

## Evaluación experimental de rodolitos como sustratos vivos para la infauna en el Banco de Abrolhos, Brasil

### Experimental evaluation of rhodoliths as living substrata for infauna at the Abrolhos Bank, Brazil

MA de O Figueiredo<sup>1\*</sup>, K Santos de Menezes<sup>1</sup>, EM Costa-Paiva<sup>2</sup>, PC Paiva<sup>2</sup>, CRR Ventura<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Programa Zona Costeira, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rua Pacheco Leão 915, Rio de Janeiro, RJ, 22460-030, Brazil. \* E-mail: mfigueir@jbrj.gov.br

<sup>2</sup> Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Av. Brigadeiro Trompowski s/n, CCS Bloco A, Rio de Janeiro, RJ, 21941-590, Brazil.

<sup>3</sup> Departamento de Invertebrados, Museu Nacional - UFRJ, Quinta da Boa Vista s/n, Rio de Janeiro, RJ, 20940-040, Brazil.

#### Resumen

En grandes zonas de la plataforma continental brasileña, los rodolitos de algas coralinas proveen hábitats de gran diversidad. Para entender el papel de los rodolitos en la estructura de la infauna, poco estudiada en estos hábitats, se describen las diferencias estacionales de su tamaño y forma en relación con la biota asociada, y se determinó experimentalmente la influencia del sustrato vivo en el área protegida marina del Archipiélago Abrolhos. Se tomaron muestras aleatorias (~1.7 L) del manto de rodolitos en tres épocas del año ( $n = 20$ ), de las que se ordenaron submuestras por tamaño de grano, peso seco, grado de ramificación del talo y taxones de invertebrados asociados. Se trasplantaron rodolitos vivos y muertos sin invertebrados y muestras de control con invertebrados ( $n = 6$ ) en canastas dentro de los mantos a fin de probar asociaciones con el sustrato. Las muestras trasplantadas se compararon con muestras naturales recogidas directamente del manto de rodolitos casi tres meses después. La especie formadora de rodolitos más común fue *Mesophyllum erubescens*. En general los poliquetos fueron las especies dominantes, contribuyendo con hasta 63% de toda la infauna. La especie infaunal más común fue el poliqueto *Exogone dispar*. Se observó una tendencia estacional decreciente en la abundancia de invertebrados de otoño/invierno a primavera. Aunque los anfipodos dominaron en otoño (70% de muestra), su abundancia se redujo a la mitad en invierno y primavera cuando su densidad de población resultó similar a la de los poliquetos (49%). Los ofiuroides y moluscos fueron menos abundantes (hasta 1% y 5% de toda la muestra). La abundancia de poliquetos fue significativamente menor en los rodolitos trasplantados vivos que en los muertos, mientras que los anfipodos no mostraron diferencias. La variación en las abundancias de la infauna estuvo relacionada con la variabilidad en la heterogeneidad del hábitat debida a los cambios en el tamaño y la forma de los rodolitos, como resultado de cambios en la turbulencia del agua. Los talos de los rodolitos no sólo construyen depósitos calcáreos complejos sino que también afectan la diversidad de la comunidad proporcionando refugio a los grupos de la infauna.

*Palabras clave:* Parque Nacional Marino de Abrolhos, infauna, algas coralinas, rodolitos vivos.

#### Abstract

Over large areas of the Brazilian continental shelf, coralline algal rhodoliths provide habitats with high community diversity. In order to understand the role of rhodoliths in structuring the poorly studied infauna of these habitats, we determined seasonal patterns of their size and shape related to the associated biota, and experimentally tested the influence of living substrata in the Abrolhos Archipelago marine protected area. Samples ( $n = 20$ ) were randomly collected from a rhodolith bed using cores (~1.7 L) during three seasons of the year. Subsamples were sorted by grain size, dry weight, degree of thallus branching, and associated invertebrate taxa. Live and dead rhodoliths with invertebrates removed and control samples with invertebrates present ( $n = 6$ ) were transplanted inside baskets into the bed to test substrate associations. Transplanted samples were compared with natural ones directly collected from the rhodolith bed after nearly three months. The most common rhodolith-forming species was *Mesophyllum erubescens*. Polychaetes were usually the dominant taxon, making up 63% of the total infauna. The most common infaunal species was the polychaete *Exogone dispar*. There was a general seasonal trend of a reduction in invertebrate abundance from autumn/winter to spring. Amphipods were dominant in autumn (70% of sample) but half as abundant in winter and spring when their population density was similar to that of polychaetes (49%). Ophiuroids and molluscs were less abundant (up to 1% and 5% of the total sample). Polychaete abundance was significantly lower in live than in dead transplanted rhodoliths, whereas amphipods showed no difference. Variation in infaunal abundances was related to variability in habitat heterogeneity due to changes in rhodolith size and shape resulting from changes in water turbulence. The calcareous thalli of rhodoliths not only build complex calcareous gravels but also affect community diversity providing a refuge for infaunal groups.

*Key words:* Abrolhos Marine National Park, infauna, coralline algae, living rhodoliths.

## Introducción

Los mantos de rodolitos son comunidades marinas en las que predominan las algas calcáreas rojas de vida libre conocidas como algas coralinas (Corallinales, Rhodophyta). Estos mantos cubren extensas áreas de la plataforma continental del N-NE de Brasil, quizá la mayor área de mantos rodolíticos en el mundo (Kempf 1970, Milliman 1977, Foster 2001). Estas algas coralinas libres son consideradas ingenieros ecológicos ya que al cambiar las características físicas de los hábitats modifican de manera considerable la diversidad faunal de las comunidades (Jones *et al.* 1994, Steller *et al.* 2003). Entre los mantos de rodolitos, los de *maerl* son hábitats espacialmente complejos con una gran diversidad de especies y grupos tróficos (Barbera *et al.* 2003).

En las aguas costeras de Europa los mantos de rodolitos son hábitats que han sido protegidos debido a su gran diversidad de organismos asociados y a su susceptibilidad a daños por la pesca (Birkett *et al.* 1999). Perturbaciones naturales y antropogénicas afectan la estructura de las comunidades de tales mantos a causa de la disminución en la complejidad del hábitat y a la reducción a largo plazo de la cantidad de rodolitos vivos (Hall-Spencer 1998, 1999; Hall-Spencer y Moore 2000; Steller *et al.* 2003; Bordehore *et al.* 2003). Estudios anteriores han descrito la importancia de las características de los rodolitos (cobertura, densidad de ramas, mantos vivos *versus* muertos, etc.) para su infauna, pero se requiere probar estos factores simultáneamente en el mismo lugar para determinar su efecto relativo sobre los grupos de fauna asociados.

Existen pocos estudios que describan la fauna asociada con los depósitos calcáreos sobre fondos blandos en el Océano Atlántico Sur (e.g., Kempf 1970, Gherardi 2004, Lavrado 2006), a pesar de que estos hábitats están amenazados por actividades extractivas (Dias 2001) y son considerados ecosistemas de alta prioridad para la conservación de la biodiversidad en Brasil (MMA 2002). La infauna de los depósitos calcáreos brasileños se encuentra representada principalmente por grupos taxonómicos comunes en fondos blandos arenosos, litorales rocosos y arrecifes coralinos, y es dominada por crustáceos, poliquetos, moluscos y equinodermos (Lavrado 2006). Esta fauna asociada puede ser impactada directamente por el sustrato ya que es posible encontrar diferencias en la abundancia de la epifauna determinadas por la proporción de rodolitos vivos y muertos, tal y como se observa en Arvoredo, el manto rodolítico más meridional de Brasil (Gherardi 2004). La mayoría de los muestreos, aunque realizados en mantos rodolíticos someros y cerca de la costa, no han intentado manipular y probar el efecto del sustrato sobre la infauna. Por tanto, el objetivo de este trabajo es determinar las relaciones morfométricas temporales entre los rodolitos y la infauna, así como probar experimentalmente el efecto de sustratos vivos sobre la estructura de la comunidad en un manto de rodolitos protegido en la costa de Brasil.

## Introduction

Rhodolith beds are marine communities dominated by free-living red calcareous algae known as coralline algae (Corallinales, Rhodophyta). These beds cover extensive areas of the N-NE Brazilian continental shelf, perhaps the largest area of rhodolith beds in the world (Kempf 1970, Milliman 1977, Foster 2001). These unattached coralline algae are considered ecological engineers because by changing physical features of habitats they greatly modify the faunal diversity of communities (Jones *et al.* 1994, Steller *et al.* 2003). Among rhodolith beds, finely branched rhodolith "maerls" are spatially complex habitats with a high degree of species and trophic group diversity (Barbera *et al.* 2003).

Rhodolith beds are protected habitats in European coastal waters because of their high diversity of associated organisms and their susceptibility to fishing damage (Birkett *et al.* 1999). Natural and anthropogenic disturbances influence the community structure of rhodolith beds due to a decrease in habitat complexity and a long-term decrease in the amount of living rhodoliths (Hall-Spencer 1998, 1999; Hall-Spencer and Moore 2000; Steller *et al.* 2003; Bordehore *et al.* 2003). Previous research has described the importance of rhodolith features (cover, branch density, living versus non-living, etc.) to rhodolith infauna, but testing these factors at the same place and at the same time is needed to examine their relative effect on associated faunal groups.

There are few surveys that describe fauna associated with calcareous deposits on soft bottoms in the South Atlantic Ocean (e.g., Kempf 1970, Gherardi 2004, Lavrado 2006), even though these habitats are threatened by potential extraction (Dias 2001) and are considered a high priority ecosystem for biodiversity conservation in Brazil (MMA 2002). The infauna of Brazilian calcareous deposits is represented mainly by taxonomic groups common to soft sandy bottoms, rocky shores and coralline reefs, and is dominated by Crustacea, Polychaeta, Mollusca and Echinodermata (Lavrado 2006). These associated fauna can be directly influenced by the substratum since differences in the abundance of epifauna can be determined by the proportion of live and dead rhodoliths, as demonstrated in Arvoredo, the southernmost Brazilian rhodolith bed (Gherardi 2004). Most surveys, although done on shallow and nearshore rhodolith beds, have not tried to manipulate and test the influence of substratum on the infauna. Therefore, the present study aims to describe the temporal morphometric relationships between rhodoliths and infauna, as well as to experimentally test the influence of living substrata on the community structure in a protected coastal rhodolith bed of Brazil.

