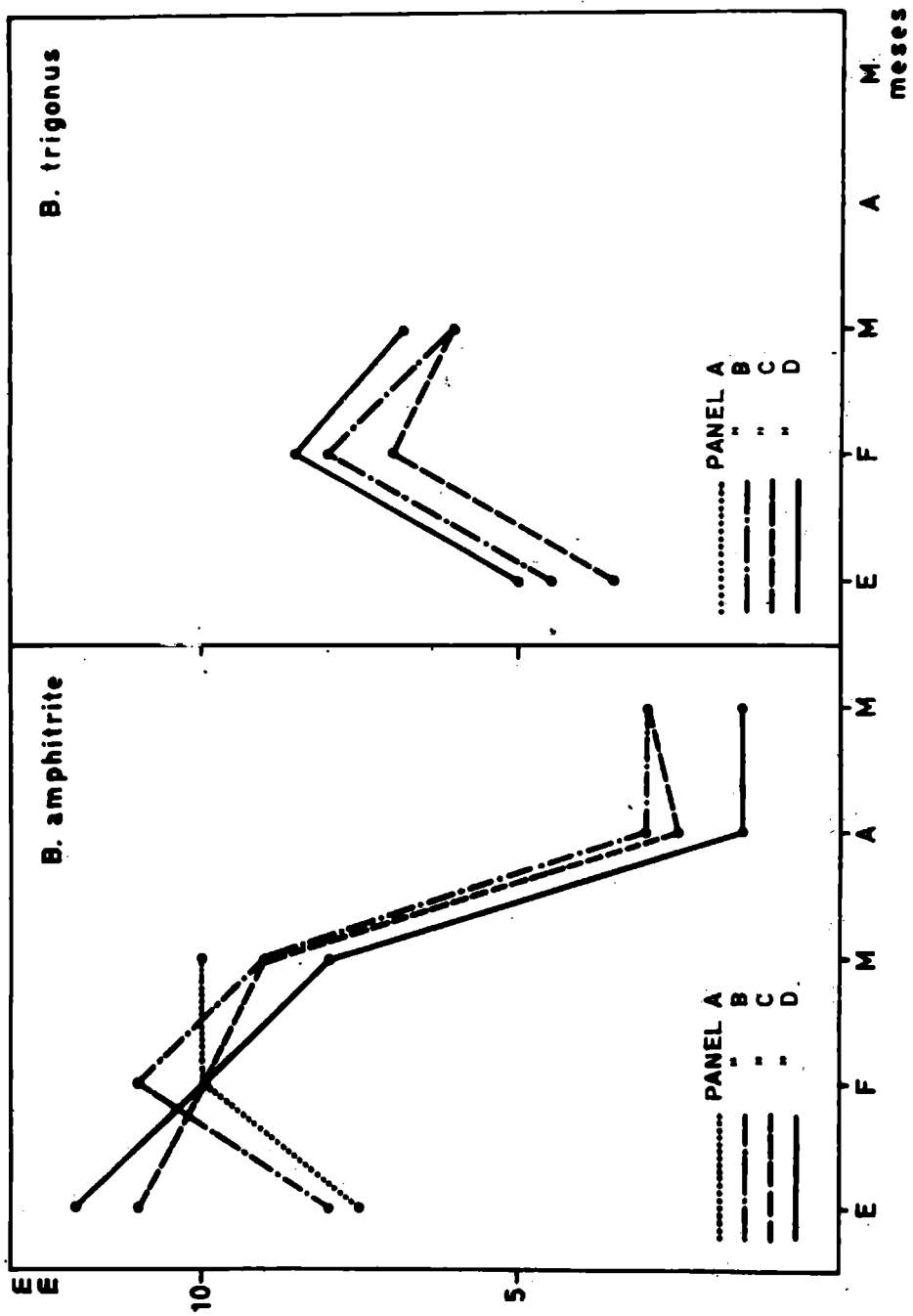


Figura 16.- Valor máximo del largo careno-rostral alcanzado al cabo de un mes de inmersión

Nuestro esquema de trabajo permite tener un conocimiento parcial del mismo, ya que a través de éste podemos inferir solamente lo que ocurre en el mediolitoral y en los niveles superiores del infralitoral, hasta dos metros de profundidad. Pese al límite de profundidad impuesto por el diseño de la balsa experimental, se puede obtener información aplicada muy útil, en relación con construcciones fijas, línea de flotación de embarcaciones y primeros niveles de carena.

Dado que son varios los factores que condicionan la distribución vertical de los cirripedios, es de esperar que una misma especie pueda variar el rango de la misma en distintas latitudes. Las condiciones ambientales, al igual que la competencia espacial con otros organismos, suelen ser distintas en cada localidad considerada. Incluso en una misma área pueden modificarse los esquemas de distribución vertical con el correr del tiempo. Un fenómeno de este tipo ha sido registrado en el mediolitoral del puerto de Mar del Plata, donde hasta hace pocos años Balanus amphitrite (Olivier, Bastida y Torti, 1968) era la especie dominante, siendo acompañada, entre otras, por Balanus sp., en escaso número. Sin embargo, últimamente, Balanus sp. (actualmente en estudio) ha colonizado el mediolitoral rocoso de toda la costa marplatense, hecho altamente llamativo pues en relevamientos realizados hace menos de 10 años (Olivier y col. 1966) no había sido registrada su presencia. Este incremento reciente de Balanus sp. también ha tenido sus efectos en el ámbito portuario. Actualmente, ésta es la especie dominante del mediolitoral y Balanus amphitrite ha tenido que restringirse en su distribución a los niveles inferiores del mismo. La influencia de la nueva especie no se ha notado en el piso infralitoral, pues su distribución no excede por el momento los límites inferiores del mediolitoral. Cabe mencionar que Balanus sp. puede registrarse ocasionalmente sobre la balsa experimental en el nivel superior de la línea de flotación, nivel éste que por su dinámica es homologable al piso mediolitoral de sustratos fijos (Bastida, 1971 a).

Los estudios realizados en el puerto de Mar del Plata indican que tanto Balanus amphitrite como B. trigonus presentan un esquema de distribución vertical bien definido.

TABLA II  
DISTRIBUCION VERTICAL PORCENTUAL DE BALANUS AMPHITRITE

Panel	Meses de inmersión											Inmersión mensual				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	
A	43,27	36,66	37,94	33,84	28,37	51,96	44,23	49,36	27,78	43,28	-	10,50	23,05	-	-	
B	4,81	33,45	38,18	37,53	30,66	30,13	30,29	30,77	54,17	41,79	-	38,36	30,66	65,79	30,00	
C	14,42	15,80	18,54	23,26	31,17	13,10	17,31	11,54	15,28	10,45	-	29,39	21,50	31,58	50,00	
D	37,50	13,82	5,32	5,37	9,80	4,80	8,17	8,33	2,78	4,48	-	21,75	24,78	2,63	20,00	

TABLA III  
DISTRIBUCION VERTICAL PORCENTUAL DE BALANUS TRIGONUS

Panel	Meses de inmersión											Inmersión mensual				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	
A	-	1,58	6,99	6,48	3,07	12,79	3,22	13,98	15,62	15,63	-	0,62	-	-	-	
B	4,40	9,81	12,66	16,67	1,84	6,98	17,74	7,53	15,63	18,75	5,88	1,86	0,94	-	-	
C	15,38	12,97	21,40	15,74	20,86	20,93	25,81	21,50	15,62	18,75	23,53	5,88	11,21	-	-	
D	80,22	75,63	58,95	64,11	74,23	59,30	53,23	56,99	53,13	46,87	70,59	91,64	87,85	-	-	

Nota: Los valores de las tablas II y III fueron corregidos para uniformar las superficies

Balanus amphitrite, si bien se distribuye en los cuatro niveles de profundidades considerados, muestra una preferencia neta por aquellos superiores, tal como puede observarse en la tabla II (fig. 17), donde figuran los porcentajes relativos de fijación durante distintos períodos del ensayo. Los valores más altos para esta especie se encuentran en los paneles A y B donde se registran máximos de 51,90 % en el primero y 65,79 % en el segundo. Los más bajos corresponden al nivel inferior, panel D, donde el porcentaje llega a mínimos de 2,78 %; en algunas oportunidades, sin embargo, pueden alcanzarse valores mucho más elevados, a este nivel.

Relini y Giordano (1969) mencionan para esta misma especie, en el puerto de Génova, una amplia distribución que se extiende desde la superficie hasta el límite inferior por ellos considerado (16 metros de profundidad); sin embargo presenta su mayor fijación a la profundidad de 9 metros. Indudablemente estos datos no coinciden con los observados en nuestra zona de trabajo. Estas diferencias pueden deberse, en parte, a las variaciones que existen en la transparencia de las aguas de ambas zonas. En el puerto de Mar del Plata actualmente es difícil registrar más de un metro de visibilidad, mientras que en Génova se alcanzan valores por encima de los 5 metros. La relación directa que existe entre transparencia e intensidad luminosa puede explicar las diferencias observadas, ya que es bien conocida la importancia que tiene la luz en la fijación de las cypris (De Wolf, 1975).

Otra diferencia que existe entre ambos puertos mencionados, es la profundidad máxima de dragado. En Mar del Plata no supera los 8 metros, mientras que en Génova puede ser más del doble. En base a esto debe tenerse presente que aquellos niveles cercanos al fondo, por la dinámica del sedimento, pueden presentar factores que limiten la fijación de ciertas especies.

Los valores que presenta Kawahara e Iizima (1960) para la Bahía de Ago en Japón, resultan más próximos a los registrados por Relini y Giordano que a los nuestros.

Si bien la especie logra colonizar todos los niveles estudiados por los primeros (desde superficie hasta 5 metros de profundidad), muestra una clara preferencia por el nivel inferior, descendiendo los porcentajes de coloniza-

ción desde esa profundidad hacia los niveles superiores.

Es indudable que Balanus amphitrite es una de las especies que presenta mayor adaptación a los cambios ambientales. Por ejemplo Kolosvary (1947) menciona haberla encontrado en el Mar Adriático desde 80 cm hasta 1000 m de profundidad. Al comparar los rangos de distribución batimétrica a distintas latitudes, debe tenerse presente que en cada una de ellas Balanus amphitrite debe competir por el espacio con especies bastantes diversas.

En nuestra zona de estudios Balanus trigonus difiere con la especie anterior en cuanto muestra una preferencia notable por colonizar los paneles inferiores, especialmente el D (tabla III, fig.17) con valores que oscilan entre 46,87 y 91,64 %. Estos porcentajes se reducen paulatinamente hacia la superficie.

Relini y Giordano (1969) coinciden con nosotros en esta observación, ya que en Génova esta especie muestra también preferencia por el nivel más profundo considerado (16 metros), reduciéndose la fijación desde allí hacia niveles superficiales.

Werner (1967) menciona para la zona de Miami que Balanus trigonus coloniza más abundantemente el nivel de mayor profundidad por él estudiado (3 metros). Kawahara e Iizima (1960) citan valores semejantes para Japón.

Está comprobado que Balanus trigonus es capaz de sobrevivir en profundidades bastante grandes; Werner (1967) menciona que es frecuente encontrar ejemplares a profundidades de aproximadamente 450 metros y Henry (1954) logró coleccionarla hasta 3000 metros.

En cuanto a la ausencia de Balanus trigonus en el piso mediolitoral existen grandes coincidencias entre las referencias para diversas latitudes. Por ejemplo, en la costa marplatense solamente pueden encontrarse ejemplares aislados a ese nivel pero siempre integrando enclaves del infralitoral, como son ciertas pozas de marea.

En la tabla IV se han volcado los datos numéricos de la fijación real de cada una de las especies de cirripedios en cada nivel de profundidad considerado. Estos valores se han

expresado en forma de cociente para determinar la relación de fijación entre ambas especies. Con el conjunto de los cocientes parciales se ha obtenido el total de cada nivel, durante todo el período de ensayo. Así podemos concluir que en el nivel A se encuentran 40 ejemplares de Balanus amphitrite por cada B. Trigonus, disminuyendo a 24,91 en el panel B y a 7,68 en el C. Por último en el panel D la relación entre ambos cirripedios es de 1:1.

Sin embargo, si analizamos los cocientes parciales de la tabla IV, podemos observar que los valores totales tienden a simplificar el panorama de la fijación de ambas especies. Así, para dar un ejemplo, vemos que en el panel A a los dos meses de inmersión se encontraban 100 Balanus amphitrite por cada B. trigonus aproximadamente, mientras que a los diez meses de inmersión la relación era de 5 a 1. En el panel D, por poner otro ejemplo, la relación 1:1 que se observa a los dos meses de inmersión llega a la de 1 Balanus amphitrite por cada 5 B. trigonus a los 10 meses.

Estos últimos hechos, que provienen de la mayor longevidad de Balanus trigonus, son de relativo valor en las poblaciones de los paneles inertes, pues raramente alcanzan un año de antigüedad. En cambio, sería muy importante considerar el tipo de relación que se presenta entre las dos especies en las construcciones fijas del área portuaria, lugar en donde las poblaciones de cirripedios subsisten por más tiempo, alcanzando estados de mayor estabilidad.

Desde el punto de vista aplicado, todas estas observaciones nos indican que Balanus amphitrite es un incrustante que debe ser controlado tanto en los niveles de flotación como en aquellos de carena, hasta varios metros de profundidad. De estas dos zonas, la más compleja para su control es la de línea de flotación y áreas vecinas donde normalmente no se usan pinturas tóxicas.

En cuanto a Balanus trigonus su acción perjudicial a nivel de línea de flotación y superiores de carena puede considerarse prácticamente nula y debe ser considerada, desde el punto de vista de su control, como una especie típicamente de carena.

La acción perjudicial de las dos especies estudiadas se

RELACION BALANUS AMPHITRITE/BALANUS TRIGONUS A DISTINTOS NIVELES

Panel	Meses de inmersión											Inmersión mensual		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Febrero	Marzo	Total
A	14/0	350/3	427/9	224/4	124/3	66/6	51/1	43/7	11/3	16/3	-	61/1	222/0	1600/40
	-	110	47,4	56	41,3	11	51	6,14	3,66	5,33	-	61	-	40
B	5/4	542/31	774/29	447/18	241/3	69/6	63/11	48/7	39/5	28/6	0/1	402/6	532/1	3190/128
	1,25	17,48	26,6	24,9	80,3	11,5	5,72	6,85	7,80	4,66	-	67,0	532	24,91
C	15/13	256/41	376/49	277/17	245/34	30/16	36/16	18/20	11/5	7/6	0/4	308/19	373/12	1951/254
	1,15	6,24	7,67	16,30	7,20	1,66	2,50	0,90	2,20	1,16	-	16,21	31,08	7,68
D	39/79	224/239	108/135	64/66	77/121	11/51	17/33	13/53	21/17	3/15	0/12	228/296	430/94	1216/1211
	0,49	0,94	0,80	0,97	0,63	0,21	0,51	0,14	0,12	0,20	-	0,77	4,57	1,00

ve aumentada ya que ambas se complementan perfectamente en su distribución vertical (fig. 18). Este hecho hace que ninguna zona sumergida quede exenta de colonización por parte de los cirripedios.

