

# TESIS DOCTORAL

“Interacciones ecológicas entre el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* Dana (1851) y los espartillares de *Spartina densiflora* Brongniarti (1829), meiofauna asociada y características del sustrato en la laguna costera Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina)”<sup>1</sup>



por

**ALEJANDRO BORTOLUS**

Directores: Dr. Oscar O. Iribarne y Dr. Pedro Laterra

**Facultad de Ciencias Exactas y Naturales  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA  
2001**

<sup>1</sup> Esta tesis fué expuesta oral y publicamente el 30 de Marzo de 2001, en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de Mar del Plata, luego de ser examinada y aprobada por el Jurado compuesto por la Dra. Silvia Cid (FCA, UNMdP), el Dr. Eduardo Spivak (FCEyN, UNMdP) y Dr. Jorge Crisci (FCNyM, UNLP).

## INDICE

|  |     |
|--|-----|
| Agradecimientos.....   | 3   |
| Resumen de la tesis.....   | 4   |
| Introducción a la tesis.....   | 9   |
| Capítulo I: Estado actual de <i>Spartina densiflora</i> : sistemática, distribución global, área de origen y ecología.....                           | 15  |
| Resumen.....   | 16  |
| Introducción.....  | 17  |
| Materiales y Métodos.....  | 18  |
| Sistemática de <i>Spartina densiflora</i> .....  | 19  |
| Distribución y área de origen de <i>Spartina densiflora</i> .....  | 29  |
| Ecología de <i>Spartina densiflora</i> .....   | 33  |
| Conclusiones.....  | 37  |
| Tabla.....   | 38  |
| Capítulo II: Efecto del cangrejo cavador <i>Chasmagnathus granulata</i> sobre la marisma de <i>Spartina densiflora</i> .....                         | 39  |
| Resumen.....   | 40  |
| Introducción.....  | 42  |
| Área de estudio.....   | 44  |
| Materiales y Métodos.....  | 45  |
| Resultados.....  | 50  |
| Discusión.....   | 55  |
| Figuras y Tablas.....  | 61  |
| Capítulo III: Efecto del cangrejo <i>Chasmagnathus granulata</i> sobre la reproducción sexual de <i>Spartina densiflora</i> .....                    | 67  |
| Resumen.....   | 68  |
| Introducción.....  | 69  |
| Materiales y Métodos.....  | 71  |
| Resultados.....  | 79  |
| Discusión.....   | 81  |
| Figuras.....   | 87  |
| Capítulo IV: Efecto del cangrejo <i>Chasmagnathus granulata</i> sobre la producción de <i>Spartina densiflora</i> .....                              | 90  |
| Resumen.....   | 91  |
| Introducción.....  | 93  |
| Materiales y Métodos.....  | 95  |
| Resultados.....  | 100 |
| Discusión.....   | 101 |
| Figuras.....   | 107 |
| Capítulo V: El stress físico y las interacciones positivas entre <i>Spartina densiflora</i> y <i>Chasmagnathus granulata</i> en la marisma alta..... | 120 |
| Resumen.....   | 121 |
| Introducción.....  | 123 |
| Materiales y Métodos.....  | 126 |
| Resultados.....  | 131 |
| Discusión.....   | 133 |
| Figuras y Tablas.....  | 139 |
| Conclusiones generales.....  | 147 |
| Literatura Citada.....   | 151 |

## AGRADECIMIENTOS

Siempre creí que iba a odiar el momento en que tuviera que redactar los agradecimientos para mi tesis. Al fin llegó ese momento y me di cuenta de que tenía razón. Probablemente, la razón es que las formalidades llevan a mezclar agradecimientos nobles con otros que no lo son. De todos modos haré lo mejor que pueda.

### A los unos

Por haberme ayudado de modo tan franco y desinteresado, estoy extremadamente agradecido con tanta gente que sería mucho más fácil confeccionar una lista de aquellos con los que no lo estoy. Ahora, me queda la responsabilidad de dar a esas personas, a quienes he interesado y de quienes recibí tanto apoyo y cariño, mi más eterno reconocimiento. No con una lista de nombres desglosados, ni con una dedicatoria demagoga, sino con hechos. Lamento no poder volver el tiempo atrás para agradecer del mismo modo al maestro-amigo que me dió una parte de su vida sin preguntar para qué, o cómo usaría esas enseñanzas. Siempre estaré en deuda con ustedes.

### A los otros

En otra ocasión, quizás. Sigán participando.

### A los mecenas

Aunque no fuera su objetivo, yo no hubiera podido concretar mis estudios doctorales sin las becas que me otorgó la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires. Los avales institucionales y aportes económicos que me fueron confiados para que desarrollara mis investigaciones, fueron, son y serán agradecidos explícitamente en cada trabajo publicado como producto de esta tesis. Esto debiera incluir a la "Fundación Bortolus para el Desarrollo Familiar", aunque de hecho, prefiero agradecerlos cara a cara y en castellano.

### A los Bortolus-Cremonini-Fleming

Sería estúpido de mi parte mencionar una razón, no?

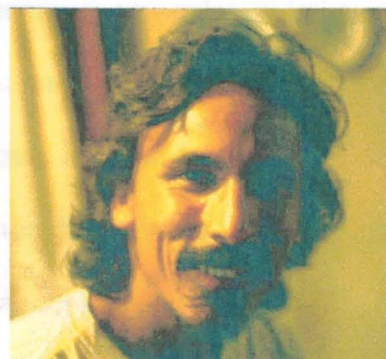
### A Evan, mi musa

Por resumir todo lo que me es esencial en esta vida. Por ser mi amor y modelo de ser humano.

### A los alumnos

A quienes siempre enriquecieron mis experiencias en la Facultad. A aquellos a los que quisieron oír me y, ojalá, esta tesis pueda ser de ayuda y/o materia de inspiración.

**A todos:** Nos estamos viendo!!



AB

Mar del Plata, 30 de Marzo de 2001

## RESUMEN DE LA TESIS

En esta tesis se evalúa y discute la importancia de las interacciones biológicas como factores de estructuración de la comunidad denominada marisma, en la laguna costera Mar Chiquita (Pcia. de Buenos Aires). Mediante el diseño y análisis de muestreos y experimentos realizados en el campo y en el laboratorio se discuten los principales procesos ecológicos que podrían estar determinando los patrones de distribución espacial y temporal de los animales (el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata*) y vegetales (*Spartina densiflora*) que dominan la comunidad estudiada.

El desconocimiento generalizado de la sistemática, biología y ecología de *Spartina densiflora*, combinado con su actividad invasora en el hemisferio norte, evidenció la necesidad de investigar no solo su biología y ecología en las áreas donde es considerada nativa, sino también de actualizar su controvertida situación taxonómica y distribución. Con este objetivo, cada una de las secciones del primer capítulo, comienza con el género *Spartina* para luego centrarse en la especie *S. densiflora*, ofreciendo una comparación relativa con sus congéneres. La revisión de la clasificación y descripción taxonómica de *S. densiflora*, la variación de su distribución espacial a escala global en el último siglo y medio, y la formulación de hipótesis sobre el posible origen de la especie son los mayores aportes del capítulo. *S. densiflora* es una de las especies menos estudiada del género. Aunque su posición sistemática fue aclarada en 1956, sigue siendo tratada con confusión al igual que otras especies del género. Esto se debe principalmente a la falta de actualización de la sinonimias utilizadas en trabajos que no son estrictamente taxonómicos. Estas confusiones podrían generar un efecto cascada al originar fallas en las interpretaciones de trabajos ecológicos, sobre los que se basa la toma de decisiones de manejo ambiental en proyectos de recuperación, mantenimiento y creación de marismas. En cada una de las etapas, el impacto del error y la imposibilidad de remediarlo podrían ser cada vez mayores.

Considerando la baja producción de trabajos científicos sobre *Spartina densiflora*, y que es una especie que se halla actualmente en expansión sobre las costas del hemisferio norte, deberían

intensificarse las investigaciones comparativas sobre su biología y ecología tanto en áreas nativas como en las invadidas, para facilitar la toma de decisiones en medidas de manejo ambiental.

El objetivo del capítulo 2 fue investigar la relación entre el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata*, *Spartina densiflora* y características del sustrato del espartillar de la laguna costera Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina). También se evaluó experimentalmente el efecto de *C. granulata* en la supervivencia foliar de *S. densiflora* así como en la dureza y percolación del sustrato. Los resultados muestran que los cangrejos pueden tener un fuerte efecto sobre la estructura del suelo de la marisma y su calidad principalmente removiendo el sedimento, afectando la arquitectura de *S. densiflora* madura. Los cangrejos también comen nuevos ejes de *S. densiflora* causando un importante efecto sobre la producción de estructuras aéreas cuando las plantas están en rebrote. La flexibilidad trófica del cangrejo cavador combinada con su alto endemismo, puede permitirle tener fuertes efectos localizados sobre la producción de la marisma. Estos efectos podrían variar a través del tiempo dependiendo de la frecuencia de los factores, como fuego o cortes de la vegetación, capaces de generar la gran disponibilidad de rebrotes. Considerando esto, el supuesto teórico de que en las marismas de *Spartina* solamente una pequeña proporción de la producción primaria es consumida *in situ* podría no ser aplicable a las marismas de *Spartina* del Atlántico Sudoccidental habitadas por cangrejos.

En el capítulo 3 se evaluó el efecto de *Chasmagnathus granulata* sobre la producción de espigas y semillas en plantas jóvenes y en plantas maduras de *Spartina densiflora*. También se investigó el efecto de *C. granulata* sobre la dispersión y la germinación de semillas de *S. densiflora*. Los resultados sugieren que los cangrejos favorecen la producción de estructuras reproductivas sexuales de *S. densiflora*. Los cangrejos incrementan hasta un 665% la producción de semillas de *S. densiflora* y retienen en sus cuevas hasta un 24% de las semillas producidas, afectando su dispersión a escala regional y local. Las plantas maduras con inclusión de cangrejos generan semillas más pesadas que el resto con una tendencia a incrementar su cantidad. La producción de semillas en plantas en

rebrote fue mucho menor que la de las plantas maduras. Considerando las semillas vanas, se halló un 7-3 % de germinabilidad neta, en condiciones ideales. El tamaño de los ejes reproductivos fue mayor en los tratamientos con inclusión de cangrejos en plantas en rebrote. La falta de diferencias entre tratamientos con plantas maduras sugiere que el efecto aislado de los cangrejos es mayor cuando se combina con disturbios que induzcan el rebrote. Los resultados mostraron que las semillas de *S. densiflora* tienen una buena capacidad de flotación bajo condiciones contrastantes de turbulencia en el agua que las transporta. La distribución de semillas en el pastizal fue agrupada y estrechamente relacionada a las cuevas de cangrejos. Estos resultados sugieren que los cangrejos podrían afectar no solo la estructura de la comunidad local, sino que podrían estar afectando comunidades distantes al favorecer la dispersión de una especie potencialmente invasora.

El objetivo del capítulo 4 fue evaluar durante un lapso de dos años y mediante el uso de una metodología no-destructiva, el efecto del cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* sobre: la producción de biomasa en pie, altura, densidad, reclutamiento y mortalidad de macollos; así como superficie potencialmente fotosintética de pastizales de *Spartina densiflora* en dos estados de madurez contrastantes. También se evaluó si los cangrejos afectan la degradación de detritos vegetales en el sustrato. Para esto se trabajó en áreas de pastizal maduro y en áreas de pastizal rebrotando luego de cortar al ras todas las estructuras aéreas. Los resultados sugieren que *C. granulata* puede afectar la producción de *S. densiflora* a corto y mediano plazo cuando la proporción de rebrotes es alta. No obstante, este efecto disminuye cuando las plantas alcanzan su madurez y la disponibilidad de rebrotes disminuye. En las áreas sin cortar, no se observaron diferencias entre tratamientos para la mayoría de las variables analizadas durante el tiempo de experimentación. En las áreas cortadas, los cangrejos afectaron la biomasa en pie total de *S. densiflora* llegando a ser 31 % mayor en la exclusión que en los otros tratamientos. Este efecto se mantuvo hasta un año después de iniciado el experimento, haciéndose incluso más marcado. Los efectos más notorios se observaron en el tratamiento de

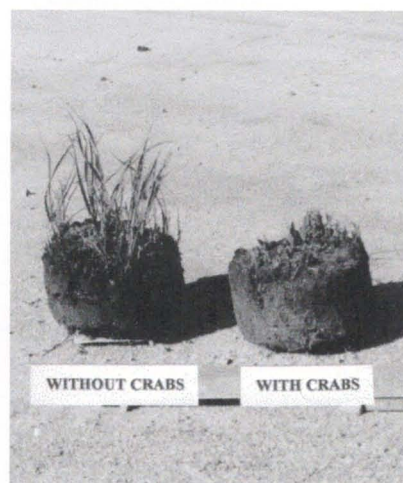
exclusión donde el número de hojas vivas, el área foliar fotosintética, y la densidad de macollos vivos mostraron los mayores valores, sin embargo la densidad de macollos muertos en pie fue menor. La densidad de macollos vivos para cada cohorte analizada tendió a disminuir cuando la densidad de cangrejos es mayor. Utilizando bolsitas con detritos vegetales, se determinó que la exportación de su biomasa luego de un año fue un 10 % mayor en las exclusiones de cangrejos a los 15 cm de profundidad pero no se observaron cambios en los detritos subsuperficiales (a los 5 cm). Los resultados muestran que los mecanismos ecológicos operantes en el lugar de estudio pueden ser muy diferentes e incluso opuestos a los informados para otras marismas del mundo, a pesar de su similitud ambiental y paisajística.

El objetivo del capítulo 5 fue investigar la importancia de los cambios micro-ambientales generados por la cobertura vegetal sobre la distribución de *Chasmagnathus granulata* en la marisma alta. Los resultados muestran una estrecha relación entre la distribución de los cangrejos y la cobertura vegetal en la marisma alta. Se obtuvieron resultados similares para el tamaño y la densidad de cangrejos, los cuales disminuyeron desde la costa hacia las partes más altas de la marisma. La calidad de la cobertura no fue un factor crítico para el establecimiento inicial de cangrejos. Coberturas vivas e inertes (imitaciones hechas con materiales inertes) amortiguaron altas temperaturas, deshidratación y dureza del sustrato de modo similar mediante el efecto de sombreado. Las cuevas de cangrejos también amortiguaron la temperatura del aire, disminuyéndola aproximadamente 20 °C de modo independiente al tipo de cobertura que tuvieran. Experimentos de atado y confinamiento de cangrejos sugieren que el estrés térmico en la marisma alta es letal para estos organismos, y que la cobertura vegetal es el principal factor en la regulación de su establecimiento, supervivencia y permanencia especialmente durante las estaciones cálidas. Los resultados no mostraron ningún efecto por parte de predadores potenciales. Como conclusión general los resultados sugieren que, a pesar de la poca relevancia atribuida a las interacciones positivas en la estructuración de comunidades, la cobertura vegetal modula

la distribución del macro-invertebrado dominante mediante la facilitación en la marisma alta de un modo predecible.

Los efectos del cangrejo *C. granulata* sobre *S. densiflora* son muy variables dependiendo de la escala a la que se realice el análisis. Por ejemplo, en el ambiente estudiado la importancia de las interacciones ecológicas positivas y negativas fue muy diferente dependiendo de variaciones micro-ambientales. Con predominancia de condiciones micro-ambientales estresantes para plantas y crustáceos, la facilitación se observó como el proceso de mayor importancia dentro de la marisma alta. Sin embargo, no hay evidencias de que esto ocurra en la marisma media y baja, donde las condiciones serían más favorables para ambos organismos.

Los resultados hallados sugieren que la postulación de hipótesis sobre la predominancia de algún proceso ecológico con respecto a los otros es un trabajo delicado considerando que su importancia en la estructuración de la marisma varía en el tiempo y espacio. Más aún, a pesar de las similitudes ambientales y paisajísticas entre las marismas de diferentes partes del mundo, los procesos ecológicos que determinan los patrones de distribución de los organismos en tiempo y espacio no son necesariamente los mismos, como suele asumirse.



Rebrotos de *S. densiflora* provenientes de áreas experimentales con y sin cangrejos *C. granulata*

## INTRODUCCIÓN A LA TESIS

“It was the secrets of heaven and earth that I desired to learn...”

M. Wollstonecraft Shelley

Si bien la tesis tiene como único autor al Licenciado Bortolus, varios de sus capítulos han sido total o parcialmente publicados en coautoría con otros científicos (en todos los casos, el Lic. Bortolus fue el primer autor), y por esa razón se consideró apropiado escribir toda la tesis en impersonal y no en primera persona. Cada capítulo de esta tesis posee el formato general de una publicación científica, incluyendo resumen, introducción, materiales y métodos, resultados, discusión, figuras y tablas propias. Por razones de coherencia interna de la tesis así como de practicidad, el área general de estudio se halla descrita una sola vez en el capítulo 2, mientras que cada uno del resto de los capítulos cuenta con una aclaración sobre las áreas específicas donde se realizan los muestreos y/o experimentos correspondientes. La literatura citada en toda la tesis se encuentra en una sola sección al final de modo de facilitar su ubicación y de evitar redundancias entre capítulos. Esta sección de Introducción tiene como objetivo presentar de modo resumido el marco teórico general que contiene a la tesis, la estructura que posee cada uno de sus capítulos, así como a los métodos aplicados para cada problema específico abordado. Tanto esta sección como de la de conclusiones finales tienen por objetivo también integrar el contenido de la tesis.

Una de las principales inquietudes científicas desde mediados del Siglo XX, en el campo de las ciencias biológicas, fue la identificación de los procesos ecológicos que determinan la disposición de los organismos vivientes de un modo más o menos repetido en el tiempo y el espacio, siguiendo cierto patrón (McIntosh 1995). Los trabajos ecológicos descriptivos contribuyeron a la detección de estos patrones del mismo modo que los trabajos experimentales suelen constituir el mejor modo de evaluar la existencia de los procesos que generan dichos patrones (Hairston 1992). Estas dos metodologías de estudio en ecología son complementarias y cada una le otorga sentido de utilidad a la otra. Considerando que los trabajos experimentales no son posibles sin una previa investigación descriptiva sobre los patrones relevantes o de interés ecológico, se puede establecer una prioridad lógica de la descripción ante la experimentación (Mayr 1998, 1999).

Esta tesis abarca el estudio de las interacciones biológicas como factores de estructuración de la comunidad costera denominada marisma. La estructura metodológica desarrollada en cada capítulo antepone la detección de patrones ecológicos (hallados en la literatura o mediante muestreos en el campo), al diseño de experimentos orientados a identificar y evaluar la importancia ecológica de los principales procesos que podrían generar dichos patrones.

Tomando principalmente como sistema de estudio las marismas de la laguna costera Mar Chiquita (Pcia. Buenos Aires), los trabajos se centraron en organismos dominantes. En este caso, los organismos dominantes son aquellos que dan nombre al ambiente en que viven, siendo el pasto halófito *Spartina densiflora* Brongniarti (1829) la macrófita dominante (casi exclusiva) en los pastizales costeros denominados “espartillares” y el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* Dana (1851) el macro-invertebrado dominante en esos ambientes. Las áreas pobladas por estos cangrejos son a su vez denominadas “cangrejales” independientemente de la cobertura vegetal. Los trabajos de muestreo y experimentación presentados en esta tesis se hallan centrados en interacciones entre estos organismos y en sus consecuencias directas e indirectas sobre otros organismos infaunales (i.e. que habitan áreas por debajo del nivel del sustrato) asociados así como sobre componentes abióticos del ambiente (ej. características físicas y químicas del sustrato, agua y aire).

En el Capítulo I se expone el estado actual de *Spartina densiflora* con respecto a su sistemática, distribución global y ecología general. Este capítulo se basa en la recopilación y discusión de bibliografía, que fue realizada en diversas universidades e institutos nacionales e internacionales y con la colaboración de especialistas en sistemática moderna del país y extranjeros. El desconocimiento generalizado de la sistemática, biología y ecología de *S. densiflora*, combinado con su actividad invasora en el hemisferio norte, evidencian la necesidad de investigar no sólo su biología y ecología en las áreas donde es considerada nativa, sino de actualizar su controvertida situación taxonómica y distribución. Cada sección del capítulo parte de la ubicación de género *Spartina* para luego centrarse

en la especie *S. densiflora*, ofreciendo una comparación relativa con sus congéneres. La actualización de la descripción taxonómica de *S. densiflora*, la variación de su distribución espacial a escala global en el último siglo y medio, y la formulación de hipótesis sobre el posible origen de la especie son los mayores aportes del capítulo.

En el Capítulo II, se expone la importancia de las interacciones directas e indirectas entre cangrejos y plantas del pastizal. Se evalúa la importancia de actividades como la remoción de sedimento realizada por los cangrejos sobre diferentes variables indicadoras del estado fisiológico y la producción de las plantas. También se explora la importancia de la depredación que hacen los cangrejos sobre las plantas, dependiendo del estado de madurez de los tejidos vegetales. Del mismo modo, se evalúa la importancia de estas interacciones en la distribución y abundancia de organismos meiofaunales que viven en el sustrato. La discusión de este capítulo se centra en el impacto de las actividades de los cangrejos (remoción de sedimento, herbivoría) sobre la distribución de los organismos de la marisma.

En el Capítulo III, se expone la importancia de las interacciones directas e indirectas mencionadas en el capítulo anterior sobre la reproducción sexual de *Spartina densiflora*. En este capítulo se evalúa el efecto del cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* sobre la producción de espigas y semillas en plantas jóvenes y en plantas maduras. También se investigó el efecto de *C. granulata* sobre la dispersión y la germinación de semillas de *S. densiflora*. La discusión en este capítulo se centra en la importancia de las interacciones que pueden regular la producción de semillas en una especie potencialmente invasora. Tras analizar variaciones en la dispersión de las semillas de *S. densiflora*, también se discute el posible impacto que los cangrejos indirectamente tendrían sobre comunidades distantes.

En el Capítulo IV se evalúa, mediante el uso de una metodología no destructiva, el efecto de *Chasmagnathus granulata* sobre *Spartina densiflora* en dos estados de madurez contrastantes,

considerando: (1) su producción de biomasa en pie, (2) altura, densidad, reclutamiento y mortalidad de macollos; (3) superficie potencialmente fotosintética y (4) degradación de detritos caídos sobre el sustrato. La discusión de este capítulo se centra en la profundización del estudio del efecto de los cangrejos sobre *S. densiflora* dependiendo del estado de madurez de la planta y la disponibilidad relativa de rebrotes. La importancia de este capítulo radica en que el efecto neto de los cangrejos en este ambiente altamente fragmentado por el uso antrópico (principalmente por quemadas) dependería de la abundancia relativa de aquellos fragmentos más susceptibles a la actividad de los cangrejos.

En el Capítulo V se evalúa la importancia de interacciones positivas entre plantas y cangrejos que favorecen el establecimiento y permanencia de *Chasmagnathus granulata* en las zonas más altas del intermareal. Específicamente se abordan las siguientes preguntas: (1) Existe alguna relación entre la distribución espacial de la vegetación dominante y/o distancia a la costa con la distribución del cangrejo cavador *C. granulata*? (2) Es indispensable la cobertura vegetal para el establecimiento y permanencia de estos cangrejos en la marisma alta? (3) Afecta la cobertura vegetal de la marisma alta las variables físicas críticas para el establecimiento de los cangrejos? (4) Cuán críticas son las condiciones micro-ambientales en áreas sin cobertura del pastizal alto para la supervivencia de los cangrejos? La discusión de este capítulo se centra en la importancia de las interacciones positivas en la distribución espacial de los macro-invertebrados dominantes de estos ambientes costeros. La relevancia de este capítulo radica en la histórica ausencia de las interacciones positivas en la mayoría de las discusiones sobre dinámica de comunidades en la literatura internacional.

Si bien cada capítulo incluye conclusiones propias, una breve sección final de Conclusiones remarca los puntos de mayor relevancia de la tesis en su conjunto, de modo integrado. En esta sección, los argumentos presentados en todos los capítulos son enmarcados en breves comentarios que resaltan la importancia de la integración de las escalas espacial y temporal para la interpretación de los resultados en ecología y para la formulación de inferencias regionales a partir de estudios locales y

viceversa. Esta sección comienza con aspectos derivados de los resultados puntuales de la tesis para luego finalizar con aspectos más generales.

ESTADO ACTUAL DE *Spergularia angustifolia* EN SISTEMÁTICA, DISTRIBUCIÓN GLOBAL, ÁREA DE ORIGEN Y ECOLOGÍA

"The quality of a taxonomist's work is measured not so much by the number of new forms which he describes as by the percentage of synonyms among them"

E. May

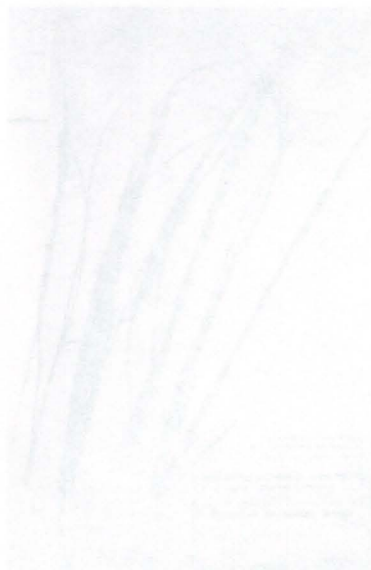


Figure 1. *Spergularia angustifolia* (L.) Mayr. & S. Greene, *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.* 1892, p. 100. (Reprinted from *Journal of the Botanical Society of America*, vol. 54, p. 100, 1942.)

## CAPÍTULO I

### ESTADO ACTUAL DE *Spartina densiflora* B.: SISTEMÁTICA, DISTRIBUCIÓN GLOBAL, ÁREA DE ORIGEN Y ECOLOGIA

“The quality of a taxonomist’s work is measured not so much by the number of new forms which he describes as by the percentage of synonyms among them”

E. Mayr



Muestra de *S. densiflora* del Herbario Gray, Universidad Harvard.

## RESUMEN

El género *Spartina* posee una taxonomía controvertida. Si bien muchas de las especies de este género poseen un estado taxonómico esclarecido, es frecuente hallar en la bibliografía menciones erróneas o incorrectas, mediante el uso de un sinonimia desactualizada. De este modo, y considerando la similitud fenotípica interespecífica, algunas especies son confundidas con otras y estos errores suelen transportarse a estudios ecológicos, demográficos. La determinación errónea de una o más especies en estudios que puedan servir de asesoramiento durante la toma de decisiones para el manejo ambiental, pueden afectar fuertemente la composición específica de un ambiente en corto plazo. Este trasvase interdisciplinario de errores se magnifica cada vez más, ya que puede provocar la erradicación de una especie nativa así como la protección de una especie introducida invasora. Este capítulo presenta el estado actual de la especie *S. densiflora* en cuanto a su taxonomía, demografía, área de origen y ecología, mediante el análisis de publicaciones existentes en la literatura nacional e internacional desde el momento de su clasificación a comienzos del Siglo XIX. La discusión de las últimas dos secciones de este trabajo se halla enmarcada en su condición de especie invasora en la mayoría de los países en que se introdujo.