## Material and methods

The rhodolith bed on the northeastern coast of Brazil chosen for the infaunal survey and experimental work covers around 1 km<sup>2</sup> at 7–10 m depth near fringing reefs on the south side of Santa Barbara Island in the Abrolhos Marine National

## Material y métodos

El manto de rodolitos sobre la costa nororiental de Brasil seleccionado para el muestreo infaunal y el trabajo experimental cubre alrededor de 1 km<sup>2</sup> a 7–10 m de profundidad cerca de arrecifes marginales en el lado sur de la Isla de Santa Bárbara en el Parque Nacional Marino de Abrolhos (fig. 1). Los rodolitos son pequeños, densa y finamente ramificados, y forman un depósito grueso de ~1 m de profundidad que cubre completamente el fondo arenoso calcáreo durante todas las estaciones del año. Presentaron tallas medias de 3 a 8 mm de diámetro, aunque se encontraron rodolitos de hasta 45 mm de diámetro, y su forma de crecimiento varió de incrustante a fruticosa (según Woelkerling *et al.* 1993).

El clima de la región es tropical y húmedo, con una precipitación pluvial media de 17.5 cm año<sup>-1</sup> (Nimer 1989). La temperatura del agua del mar varía entre 23°C en invierno y 27°C en verano (Muehe 1988). Alrededor de las islas del archipiélago la velocidad de las corrientes de marea es de 1–1.5 nudos (Leão 1982) y el intervalo de marea es de ~2.4 m (datos no publicados, Diretoria de Hidrografia e Navegação). El sitio de estudio se encuentra expuesto al fuerte oleaje del sur entre abril y julio y protegido del oleaje del norte entre agosto y marzo (Muehe 1988). Se observaron ondulas en la superficie de este manto de rodolitos después de estar expuesto a olas fuertes.

Se realizaron tres muestreos estacionales de la infauna dentro de un área de 100 m<sup>2</sup> cerca de una boya fondeada a 9 m de profundidad en una zona típica del manto de rodolitos, en el otoño (1 de abril), el invierno (21 de agosto) y la primavera (26 de noviembre) de 2000. Las muestras se tomaron a cinco distancias aleatoriamente asignadas a lo largo de cuatro transectos de 10 m colocados en ángulos rectos al arrecife marginal (*n* = 20), a 9 m de profundidad. Se perforaron núcleos de 10 cm de diámetro (~1.7 L) dentro de la superficie del manto hasta una profundidad de 20 cm. Los animales fueron anestesiados con cloruro de magnesio antes de fijarlos en una solución de formol al 10% y después fueron preservados en etanol al 70%. Los muestreos estacionales se realizaron en la misma zona general.

Después de la fijación, para separar la fauna asociada de las muestras de rodolitos, éstas fueron lavadas con agua dulce y los organismos suspendidos fueron retenidos en una malla de 0.5 mm de luz, mediante elutriación. Este método reunió la criptofauna que vivía en los rodolitos con la infauna de los sedimentos. La abundancia se expresó en número de organismos por peso seco de la muestra, calculando a partir de las conchas de moluscos vacías agregadas a los rodolitos coralinos y sedimentos, para cada grupo de organismos dominantes: poliquetos, crustáceos (principalmente anfípodos), moluscos (bivalvos y gasterópodos), y ofiuroideos. Los poliquetos resultaron ser un grupo muy diverso y las especies más frecuentes fueron identificadas para determinar las tendencias estacionales en su abundancia. En vista de que los crustáceos (principalmente anfípodos) son poco conocidos en la región de Abrolhos (Young y Serejo 2005), este grupo no fue tomado en

Park (fig. 1). Rhodoliths were small, densely and finely branched, forming a thick deposit ~1 m deep that completely covered the calcareous sandy bottom during all seasons. Average rhodolith sizes were 3–8 mm in diameter, but sizes up to 45 mm in diameter were found, varying from encrusting to fruticose growth forms (according to Woelkerling *et al.* 1993).

The climate in this region is tropical and humid with an average rainfall of 17.5 cm yr<sup>-1</sup> (Nimer 1989). Seawater temperature ranges from 23°C in winter to 27°C in summer (Muehe 1988). Tidal current speeds of 1–1.5 knots occur around the archipelago islands (Leão 1982) and the tidal range is ~2.4 m (unpublished data, Diretoria de Hidrografia e Navegação). The study site is exposed to strong southern waves from April to July and shielded from northern waves from August to March (Muehe 1988). Ripple marks were observed on the surface of this rhodolith bed after exposure to strong waves.

Infauna were sampled seasonally within an area of 100 m<sup>2</sup> near a buoy anchored to the bottom at 9 m depth in a typical

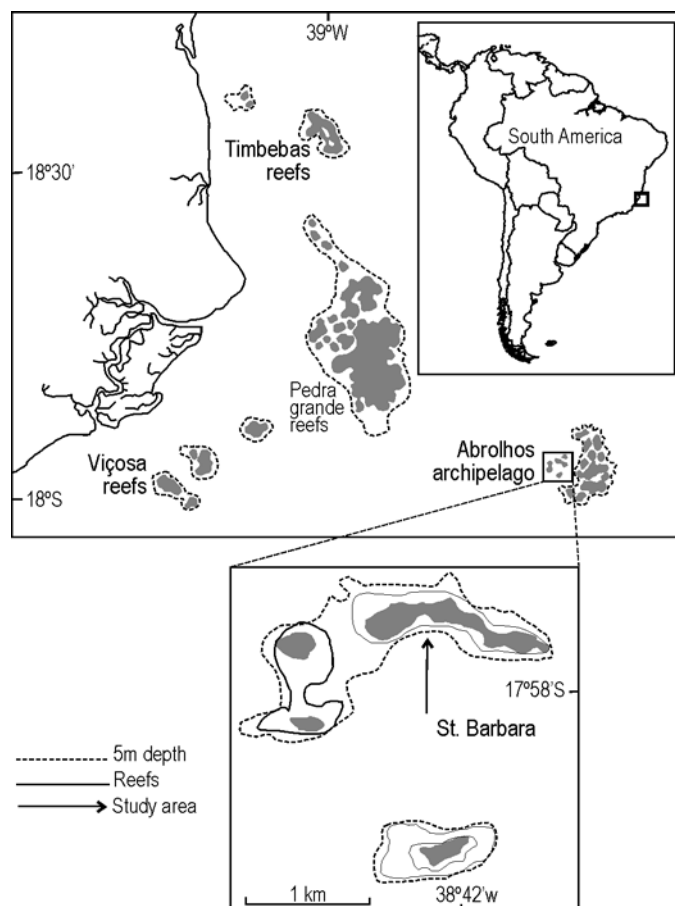


Figura 1. Archipiélago de Abrolhos con el área de estudio y experimental indicada con una flecha cerca del arrecife marginal de la isla de Santa Bárbara. También se indica su localización en Brasil y Sudamérica.

Figure 1. Abrolhos Archipelago with the surveyed and experimental area indicated by an arrow near the fringing reef at Santa Barbara Island. Location in Brazil and in South America is marked.

cuenta para la comparación. Tampoco se incluyeron los ofiuroideos y los moluscos en el análisis, a pesar de ser frecuentes, debido a sus bajas densidades. Los especímenes identificados de invertebrados fueron donados para la colección del Museo nacional en Río de Janeiro, Brasil.

Las especies coralinas formadoras de rodolitos fueron identificadas con base en sus características morfológicas y anatómicas, y de acuerdo con Keats y Chamberlain (1994) y Harvey *et al.* (2003). Los especímenes de rodolitos identificados fueron donados al Herbario del Jardín Botánico de Río de Janeiro (RB). Las muestras estacionales de rodolitos fueron separadas por tamaño de grano, peso seco y grado de ramificación del talo. Las clases de talla se obtuvieron tamizando las muestras a través de mallas de 3, 5 y 10 mm de diámetro (intervalos de clase de <3, 3–5, 5–10 y >10 mm de diámetro). Se utilizaron submuestras aleatorias de 20 rodolitos de cada clase de talla para todos los núcleos combinados para estimar la densidad de ramificación mediante el conteo del número de ramas en un cuadrante colocado sobre la superficie de cada rodolito. El tamaño del cuadrante utilizado fue de 3, 5 ó 10 mm de diámetro dependiendo de cada clase de talla. Posteriormente los valores fueron ajustados al número de ramas/cm<sup>2</sup> para su comparación. Debido a su fragilidad durante el tamizado, los rodolitos de talla <3 mm no fueron analizados en cuanto a su ramificación y no pudieron ser identificados. La fragilidad de todos los rodolitos de clases de talla mayores fue similar, por lo que probablemente no se modificaron los resultados de la frecuencia de talla.

El efecto de los rodolitos como sustrato vivo sobre la infauna fue determinado experimentalmente mediante su trasplante al interior del manto de rodolitos, en canastas con rodolitos vivos y muertos de los cuales se eliminaron los invertebrados, así como con muestras de control con invertebrados. Hubo seis réplicas de cada uno de (1) los rodolitos vivos sin invertebrados, (2) los rodolitos muertos sin invertebrados, (3) los rodolitos vivos y muertos recolectados del manto y colocados en canastas sin eliminar los invertebrados (controles en canastas), y (4) los rodolitos recolectados del manto al final del experimento (controles naturales). Los rodolitos fueron recolectados de la capa superior viva de 4 cm del manto con el fin de representar la misma frecuencia de talla que las muestras de control. Los invertebrados fueron eliminados mediante elutriación y los rodolitos muertos se obtuvieron hirviendo los rodolitos vivos después de quitarles los invertebrados. Los rodolitos con invertebrados incrustantes entre las ramas y las conchas vacías se retiraron de las muestras para evitar interferencias con los resultados de los trasplantes. Las muestras se trasplantaron el 21 de agosto de 2000 al interior de canastas cilíndricas de 10 × 20 cm, similares al tamaño del núcleo, construidas con una malla de plástico de 5 mm de diámetro. A pesar de que la malla no retuvo los rodolitos pequeños tan bien como a los más grandes, la proporción de clases de talla dentro de las canastas fue similar en todos los tratamientos. Las canastas se ataron aleatoriamente a una

area of the rhodolith bed in autumn (1 April), winter (21 August) and spring (26 November) of 2000. Samples were taken at five randomly assigned distances along each of four 10-m transects placed at right angles to the fringing reef ( $n = 20$ ) at 9 m depth. Core samples of 10 cm diameter (~1.7 L) were drilled 20 cm deep into the bed surface. Animals were anesthetized using magnesium chloride prior to fixing in 10% formalin solution and later preserved in 70% ethanol. Seasonal sampling was conducted in the same general area.