---

## CRECIMIENTO

---

La acción de los tóxicos empleados en la formulación de pinturas antiincrustantes puede tener diferentes efectos sobre los organismos que constituyen el fouling: impedir su fijación, interrumpir su desarrollo una vez fijados, o simplemente alterar el mismo. Este último es un caso frecuente entre los organismos de alta resistencia a los tóxicos, como los cirripedios. Dado que las alteraciones que sufre la tasa de crecimiento no son siempre aparentes, se hace necesario conocer el valor de la misma para poblaciones que se desarrollan sobre sustratos inertes. De esta manera, si la tasa de crecimiento de poblaciones que lograron fijarse sobre superficies tratadas con pinturas presenta diferencias, es posible pensar que la pintura no ha sido totalmente inocua, sino que puede ser perfeccionada.

Por otra parte, el ritmo de crecimiento, vinculado generalmente con ciertas características ambientales, determina en muchos casos el desarrollo de las comunidades incrustantes. Así, al producirse una colonización masiva de balánidos con una acelerada tasa de crecimiento, tal como sucede en los meses de verano, el sustrato queda dominado por los cirripedios. En consecuencia, estos condicionan la presencia de otras especies y por lo tanto establecen en cierta medida la historia final de la comunidad.

El estudio del crecimiento es uno de los tópicos sobre los cuales más se ha trabajado en Balanus. Así, existen referencias para Balanus balanoides Runnström, 1925; Hatton y Fischer-Piette, 1932; Moore, 1934; Fuller, 1946; Pyefinch, 1948; Corlett, 1948; Barnes, 1952-53, 1955; Barnes y Powell, 1953; Barnes y Barnes, 1958, 1959 a y b; Crisp y Patal, 1960; Petersen, 1966), Balanus crenatus (Topsent, 1911; Pyefinch,

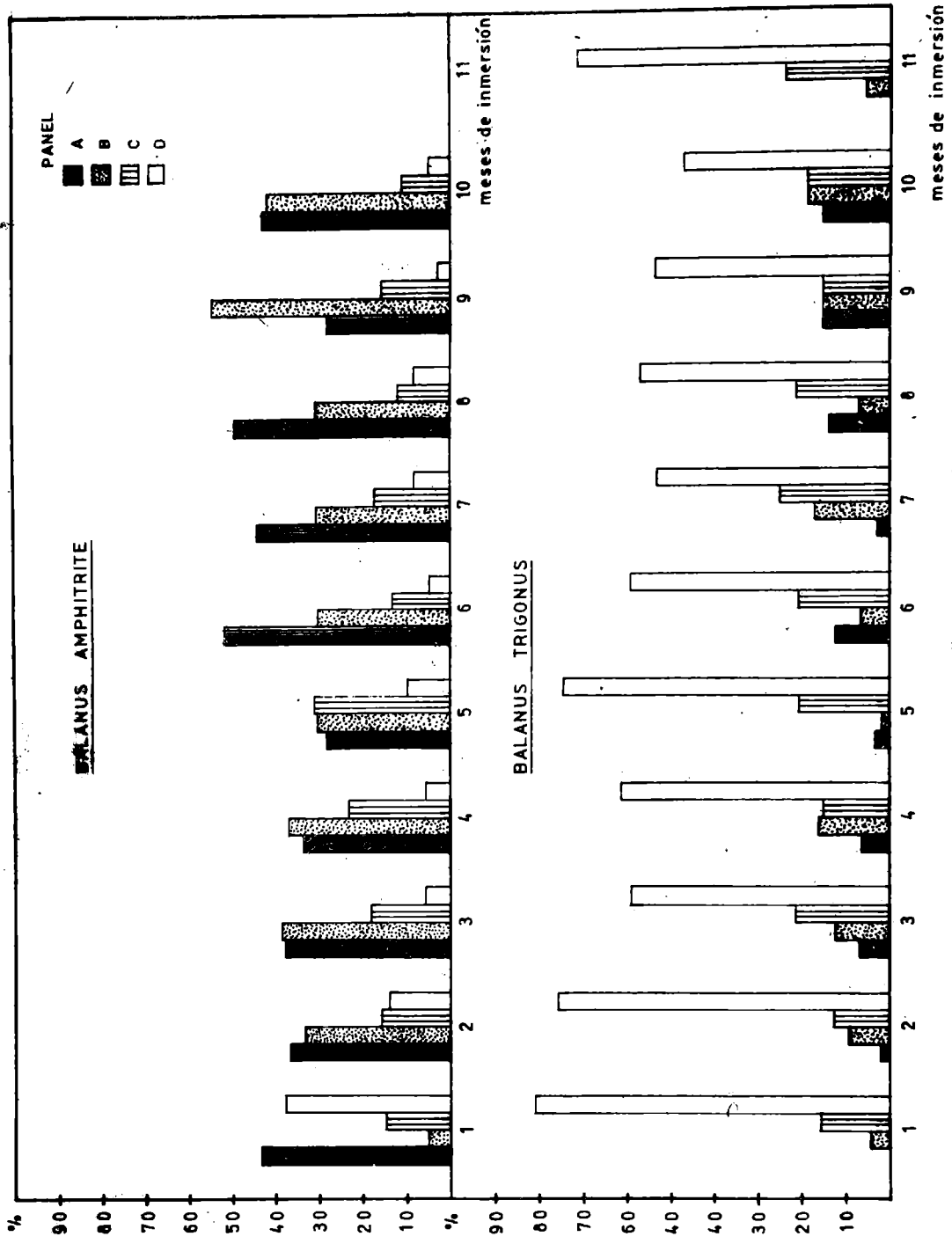


Figura 17.- Distribución vertical porcentual de B. amphitrite y B. trigonus sobre paneles acumulativos

1948; Corlett, 1948; Barnes y Bagenal, 1951; Barnes y Powell, 1953; Crisp, 1960), Balanus improvisus (Van Breemen, 1934; Weiss, 1948; Costlow y Bookhout, 1953, 1957; Blom, 1965; Barnes y Barnes, 1961), Balanus balanus (Barnes y Barnes, 1954) Balanus eburneus (Grave 1933; Moore y Frue, 1959), Balanus amphitrite (Edmonson e Ingram, 1939; Edmonson, 1944; Moore y Frue, 1959; Relini y Relini, 1969), Balanus trigonus (Werner, 1967; Relini y Relini, 1969), Balanus hameri (Moore, 1935).

Este tema resulta complejo ya que se trata de un fenómeno biológico regulado por un número elevado de factores, muchos de los cuales son difíciles de identificar y conocer en qué grado afectan al crecimiento. Existe bastante acuerdo en considerar a la provisión de alimentos como uno de los más importantes, pero además de este factor existen muchos otros, según se detalla a continuación:

- a) alimentación (Barnes, 1955; Crisp, 1960);
- b) tiempo de inmersión en poblaciones mediolitorales (Barnes y Barnes 1961 a y b; Crisp y Patel, 1960);
- c) temperatura del agua (Werner, 1967);
- d) edad de los individuos (Werner, 1967);
- e) estado fisiológico de los individuos (maduración gonadal y liberación de larvas) (Barnes, 1961; Barnes y Barnes, 1961; Werner, 1967);
- f) profundidad de inmersión (Relini y Relini, 1969; Werner, 1967);
- g) competencia espacial inter e intraespecífica (Barnes, 1955; Cornell, 1961);
- h) ciclo de muda (Crisp y Patel, 1961).

Indudablemente que estos son algunos de los muchos factores vinculados con el crecimiento y los mismos no suelen afectarlo independientemente, sino que interactúan entre sí.

Existen dos métodos fundamentales para estudiar el crecimiento de los cirripedios. Uno de ellos consiste en seguir el desarrollo de los individuos a lo largo del tiempo, tarea ésta que se ve facilitada cuando se trabaja sobre la balsa

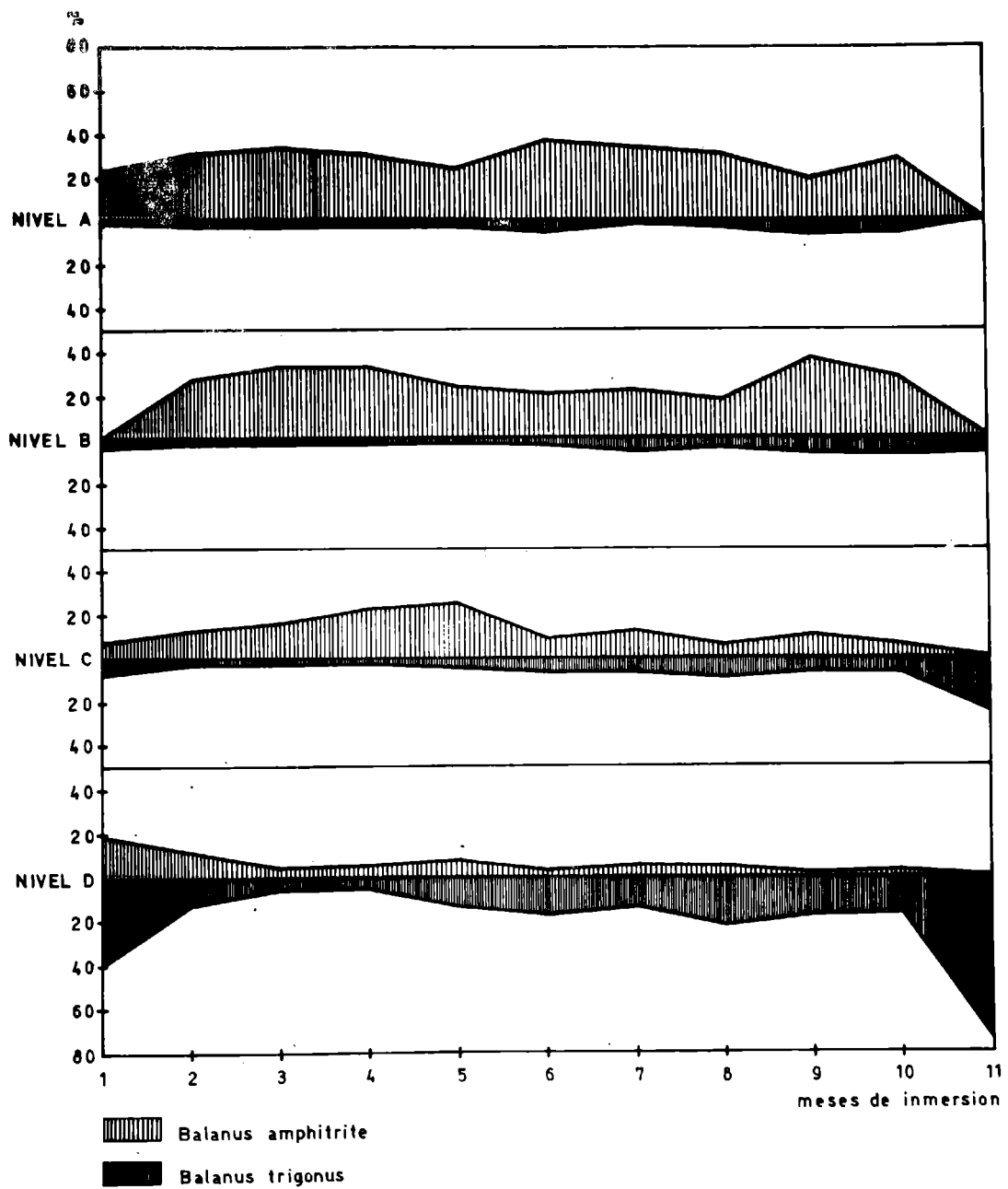


Figura 18.- Distribución porcentual vertical de Balanus amphitrite y Balanus trigonus sobre paneles acumulativos

experimental y paneles reticulados (Relini y Relini, 1969; Kawahara, 1962). Este método encierra grandes inconvenientes cuando la densidad de la población es muy elevada y por otra parte su aplicación no es factible cuando se estudian las comunidades por medio de una serie de paneles acumulativos.

El otro método se basa en la realización de histogramas de frecuencia. Brinda una información bastante precisa, al margen de la individualidad de los ejemplares analizados y se adapta muy bien al esquema de bastidores empleado durante nuestros ensayos. En base a estos datos y a la aplicación de métodos complementarios se pueden determinar curvas teóricas de crecimiento que se aproximan mucho a la realidad.

Para realizar los histogramas de frecuencia se optó por emplear el largo del scutum por considerarlo más eficaz que el largo careno-rostral que utilizan la mayoría de los autores (fig. 19 a 21).

Tanto Balanus amphitrite como B. trigonus presentan un incremento notorio en la talla durante las primeras semanas posteriores a la fijación. Este comportamiento, característico para la mayor parte de las especies, se ve favorecido por la alta temperatura de las aguas del puerto de Mar del Plata y por la disponibilidad alimentaria. Así, algunos ejemplares de Balanus amphitrite pueden alcanzar tallas del largo del scutum de 3 mm (aproximadamente 10 mm de largo careno-rostral) a las cuatro semanas de fijación y 7mm (aproximadamente 13 mm de largo careno-rostral) a las ocho semanas, en el panel D.

Balanus trigonus, por su parte, alcanza tallas de largo del scutum de 2,5 mm (aproximadamente 4 mm de largo careno-rostral) a las cuatro semanas de fijación y duplica el largo del mismo (aproximadamente 10 mm de largo careno-rostral) a las ocho semanas en el panel D.