## Introducción

Los pastizales costeros (marismas) integrados por un reducido grupo de géneros de plantas halófilas conforman gran parte de los ambientes costeros, marítimos y estuariales de todos los continentes (Chapman 1977, Pomeroy y Wiegert 1981, Costa y Davy 1992). *Spartina* Schreber (Schreber 1789) es el género más importante de estos ambientes, por su gran abundancia y producción (plantas con vía metabólica C<sub>4</sub>, Adam 1993). Este género conforma pastizales que pueden cubrir enormes superficies (Silander 1979), siendo considerados organismos bioingenieros (*sensu* Jones et al. 1994), por generar cambios estructurales en las áreas donde se establecen aportando tanto nutrientes como nuevos hábitats (Pennings y Bertness 2001, Bortolus et al. 2001).

La fisonomía de estos ambientes varía de pastizales cerrados de varios metros de alto (*S. alterniflora*; Valiela 1995), a otros más abiertos de pocos centímetros de altura (*S. maritima*; Marchant 1967), constituyendo áreas de reproducción y alimentación de muchas especies de interés comercial y ecológico (Pomeroy y Wiegert 1981, Adam 1993, Mitsch y Gosselink 1993). Estas plantas del género *Spartina* también protegen el deterioro de las zonas costeras al amortiguar el efecto erosivo de las olas y el viento (Lambert 1964, Costa y Davy 1992), por lo que grandes esfuerzos son realizados para mantener intactas las marismas existentes (Lambert 1964), así como para restaurar o crear otras (Chung 1993, Li y Gallagher 1996).

Particularmente, durante los últimos dos siglos *Spartina* spp fueron objeto de numerosos estudios taxonómicos (Schreber 1789, Merrill 1902, Parodi 1919, Saint-Yves 1932, Marchant 1968 a, b, Mobberley 1956, Giacobbo y Boechat 1988), ecológicos (Kefe 1972, Turner 1976, Pomeroy y Wiegert 1981, Gray et al. 1990, Hill 1990, Perazzolo y Pineiro 1991, Mitsch y Gosselink 1993, Bortolus e Iribarne 1999 a, b, Pennings y Bertness 2001), fisiológicos (Teal y Kanwisher 1961, Valiela y Teal 1974, Mendelsshon 1979, Mendelsshon et al. 1981, Bradley y Morris 1990, Ewing et al. 1995, Morris y Jensen 1998, Nieva et al. 1999), evolutivos (Huskins 1931, Marchant 1967, Silander 1979,

Silander y Antonovics 1979, Gray et al. 1990), y socioeconómicos (Scribner 1896, Merrill 1902, Ranwell 1967, Chung 1990, Qin et al. 1997). No obstante, la proporción de investigaciones no fue la misma para todas las especies del género, siendo *Spartina densiflora* Brongn. "esparto" una de las especies menos hallada en la literatura internacional. Su reciente aparición fuera de Sudamérica (Spicher y Josselyn 1985, Fennane y Mathez 1988), probable área de origen (Mobberley 1956, Spicher y Josselyn 1985), y la evidencia de aptitudes competitivas agresivas y superiores con respecto a las especies nativas (Kittelson y Boyd 1997), resaltan la importancia de profundizar el estudio de esta especie.

La investigación de especies invasoras en su lugar de origen permiten una mejor comprensión de sus comportamientos, optimizando la toma de decisiones de manejo en las áreas que invaden (Carlton 1996). La dificultad para controlar o erradicar a una especie invasora exótica es proporcional al desconocimiento que se tiene de su ciclo biológico y ecología general. Las costas Sudamericanas dominadas por *Spartina densiflora*, son áreas relativamente prístinas que facilitarían el estudio de esta especie en su ambiente natural sin perturbaciones antrópicas considerables (Adam 1993). El objetivo de este estudio es revisar y discutir el estado actual de *S. densiflora*, con respecto a su sistemática, distribución global y área de origen, sobre la base de las investigaciones publicadas hasta el presente.

### **Materiales y Métodos**

Se realizó una búsqueda exhaustiva de literatura en instituciones del extranjero (Biblioteca Arnold Arboretum, Biblioteca del Gray Herbarium, Biblioteca Ernst Mayr del Museo de Zoología Comparada, Biblioteca de los Laboratorios Biológicos; Universidad Harvard, Cambridge, EEUU; Instituto Oceanográfico Woods Hole, Massachusset, EEUU), y nacionales (Instituto de Investigaciones Biológicas y de la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata; Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, INIDEP, Mar del Plata), y Fundación para

Investigaciones Biológicas Aplicadas (FIBA, Mar del Plata). La búsqueda se realizó mediante el uso de las siguientes palabras claves variando género, clase y realizando diferentes combinaciones: *Spartina*, *densiflora*, Argentina, esparto, espartillo, espartillares, marisma, *Poaceae*, *Gramineae*, *Chloridae*, halophytes, marsh, saltmarsh, grass, cordgrass, invasive, exotic. Con excepción de los localismos (ej. espartillo, cordgrass), la mayoría de los términos fueron utilizados en español e inglés, no obstante también se trabajó con publicaciones halladas en francés y latín. Gran parte de la búsqueda se realizó de modo regresivo, analizando las listas bibliográficas citadas en la bibliografía hallada. Con respecto a la literatura de difusión restringida o limitada (i.e. no indexada), el mayor inconveniente se halló en la localización de boletines internos de Institutos y dependencias gubernamentales, y de tesis de grado y postgrado. También se realizaron búsquedas de información en Internet, pero dicha información no se utilizó en este trabajo por ser redundante con la hallada por otros medios, por mostrar poca estabilidad en el tiempo (no siendo segura su disponibilidad a lo largo del tiempo) y por ser, en general, de fuente anónima. El análisis del material bibliográfico se acompañó con el análisis del material correspondiente hallado en el Herbario Gray de la Universidad Harvard (Cambridge, EEUU).

### Sistemática de *Spartina densiflora*

*Spartina* (Gr. *spartine*: cuerda, sogá tejida con esparto (*Stipa tenacissima* L.); Brown 1954; Nicora y Rúgolo 1987) es un género de pastos que debe su nombre probablemente a la semejanza de sus rizomas con el esparto (Smith et al. 1981, Nicora y Rúgolo 1987), y cuya sistemática siempre fue, y sigue siendo, muy controvertida. Si bien, este género fue cambiado de familia y tribu (ej. Clapham et al. 1952, Chapman 1992), la posición más aceptada es en la tribu *Chlorideae* donde Hackel lo retuvo (ver Merrill 1902, p. 5), dentro de la familia *Gramineae* (Kunth 1829, Parodi 1919, Hutchinson 1944, Mobberley 1956, Parodi 1967, Hubbard 1969). En la literatura más utilizada se suele situar a la tribu

*Chlorideae* en la subfamilia *Festucoideae* (Parodi 1919, Moberley 1956, Cabrera 1970, Watson y Dallwitz 1992). Estas clasificaciones se basaron exclusivamente en características de las estructuras florales y derivadas (ej. N° de flores fértiles por espiguilla, estructura embrionaria, tamaño de las glumas). Luego, mediante el análisis histológico y anatómico foliares se colocó a *Chlorideae* en la Subfamilia *Panicoideae* (Prat 1936). Finalmente, se situó a *Spartina* Schreber dentro de la Subtribu *Chloridinae*, de la Tribu *Cynodonteae*, de la Subfamilia *Chloridoideae*, de la Familia *Poaceae* (Renvoize y Clayton 1992, Zuloaga et al. 1994). Esta clasificación aparte de estar actualizada según el Código Internacional de Nomenclatura Botánica, sería la más adecuada por basarse no solo en características histológicas y anatómicas del embrión, flores y hojas, sino también por considerar caracteres fisiológicos (i.e. vía fotosintética), analizando las relaciones filogenéticas entre grupos anatómica y fisiológicamente similares (Renvoize y Clayton 1992).

Schreber estableció el género *Spartina* en 1789 (Schreber 1789), basado en ejemplares de *Spartina stricta* (Curtis) Roth (= *S. maritima*; (Curtis) Fernald, Merrill 1902), aunque no citó ninguna lista de especies comprendidas por él. Poco después, Gmelin (1791) realizó un listado donde incluyó, en honor a Schreber, la especie *S. schreberi*. No obstante, *S. schreberi* nunca fue considerada especie tipo porque el nombre no fue acompañado con una descripción de los especímenes analizados, y tampoco se dio la localización de un holotipo, causando confusiones taxonómicas (Merrill 1902). Así, *S. schreberi* perdió su validez taxonómica para la mayoría los botánicos (Moberley 1956). Ante la necesidad de una especie de referencia del género, 165 años más tarde, Moberley colocó a *S. cynosuroides* L. (Roth) en esta posición de referencia por “lo bien estudiada y su amplia distribución” (holotipo en el British Museum; Moberley 1956). Esta especie había sido descrita por Linneo en 1753 como *Dactylis cynosuroides*, e incluida en *Spartina* spp por Roth en 1806. La primera descripción específica para el género, corresponde a *Spartum essexianum, spica gemina clausa* Petiver (1716), ahora llamada *Spartina maritima* (Curtis) Fernald (1916) (Moberley 1956).

La cantidad de especies atribuidas al género *Spartina* fue muy variable en el tiempo (12-15: Merrill 1902, 10: Saint-Yves 1932, 16: Mobberley 1956, 14: Partridge 1987, 14: Cabrera y Zardini 1978, 16: Watson y Dallwitz 1992), contando con hasta 2 subespecies, 12 variedades y 8 subvariedades sugeridas (Saint-Yves 1932). Los trabajos más aceptados en la literatura por su análisis exhaustivo son los de Mobberley (1956) y Watson y Dallwitz (1992), que proponen 16 especies. No obstante, debe considerarse que el listado de Mobberley (1956) con 16 especies incluye al menos 3 híbridos. Algunos autores implícitamente consideran a los híbridos como especies (ej. Mistch y Gosselink 1993, Gray et al. 1990), mientras que otros no los integran a sus listados de especies (ej. Daehler y Strong 1996). Un ejemplo de esto lo aporta *S. anglica* C.E. Hubb. (probablemente confundida con *S. townsendii* por Mobberley), originada por doblamiento cromosómico del híbrido estéril *S. x townsendii* (Hubbard 1984, Gray et al. 1990). Si bien la nominación de esta especie es estrictamente inválida y no cumple con las normas dictadas en el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (CINB), es ampliamente aceptada y utilizada (Hubbard 1968 citado por Gray et al. 1990).

Durante la expedición comandada por el Capitán de fragata M.L.I. Duperrey (1822-1825), el botánico A.D. Brongniart colectó en una localidad "cercana a Concepción de Chile", ejemplares vegetales a los que clasificó como *Spartina densiflora* (Brongniart 1829). Brongniart realizó una descripción anatómica general de las plantas acompañada de una buena descripción de sus estructuras reproductoras. La abundancia de estas estructuras reproductoras en las plantas observadas debe haber sido grande, ya que Brongniart le confirió el adjetivo específico "*densiflora*" (i.e. "con muchas flores"), a pesar de haber descrito y clasificado durante el mismo viaje a su congénere *S. ciliata* Brongn., la cual posee espigas cilíndricas de tamaño mucho mayor (Parodi 1919. Fig. p. 28). Lamentablemente, si bien esta publicación presenta varias ilustraciones (ej. de *S. ciliata*), ninguna corresponde a *S. densiflora*, pudiendo compararse solo sus descripciones.

Actualmente *Spartina densiflora* es el binomio más aceptado en relación al resto de los sinónimos específicos (Mobberley 1956, Cabrera y Zardini 1978, Valdés et al. 1987). No obstante, durante el último siglo y medio, la literatura botánica fue confusa y a veces incoherente con respecto a la posición taxonómica de esta especie, extendiéndose el inconveniente a trabajos de tipo ecológico (ej. West 1977 Spicher y Josselyn 1985, Nieva 1996, Costa y Davy 1992). La mayoría de estas confusiones provienen de la asignación errónea (probablemente no intencional) de la sinonimia específica en bibliografías de prestigio reconocido. Un ejemplo claro se da en West 1977 (p. 196): "... Ambos autores indican que *Spartina brasiliensis* (llamada *S. alterniflora* por Molino y *S. densiflora* por Cabrera, 1970, II, p. 387) forman densos..."; donde West involucra erróneamente a *Spartina densiflora* como sinónimo de *S. alterniflora* y de *S. brasiliensis*, mientras que Cabrera (1970, pp. 387-388) diferencia explícitamente ambas especies y sus respectivos sinónimos (*S. alterniflora* = *S. brasiliensis* y *S. densiflora* = *S. montevidensis*). Considerando las extremadamente diferentes aptitudes competitivas, reproductivas y dispersivas de *S. alterniflora* y *S. densiflora* (ver más abajo), el error de intercambiarlas indistintamente, podría verse magnificado al afectar las interpretaciones de trabajos ecológicos y las inferencias que de ellos se desprendan. Más aún, este tipo de errores podría desencadenar conflictos en trabajos de manejo ambiental en que se halle involucrada alguna de estas especies, pudiendo desestabilizar de modo irreversible la composición comunitaria nativa.

Otra fuente de confusión son las publicaciones que de modo contemporáneo utilizan diferentes sinonimia en sus listados. Por ejemplo, Parodi (1967) en su listado de gramíneas bonaerenses incluye a *Spartina montevidensis* Arechav. (junto a *S. brasiliensis*). No obstante, Mobberley (1956) había validado a *S. montevidensis* como sinónimo de *S. densiflora*, como Parodi mismo había sugerido en su publicación de las Chlorideas Argentinas (Parodi 1919). Cabrera también incluye en sus listados de 1953 a *S. montevidensis*, aunque en ediciones posteriores cambia la denominación a *S. densiflora*

(Cabrera 1970). Estos cambios son normales en la clasificación de organismos, por lo que su mención en trabajos que no sean estrictamente sistemáticos debe ser actualizada para evitar más confusiones.

A continuación se enuncian y discute la validez de los sinónimos atribuidos a *S. densiflora* B. a lo largo de 101 años luego de su descripción inicial en orden cronológico.

Steudel (1855) describió una muestra colectada cerca de Concepción de Chile y le atribuyó el nombre de *Chauvinia chilensis*, separándola de *Spartina densiflora* por diferencias de tamaño general. No obstante el análisis de los fragmentos de los especímenes tipo muestran que ambas pertenecen a la misma especie, lo que invalida cualquier mención de *C. chilensis* (Mobberley 1956). Las marcadas similitudes halladas por Mobberley entre *C. chilensis* y *S. densiflora*, y su estrecha relación de localización espacial sugieren que Steudel no pudo analizar el espécimen tipo de *S. densiflora*. La ausencia de menciones de *C. chilensis* en la literatura internacional evidencia la falta de aceptación que tuvo esta clasificación; no obstante esta denominación aparece incluida en muchas de las listas de sinonimia específica.

Arechavaleta (1894) introdujo como especie nueva a *Spartina montevidensis* a partir del análisis de unas muestras provenientes de parajes cenagosos de las costas del Río de la Plata (Uruguay). Esta nominación tuvo gran repercusión y aceptación en trabajos taxonómicos y no taxonómicos realizados en América del Sur (ej. Ragonese y Covas 1947, Verettoni 1960) y en países del Hemisferio Norte (ej. West 1977), siendo durante muchos años el sinónimo de mayor uso. Las descripciones de morfología, color y época de floración, no muestran una clara separación entre esta especie y *S. densiflora*. Más aún, las excelentes figuras que se incluyen en este trabajo la muestran indistinguible de *S. densiflora*. Si bien Parodi (1919, 1967), incluye en sus listados de especies a *S. montevidensis*, también menciona que podría ser una variedad de *S. densiflora*, y que solo mediante el análisis minucioso de un mayor número de muestras chilenas podría solucionarse este problema (Parodi 1919). El análisis propuesto por Parodi (1919) fue realizado por Mobberley sobre especímenes

referidos como *S. montevidensis*, y no halló nada que pueda justificar su separación como nueva especie (Mobberley 1956). El Catálogo de la Familia Poaceae de la Republica Argentina coincide con este criterio subordinando *S. montevidensis* como sinónimo de *S. densiflora* (Zuloaga et al 1994).

Spegazzini (1897) describe como especie nueva a *Spartina patagonica* basándose en muestras obtenidas en Isla de los Leones (Santa Cruz, Argentina). A pesar de que la descripción que da Spegazzini concuerda casi totalmente con la de *S. densiflora*, Parodi la reconoce como un grupo discreto, por tener “inflorescencias más cortas y espigas con espiguillas más o menos flojas” (Parodi 1919). No obstante, estas características de las inflorescencias no serían tan diferentes como para justificar una separación clara de especies dada la gran plasticidad fenotípica de estas estructuras (capítulo 3).

Considerando la plasticidad fenotípica presente en el género *Spartina* (ej. *Spartina alterniflora* forma corta y forma alta; Valiela y Teal 1974), las variaciones fenotípicas mencionadas podrían deberse a condiciones del ambiente (clima, disponibilidad de nutrientes) o interacciones biológicas (Valiela 1995, Bortolus e Iribarne 1999a). El análisis de las estructuras reproductoras sobre las que se justificó la separación de *S. densiflora*, *S. patagonica* y *S. montevidensis*, sugiere que no hay evidencia suficiente para separarlas como especies diferentes (Mobberley 1956). Plantas provenientes de un mismo pastizal, pueden adquirir formas mucho más contrastantes que las halladas entre esas tres clasificaciones (ver capítulos 3 y 4). Las leves variaciones descritas entre los especímenes en cuestión, asociadas a sus procedencias geográficas extremadamente diferentes, sugieren la presencia de variaciones geográficas intraespecíficas, más que la existencia de especies diferentes. Estas variaciones podrían conducir un proceso de especiación por aislamiento geográfico (Mayr 1999). No obstante, a pesar de que el aislamiento llega a su máxima expresión con la cordillera de los Andes separando las poblaciones de Chile de las de Argentina, aún no existe evidencia concreta de que haya un proceso de especiación en marcha. La realización de estudios comparativos que se están llevando a cabo

actualmente en España y Francia sobre las diferentes especies aportará información mucho más precisa al respecto.

Saint-Yves (1932) diferencia en *Spartina densiflora*, 2 variedades (var. *typica* y *junciformis*) y 2 subvariedades para cada una (*brongniartii*, *pauper* y *genuina*, *argentinensis* respectivamente). Este es el primer autor que establece criterios para la determinación de grupos intraespecíficos de *Spartina*. Los criterios presentados por Saint-Yves, en esta clasificación son débiles e involucran variables consideradas actualmente como de escaso valor para este tipo de organismos cuando son consideradas de modo aislado (ej. distribución geográfica, apariencia de las inflorescencias). El análisis de sus descripciones, no muestra una separación clara de la variedad *junciformis* con respecto a *S. argentinensis* (Mobberley 1956), para la que el autor utiliza el nombre *S. spartinae* Trin., cuyo adjetivo específico es inválido por ser tautológico, según el código internacional de nomenclatura de botánica, por lo que no habría razón para reducir esta especie a una variedad de la especie *S. densiflora*. Más aún, *S. argentinensis* es considerada una especie separada taxonómica y ecológicamente de *S. densiflora* en Argentina (Parodi 1919, Zuloaga et al. 1994). Un criterio similar presentado por Saint-Yves para separar las subvariedades *brongniartii* y *pauper*, tampoco sería suficientemente representativo como para dar validez a esta separación (Mobberley 1956). Lo mismo sucede cuando Saint-Yves menciona *Spartina juncea* Willd. var. *montevicensis* (Arech.) St.-Yves (1932) y *Spartina juncea* Willd. var. *laxiflora* St.-Yves (1932), debiéndose considerar ambas como sinónimos de *S. densiflora* (Mobberley 1956). Estas subdivisiones realizadas por Saint-Yves no tuvieron mayor aceptación entre los botánicos, y gran parte de ellas podrían ser atribuidas a variaciones intraespecíficas debidas a diferencias geográficas.

Saint-Yves (1932, p 86) mencionó en los comentarios de *Spartina juncea* Willd. var. *juncea* St.-Yves subvar. *americana* St.-Yves la existencia de muestras de una especie nueva *Spartina platensis* Mez, (herb. M. Berl. 3 p), de la que no habría descripción ni diagnosis. Más tarde Mobberley (1956)

también lo incluyó en la lista de sinónimos de *S. densiflora*. Sin embargo, con el espécimen aún en observación, este autor no presentó argumentos ni comentarios sobre su condición taxonómica. Según el CINB este nombre es inválido. *S. platensis* no volvió a ser mencionada en la literatura, ni debería serlo mientras no exista una diagnosis adecuada del espécimen tipo. Considerando esta falta de evidencia taxonómica, en este capítulo será considerada como no válida.

Saint-Yves (1932) considera una muestra determinada por Hitchcock (sin fecha registrada) como *Spartina foliosa* Trin., como *S. densiflora* Brongn. var. *typica* St.-Yves subv. *brongniartii* St.-Yves, forma *acuta* St.-Yves. Este autor diferencia la muestra en cuestión por tener una “estructura foliar diferente” a la de *S. foliosa*, espiguillas más cortas (7-8 mm en lugar de 12-16 mm), y glumas carenadas. Según Mobberley (1956) la descripción presentada es considerada poco consistente para justificar su re-identificación. Más aún considerando que Saint-Yves menciona que la inflorescencia de forma cilíndrica de la muestra habría motivado su identificación como *S. foliosa* por Hitchcock. Lo raro de este comentario es que las inflorescencias de *S. densiflora* muy raramente poseen aspecto cilíndrico, siendo este uno de los caracteres utilizados para su diferenciación de otras especies (ej. de *S. argentinensis* y de *S. ciliata*). No obstante todas estas discusiones parecen disiparse cuando Kittelson y Boyd (1997) mencionaron que las muestras en cuestión fueron comparadas con otras provenientes de Chile, e identificadas como *S. densiflora* a pesar de que la comparación en sí, no se incluyó en el trabajo.

Sobre la base de lo expuesto, la sinonimia específica sería:

***Spartina densiflora*** Brongn., Voy. Monde: 14. 1829. Tipo: Chile. VII Región: Concepción, D'Urville s.n..

*Chauvinia chilensis* Steud. (1855)

*Spartina montevidensis* Arechav. (1894)

*Spartina patagonica* Speg. (1897)

*Spartina densiflora* Brongn. var. *typica* St.-Yves, nom inval. (1932)

*Spartina densiflora* Brongn. var. *typica* St.-Yves subv. *brongniartii* St.-Yves (1932)

*Spartina densiflora* Brongn. var. *typica* St.-Yves subv. *pauper* St.-Yves (1932)

*Spartina juncea* Willd. var. *montevidensis* (Arechav.) St.-Yves (1932)

*Spartina juncea* Willd. var. *laxiflora* St.-Yves (1932)

No hay duda de que los trabajos más completos sobre *Spartina densiflora* fueron realizados por Saint-Yves (1932) y Mobberley (1956). El primer autor género una serie de divisiones intraespecíficas basadas en descripciones de tipo morfológico y su localización geográfica. No obstante, la mayoría de las veces estas descripciones son difíciles de comparar entre sí por la falta de puntos en común. El segundo autor posee un criterio más sólido y actualizado para analizar y describir de modo comparativo las diferentes especies, acompañando todos sus análisis con esquemas, tablas y (y para gran parte de ellas) recuentos cromosómicos. Ambos autores proveen claves de determinación, pero Saint-Yves ordena estas claves de modo clásico principalmente sobre la base de similitudes específicas, mientras que Mobberley lo hace separando grupos según su localización geográfica. Actualmente y considerando el grado de invasión que han alcanzado varias de estas especies, la agrupación geográfica no es el modo más adecuado para orientar en la determinación específica dentro de este género.

Unificando criterios, a continuación sigue la descripción de *Spartina densiflora* considerando la descripción de sus diferentes sinónimos e incluyendo algunas observaciones personales realizadas sobre pastizales de la laguna costera Mar Chiquita, desembocadura del Río Samborombón y Bahía Blanca (Pcia. de Buenos Aires) sobre coloración, aspecto y época de floración.

*Spartina densiflora* es una planta perenne, cespitosa, glabra, con rizomas cortos pero no ausentes, rígidos y estoloníferos, a menudo con innovaciones extravaginales apretadas, de color rosado violáceo. Tallos robustos, glabros y cilíndricos, numerosos, erectos, rígidos, con aerenquima, con hojas hasta su extremo, de 0.4-1.5 m de altura (hasta 2 m en España; C. Costa com. pers.), principalmente de color marrón pardo pero en la base están usualmente teñidos de color violeta, púrpura o con tonos anarajados (A. Bortolus obs. pers.). Vainas planas bien ajustadas al tallo, lígula leve, transversal ciliada, pestañosa (1-2 mm). Láminas numerosas (7-11) y cercanas, convolutas o subconvolutas, estrechas, agudas, rígidas, con aerenquima reducido, comúnmente curvas y secas en el extremo

terminal, escabrosas y algo estriadas en los bordes y en la cara axial y lisas glabras en la cara abaxial, en la región media del eje alcanzan su longitud máxima de 5-35 cm y 2-8 mm de ancho máximo. En los pastizales maduros (i.e. de varios años de edad sin ser quemados), la gran proporción de hojas muertas en pie da a la planta una coloración entre amarillenta y pardo grisáceo que se torna más verdosa solo durante la primavera y el verano temprano (A. Bortolus obs. pers.). Panoja de 6-35 cm, pisciforme o subcilíndrica (cilíndrica mucho menos frecuente) de 6-8 cm de ancho con 3-7 espigas, eje tri-angulado. Espigas de 8-15 cm imbricadas, alternadas o subalternadas, un poco más largas que la distancia a que están unas de otras adosadas al eje (3-4 cm), con raquis dorsiplano, disminuyen el tamaño desde la base hasta el ápice, raquis ondeado siguiendo el contorno de las espiguillas reflejando el número de espiguillas que portaba aún en la época post-liberación, más o menos prolongado luego de la última espiguilla. Espiguillas lanceoladas (10-30), oblicuamente comprimidas, glabras o con asperezas, sésiles, rígidas, unilaterales de 8-13 mm de largo y 1.5-2.3 mm de ancho, insertas a 5 mm unas de otras. Gluma inferior de 3-6.5 mm lineal, alcanzando la parte mediana de la superior, ápice a veces bilobulado con carena escabrosa, gluma superior de 8.5-11 mm, aquillada, dorso escabroso y ápice obtuso, entero o apenas bilobulado, sobrepasa las glumelas, carina ciliada y nervio medio bien pronunciado llegando al ápice pero continuado en mucrón. Lemma aguda o subobtusa, de 8-10 mm, la carina ciliada. Pálea mayor o igual a su lemma e igual, menor o mayor que la gluma superior. Anteras exsertas, rojizo violáceas con partes blancas (A. Bortolus obs. pers.), dehiscentes, de 3-6 mm, sostenidas por filamentos hialinos y anchos que terminan en un engrosamiento globoso. Cariopse alargado de 6 mm, con la base de los estilos en su ápice, embrión casi tan largo como el grano, ombligo basilar aobado. En el Hemisferio Sur florece de Diciembre a Mayo (Mobberley 1956, Smith et al. 1981; A. Bortolus obs. pers.) y en el Hemisferio Norte de Abril a Julio (Spicher y Josselyn 1985).