After fixation, the associated fauna was separated from the rhodolith samples by washing them with fresh water and retaining suspended organisms on a 0.5-mm mesh by elutriation. This method combined cryptofauna living in the rhodoliths with infauna in the sediments. Abundance was expressed as number of organisms per sample dry weight, calculated from emptied mollusc shells added to coralline rhodoliths and sediments, for each group of dominant organisms: polychaetes, crustaceans (mainly amphipods), molluscs (bivalves and gastropods), and ophiuroids. Polychaetes were a highly diverse group and the most frequent species were identified to describe seasonal trends in their abundance. Crustaceans (mostly amphipods) are poorly known in the Abrolhos region (Young and Serejo 2005), so this group was not considered for the comparison. Ophiuroids and molluscs, although frequently found, were also not included in the analysis due to low densities. Invertebrate identified specimens were included in the collection of the National Museum at Rio de Janeiro, Brazil.

Rhodolith-forming coralline species were identified based on morphological and anatomical features, and following Keats and Chamberlain (1994) and Harvey *et al.* (2003). Rhodolith identified specimens were included in the Herbarium of the Rio de Janeiro Botanical Garden (RB), Brazil. Seasonal rhodolith samples were sorted by grain size, dry weight and degree of thallus branching. Size classes resulted from sieving samples through mesh sizes of 3, 5 and 10 mm diameter (class intervals of <3, 3–5, 5–10, and >10 mm in diameter). Random subsamples of 20 rhodoliths from each size class for all cores combined were used to estimate branch density by counting the number of branches in one quadrat placed on the surface of each rhodolith. A quadrat size of 3, 5 or 10 mm diameter was used depending on each rhodolith size class. Values were then scaled up to number of branches/cm<sup>2</sup> for comparison. Due to easy breakage during sieving, rhodoliths smaller than 3 mm were not analyzed for branching and could not be identified. Breakage seemed the same for all larger rhodolith size classes; therefore, the size frequency results were probably not altered.

The influence of rhodoliths as a living substrate on the infauna was experimentally tested by transplanting live and dead rhodoliths with invertebrates removed as well as intact control samples into the rhodolith bed in baskets. There were six replicates each of: (1) live rhodoliths minus invertebrates, (2) dead rhodoliths minus invertebrates, (3) live and dead rhodoliths taken from the bed and put in baskets without removing invertebrates (basket controls), and (4) rhodoliths

cuerda de 20 m de largo anclada dentro del manto de rodolitos. Las muestras fueron recogidas en bolsas de plástico separadas para comparar la abundancia de la infauna de las muestras tratadas y de los controles después de casi tres meses.

Se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías para evaluar las diferencias entre las temporadas de muestreo y las clases de talla de los rodolitos en cuanto a la proporción de tamaños de grano y densidad de ramificación. Las diferencias entre los grupos infaunales y las especies de poliquetos se determinaron mediante un ANOVA de una vía separado para cada temporada. En caso necesario, se transformaron los datos para eliminar la heterogeneidad de varianzas. El porcentaje de masa seca rodolítica se transformó a su arco seno y las densidades de las especies de poliquetos y los grupos infaunales fueron transformadas logarítmicamente. Se utilizó la comparación múltiple de medias de Tukey para determinar las diferencias entre más de dos niveles de tratamientos.

## Resultados

La mayoría de los rodolitos fueron monoespecíficos y la especie formadora de rodolitos más común fue *Mesophyllum erubescens* (Foslie) Lemoine (Hapalidiaceae, Rhodophyta), que representó 50% del total de las clases de talla de rodolitos en otoño e invierno (tabla 1). La otra especie común, *Mesophyllum* sp., representó ~50% en invierno y las demás especies constituyeron más de 50% de la masa seca en primavera.

*Mesophyllum erubescens* presentó una forma de crecimiento fruticosa delgada, con ramas de 150 a 700  $\mu\text{m}$  de grosor, de 2 a 7 mm de alto y márgenes frondosos. Los talos fueron monómeros coaxiales con una sola capa de células del epitalo redondeadas, con células iniciales más largas que las subyacentes y las células del peritalo lateralmente fusionadas. Presentó tricocitos singulares y partes del epitalo mudando en su superficie. Los conceptáculos tetrasporangiales se encontraron densamente agrupados en las puntas de las ramificaciones, elevados y con múltiples poros, aplanados en su parte central sin ningún borde periférico; midieron de 200 a 520  $\mu\text{m}$  de diámetro exterior, de 250 a 350  $\mu\text{m}$  de diámetro interior y de 100 a 150  $\mu\text{m}$  de altura interior. Los techos de los conceptáculos presentaron de cuatro a cinco capas de células y los conductos de los poros tenían células elongadas en su base. Se encontraron conceptáculos viejos enterrados. Esta especie fue identificada por primera vez en el área de estudio por Figueiredo y Steneck (2002). Fue posible distinguir la otra especie de *Mesophyllum* en el campo por sus ramas lameladas en forma de taza, aunque esto requiere confirmarse. No fue posible discriminar entre las especies de *Mesophyllum* y *Synarthrophyton* con base en las características de sus espermatangios ya que no se encontraron conceptáculos masculinos.

La proporción de la clase de tamaño de grano de los rodolitos cambió significativamente a lo largo de las temporadas de muestreo (fig. 2, tabla 2), pero la proporción de rodolitos vivos en las muestras se mantuvo (alrededor de 20%). La densidad

colectada desde el lecho al final del experimento (controles naturales). Rhodolitos fueron recolectados desde la capa superior viva de 4 cm del lecho en un intento de representar la misma frecuencia de tamaño que las muestras de control. Invertebrados fueron removidos por elutriación y los rodolitos muertos fueron producidos por ebullición de los vivos después de remover invertebrados. Rhodolitos con incrustaciones de invertebrados entre las ramas y convalvas vacías fueron removidos de las muestras para evitar interferencia con los resultados de trasplante. Muestras fueron trasplantadas el 21 de agosto del 2000 dentro de 10  $\times$  20 cm cilindros similares al tamaño del núcleo, hechos de una malla de plástico de 5 mm de diámetro. Aunque la malla no sostuvo los rodolitos más pequeños así como los más grandes, la proporción de clases de tamaño de rodolitos dentro de las canastas fue similar entre los tratamientos. Canastas fueron atadas aleatoriamente a una cuerda de 20 m de largo fijada al lecho de rodolitos por anclas. Muestras fueron recolectadas en bolsas de plástico separadas para comparar la abundancia infaunal entre las muestras tratadas y los controles después de casi tres meses.

Diferencias entre los períodos de muestreo y las clases de tamaño de rodolitos para la proporción de tamaños de grano y densidades de ramas fueron testeadas usando análisis de varianza de dos vías (ANOVA). Diferencias entre los grupos infaunales y especies de poliquetos fueron testeadas por un ANOVA de una vía separado para cada período. Cuando necesario, los datos fueron transformados para remover la heterogeneidad de varianzas. Porcentaje de masa seca de rodolitos fue transformado a arco seno y densidades de especies de poliquetos y grupos infaunales fueron log transformados. Tukey's multiple mean comparison was used to test differences between more than two levels of treatments.

## Results

Most rhodoliths were monospecific and the most common rhodolith-building species was *Mesophyllum erubescens* (Foslie) Lemoine (Hapalidiaceae, Rhodophyta), representing 50% of the overall size classes of rhodoliths in autumn and winter (table 1). The other common species, *Mesophyllum* sp., made up ~50% in winter and other possible species constituted over 50% of the dry mass in spring.

*Mesophyllum erubescens* had a thin fruticose growth form with 150–700  $\mu\text{m}$  thick, 2–7 mm tall fruticose branches with leafy margins. Thalli were monomerous coaxial with a single layer of rounded epithallial cells, the initial cells longer than the cells immediately beneath and perithallial cells connected laterally by fusions. It had single trichocytes and patches of epithallus sloughing on surface. Tetrasporangial conceptacles were clustered in dense fields on branch tips, raised and multiporate, flattened in the central part with no peripheral rim, measuring 200–520  $\mu\text{m}$  outer and 250–350  $\mu\text{m}$  inner diameter and 100–150  $\mu\text{m}$  inner height. Conceptacle roofs had 4–5 layers of cells and pore canals had lined elongated cells at their base. Old conceptacles buried. *Mesophyllum erubescens* was first identified in the study area by Figueiredo and Steneck (2002). The other *Mesophyllum* species was distinguished in the field by its lamellate cup-shape branches, although this needs confirmation. The *Mesophyllum* species could not be

**Tabla 1.** Proporción con base en peso seco de las algas coralinas *Mesophyllum erubescens*, *Mesophyllum* sp. y otro taxón, en cada clase de talla de los rodolitos (3–5, 5–10 y >10 mm de diámetro) y temporada de muestreo. Se excluyeron los rodolitos menores de 3 mm ya que no se pudieron identificar. La proporción global por especie va seguida por la proporción por clase de tamaño por especie.  
**Table 1.** Proportion based on dry weight of coralline algae *Mesophyllum erubescens*, *Mesophyllum* sp. and one other taxon, in each rhodolith size class (3–5, 5–10 and >10 mm diameter), and sampling periods. Rhodoliths smaller than 3 mm were excluded because they could not be identified. Overall proportion by species followed by proportion per size class per species.