Este crecimiento tan acelerado en los primeros períodos del desarrollo tiende a hacerse más lento a partir de las ocho semanas, siendo muy leve el incremento que se registra en los meses siguientes:

En el Mediterráneo, Relini y Relini (1969) registran para Balanus amphitrite, durante la estación cálida, valores

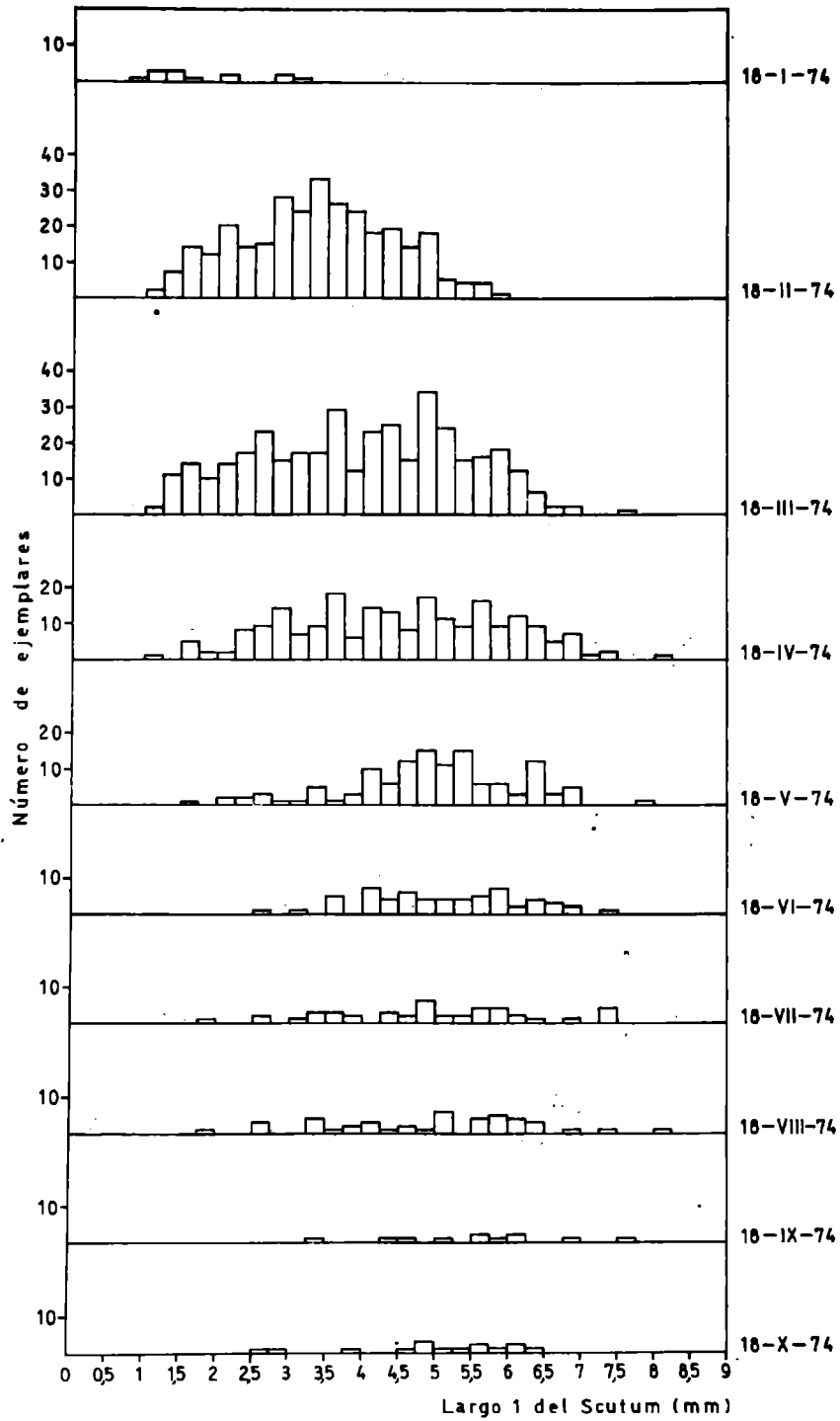


Figura 19.- Histogramas de frecuencias de largo 1 del scutum de Balanus amphitrite, panel A

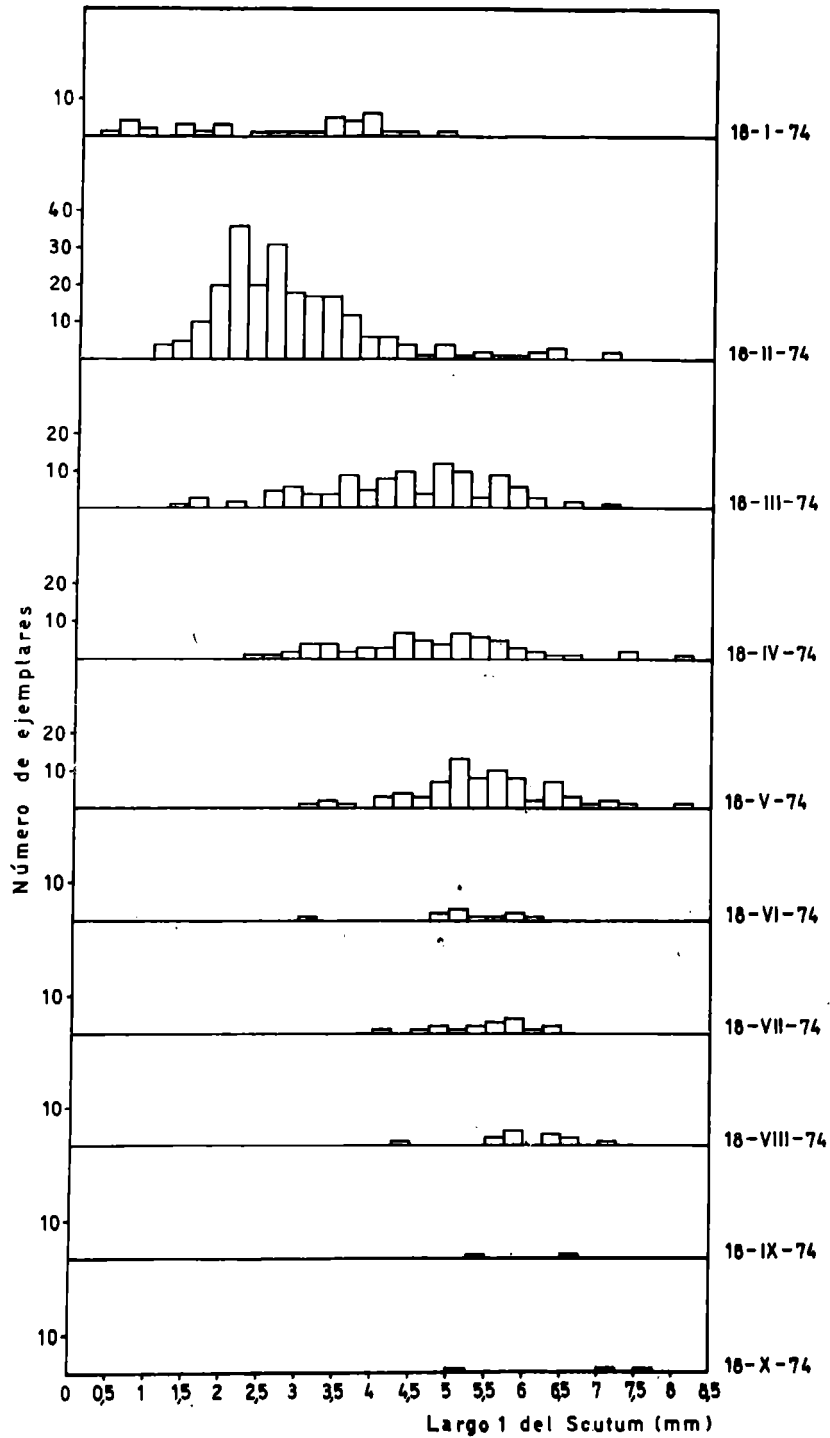


Figura 20 .- Histogramas de frecuencias de largo 1 del scutum de Balanus amphitrite, panel D

de alrededor de 13 mm de largo careno-rostral a las ocho semanas de fijación, dato que coincide con nuestras observaciones; durante la estación fría dicho ritmo es notoriamente más lento.

Dichos autores determinan para Balanus trigonus, durante la estación cálida, largos que van entre 8 y 11 mm después de ocho semanas de inmersión, datos que también se encuentran dentro de los valores por nosotros obtenidos. Werner (1967) para la misma especie, en aguas de Florida, obtiene valores medios de 10 mm en igual período.

De este último se desprende que nuestra zona de estudio, durante la estación cálida, brinda condiciones suficientes como para que se produzcan crecimientos semejantes a los de zonas tropicales. Este es un índice más de la agresividad que pueden presentar las zonas templadas, durante ciertos períodos del año.

Las curvas teóricas de crecimiento de ambas especies fueron obtenidas por el método de Gulland y Holt (fig. 22).

Para Balanus trigonus se trabajó con muestras provenientes del panel D y para B. amphitrite se emplearon ejemplares de ese mismo nivel y también del A. La curva de crecimiento de Balanus amphitrite en el nivel A presenta un largo infinito de 9,5 mm (largo 1 del scutum) y los valores de ésta, al año, se encuentran bastante por debajo del mismo. Esto nos indica que al largo infinito se llegaría después de un período muy prolongado, probablemente mayor que la posible longevidad del organismo en nuestra zona.

El largo máximo real que alcanza el scutum es de 8,5 mm, en un período de cuatro meses que coincide con la estación cálida.

Todos los valores reales se encuentran bastante por encima de los de la curva teórica, especialmente en su primera mitad, ya que esta especie incrementa notablemente el ritmo de crecimiento con el aumento de la temperatura del agua. La segunda mitad de la curva se aproxima mucho más a los valores reales registrados. Es lógico que esto suceda, ya que la curva teórica es una resultante de los distintos ritmos de crecimiento, que tienen lugar en las diversas estaciones del año.

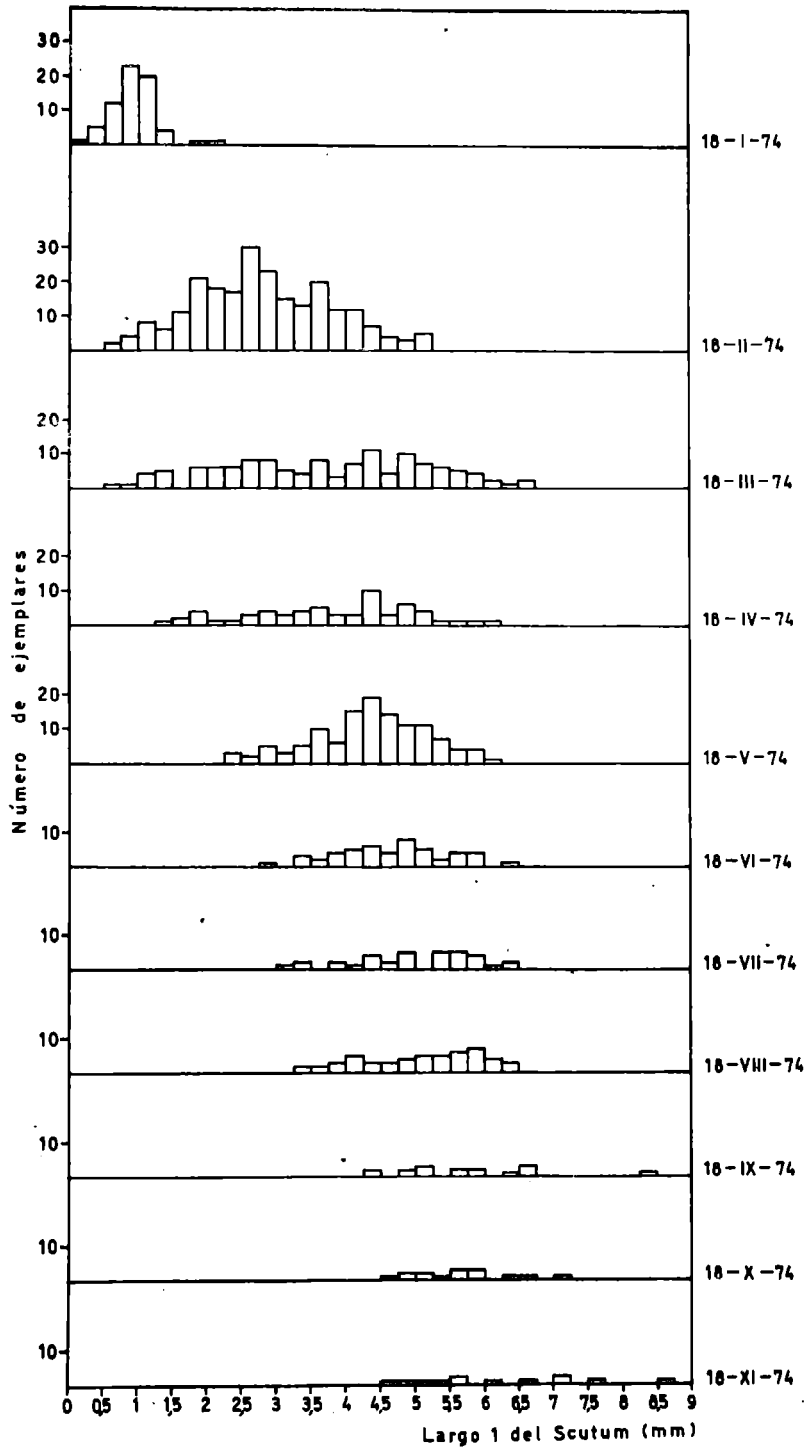


Figura 21.- Histogramas de frecuencias de largo 1 del scutum de Balanus trigonus, panel D

La curva de Balanus amphitrite en el nivel D muestra durante los primeros meses, un incremento de talla mayor que en la anterior. Así, a los 30 días se alcanza en el nivel D una talla de 1,8 mm; casi el doble de lo calculado para el nivel A. Es probable que estas diferencias se deban a variaciones en la alimentación entre ambos niveles, ya que la población en el A está muy cerca de la superficie y suele alternativamente quedar expuesta al aire por el movimiento de la balsa.

La segunda mitad de la curva tiende hacia la asíntota, alcanzando valores cercanos al del largo infinito calculado, que es de 8,04 mm.

El largo máximo real del scutum que se alcanza a los 4 y 5 meses de inmersión, es de 8,02 y 8,15 mm respectivamente.

En este caso también los valores reales se encuentran siempre por encima de la curva teórica.

La curva de Balanus trigonus en el nivel D es muy semejante a la de B. amphitrite en el A. Ambas fueron calculadas con muestras provenientes de sus niveles óptimos de desarrollo, según se ha establecido en el capítulo sobre distribución vertical.

El largo infinito calculado es de 8,19 mm, valor bastante próximo alcanzado por la curva en su extremo posterior.

Los valores reales en este caso están más cercanos a los de la curva. Ello responde a los siguientes factores:

- un período de fijación más breve que el de Balanus amphitrite, que evita la superposición de contingentes colonizadores; y
- un ritmo de crecimiento con variaciones estacionales poco marcadas.

El valor máximo real se encuentra, a diferencia de los dos casos anteriores, en el último mes del ensayo y es de 8,57 mm.

De las tres curvas teóricas trazadas, la de Balanus trigonus es la que más se aproxima a la curva real de crecimiento.