Debe considerarse que muchos de estos caracteres no tienen sentido si no son analizados con respecto a un contexto ambiental, biológico y ecológico. Por ejemplo, las densidades de macollos, la

dimensión de los rizomas, o el tamaño de las espigas pueden variar dramáticamente en diferentes sustratos o incluso bajo diferentes condiciones de herbivoría (capítulos 2, 3 y 4). La omisión de estas consideraciones interdisciplinarias pueden llevar a conclusiones confusas y erróneas.

### **Distribución y área de origen de *Spartina densiflora***

El género *Spartina* tiene una distribución muy amplia, presentándose en todos los continentes, y poblando generalmente franjas costeras (ej. *S. alterniflora*, *S. ciliata*, *S. maritima*), aunque también ocupa regiones mediterráneas (ej. *S. densiflora*, *S. gracilis*, *S. pectinata*). Su distribución abarca ambos hemisferios pero está menos reportado entre los trópicos (10 especies fuera de los trópicos y 7 entre ellos), donde las marismas podrían ser afectadas negativamente por competencia con manglares (Kangas y Lugo 1990), o por condiciones climáticas (Daehler y Strong 1996).

La distribución de *S. densiflora*, fue considerada históricamente como restringida al sur de América del Sur (Brongniart 1829, Saint-Yves 1932, Mobberley 1956, Cabrera 1970, Cabrera y Zardini 1978). No obstante, su distribución actual ha sido reportada recientemente en el hemisferio Norte, en Europa, África y América del Norte.

El primer reporte de *Spartina densiflora* fuera de América se dio en España (Tutin et al. 1980, Nieva 1996). Si bien está reportada como accidental, se desconoce tanto el origen como el momento de la introducción de la especie en el continente europeo. Habiéndose sugerido como primer asentamiento las costas de Huelva (España), *S. densiflora*, se dispersó luego por todo el Sur de España y Sudeste de Portugal, llegando probablemente hasta Galicia (España; Nieva 1996). La distribución actual de esta especie en Europa sigue siendo estudiada (Nieva 1996).

Diversos autores sugieren que *S. densiflora* se habría dispersado desde España hasta Marruecos (África; Fennane y Mathez 1988, Nieva 1996). Plantas de esta especie fueron introducidas en el jardín

botánico del Instituto Científico de la Merja Zerga (Marruecos) confundidas con *S. versicolor* Fabre (ahora *S. patens*; ver Fennane y Mathez 1988). Por otro lado, Le Floc'h et al. (1990) consideran no intencional e inadvertido al modo de introducción de esta especie. Su distribución en el continente Africano estaría restringida a la laguna Merja Zerga (Marruecos; Nieva 1996), en cuyo canal de desagüe habrían sido colectadas en 1978 las primeras muestras determinadas como *S. densiflora* (Fennane y Mathez 1988), siendo éste, el primer y único registro de la especie para el continente Africano. Por otro lado, no debiera descartarse que, como se sugirió para *S. alterniflora* en Europa del este (Marchant 1967), la introducción de *S. densiflora* en España y África pudo haber sido accidental y por medio del balasto de barcos provenientes de América.

Recientemente Spicher y Josselyn (1985) reportaron la existencia de *S. densiflora* en la Bahía de San Francisco (California, USA), probablemente introducida a fines de 1800 como balasto sólido. Estos autores sugieren que plantas determinadas anteriormente como *S. foliosa* en la Bahía de Humboldt, pertenecerían a la especie *S. densiflora*. La idea nace al observar que plantas de la Bahía Humboldt (USA) transplantadas a la Bahía de San Francisco mostraban diferencias fenológicas con las nativas (Spicher y Josselyn 1985). Los criterios para la comparación de las muestras en esa publicación no son robustos y carecen de análisis estadístico, aunque basa sus argumentos principalmente en diferencias cuantitativas. No obstante las muestras en cuestión fueron comparadas con otras provenientes de Chile (la comparación no se incluyó en el trabajo), e identificadas positivamente como *S. densiflora* (Kittelson y Boyd 1997). En la literatura se han mencionado algunos reportes aislados en tiempo y espacio para *S. densiflora* en áreas no nativas (ej. Costa y Davy 1992) que debieran ser cuidadosamente verificados antes de considerarse como nuevas invasiones.

Tanto semillas como partes de rizomas y de tallos de *Spartina densiflora* son capaces de flotar por largos períodos en el agua y permanecer vivos y capaces de generar nuevos tejidos una vez establecidos en sustrato firme (Saint-Yves 1932, Daheler y Strong 1996, capítulo 3). Sobre la base de

las rutas de dispersión de varios invertebrados en agua de balasto (Carlton 1985; 1987), y asumiendo que semillas y porciones vegetativas podrían seguir las mismas rutas de dispersión, esta especie podría haber sido introducida de este modo accidentalmente en California (USA) a fines de 1800, hallándose en la actualidad restringida a las bahías de Humboldt y San Francisco (entre 40° 50' y 37° 53' N; Spicher y Josselyn 1985, Kittelson y Boyd 1997).

Con respecto a su área de origen, *Spartina* spp son históricamente consideradas americanas (Mobberley 1956, Chapman 1977). Antes de la introducción de *S. alterniflora* y *S. densiflora* en Europa, solo *S. maritima* se hallaba en el Viejo Mundo. Del mismo modo, antes de la introducción de *S. densiflora* en América del Norte, había 6 especies allí (*S. x caespitosa*, *S. cynosuroides*, *S. gracilis*, *S. foliosa*, *S. patens*, y *S. pectinata*), 3 en América del Sur (*S. ciliata*, *S. densiflora* y *S. longispica*), y 2 especies compartidas (*S. argentinensis* y *S. alterniflora*). Esta distribución sugiere un origen Americano (probablemente en América del Norte) para *Spartina* spp.

Aunque la determinación del área de origen de *S. densiflora* es muy controvertida, la abundancia y extensión que cubre esta especie en América del Sur sugieren que ese sería su área de origen (Mobberley 1956, Spicher y Josselink 1985, Kittelson y Boyd 1997). Esta hipótesis de origen sudamericano, concuerda con que tanto la primera cita (Brogniart 1829), como las inmediatamente posteriores (considerando *S. densiflora* y sus sinónimos específicos) la localizaron en América del Sur (Argentina: Spegazzini 1897, Parodi 1919, Hauman 1926; Brasil: Saint-Yves 1932; Chile: Steudel 1855, Saint-Yves 1932; Uruguay: Arechavaleta 1894). Solo luego de aproximadamente un siglo se menciona la dispersión de la especie en América del Norte (Spicher y Josselyn 1985), Europa (Valdés et al. 1987), y África (Fennane y Mathez 1988). Más aún considerando su ausencia de los listados más completos de *Spartina* spp, reportados para otras partes del mundo (Merril 1902, Saint-Yves 1932, Mobberley 1956). No obstante, no puede descartarse que pudo sufrir extinciones locales persistiendo hasta la actualidad solamente en el América del Sur.

En la actualidad la distribución de *Spartina densiflora* es tan discutida como su sistemática y debe ser actualizada. En el continente sudamericano *S. densiflora*, se distribuye de forma relativamente continua a ambos lados de la cordillera de los Andes, poblando la mayoría de las costas (playas abiertas, estuarios y lagunas costeras; Chapman 1977). Su distribución actual en la costa atlántica es mayor (de 25° 1' S a 51° 33' S), que en la pacífica (desde un área al norte de Concepción 36° 50' S hasta 41° 28' Pto. Mont, 41° 37' Maullin). Esto quizás se deba a que las costas chilenas poseen una menor disponibilidad de áreas estuariales protegidas de la acción de las olas, pero afectadas por mareas diarias todo el año. Estas condiciones ambientales podrían ser las más aptas para el establecimiento de estas plantas (Daheler y Strong 1996). No obstante, estas diferencias en la distribución también podrían deberse a diferentes condiciones oceanográficas relacionadas con su transporte o también a un menor esfuerzo enfocado en el estudio de marismas chilenas en comparación con las de Argentina por ser ambientes poco abundantes. Otro factor que podría actuar aquí es una menor accesibilidad a dichas marismas, generalmente cercadas por relieves bruscos, lo que podría dificultar la llegada de los investigadores.

La mayor abundancia y amplitud de distribución, asociada a la mayor representación específica del género, sugieren que el origen de *S. densiflora* habría sido en la costa atlántica. No obstante, dada la falta de registros fósiles y de un análisis molecular comparativo adecuado sería incorrecto considerar esto como conclusivo. Más aún, considerando el dinamismo (espacial y temporal) de la composición específica de algunas marismas, es difícil concluir el origen de ésta especie sobre la base de su distribución actual o incluso desde el primer reporte para el género (i.e. 1753 por Carolus Linneo). El pequeño número de especies y su relativamente restringida distribución global, hacen de *Spartina* spp un sistema ideal para el estudio de patrones de especiación.

En diversas claves de determinación es común encontrar como característica diagnóstica la localización de la especie. Como se vio en esta discusión, la localización de una especie puede variar

en el tiempo por migraciones naturales o por introducciones realizadas por el hombre. Esto hace confusa la utilización de las claves con esas características incorporadas, quitándoles validez. Por eso debiera de evitarse su utilización como carácter diagnóstico aislado. La mayor limitante para la correcta identificación de estos organismos a escala global es la falta de una clave que abarque todas las especies del género juntas, de modo de identificar cualquiera de ellas independientemente de su ubicación geográfica. No obstante, ante la sospecha de una invasión por *S. densiflora* en cualquier región, pueden considerarse primero aquellos caracteres morfológicos presentes *solo* en sus congeneres (dependiendo de la/las especie/s nativas), pero se hallan ausentes en *S. densiflora*. La Tabla 1 muestra al menos tres características morfológicas que no existen en *S. densiflora* pero que son típicas de las otras especies. Si como un primer paso el uso de esta tabla sugiere que la planta en duda podría ser *S. densiflora*, debiera recurrirse a las descripciones y claves de determinación más específicas.

### Ecología de *Spartina densiflora*

El género *Spartina* presenta una gran variabilidad en la biología (ej. tipo de reproducción, dispersión, establecimiento, capacidad de hibridación), y ecología (ej. tolerancia a estrés ambiental, aptitudes competitivas e invasoras) de sus especies. La reproducción vegetativa es considerada la más importante para estos organismos y a veces la única (ej. *S. bakeri*; Mobberley 1956), principalmente por permitir la integración fisiológica de plantas establecidas en áreas poco favorables (Adam 1993). No obstante, el establecimiento de semillas de varias especies favorece la dispersión y colonización de nuevas áreas a mayor escala (Adam 1993).

Los pocos trabajos publicados en revistas de difusión internacional sobre *Spartina densiflora* se refieren principalmente a aspectos ecológicos de esta especie (Spicher y Josselyn 1985, Kittelson y Boyd 1997, Bortolus e Iribarne 1999, Menone et al. 2000, Bortolus et al. 2001) y los trabajos

realizados en América del Norte consideran a esta especie como invasora (Spicher y Josselyn 1985, Nieva 1996, Kittelson y Boyd 1997). Esta especie parece tener bien desarrollada ambas estrategias reproductivas, sexual y asexual (Nieva 1996, Bortolus e Iribarne 1999b, capítulos 3 y 4). Es probable que pueda cambiar de una estrategia reproductiva a otra dependiendo del grado de estrés en que se halle (ej. Herbivoría; Bortolus e Iribarne 1999b). Su producción de semillas puede variar considerablemente cuando se halla bajo herbivoría comparada con áreas libres de herbívoros (Bortolus e Iribarne 1999b, capítulo 3). No obstante estos factores cambian dependiendo del estado de madurez de la planta y del grado de estrés por el que este pasando pudiendo afectar fuertemente sus habilidades como especie invasora (capítulo 3).

Muchas veces no son las plantas invasoras las que generan daños en un ambiente sino los híbridos que generan al cruzarse con las especies nativas. Si bien la hibridación ha sucedido naturalmente dentro del género *Spartina* (ej. *S. x caespitosa*: *S. patens* x *S. pectinata*, *S. x towsendii*: *S. alterniflora* x *S. maritima*, *S. x longispica*: *S. alterniflora* x *S. densiflora*), este proceso no siempre sucede de modo obligado entre especies que habitan en un mismo área. La mayoría de los híbridos son estériles (Mobberley 1956, Marchant 1968b), aunque algunos probablemente lo sean solo parcialmente (ej. *S. x longispica*). Algunos híbridos, incluso, habrían favorecido la especiación dentro del género. Por ejemplo, *S. anglica* (el nombre inválido *sensu stricto*, según el CINB, pero es comúnmente utilizado en la literatura científica; Gray et al. 1990) es un organismo fértil originado por doblamiento cromosómico del híbrido estéril *S. x towsendii* aproximadamente 20 años más tarde de su aparición en Inglaterra (Gray et al. 1990, Adam 1993). Si bien el híbrido *S. x towsendii* desplazó casi totalmente a sus antecesoras *S. maritima* y *S. alterniflora* en Inglaterra (Lambert 1964), esto no es aceptado como una regla ecológica. Por ejemplo, no existe evidencia sobre interacciones similares entre *S. longispica* y sus probables parentales *S. densiflora* y *S. alterniflora*. No obstante, es probable que el híbrido *S. longispica* ya exista en las áreas recientemente colonizadas por *S. alterniflora* en California, y sus

interacciones con los parentales aún no han sido estudiadas. En este caso, a diferencia de lo que ocurrió en Inglaterra, todas las especies involucradas son invasoras por lo que las consecuencias podrían ser más dramáticas.

La hibridación no es una relación obligada entre especies co-habitantes, no obstante, a pesar de que la fecundación pueda no suceder algunas especies pueden interferir el sistema de apareamiento de otras. En California (USA), *Spartina alterniflora* (invasora) obstaculiza activamente con sus granos de polen -de mayor tamaño relativo- la fecundación de *S. foliosa* (nativa). Esta interferencia genera una disminución en el éxito reproductivo de *S. foliosa*, desplazándola lentamente de los sistemas en que conviven (Daheler y Strong 1996). Al igual que con *S. densiflora*, no existe información sobre la biología y ecología del híbrido *S. longispica*. Observaciones personales y comunicaciones de diversos investigadores en la Argentina, sugieren que este híbrido podría haber desplazado a las especies progenitoras en los lugares donde se estableció en las costas argentinas. Esta información debiera ser cuidadosamente evaluada mediante muestreos y experimentos con el fin de averiguar si existe el comportamiento agresivo que se observó con *S. townsendii* en Inglaterra (Mobberley 1956). Si bien *S. densiflora* podría no desarrollarse bien en presencia de competidores (Kittelson y Boyd 1997), es probable que *S. longispica* si lo haga. Estas consideraciones debieran tenerse en cuenta en áreas fuera de América del Sur antes de tomar medidas de conservación que involucren cualquiera de estas especies para prevenir daños irreversibles en el ambiente.

El género *Spartina* incluye especies que pueden establecerse y vivir en ambientes costeros dulceacuícolas, marinos o ambos (ej. *S. gracilis*, *S. x townsendii*, y *S. pectinata* respectivamente; Mobberley 1956). La mayoría de estas especies muestran una alta tolerancia a la hipersalinización del ambiente, pudiendo algunas de ellas incluso permanecer bajo el agua de mar por varias horas (*S. x townsendii*). Hay especies que poseen notables habilidades competitivas (*S. anglica*: Scholten y Rozema 1990; *S. alterniflora*: Daheler y Strong 1996), y otras que aparentemente no (ej. *S. foliosa*: Daheler y

Strong 1996). No obstante, las habilidades competitivas podrían ser condicionadas por las interacciones ecológicas operantes en el tiempo y espacio (Levine et al 1998). Considerando que *S. densiflora* no se desarrolla en áreas con influencia marina directa como *S. alterniflora* (Cabrera 1970), esta especie dependería de una fuente de agua dulce para establecerse y crecer. Esto podría ser también la principal causa de su ausencia en las áreas hipersalinizadas de la marisma alta pobladas por *Salicornia* spp y *Distichlis* sp (Cabrera y Zardini 1978).

No hay evidencia que sugiera que *Spartina densiflora* tenga o no habilidades competitivas que la favorezcan en Sudamérica. No obstante, basandose en estudios realizados en el hemisferio norte *S. densiflora* podría no ser una especie eficaz como competidora sino como invasora de áreas recientemente disturbadas (Kittelsohn y Boyd 1997). Se cree que la capacidad de *S. densiflora* para invadir áreas recientemente disturbadas podría favorecer que esta especie colonice e invada zonas de clima templado (Daheler y Strong 1996). No obstante, considerando que su distribución en su área de origen llega a zonas de clima frío (51° 33' S, Hauman 1926), su área de influencia podría involucrar las costas pacíficas de Canadá. Por otro lado, si bien existe un espectro de condiciones para considerar un área dada como apta para ser invadida (Daheler y Strong 1996), son necesarios experimentos de laboratorio y en el campo como evidencia concreta.

Si bien la introducción de una especie en una comunidad podría ser inofensiva, usualmente genera efectos no deseados e irreversibles como cambios en la composición específica nativa (Melvin y Webb 1998), o la disminución de la riqueza específica (Kittelsohn y Boyd 1997). La restauración de marismas de *Spartina* es posible, no obstante la composición específica resultante no siempre se asemeja a la nativa original (Chung 1993, Melvin y Webb 1998). Considerando que la relación entre la distribución de *Spartina* y la fauna asociada puede ser muy alta (ej. Goss-Custard y Moser 1993, Bortolus et al. 2001), las diferencias faunísticas generadas por la introducción de esta especie probablemente estén directamente relacionadas a las diferencias morfológicas, fisiológicas y

ecológicas entre las especies nativas y la introducida. Especies fenotípicamente similares podrían ser utilizadas indistintamente para recuperar marismas disturbadas e impedir su erosión acelerada y posterior pérdida. No obstante, las consecuencias ecológicas de la introducción de especies no nativas son impredecibles, aunque no por ello negativas (ej. Chung 1993). *Spartina densiflora* puede ser más eficaz para colonizar y establecerse en áreas recientemente disturbadas en la costa oeste de EEUU (Kittelson y Boyd 1997). Sin embargo, un estudio de recuperación de áreas disturbadas involucrando *S. densiflora* como especie a transplantar debe considerar posibles cambios irreversibles en la composición de flora y fauna antes de tomar decisiones de manejo.

### Conclusiones

*Spartina densiflora* es una de las especies menos estudiada del género. Aunque su posición sistemática fue aclarada en 1956, sigue siendo tratada con confusión al igual que otras especies del género. Esto se debe principalmente a la falta de actualización de las sinonimias utilizadas en trabajos que no son estrictamente taxonómicos. Estas confusiones podrían generar un efecto cascada al originar fallas en las interpretaciones de trabajos ecológicos, sobre los que se basa la toma de decisiones de manejo ambiental en proyectos de recuperación, mantenimiento y creación de marismas. En cada una de las etapas, el impacto del error y la imposibilidad de remediarlo podrían ser cada vez mayores.

Considerando la baja producción de trabajos científicos sobre *Spartina densiflora*, y que es una especie que se halla actualmente en expansión sobre las costas del hemisferio norte, deberían intensificarse las investigaciones comparativas sobre su biología y ecología tanto en áreas nativas como en las invadidas para facilitar la toma de decisiones en medidas de manejo ambiental.

Tabla 1. Características morfológicas útiles para diferenciar entre cualquier planta del género *Spartina*, sospechada de ser *S. densiflora*.

Aquí se proveen algunas características comunes para cada especie del género, pero nunca presentes en *S. densiflora*.

|                 | <i>S.alterniflora</i>                     | <i>S.anglica</i>                       | <i>S.argentinensis</i>             | <i>S.arundinacea</i>                  | <i>S.bakeri</i>            | <i>S.caespitosa</i>               | <i>S.ciliata</i>                                     | <i>S.cynosuroides</i>  | <i>S.foliola</i>             | <i>S.gracilis</i>            | <i>S.longispica</i> | <i>S.maritima</i>           | <i>S.neyrautii</i> | <i>S.patens</i>  | <i>S.pectinata</i>   | <i>S.teowsendii</i>   |
|-----------------|---|--|------------------------------------|---------------------------------------|----------------------------|-----------------------------------|--|--|------------------------------|------------------------------|---------------------|-----------------------------|--------------------|--|--|---|
| rizomas         |   | robusto blando y carnosos              | corto                              | corto                                 |                            | muy corto o ausente               | muy corto  |  |                              |                              |                     |                             |                    |  |  |   |
| inflorescencia  |   |  |                                    | contorno suave y cilíndrica           |                            |                                   | cilíndrica y robusta                                 |  |                              |                              |                     | 4-10 cm                     |                    | 3-15 cm  | 10-50 cm   |   |
| espigas         | 3-25<br>5-15 cm<br>sesiles o pedunculadas | 2-12                                   | 20-40<br>muy densamente imbricadas | hasta 50<br>muy densamente imbricadas |                            | dispersas                         | 10-50<br>de largo mayor a la distancia entre espigas | 5-67<br>6-15 cm<br>alternadas a irregulares, sesiles o con peduculos de hasta 4.5 cm | 3-25<br>Cortas y cilíndricas |                              | 4-16                | 2-3                         |                    | 2-15<br>1-7 cm<br>raramente apretadas  | 5-50<br>1.5-15 cm  |   |
| espiguillas     |   | 14-21 mm<br>gluma sup. con 3-6 nervios | 8-14                               | 20-40                                 | gluma sup. con 2-3 nervios | 20-50<br>gluma sup. con 3 nervios | gluma sup. muy pilosas                               | 10-70  |                              | muy pilosas en la quilla     |                     |                             |                    | 10-80<br>10-25 cm<br>gluma superior de 10-25 mm, con arista alargada fuertemente pectinada | gluma sup. con 1-3 nervios apretados                                   |   |
| Hojas           | plana, 3-25 mm                            | 10-45 cm largo, 6-15 mm ancho          | aciculares y punzantes             |                                       |                            |                                   |  | planas   | planas                       | planas tornandose convolutas | mas o menos plana   | no exceden los 12 cm        | exceden los 17 cm  |  | planas volviéndose convolutas al secarse, glabras en ambas superficies | planas que se hacen convolutas hacia su extremo, glabras en ambas superficies |
| Altura          | 2.5 m                                     |  | 2 m                                |                                       | 2 m                        |                                   |  | 3.5 m  |                              |                              | 2 m                 | 15-50 cm                    |                    |  | 2.5  |   |
| Aspecto general |   |  | base apretada                      |                                       |                            |                                   | matas de base apretada                               |  | solitaria en pequeñas matas  | solitaria                    |                     | solitaria en pequeñas matas |                    | solitaria o en pequeñas matas  | solitaria  |   |
| sustrato        |   |  |                                    |                                       |                            |                                   | arena  |  |                              |                              |                     |                             |                    |  |  |   |

## CAPÍTULO II

### EFFECTO DEL CANGREJO CAVADOR *Chasmagnathus granulata* SOBRE LA MARISMA DE *Spartina densiflora*<sup>2</sup>

“El barro negro...parecía como picado por viruelas. ...unos pocos cangrejos paseaban de perfil..”

R. Güiraldes



Hembra adulta de *C. granulata* entrando a su cueva, en el espartillar.

<sup>2</sup> Este capítulo fue publicado en 1999 por la revista científica Marine Ecology Progress Series 178: 79-88

## Resumen

El objetivo de este capítulo fue investigar la relación entre el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata*, *Spartina densiflora* y características del sustrato del espartillar de la laguna costera Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina). También se evaluó experimentalmente el efecto de *C. granulata* en la supervivencia foliar de *S. densiflora* así como dureza y percolación del sustrato. A los 20 días de la quema controlada de un espartillar con cangrejal y mediante muestreos aleatorios, se determinó que la biomasa foliar de *S. densiflora* producida fue mayor fuera que dentro del cangrejal. La supervivencia foliar fue hasta un 55% menor dentro del cangrejal que fuera de él, con una disminución del 9% por día (sd= 5.5, n= 7) en la supervivencia foliar durante el período de muestreo. No se observaron diferencias en la tasa de crecimiento foliar diario por la presencia de cangrejos. El perfil de suelo en el espartillar presentó dos estratos bien diferenciados fuera del cangrejal y solo uno adentro de éste. La dureza del sustrato fue mayor afuera ( $x= 65.13 \text{ N}\cdot\text{cm}^{-2}$ ; sd= 14.49; n= 20) que dentro ( $x= 91.03 \text{ N}\cdot\text{cm}^{-2}$ ; sd= 16.24; n= 20;  $t= 5.1$ ; df= 37;  $p < 0.05$ ) y también la tasa de percolación (afuera:  $x= 8.91 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}$ ; sd= 9.59; n= 21 y dentro:  $x= 0.38 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}$ ; sd= 0.52; n= 21;  $U= 563$ ; df= 20;  $p < 0.05$ ). Con un experimento de clausura (cajas de 1 x 1 m por 0.4 m de alto) se determinó que los cangrejos ejercen un efecto de hasta el 65 % en la supervivencia foliar por herbivoría sobre los rebrotes de *S. densiflora*. Durante el verano 1995-96, muestreos comparando partes del espartillar con y sin cangrejos mostraron que existe una mayor biomasa foliar de *S. densiflora* fuera del cangrejal, la supervivencia foliar fue menor (55%) dentro del cangrejal y no hubo efecto en la tasa diaria de crecimiento foliar. La densidad de cangrejos se relacionó directamente con la cobertura de *S. densiflora* pero inversamente con la humedad superficial del sustrato. La abundancia de mesofauna (ácaros e insectos), fue mayor fuera que dentro del cangrejal. Se hallaron diferencias en la estratigrafía, perfiles de pH y de humedad relativa, así como en la dureza, tasa de percolación y morfología superficial del sustrato. Durante el lapso invernal (Junio-Agosto), la supervivencia foliar de *S. densiflora* alcanzó el 100%. Se determinó

experimentalmente que los cangrejos afectan: la supervivencia foliar, dureza, tasa de percolación y morfología superficial del sustrato. Estos resultados sugieren que *C. granulata* juega un papel importante en la producción de marismas dominadas por *S. densiflora*.