Coralline algal taxa	April 2000 (autumn)	August 2000 (winter)	November 2000 (spring)
<i>Mesophyllum erubescens</i> (Foslie) Lemoine			
Size class 3–5 mm	(0.55) 0.72	(0.48) 0.60	(0.21) 0.11
Size class 5–10 mm	0.58	0.52	0.10
Size class >10 mm	0.34	0.31	0.42
<i>Mesophyllum</i> sp.			
Rhodolith size class 3–5 mm	(0.37) 0.24	(0.44) 0.35	(0.18) 0.15
Rhodolith size class 5–10 mm	0.31	0.39	0.14
Rhodolith size class >10 mm	0.56	0.58	0.26
Other taxon			
Rhodolith size class 3–5 mm	(0.08) 0.04	(0.08) 0.05	(0.61) 0.74
Rhodolith size class 5–10 mm	0.11	0.09	0.76
Rhodolith size class >10 mm	0.10	0.11	0.32

**Tabla 2.** Análisis de varianza de la abundancia en porcentaje de peso seco por clase de talla de rodolitos en el tiempo (temporada) para todas las especies combinadas ( $n = 20$ ). d.f. = grados de libertad; m.s. = cuadrados medios.  
**Table 2.** Analysis of variance for the abundance in percentage of dry weight by rhodolith size classes over time (season) for all species combined ( $n = 20$ ). d.f. = degrees of freedom; m.s. = mean squares.

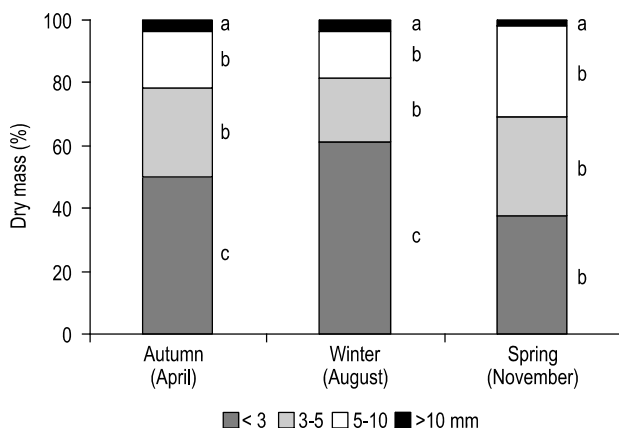
Treatment	d.f.	m.s.	<i>F</i>	Significance
Sizes (S)	3	$3.20 \times 10^{-18}$	128.38	$P < 0.001$
Times (T)	2	$1.66 \times 10^{-15}$	0.06	$P = 0.93$
Interaction (S × T)	6	$1.28 \times 10^{-17}$	5.14	$P < 0.001$
Error	228	$2.49 \times 10^{-16}$		

de rodolitos, en general, varió de 600 a 900 por 100 mL de muestra, excluyendo las tallas <3 mm de diámetro. Los rodolitos de menor talla (<3 mm) fueron considerablemente más abundantes que los de las dos clases intermedias y los de la clase mayor en otoño (ANOVA,  $P < 0.001$ , g.l. = 3,  $F = 34.05$ ) e invierno (ANOVA,  $P < 0.001$ , g.l. = 3,  $F = 63.03$ ), pero no difirieron de los de las tallas intermedias en primavera. La densidad de ramificación varió significativamente con la clase de talla y también dependió de la temporada (fig. 3, tabla 3). Las dos clases de talla intermedias mostraron la mayor densidad de ramificación, mientras que la talla mayor mostró ramificaciones considerablemente menores en otoño e invierno que en primavera (ANOVA,  $P < 0.001$ , g.l. = 2,  $F = 12.94$ , y  $P < 0.001$ , g.l. = 2,  $F = 15.55$ , respectivamente).

La proporción global de los grupos de infauna varió entre las fechas de muestreo (fig. 4a–d). Los crustáceos predominaron en otoño y los poliquetos en invierno y primavera. Estos grupos presentaron una tendencia general a disminuir su

separated from *Synarthrophyton* based on the spermatangial features because male conceptacles were not found.

The proportion of rhodolith grain-size class changed significantly over sample times (fig. 2, table 2), but the proportion of living rhodoliths within samples remained the same (around 20%). Rhodolith density, in general, varied from 600 to 900 per 100 mL of sample, excluding sizes <3 mm diameter. The smallest rhodoliths (<3 mm) were significantly more abundant than those from the two intermediate and largest size classes in autumn (ANOVA,  $P < 0.001$ , d.f. = 3,  $F = 34.05$ ) and winter (ANOVA,  $P < 0.001$ , d.f. = 3,  $F = 63.03$ ), but they did not differ from the intermediate sizes in spring. Rhodolith branch density varied significantly with size class and also depended on the season (fig. 3, table 3). The two intermediate size classes had the highest branch density, while the largest size was significantly less branched in autumn and winter than in spring (ANOVA,  $P < 0.001$ , d.f. = 2,  $F = 12.94$ , and  $P < 0.001$ , d.f. = 2,  $F = 15.55$ , respectively).

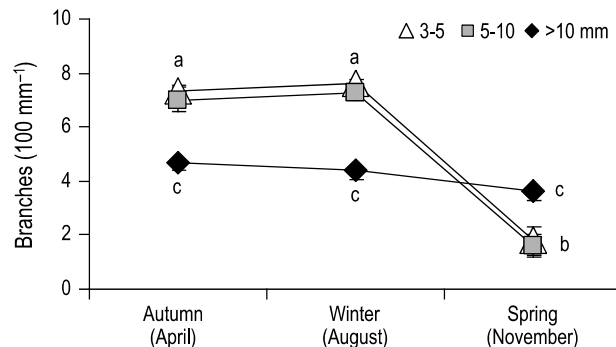


**Figura 2.** Porcentaje con base en peso seco de las clases de tamaño de grano de rodolitos para todas las especies combinadas en las muestras de las temporadas de estudio ( $n = 20$ ). Los rodolitos vivos fueron alrededor de 20% de la muestra. Las letras junto a las barras indican diferencias significativas según la prueba de Tukey.

**Figure 2.** Percentage based on dry weight of grain size classes of rhodoliths for all species combined in the samples of the study periods ( $n = 20$ ). Live rhodoliths were around 20% of the sample. Letters beside the bars indicate significant differences detected by Tukey's test.

abundancia en la primavera en relación con el otoño y el invierno. Las diferencias temporales fueron significativas sólo para los poliquetos (ANOVA,  $P = 0.04$ , g.l. = 2,  $F = 3.26$ ) y los crustáceos (ANOVA,  $P < 0.001$ , g.l. = 2,  $F = 20$ ). La abundancia de los anfípodos se redujo a la mitad en invierno y primavera, cuando su densidad fue similar a la de los poliquetos. Los ofiuroideos y moluscos fueron poco abundantes; no fue posible determinar las diferencias entre temporadas para estos dos grupos debido a que la heterogeneidad de varianzas no pudo ser corregida mediante la transformación.

Se determinaron las tendencias estacionales en la abundancia de las ocho especies de poliquetos más frecuentes debido a la reducción de otoño/invierno a primavera (tabla 4). Se encontraron diferencias significativas entre las temporadas de muestreo en la densidad de seis especies. *Eurythoe complanata* (Pallas 1776) (ANOVA,  $P < 0.001$ , g.l. = 2,  $F = 57.7$ ) y *Exogone dispar* (Webster 1879) (ANOVA,  $P < 0.001$ , g.l. = 2,  $F = 14.3$ ) presentaron mayores densidades en otoño que en invierno y primavera. Las densidades de *Aricidea simplex*,



**Figura 3.** Densidad de ramificación (número de ramas por 100 mm<sup>2</sup>) en cada clase de talla de rodolitos por temporada de estudio, excluyendo individuos <3 mm debido a su rompimiento ( $n = 20$ , media  $\pm$  EE).

**Figure 3.** Branch density (number of branches per 100 mm<sup>2</sup>) in each size class of rhodoliths by study periods, excluding individuals <3 mm because of breakage ( $n = 20$ , mean  $\pm$  SE).

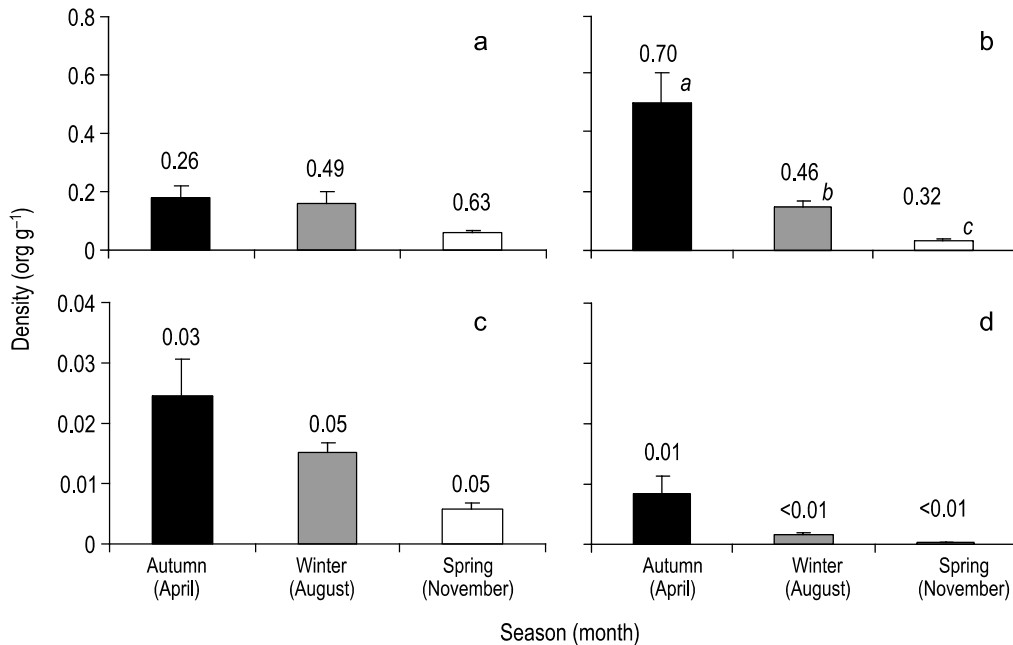
The overall proportion of the infaunal groups varied among sampling dates (fig. 4a–d). Crustaceans dominated in autumn and polychaetes in winter and spring. The infaunal groups showed a general trend of decreasing abundance in spring relative to autumn and winter. Temporal differences were significant only for polychaetes (ANOVA,  $P = 0.04$ , d.f. = 2,  $F = 3.26$ ) and crustaceans (ANOVA,  $P < 0.001$ , d.f. = 2,  $F = 20$ ). Amphipods were half as abundant in winter and spring, when their density was similar to that of polychaetes. Ophiuroids and molluscs were found in low abundances. Differences among seasons for these latter two groups could not be tested because of heterogeneity of variances that could not be corrected by transformation.