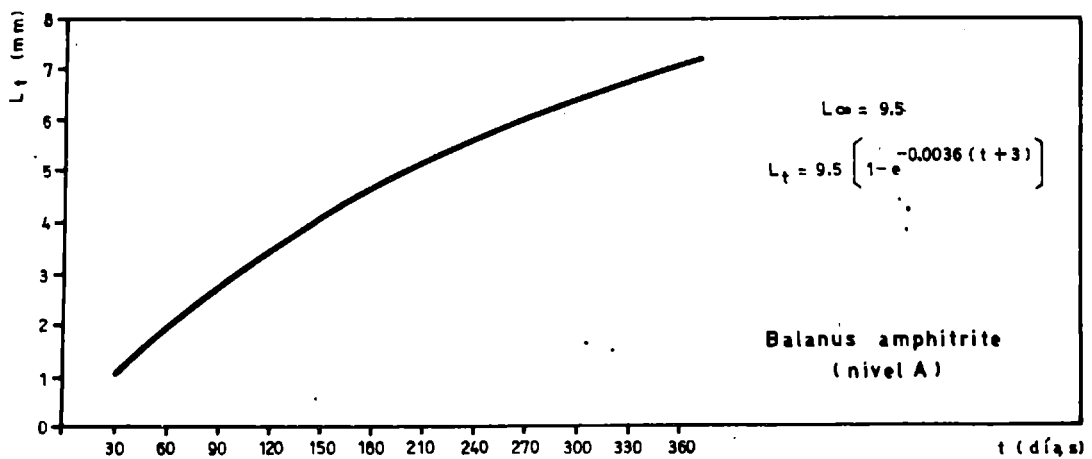
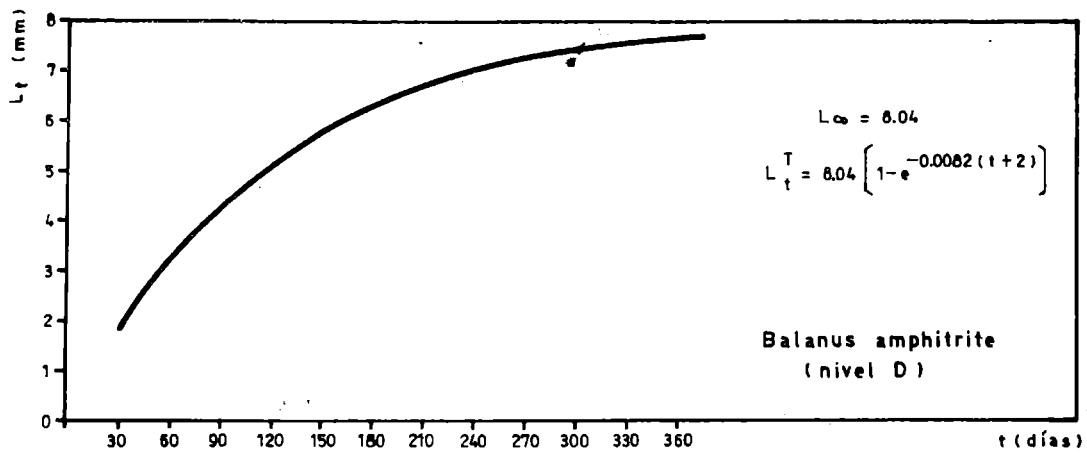
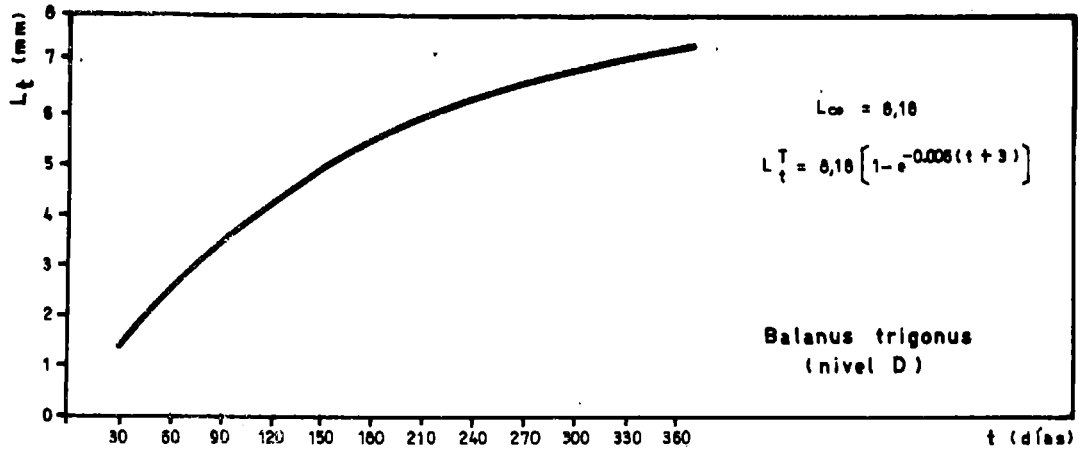


Figura 22.- Curvas teóricas de crecimiento

---

## MARCAS DE CRECIMIENTO

---

Los crustáceos en general poseen un tipo de crecimiento discontinuo con mudas periódicas del exoesqueleto. Los cirripedios torácicos son, en parte, una excepción a esta regla pues han desarrollado la posibilidad de retener y reforzar partes del exoesqueleto de la caparazón, mientras mudan frecuentemente el exoesqueleto del resto del cuerpo (Newman, Zullo y Wainwright, 1967). En virtud de este mecanismo de crecimiento, se han identificado dos áreas tegumentarias que se complementan en el proceso de muda (Bocquet-Védrine, 1965). Una de ellas corresponde a la superficie interna del manto y de la masa visceral, cuyo epitelio segrega un esqueleto temporario, expuesto a una exuviación periódica, produciéndose una muda total y simultánea. El estudio de esta área permite, a su vez, definir las etapas normales de cada uno de los ciclos de intermuda (Drach, 1939, 1944; Drach y Tchernigovtzeff, 1967; Bocquet-Védrine, 1965, 1967; Davis, Fyhn y Fyhn, 1973). La otra área corresponde a la superficie externa del manto que segrega el esqueleto permanente, constituido por una parte por piezas calcáreas (aparato opercular y parietales) y por la base, que puede ser también calcárea o membranosa. Las zonas de articulación quedan al margen de este proceso.

Hasta hace poco tiempo atrás los mecanismos de crecimiento del test calcáreo resultaban enigmáticos, a la vez que las opiniones de diversos autores parecían contradictorias, llegándose a pensar, incluso, que el crecimiento de las piezas calcáreas era continuo y no presentaba ninguna correlación con el ciclo de intermudas de la masa visceral (Costlow, 1956).

Ultimamente ha podido demostrarse (Bocquet-Védrine, 1967) que en especies como Balanus crenatus se produce la muda de la charnela opercular en forma regular y al mismo tiempo que la muda visceral.

Los cirripedios, como consecuencia de este tipo particular de crecimiento, presentan en varias de sus piezas calcáreas marcas indicadoras de los procesos de muda. Estas marcas,

si bien de distinto origen a las que pueden encontrarse en otros animales de crecimiento continuo, pueden ser empleadas para el estudio del mismo. Pese a esta interesante posibilidad para encarar diversas investigaciones los autores no han recurrido a ellas.

Las líneas de crecimiento fueron estudiadas por Petersen (1966) en Balanus balanoides. Este autor diferenció en los scuta de esta especie unas líneas muy marcadas, que llamó invernales, por medio de las cuales intentó determinar la edad de cada animal. El origen de estas marcas es, quizás, una consecuencia de provenir las muestras de una zona mediolitoral con prolongados congelamientos durante el invierno. Los períodos de congelamiento determinan una reducción casi total de la actividad de los organismos. Por otra parte, en estos períodos se altera el ritmo de mareas que en muchas especies mediolitorales controla el proceso de la muda (Bocquet-Védrine, 1968).

Sin embargo, Petersen no utilizó la información proveniente de las líneas de muda que se encuentran entre las invernales.

Tanto el scutum como el tergum de Balanus amphitrite y B. trigonus, especies de aguas templadas, están surcados por una serie de líneas paralelas al margen basal. Estas marcas estarían vinculadas con el proceso de muda, no observándose en ningún caso marcas de tipo anual, de modo que la existencia de las mismas no puede ser generalizada.

Con la intención de poder correlacionar este tipo de línea de muda con el período controlado de inmersión en balsa, se procedió a analizar las piezas operculares. En un principio fueron observadas bajo estereomicroscopio, luego de una limpieza superficial en la cual se eliminaron epibiontes y detrito. Si bien de esta forma pudieron observarse las marcas de crecimiento, su recuento resultó en muchos casos dificultoso, razón por la cual fue necesario tratar las piezas con hidróxido de sodio al 10 %.

Para este estudio fueron analizados 137 ejemplares de Balanus amphitrite y 109 de B. trigonus, optándose por realizar el recuento del número de líneas en los scuta, por ser de más fácil observación que en los terga. Dichos re-

cuentos se efectuaron bajo estereomicroscopio, obteniéndose de varios ejemplares fotografías para analizar luego la validez de las lecturas efectuadas. En cada caso se obtuvieron también datos del largo 1 del scutum para efectuar la relación largo scutum-número de líneas.

Complementando estas observaciones se recurrió al empleo del microscopio electrónico de barrido, para lo cual las piezas fueron previamente metalizadas con oro/paladio.

Las líneas de crecimiento del scutum de Balanus trigonus son muy marcadas, y unidas a los profundos surcos longitudinales determinan los orificios o depresiones de los scuta que caracterizan a este cirripedio (fig. 25). Las líneas de crecimiento de B. amphitrite son menos marcadas y en términos generales poco evidentes, coincidiendo perfectamente con la descripción que efectuara Darwin (1864) oportunamente (fig. 26). Estas líneas suelen estar ornamentadas con sedas y expansiones espinosas muchas veces calcificadas, muy semejantes a aquellas descritas por Boequet-Védrine (1966) para Acasta spongites (fig. 27).

Tanto en Balanus trigonus como en B. amphitrite la separación entre las líneas es muy variable, siendo frecuente encontrar una o más excepcionalmente distanciadas del resto. En la casi totalidad de los ejemplares analizados, el número de líneas es igual en ambos scuta.

El número de líneas en Balanus amphitrite oscila entre 9 y 23, para largos de scuta que van de 1,22 a 6,94 mm. En Balanus trigonus oscilan entre 10 y 19, para tallas de scuta que van entre 2,11 y 6,46 mm. Al igual que en Balanus balanoides, entre dos líneas de muda se observaron muchas líneas intermedias, poco definidas, cuyo significado se desconoce (Petersen, 1966) (fig. 28).

En la fig. 23 se intenta relacionar el número de líneas de muda de cada scutum con el largo del mismo. Para confeccionar dicho gráfico se eliminaron aquellos valores de número de líneas dudosos, o donde diferían en ambos scuta, calculándose entonces el valor medio de los largos para cada número de líneas. Este valor fue representado en el gráfico con un punto, mientras que el rango de los largos se representa con un segmento.

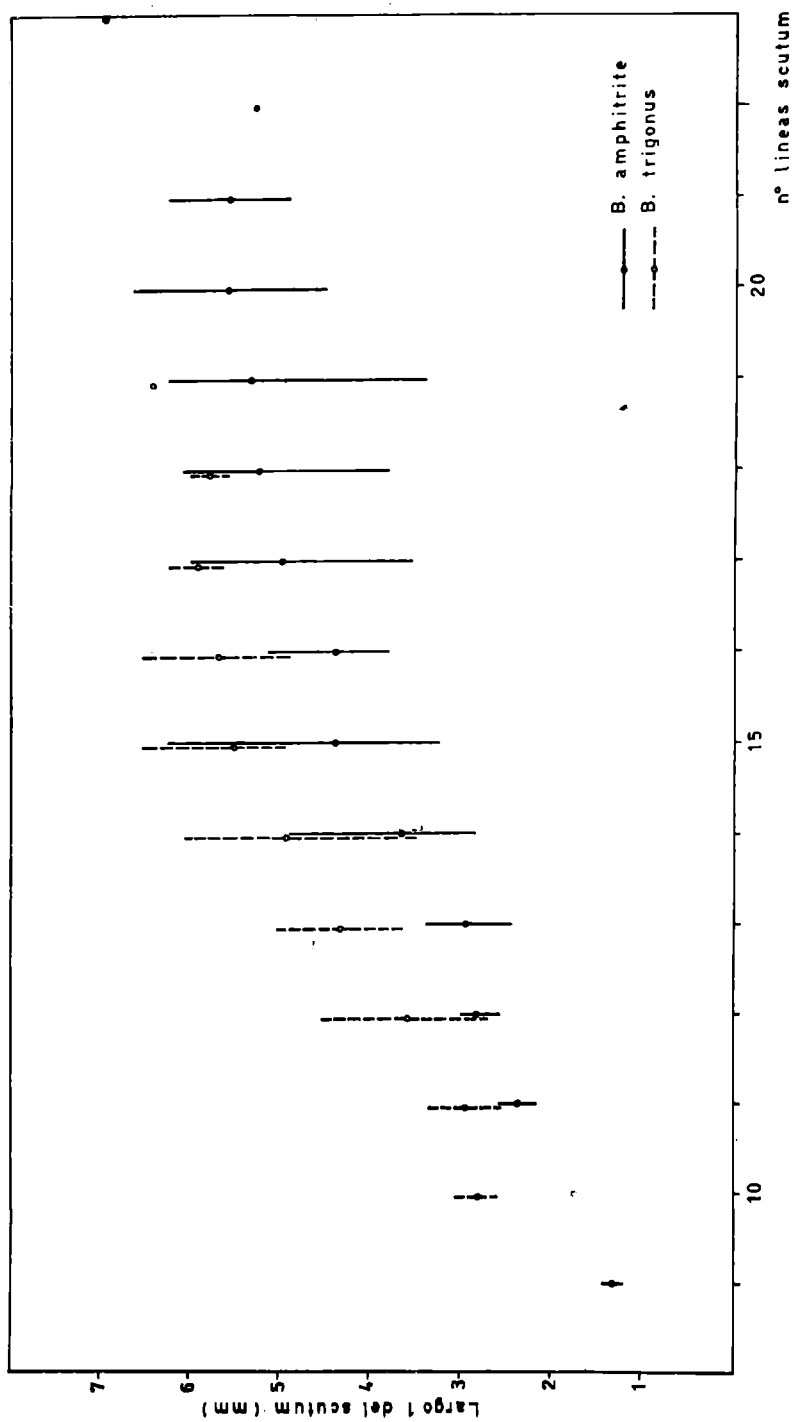


Figura 23.- Balanus amphitrite y B. trigonus: relación largo 1 del scutum - número de líneas del scutum

Si bien algunos rangos son amplios, se observa un notable incremento en el valor de la talla media a medida que aumenta el número de líneas de crecimiento.

-Este tema abre un campo interesante de investigación experimental, puesto que es necesario obtener datos del número de marcas en función del tiempo de inmersión y de la época del año; determinar si las primeras líneas de crecimiento, próximas a la zona correspondiente al "scutum-larval", o protoscutum, permanecen en su totalidad o desaparecen en parte con el tiempo por desgaste, y establecer si todas las mudas quedan registradas como líneas en el scutum, ya que varios géneros como Elminius, Acasta y Chthamalus no suelen registrar la totalidad de los ciclos de intermuda (Bocquet-Védrine, 1967). Estos, entre otros, constituyen parte de los planes que el laboratorio encara en la actualidad.

---

#### COMPETENCIA

---

La competencia fue definida por Margalef (1972) como el proceso de regulación de las densidades de poblaciones de varias especies que utilizan algunos recursos en común. El espacio donde asentarse es el principal recurso por el cual compiten los organismos bentónicos sésiles, especialmente aquellos caracterizados por colonizaciones masivas, como los cirripedios. Sin embargo, la competencia por el espacio se relacionaría íntimamente con la competencia por la obtención de alimento. En efecto, según Crisp (1965), cuanto mayor es el espacio que ocupa un animal, mayor será la cantidad de alimento que pueda obtener del agua.

En los litorales rocosos los efectos de la competencia por el espacio son muy evidentes debido a la alta densidad de las poblaciones. Este biotopo ofrece, además, la posibilidad de una fácil visualización de los efectos de este fenómeno y brinda al mismo tiempo muy buenas posibilidades de experimentación.

Las formas por las cuales se manifiesta la lucha por el espacio son muy variadas. Muchas larvas de organismos sedentarios tales como las de Spirobis borealis (Wisely, 1960) y la cypris de muchos cirripedios (Crisp, 1960) desarrollan durante el proceso de fijación una actividad que conduce a mantener una distancia mínima entre individuos y a evitar las áreas sobrepobladas. Las interacciones de los organismos durante su crecimiento en poblaciones de alta densidad originan una amplia gama de efectos. Estos van desde las alteraciones en la dinámica del mismo, como en el caso de poblaciones muy densas de balánidos en las cuales un desproporcionado crecimiento vertical compensa la imposibilidad de expansión lateral, hasta la detención completa del crecimiento del competidor menos vigoroso o de ambos. El primer caso está ejemplificado por las poblaciones de esponjas estudiadas por Rützler (1970) y el segundo por la competencia entre colonias de briozoos incrustantes (Stebbing, 1973).