## Introducción

La producción primaria de las marismas suele ser más alta que en la mayoría de los otros ecosistemas y es considerada como la base de las cadenas alimentarias oceánicas (Day et al. 1989). Varias especies del género *Spartina* son dominantes en este tipo de ecosistemas, y su performance y densidad se relacionan con factores edáficos, abarcando patrón de drenaje, disponibilidad de nutrientes (principalmente N) y concentración de oxígeno (Mendelssohn et al. 1982). En algunos casos, la herbivoría (mayormente insectos y animales domésticos) genera disminuciones en la productividad de las halófitas (Adam 1993). No obstante, como los herbívoros suelen ser limitados por la calidad de su alimento (Valiela 1984), suelen afectar una pequeña proporción de producción primaria de las marismas (Adam 1993). Las plantas halófitas maduras están protegidas por espinas, pelos, y defensas químicas (Valiela 1984), pero estas características son poco comunes en los rebrotes, ricos en nitrógeno, con poca fibra y con tejidos más digestibles (Howe y Westley 1988, Wolcott y O'Connor 1992). Así, si el bajo impacto de los herbívoros en las marismas se debe al bajo contenido en nutrientes o a las defensas de las plantas (Valiela 1984, Day et al. 1989), su impacto en áreas con gran proporción de rebrotes podría ser mayor que el esperado para áreas con plantas maduras.

Uno de los factores que pueden afectar la proporción de rebrotes es el fuego. El fuego es una de las pocas perturbaciones que pueden matar plantas maduras de modo regular, y es un importante agente de estructuración de comunidades (Bond y van Wilgen 1996). La recuperación de un sistema afectado por el fuego puede ser completamente diferente dependiendo del efecto de factores que actúen antes y después que el fuego (Bond y van Wilgen 1996). En las marismas del Atlántico Sudoccidental, el fuego es una herramienta cada vez más usada para renovar pasturas para el ganado, para disminuir la probabilidad de fuegos accidentales y para controlar plagas (ej. roedores, insectos). Dado que generalmente los bordes del pastizal son utilizados como límites naturales para la

propagación del fuego, grandes extensiones habitadas por el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* son usualmente quemadas.

El cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* es uno de los macroinvertebrados (hasta 40 mm de ancho de caparazón; Boschi 1964) más abundantes en las marismas de Atlántico Sudoccidental (del Sur de Brasil hasta el norte de la Patagonia; Boschi 1964, Cabrera 1978, Iribarne et al. 1997). Se distribuye en la mayor parte del intermareal de las marismas, tanto en las planicies de inundación como en las áreas pobladas por *Spartina densiflora* (Boschi 1964, Iribarne et al. 1997). Esta especie se halla bien adaptada a la exposición al aire atmosférico, mostrando grandes cámaras branquiales como otras especies de cangrejos semiterrestres (Santos et al. 1987). Estas características les permiten ocupar las partes más altas del intermareal, viviendo frecuentemente a grandes distancias (varios cientos de metros) de la costa (Spivak et al. 1994). Como se ha sugerido con los cangrejos del género *Uca*, (ej. Teal y Kanwisher 1961, Bertness 1985), su actividad cavadora podría oxigenar el suelo de la marisma, mejorar su drenaje, y modificar la abundancia de organismos meiofaunales. Las cuevas de *C. granulata* pueden tener hasta 1 m de profundo, y su densidad puede ser aproximadamente de 70 cangrejos·m<sup>-2</sup> removiendo entre 2.5 kg·m<sup>-2</sup> (en las áreas vegetadas) y 6 kg·m<sup>-2</sup> (en la planicie de inundación) de sedimento por día (Iribarne et al. 1997). La forma de las cuevas difiere entre áreas, siendo mucho más cortas y con boca de mayor tamaño y en forma de embudo en la planicie de inundación. Los contenidos estomacales de cangrejos también difieren entre áreas, siendo principalmente partes de plantas en las áreas pobladas por *S. densiflora*, y sedimentos con partes de poliquetos, diatomeas, ostrácodos y nematodos en las planicies de inundación (Iribarne et al. 1997). Esto sugiere que los cangrejos serían comedores de depósitos (“deposit feeders”) en las planicies, y herbívoros en las áreas dominadas por *Spartina* (Iribarne et al. 1997). La especie vegetal dominante en las áreas pobladas por cangrejos es *S. densiflora* (Olivier et al. 1972, Cabrera 1978), una halófito de rizomas cortos y de 1-1,5 m de alto, que vive en áreas costeras salobres del Sur de América del Sur

(Cabrera 1978, pero ver Capítulo 1). Dado que *Spartina* spp es probablemente la principal fuente de producción primaria en la mayoría de las marismas (Mitsch y Gosselink 1993), la alta densidad de los cangrejos y la importancia de los comedores de depósitos en la composición sedimentaria (ej. Rhodes 1967), estos cangrejos cavadores podrían ser una especie crítica en la producción e integridad de la marisma. A pesar de estos factores, se ha prestado poca atención al entendimiento del impacto de sus actividades sobre las comunidades y composición sedimentaria en el Atlántico Sudoccidental.

El objetivo de este capítulo es evaluar mediante muestreo y experimentos el efecto del cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* sobre las características del sustrato, y sobre *Spartina densiflora* en pastizales maduros de la laguna costera Mar Chiquita, y en áreas donde el pasto se hallaba en rebrote luego de un incendio. En particular se evalúan las relaciones entre la abundancia de cangrejos y: 1) permeabilidad y dureza del sedimento, perfiles de pH, contenido de agua, estructura del suelo y abundancia de meiofauna; y 2) % de áreas cubiertas por *S. densiflora*, su biomasa aérea y subterránea, densidad de tallos, contenido de agua de las estructuras aéreas vegetales. Los patrones hallados son posteriormente evaluados mediante el diseño de experimentos en el campo.

### Área de estudio

Todos los experimentos y muestreos presentados en esta tesis fueron realizados en diferentes marismas (i.e. pastizales costeros) de la laguna costera Mar Chiquita (Argentina, de 37° 32' a 37° 45' S, y de 57° 19' a 57° 26' O). Esta laguna es un cuerpo de aguas someras (46 Km<sup>2</sup>) afectado por mareas relativamente pequeñas ( $\leq 1$  m; Spivak et al. 1994), caracterizado por planicies de inundación fangosas rodeadas por pastizales de *Spartina densiflora*, con presencia de *Salicornia ambigua* en abundancia variable (Olivier et al. 1972, Cabrera 1978, Fasano et al. 1982) de extensión variable y habitados por el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* (Cabrera 1978, Spivak et al. 1994). En estas marismas, las áreas más bajas (marisma baja) son dominadas por especies de plantas halófilas mientras que las áreas

más altas (marisma alta) son dominadas por plantas halófilas e hiper-halófilas (West 1977). En las marismas argentinas, *Spartina densiflora* y *S. alterniflora* son generalmente las especies dominantes en la marisma baja (Mobberley 1956, Cabrera 1978, Davy y Costa 1992). Los cangrejos se hallan distribuidos en el área entre la línea de mareas baja y alta (i.e. intermareal), desde las planicies de inundación fangosas hasta las partes más altas vegetadas que conforman la marisma (Olivier et al. 1972). Las áreas sin cobertura vegetal son comunes en la marisma alta aunque también se las pueden hallar en la marisma baja. En la marisma alta, pueden hallarse pequeños parches de *Spartina* spp junto a la hiper-halófila *Salicornia* spp (West 1977, Davy y Costa 1992). La marisma alta tiene sedimentos altamente salinos, compactos y deshidratados en comparación a los de la marisma baja (Mitsch y Gosselink 1993). Como resultado de la creciente pérdida de agua por evaporación, el sustrato superficial de la marisma alta suele estar constituido por un estrato duro de arcillas usualmente cubierto por una conspicua lámina de sal (Bertness 1999, Bortolus e Iribarne 1999).

Los experimentos con manipulación de cangrejos presentados este capítulo fueron realizados en un área de marisma poblada exclusivamente por *S. densiflora* y habitada por *C. granulata*. El área fue seleccionada considerando su accesibilidad y su protección de la actividad turística. Para la investigación de las relaciones entre la vegetación de la marisma y los cangrejos se eligieron áreas en dos estados de madurez diferentes: uno maduro (i.e. con varios años de crecimiento ininterrumpidos) y otro rebrotando luego de un fuego rápido. Ambas áreas son dominadas por *S. densiflora* y con áreas pobladas naturalmente por cangrejos (“áreas con cangrejos”) y otras sin ellos (“áreas sin cangrejos”).

### **Materiales y Métodos**

#### **Relaciones entre cangrejos, estructura del suelo y meiofauna.**

Para evaluar la relación entre la presencia de cangrejos y la calidad del suelo, se realizaron las siguientes observaciones de características físicas y químicas del suelo, dentro del espartillar poblado por cangrejos y un área cercana (aprox. 10 m) pero sin cangrejos.

La tasa de percolación fue medida en ambas áreas con un tubo cilíndrico calibrado de acrílico (4.5 cm de diámetro, 500 ml de volumen) que era enterrado 2 cm en el sustrato y llenado con agua del estuario. Luego se midió el volumen de agua drenado en el sustrato por unidad de tiempo durante 5 min (21 repeticiones). La penetrabilidad del sustrato fue medida (con 20 repeticiones por sitio) como la presión (expresada en Newtons·cm<sup>-2</sup>: N·cm<sup>-2</sup>) necesaria para comprimir un pistón (2 cm diámetro) forzándolo a entrar en el sedimento hasta una profundidad estandarizada (siguiendo a Brown y McLachlan 1990). Así, la presión es mayor cuando mayor es la dureza del sustrato y por lo tanto de menor penetrabilidad.

El pH es una variable relativamente constante del suelo de las marismas que puede afectar la producción vegetal (Day et al. 1989). Las mediciones de pH se obtuvieron a diferentes profundidades: superficie, 20, 40, 60, y 80 cm (volumen 393 cm<sup>3</sup>). Estas mediciones se obtuvieron de áreas con y sin cangrejos. La máxima profundidad de 80 cm fue determinada por la presencia de la tabla de agua, lo que constituye un indicador de la profundidad máxima alcanzada por los cangrejos en esas áreas (Iribarne et al. 1997). Un proceso de muestreo similar fue realizado para evaluar el contenido de agua del sustrato. El contenido de agua fue obtenido sobre la base de la diferencia entre peso inicial y final de las muestras que fueron secadas a horno a 75 °C hasta alcanzar peso constante. El peso libre de cenizas (PLC) fue obtenido de las mismas muestras incineradas a 500 °C durante 24 hs.

Se tomaron muestras aleatorias de suelo (n = 63, 10 cm de diámetro y 393 cm<sup>3</sup> de volumen) en las áreas monoespecíficas de *Spartina densiflora* dentro del área de estudio. Antes de eso se estimó la densidad de cangrejos para cada sitio donde fueron tomadas las muestras de suelo, considerando como estimador el número de cuevas·m<sup>-2</sup>. Para estimar el espacio vacío producido por los cangrejos, se estimó el volumen de las cuevas dentro de áreas de 0.5m x 0.5m escogidas aleatoriamente dentro del área de estudio, llenándolas con arena seca y midiendo el volumen de arena necesario para ello. En las mismas áreas se contó el número de cuevas. Para evaluar si los cangrejos afectan el color, textura y

estructura del suelo, se compararon perfiles de suelo (40 cm de profundo) dentro del espartillar con y sin cangrejos. Se realizó una descripción visual de la apariencia de la superficie del sustrato en términos de forma y apariencia (siguiendo a Strahler y Strahler 1994). Los colores de las capas de suelo fueron clasificados usando la tabla de colores de Munsell (Munsell 1975).

Los organismos meioinfaunales fueron muestreados dentro de los espartillares con y sin cangrejos. Para esto se tomaron 10 muestras de la superficie del suelo (hasta los 5 cm) con un cilindro (15 cm de diámetro, y un volumen  $\approx 884 \text{ cm}^3$ ), y los organismos fueron obtenidos mediante la técnica de embudos Berlesse (Southwood 1975).

#### **Relaciones entre los cangrejos y las características de la vegetación de la marisma madura.**

La relación entre la densidad de cangrejos y el sustrato cubierto por *Spartina densiflora* (como la proyección vertical del canopeo), y densidad de ejes de *S. densiflora* se evaluó eligiendo 62 sitios al azar ( $1 \text{ m}^2$  cada uno) dentro de áreas monoespecíficas de *S. densiflora*. Dentro de cada área se estimó la densidad de cangrejos, porcentaje de cobertura en el sustrato, y la densidad de ejes de *S. densiflora*. En áreas con y sin cangrejos se obtuvieron al azar diez áreas ( $1 \text{ m}^2$ ) donde se cortó al ras del suelo las estructuras aéreas de las plantas, para luego ser secadas hasta peso constante a  $75 \text{ }^\circ\text{C}$ . El contenido de agua de estas muestras se obtuvo como la diferencias de peso entre las muestras húmedas y luego de secadas en estufa. Luego se colectaron cinco cilindros de 30cm de diámetro y 20 cm de profundidad, de los que se separaron a mano las estructuras subterráneas (raíces y rizomas), se las secó a estufa y se las peso del mismo modo que se hizo con las estructuras aéreas.

#### **Relaciones entre los cangrejos y las características de la marisma recientemente quemada.**

Esta área fue afectada por un fuego rápido de superficie que permite la recuperación de las plantas como *Spartina*, por no dañar los tejidos que están bajo el nivel del suelo (Barbour et al. 1987).

No obstante, para corroborar este supuesto se desenterraron varias plantas tomadas al azar para verificar que los rizomas no estuvieran dañados por el fuego. Para comparar cambios en la biomasa de *S. densiflora* veinte días luego del fuego, dos cilindros de metal (30 cm de diámetro y 20 cm de profundo) fueron colectados en áreas con y sin cangrejos. De estas muestras se separaron las estructuras aéreas y subterráneas para luego secarlas según ya se explicó y luego pesarlas.

Para evaluar la tasa de crecimiento y de supervivencia foliar de *Spartina densiflora*, se siguieron durante diez días 60 hojas (3-3.5 cm de largo) tomadas al azar (de 15 al 25 de Marzo de 1996) de plantas localizadas en líneas paralela a la costa. La mitad de ellas estaban en áreas con cangrejos y la otra mitad estaba en áreas sin cangrejos. Durante ese período se obtuvieron mediciones diarias del crecimiento y supervivencia de hojas. Para estimar la tasa de crecimiento foliar, se colocó una marca permanente en la base de las hojas (zona fija) y otra a 3cm de esta última, de modo de ir midiendo el alejamiento entre la marca fija y la que esta en el extremo de crecimiento foliar. El crecimiento de cada hoja se estimó midiendo la distancia recorrida por la marca del extremo de crecimiento cada 24 hs. La supervivencia foliar se cuantificó midiendo el porcentaje de supervivientes diarios durante el periodo completo. Cada día el numero total de hojas se mantuvo constante mediante la incorporación de tantas hojas nuevas como fuera necesario.

### **Evaluación experimental del efecto de los cangrejos sobre las plantas y la estructura del suelo.**

Se realizó un experimento manipulativo para examinar la hipótesis de que los cangrejos afectan el crecimiento de *Spartina densiflora*, la calidad del suelo y la fauna asociada. El experimento se realizó en las áreas de marisma afectadas por el fuego rápido (20 días luego del fuego) dominadas por *S. densiflora* y no pobladas por cangrejos, pero localizadas a escasos 3 metros de las áreas pobladas por ellos. Dicho experimento consistió en dos tratamientos: (1) inclusión: cajas de 1 x 1 m (2 cm de malla y 40 cm de alto) diseñadas para incluir cangrejos sin que estos puedan escapar. En las cajas se

realizaron cuevas artificiales (13 por metro areal) que llegaban hasta la capa freática y distribuidas de modo homogéneo dentro de cada caja. Luego, se agregó un cangrejo por cueva y el experimento fue periódicamente observado para asegurar que los cangrejos siguieran vivos y activos durante todo el período. Dado que el experimento se realizó con cangrejos de mediana talla (tamaño de caparazón  $\geq 2.5$  cm) para mantenerlos dentro de las cajas, la densidad experimental fue más baja que la hallada en el campo. (2) control: áreas de 1 x 1 m sin ninguna perturbación fueron marcadas entre las réplicas del tratamiento. Cada tratamiento se repitió cinco veces. Para este experimento se realizaron dos mediciones para diferentes grados de actividad de los cangrejos. La primera fue el 3 de Abril de 1996 (final del verano) cuando los cangrejos se hallaban aún bien activos, y la segunda medición se obtuvo el 15 de Octubre de 1996 (final del invierno), siguiendo al período de menor actividad de los cangrejos. Para evitar efecto de borde por el diseño de las cajas las mediciones se obtuvieron de un área central de 60 x 60 cm en cada réplica. En Octubre de 1996 también se obtuvo la tasa de percolación y la dureza del suelo en todas las réplicas y como se explicó más arriba.

Para evaluar si los cangrejos afectan el color, la textura y estructura del suelo se compararon perfiles de suelo provenientes de los tratamientos ya explicados. Las muestras se obtuvieron el 10 de Noviembre de 1997 (final de la primavera) cuando los cangrejos comienzan a adquirir su mayor grado de actividad. También se realizó una descripción visual de la superficie del suelo en término de forma y apariencia (siguiendo a Strahler y Strahler 1994). Los colores de las estratificaciones del suelo se identificaron con la tabla de colores de Munsell (1975). También se obtuvieron mediciones de pH a nivel de superficie a 20,40, 60 y 80 cm de profundo (volumen de muestra de 393 cm<sup>3</sup>). Estos perfiles para tratamiento y control de modo independiente.

Con el objetivo de evaluar si los cangrejos seleccionan entre ejes maduros y jóvenes para consumir se diseñó un experimento de selección de 24 hs que consistió en 10 áreas (50 cm x 50 cm) tomadas al azar y en donde la vegetación se cortó al ras. Dentro de estas áreas se intercalaron de modo

systemático 10 ejes jóvenes (aprox. 10 cm de largo y totalmente verdes) con 10 ejes maduros (0.5-1 m de largo) de *Spartina densiflora* (distancia entre ejes = 10 cm). Todos estos ejes fueron obtenidos de las áreas circundantes a la de realización del experimento, descartando todos aquellos que tuvieran signos de daño alguno. Cada eje fue colocado en posición natural, insertándolos en el sustrato (~ 6 cm de profundidad) y sosteniéndolos con finos alambres al sustrato.

**Análisis de datos:** La hipótesis nula de no diferencias en cada variable entre áreas con y sin cangrejos se evaluó mediante la aproximación de Welch para el test de t ( $t_c$ ; Zar 1984). Cuando se hallaron varianzas no homogéneas (F-test) las diferencias entre valores promedios se evaluaron mediante el uso del test no paramétrico U (Zar 1984). La relación entre cualquiera de las variables y la profundidad del suelo se evaluó mediante un análisis de correlación (Zar 1984). Se realizó ANOVA solo cuando las variables fueron halladas independientes de la profundidad (i.e. sin correlación). La relación entre densidad de cangrejos y el área cubierta por las plantas y la densidad de ejes de *Spartina densiflora* se evaluaron independientemente mediante el uso de correlación. Las hipótesis de ausencia de efecto por la presencia de cangrejos sobre la tasa decrecimiento promedio y supervivencia foliar de *S. densiflora* se evaluaron separadamente usando un test de t apareado (Zar 1984), donde cada par fue el promedio de los datos obtenidos durante el mismo día para cada área.

## Resultados

### Relación entre cangrejos y la estructura del suelo y meiofauna.

La tasa de percolación del suelo fue significativamente mayor en las áreas no pobladas por cangrejos ( $x = 8.91 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$ ,  $de = 9.59$ ,  $n = 21$ ) que en las áreas con cangrejos ( $x = 0.38 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$ ,  $de = 0.52$ ,  $n = 21$ ;  $t_c = 12.3$ ,  $gl = 22$ ,  $p < 0.05$ ). La dureza del suelo fue también significativamente mayor

fuera de las áreas pobladas por cangrejos ( $x = 90.03 \text{ N} \cdot \text{cm}^{-2}$ ,  $de = 16.24$ ,  $n = 20$ ) que dentro de ellas ( $x = 65.13 \text{ N} \cdot \text{cm}^{-2}$ ,  $de = 14.49$ ,  $n = 20$ ;  $t_c = 5.1$ ,  $gl = 37$ ,  $p < 0.05$ ).

No hubo correlación entre el pH y la profundidad en ningún sitio (con cangrejos:  $r^2 = 0.009$ ,  $n = 15$ ,  $p > 0.05$ ; sin cangrejos:  $r^2 = 0$ ,  $n = 15$ ,  $p > 0.05$ ; Fig. 1). El contenido de agua relativo del sedimento mostró una tendencia a incrementar en el área con cangrejos desde 12 % a 25 % ( $r^2 = 0.9$ ,  $n = 15$ ,  $p < 0.05$ ; Fig. 1). En el área sin cangrejos el mayor contenido de agua fue en la superficie (26.5 %) y a la mayor profundidad (24 %), siendo mínima a profundidades medias (17.6 %; Fig. 1). Sin embargo no hubo correlación con la profundidad ( $r^2 = 0.03$ ,  $gl = 15$ ,  $p > 0.05$ ; ANOVA:  $F = 3.6$ ,  $gl = 10$ ,  $p > 0.05$ ). El contenido de agua en el sedimento fue significativamente mayor entre áreas con y sin cangrejos a 0,20 cm de profundidad pero no a mayores profundidades (Fig. 1). La densidad de cangrejos mostró una correlación negativa con el contenido de agua del estrato superior del suelo ( $r^2 = 0.30$ ,  $n = 54$ ,  $p < 0.05$ ; Fig. 2B). Dentro de áreas sin cangrejos PLC mostró una correlación negativa con la profundidad ( $r^2 = 0.5$ ,  $n = 15$ ,  $p < 0.05$ ) pero no en áreas con cangrejos ( $r^2 = 0.001$ ,  $n = 54$ ,  $p > 0.05$ ; Fig. 1). Las áreas sin cangrejos mostraron valores de PLC significativamente mayor en las dos capas superficiales (0,20 cm de profundidad) y a 60 cm de profundidad que en áreas con cangrejos (Fig. 1).

La densidad media de cangrejos en el área de estudio fue  $60 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$  ( $de = 17.7$ ,  $n = 30$ ;  $max = 96 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$ ) y las cuevas generaron un espacio vacío de  $10.9 \text{ litros} \cdot \text{m}^{-2}$  ( $de = 2.9$ ,  $n = 10$ ). El perfil del suelo muestra dos estratos claros en el área no poblada por cangrejos, pero solamente una capa homogénea donde los cangrejos estuvieron presentes (Tabla 1). El estrato superior en el área no poblada por cangrejos es un suelo bien desarrollado, mientras que existe un alto grado de mezcla en áreas donde los cangrejos son abundantes. La textura y consistencia fueron similares entre áreas. Los organismos meiofaunales colectados dentro de áreas pobladas y no pobladas por cangrejos fueron ácaros (oribátidos, prostigmátidos, astigmátidos, y mesostigmátidos), arañas, y unos pocas larvas y adultos de insectos (Colémbolos, Dípteros y Coleópteros). El muestreo realizado al comienzo del experimento

mostró que la abundancia total de organismos meiofaunales (arácnidos + insectos + larvas) fue mayor en áreas no pobladas por cangrejos ( $x = 480.8 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $de = 238.8$ ,  $n = 10$ ) que en áreas pobladas por cangrejos ( $x = 107.5 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $de = 72.8$ ,  $n = 10$ ;  $U = 2.5$ ,  $p < 0.001$ ). Al final del experimento las áreas donde los cangrejos fueron adicionados mostraron un patrón similar a áreas naturalmente pobladas por cangrejos (sin cangrejos:  $x = 1436.6 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $de = 571.3$ ,  $n = 5$ ; con cangrejos:  $x = 248.9 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $de = 73.5$ ,  $n = 5$ ;  $U = 0$ ,  $p < 0.05$ ; Fig. 3A). Las abundancias meiofaunales fueron estimadas como un grupo debido al bajo número de individuos por especies. Arácnidos, larvas y los datos agrupados mostraron diferencias significativas (Fig. 3A).

#### Relación entre los cangrejos y las características de la vegetación en una marisma madura.

La densidad de cangrejos muestra una correlación positiva con el porcentaje de sustrato cubierto por *Spartina densiflora* ( $r^2 = 0.31$ ,  $n = 63$ ,  $p < 0.001$ ; Fig 2A), no así con la densidad de ejes de *S. densiflora* ( $r^2 = 0.003$ ,  $n = 63$ ,  $p > 0.05$ ;  $x = 63.68 \text{ ejes}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $de = 5.6$ ,  $n = 63$ ). El peso seco aéreo de *S. densiflora* dentro del área poblada por cangrejos ( $x = 1,335.84 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $de = 458.56$ ,  $n = 10$ ) no fue significativamente diferente del área no poblada ( $x = 1,160.32 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $de = 272$ ,  $n = 10$ ;  $t_c = 1.01$ ,  $gl = 18$ ,  $p > 0.05$ ). El peso seco de biomasa subterránea dentro del área poblada por cangrejos ( $x = 7,728.57 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$ ,  $gl = 2,838.96$ ,  $n = 5$ ) no fue significativamente diferente del área sin cangrejos ( $x = 7,994.29 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$ ,  $de = 1,917.2$ ,  $n = 5$ ;  $t_c = 0.17$ ,  $gl = 8$ ,  $p > 0.05$ ). El contenido de agua de las estructuras aéreas de *S. densiflora* (i.e.: peso húmedo – peso seco) dentro del área poblada por cangrejos ( $x = 834.72 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $de = 335.1$ ,  $n = 10$ ) fue significativamente diferente de las áreas no pobladas ( $x = 1,120.48 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $de = 254.2$ ,  $n = 10$ ;  $t_c = 2.15$ ,  $gl = 18$ ,  $p < 0.05$ ).

### **Relación entre los cangrejos y las características de una marisma recientemente quemada.**

El peso seco de biomasa aérea de *Spartina densiflora* dentro del área poblada por cangrejos ( $\bar{x}=29.39 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $de=11.02$ ,  $n=2$ ) fue significativamente diferente del área no poblada ( $\bar{x}=103.06 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $de=17.75$ ,  $n=2$ ;  $t_c=4.98$ ,  $gl=2$ ,  $p<0.05$ ). Esto fue una diferencia de aproximadamente 87.5% en biomasa aérea donde los cangrejos estuvieron presentes. El peso seco subterráneo dentro del área poblada por cangrejos ( $\bar{x}=7,646.82 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$ ,  $de=1,260.44$ ,  $n=2$ ) no fue significativamente diferente del área no poblada ( $\bar{x}=6,057.14 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$ ,  $de=985.59$ ,  $n=2$ ;  $t_c=1.41$ ,  $gl=2$ ,  $p>0.05$ ).