Seasonal trends in polychaete abundance were described for the eight most frequent species due to a reduction from autumn/winter to spring (table 4). Significant differences were found among sampling periods in the density of six species. *Eurythoe complanata* (Pallas 1776) (ANOVA,  $P < 0.001$ , d.f. = 2,  $F = 57.7$ ) and *Exogone dispar* (Webster 1879) (ANOVA,  $P < 0.001$ , d.f. = 2,  $F = 14.3$ ) presented higher densities in autumn than in winter and spring. *Aricidea simplex*, *Cirrophorus* sp. (ANOVA,  $P < 0.002$ , d.f. = 2,  $F = 6.78$ ), *Typosyllis hyalina* (Grube 1863) (ANOVA,  $P < 0.018$ , d.f. = 2,  $F = 4.31$ ) and *Protodorvillea kefersteini* (McIntosh 1869)

**Tabla 3.** Análisis de varianza para la densidad de ramificación por clase de talla de rodolitos en el tiempo (temporada) para todas las especies combinadas ( $n = 20$ ). No se incluyó la clase de talla menor (<3 mm) debido a que su rompimiento durante el tamizado pudiera haber interferido con los resultados. d.f. = grados de libertad; m.s. = cuadrados medios.

**Table 3.** Analysis of variance for branch density by rhodolith size classes over time (season) for all species combined ( $n = 20$ ). The smallest size class (<3 mm) was not included due to branch breakage during sieving that might interfere with results. d.f. = degrees of freedom; m.s. = mean squares.

Treatment	d.f.	m.s.	F	Significance
Sizes (S)	2	$5.24 \times 10^{-19}$	24.41	$P < 0.01$
Times (T)	2	$1.03 \times 10^{-20}$	48.22	$P < 0.01$
Interaction (S $\times$ T)	4	$6.69 \times 10^{-18}$	3.11	$P = 0.01$
Error	171	$2.14 \times 10^{-18}$		



**Figura 4.** Densidad de los principales grupos de invertebrados infaunales por peso seco de la muestra por temporada de estudio ( $n = 20$ , media  $\pm$  EE). Las escalas no fueron iguales para (a, b) poliquetos y crustáceos, y (c, d) moluscos y equinodermos. La proporción global de los grupos por temporada se indica arriba de las barras. Las letras del lado derecho de las barras indican diferencias entre las medias obtenidas para los crustáceos con la prueba de Tukey. No se indican letras para los poliquetos ya que la prueba de Tukey no detectó diferencias entre medias. Los moluscos y equinodermos no fueron considerados debido a su heterogeneidad de varianzas.

**Figure 4.** Density of the main invertebrate infaunal groups per dry weight of sample by study periods ( $n = 20$ , mean  $\pm$  SE). Scales were not the same for (a, b) Polychaeta and Crustacea, and (c, d) Mollusca and Echinodermata. The overall proportion of groups by season is indicated above the bars. Letters on the right hand side of the bars indicate differences between means detected for Crustacea by Tukey's test. Letters were not inserted for Polychaeta because Tukey's test did not detect differences among means. Mollusca and Echinodermata were not tested because of heterogeneity of varianzas.

*Cirrophorus* sp. (ANOVA,  $P < 0.002$ , g.l. = 2,  $F = 6.78$ ), *Typosyllis hyalina* (Grube 1863) (ANOVA,  $P < 0.018$ , g.l. = 2,  $F = 4.31$ ) y *Protodorvillea kefersteini* (McIntosh 1869) (ANOVA,  $P = 0.011$ , g.l. = 2,  $F = 4.93$ ) disminuyeron del invierno a la primavera. *Typosyllis variegata* (Grube 1863) (ANOVA,  $P = 0.58$ , g.l. = 2,  $F = 0.55$ ) y *Schistomeringos rudolphi* (Delle Chiaje 1828) (ANOVA,  $P = 0.17$ , g.l. = 2,  $F = 1.83$ ) no mostraron cambios estacionales en su abundancia.

Se encontraron 41 especies de poliquetos pero sólo se analizaron las ocho dominantes. De las especies de poliquetos más frecuentes, *Exogone dispar* (Webster 1879) representó casi la mitad del número total de poliquetos en cada temporada de muestreo (tabla 4). Entre las otras especies abundantes se observaron los poliquetos *Eurythoe complanata* (Pallas 1776) y *Aricidea (Acmira) simplex* (Day 1963). El ofiuroido *Ophiolepis paucispina* (Say 1825) fue encontrado en la mitad de las muestras, pero en bajas densidades, mientras que el ofiuroido *Amphipholis squamata* (Delle Chiaje 1828) sólo se observó en una muestra. Los bivalvos y los gasterópodos fueron más frecuentes y su proporción fue similar en todas las muestras (0.51 y 0.48, respectivamente). El bivalvo *Chione cancellata* (C. Linnaeus 1767) fue el molusco más frecuente.

En el experimento del trasplante de rodolitos vivos y muertos, la densidad total de la infauna no varió entre tratamientos (fig. 5a; ANOVA,  $P = 0.67$ , g.l. = 3,  $F = 0.51$ ). La densidad total de la infauna que permaneció intacta dentro de

(ANOVA,  $P = 0.011$ , d.f. = 2,  $F = 4.93$ ) decreased in density from winter to spring. *Typosyllis variegata* (Grube 1863) (ANOVA,  $P = 0.58$ , d.f. = 2,  $F = 0.55$ ) and *Schistomeringos rudolphi* (Delle Chiaje 1828) (ANOVA,  $P = 0.17$ , d.f. = 2,  $F = 1.83$ ) showed no seasonal changes in their abundance.

Forty-one species of polychaetes were found but only eight dominant ones were analyzed. Among the most frequent polychaete species, *Exogone dispar* (Webster 1879) represented nearly half of the total number of polychaetes in each study period (table 4). Other abundant species included the polychaetes *Eurythoe complanata* (Pallas 1776) and *Aricidea (Acmira) simplex* (Day 1963). The ophiuroid *Ophiolepis paucispina* (Say 1825), though in low density, was found at least in half of all samples, while the ophiuroid *Amphipholis squamata* (Delle Chiaje 1828) was found only in one sample. Bivalves and gastropods were more frequently found, and in similar proportion, in all samples (0.51 and 0.48, respectively). The bivalve *Chione cancellata* (C. Linnaeus 1767) was the most frequent mollusc.

In the live and dead rhodolith transplant experiment, the total density of infauna did not vary among treatments (fig. 5a; ANOVA,  $P = 0.67$ , d.f. = 3,  $F = 0.51$ ). The total density of infauna that remained intact in the basket controls did not differ from the natural controls collected from the rhodolith bed at the end of the experiment, demonstrating that there was no artifact effect of baskets on samples. There was also no



**Tabla 4.** Proporción con base en la densidad de las especies de poliquetos más frecuentes en las muestras de núcleos de rodolitos ( $n = 20$ ) durante las temporadas de muestreo: \*\*\* indica las especies muy móviles en comparación con las \*\* moderadamente móviles y las \* sedentarias. La proporción global dentro de la muestra va seguida por la densidad de cada especie de poliqueto.

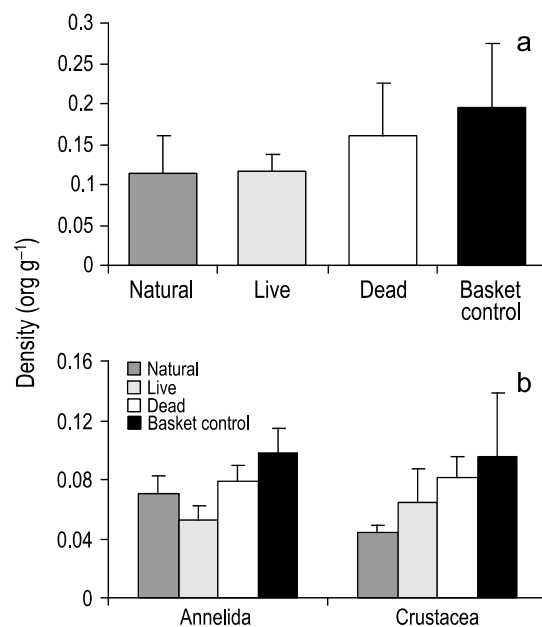
**Table 4.** Proportion based on density of the most frequent Polychaete species in rhodolith core samples ( $n = 20$ ) during the sampling periods: \*\*\* indicates highly vagile species relative to \*\* moderately vagile and \* sedentary species. Overall proportion within sample followed by the density of each Polychaete species.