Otro notable efecto de los procesos de competencia, es que estos pueden ser parcial o totalmente la causa de la zonación en la distribución de especies litorales (Connell, 1961; Paine, 1971). De esta forma ha podido comprobarse para muchas especies altamente estratificadas, que algunos de los límites de su distribución no responden a factores ambientales sino que resultan una consecuencia de la presión ejercida por otra especie con la cual compite por el espacio.

Con el objeto de conocer los efectos de la competencia interespecífica, en el desarrollo de las poblaciones de balánidos fijados sobre paneles inertes, se diseñó un simple experimento realizado durante el período 18-XII-73/18-III-74.

El mismo consistió en sumergir un bastidor del tipo ya descrito con dos series de cuatro paneles de acrílico cada una. Todos los meses se eliminaron aquellas especies potencialmente competidoras de los cirripedios en los paneles de una de las series; la restante no fue alterada, sirviendo así como testigo. Esta tarea era realizada en el menor tiempo posible, para inmediatamente volver a sumergir el bastidor.

Al final del ensayo (18-III-74) ambas series de paneles fueron llevados al laboratorio para estudiar comparativamente su fijación. Para ello se eliminó primeramente la colonización superficial, dejando al descubierto las poblaciones de cirripedios. Luego los paneles fueron fotografiados de a pares, señalando con una "C" los alterados y en cada una de ellos se retiró con espátula la capa de cirripedios para calcular el peso de cenizas por calcinación.

Los paneles ya libres de balánidos dejaban sobre su superficie las marcas de las basis, motivo por el cual fueron vueltos a fotografiar para obtener a partir de ahí estimaciones sobre el área cubierta por ellos. Para esto último se aplicó un método especial, consistente en duplicar sobre papel transparente la imagen de cada fotografía, cuidando de marcar claramente los límites de las zonas con y sin fijación. Luego, estas zonas fueron finamente recortadas para ser pesadas en balanza de precisión y determinar indirectamente la proporción del total cubierto por cirripedios. .

El análisis realizado indica que, en el panel de línea, el principal competidor de los balánidos durante el período de estudios ha sido la clorofita Enteromorpha intestinalis, que forma en este nivel un cinturón de unos 5 centímetros de altura, ya caracterizado por Bastida (1971 a). Al eliminar esta alga, la superficie cubierta por cirripedios aumenta de un 53,3 a un 73,3 % del total del área fijada (fig. 30).

El avance de los cirripedios sobre el cinturón de algas parece haberse realizado en dos etapas: la primera colonizando la zona central, según lo indican los ejemplares de gran tamaño observados y la segunda avanzando sobre los bordes, en donde pueden verse ejemplares de pequeño tamaño. Este proceso de avance de los cirripedios sobre el cinturón de algas también puede producirse en el área portuaria en forma natural. Se ha podido observar que la acción de pastoreo ejercida por el gasterópodo Siphonaria lessoni sobre la zona de algas deja al descubierto áreas del panel que son rápidamente colonizadas por cirripedios (Bastida, Capezzani y Torti, 1971). También pueden producirse estos avances hacia niveles superiores por la destrucción periódica que se produce en el cinturón de algas, especialmente en los períodos de declinación de las clorofitas en beneficio de las rodofitas.

Lo observado en el panel de línea ejemplifica claramente las diferencias que existen en la relación de vegetales y animales, mencionada por Barnes (1969), entre el ámbito pelagial y el bentónico. En el primero de ellos se establece una relación de dependencia, en términos de cadena alimentaria, pues las algas son los productores primarios. En el ámbito bentónico, los vegetales, sin dejar de ser productores, compiten por el espacio con los animales sedentarios, muchos de los cuales obtienen su alimento de fuentes exteriores al sistema (material planctónico, detrito en suspensión e incluso sustancias disueltas en el agua). En los paneles de carena, la principal especie competidora de los cirripedios ha sido la ascidia Ciona intestinalis que interactúa con ellos a través de dos mecanismos distintos. El primero es la disminución del espacio para la fijación de las cypris de Balanus. Esto puede apreciarse en los paneles testigos, pues se observan espacios libres donde no hubo fijación de cirripedios y que estaban ocupados por ascidias.

El segundo mecanismo es la eliminación de Balanus adultos, fenómeno que se evidencia por las conchillas vacías de los cirripedios muertos o por las improntas que quedan sobre el panel al desprenderse éstos. Esta mortandad puede producirse por una acción de recubrimiento por parte de Ciona o por acumulación de sedimentos como resultado de la actividad filtradora de esta ascidia.

Ante la falta de espacio donde asentarse, los cirripedios pueden convertirse en epibiontes de otros organismos de la comunidad e incluso sobre ellos mismos. Bastida (1971 a) ha registrado ejemplares de Balanus sobre Cyrtograpsus, Brachyodontes, Ulva y Enteromorpha, a lo que se debe agregar aquí la observación de pequeños ejemplares sobre la propia Ciona. Esta solución es de tipo parcial, dado que los ejemplares epibiontes raramente alcanzan grandes tallas debido a la alta inestabilidad del sustrato.

En los paneles de carena, el B es el que evidencia una menor competencia por el espacio. Las superficies cubiertas por cirripedios con y sin competidores son de 87,8 y 82,1 % del total del área fijada (fig. 31). La competencia actuó en este caso principalmente por medio de la exclusión de fijación, no por mortalidad.

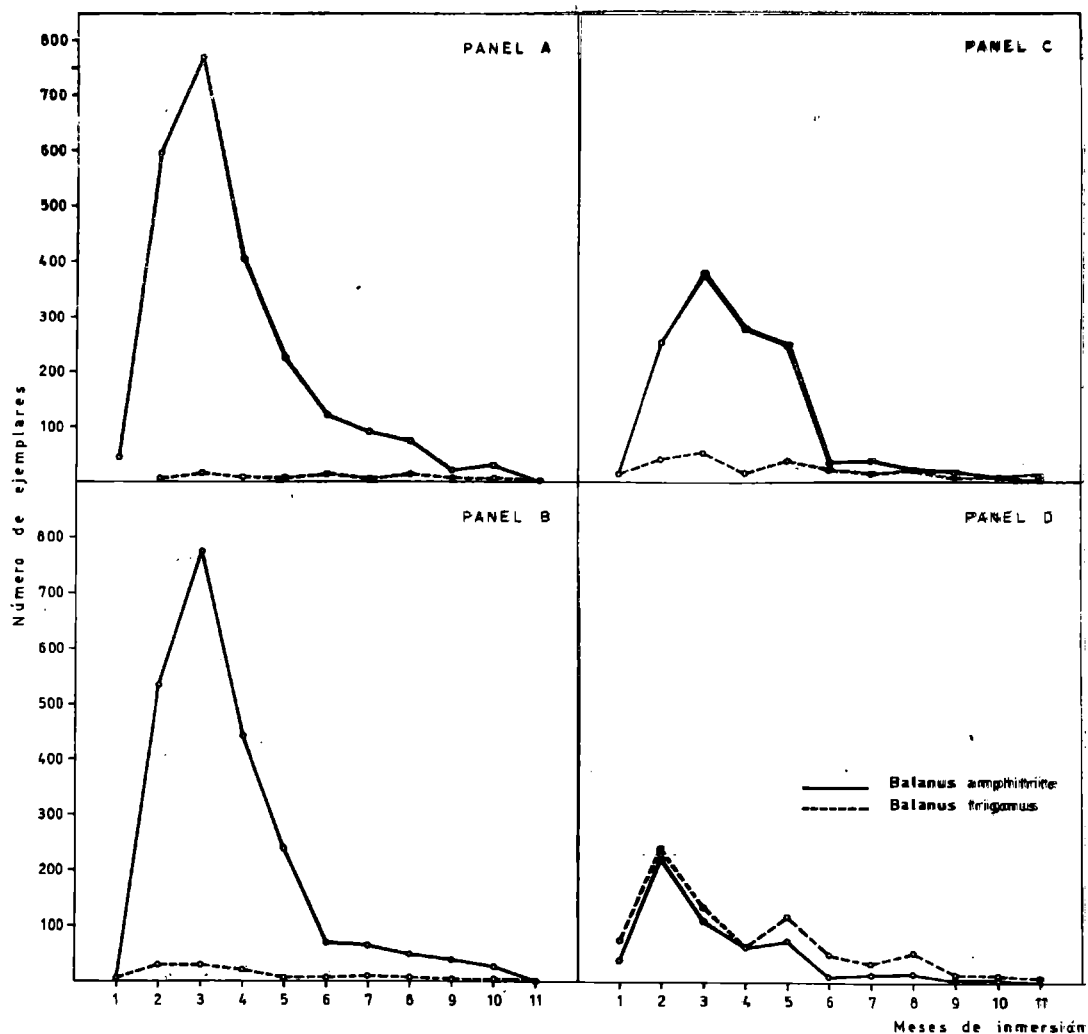


Figura 24.- Balanus amphitrite y B. trigonus: fijación sobre paneles acumulativos

La competencia ha sido más intensa en el panel C: esto se evidencia por las diferencias entre las áreas cubiertas por cirripedios (47,1 y 74,5 %) y por la elevada cantidad de cirripedios muertos en el panel testigo (fig. 32). Finalmente en el panel D, se repite esta situación, con valores de área cubiertas de 55,8 % y 72,2 % (fig. 33).

Este aumento del efecto de la competencia se debe fundamentalmente a la distribución vertical de Ciona intestinalis y a sus niveles óptimos de desarrollo que comienza a

partir del panel C (Bastida, 1971 a y b).

---

## COMUNIDAD

---

Los cirripedios se integran a las comunidades incrustantes durante las primeras etapas de formación de las mismas. Las larvas cypris están capacitadas para la búsqueda de un habitat adecuado, y si bien pueden colonizar sustratos artificiales en forma casi inmediata, prefieren hacerlo cuando el microfouling se ha asentado y ha modificado las condiciones originales del mismo. Sin embargo, la atracción que sobre las mismas ejercen los restos de colonizaciones previas, permite una fijación al margen de las etapas iniciales del microfouling (Bastida, L'Hoste, Spivak y Adabbo, 1974).

La reproducción estacional de los cirripedios de nuestra área hace que el grado de participación de estos crustáceos en las comunidades incrustantes dependa en gran medida de la época en que el sustrato artificial haya sido sumergido.

Para conocer la evolución de una población de cirripedios y su papel en la comunidad fueron analizados mensualmente los paneles acumulativos. El número de ejemplares por panel se representa en la fig. 24.

En esta oportunidad el inicio del ensayo coincidió con el comienzo de la época de reproducción de Balanus amphitrite y Balanus trigonus y consecuentemente los paneles, en sus cuatro niveles de profundidad, fueron colonizados masivamente (fig. 30 a 33).

Durante los tres primeros meses de inmersión el número de cirripedios presentes en los paneles acumulativos aumentó progresivamente como consecuencia de la colonización por varias camadas de individuos. Este constante incremento de la densidad durante todo el verano se debe a la prolongación, durante la estación, de la actividad reproductora de los cirripedios, y a la atracción que los ejemplares ya fijados ejercen sobre las nuevas cypris. La considerable mortalidad

de adultos, ocasionada en gran medida por la biodeposición de Ciona intestinalis, queda enmascarada completamente por la continua incorporación de juveniles.

Como es clásico en las fijaciones de alta densidad se presentó en corto tiempo, una brusca disminución del número de individuos vivos en las poblaciones de ambos cirripedios, especialmente en Balanus amphitrite. Entre las múltiples causas que determinan los elevados índices de mortalidad observada, se debe citar en primer lugar el efecto de la alta densidad. Algunos ejemplares quedan asfixiados durante el crecimiento de sus vecinos; otros, que reciben la fijación de varios juveniles, pueden sufrir la obturación de su opérculo, que impide la alimentación, respiración, etc. El desprendimiento de un individuo de gran tamaño que ocurre tras su muerte, generalmente lleva consigo varios ejemplares de menor talla a él adheridos. La desaparición de las ascidias, a partir del mes de abril, hizo que la competencia con ellas no fuera factor importante en la mortalidad de los cirripedios, tal como sucedió en el período 18-XII-73/18-III-74.

Por último será necesario determinar en el futuro la longevidad de estas especies, tanto en su medio natural como sobre sustratos artificiales, en los que los individuos pueden alcanzar su madurez sexual y tamaños cercanos al máximo en períodos muy breves.

La comunidad presenta, a nivel de línea de flotación, una clara estratificación vertical, con la formación del típico cinturón de cianofitas y clorofitas (Enteromorpha y Ulva) que adquieren un desarrollo muy rápido durante el verano. Por debajo de ese cinturón se encuentra una población de cirripedios compuesta en casi su totalidad por Balanus amphitrite. Dado que la fijación de cirripedios y algas se han producido contemporáneamente, la distribución de los primeros por debajo del cinturón es consecuencia de una interacción competitiva espacial.

La comunidad presenta, en términos generales, características de madurez evidente; al segundo mes de inmersión ya se encuentra al final del estado III de desarrollo y al tercero en el estado IV (Bastida, 1971b).

Como en el panel de línea no suele presentarse fijación de otros organismos suficientemente grandes como para des-

truir las conchillas de los numerosos cirripedios muertos, éstas permanecen intactas por un período bastante prolongado. Este hecho permite establecer la integración de otro componente típico del panel de línea, el isópodo Sphaeroma sp. que utiliza como excelente habitáculo las conchillas vacías. Se han encontrado hasta cinco de ellos dentro de una sola conchilla.

Si bien este es un hecho que se registra también en el mediolitoral portuario, sobre la comunidad incrustante de sustratos flotantes encierra especial importancia, pues de no ser por ellos estos isópodos no permanecerían por largo tiempo ya que las corrientes suelen desprenderlos al llegar al estado adulto. El "habitat" de las conchillas es también utilizado por diversas especies de nemertinos y poliquetos.

En términos generales el papel que los cirripedios juegan, como integrantes de la comunidad incrustante en el panel de línea, está especialmente referido a la dinámica del cinturón de algas y a la posibilidad que ellos brindan, una vez muertos, para el afincamiento de Sphaeroma sp.

Otro aspecto que debe mencionarse es que a este nivel participa una tercera especie de cirripedio, Balanus sp. Esta nueva especie comenzó a aparecer en el mes de agosto de 1974 y se fijó a la altura del cinturón de algas. Se trata de un componente típico del mediolitoral portuario, y su fijación poco numerosa no incide por el momento en la dinámica de la comunidad. Su presencia confirma una vez más la homologación que existe entre los niveles superiores de sustratos flotantes y el mediolitoral de sustratos fijos.

Desde el punto de vista aplicado estas observaciones nos están confirmando una vez más la necesidad de trabajar sobre sistemas antifouling a nivel de línea de flotación, capaces de controlar la formación del cinturón de algas y la fijación de cirripedios.

Los cirripedios que integran las comunidades de carena juegan un papel semejante en los tres niveles de profundidad considerados. La relación entre Balanus amphitrite y Balanus trigonus tiende a invertirse con el aumento numérico de este último con la profundidad; sin embargo desde el punto de vista ecológico ambas especies juegan un papel semejante en la comunidad.

Las comunidades incrustantes sobre paneles de carena estuvieron caracterizadas en años anteriores (Bastida, 1971 a y b, 1972) por presentar alrededor de 3 ciclos breves de formación, desarrollo y extinción, condicionados por el ciclo de vida de Ciona intestinalis. Esta especie, cuya dominancia caracteriza la "etapa climática" de estas comunidades, presentaba entonces varios períodos de colonización a lo largo del año. El desarrollo de las ascidias se prolongaba durante unos tres meses, después de lo cual se desprendían permitiendo la recolonización por una nueva camada.