La tasa media de crecimiento de las hojas jóvenes de *Spartina densiflora* no mostró diferencias (durante una semana) entre áreas (t-test apareado= 1.03,  $gl=6$ ,  $p>0.05$ ; Fig 4A), mientras que su tasa de supervivencia fue mucho mayor en el área no habitada por cangrejos (t-test apareado= 3.17,  $gl=6$ ,  $p<0.05$ ; Fig. 4B). Durante el experimento de una semana, solamente el 55% de los ejes dentro del área poblada por cangrejos sobrevivió mostrando un 9% ( $de=5.5$ ,  $n=7$ ) de tasa de mortalidad diaria de hojas. No se observaron pérdidas en el área no habitada por cangrejos.

### **Evaluación experimental del efecto de los cangrejos sobre *Spartina* y la estructura del suelo.**

Al final del primer mes de experimento hasta un 71.5% ( $\bar{x}=1681 \text{ hojas}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $de=269.6$ ,  $n=5$ ;  $t_c=6.2$ ,  $gl=4$ ,  $p<0.05$ ) de las hojas por metro cuadrado murieron dentro de las áreas tratamiento (i.e. cortada a aproximadamente 1 cm del nivel del suelo). Las hojas no mostraron signos de herbivoría en las áreas control. El 15 de octubre, dentro del periodo que los cangrejos presentaron menor actividad, las hojas no mostraron signos de herbivoría sobre las áreas control y tratamiento. Durante el experimento todas las cuevas artificiales mostraron una actividad similar a las naturalmente construidas por los cangrejos.

La tasa de percolación fue significativamente mayor fuera de las cajas ( $\bar{x}=12.40 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}$ ,  $de=8.66$ ,  $n=5$ ) que dentro ( $\bar{x}=3.18 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}$ ,  $de=1.97$ ,  $n=5$ ;  $t_c=2.3$ ,  $gl=4.4$ ,  $p<0.05$ ). La dureza del

suelo fue significativamente mayor fuera de las cajas ( $x= 119.84 \text{ N}\cdot\text{cm}^{-2}$ ,  $de= 3.93$ ,  $n= 5$ ;  $t_c= 17.1$ ,  $gl= 8$ ,  $p< 0.05$ ) que dentro ( $x= 81.18 \text{ N}\cdot\text{cm}^{-2}$ ,  $de= 3.20$ ,  $n= 5$ ). El 15 de Octubre de 1996, cada área tratamiento mostró una capa gris superficial y homogénea ( $x= 95\%$  del área de la caja,  $de= 2.8$ ,  $n= 5$ ), producto de la remoción por los cangrejos de sedimento limoso, mientras que el área control mostró una superficie gris-amarronada rota debido a la contracción del sedimento. Los organismos meiofaunales colectados de las áreas control y tratamiento fueron ácaros (oribatidos, prostigmatidos, astigmatidos, y mesostigmatidos), arañas, y unos pocos insectos (Colembolos, Dípteros y Coleópteros). La abundancia total de organismos meiofaunales (arácnidos + insectos + larvas) fue mayor en áreas control ( $x= 837.1 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $de= 73.5$ ,  $n= 5$ ) que en áreas tratamiento ( $x= 316.7 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $de= 124$ ,  $n= 5$ ;  $U= 1.5$ ,  $p< 0.05$ ; Fig. 3B). No se encontraron diferencias significativas para cada tipo de organismo por separado, sin embargo los datos mostraron una tendencia similar (Fig. 3B).

Los perfiles de sedimento obtenidos 20 meses después de comenzado el experimento de inclusión de cangrejos mostraron que los cangrejos generan discontinuidad en la capa superior hecha por pequeñas raíces y una alteración de la capa superior negra-amarronada, principalmente a los costados de las cuevas.

No hubo correlación entre el pH y la profundidad en ningún sitio (áreas tratamiento:  $r^2= 0.01$ ,  $n= 15$ ,  $p> 0.05$ ; áreas control:  $r^2= 0.01$ ,  $n= 15$ ,  $p> 0.05$ ; Fig. 1). Las áreas tratamiento no mostraron tendencia en el contenido relativo de agua del sedimento ( $r^2= 0.004$ ,  $n= 15$ ,  $p> 0.05$ ; Fig. 1) pero si una correlación negativa significativa del PLC con la profundidad ( $r^2= 0.7$ ,  $n= 15$ ,  $p< 0.05$ ; Fig. 1). En las áreas control el mayor contenido de agua fue encontrado en la capa superficial mostrando una tendencia negativa con la profundidad ( $r^2= 0.4$ ,  $n= 15$ ,  $p< 0.05$ ). Los resultados mostraron diferencias entre áreas control y tratamiento en el contenido relativo de agua y PLC en las capas superficiales (Fig. 1).

Al final del experimento de selección con ejes (maduros y rebrotes, insertados en el sustrato), hasta un 60% de los rebrotes fueron cortados aproximadamente a 1 cm del nivel del suelo dentro de las áreas experimentales. No hubo signos de herbivoría sobre los ejes maduros ( $t_c = 4.6$ ,  $gl = 16$ ,  $p < 0.05$ ), tampoco se encontraron fragmentos de hojas sobre la superficie del suelo que sugirieran que las hojas de *Spartina densiflora* podrían ser transportadas o comidas luego de ser cortadas.

## Discusión

### Relación entre cangrejos y la estructura del suelo y meiofauna.

La acumulación de limos y arcillas sobre la superficie aún no compactadas debido a la actividad de los cangrejos relacionada con el mantenimiento de sus cuevas (que tienen hasta 1 m de profundidad), disminuyó la dureza del suelo y la tasa de percolación superficial. Esta disminución de la dureza del sustrato superficial y resistencia a la percolación concuerda con la relación inversa entre la densidad de cangrejos y el contenido de agua en el sedimento superficial. Los resultados hallados muestran también que la acumulación de limos y arcillas disminuye la cantidad de agua retenida en el sedimento y puede favorecer la retención de agua sobre la superficie del suelo, exponiéndolo a la evaporación antes de que ocurra la percolación. En el área de estudio, los cangrejos pueden remover hasta  $3 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$  de sedimento (Iribarne et al. 1997). Esta acumulación de sedimento sobre la superficie del suelo podría también favorecer la reducción en el flujo de oxígeno al interior del suelo debido al incremento en la cohesión del sedimento (Mendelssohn et al. 1982, Barbour et al. 1987) y al anegamiento (Naidoo et al. 1992).

El drenaje subsuperficial es un factor importante en la determinación de productividad primaria (Chalmers 1982). Los cangrejos cavadores pueden favorecer la tasa total de percolación de agua dentro del suelo a través de sus cuevas de gran tamaño. Estas cuevas incrementan el área de exposición aérea superficial (i.e. área de intercambio gaseoso) del suelo hasta un 290% (Iribarne et al.

1997), un valor mucho mayor que el 22 % reportado en marismas de Georgia (USA; Teal y Kanwisher 1961) y 59 % reportado en Massachusetts (USA; Katz 1980). Este incremento en la superficie puede mejorar el crecimiento vegetal a través de la remoción directa de toxinas desde la zona de raíces (Howes et al. 1981, Chalmers 1982), o facilitar la circulación de oxígeno disponible para las plantas. Sin embargo, la alteración en el drenaje y la concentración de agua puede resultar en la muerte de algunas especies de plantas, o en una alta producción de nuevas raíces con mayor proporción de aerénquimas (Adam 1993). Curiosamente, en el área con cangrejos la capa superficial de pequeñas raíces no estuvo presente y el contenido de agua fue significativamente menor. Los resultados experimentales hallados muestran que los cangrejos conducen a la desaparición de pequeñas raíces de la capa superficial del suelo y a un decrecimiento en la cantidad de agua retenida en el sedimento. Este patrón sugiere que las pequeñas raíces incrementan la retención de agua. El color marrón y los valores de peso libre de cenizas en la capa superior en áreas sin cangrejos, indican un mayor contenido de materia orgánica comparado con las otras capas, aún más que cuando se compara a la misma profundidad del suelo en áreas con cangrejos. Los resultados de los experimentos mostraron un patrón similar en la distribución de materia orgánica en el sedimento. El hecho que en áreas pobladas por cangrejos la materia orgánica estuvo dispersada homogéneamente en la columna sedimentaria, puede ser debido a la remoción generada por los cangrejos (ver Takeda y Kurihara 1987). En el borde entre áreas pobladas y no pobladas por cangrejos donde el horizonte del suelo comienza a aparecer, la actividad de los cangrejos podría reorganizar los sedimentos limo-arcillosos desde la profundidad hacia la superficie, recobrando el material eluviado desde los estratos superiores junto con los nutrientes orgánicos asociados.

La concordancia entre los patrones y los resultados experimentales sugieren que los cangrejos generan una disminución en la abundancia de la meiofauna del suelo (principalmente detritívoros; Seastedt 1984), y también en la capa de pequeñas raíces. Este efecto sobre la meiofauna puede deberse

a una disminución en la disponibilidad de refugio y alimento por la ausencia de la capa de pequeñas raíces (Seastedt 1984), o por la acumulación de sedimentos limo-arcillosos sobre la superficie al decrecer la disponibilidad de oxígeno libre (Mendelssohn et al. 1982). Los resultados hallados también sugieren que los cangrejos pueden cubrir con sedimento la capa de detritos superficiales y con ellos la meiofauna asociada en lugares donde ellos habitan. Los disturbios generados por *Chasmagnathus granulata* pueden también retardar el proceso de recolonización por meiofauna debido a una baja disponibilidad de recursos. Todos estos cambios en la forma superficial del suelo, dureza y tasa de percolación generada por los cangrejos luego de los experimentos fueron similares a aquellos descritos aquí en áreas naturales pobladas por cangrejos, lo cual ejemplifica la habilidad para alterar el ambiente en un tiempo relativamente corto.

#### Relación entre los cangrejos y las características de la vegetación en una marisma madura

##### **Relación entre los cangrejos y las características de la vegetación en una marisma madura**

Estudios extensivos han demostrado que los herbívoros más comunes en las marismas son insectos, arácnidos y muy pocos crustáceos (ej. Crawley 1983, Adam 1993, Mitsch y Gosselink 1993) pero la herbivoría es muy baja (hasta 4.6 % de la producción neta aérea; Teal 1962). El cangrejo *Sesarma reticulatum* es capaz de reducir pastizales maduros de *Spartina alterniflora* a rastrojos (Pfeiffer y Weigert 1981 citado por Adam 1993). Sin embargo, el mismo patrón no fue visto sobre otros sitios relacionados donde los cangrejos también ocurren. El bajo consumo relativo de plantas de las marismas por herbívoros pueden estar relacionados a baja calidad nutritiva de estas plantas y a una relativamente alta concentración de sustancias secundarias de las plantas (Valiela 1984).

*Spartina densiflora* madura no mostró variación en biomasa seca aérea o subterránea en relación a la presencia de cangrejos. No hubo variaciones en la densidad de ejes en relación a la densidad de cangrejos. De todas formas, la cobertura de *S. densiflora* mostró una correlación positiva con la densidad de cangrejos. Como la biomasa y la densidad de ejes es la misma entre áreas con y sin

cangrejos, la mayor cobertura de *S. densiflora* se debe a cambios en la erección de ejes y hojas producidas por cambios en el contenido de agua. Las plantas pueden ajustar el tamaño y la distribución del canopeo en respuesta a los cambios externos en el aporte de recursos (Campbell et al. 1991). Esto sugiere que el drenaje del suelo y variabilidad en anegamiento generada por la actividad de los cangrejos afecta la arquitectura de *S. densiflora* alterando la disponibilidad de los recursos (Howes et al. 1981). La presencia de una capa de pequeñas raíces de *S. densiflora* en el área sin cangrejos evidencia los cambios en la morfología de la planta. La diferencia en el contenido de materia orgánica del sedimento superficial entre áreas con y sin cangrejos fue debida a esta capa de raíces.

#### **Relación entre los cangrejos y las características de una marisma recientemente quemada**

Estudios previos (Iribarne et al. 1997) basados sobre el análisis del contenido estomacal sugirieron que el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* es principalmente herbívoro en el pastizal dominado por *Spartina*, mientras que filtra los nutrientes (ej. materia orgánica, sales) del sedimento cuando vive en áreas fangosas. Aquí se muestra que este cangrejo se alimenta de ejes jóvenes de *S. densiflora* causando una disminución de 87.5% en su biomasa aérea. El efecto observado sobre los ejes luego de una quema en *S. densiflora* fue probablemente debido a su relativamente alta palatabilidad, comparada con las hojas más viejas y más fortificadas con sílice y menos digeribles (Howe y Westley 1988). Esta conclusión concuerda con la selección de ejes jóvenes y totalmente verdes por los cangrejos durante el experimento de campo. Sin embargo, en los pastizales maduros de *S. densiflora* la cantidad de nuevos ejes es baja y protegida por hojas más viejas, por lo tanto la disponibilidad de herbivoría directa es baja (aunque la herbivoría podría ocurrir). No obstante, es probable que bajo estas condiciones los cangrejos cavadores puedan alimentarse de detritos de *S. densiflora*, que si ellos están en proceso de descomposición pueden tener mayor digestibilidad (Halupa

y Howes 1995). Es interesante que la cantidad de producción primaria de esta marisma consumida *in situ* puede variar en función a la disponibilidad de nuevos ejes.

El efecto de los cangrejos cavadores sobre *Spartina densiflora* puede ser variable en modo y magnitud produciendo cambios físicos en el ambiente o comiendo hojas. El estado de los ejes (i.e. maduro vs. joven) también podría afectar a los cangrejos generando diferentes comportamientos tróficos, desde detritivoría a herbivoría (mayormente comiendo hojas). Bien sabido es que la baja acumulación de detritos en descomposición es uno de las fuentes más importantes de recursos en ambientes estuariales (Valiela 1984, Mitsch y Gosselink 1993). Los cangrejos pueden afectar tanto los detritos de plantas como los rebrotes (cuando ellos están disponibles), pero solo afectan restos de plantas en áreas de marisma madura donde los rebrotes están en baja disponibilidad. Por lo tanto, los cangrejos cavadores pueden usar la producción primaria en el ambiente de marisma adoptando diferentes estrategias dependiendo del estadio de la planta (i.e. madura vs. rebrote), probablemente optimizando la incorporación de nutrientes de la fracción vegetal.

Como conclusión general, los resultados muestran que los cangrejos pueden tener un fuerte efecto sobre la estructura del suelo de la marisma y su calidad principalmente removiendo el sedimento, afectando la arquitectura de *Spartina densiflora* madura. Los cangrejos también comen nuevos ejes de *S. densiflora* causando un importante efecto sobre la producción de estructuras aéreas cuando las plantas están en rebrote. Sin embargo, para realizar conclusiones globales e inferencias (i.e. sobre marismas del Atlántico Sudoccidental), se requieren experimentos a gran escala (Hulbert 1984). La flexibilidad trófica del cangrejo cavador (Iribarne et al. 1997) combinada con su alto endemismo, puede permitirles tener fuertes efectos localizados sobre la producción de la marisma. Estos efectos podrían variar a través del tiempo dependiendo de la frecuencia de los factores como fuego, o cortes de la vegetación capaces de generar la gran disponibilidad de nuevos ejes.

Considerando todas estas evidencias, la conclusión de Teal (1962) que postula que en marismas de *Spartina* solamente una pequeña proporción de la producción primaria es consumida *in situ*, podría no ser aplicable a las marismas de *Spartina* del Atlántico Sudoccidental habitadas por cangrejos.

**Figuras y Tablas**

Tabla 1. Caracterización de las unidades de suelo (SU) en el estudio de suelos en la zona de estudio y sus propiedades. Descripción de la unidad de suelo (SU) en el estudio de suelos en la zona de estudio (SU) en el estudio de suelos en la zona de estudio. Entre paréntesis se indican los valores de los parámetros de las unidades de suelo.

| SU   | DESCRIPCIÓN DE LA UNIDAD DE SUELO | PROPIEDADES FÍSICAS | PROPIEDADES QUÍMICAS           |
|------|-----------------------------------|---------------------|--------------------------------|
| SU1  | 0-10 cm                           | arenosa             | arcilla (> 40%)                |
| SU2  | 10-20 cm                          | arenosa             | masillo [10YR 8/1]             |
| SU3  | 20-30 cm                          | arenosa             | levemente pegajoso             |
| SU4  | 30-40 cm                          | arenosa             | plástico, o levemente plástico |
| SU5  | 40-50 cm                          | arenosa             | plástico                       |
| SU6  | 50-60 cm                          | arenosa             | sin                            |
| SU7  | 60-70 cm                          | arenosa             | abundancia raicillas           |
| SU8  | 70-80 cm                          | arenosa             | capa superficial de            |
| SU9  | 80-90 cm                          | arenosa             | sobre madarrosa                |
| SU10 | 90-100 cm                         | arenosa             | con espesor de                 |
| SU11 | 100-110 cm                        | arenosa             | valor agua-marcada             |
| SU12 | 110-120 cm                        | arenosa             | y valvas de moluscos           |
| SU13 | 120-130 cm                        | arenosa             | arcilla (> 40%)                |
| SU14 | 130-140 cm                        | arenosa             | gris a verde [10YR             |
| SU15 | 140-150 cm                        | arenosa             | 4/1]                           |
| SU16 | 150-160 cm                        | arenosa             | pegajosa, plástico             |
| SU17 | 160-170 cm                        | arenosa             | masivo                         |
| SU18 | 170-180 cm                        | arenosa             | raíces y valvas de             |
| SU19 | 180-190 cm                        | arenosa             | moluscos                       |
| SU20 | 190-200 cm                        | arenosa             | arcilla (> 40%)                |
| SU21 | 200-210 cm                        | arenosa             | gris a verde [10YR             |
| SU22 | 210-220 cm                        | arenosa             | 4/2]                           |
| SU23 | 220-230 cm                        | arenosa             | adhesivo, plástico             |
| SU24 | 230-240 cm                        | arenosa             | masivo                         |
| SU25 | 240-250 cm                        | arenosa             | raíces y valvas de             |
| SU26 | 250-260 cm                        | arenosa             | moluscos                       |

Tabla 1: Características del suelo en el espartillar de *Spartina densiflora* en áreas con y sin cangrejos *Chasmagnathus granulata*. La clasificación por colores está basada en la Tabla de Colores Munsell. Entre paréntesis se hallan los valores específicos de identificación de colores de la tabla.

| SITIO | PROFUNDIDAD | CARACTERISTICAS   |   |
|-------|-------------|---|---|
| SIN   | 0 a 20 cm   | textura<br>color<br>consistencia<br>estructura<br>estructuras orgánicas | arcilla (> 40%)<br>marrón [10 YR, 3/1]<br>levemente pegajoso,<br>plástico, o levemente<br>plástico<br>sin<br>abundancia raicillas<br>(capa superficial de<br>aproximadamente 5<br>cm de espesor de<br>color negra-marrón)<br>y valvas de moluscos |
|       | 20 a 40 cm  | textura<br>color<br>consistencia<br>estructura<br>estructuras orgánicas | arcillas (> 40%)<br>gris a verde [10YR,<br>4/1]<br>pegajoso, plástico<br>masivo<br>raíces y valvas de<br>moluscos   |
| CON   | 0 a 40 cm   | textura<br>color<br>consistencia<br>estructura<br>estructuras orgánica  | arcilla (> 40%)<br>gris a verde [10YR,<br>4/2]<br>adhesivo, plástico<br>masivo<br>raíces y valvas de<br>moluscos  |

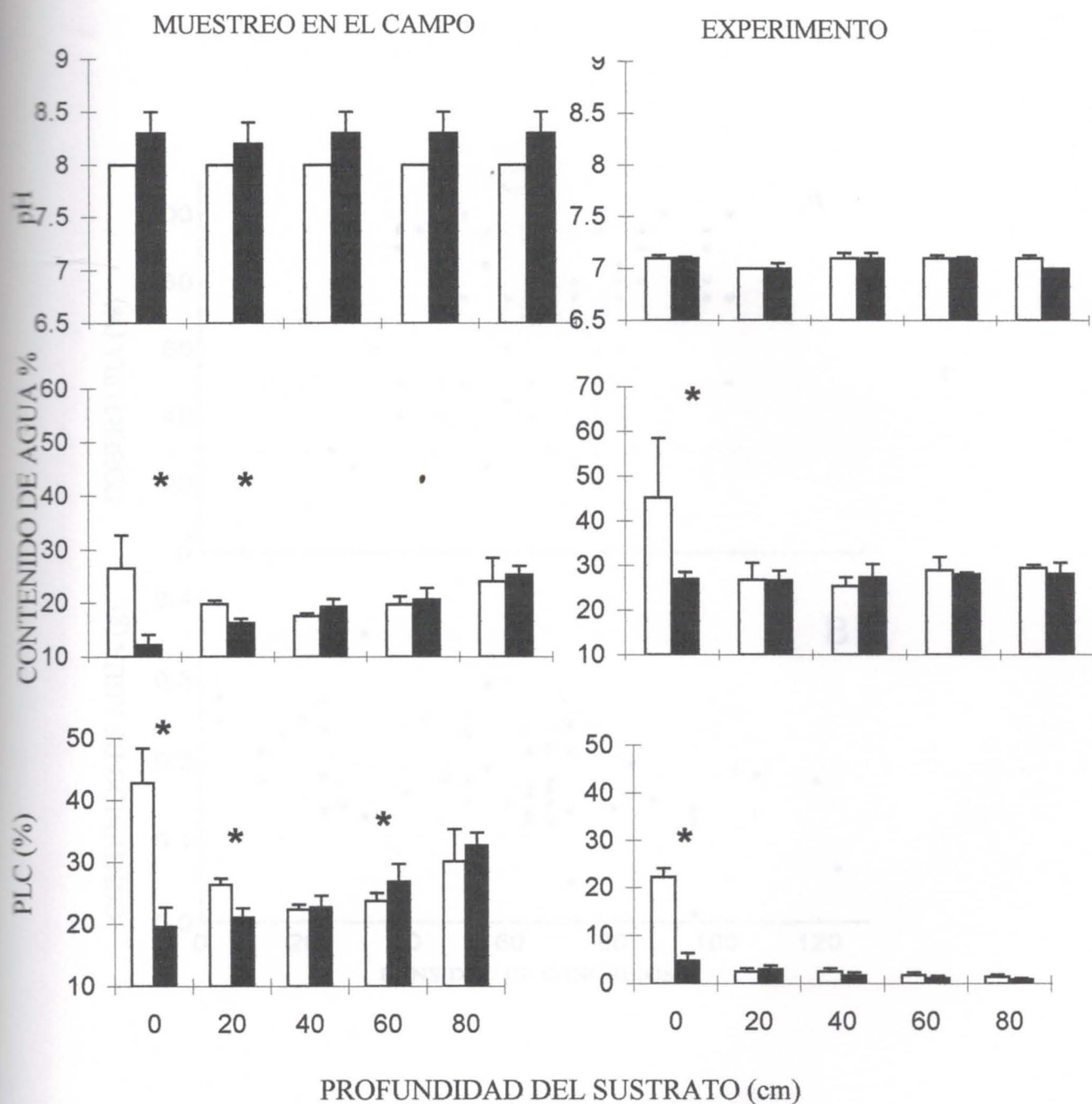


Figura 1: pH, contenido relativo de agua y peso libre de cenizas (PLC) a 0, 20, 40, 60 y 80 cm de profundidad dentro del sustrato del espartillar con (barras negras) y sin (barras blancas) cangrejos *Chasmagnathus granulata*. Los valores están expresados como  $x + SD$ . Los asteriscos indican los valores significativos ( $gl = 4, p < 0.05$ ).

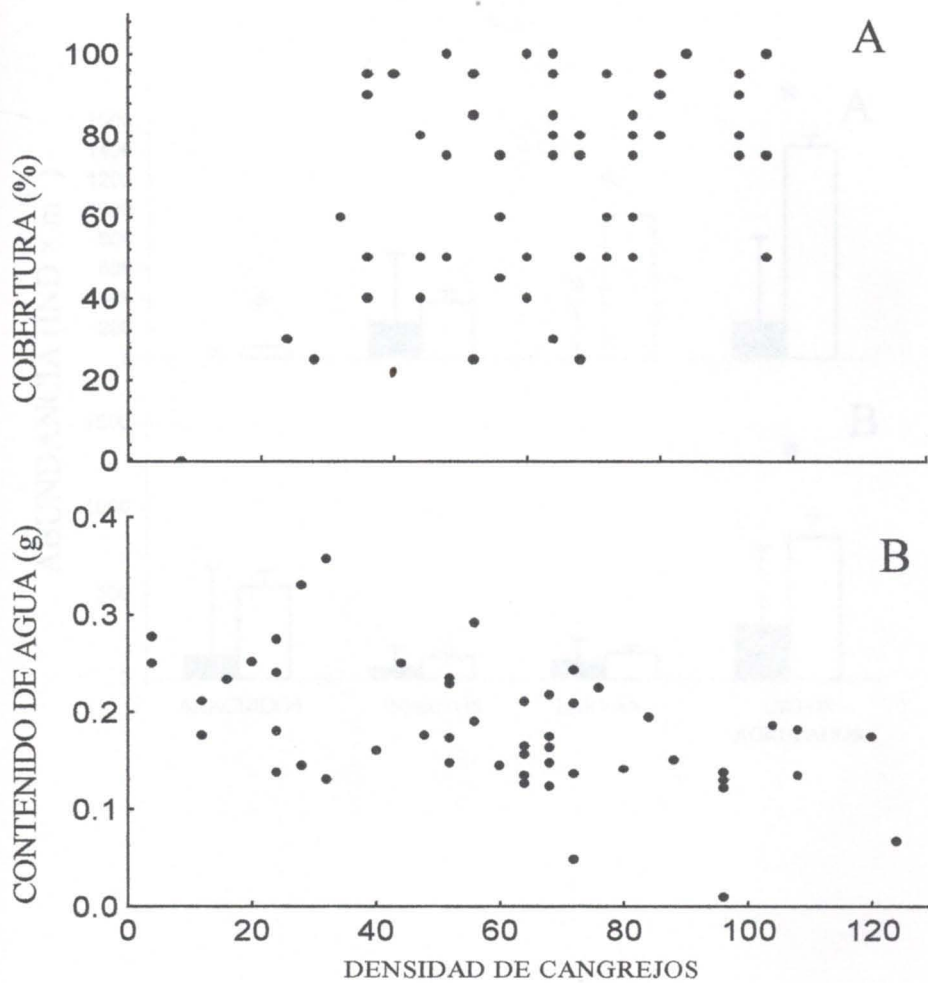


Figura 2: Relación entre la densidad de cangrejos *Chasmagnathus granulata* (individuos·m<sup>-2</sup>), y el porcentaje de área cubierta por *Spartina densiflora* (A) y contenido de agua en el sustrato superficial (B) expresado como gramos de agua por muestra.