Polychaete taxa	April 2000 (autumn)	August 2000 (winter)	November 2000 (spring)
<b>Amphinomidae</b>			
<i>Eurythoe complanata</i> (Pallas 1776) ***	0.24 (11.6)	0.08 (2.7)	0.06 (0.7)
<b>Dorvilleidae</b>			
<i>Schistomeringos rudolphi</i> (Delle Chiaje 1828) **	0.02 (1.0)	0.06 (2.0)	0.08 (1.0)
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh 1869) **	0.04 (1.9)	0.05 (1.7)	0.03 (0.3)
<b>Paraonidae</b>			
<i>Aricidea (Acmira) simplex</i> Day 1963 *	0.12 (5.9)	0.17 (5.4)	0.06 (0.7)
<i>Cirrophorus</i> sp. *	0.02 (1.0)	0.06 (2.0)	0.01 (0.1)
<b>Syllidae</b>			
<i>Exogone dispar</i> (Webster 1879) ***	0.48 (23.5)	0.44 (14.3)	0.58 (6.9)
<i>Typosyllis variegata</i> (Grube 1863) ***	0.03 (1.2)	0.02 (0.6)	0.07 (0.8)
<i>Typosyllis hyalina</i> (Grube 1863) ***	0.05 (2.4)	0.11 (3.5)	0.11 (1.3)

los controles en canastas no difirió de la de los controles naturales recolectados del manto de rodolitos al final del experimento, lo que indica que no hubo ningún efecto del artefacto (canastas) sobre las muestras. Tampoco se encontraron diferencias en la infauna total de trasplantes vivos y muertos. Cuando se analizaron los dos principales grupos infaunales por separado, poliquetos y anfípodos mostraron una tendencia a reducir en abundancia en los trasplantes con relación a los controles, pero las diferencias no fueron significativas (fig. 5b; ANOVA,  $P = 0.20$ , g.l. = 3,  $F = 1.67$ , y  $P = 0.35$ , g.l. = 3,  $F = 1.14$ , respectivamente). Los ofiuroideos fueron raros (0–2 individuos/canasta) entre las muestras trasplantadas y los controles, y los moluscos estuvieron ausentes en todos los tratamientos. Las muestras tamizadas por mallas de 3, 5 y 10 mm de diámetro al final del experimento mostraron proporciones de rodolitos similares entre las clases de talla para los controles vivos, muertos, en canastas y naturales.

### Discusión

En la zona protegida del Parque Nacional Marino de Abrolhos, los talos de rodolitos pequeños y de ramificación compleja son principalmente construidos por *Mesophyllum erubescens* y *Mesophyllum* sp. Estas especies de algas coralinas crecen junto con otras nueve especies similares incrustadas en arrecifes o libres sobre fondos blandos (Figueiredo y Steneck 2002). Probablemente existan cuatro especies formadoras de rodolitos a lo largo de estos arrecifes marginales. La región de Abrolhos también es rica en especies de macroalgas (Figueiredo 2005), moluscos (Absalão 2005), crustáceos (Young y Serejo 2005) y poliquetos (Paiva 2005). En los



**Figura 5.** Densidad de (a) la infauna total y (b) los anélidos y crustáceos asociados con las canastas trasplantadas con rodolitos vivos y muertos (sin invertebrados), los controles en canastas (con invertebrados) y los controles naturales (rodolitos vivos y muertos recolectados del manto al final del experimento) ( $n = 6$ , media  $\pm$  EE).

**Figure 5.** Density of (a) total infauna and (b) annelids and crustaceans associated with live and dead rhodolith transplant baskets (invertebrates removed), basket controls (invertebrates intact) and natural controls (live and dead rhodoliths collected from the bed at the end of the experiment) ( $n = 6$ , mean  $\pm$  SE).

arrecifes de Abrolhos y sus fondos suaves circundantes se han registrado 90 especies de poliquetos (Paiva 2005), incluyendo dos especies endémicas asociadas exclusivamente con el hábitat de rodolitos (Garraffoni y Costa 2003). En este estudio, sin embargo, en el manto de rodolitos sólo predominaron ocho especies de poliquetos, quizás como resultado de la restringida área de muestreo (100 m<sup>2</sup> en un manto de 1 km<sup>2</sup>) en comparación con la gran variedad de hábitats y el número de sitios estudiados en trabajos anteriores.

La perturbación de sustratos no consolidados como los mantos de rodolitos puede haber modificado la frecuencia de tallas de los rodolitos individuales, o haber desplazado la infauna de la superficie y dentro de los talos rodolíticos. Es más probable que esto suceda durante otoño o a principios del invierno (de abril a julio), cuando predominan fuertes vientos y olas del sur en el área de estudio. Los poliquetos subsisten ya que tienen la capacidad de migrar verticalmente en el sedimento fino durante y después de periodos de turbulencia (Galluci y Netto 2004). Además, debido a que seis de las ocho especies dominantes son móviles, es más probable que la migración ocurra desde los espacios libres entre las ramificaciones de los rodolitos hacia los fondos arenosos subyacentes. Las especies sumamente móviles son las que mostraron una marcada reducción en abundancia inmediatamente después de periodos turbulentos, mientras que la abundancia de las especies sedentarias no cambió con el tiempo. No obstante, la clara disminución en la densidad de los poliquetos y otros grupos infaunales frágiles en primavera probablemente fue causada por la disminución del espacio disponible para refugiarse (rodolitos más grandes y con menos ramificaciones).

Los anfipodos y poliquetos fueron los grupos infaunales dominantes en otoño e invierno, y los moluscos y ofiuroideos fueron menos abundantes que ellos en el manto. Varios estudios de mantos de rodolitos vivos tropicales y templados han mostrado que en tales comunidades los poliquetos, crustáceos y moluscos son los grupos infaunales dominantes en términos de abundancia y riqueza de especies (e.g., Bosence 1976, Hall-Spencer 1998, Hall-Spencer y Atkinson 1999, Bordehore *et al.* 2003, Steller *et al.* 2003, Hinojosa-Arango y Riosmena-Rodríguez 2004, Mathis *et al.* 2005, Konar *et al.* 2006, Foster *et al.* 2007). Los equinoideos y ofiuroideos son generalmente menos abundantes tanto en los mantos vivos como en los fósiles (Bosence 1985, Harney *et al.* 2000, Kroeger *et al.* 2006, Checconi *et al.* 2007); sin embargo, los depósitos rodolíticos costeros de alta energía pueden tener menos diversidad de equinoideos y ofiuroideos que los depósitos en aguas protegidas (Farrow *et al.* 1978).

En varios estudios, el tamaño, la cobertura, la densidad de ramificaciones, las formas de crecimiento y las especies coralinas que los forman, son factores importantes que han sido utilizados para explicar un incremento en la abundancia y riqueza de la infauna de los rodolitos (Bordehore *et al.* 2003, Steller *et al.* 2003, Hinojosa-Arango y Riosmena-Rodríguez 2004, Kamenos *et al.* 2004). Otros estudios han mostrado que estas variables pueden cambiar debido a perturbaciones

difference in total infauna in the live transplants and dead transplants. When the two main infaunal groups were analyzed separately, polychaetes and amphipods showed a trend of reduced density in the transplants relative to the controls, but differences were not significant (fig. 5b; ANOVA,  $P = 0.20$ , d.f. = 3,  $F = 1.67$ , and  $P = 0.35$ , d.f. = 3,  $F = 1.14$ , respectively). Ophiuroids were rare (0–2 individuals/basket) within transplanted and control samples, and molluscs were absent in all treatments. Samples sieved through mesh sizes of 3, 5 and 10 mm diameter at the end of experiment showed similar proportions of rhodoliths among size classes for live, dead, basket and natural controls.

## Discussion

In the protected area of the Abrolhos Marine National Park, small and complex branched rhodolith thalli are mainly built by *Mesophyllum erubescens* and *Mesophyllum* sp. These coralline algal species can be found growing together with nine other coralline algal species incrusting on reefs or loose on soft bottoms (Figueiredo and Steneck 2002). There are probably four rhodolith-forming species along these fringing reefs. The Abrolhos region is also rich in macroalgal species (Figueiredo 2005), molluscs (Absalão 2005), crustaceans (Young and Serejo 2005) and polychaetes (Paiva 2005). Ninety polychaete species were previously recorded from Abrolhos reefs and surrounding soft bottoms (Paiva 2005), including two endemic species exclusively associated with the rhodolith habitat (Garraffoni and Costa 2003). However, only eight polychaete species dominated the rhodolith bed in this study, perhaps as a result of the restricted sampling area (100 m<sup>2</sup> in a bed of 1 km<sup>2</sup>) compared with the large number of sites and wide variety of habitats surveyed in earlier studies.

Disturbance of an unconsolidated substratum such as a rhodolith bed may have altered the size frequency of rhodolith individuals or displaced the infauna from the surface and within rhodolith thalli. This is more likely to happen during autumn and early winter (from April to July) when strong southern winds and waves are common in the study area. Polychaetes are able to remain because of their ability to migrate vertically within fine sediment during and after turbulent periods (Galluci and Netto 2004). In addition, since six of the eight dominant species were vagile, migration was more likely to happen from free spaces among rhodolith branches to the sandy bottom beneath. The highly vagile species are the ones that showed a marked decrease in abundance immediately after turbulent seasons, while sedentary species did not change in abundance over time. Nevertheless, the drastic reduction in the density of polychaetes and other fragile infaunal groups in spring was most obvious and likely due to less space for refuge (larger and less branched rhodoliths).

Amphipods and polychaetes were the most dominant infaunal groups in autumn and winter. Molluscs and ophiuroids were less abundant in the bed than those groups. Many studies of tropical and temperate living rhodolith beds have reported

causadas por el movimiento del agua (Bosence 1976, Steller y Foster 1995) y pueden estar asociadas con las perturbaciones observadas en nuestro trabajo. La densidad de ramificación se redujo significativamente y las clases de talla intermedias resultaron más abundantes en primavera, después de la época del año con gran perturbación debida al oleaje. Las especies coralinas fruticosas presentan una rápida tasa de crecimiento vertical o alargamiento de ramas, de 8 a 22 mm año<sup>-1</sup>, lo cual puede ser comparable con el crecimiento lateral de los márgenes de cortezas gruesas en aguas tropicales someras (Steneck 1986, Payri 1997). Por tanto, la densidad de la ramificación de los rodolitos, y sus tallas, deberían recuperarse meses después, con el subsecuente restablecimiento de la diversidad macrofaunal. Sin embargo, es probable que los cambios en la frecuencia de tallas de los rodolitos sea resultado de que son quebrados debido al movimiento de sus talos causado por el movimiento del agua.