En consecuencia, las poblaciones de cirripedios no tenían posibilidades de subsistir por más de 3 o 4 meses, debido a la ya mencionada competencia con Ciona.

Durante el presente estudio se observaron alteraciones en el ciclo normal de fijación de las ascidias, por motivos que aún no hemos podido detectar, de modo que su colonización quedó restringida al comienzo del mismo. Esto trajo como consecuencia la formación de un estado de tipo climático distinto, más perdurable, caracterizado por la asociación de Bowerbankia, Campanulariidae y Polydora, en donde también se integraron los cirripedios que subsistieron debido a la falta de competencia con las ascidias.

---

## CONCLUSIONES

---

1. El análisis de las características morfológicas de Balanus amphitrite y Balanus trigonus indica que las mismas son marcadamente constantes, pudiendo considerárselas como típicos atributos específicos, de gran utilidad en la sistemática moderna, y que a la vez resultan prácticos para la identificación de poblaciones provenientes de distintas áreas portuarias.

2. El período de fijación registrado en ambas especies, confirma una vez más que el ciclo de colonización está restringido, en el puerto de Mar del Plata, a los meses cálidos. Se trata de las especies sobre las que la temperatura del agua ejerce su acción más directamente.

3. La distribución vertical de estos dos cirripedios se complementa por la tendencia de Balanus amphitrite de colonizar los niveles superiores y la de Balanus trigonus los niveles más profundos, es decir, logran cubrir toda la zona correspondiente a la parte sumergida del casco de un barco. La gran densidad que alcanza Balanus amphitrite en la línea de flotación, junto con el notable desarrollo de las algas, indica la necesidad de perfeccionar los sistemas de control a ese nivel.

4. En cuanto a la distribución de Balanus amphitrite en el piso mediolitoral, se han producido cambios grandes con respecto a períodos anteriores; originariamente ésta era la especie dominante en ese nivel, pero actualmente ha sido desplazada por otra especie de Balanus que ha invadido todo el mediolitoral rocoso marplatense.

5. Las curvas teóricas de crecimiento de ambas especies han resultado muy semejantes al crecimiento observado en balsa, especialmente si se las compara con los datos obtenidos en los niveles óptimos de fijación de cada una.

6. El ritmo de crecimiento observado durante los meses cálidos es semejante al que se registra en zonas típicamente tropicales (alcanzando en pocas semanas tallas considerables, desarrollo sexual y completando frecuentemente su ciclo vital). Este hecho nos habla a las claras de la agresividad del fouling de Mar del Plata, pese a tratarse de una zona templada.

7. Existe una relación directa entre el crecimiento de los individuos y el número de líneas de muda identificadas en el scutum y otras piezas rígidas. Se ha podido determinar también, que dichas marcas no son de tipo anual y que aparentemente no existen diferencias entre las marcas producidas en épocas cálidas y frías.

8. Los fenómenos de competencia espacial regulan notablemente la densidad y distribución de ambas especies. El límite superior de Balanus amphitrite está regulado por el desarrollo de Enteromorpha intestinalis y la acción de pastoreo de Siphonaria lessoni. En los niveles de carena, tanto Balanus amphitrite como Balanus trigonus, están condicionados por la interacción que se establece fundamentalmente con Ciona intestinalis.

9. La longevidad de Balanus amphitrite suele ser menor a la de Balanus trigonus, si bien en última instancia la misma está regulada principalmente por los ciclos de fijación de Ciona intestinalis.

10. Los cirripedios de estas comunidades juegan un papel importante, incluso luego de muertos, ya que sus conchillas sirven de excelente habitáculo para el afincamiento de otras especies.

---

#### BIBLIOGRAFIA

---

- Barnes H., 1952-53. The effect of light on the growth rate of two barnacles Balanus balanoides (L.) and B. crenatus Brug. under conditions of total submergence. *Oikos*, 4:104-11.
- Barnes H., 1955. Further observations on rugophilic behaviour in Balanus balanoides (L.). *Vidensk. Medd. dansk. naturh. Foren.*, 117: 341-348.
- Barnes H., 1956. The biometry of the cirripede, Chthamalus stellatus (Poli). *Experientia*, 12: 309-313.
- Barnes H., 1961. Variation on the seasonal growth rate of Balanus balanoides with special reference to the presence of endogeneous factors. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 46: 427-428.
- Barnes H., 1969. Some aspects of littoral ecology: the parameters of the environment, their measurement; competition, interaction and productivity. *Am. Zoologist*, 9: 271-277.
- Barnes H. and T.B. Bagenal, 1951. Observations on Nephrops norvegicus (L.) and on a epizoic population of Balanus crenatus Brug. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 30: 369-380.
- Barnes H. and Barnes, 1954. The general biology of Balanus balanus (L.) Da costa. *Oikos*, 5: 63-76.
- Barnes H. and M. Barnes, 1958. The rate of development of Balanus balanoides (L.) larvae. *Limnol. Oceanogr.*, 3: 29-32.
- Barnes H. and M. Barnes, 1959. Some parameters of growth in the common intertidal barnacle, Balanus balanoides (L.). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 38: 581-587.
- Barnes H. and M. Barnes, 1959b. A comparison of the annual growth patterns of Balanus balanoides (L.) with particular reference to the effect of food and temperature. *Oikos*, 10: 1-18.

- Barnes H. and M. Barnes, 1961a. The distribution and general ecology of Balanus balanoides together with some observations on B. improvisus in the waters around the coasts of Denmark, southern Sweden and north east Germany. Acta Univ. Lund, N.F., 2(58): 1-41.
- Barnes H. and M. Barnes, 1961b. The growth rate of Elminius modestus (Crustacea, Cirripedia) in Scotland. Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr., 47: 481-486.
- Barnes H. and M. J. R. Healy, 1965. Biometrical studies on some common cirripedes. I. Balanus balanoides: measurements of the scuta and terga of animals from a wide geographical range. J. mar. biol. Ass. U.K., 45: 779-789.
- Barnes H. and M. J. R. Healy, 1969. Biometrical studies on some common cirripedes. II. Discriminant analysis of measurements on the scuta and terga of Balanus balanoides from a wide geographical range. J. exp. mar. biol. Ecol., 4: 51-70.
- Barnes H. and M. J. R. Healy, 1971. Biometrical studies on some common cirripedes. III. Discriminant analysis of measurements on the scuta and terga of Balanus eburneus Gould. J. exp. mar. biol. Ecol., 6: 83-90.
- Barnes H. and H. T. Powell, 1953. The growth of Balanus balanoides (L.) and B. crenatus Brug. under varying conditions of submersion. J. mar. biol. Ass. U.K., 32: 107-128.
- Bastida R., 1971a. Las incrustaciones biológicas en el puerto de Mar del Plata, período 1966-67. Rev. Mus. Arg. Cs. Nat. B. Rivadavia, Hidrobiol. 3 (2): 203-285.
- Bastida R., 1971b. Las incrustaciones biológicas en las costas argentinas. La fijación mensual en el puerto de Mar del Plata durante tres años consecutivos. Corrosión y Protección (España), 2 (1): 17-33.
- Bastida R., 1972. Studies of the fouling communities along Argentine coasts. Proceedings, 3rd. Int. Congress on Marine Corrosion and Fouling, Washington: 847-864.
- Bastida R., D. Capezzani y M. R. Torti, 1971. Fouling organisms in the port of Mar del Plata, Argentina. I. Siphonaria lessoni: ecological and biometrical aspects. Mar. biol., 10: 297-307.
- Bastida R., E. Spivak, S. L'Hoste y H. E. Adabbo, 1974. Las incrustaciones biológicas en Puerto Belgrano. I. Estudio de la fijación sobre paneles mensuales, período 1971/72. LEMIT-ANALES, 3-1974 (Serie II), 274: 97-165.

- Bastida R., S. L'Hoste, E. Spivak y H. E. Adabbo, 1974.** Las incrustaciones biológicas en Puerto Belgrano. II. Estudio de los procesos de epibiosis registrados sobre paneles mensuales, período 1971/72. LEMIT-ANALES, 3-1974 (Serie II), 275: 167-195.
- Blom S. E., 1965.** Balanus improvisus Darwin on the west coast of Sweden. Zool. Bidrag. Uppsala., 37: 59-76.
- Bocquet-Védrine J., 1956.** Correlation entre le rythme des marées et la mue d'une population de Chthamales. C.R.A.S. Paris, 243: 2159-2162.
- Bocquet-Védrine J., 1965.** Etude du tégument et de la mue chez le cirripède operculé Elminius modestus D. Archs. Zool. exp. gén., 105: 30-76.
- Bocquet-Védrine J., 1966a.** Relation entre la croissance du test calcaire et le cycle d'intermue de la masse viscerale chez le cirripède operculé Acasta spongites (Poli). C.R.A.S. Paris, 262: 2733-2735.
- Bocquet-Védrine J., 1966b.** Les soies et les expansions épineuses du test calcaire chez le cirripède operculé Acasta spongites (Poli). Arch. Zool. exp. gén., 107: 337-348.
- Bocquet-Védrine J., 1967.** La mue de la charnière reliant l'opercule à la muraille chez Balanus crenatus Brug. (Cirripède Operculé). Arch. Zool. exp. gén., 108: 447-459.
- Breemen L. van., 1934.** Zur Biologie von Balanus improvisus. Zool. Anz., 105: 247-257.
- Connell, J. H., 1961a.** The influence of iterespecific competition and other factors on the distribution of the barnacle Chthamalus stellatus Ecology, 42 (4): 710-723.
- Connell J. H., 1961b.** Effects of competition, predation by Thais lapillus and others factors on natural populations of the barnacle Balanus balanoides. Ecol. Monographs, 31: 61-104.
- Costlow J. D., 1956.** Shell development in Balanus improvisus Darw. J. morphol., 99 (2): 359-398.
- Corlett J., 1948.** Rates of settlement and growth of the "pile" fauna of the Mersey estuary. Proc. Liverpool Biol. Soc., 56: 2-28.
- Costlow J. D. and C. G. Bookhout, 1953.** Molting and growth in Balanus improvisus. Biol. Bull., Wood's Hole, 105: 420-433.
- Costlow J. D. and C. G. Bookhout, 1957.** Body growth versus shell growth in Balanus improvisus. Biol. Bull., Wood's Hole, 113: 224-232.

- Crisp D. J., 1960. Factors influencing growth rate in Balanus balanoides. J. Anim. Ecol., 29:95-116.
- Crisp D. J., 1961. Territorial behaviour in barnacle settlement. J. exp. biol., 38: 429-446.
- Crisp D. J., 1965. The ecology of marine fouling. 5th. Symp. Brit. Ecol. Soc. Oxford, 99-117.
- Crisp D. J. and B. S. Patel, 1960. The moulting cycle in Balanus balanoides (L.). Biol. Bull., Wood's Hole, 118: 31-47.
- Crisp D. J. and B. S. Patel, 1961. The interaction between breeding and growth rate in the barnacle Elminius modestus Darwin. Limnol. Oceanogr., 6: 105-115.
- Darwin C. A monograph on the subclass Cirripedia. The Ray Society, London 1854, 684 pp.
- Davis C. W., E. H. Unni and H. J. Fyhn, 1973. The intermolt cycle of cirripeds: criteria for its stages and its duration in Balanus amphitrite. Biol. Bull., 145 (2): 310-322.
- De Wolf P., 1973. Ecological observations on the mechanisms of dispersal of barnacle larvae during planktonic life and settling. J. Netherlands Sea. Res. 6 (1-2):1-129.
- Drach P., 1939. Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. Ann. Inst. Ocean., 29 (3): 103-392.
- Drach P., 1944. Etude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez Leander serratus (Pennant). Bull. Biol. France Belgique, 78 (1): 40-62.
- Drach P. et C. Tchernigovtzeff, 1967. Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générales aux crustacés. Vie et Milieu, 18: 595-609.
- Edmonson C. M., 1944. Incidence of fouling in Pearl Harbor. Occas. Pap. Bishop Mus., 18 (1): 1-35.
- Edmonson C. M. and W. Ingram, 1939. Fouling organisms in Hawaii. Occas. Pap. Bishop Mus., 14 (14): 251-300.
- Fuller J. L., 1946. Season of attachment and growth of sedentary marine organisms at Lamoine, Maine. Ecology, 27: 150-158.
- Grave B. H., 1933. Rate of growth, age at sexual maturity and duration of life of certain sessile organisms at Wood's Hole, Mass. Biol. Bull., Wood's Hole, 65: 375-386.
- Harding J. P., 1962. Darwin's type specimens of varieties of Balanus amphitrite. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool., 2 (7): 273-296.

- Hatton H. et E. Fisher-Piette, 1932. Observations et experiences sur le peuplement des cotes rocheuses par les cirripedes. Bull. Inst. Ocean. Monaco, 592, 15.
- Henry D. P., 1954. Cirripedia: The barnacles of the Gulf of Mexico in Galtsoff, P. S., ed., Gulf of Mexico, its origin, waters and marine life. Fishery Bull. Fish. Wild. Serv. U. S., 55 (89): 443-445.
- Henry D. P., 1959. The distribution of the amphitrite series of Balanus in North American waters. in D. L. Ray (ed): Marine fouling and boring organisms, Univ. Wash. Press, Seattle: 109-203.
- Hiro F., 1938. On the Japanese forms of Balanus amphitrite Darwin. Zool. mag. (Japan), 50 (6): 299-313.
- Kawahara T., 1962. Studies on the marine fouling communities. I. Development of a Fouling Community. Rep. fac. fish., Pref. Univ. Mie, 4 (2): 27-41.
- Kawahara T. and H. Iizima, 1960. On the constitution of marine fouling communities at various depths in Ago Bay. Rep. fac. fish., Pref. Univ. Mie, 3:582-594.
- Kolosvary G., 1947. Die balaniden der Adria. Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung. 40 (1): 1-88.
- Margalef R. et al., 1972. Ecología Marina. Editorial Dossat, Caracas, Venezuela.
- Mawatari Sh., Y. Hirosaki and S. Kobayashi, 1954. Settlement and growth of acorn barnacle, Balanus amphitrite communis Darwin. I/II. Misc. rep. res. Inst. Nat. Res., 33:46-55/34:4-57.
- Miyazaki I., 1938. On fouling organisms in the oyster farm. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 4 (5): 223-232.
- Moore H. B., 1934. The biology of Balanus balanoides. I. Growth rate and its relation to size, season and tidal level. J. mar. biol. Ass. U. K., 19: 851-868.
- Moore H. B., 1935. The growth rate of Balanus hameri (Ascanius). J. mar. biol. Ass. U. K., 20: 57-63.
- Moore H. B. and A. C. Frue, 1959. The settlement and growth of Balanus improvisus, B. eburneus and B. amphitrite in the Miami area. Bull. mar. sci. Gulf Carib., 9 (4): 421-440.
- Moore H. B. and B. F. McPherson, 1963. Colonization of the Miami area by the barnacle Balanus trigonus Darwin and a note on its occurrence on the test of an Echinoid. Bull. mar. sci. Gulf Carib., 13 (3): 418-421.
- Newman W. A., V. A. Zullo and S. A. Wainwright, 1967. A critique on recent concepts of growth in Balanomorpha (Cirripe-