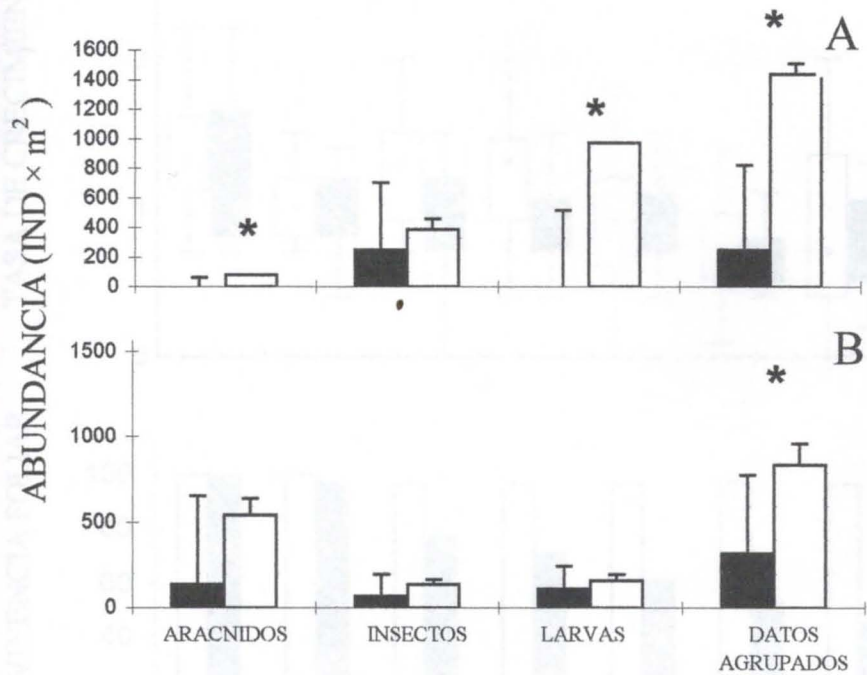


Figura 3: Abundancia de meiofauna en áreas naturales del espartillar (A) y en áreas experimentales (B) con (barras negras) y sin (barras blancas) cangrejos *Chasmagnathus granulata*. Los valores están expresados como  $\bar{x} \pm SD$ . Los asteriscos indican los valores significativos ( $gl = 4, p < 0.05$ ).

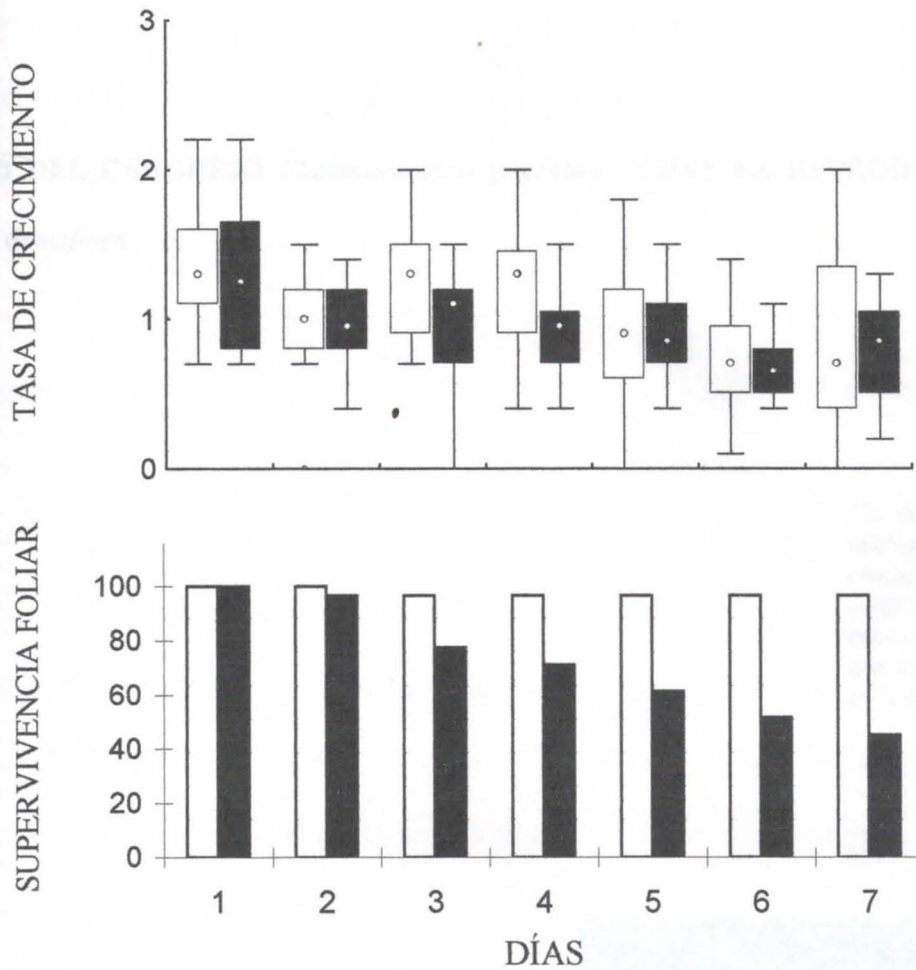


Figura 4: Tasa de crecimiento ( $\text{cm}\cdot\text{día}^{-1}$ ) y de supervivencia foliar (porcentaje) de *Spartina densiflora* en áreas con (cajas y barras negras) y sin (cajas y barras blancas) cangrejos *Chasmagnathus granulata* durante un período de 7 días en verano. Los límites de las cajas enmarcan los 75 y 25 percentiles, las líneas representan el 10 y los 90 percentiles y las líneas dentro de las cajas son las medias.

### CAPÍTULO III

## EFFECTO DEL CANGREJO *Chasmagnathus granulata* SOBRE LA REPRODUCCIÓN SEXUAL DE *Spartina densiflora*

“Si deseamos pensar de manera inteligente acerca de cómo el crecimiento de la población es controlado por la natalidad, encontramos, paradójicamente, que es mejor empezar pensando en la muerte”

G.E. Hutchinson



Experimentando en el espartillar de *Spartina densiflora*.

### Resumen

Mediante descripciones de patrones naturales, asociadas a experimentos de exclusión e inclusión de cangrejos, se evaluó el efecto de *Chasmagnathus granulata* sobre la producción de espigas y semillas en plantas jóvenes y en plantas maduras de *Spartina densiflora*. También se investigó el efecto de *C. granulata* sobre la dispersión y la germinación de semillas de *S. densiflora*. Los resultados sugieren que los cangrejos favorecen la producción de estructuras reproductivas sexuales de *S. densiflora*. Los cangrejos incrementan hasta un 665% la producción de semillas de *S. densiflora* y retienen en sus cuevas hasta un 24% de las semillas producidas, afectando su dispersión a escala regional y local. En el pastizal maduro (i.e. con plantas de varios años sin haber sido afectadas por disturbios como los incendios, que poseen gran acumulación de hojas y ejes muertos en pie) no hubo herbivoría mientras que en el pastizal en rebrote sí. Las plantas maduras con inclusión de cangrejos generan semillas más pesadas que el resto con una tendencia a incrementar su cantidad. La producción de semillas fue mucho menor que la de las plantas maduras. Considerando las semillas vanas, se halló un 7-3 % de germinabilidad neta, considerando condiciones ideales. El tamaño de los ejes reproductivos fue mayor en los tratamientos con inclusión de cangrejos en plantas inmaduras. La falta de diferencias entre tratamientos con plantas maduras sugiere que el efecto aislado de los cangrejos es mayor cuando se combina con disturbios que induzcan el rebrote. Los resultados mostraron que las semillas de *S. densiflora* tienen una buena capacidad de flotación bajo condiciones contrastantes de turbulencia en el agua que las transporta. La distribución de semillas en el pastizal fue agrupada y estrechamente relacionada a las cuevas de cangrejos. Estos resultados sugieren que los cangrejos podrían afectar no solo la estructura de la comunidad local, sino que al favorecer la dispersión de una especie potencialmente invasora, podría estar afectando comunidades distantes.

### Introducción

Los pastizales de *Spartina* spp (marismas) han sido muy estudiados en el mundo entero, aunque con especial énfasis en los EEUU (ej. Merrill 1902, Mobberley 1956, Valiela y Teal 1974, Mendelsshon 1979, Silander 1979, Pomeroy y Wiegert 1981, Mitsch y Gosselink 1993, Bertness 2001) y el Reino Unido (ej. Clapham et al 1952, Marchant 1967, Marchant 1968 a,b, Hubbard 1969, Gray et al. 1990). La producción de las marismas suele ser más alta que la de la mayoría de los ecosistemas, y son consideradas como la base de las cadenas alimenticias estuariales (Day et al. 1989). Debido a su amplia distribución en el mundo, desde hace mucho tiempo se trata de determinar cuales son los factores que determinan su crecimiento, desarrollo y dispersión (Chapman 1977). Los resultados de gran parte de los trabajos realizados al respecto no concuerdan entre si (Dai y Wiegert 1996a), por lo que no existe aun un patrón claro. No obstante, el estado fisiológico de *Spartina* parece estar relacionado a factores edáficos relacionados con el drenaje, disponibilidad de nutrientes (principalmente N) y la concentración de oxígeno (Mendelsohn et al. 1982, Valiela 1995). Usualmente, en estos ambientes la vegetación no es dañada por los herbívoros quienes limitados por la calidad de las plantas de las que se alimentan (Valiela 1995), afectarían solo una pequeña porción de la producción primaria (Adam 1993). Esto podría deberse a que las plantas halófilas se protegen con espinas, pelos, y defensas químicas cuando son maduras (Valiela 1995), no obstante, estas características no son comunes en los rebrotes (ricos en nitrógeno, pobres en fibras y con tejidos más digeribles; Howe y Westley 1988, Wolcott y O'Connor 1992).

Los herbívoros más comunes en las marismas son insectos y unos pocos crustáceos (Crawley 1983, Adam 1993, Mitsch y Gosselink 1993), y los daños por herbivoría directa sobre plantas de *Spartina* son muy bajos (Teal 1962). Por otro lado, los cangrejos estuariales pueden tener fuertes efectos en la estructura del suelo y su calidad principalmente por remoción del sedimento lo que indirectamente puede afectar a las plantas (Bertness 1985, Bortolus e Iribarne 1999).

En el Atlántico Sudoccidental el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* afecta la dureza superficial, contenido relativo de agua, la estructura general y la distribución vertical de materia orgánica en el suelo de la marisma (Bortolus y Iribarne 1999). Este cangrejo fue también mencionado comiendo hojas jóvenes de *S. densiflora* causando disminuciones importantes en la producción de estructuras aéreas cuando las plantas están rebrotando (Bortolus e Iribarne 1999). De modo similar el cangrejo *Sesarma reticulatum* es capaz de reducir altos pastizales de *Spartina alterniflora* a rastrojos (Pfeiffer y Weigert 1981). Más aún, este tipo de cangrejos podrían consumir detritos vegetales y rebrotes cuando están disponibles, pero solo detritos en pastizales maduros donde la disponibilidad de rebrotes es muy baja (Bortolus y Iribarne 1999). Así, el estado de las plantas (madura vs rebrote) podría condicionar los hábitos tróficos del cangrejo, variando entre detritívoros y herbívoros (Bortolus e Iribarne 1999). Todos estos efectos mencionados pueden fluctuar en intensidad a lo largo del tiempo, dependiendo de factores como frecuencia de incendios o poda indiscriminada, que regulan la disponibilidad de rebrotes (Whelan 1995, Bond y van Wilgen 1996). Dado que plantas del género *Spartina* son probablemente la principal fuente de producción primaria de la mayoría de las marismas, la alta densidad de cangrejos y la importancia de estos invertebrados en la características edáficas y la producción de *Spartina*, los cangrejos estuariales serían especies críticas para la integridad de estos ambientes (Bertness 1985, Bortolus e Iribarne 1999).

En la mayoría de las especies del género *Spartina*, las estructuras reproductivas asexuales poseen una gran tasa de desarrollo, facilitando la persistencia de un individuo en el área en que se estableció (Adam 1993, Scholten y Rozema 1990, Bertness 1999). Si bien la reproducción sexual parecería jugar un papel menos crítico en estos procesos (Adam 1993), hay pocos estudios al respecto en relación a los que hay sobre producción y reproducción vegetativa (ej. Silander y Antonovics 1979, Bertness y Ellison 1987, Vieira-Cordazzo y Davy 1991). Esto podría deberse a la baja producción de semillas viables históricamente atribuida al género *Spartina* (Schreber 1789, Mobberley 1956).

Aunque por otro lado, la ecología reproductiva de *Spartina* es especialmente importante dado que en varios países existen especies de este género que son consideradas como invasoras agresivas (ej. Marruecos: Fennane y Mathez 1988; Inglaterra: Levaseurr et al. 1993; EEUU: Daehler y Strong 1996; España: Nieva 1996).

Las plantas pueden responder a la herbivoría alterando la proporción de estructuras reproductivas (Howe y Westley 1988, Crawley 1993). Considerando el efecto que los cangrejos pueden tener sobre la producción de *Spartina* (Pfeiffer y Wiegert 1981, Bertness 1985, Bortolus e Imbarne 1999), es posible que estos cangrejos también afecten (directa o indirectamente) su reproducción sexual generando variaciones en la producción de espigas y semillas. El objetivo de este trabajo es evaluar descriptiva y experimentalmente el efecto del cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* sobre la producción de espigas y semillas en plantas jóvenes y en plantas maduras separadamente. También se investiga el efecto de *C. granulata* sobre la dispersión y la germinación de semillas de *S. densiflora*.

### Materiales y Metodos

**Área de estudio:** el estudio se realizó en un área de marisma la laguna costera Mar Chiquita (ver capítulo 1) de 400 m<sup>2</sup> poblada exclusivamente por *S. densiflora* y habitada por *C. granulata*. El área fue seleccionada considerando su homogeneidad específica y estructural, accesibilidad y su protección de la actividad turística.

### Relaciones entre la presencia de cangrejos y la producción de estructuras reproductivas sexuales, dispersión y germinación de semillas de *Spartina densiflora*

Para evaluar la relación entre la presencia de cangrejos y la producción de estructuras reproductivas sexuales de *Spartina densiflora*, se realizaron las siguientes observaciones dentro de un

pastizal poblado por cangrejos y en otro distanciado aproximadamente por 10 m de similares características pero sin cangrejos:

Se estimó la densidad de inflorescencias de *Spartina densiflora* arrojando un cuadro al azar (1 x 1 m), dentro de áreas con y sin cangrejos (n = 15, en cada área). La biomasa de los ejes reproductivos (i.e. ejes culminados por una inflorescencia) hallados se estimó, al igual que en la sección experimental (ver abajo), mediante una metodología indirecta evitando la cosecha.

Se estimó la densidad de espigas y sus semillas, contando las espigas y semillas de cada eje reproductivo hallado por metro cuadrado durante los censos de inflorescencias. Luego, se estimó el porcentaje semillas viables como la proporción de embriones teñidos de rosa con Cloruro de Tetrazolio. Dicha tinción identifica positivamente a los embriones que consumen O<sub>2</sub> y liberan CO<sub>2</sub>. Para realizar la tinción se colectaron al azar semillas dentro de las áreas con y sin cangrejos (n = 15 en cada área). Se estimó la biomasa promedio de las semillas en áreas con y sin cangrejos, secándolas en estufa (70° C hasta peso constante), pesándose grupos de 10 con una balanza digital ( $\pm 0.0001$  g).

Se estimó la densidad de semillas sobre la superficie del sustrato (n° de semillas por m<sup>2</sup>), realizando un muestreo aleatorio arrojando un cuadrado (1 x 1 m) al azar dentro del que se contaron todas las semillas de *Spartina densiflora*. Durante este muestreo, también se determinó su distribución espacial dentro del pastizal comparando las frecuencias de abundancia observadas con las esperadas según una distribución aleatoria (Poisson), regular (Binomial Positiva) y agrupada (Binomial Negativa; Barbour et al 1987). Luego, para evaluar la relación entre la presencia de cuevas de cangrejos y la abundancia de semillas sobre el sustrato del pastizal, se comparó la cantidad de semillas entre áreas sin cuevas y en las cuevas. Considerando que este muestreo es dentro del pastizal con cuevas, se llamó "áreas sin cuevas" a las ubicadas entre cuevas. La cantidad de semillas promedio por cueva se estimó contando las semillas que estuvieran en torno a la boca (dist.  $\leq 5$  cm) o en los primeros 2 cm dentro de cuevas elegidas al azar. El mismo muestreo se realizó en áreas entre cuevas, pero de superficie similar

(i.e. diámetro aprox.: 10 cm). En este caso, la densidad de semillas por área sin cueva se estimó contando las semillas dentro de un aro de alambre del tamaño promedio de cueva en el pastizal arrojado al azar y descartando las veces que el aro cayera sobre una cueva. Considerando una situación de azar, la densidad de semillas no debiera ser significativamente diferente entre las cuevas y las áreas intermedias.

Mediante un muestreo aleatorio se determinó la densidad de plantas reclutas ( $N^{\circ}$  individuos por  $m^2$ ) dentro del pastizal. Se consideraron reclutas a las plantas de altura  $\leq 10$  cm, sin tejidos secos y sin uniones rizomatosas con plantas vecinas. Es probable que los reclutas pudieran ser depredados rápidamente (Bortolus e Iribarne 1999), por lo que se realizaron muestreos periódicos (cada 15-30 días) para minimizar la subestimación de su densidad. En cada caso se verificó cuidadosamente si provenía de una planta cercana, manteniendo conexiones subterráneas. Sobre la base de lo hallado se estimaría la biomasa aportada por estos reclutas utilizando regresiones como se explica en la sección experimental (más abajo).

### **Evaluación experimental del efecto de los cangrejos sobre la producción de estructuras reproductivas sexuales, dispersión y germinación de semillas de *Spartina densiflora***

Con el objeto de evaluar el efecto de los cangrejos sobre la reproducción sexual de *Spartina densiflora* se realizó un experimento manipulando la abundancia de cangrejos generando tratamientos con densidades contrastantes. Los tratamientos fueron: (1) Inclusión: cajas de 1 x 1 m (2 cm malla, 40 cm de alto y sostenidas por cuatro estacas de PVC de 3 cm diámetro), donde se construyeron cuevas artificiales hasta la capa freática dentro de cada caja incrementando la densidad del lugar en aproximadamente 15-20 cuevas, partiendo de un momento inicial con  $57.4 \pm 14.9$  cuevas  $\cdot m^{-2}$ . Luego se agregaron cangrejos en las cuevas realizadas, revisando y manteniendo las densidades experimentales periódicamente. (2) Exclusión: todos los cangrejos fueron removidos a mano y

mediante el uso de trampas de alambre (malla de 2 cm). Las trampas utilizadas (de forma prismática), contenían restos de carne como cebo y poseían una entrada plástica especial que impedía que los cangrejos pudieran salir nuevamente. Las trampas eran vaciadas periódicamente hasta observarse ausencia total de cangrejos o signos de su actividad (ej. montículos de sedimento nuevos en la entrada de las cuevas). En las exclusiones, se observó que las cuevas desalojadas se obturaban en pocos días probablemente debido al entrapamiento de sedimento transportado por el agua entrante durante las mareas altas o a su colapso por falta de mantenimiento (aprox. 3 días; A. Bortolus obs. pers.), por lo que no fue necesario realizar el rellenado periódico. (3) Control: cajas sin disturbio alguno fueron utilizadas como control de las inclusiones y exclusiones. Todo a lo largo del perímetro de las cajas se cortaron los rizomas hasta una profundidad de 20 cm con el objetivo de evitar la redistribución de nutrientes por clones vecinos no incluidos en el tratamiento. Los tratamientos fueron repetidos cuatro veces y se dispusieron maximizando su dispersión dentro del área escogida según se recomienda hacer cuando se trabaja con un bajo número de réplicas (Hulbert 1984).

En cada tratamiento, se cuantificó el ancho basal de los ejes reproductivos, el largo de los ejes hasta la base de la inflorescencia y el largo total (i.e. hasta el extremo de la flores). Luego se estimó su biomasa mediante el uso línea de regresión,

$$y = 0,1624x + 0,0337, r^2 = 0,9189$$

donde la variable de respuesta "y" es el peso en gramos del eje reproductivo, "x" expresa la medida del eje y "r<sup>2</sup>" el coeficiente de determinación de la ecuación.

Esta curva se construyó mediante la medición de 100 ejes reproductivos elegidos al azar a los que se les midió el ancho basal, el largo hasta la base de la espiga, y considerando como una aproximación de la dimensión del eje reproductivo al producto de estas dos medidas (siguiendo a Dai y Wiegert 1996a). Los ejes escogidos fueron primero medidos y luego cortados a ras del suelo para su posterior secado en estufa a 70 °C hasta peso constante y pesado ( $\pm 0.01$  g). Luego se obtuvo la

relación entre la biomasa (peso seco) y la dimensión de los ejes, con y sin transformación logarítmica para hallar la ecuación de regresión matemática que mejor se ajuste a estos datos (siguiendo a Dai y Wiegert 1996a).

La densidad de espigas por tratamiento se determinó cuantificando el número de espigas por caja. La cuantificación directa de la densidad de semillas en el experimento no fue posible dado que el experimento siguió en marcha por un año más y la cosecha de las semillas podía generar cambios fisiológicos inesperados en las plantas. Por lo tanto, el número de semillas se estimó a partir de la densidad de espigas y considerando el número de semillas promedio por espiguillas obtenidas en 212 espigas elegidas al azar del mismo espartillar del cual se obtuvieron las plantas para construir la regresión. Se estimó el porcentaje de viabilidad de las semillas ( $n$  total = 60 para cada área) utilizando la técnica de Cloruro de Tetrazolio antes descrita. Se obtuvo el peso seco de semillas (70° hasta peso constante), pesándose grupos de 10 con una balanza digital ( $\pm 0.0001$  g,  $n = 10$ ).

Con el objeto de evaluar si los cangrejos afectan el momento de floración y liberación de semillas se estimó el número de espigas en flor y en etapa de liberación de semillas en un momento intermedio del periodo reproductivo. Luego se compararon estas cantidades entre tratamientos.

Con el objeto de evaluar el efecto de los cangrejos sobre todas las variables mencionadas arriba pero en plantas rebrotando (i.e. no maduras) se realizó un experimento similar al diseñado para plantas maduras, pero partiendo de la condición inicial en la que se cortaron a ras del suelo todas las plantas dentro de cada caja. El número y la disposición relativa en el espacio de las réplicas fueron las mismas que en el experimento con plantas maduras descrito arriba.

Con el objeto de evaluar el efecto de las cuevas de cangrejos en la dispersión de semillas de *Spartina densiflora* se realizó un experimento con cuevas artificiales. Dentro del pastizal se colocaron cuevas artificiales que consistieron en tubos de PVC ( $n = 12$ ) de 40 cm de profundo y de diámetro similar al diámetro promedio de las cuevas naturales (aprox. 3.5 cm). Los tubos tenían el extremo

inferior cerrado con un tapón hermético que impedía la pérdida del material una vez que entrara. Al cabo de una semana se colectaron las cuevas artificiales, se tamizó su contenido (malla: 0.5 mm) y se cuantificaron las semillas de *S. densiflora* halladas. Luego se estimó el número de semillas por metro cuadrado retenidas en el espartillar dentro de las cuevas según:  $(A + B) \times C$ . Donde A es el número promedio de semillas retenidas en una cueva, B el número promedio de semillas retenidas en torno a la boca de una cueva (Bortolus e Iribarne 1999) y C el número promedio de cuevas por metro cuadrado.

Se evaluó el efecto de los cangrejos sobre el reclutamiento de *Spartina densiflora* estimando la densidad de reclutas (i.e. plantas originadas por semillas) para cada tratamiento en los experimentos con plantas maduras y en rebrote. Para evaluar la capacidad de germinación de las semillas de *S. densiflora* en el campo, se realizó un experimento excluyendo los cangrejos con cajas de 25cm x 15cm x 10cm (malla: 4 mm), dispuestas al azar dentro del pastizal. Los tratamientos fueron: (1) germinación superficial: semillas sobre la superficie del suelo. Periódicamente se cuidó que no fueran cubiertas por sedimento luego de las mareas o removidas por el viento, (2) germinación sub-superficial: se enterraron las semillas a 0.5 cm de profundidad, y (3) controles: áreas en las que no se colocaron semillas con el objetivo de no subestimar la germinación de semillas preexistentes. Cada tratamiento fue repetido 9 veces. Los tratamientos fueron revisados cada 15-30 días durante un año.

Como los cangrejos estuariales podrían favorecer la germinación de semillas mediante el aporte de sedimentos ricos en nutrientes provenientes del fondo de sus cuevas, se evaluó también el efecto de los montículos de sedimento generados por *C. granulata*, marcando diez montículos en los que se hayan visto semillas atrapadas. Los montículos fueron cercados por cajas de 25cm x 15cm x 10cm (malla de 4 mm) para evitar que los cangrejos u otros organismos las destruyan durante el experimento. Como control se marcaron pequeñas áreas sin montículos pero también lindantes a cuevas. Luego se cuantificó el número de germinaciones de *S. densiflora*. Cada tratamiento fue repetido 9 veces. Los tratamientos fueron revisados cada 15-30 días durante un año.

Con el objeto de evaluar el potencial de germinación de las semillas de *S. densiflora* se incubaron en cápsulas de Petri semillas obtenidas al azar y provenientes de plantas de áreas con y sin mangrejales. Las semillas se incubaron en grupos de 35 por cápsula (5 cápsulas por área) y las condiciones de la cámara de germinación fueron 12 hs de luz alternadas con 12 hs de oscuridad a una temperatura de 15 °C, según se recomienda para otros miembros de la tribu *Chloridae*. Las semillas fueron previamente esterilizadas externamente con Hipoclorito de Sodio al 0.05% para evitar la contaminación por hongos. Al cabo de 12 días se cuantificó el porcentaje de semillas germinadas.

#### **Dispersión de semillas de *Spartina densiflora***

Se evaluó la hipótesis de emigración de semillas del pastizal colocando redes (40cm alto, 1m largo y 0.2mm de malla) en la salida de arroyos vaciaderos de pastizales inundados, durante la época de dispersión de semillas por *S. densiflora*. Las redes se colocaron en zigzag de modo de facilitar la colección de semillas transportadas por el agua. Al cabo de una semana se cuantificó el número de semillas de *S. densiflora* del lado interno de la red para estimar si existe migración de semillas desde el pastizal. Debido a restricciones legales para colocar redes dentro de la reserva, solo se pudo realizar una evaluación parcial de estas variables, contando con dos réplicas en canales internos. Esta observación se complementó con la cuantificación de semillas de *S. densiflora* en la línea de resaca costera cercana a la boca de la laguna. Para esto se tomaron 4 muestras (20cm x 10cm) distanciadas 10 m unas de otras sobre la línea de resaca en la costa. Luego, se separaron y contaron las semillas de *S. densiflora* y se estimó su densidad por metro lineal de resaca. El muestreo se realizó sobre el lado de deposición sedimentaria del canal principal de la laguna en su parte más cercana a la boca. Dicho muestreo se realizó al final de la etapa dispersión de semillas de *S. densiflora* (15 de Marzo 2000), tomando las muestras en la línea de resaca generada al retirarse el agua luego una marea alta.