Los talos complejos permiten mayor heterogeneidad espacial en relación a la talla, densidad de ramificación y densidad total de rodolitos, lo que sostiene a un gran número de componentes faunales. De hecho, la riqueza de la fauna en estos fondos blandos ha sido asociada con la heterogeneidad del sustrato, el cual puede albergar una mayor variedad de estrategias alimenticias en estos hábitats excepcionalmente ricos en especies (Grall *et al.* 2006). Éstas, a su vez, pueden variar en función del grado de movimiento del agua y las perturbaciones antropogénicas (Steller y Foster 1995, Steller *et al.*, 2003). La fauna béntica generalmente se encuentra asociada con subhábitats bénticos dentro de la matriz viva, muerta y sedimentaria. Los poliquetos, por ejemplo, tienden a predominar en los fondos totalmente sedimentarios en relación con los depósitos de sedimento-rodolitos (Steller *et al.* 2003), o viven dentro de los rodolitos en mayor número conforme incrementa la talla del rodolito (Mathis *et al.* 2005). Estos organismos probablemente se refugian entre las ramas calcificadas de las algas coralinas, donde hay alimento disponible y están protegidos de predadores potenciales (Bosence 1985, Hall-Spencer 1998).

Otro factor que pudo haber influenciado la abundancia de los organismos infaunales es la contribución relativa de los talos de algas coralinas vivas que forman una capa delgada (alrededor de 4 cm de grosor) encima de este manto. Se encontró que las canastas trasplantadas de rodolitos muertos usualmente tenían más infauna que las de rodolitos vivos. Las diferencias en la selectividad de los poliquetos por los rodolitos trasplantados, que resultó en una gran abundancia de estos organismos en los rodolitos muertos, pueden ser atribuidas a que la mayoría de aquellos son especies carnívoras (e.g., *Typosyllis* spp.) o que se alimentan de depósitos superficiales (e.g., *Aricidea* (*Acmira*) *simplex* y *Cirrophorus* sp.) (Fauchald y Jumars 1979), y consecuentemente no dependen de la producción primaria de los rodolitos para vivir. Sin embargo, se ha observado una disminución en la diversidad de la infauna y la epifauna en rodolitos vivos perturbados por artes de pesca de arrastre (Hall-Spencer 1999, Bordehore *et al.* 2003, Steller *et al.* 2003). Los mantos de rodolitos son zonas de cría no sólo

polychaetes, crustaceans and molluscs as dominant infaunal groups in terms of abundance and species richness (e.g., Bosence 1976, Hall-Spencer 1998, Hall-Spencer and Atkinson 1999, Bordehore *et al.* 2003, Steller *et al.* 2003, Hinojosa-Arango and Riosmena-Rodríguez 2004, Mathis *et al.* 2005, Konar *et al.* 2006, Foster *et al.* 2007). Echinoids and ophiuroids are generally less abundant in both living and fossil rhodolith beds (Bosence 1985, Harney *et al.* 2000, Kroeger *et al.* 2006, Checconi *et al.* 2007); however, high-energy coastal rhodolith deposits can be less diverse in echinoids and ophiuroids than sheltered rhodolith deposits (Farrow *et al.* 1978).

Rhodolith size, cover, branch density, growth forms and coralline species are important factors that have been used to explain an increase in infaunal abundance and richness in other studies (Bordehore *et al.* 2003, Steller *et al.* 2003, Hinojosa-Arango and Riosmena Rodríguez 2004, Kamenos *et al.* 2004). These variables may change relative to disturbance from water motion as has been shown in other studies (Bosence 1976, Steller and Foster 1995) and may be related to disturbances in the present study. Rhodolith branch density was significantly reduced and intermediate size classes were more abundant in spring, following the time of year when wave disturbance was high. Fruticose coralline species have a fast vertical growth rate or elongation of branches ranging from 8 to 22 mm yr<sup>-1</sup>, which may be comparable with the lateral growth of margins of thick crusts in shallow tropical waters (Steneck 1986, Payri 1997). Therefore, branch densities and rhodolith sizes are expected to recover after a few months, with subsequent recovery of macrofaunal diversity. Changes in rhodolith size frequency, however, are likely to be due to breakage by physical movement of thalli by water motion.

Complex rhodolith thalli allow greater spatial heterogeneity related to the size, branch density and overall density of rhodoliths, and this supports a great number of faunal components. Indeed, the rich fauna found in these soft bottoms has been associated with substratum heterogeneity, which can harbour a higher diversity of feeding strategies in these exceptionally species-rich habitats (Grall *et al.* 2006). These, in turn, can vary as a function of the degree of water movement and anthropogenic disturbances (Steller and Foster 1995, Steller *et al.*, 2003). Benthic fauna generally occur associated with benthic subhabitats within the living, dead and sedimentary matrix. Polychaetes, for example, tend to dominate within purely sedimentary bottoms relative to sediment-rhodolith deposits (Steller *et al.* 2003), or they live inside rhodoliths in increasing numbers with increasing rhodolith size (Mathis *et al.* 2005). These organisms probably seek refuge amongst calcified branches of coralline algae, where food is available and they are protected from potential predators (Bosence 1985, Hall-Spencer 1998).

Another factor that might have influenced the abundance of infaunal organisms is the relative contribution of living coralline algal thalli that form a thin layer (around 4 cm thick) on the top of this rhodolith bed. We found that transplanted baskets containing dead rhodoliths tended to have more

porque proporcionan refugio a los invertebrados sino también porque favorecen la fijación de larvas, como se ha demostrado que sucede con juveniles de la volandeira (*Aequipecten percularis*) sobre fondos de rodolitos vivos en ausencia de predadores (Kamenos *et al.* 2004).

A pesar de que este estudio no presentó una comparación con otros ambientes cercanos, es probable que la gran abundancia de la infauna esté relacionada con diferencias en la heterogeneidad del sustrato. Se sabe que los mantos de rodolitos mantienen una gran diversidad y abundancia de especies infaunales, epibénticas y crípticas en comparación con las comunidades arenosas adyacentes (Steller *et al.* 2003). Los rodolitos vivos proporcionan sólo parte de la fuente de alimento (e.g., para quitones y lapas) ya que las macroalgas epifíticas, el fitoplancton, el microfítobentos y la materia orgánica sedimentada también son fuentes de alimento para las comunidades epifaunales e infaunales de los mantos de rodolitos muertos (Grall *et al.* 2006). Sin embargo, no se demostró el valor de los rodolitos vivos como hábitats para algún grupo infaunal en particular, pero su valor como refugio siendo un talo calcáreo complejo mostró que los rodolitos muertos también son capaces de servir como estructuras de comunidades diversas.

La abundancia de la infauna en los mantos de rodolitos vivos en Abrolhos no fue tan alta como se ha indicado en muchos otros estudios alrededor del mundo (revisión en Steller *et al.* 2003). Los mantos de rodolitos han sido considerados grandes y extensos en Brasil (Kempff 1970, Milliman 1977, Foster 2001); sin embargo, estudios recientes han mostrado que los rodolitos están bastante limitados a la plataforma continental del Atlántico suroccidental y que su distribución está restringida a ciertos hábitats y profundidades (Dias 2001, Leão *et al.* 2003, Figueiredo y Tessler 2004). Aún no se conoce bien su infauna, y la densa infauna que se encuentra entre los rodolitos muertos indica que la pérdida de hábitat a causa de la exploración de depósitos rodolíticos muertos en vez de vivos puede resultar en la pérdida de diversidad de al menos algunos grupos infaunales (e.g., poliquetos). Todo esto indica que se requiere de más trabajo para determinar la importancia de los mantos de rodolitos vivos como hábitat para su flora y fauna asociada, así como para evaluar si la explotación de rodolitos amenazaría su biodiversidad asociada.

### Agradecimientos

El segundo autor agradece el apoyo recibido de la Fundación de Investigación del Estado de Río de Janeiro (FAPERJ). El Instituto Brasileño del Medio Ambiente y los Recursos Naturales (IBAMA) y el Parque Nacional Marino de Abrolhos proporcionaron una licencia de investigación. Se agradece al capitán y la tripulación del *Sanuk* su apoyo, a PMS Costa la identificación de las especies de moluscos, así como a los muchos estudiantes que participaron en el trabajo de campo, especialmente FTS Tâmega. La versión en inglés fue revisada por JC Creed, y MS Foster, JM Hall-Spencer y DL Steller

infauna than the living rhodolith transplants. Differences in polychaete selectivity for transplanted rhodoliths, resulting in high abundance among dead rhodoliths, may be because most of these species were carnivorous (e.g., *Typosyllis* spp.) or surface deposit feeders (e.g., *Aricidea (Acmira) simplex* and *Cirrophorus* sp.) (Fauchald and Jumars 1979), and thus not dependent on rhodolith primary production. A decrease in epifaunal and infaunal diversity, however, has been shown for living rhodoliths disturbed by trawling in fishing areas (Hall-Spencer 1999, Bordehore *et al.* 2003, Steller *et al.* 2003). Rhodolith beds are nursery areas not only because they provide invertebrates refuge from predators but also because they favour larval attachment, as has been demonstrated for juvenile queen scallops on living rhodolith grounds in the absence of predators (Kamenos *et al.* 2004).

Although the present study did not provide a comparison with nearby environments it is likely that high infaunal abundance is related to differences in substratum heterogeneity. Rhodolith beds are known to support a high diversity and abundance of infaunal, epibenthic and cryptic species compared with adjacent sand communities (Steller *et al.* 2003). Living rhodoliths provide only part of the food source (e.g., for chitons and limpets) since epiphytic macroalgae, phytoplankton, microphytobenthos and sedimented organic matter are also sources of food for epifaunal and infaunal communities in dead rhodolith beds (Grall *et al.* 2006). The value of living rhodoliths as habitats, however, was not demonstrated for any infaunal groups, but their refuge value as a complex calcareous thallus demonstrated that dead rhodoliths are also able to structure community diversity.

Infaunal abundance in live rhodolith beds at Abrolhos was not as high as reported in many other studies around the world (reviewed in Steller *et al.* 2003). Rhodolith beds have been thought to be large and extensive in Brazil (Kempff 1970, Milliman 1977, Foster 2001); however, recent studies have shown that rhodoliths are quite restricted to the southwest Atlantic continental shelf and their distribution is restricted to certain habitats and depths (Dias 2001, Leão *et al.* 2003, Figueiredo and Tessler 2004). Their infauna remains poorly known and the dense infauna found among dead rhodoliths indicates that habitat loss due to exploration of dead instead of living rhodolith deposits can cause a loss in diversity of at least some infaunal groups (e.g., polychaetes). These features indicate that more work is needed to identify the importance of living rhodolith beds as habitat for associated flora and fauna and to assess whether rhodolith exploitation would threaten the associated biodiversity.