- dia, Thoracica). Crustaceana, 12 (2): 167-178.
- Olivier S., R. Bastida y M. R. Torti, 1968. Las comunidades bentónicas de los alrededores de Mar del Plata. Actas del IV Congreso Latinoamericano de Zoología, Caracas - Venezuela. Instituto de Biología Marina, Contrib. 58: 1-45.
- Olivier S., A. Escofet, J. Orensanz, S. Pezzani, A. Turró y M. Turró, 1966. Contribución al conocimiento de las comunidades bénticas de Mar del Plata. I. El litoral rocoso entre Playa Grande y Playa Chica. An. Com. Invest. Cient. Prov. Bs. As., 7: 186-206.
- Paine R. T., 1971. A short term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. Ecology, 52 (6): 1096-1106.
- Petersen G. H., 1966. Balanus balanoides (L.). Life cycle and growth in Greenland. Meddelelser om Gronland, 159 (12): 1-115.
- Pilsbry H. A., 1907. The barnacles (Cirripedia) contained in the collections of the U.S. National Museum. U. S. Nat. Mus./Bull., 60: 1-122.
- Pyefinch K. A., 1948. Notes on the Biology of Cirripedes. J. mar. biol. Ass. U. K., 27: 464-504.
- Rascio V. y R. Bastida, 1973. Pinturas antiincrustantes. V. Acción de los tóxicos sobre las algas a nivel de línea de flotación. Corrosión y Protección (España), 4 (3): 3-11.
- Relini G. e E. Giordano, 1969. Distribuzione verticale e insediamento delle quattro specie di balani presenti nel porto di Genova. Natura, Milano, 60 (4): 251-281.
- Relini G. e L. Relini-Orsi, 1969. Alcuni aspetti dell'accrescimento dei balani nel porto di Genova. Pubbl. Staz. Zool. Napoli. 37: 327-337.
- Runnström S., 1925. Zur biologie und etwicklung von Balanus balanoides (Linné). Bergens. Mus. Aarbok for 1924-25, 5: 1-46.
- Rützler R., 1970. Spatial competition among Porifera: solution by epizoism. Oecologia (Berl.), 5: 85-95.
- Sandison E. E., 1962. The populations of Balanus amphitrite var. stutbury on the Guinea coast. Proc. Zool. Soc. Lond., 138 (4): 517-542.
- Skerman T., 1958. Marine fouling at the port of Auckland. N. Zeal. J. Sci. 2 (1): 57-94.
- Stebbing, A. R., 1973. Competition for space between the epiphytes of Fucus serratus. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 53: 247-261.

- Topsent, N., 1911. Croissance et mort des balanes a Luc-sur-mer. Ann. Inst. Oceanogr., 2 (6): 5.
- Utinomi, H., 1967. Comments on some new and already known cirripeds with emended taxa, with special reference to the parietal structure. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 15 (3): 199-237.
- Weiss, C. M., 1948. The seasonal occurrence of sedentary marine organisms in Biscayne Bay, Florida. Ecology, 29: 157-172.
- Werner, W. E., 1967. The distribution and ecology of the barnacle Balanus trigonus. Bull. mar. sci., 17: 64-84.
- Wisely, H. B., 1960. Observations on the settling behaviour of the tube worm Spirorbis borealis Daudin (Polychaeta). Aust. J. mar. Fresh. Res., 2: 55-72.

Agradecimientos.- Los autores agradecen la colaboración prestada por el Laboratorio de Estadística del Instituto de Biología Marina en la elaboración de los datos y al Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido (CONICET) por el empleo del instrumental. Se agradece también al personal de la Base Naval Mar del Plata y del LEMIT por el apoyo prestado durante la realización de este trabajo.

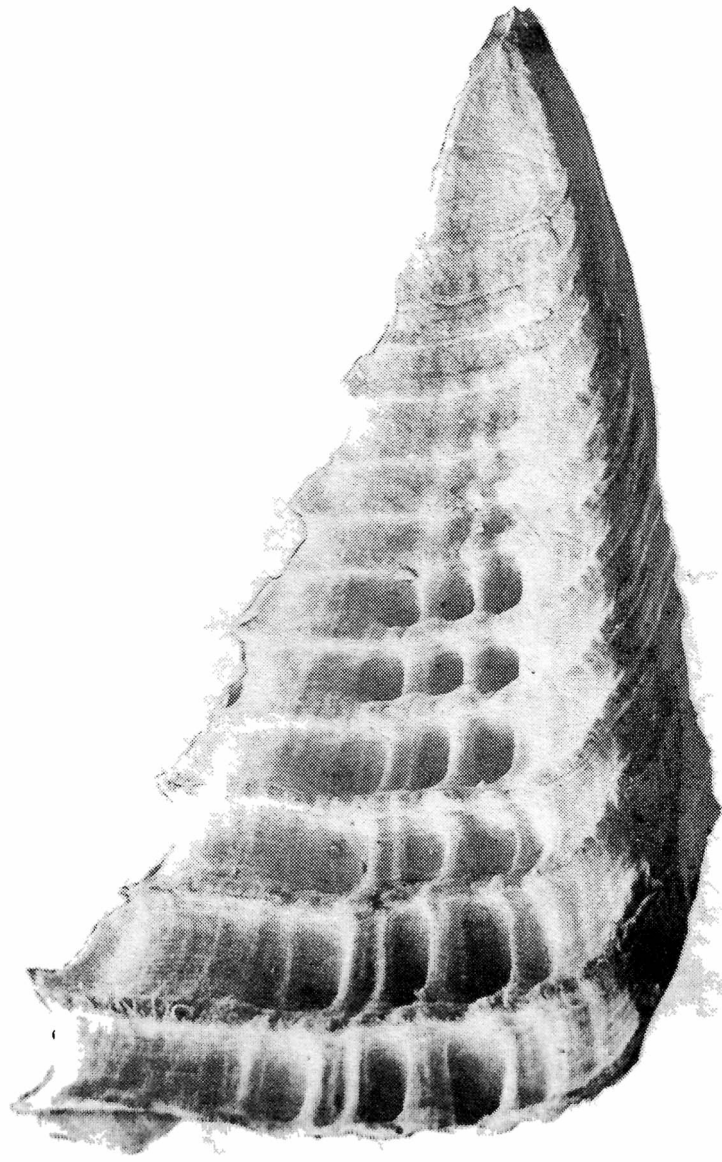


Figura 25

Balanus trigonus: vista general del scutum



Figura 26

Balanus amphitrite: vista general del scutum

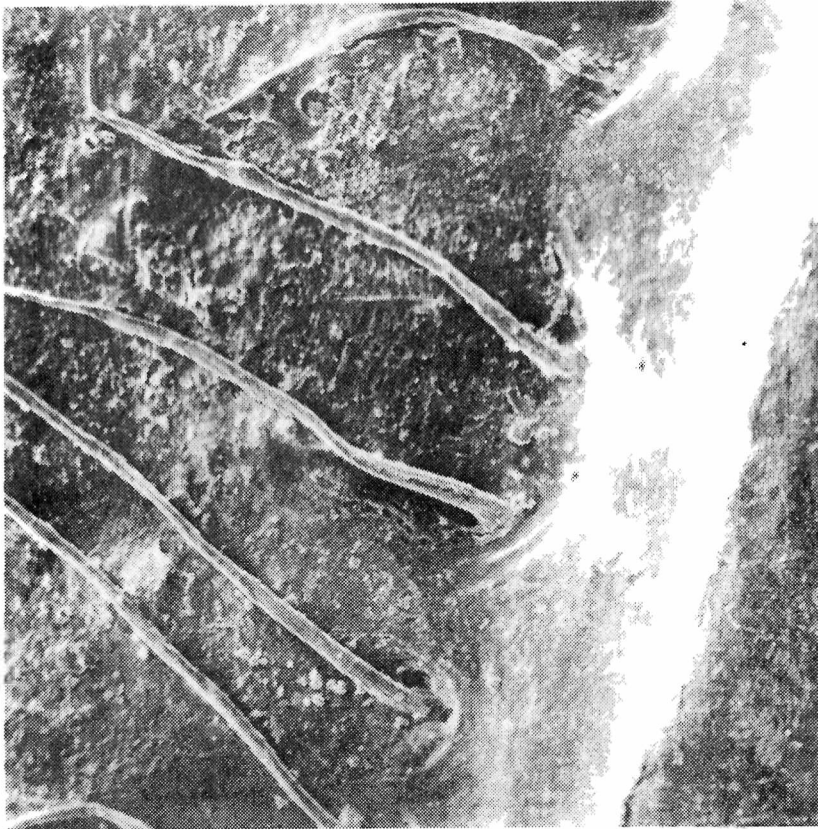


Figura 27.- Ornamentaciones de las líneas de crecimiento del tergum de Balanus trigonus

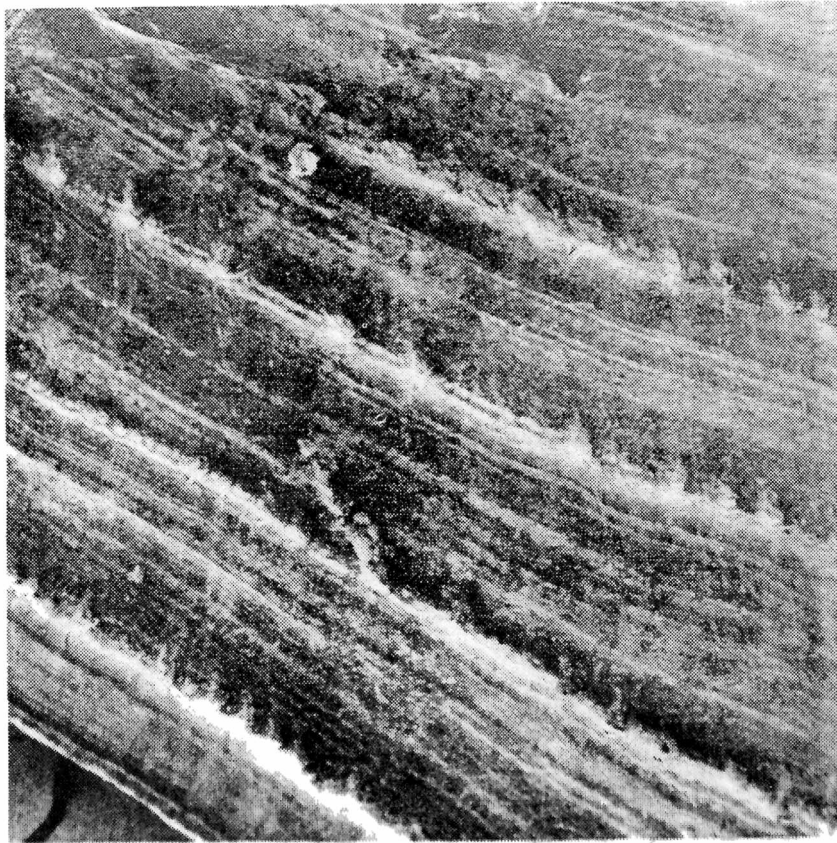


Figura 28

Detalle de las líneas de muda del scutum de  
Balanus amphitrite

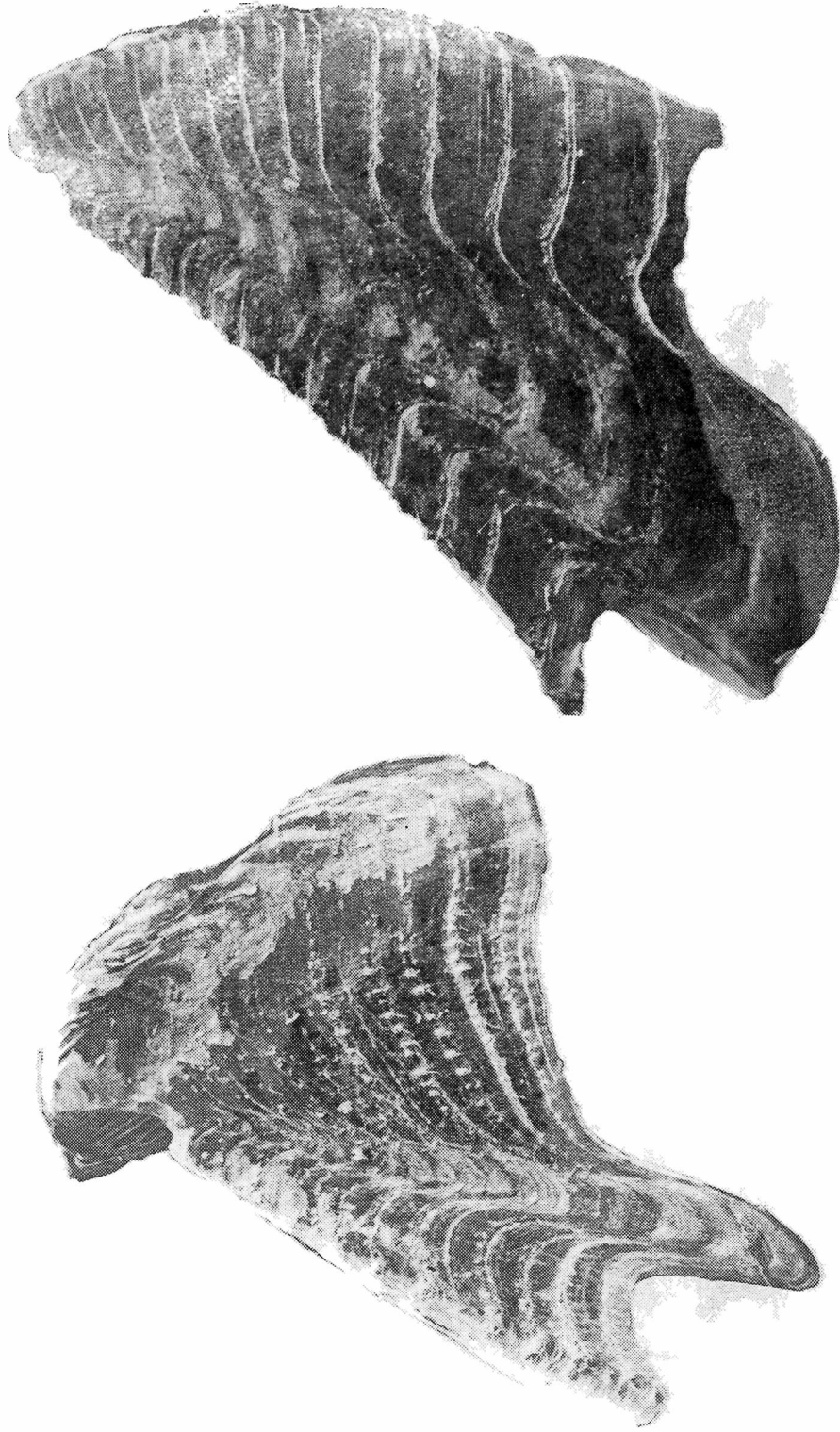


Figura 29.- Vista general del tergum de Balanus amphitrite (izquierda)  
y de Balanus trigonus (derecha)