Existen antecedentes mencionando que las semillas de *Spartina* sp pueden colonizar áreas lejanas a las de donde provienen, transportadas por el agua de mar (Saint Yves 1932). Para investigar la capacidad de las semillas para mantenerse a flote luego de ser liberadas de la planta madre, se colocaron semillas de *S. densiflora* en recipientes de 300 cm<sup>3</sup> (10 recipientes con 10 semillas por recipiente) y se cuantificó el tiempo promedio al que se hundía el 100% de las semillas. La duración del experimento fue hasta el hundimiento de la última semilla. Los recipientes fueron esterilizados con Hipoclorito de Sodio al 5 % para impedir la formación de hongos, llenados con agua destilada y cerrados herméticamente luego de colocar las semillas con el mismo objetivo. También se esterilizaron externamente las semillas con una solución de Hipoclorito de Sodio al 0.05%. Para evaluar la capacidad de las semillas para permanecer a flote bajo condiciones de turbulencia se colocaron dos semillas en un tubo de vidrio (3 cm de diámetro y 12 cm de largo) con agua de la laguna, que fue puesto en un agitador y controlado cada 5 minutos hasta que las semillas se hundieran. Luego se estimó el tiempo promedio que tarda una semilla en hundirse. El procedimiento se repitió 10 veces con semillas obtenidas al azar en el campo.

**Análisis estadístico:** Las hipótesis nulas de ausencia de diferencias de cada variable entre áreas con y sin cangrejos se evaluó mediante el uso de Test de t con aproximación de Welch (Zar 1984). Cuando se detectó heteroscedasticidad (F-test), las diferencias fueron evaluadas mediante de un test no paramétrico (Zar 1984). Las diferencias entre más de dos variables fueron evaluadas mediante el uso de ANOVA. Dado el relativamente bajo número de replicas (4 en cada tratamiento), las diferencias entre los tratamientos de inclusión, exclusión, y control provenientes de áreas con pastos maduros y en rebrote se evaluaron por separado (Zar 1984).

## Resultados

### Relaciones entre la presencia de cangrejos y la producción de estructuras reproductivas sexuales, dispersión y germinación de semillas de *Spartina densiflora*

No se hallaron diferencias en la densidad de inflorescencias entre áreas con cangrejos ( $x = 16.5 \text{ m}^{-2}$ ,  $de = 10.3$ ) y sin cangrejos ( $x = 9.8$ ,  $de = 8.4$ ,  $t = 1.58$ ,  $gl = 9$ ,  $p > 0.05$ ). La dimensión de las inflorescencias (i.e. ancho basal x alto) fue mayor en áreas con cangrejos ( $x = 28.3 \text{ cm}^2$ ,  $de = 6.3$ ) que en áreas sin cangrejos ( $x = 16.9 \text{ cm}^2$ ,  $de = 4.3$ ;  $t = 6.2$ ,  $gl = 14$ ,  $p < 0.05$ ). El mismo patrón fue observado en la altura de los ejes de las inflorescencias (con cangrejos:  $x = 67.47 \text{ cm}$ ,  $de = 10.3$ ; sin cangrejos:  $x = 48.36 \text{ cm}$ ,  $de = 6.1$ ;  $t = 6.14$ ,  $gl = 28$ ,  $p < 0.05$ ), y también en el peso de estos ejes (con cangrejos:  $x = 4.6 \text{ g}$ ,  $de = 1$ ; sin cangrejos:  $x = 2.8 \text{ g}$ ,  $de = 0.7$ ;  $t = 5.7$ ,  $gl = 28$ ,  $p < 0.05$ ).

No se hallaron diferencias significativas en el peso de las semillas en áreas con ( $x = 2.3 \text{ mg}$ ,  $de = 0.4$ ) y sin cangrejos ( $x = 1.8 \text{ mg}$ ,  $de = 0.6$ ;  $t = 1.93$ ,  $gl = 18$ ,  $p > 0.05$ ). La viabilidad de semillas fue mayor en áreas pobladas por cangrejos (33%) que en las otras (8%). La densidad de semillas sobre la superficie fue mayor en áreas con cangrejos ( $x = 74.9$ ,  $de = 36.4$ ) que en áreas sin cangrejos ( $x = 0.3$ ,  $de = 1$ ;  $t = 4.29$ ,  $gl = 29$ ,  $p < 0.05$ ).

Dentro de las áreas pobladas por cangrejos la distribución espacial de las semillas fue agrupada ( $x = 9.36$  semillas,  $de = 11.4$ ,  $n = 30$ ). En torno a las cuevas seleccionadas se halló un promedio de 4.3 semillas ( $de = 2.9$ ,  $n = 20$ ; máximo: 12). En las áreas entre cuevas no se hallaron semillas. Considerando que hay 70 cuevas por metro cuadrado (hasta 100; Iribarne et al., 1997), los resultados muestran que en un primer muestreo hubo 74.9 semillas por  $\text{m}^2$  sobre el suelo de las áreas con cangrejos luego de un período de liberación de semillas, mientras que en las áreas sin cangrejos casi no hallaron semillas. Luego de cuatro días se halló una mayor concentración de semillas en las cuevas con una incorporación promedio de 102 semillas por metro cuadrado. No se hallaron reclutas de *S. densiflora* ni en áreas con cangrejos ni en áreas sin ellos en ninguno de los muestreos realizados.

### Evaluación experimental del efecto de los cangrejos sobre la producción de estructuras reproductivas sexuales, dispersión y germinación de semillas de *Spartina densiflora*

Las diferencias en largo (rebrote:  $F = 8.1$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0.05$ ; maduro:  $F = 0.4$ ,  $gl = 2$ ,  $p > 0.05$ ) y peso (rebrote:  $F = 4.9$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0.05$ ; maduro:  $F = 0.3$ ,  $gl = 2$ ,  $p > 0.05$ ) de los ejes reproductivos se muestra en la Figura 1. El experimento con plantas en rebrote no mostró diferencias significativas en el número de espigas (control:  $x = 73$ ,  $de = 62.8$ , exclusión:  $x = 95$ ,  $de = 21.6$ , inclusión:  $x = 146$ ,  $de = 69.8$ ;  $F = 1.8$ ,  $gl = 2$ ,  $p > 0.05$ ). En el experimento con pasto maduro tampoco se hallaron diferencias significativas (control:  $x = 20.3$ ,  $de = 6.9$ ; exclusión:  $x = 41$ ,  $de = 61.1$ , inclusión:  $x = 272.7$ ,  $de = 456.5$ ;  $F = 1.1$ ,  $gl = 2$ ,  $p > 0.05$ ).

No se hallaron diferencias en el número de inflorescencias en flor entre tratamientos (rebrote:  $x = 6$ ,  $de = 3.3$ ,  $n = 4$ ;  $F = 0.03$ ,  $p > 0.05$ ; madura:  $x = 0.25$ ,  $de = 0.5$ ,  $n = 4$ ;  $F = 1.11$ ,  $p > 0.05$ ). Tampoco en las inflorescencias en etapa de liberación (rebrote:  $x = 4$ ,  $de = 3.3$ ,  $n = 4$ ,  $F = 1.67$ ,  $p > 0.05$ ; madura:  $x = 4.25$ ,  $de = 3.2$ ,  $n = 4$ ;  $F = 0.005$ ,  $p > 0.05$ ). En el experimento con rebrote, los ejes reproductivos fueron de mayor tamaño en las inclusión ( $x = 23.5 \text{ cm}^2$ ,  $de = 4.9$ ) que el control ( $x = 16.7 \text{ cm}^2$ ,  $de = 1.6$ ) y exclusión ( $x = 17.4 \text{ cm}^2$ ,  $de = 2.9$ ;  $F = 4.9$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0.05$ ; Tukey:  $p < 0.05$ ). Sin embargo no hubo diferencias entre estos dos últimos. En el experimento con plantas maduras no se hallaron diferencias significativas pero la tendencia fue similar (inclusión:  $x = 21.3 \text{ cm}^2$ ,  $de = 7.4$ ; control:  $x = 19.1 \text{ cm}^2$ ,  $de = 1.9$ ; exclusión:  $x = 21.1 \text{ cm}^2$ ,  $de = 2.5$ ;  $F = 0.27$ ,  $gl = 2$ ,  $p > 0.05$ ).

Las comparaciones entre tratamientos del número (rebrote:  $F = 1.8$ ,  $gl = 2$ ,  $p > 0.05$ ; maduro:  $F = 1.1$ ,  $gl = 2$ ,  $p > 0.05$ ), peso (rebrote:  $F = 0.3$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0.05$ ; maduro:  $F = 0.02$ ,  $gl = 2$ ,  $p > 0.05$ ), y viabilidad (rebrote:  $F = 0.5$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0.05$ ; maduro:  $F = 0.9$ ,  $gl = 2$ ,  $p > 0.05$ ) de semillas de *S. densiflora* se muestran en las Figura 2. Se colectaron hasta 4 semillas en las cuevas artificiales ( $x = 2$ ,  $de = 2$ ,  $n = 10$ ). El total de semillas retenidas por las cuevas (i.e. dentro de las cuevas + en la boca) fue de 560 por metro cuadrado de espartillar. Esto constituye el 12% del total promedio generado en los

tratamientos de mayor producción de semillas (inclusión de cangrejos: 4637 semillas $\text{m}^2$ ).

Considerando los valores máximos del número de semillas dentro de las cuevas, número de semillas en torno a las cuevas y número de cuevas por metro cuadrado ( $[4 + 12] \times 70$  respectivamente) la cifra aumenta a 1120 semillas $\text{m}^2$ , que constituye el 24% de lo producido en las inclusiones de cangrejos. Al final del periodo experimental no se detectó germinación de semillas en ninguno de los tratamientos de ninguno de los experimentos.

### Dispersión de semillas de *Spartina densiflora*

El número promedio de semillas retenidos en las redes fue 9.5 (de = 4.5, n = 2). La densidad promedio de semillas de *Spartina densiflora* estimada por metro lineal de resaca fue 825 (de = 225, n = 4). En el experimento de flotabilidad todas las semillas se mantuvieron a flote durante 49 días. En ese momento se comenzaron a formar hongos en la parte superior de las semillas que quedaban sobre la superficie del agua uniéndose a semillas vecinas, por lo que se dio por terminado el experimento. Todas las semillas colocadas en el agitador con turbulencia máxima, conservaron su flotabilidad por dos días. En ninguno de los experimentos se hallaron reclutas, ni germinación de *S. densiflora*.

### Discusión

*Spartina* es un género de plantas halófilas que pueblan zonas costeras regularmente bañadas por el mar en todo el mundo con excepción de las áreas ecuatoriales donde serían reemplazadas por manglares (Bertness 1999). En general, la razón de su éxito en las áreas en que habita se relaciona principalmente con su alta plasticidad fenotípica y fisiológica que le permiten tolerar las condiciones físicas extremas del ambiente. Este género se caracteriza por poseer un bajo (o nulo; Schreber 1789) esfuerzo reproductivo sexual creciendo principalmente mediante el desarrollo de tallos subterráneos

rizomas) de los que surgen los ejes foliares y florales (Parodi 1919, Moberley 1956, pero ver Silander y Antonovics 1979). Este tipo de crecimiento podría favorecer su tolerancia a la herbivoría, al corte artificial ó incendio de las estructuras aéreas, así como colonizar áreas desnudas circundantes (Daehler y Strong 1996). Así, *Spartina* spp pueden colonizar áreas que se tornan inaccesibles para otras plantas y una vez instaladas, hay relativamente pocos factores físicos o biológicos que las puedan perjudicar (Daehler y Strong 1996). La concordancia entre los patrones observados y los resultados experimentales hallados en este trabajo sugieren que los cangrejos favorecen la producción de estructuras para la reproducción sexual de *S. densiflora*. Este efecto sería mayor cuando la actividad de los cangrejos es combinada con disturbios que induzcan el rebrote de las plantas (ej. cortes, incendios, herbivoría). Los cangrejos también incrementan la retención de semillas en el sustrato hasta un 24% (de las semillas producidas), afectando su dispersión a escala local, e incrementan un 665% la producción de semillas favoreciendo la dispersión de *S. densiflora* a escala regional.

La respuesta a la actividad de los herbívoros podría ser modificada por el estado de madurez de las plantas (Crawley 1997). En el pastizal maduro no hubo herbivoría mientras que en el pastizal en rebrote sí (capítulo 4). Las plantas que están recuperándose del corte, distribuyen los nutrientes adquiridos a la formación de las nuevas hojas, indispensables para fotosíntesis (capítulo 4). Este tipo de redistribución de nutrientes requiere un gasto de energía y no puede hacerse por tiempo indefinido (Crawley 1997). Es posible que este esfuerzo sumado a la herbivoría de los cangrejos, pueda generar una situación de estrés que induzca una mayor producción de estructuras reproductivas. La asignación de recursos a las semillas se divide entre número y tamaño (Harper et al. 1970). Los resultados muestran que las plantas maduras con inclusión de cangrejos generan semillas más pesadas que el resto con una tendencia a incrementar su cantidad también lo que podría estar indicando una enorme flexibilidad fisiológica para la generación de semillas. Por otro lado, en los tratamientos con plantas en rebrote, la producción de semillas fue mucho menor que la de las plantas maduras, observándose la

misma tendencia en las dimensiones de los ejes reproductivos. Estos resultados sugieren que las plantas más estresadas (cortas + herbivoría) asignan los recursos principalmente al restablecimiento de las estructuras fotosintetizadoras. El incremento del tamaño de los ejes reproductivos sugiere que la dispersión de las semillas sería mayor en los tratamientos con inclusión de cangrejos. No obstante, la falta de diferencias entre tratamientos con plantas maduras sugiere que el efecto aislado de los cangrejos es mayor cuando se combina con disturbios que induzcan el rebrote.

La gran producción de semillas registrada en este trabajo sugiere que *Spartina densiflora* posee la estrategia de reproducción sexual bien desarrollada, lo que podría hacer particularmente exitosa su dispersión hacia áreas costeras favorables y disponibles para su colonización (Daehler y Strong 1996). Plantas con mayor número de semillas podrían tener una mayor supervivencia tras el paso de un disturbio, lo que adquiere mayor importancia si el genet (*sensu* Keys y Harper 1974) parental muere (Harper et al. 1970). Este mecanismo podría ser especialmente importante para plantas como *S. densiflora*, de rizomas relativamente cortos (Cabrera y Zardini 1978). Cualquier forma de depredación podría reducir substancialmente la eficacia de la reproducción de una planta (Harper et al. 1970). No obstante, las plantas pueden responder a la herbívora incrementando la partición a órganos de reproducción sexual (Howe y Westley 1988). Estos resultados no sugieren diferencias en la sincronía floral ni en la abundancia de ejes florales, pero muestran una tendencia general a incrementar el número y el peso de semillas en los tratamientos con inclusión de cangrejos.

Si bien el porcentaje de germinación en laboratorio de semillas aptas para la germinación (i.e. llenas) en *Spartina densiflora*, puede ser elevado (hasta el 69 %), la proporción de semillas vanas también lo es (90-95 %; Nieva 1996). En este estudio se trabajó con semillas obtenidas al azar en el campo lo que permite evaluar los porcentajes de germinabilidad real de las semillas de *S. densiflora*, evitando la selección artificial de semillas aptas que podría dificultar la interpretación ecológica de los resultados cuando son analizados fuera de un marco de "aptitudes potenciales" para la germinación de

las semillas. Considerando porcentajes de 90-95 % de semillas vanas y 65 % de germinabilidad, el porcentaje de germinabilidad real sería 7-3 % respectivamente. Por lo que germinaría 1 de cada 14-33 semillas respectivamente, considerando condiciones ideales y en el campo. A pesar del gran número estimado de semillas producidas, en este trabajo no se registró germinación ni establecimiento de reclutas tanto en condiciones naturales como en las experimentales. Esta baja incorporación de reclutas podría deberse a que las condiciones ambientales locales (ej. fotoperíodo, salinidad, temperatura) no son favorables (Marks y Mullins 1990, Nieva 1996). Incluso podrían existir mecanismos regulación alelopática en la incorporación de reclutas a la población establecida (Lovett Doust y Lovett Doust 1988). No obstante, la germinación y supervivencia de los reclutas podría ser mayor en áreas que reúnan condiciones más propicias (Daehler y Strong 1996). Por otro lado, tanto las semillas como los reclutas establecidos momentáneamente podrían morir rápidamente antes de salir del sustrato por estrés térmico, deshidratación y compactación del sustrato arcilloso, comunes en estos ambientes (Nieva 1996; ver capítulo 5).

La dispersión es conocida como una estrategia evolutivamente estable, que tiende a disgregar a los integrantes de una población incrementando sus posibilidades de sobrevivir (Maynard Smith 1972). El incremento del largo de los ejes reproductivos favorece la dispersión respecto de la planta madre a pequeña escala. Luego de desprenderse y caer sobre el suelo, la esperanza de vida de una semilla podría ser inversamente proporcional a la distancia de la planta madre. No obstante, en los casos en que la planta madre es afectada por un disturbio, la posibilidad de caer en un sitio seguro para una semilla podría ser directamente proporcional a la distancia a la que ésta es dispersada. Bajo el efecto de los cangrejos, y dado que *Spartina densiflora* posee rizomas cortos (Cabrera y Zardini 1978), un eje más alto maximizaría la distancia a la que la semilla caerá de la planta madre, incrementando sus posibilidades de colonizar sitios seguros a pequeña escala. La producción estimada de ejes más robustos se relaciona directamente con un mejor sostén de espigas con más semillas y de mayor peso.

Variaciones en el número y forma de las semillas y frutos pueden constituir mecanismos que favorecen la persistencia en el tiempo de especies de plantas que son temporalmente sometidas a un estrés físico o biológico (Howe y Westley 1988; Lovett Doust y Lovett Doust 1988). *Spartina densiflora* podría colonizar más exitosamente áreas sin plantas mediante el establecimiento de semillas (Daehler y Strong 1996). Se sabe que semillas de *Spartina* spp podrían permanecer en flotación en agua de mar durante un periodo de al menos 9 días. Como las semillas de estas plantas poseen un porcentaje máximo de germinación a salinidad bajas (Ungar, 1978; Nieva 1996), el agua de mar podría ser un excelente medio de transporte disminuyendo la probabilidad de germinación durante la dispersión. Como sucede con otras plantas halófilas (Ungar 1978), las semillas de *S. densiflora* podrían flotar en el agua de mar por largos periodos y luego establecerse y germinar. La gran capacidad de flotación de las semillas analizadas favorecería su transporte por corrientes superficiales como sucede con larvas de varios invertebrados. Así, dependiendo de la velocidad y dirección de las corrientes, las semillas de estas plantas podrían dispersarse a grandes distancias por agua de mar y luego establecerse en áreas favorables. Cuando mayor sea el número de semillas que se liberen, mayor sería el probabilidad de arribar a "sitios seguros" (*sensu* Harper 1977; pero ver Saint-Yves 1932).

Las semillas de *Spartina* se caracterizan por tener cilios (*sensu lato*) en las glumas, aumentando su superficie (Parodi 1919), lo que les permite quedar retenidas por la tensión superficial del agua favoreciendo su dispersión (Vivian-Smith y Stiles 1994). Los resultados mostraron que las semillas de *S. densiflora* tienen una buena capacidad de flotación bajo condiciones contrastantes de turbulencia. Por otro lado, las semillas con textura áspera, cilios, pueden adherirse a la piel y plumas de animales que sirven de agente transportador durante sus migraciones entre ambientes pudiendo favorecer su dispersión a escala regional (Vivian-Smith y Stiles 1994).

La distribución agrupada de semillas en torno a las cuevas del pastizal podría ser consecuencia de los procesos hidrodinámicos de los que participan las cuevas de cangrejos en la marisma. En estas

areas, luego de cada marea, se forman pozas (depressiones del terreno que suelen ser inundadas por lluvias y/o mareas) que acumulan agua aún luego de la bajante (Bertness 1999). Luego, mientras las pozas se deshidratan el agua residual se va acumulando en las partes más deprimidas, acumulando allí todas las partículas que estaban en suspensión (Bertness 1999; A. Bortolus obs. pers.). Del mismo modo que las partículas de sedimento y detritos vegetales, son atrapadas dentro de las cuevas de *Chasmagnathus granulata* (Iribarne et al 1997, Bortolus e Iribarne 1999), las semillas fueron incorporadas al sustrato o reunidas en torno a la boca de estas cuevas. En este estudio, las cuevas artificiales atraparon semillas de *Spartina densiflora* en solo cuatro días, lo que muestra la velocidad que poseen las cuevas para alterar la dinámica de dispersión. No obstante, no hay evidencias de que los cangrejos ingieran las semillas que son atrapadas en sus cuevas (ver Iribarne et al. 1997). Las cuevas de cangrejos podrían favorecer su retención en el banco de semilla local (en la magnitud mencionada más arriba), incrementando la probabilidad de la población de persistir en el área aun luego de disturbios extremos (ej. fuego).

El efecto de las interacciones indirectas sobre la estructuración de comunidades es una materia relativamente nueva de estudio (ej. Wootton 1992, Wootton 1993), así como el estudio de las tendencias no significativas estadísticamente pero de relevancia ecológica (ej. Below 1999). Muchas veces es difícil describir el mecanismo preciso mediante el cual se produce un cambio en una comunidad, pero se pueden individualizar los organismos que los generan y la magnitud relativa de su efecto. Tanto por mecanismos directos (herbivoría) como indirectos (i.e: remoción de sedimento, alteración de la dureza, percolación, y distribución de la materia orgánica; Bortolus e Iribarne 1999) los cangrejos podrían afectar la estructura de la comunidad local. Más aún, al favorecer la dispersión de una especie potencialmente invasora, podrían estar afectando comunidades distantes.

Figuras



Figura 11. Ejemplares y altura de 2.00 cm de *Poaa. densiflora* en tratamientos con *Acacia*, control e indicador de *Chusquea* creciendo en áreas donde las plantas fueron inicialmente quemadas y no cortadas. En todos los casos  $n=10$ . Líneas horizontales indican probabilidades  $P=0.05$  distribuciones lognormal e  $P=0.05$  distribuciones normales. Los límites de las cajas representan el 25 y 75 percentil de los datos, los límites de los bigotes el 10 y 90 percentil, y las líneas dentro de los bigotes corresponden a la mediana.

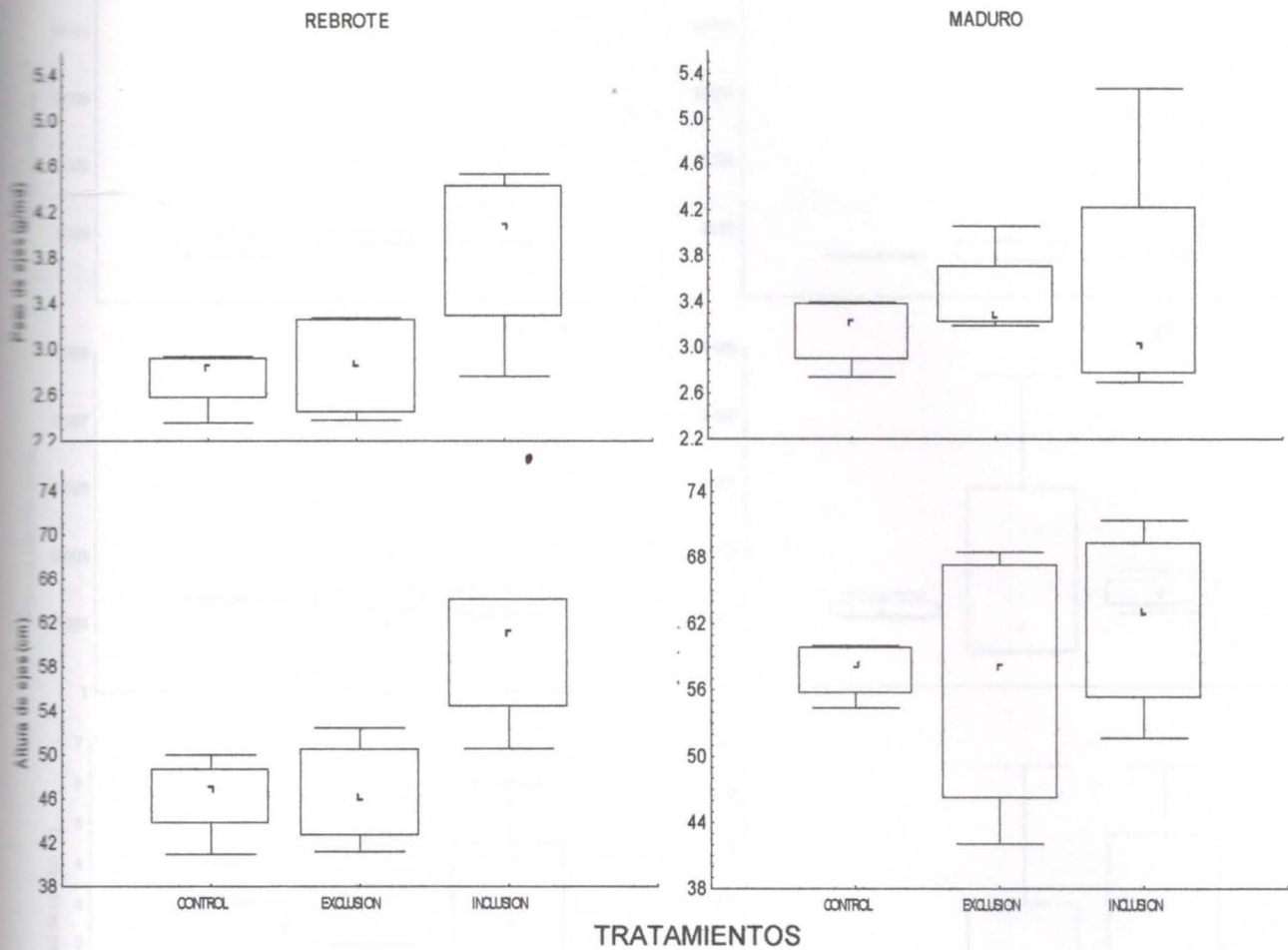


Figura 1: Biomasa y altura de ejes reproductivos de *Spartina densiflora* en tratamientos con exclusión, control e inclusión de *Chasmagnathus granulata*, en áreas donde las plantas fueron inicialmente cortadas y no cortadas. En todos los casos: n = 4. Líneas continuas indican probabilidades <0.05. Los valores de poder estadístico hallados son en todos los casos <0.6. Los límites de las cajas representan el 75 y 25 percentil de los datos, las líneas el 10 y 90 percentil, y las marcas dentro de las cajas constituyen la mediana.