### Acknowledgements

The second author acknowledges a grant from the Rio de Janeiro State Research Foundation (FAPERJ). The Brazilian Environmental Agency (IBAMA) and the Abrolhos National Marine Park provided a research licence. We thank the *Sanuk* captain and crew for their support and PMS Costa who identified the mollusc species, as well as the many students

hicieron muchos comentarios útiles a una versión anterior de este manuscrito.

Traducido al español por Christine Harris.

## References

- Absalão RS. 2005. Soft bottom molluscs of the Abrolhos Bank. In: Dutra GF, Allen GR, Werner T, McKenna SA (eds.), A Rapid Marine Biodiversity Assessment of the Abrolhos Bank, Bahia, Brazil. RAP Bull. Biol. Assess. 38: 82–86.
- Barbera C, Bordehore C, Borg JÁ, Glémarec M, Grall J, Hall-Spencer JM, de la Huz C, Lanfranco E, Lastra M, Moore PG, Mora J, Pita ME, Ramos-Esplá AA, Rizzo M, Sánchez-Mata A, Seva A, Schembri PJ, Valle C. 2003. Conservation and management of northeast Atlantic and Mediterranean maerl beds. Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst. 13(S1): S65–S76.
- Birkett DA, Maggs C, Dring MJ. 1999. “Maerl”: An overview of dynamic and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. Scottish Association of Marine Science, UK Marine Special Areas of Conservation Project, 90 pp.
- Bordehore C, Ramos-Esplá AA, Riosmena-Rodríguez R. 2003. Comparative study of two maerl beds with different otter trawling history, southeast Iberian Peninsula. Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst. 13: S43–S54.
- Bosence DWJ. 1976. Live and dead faunas from coralline algal gravels, Co. Galway. Palaeontology 22: 449–478.
- Bosence DWJ. 1985. The morphology and ecology of a mound-building coralline alga (*Neogoniolithon strictum*) from the Florida Keys. Paleontology 28: 189–206.
- Checconi A, Bassi D, Passeri L, Rettori R. 2007. Coralline red algal assemblage from the Middle Pliocene shallow-water temperate carbonates of the Monte Cetona (Northern Apennines, Italy). Facies 53: 57–66.
- Dias GTM. 2001. Granulados bioclásticos: Algas calcáreas. Braz. J. Geophys. 18: 307–318.
- Farrow GE, Cucci M, Scoffin TP. 1978. Calcareous sediments on the nearshore continental shelf of western Scotland. Proc. R. Soc. Edinburgh 76B: 55–76.
- Fauchald K, Jumars PS. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1: 193–284.
- Figueiredo MAO. 2005. Diversity of macrophytes on the Abrolhos Bank, Brazil. In: Dutra GF, Allen GR, Werner T, McKenna SA (eds.), A Rapid Marine Biodiversity Assessment of the Abrolhos Bank, Bahia, Brazil. RAP Bull. Biol. Assess. 38: 67–74.
- Figueiredo MAO, Steneck RS. 2002. Floristic and ecological studies of crustose coralline algae on Brazil’s Abrolhos reefs. Proc. 9th Int. Coral Reef Symp. 1: 493–498.
- Figueiredo AG, Tessler MG. 2004. Topografia e composição do substrato marinho da plataforma sudeste-sul do Brasil. Série Documentos Revizee - Score Sul, Ulhôa Cintra Comunicações, 64 pp.
- Foster MS. 2001. Rhodoliths: Between rocks and soft places. J. Phycol. 37: 659–667.
- Gallucci F, Netto SA. 2004. Effects of the passage of cold fronts over a coastal site: An ecosystem approach. Mar. Ecol. Prog. Ser. 281: 79–92.
- Garraffoni ARS, Costa EM. 2003. Two new species of *Polycirrus* (Polychaeta, Terebellidae) from Abrolhos Archipelago, Brazil. Zootaxa 297: 1–7.
- Gherardi DFM. 2004. Community structure and carbonate production of a temperate rhodolith bank from Arvoredo Island, southern Brazil. Braz. J. Oceanogr. 52: 207–224.
- Grall J, Le Loc’h F, Guyonnet B, Riera P. 2006. Community structure and food web based on stable isotopes ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) analysis of a north-eastern Atlantic maerl bed. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 338: 1–15.
- Hall-Spencer JM. 1998. Conservation issues relating to maerl beds as habitats for molluscs. J. Conchocol. Spec. Publ. 2: 271–286.
- Hall-Spencer JM. 1999. Effects of towed demersal fishing gear on biogenic sediments: A 5-year study. In: Giovanardi O (ed.), Impact of Trawl Fishing on Benthic Communities. ICRAM, Rome, pp. 9–20.
- Hall-Spencer JM, Atkinson RJA. 1999. *Upogebia deltaura* (Crustacea: Thalassinidea) in Clyde Sea maerl beds, Scotland. J. Mar. Biol. Assoc. UK 79: 871–880.
- Hall-Spencer JM, Moore PG. 2000. Impact of scallop dredging on maerl grounds. In: Kaiser MJ, de Groot SJ (eds.), The Effects of Fishing on Non-target Species and Habitats. Blackwell Science, Oxford, pp. 105–117.
- Harney JN, Grossman EE, Richmond BM, Fletcher III CH. 2000. Age and composition of carbonate shoreface sediments, Kailua Bay, Oahu, Hawaii. Coral Reefs 19: 141–154.
- Harvey AS, Woelkerling WJ, Millar JK. 2003. An account of the Hapalidiaceae (Corallinales, Rhodophyta) in south-eastern Australia. Aust. Syst. Bot. 16: 647–698.
- Hinojosa-Arango G, Riosmena-Rodríguez R. 2004. Influence of rhodolith forming species and growth forms on associated fauna of rhodolith beds in the central-west Gulf of California, Mexico. PSZN Mar. Ecol. 25: 109–127.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69: 373–386.
- Kamenos NA, Moore PG, Hall-Spencer JM. 2004. Attachment of juvenile queen scallop (*Aequipecten opercularis* L.) to maerl in mesocosm conditions; juvenile habitat selection. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 306: 139–155.
- Keats DW, Chamberlain YM. 1994. Two melobesoid coralline algae (Rhodophyta, Corallinales), *Mesophyllum erubescens* (Foslie) Lemoine and *Mesophyllum funafutiense* (Foslie) Verheij from Sodwana Bay, South Africa. S. Afr. J. Bot. 60: 175–190.
- Kempf M. 1970. Notes on the benthic bionomy of the N-NE Brazilian shelf. Mar. Biol. 5: 213–224.
- Konar B, Riosmena-Rodríguez R, Iken K. 2006. Rhodolith bed: A newly discovered habitat in the North Pacific Ocean. Bot. Mar. 49: 355–359.
- Kroeger KF, Reuter M, Brachert TC. 2006. Paleoenvironmental reconstruction based on non-geniculated coralline red algal assemblages in Miocene limestone of central Crete. Facies 52: 381–409.
- Lavrado HP. 2006. Caracterização do ambiente e da comunidade bentônica. In: Lavrado HP, Ignacio BL (eds.), Biodiversidade Bentônica da Região Central da Zona Econômica Exclusiva Brasileira. Museu Nacional, Rio de Janeiro, pp. 19–64.
- Leão ZMAN. 1982. Morphology, geology and developmental history of the southernmost coral reefs of western Atlantic, Abrolhos Bank, Brazil. Ph.D., University of Miami, Coral Gables, Florida.
- Leão ZMAN, Kikuchi RKP, Testa V. 2003. Corals and coral reefs of Brazil. In: Cortés J (ed.), Latin America Coral Reefs. Elsevier Science, Amsterdam, pp. 9–52.
- Mathis BJ, Kohn AJ, Goldberg NA. 2005. Rhodoliths: The inside story. In: Wells FE, Walker DI, Kendrick GA (eds.), The Marine

- Flora and Fauna of Esperance, Western Australia. Western Australian Museum, Perth, pp. 147–157.
- Milliman JD. 1977. Role of calcareous algae in Atlantic continental margin sedimentation. In: Flugel E (ed.), *Fossil Algae*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 232–247.
- MMA, Ministério do Meio Ambiente. 2002. Biodiversidade Brasileira: Avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade nos biomas brasileiros. Ministério do Meio Ambiente/Secretaria de Biodiversidade e Florestas, Brasília, DF, 72 pp.
- Muehe D. 1988. O arquipélago dos Abrolhos: Geomorfologia e aspectos gerais. *An. Inst. Geoc.* pp. 90–100.
- Nimer E. 1989. *Climatologia do Brasil*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, 421 pp.
- Paiva PC. 2005. Soft-bottom polychaetes of the Abrolhos Bank. In: Dutra GF, Allen GR, Werner T, McKenna SA (eds.), *A Rapid Marine Biodiversity Assessment of the Abrolhos Bank, Bahia, Brazil*. RAP Bull. Biol. Assess. 38: 87–90.
- Payri CE. 1997. *Hydrolithon reinboldii* rhodolith distribution, growth and carbon production of a French Polynesian reef. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.* 1: 755–760.
- Steller DL, Foster MS. 1995. Environmental factors influencing distribution and morphology of rhodoliths in Bahía Concepción, B.C.S., Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 194: 201–212.
- Steller DL, Riosmena-Rodríguez R, Foster MS, Roberts CA. 2003. Rhodolith bed diversity in the Gulf of California: The importance of rhodolith structure and consequences of disturbance. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst.* 13(S1): S5–S20.
- Steneck RS. 1986. The ecology of coralline algal crusts: Convergent patterns and adaptive strategies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 273–303.
- Woelkerling WJ, Irvine LM, Harvey AS. 1993. Growth-forms in non-geniculate coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta). *Aust. Syst. Bot.* 6: 277–293.
- Young PS, Serejo CS. 2005. Diversity of macrophytes on the Abrolhos Bank, Brazil. In: Dutra GF, Allen GR, Werner T, McKenna SA (eds.), *A Rapid Marine Biodiversity Assessment of the Abrolhos Bank, Bahia, Brazil*. RAP Bull. Biol. Assess. 38: 91–95.

*Recibido en febrero de 2007;  
aceptado en agosto de 2007*