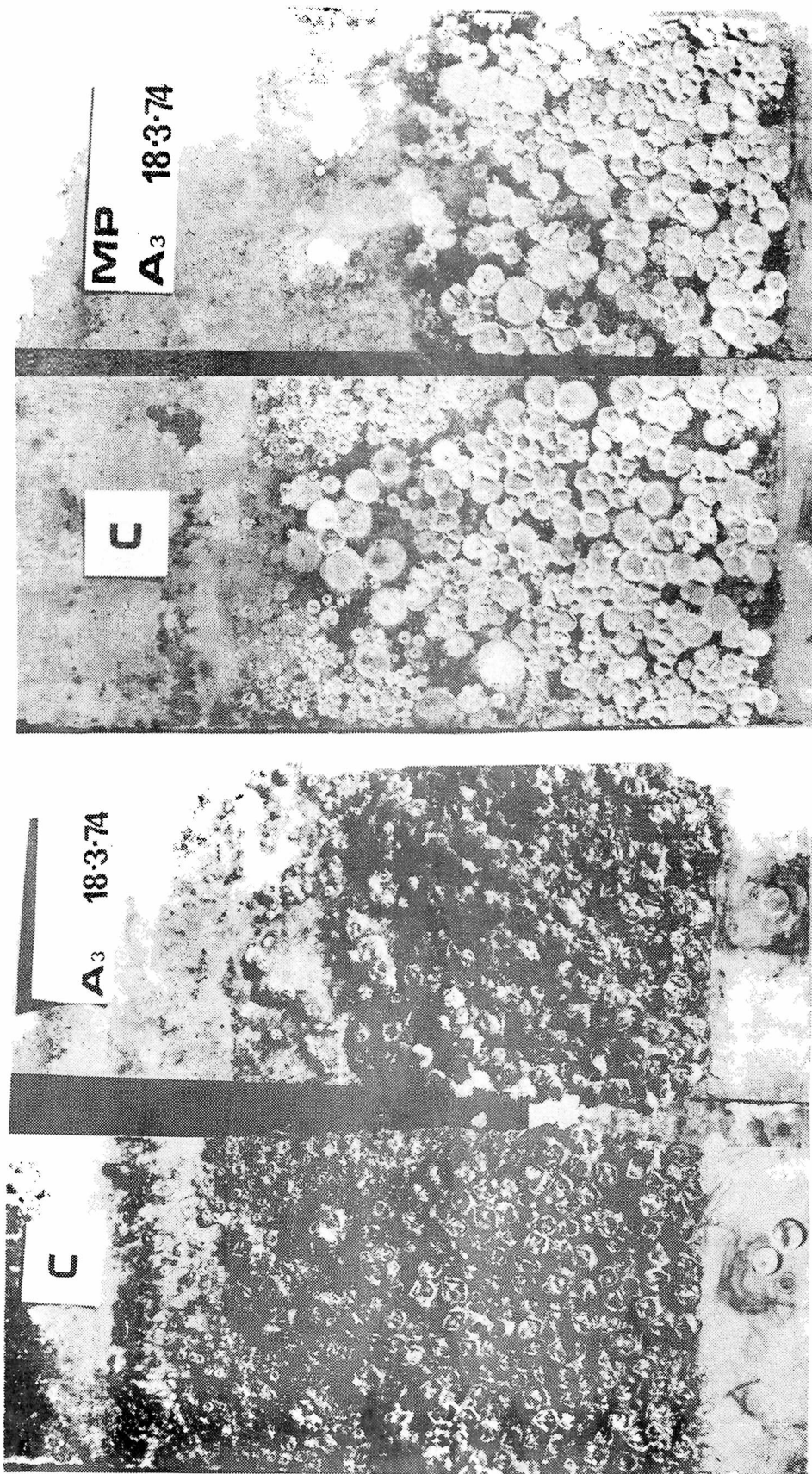


Figura 30.- Experiencia sobre competencia a nivel de línea de flotación

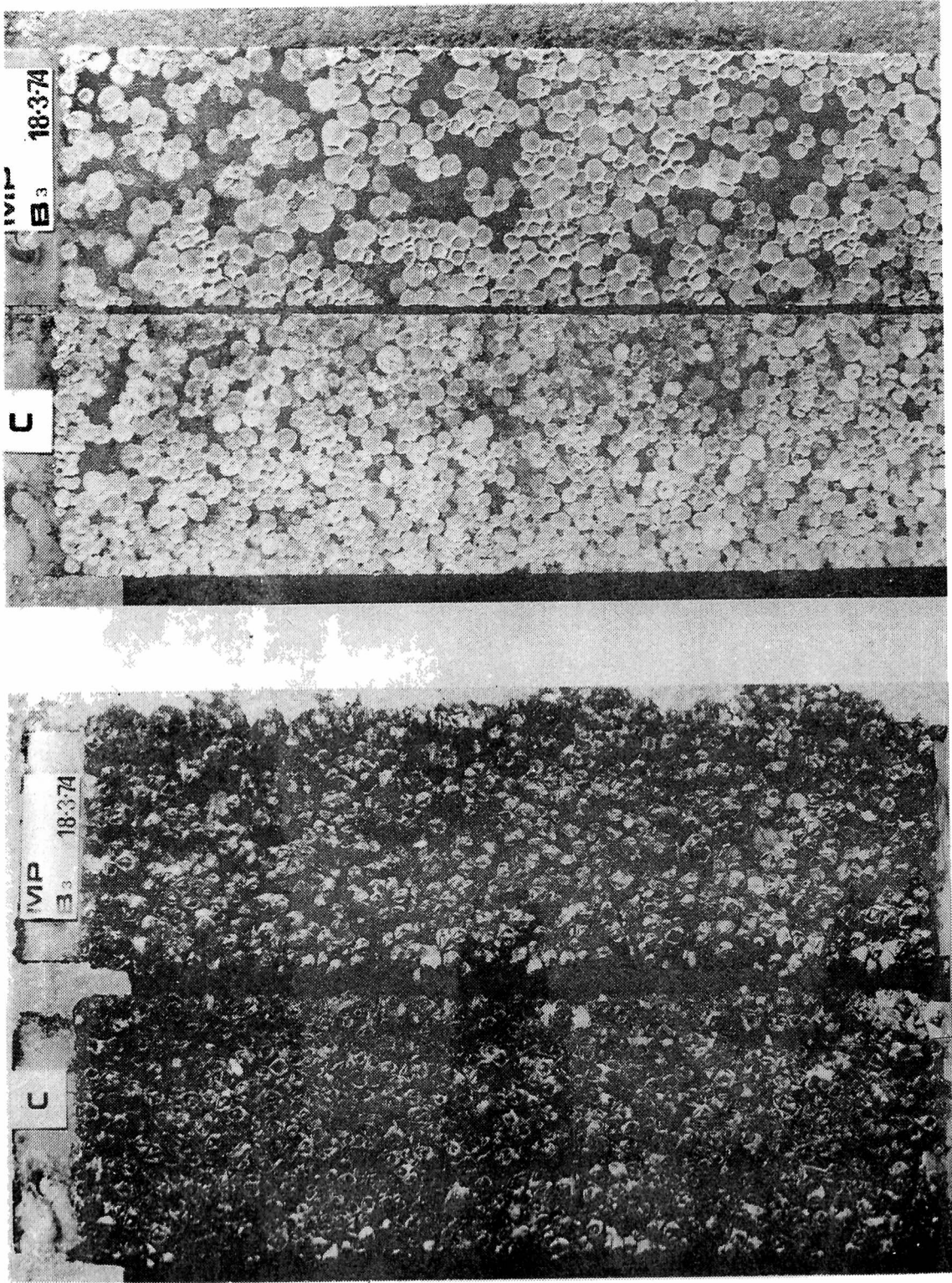


Figura 31.- Experiencia sobre competencia espacial en el primer nivel de carena

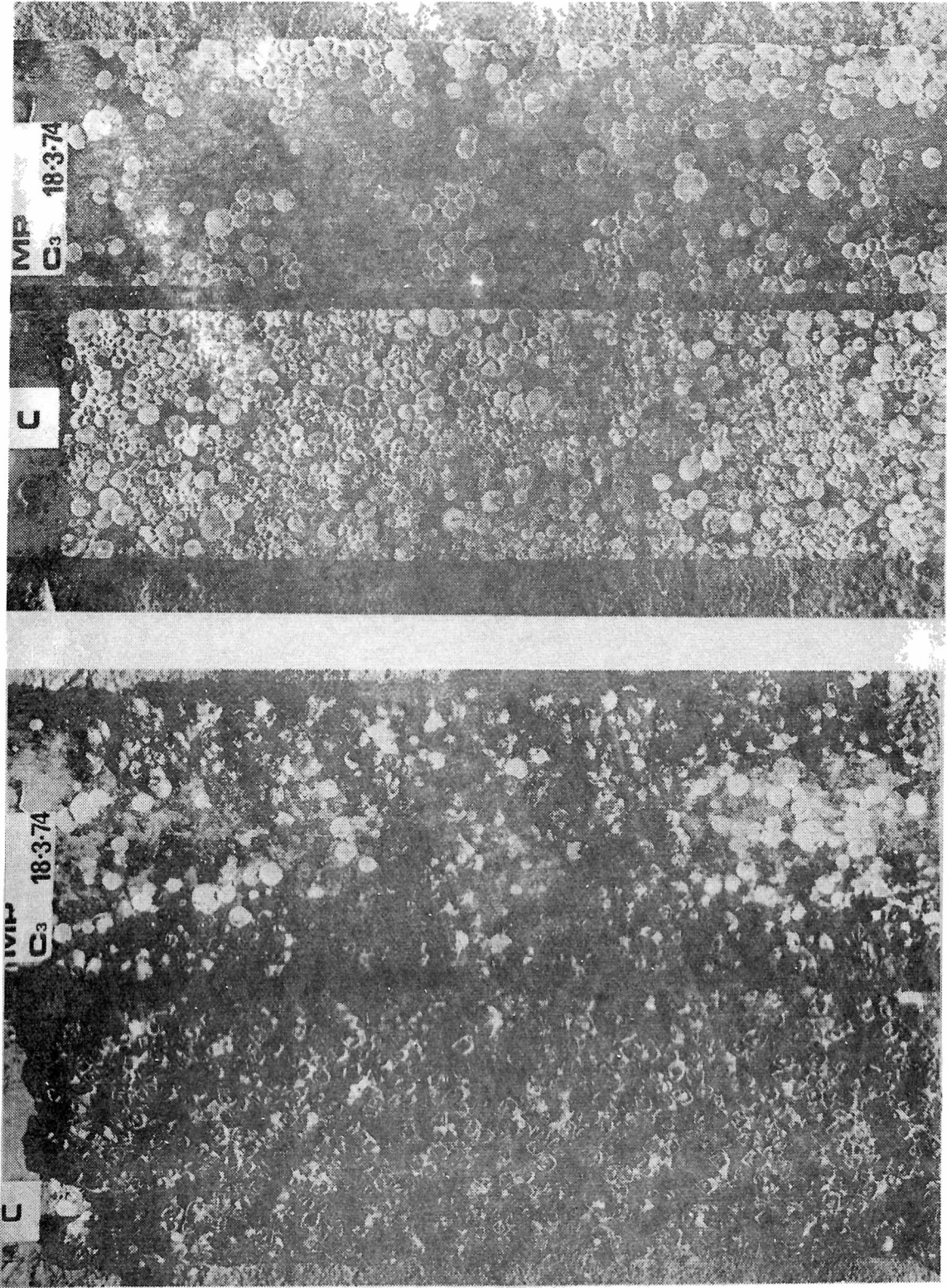


Figura 32.- Experiencia sobre competencia espacial en el segundo nivel de carena

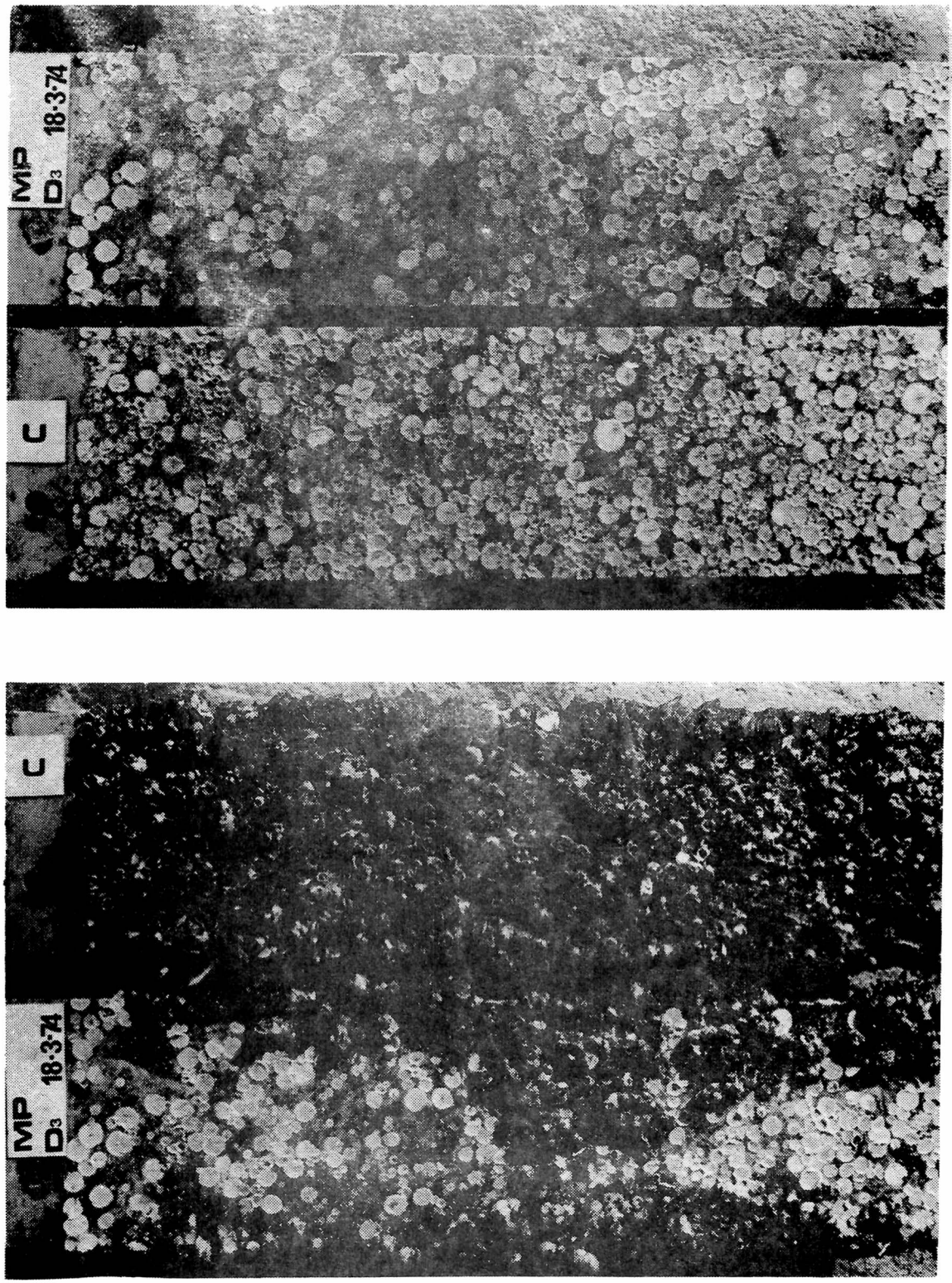


Figura 33.- Experiencia sobre competencia espacial en el tercer nivel de carena