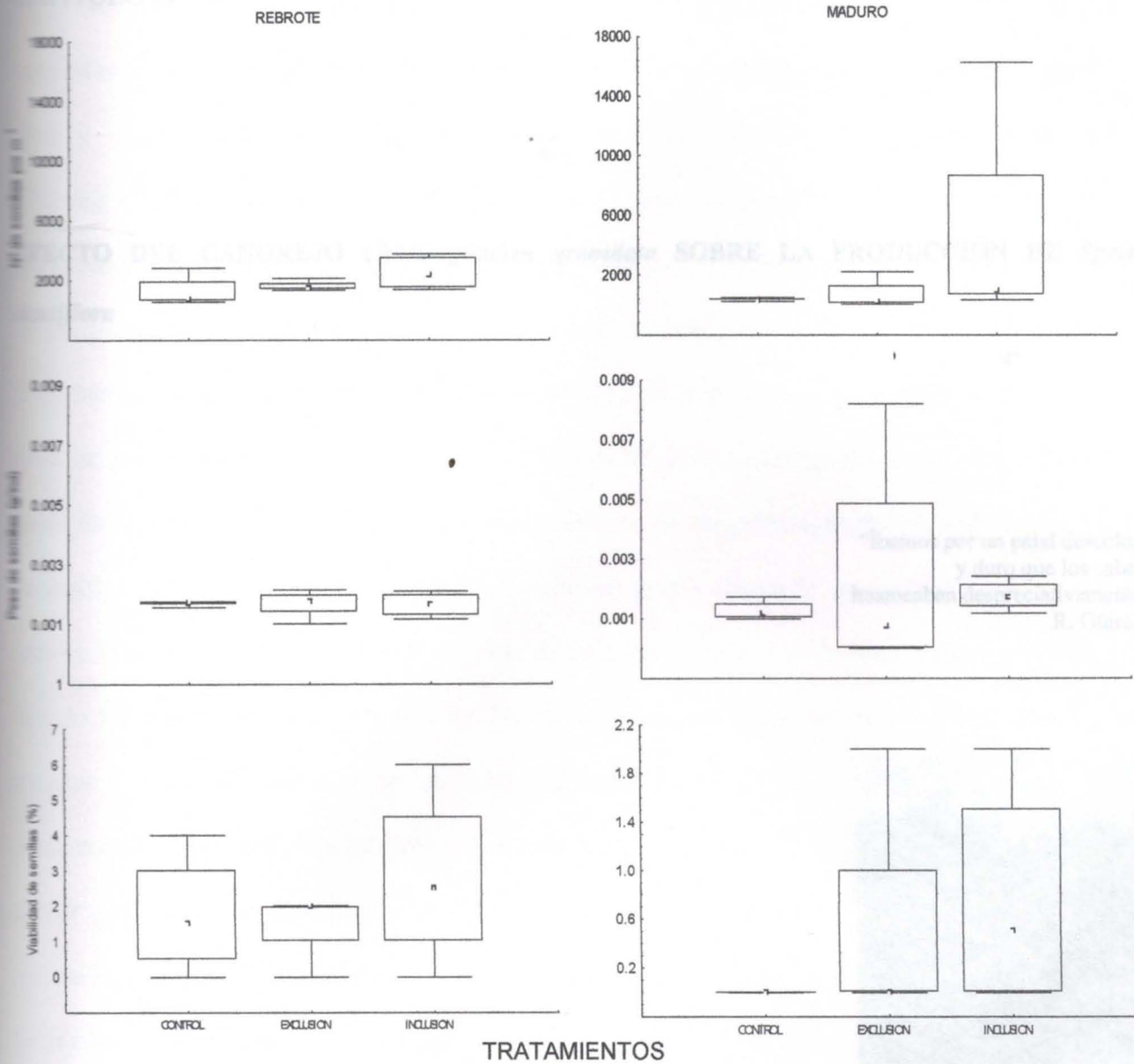


Figura 2: Densidad, peso y viabilidad de semillas de *Spartina densiflora* en tratamientos con exclusión, control e inclusión de *Chasmagnathus granulata*, en áreas donde las plantas fueron inicialmente cortadas y no cortadas. En todos los casos: n = 4. Líneas continuas indican probabilidades <0.05. Los valores de poder estadístico hallados son en todos los casos <0.6. Los límites de las cajas representan el 75 y 25 percentil de los datos, las líneas el 10 y 90 percentil, y las marcas dentro de las cajas constituyen la mediana.

## CAPÍTULO IV

### EFFECTO DEL CANGREJO *Chasmagnathus granulata* SOBRE LA PRODUCCIÓN DE *Spartina densiflora*

“Íbamos por un pajal descolorido  
y duro que los caballos  
husmeaban despreciativamente...”  
R. Güiraldes



Plantas “maduras” de *Spartina densiflora*

### Resumen

Los pastizales costeros dominados por *Spartina* spp, cumplen un rol importante en el flujo de nutrientes de los ambientes estuariales. El objetivo de este capítulo fue evaluar durante un lapso de dos años y mediante el uso de una metodología no-destructiva, el efecto del cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* sobre: la producción de biomasa en pie, altura, densidad, reclutamiento y mortalidad de macollos; así como superficie potencialmente fotosintética de pastizales de *Spartina densiflora* en dos estados de madurez contrastantes. También se evaluó si los cangrejos afectan la degradación de detritos vegetales en el sustrato. Para esto se trabajó en áreas de pastizal maduro y en áreas de pastizal rebrotando luego de cortar al ras todas las estructuras aéreas. También se evaluó el grado de degradación de detritos vegetales en el sustrato de la marisma, mediante la técnica con bolsas de detritos. Los resultados sugieren que *C. granulata* puede afectar la producción de *S. densiflora* a corto y mediano plazo cuando la proporción de rebrotes es alta. No obstante, este efecto disminuye cuando las plantas alcanzan su madurez. En las áreas sin cortar, no se observaron diferencias entre tratamientos para la mayoría de las variables analizadas durante el tiempo de experimentación. En las áreas cortadas, los cangrejos afectaron la biomasa en pie total de *S. densiflora* llegando a ser 31 % mayor donde los cangrejos fueron excluidos experimentalmente que en los otros tratamientos (i.e. inclusión y control). Este efecto se mantuvo hasta un año después de iniciado el experimento, haciéndose incluso más marcado. Los efectos más notorios se observaron en el tratamiento de exclusión donde el número de hojas vivas, el área foliar fotosintética, y la densidad de macollos vivos mostraron los mayores valores, sin embargo la densidad de macollos muertos en pie fue menor. La densidad de macollos vivos para cada cohorte analizada tendió a disminuir cuando la densidad de cangrejos era mayor. Utilizando el método de las bolsitas de detritos, se determinó que la biomasa de detritos vegetales perdida luego de un año fue un 10 % mayor en las exclusiones de cangrejos a los 15 cm de profundidad pero no se observaron cambios en los detritos subsuperficiales (a los 5 cm). Los

resultados muestran que los mecanismos ecológicos operantes en el lugar de estudio pueden ser muy diferentes e incluso opuestos a los informados para las marismas de EEUU, a pesar de su similitud ambiental y paisajística. (Day et al. 1999, Adams et al. 1999, Hartz y Bortolus 1999) y, en relación al sistema de mareas, en donde muestra y se relaciona también, a grandes rasgos, con los movimientos de mareas (et al. 1999, 1977). Cada comunidad vegetal tiene un rol muy importante, los detritos transportados por agua en la deriva desde terrenos más elevados, también ocasionan cambios en el comportamiento de las aves, por la pérdida de sus hábitats para descansar y dormir, etc. (Day et al. 1999). En este caso, se trata de un tipo de detritación que se da en el momento de la marea alta, por lo que los pájaros, probablemente, se alimentan de los restos que quedan en las marismas (Day et al. 1999). Por otro lado, el follaje de *Spartina* spp. es el componente principal de los sistemas vegetales marinos y estuarinos (Adams 1993, Mitsch y Gosselink 1993), y como la disponibilidad de sus semillas depende de su calidad nutritiva regulan la productividad de la comunidad herbívora y granívora (Day et al. 1999, Vince et al 1981).

Las plantas de *Spartina* spp. son consideradas resistentes a la acción de muchos herbívoros, los que generalmente se ven de un papel importante en la regulación de su productividad y producción (Valiela 1984, Day et al. 1999). Por consiguiente, estudios recientes muestran que en marismas del Atlántico (norte) el caracol *Chasmagnathus granulata* puede afectar la morfología y la biomasa de *S. alterniflora* (capítulo 2, Bortolus e Irribarne 1999). Este caracol es una especie muy activa que habita y caracteriza las comunidades de marismas (Mitsch 1984), de lo que puede hablar en muchos ambientes costeros-estuarinos, particularmente las áreas de marismas de alta productividad (Bortolus de Irribarne), como en las áreas estudiadas en Irribarne (1984, Irribarne et al. 1987, Irribarne et al. 1994). Por medio de la remoción del sedimento estos organismos pueden causar los cambios en las propiedades físicas del suelo (Irribarne et al. 1984, Bortolus e Irribarne 1999, Bortolus e Irribarne 2000).

## Introducción

Los pastizales costeros dominados por *Spartina* spp, cumplen un rol importante en el flujo de nutrientes (Odum 1972, Day et al. 1989, Adam 1993, Mitsch y Gosselink 1993) aportando al sistema su propia materia muerta y reteniendo detritos orgánicos ingresados con los movimientos mareales (ej. Odum 1972). Dado que estos pastizales se hallan en terrenos bajos, los detritos transportados por agua de lluvia desde terrenos más elevados, también quedarían retenidos en el espartillar disminuyéndose así la pérdida de este material fuera del sistema (de Cabo et al. 1995). Si bien es una idea discutida, este tipo de ambientes suelen ser considerados como uno de los más productivos, proveyendo alimento a las tramas tróficas estuariales del mundo (Day et al. 1989). Por otro lado, el follaje de *Spartina* spp en sí constituye el hábitat de numerosos organismos macro y meso-faunales (Adam 1993, Mitsch y Gosselink 1993), y tanto la complejidad de su estructura espacial como su calidad nutritiva regulan la abundancia de invertebrados herbívoros y predadores (Kirchner 1977, Vince et al 1981).

Las plantas halófilas, como *Spartina* spp, son comúnmente consideradas resistentes a la acción de muchos herbívoros, los que generalmente carecen de un papel importante en la regulación de su distribución y/o producción (Valiela 1984, Day et al. 1989). No obstante, estudios recientes muestran que en marismas del Atlántico Sudoccidental el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* puede afectar la morfología y la biomasa de *S. densiflora* a corto plazo (capítulo 2, Bortolus e Iribarne 1999). Este cangrejo es una especie muy activa que domina y caracteriza las comunidades denominadas cangrejales (Boschi 1964). Se lo puede hallar en muchos ambientes costeros-estuariales incluyendo tanto las áreas no vegetadas (i.e. planicies barrosas de inundación), como en las áreas vegetadas (Boschi 1964, Santos et al. 1987, Spivak et al. 1994). Por medio de la remoción del sedimento estos cangrejos puede cambiar las características físico-químicas del suelo (Iribarne et al. 1997, Bortolus e Iribarne 1999, Botto e Iribarne 2001).

Dada la importancia de estos pastizales como productores y distribuidores de nutrientes a escala global (Day et al. 1989, Mitsch y Gosselink 1993), se han invertido grandes esfuerzos a lo largo de los últimos 30 años, en estimar su producción de modo preciso. Las técnicas destructivas (i.e. cosechado, secado y pesado de muestras), involucran deficiencias metodológicas que generalmente derivan en la subestimación (por pérdida de material) o la sobreestimación (por adición de material exógeno) del parámetro de interés (Dai y Wiegert 1996a). Durante los últimos años, los estudios de producción vegetal en los ambientes estuariales se comenzaron a realizar utilizando metodologías no destructivas (ej. Morris y Haskin 1990, Dai y Wiegert 1996a,b). Al menos a nivel de poblaciones ya establecidas, la dinámica de la mayoría de las especies que componen los pastizales costeros depende más del crecimiento vegetativo (i.e. propagación clonal) que del reclutamiento por reproducción sexual (Adam 1993). En las plantas con capacidad de propagación clonal es difícil determinar individuos verdaderos y por eso las poblaciones que integran pueden ser vistas como poblaciones de hojas o de macollos (ejes vegetativos). Así, los cambios en la natalidad, crecimiento y mortalidad de estos macollos, pueden trasladarse a niveles de producción poblacional (Dai y Wiegert 1996a,b). Si bien estas técnicas tuvieron buena aceptación, la precisión en la estimación de la producción de estas plantas sigue siendo cuestionada (de Leeuw et al. 1996).

La estimación de la producción en ambientes fragmentados podría ser errónea sino involucra una ponderación de las áreas contrastantes. Por ejemplo, el uso del fuego sin control en la laguna costera Mar Chiquita genera grandes parches en diferentes estados de recuperación (Bortolus et al. 1999). En este ambiente, la productividad estimada en cualquiera de estas áreas no sería representativa de las otras. La estimación de la biomasa neta en pie y su arquitectura (ej. altura, grado de inclinación de la planta) constituye una buena herramienta para evaluar el efecto relativo de los herbívoros sobre la producción y estructura del ambiente (ej. Bertness 1985, Bortolus e Iribarne 1999). La estimación de estas variables podría optimizarse mediante el uso de técnicas no destructivas, facilitando las

mediciones y evitando el deterioro de las áreas bajo estudio, muchas veces localizadas en reservas o áreas naturales en conservación. Este tipo de metodologías son especialmente aptas para plantas como *Spartina* que tiene macollaje no solo extra- sino intravaginal, minimizando la posibilidad de que haya reclutas solamente en la periferia de las unidades experimentales estudiadas.

Si bien las marismas del Atlántico Noroccidental han sido muy estudiadas (ej. Teal 1962, Odum y Fanning 1973, Hopkinson et al. 1980, Dai y Wiegert 1996a,b); hay relativamente pocos trabajos basados en la producción primaria y su relación con los herbívoros en las marismas del Hemisferio Sur (ej. Lana et al. 1991, Costa y Davy 1992, Bortolus e Iribarne 1999). El objetivo de este capítulo es evaluar durante un lapso de dos años, el efecto del cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* sobre una marisma Argentina de *Spartina densiflora*. Específicamente, este estudio se centra en el efecto de los cangrejos sobre: (1) la producción de biomasa en pie, (2) altura, densidad, reclutamiento y mortalidad de macollos; y (3) superficie potencialmente fotosintética de pastizales en dos estados de madurez contrastantes. Las variables analizadas son relevadas mediante el uso de una metodología no-destructiva de muestreo. Con el objetivo de evaluar si los *C. granulata* afecta la degradación *in situ* de la biomasa producida por *S. densiflora*, también se evalúa experimentalmente el efecto de los cangrejos sobre la degradación de detritos vegetales a diferentes profundidades en el sustrato de la marisma.

### Materiales y Métodos

**Área de estudio:** Los experimentos con manipulación de cangrejos fueron realizados en un área de marisma baja (i.e. pastizal costero inundado dos veces por día) de 400 m<sup>2</sup> poblada exclusivamente por *S. densiflora* y habitada por *C. granulata*. El área fue seleccionada considerando su homogeneidad de cobertura, altura, aspecto general de las plantas y homogeneidad en la densidad de cangrejos evaluadas en muestreos preliminares (~ 65 ind·m<sup>2</sup>) que concordaron con los reportados por Iribarne et al. (1997),

Bortolus e Iribarne (1999), y Bortolus et al. (2001). También se consideró su buena accesibilidad y su protección de la actividad turística.

**Diseño experimental:** Se dispusieron doce cajas permanentes en el pastizal maduro de *Spartina densiflora* homogéneo y poblado por cangrejos *Chasmagnathus granulata*. Cada caja fue de 1 m x 1 m y 0.6 m de alto (trama plástica; malla = 2 mm) para impedir que los cangrejos salgan o entren, sostenida en las esquinas por tubos de PVC (2 cm de diámetro). Los lados de las cajas estaban 10 cm enterrados en el sustrato para prevenir el paso de cangrejos cavando por debajo. El diseño de las cajas utilizadas fue seleccionado sobre la base de estudios preliminares con dos modelos diferentes, considerando su eficacia para retener los cangrejos y disminuir los costos, tiempo de elaboración y mantenimiento. Mediante el uso de estas cajas se realizaron los siguientes tratamientos: (1) inclusión de cangrejos (n = 4): se agregaron cuevas artificiales (n = 15-20 por caja) en cada una de las cuales se colocó un cangrejo. Cada caja fue controlada periódicamente verificando que las cuevas se permanezcan activas (i.e. con remoción de sedimento nuevo en superficie). (2) exclusión de cangrejos (n = 4): dada la profundidad de las cuevas en estos pastizales y lo compacto del sustrato, los cangrejos fueron removidos a mano así como mediante la utilización de trampas en la superficie para minimizar el disturbio en el sedimento (Bertness 1985). Se realizaron controles periódicos para verificar que las cuevas se mantengan inactivas (i.e. sin remoción nueva de sedimento sobre la superficie). Al cabo de una semana aproximadamente, las cuevas de donde los cangrejos fueron removidos estaban obturadas, probablemente debido al sedimento ingresado en suspensión con las mareas. Esto optimizó el funcionamiento del tratamiento y el fácil monitoreo. Durante todo el resto del experimento no se detectaron cangrejos ni sus cuevas en este tratamiento; (3) control (n = 4): para homogeneizar condiciones como intensidad de luz y viento entre tratamientos, en los controles también se colocaron cajas de trama plástica, pero la densidad de cangrejos se dejó sin alteraciones. Estas cajas control tenían aberturas en la base que permitían el paso de cangrejos hacia adentro y hacia afuera. La

utilización de un ordenamiento al azar de las unidades experimentales podría ser poco ventajoso, ya que se incrementan la probabilidad de agrupar réplicas de un mismo tratamiento, pudiendo ser poco representativo del área total experimentación (Hulbert 1984). Por esta razón, las unidades experimentales se intercalaron de modo homogéneo en el pastizal estudiado, maximizando el distanciamiento entre ellos. Las densidades de cangrejos logradas por manipuleo en todas las repeticiones para cada tratamiento fueron homogéneas de modo de generar condiciones iniciales idénticas para ese atributo.

Con el objetivo de evaluar el efecto de los cangrejos sobre plantas jóvenes, más tiernas y nutritivas, todo el experimento descrito arriba se realizó también dentro de un área de pastizal en rebrote. Esta condición se logró cortando a ras de tierra todas las estructuras vegetales de cada unidad experimental y luego colocando las cajas de trama plástica con los diferentes tratamientos como se describió arriba. Es importante considerar que si bien el corte a ras no imita fielmente el modo en que los herbívoros pueden afectar física y químicamente a las plantas de las que se alimentan (Hendrix 1988), esta técnica permite generar un escenario contrastante con el pastizal maduro y manipular la localización de los tratamientos de modo controlado. De aquí en adelante se llamará “área madura” a la correspondiente a plantas sin cortar y “área rebrote” a la cortada al inicio del experimento.

**Censos:** En cada caja se demarcó un área de muestreo central de 90 cm<sup>2</sup> (30 x 30 cm) con el fin de evitar efectos de borde (ej. sombreado, manipulación durante la confección de las cajas). Al comenzar el estudio (1° de Enero de 1998), en las áreas madura se colocaron anillos plásticos del mismo color en la base de todos los macollos existentes. Luego, en cada muestreo posterior todos los macollos nuevos (reclutas vegetativos) fueron medidos, cuantificados y anillados con un color diferente cada vez. Del mismo modo se marcaron los macollos ya anillados en la fecha anterior que fueran hallados muertos. Así, para cada momento de muestreo se podía individualizar los macollos sobrevivientes desde la última fecha de muestreo, así como los que murieron y también los que fueron reclutados desde el

último período de muestreo. Se consideraron como muertos todos los macollos con más de tres cuartos de su superficie seca. Todos los macollos anillados fueron individualmente medidos en cada visita utilizando un calibre digital ( $\pm 0.0001$  mm) en alto, diámetro basal (i.e. a ras del sustrato) y número de hojas vivas y muertas. Cada hoja fue también medida en alto y ancho con calibre digital ( $\pm 0.001$  mm). Debido a la baja tasa de reclutamiento observada durante muestreos preliminares y en otros estudios realizados en este ambiente (capítulo 3) las mediciones se realizaron a los cuarenta días, a los 12 meses y a los 24 meses de iniciado el experimento. La primera fecha se determinó considerando que las plantas ya habían crecido luego del corte y tomando arbitrariamente el doble de duración que la considerada en el estudio descrito en el capítulo 2 de modo de obtener información complementaria.

**Estimación de biomasa:** Para estimar la biomasa aérea se tomaron muestras de plantas al azar cortándolas a ras del suelo, se midieron con calibre digital en alto (de la base hasta el ápice del eje) y ancho basal, y finalmente se secaron en estufa ( $70$  °C hasta peso constante) y se pesaron ( $\pm 0.0001$  g). De este modo se obtuvieron los datos morfométricos de los macollos de *Spartina densiflora* de todas las tallas y peso seco con el fin de construir la ecuación de regresión que mejor se ajuste a los datos (ver capítulo 3). Esta ecuación fue empleada para estimar la producción aérea a partir de las futuras mediciones en el campo durante los experimentos. El mismo procedimiento se realizó para estimar el peso seco de las hojas. La estimación de biomasa viva en la población considerada fue calculada como la suma del peso seco de todos los macollos vivos muestreados dentro de cada caja, menos el peso de sus hojas muertas. La biomasa muerta fue estimada como la suma de todos los macollos muertos en pie y las hojas muertas de los macollos vivos durante cada intervalo de muestreo.

Se evaluó también el efecto de la densidad de los cangrejos en la degradación de detritos vegetales mediante el uso de bolsas para detritos (20cm x 2cm x 8cm; malla: 2 mm). Se colocaron dos bolsas por cada caja ( $n= 4$  cada tratamiento), una a 5 cm (sub-superficial) y la otra a 15 cm de profundidad. Cada bolsa contenía 10 g de detritos de *S. densiflora* colectados en el pastizal. Luego de

12 meses, se desenterraron todas las bolsas, se seco su contenido en estufa a 70 °C hasta peso constante. La degradación de restos vegetales en cada bolsa se estimó como la diferencia entre su peso inicial y final ( $\pm 0.0001$  g).

**Área potencialmente fotosintética:** La superficie fotosintética dentro de cada tratamiento fue estimada cuantificando la superficie verde de cada hoja de los macollos medidos y haciéndola relativa a 1m areal. Para estimar la superficie foliar de las plantas, se midieron el alto y el ancho medio de todas las hojas verdes en 10 macollos elegidos al azar dentro de cada caja. Luego la superficie fotosintética se estimó como la sumatoria de la superficie de todas las hojas medidas en relación a la densidad total de macollos. Con el objetivo de evaluar si existen diferencias en la producción foliar entre tratamientos al cabo de dos años de experimento se colectaron 10 macollos al azar provenientes de la primera cohorte del área rebrote y se cuantificó el número de hojas producidas en esos dos años. Para esto se contaron las hojas en pie y las vainas de las que pudieran haberse desprendido del eje en ese lapso.

**Análisis estadístico:** Para realizar análisis multifactoriales (ej. medidas repetidas para ambas condiciones de cortado de plantas) con este tipo de diseño experimental, es recomendable incluir un gran número de réplicas por tratamiento (Hulbert 1984, Underwood 1997). Por consiguiente, la hipótesis nula general de ausencia de efecto en cada variable entre tratamientos, fue evaluada mediante el uso de análisis de la varianza simple para cada tipo de área (i.e. áreas rebrote y madura) y para cada momento de muestreo por separado (i.e. a los 40 días, 12 meses y 24 meses de iniciados los experimentos). Para identificar diferencias entre medias detectados con ANOVA se utilizó un test a posteriori Tukey y el nivel de significancia considerado en todos los test realizados fue siempre 0.05 (Zar 1984).

## Resultados

En las áreas maduras, no se observaron diferencias entre tratamientos para la mayoría de las variables analizadas durante el tiempo de experimentación (Figs. 1-6 y 8-11). La única variable que mostró cambios fue la superficie fotosintética, que fue mayor en la inclusión de cangrejos con respecto al control (Fig. 6). Sin embargo esta variable tampoco mostró diferencias entre la exclusión y los otros tratamientos (Fig. 6).

En las áreas rebrote, los cangrejos afectaron la biomasa total en pie de *Spartina densiflora* llegando a ser 31 % mayor en la exclusión que en los otros tratamientos (Figs. 1-3). Este efecto se mantuvo hasta un año después de iniciado el experimento, haciéndose incluso más marcado luego. Si bien tras dos años de experimentación ninguna variable mostró diferencias significativas entre tratamientos, a los 12 meses de iniciado el experimento los cangrejos habían disminuido la abundancia de tejidos vivos, e incrementado los muertos (Fig. 10). Los efectos más notorios se observaron en el tratamiento de exclusión donde el número de hojas vivas (Fig. 4), el área foliar fotosintética (Fig. 6), y la densidad de macollos vivos (Figs. 7 y 9) mostraron los mayores valores, pero la densidad de macollos muertos en pie (Fig. 10), fue menor. La densidad de macollos vivos para cada cohorte analizada tendió a disminuir con la densidad de cangrejos (Fig. 7). A diferencia de lo observado en las áreas maduras, el tratamiento con exclusión de cangrejos mostró los valores máximos de densidad (Fig. 7). Los cangrejos no afectaron el número de hojas muertas (Fig. 5), ni la altura de los ejes de *S. densiflora* (Fig. 11).

La cantidad de hojas producidas al cabo de dos años en las áreas rebrote fue mayor en el tratamiento de exclusión ( $x = 12.2$ ,  $SD = 0.5$ ) que en el control ( $x = 9.5$ ,  $SD = 1.9$ ) y la inclusión ( $x = 9.2$ ,  $SD = 1.3$ ), pero no hubo diferencias entre estas últimas ( $F = 6.04$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0.05$ ; Tukey:  $p < 0.05$ ). La cantidad de biomasa de detritos vegetales perdida al cabo de un año fue aproximadamente un

10 % mayor en las exclusiones de cangrejos a los 15 cm pero no se observaron cambios a los 5 cm de profundidad (Fig. 12).

### Discusión

Las plantas pueden afectar la dinámica de nutrientes en los lugares donde se establecen mediante varios mecanismos (Bazzaz 1997), así como las comunidades del suelo pueden afectar estos mecanismos alterando el crecimiento de las plantas (ej. Teal y Kanwisher 1961, Bertenes 1985; Bortolus e Iribarne 1999). No obstante el impacto de los organismos que viven en el suelo sobre las poblaciones vegetales ha sido tradicionalmente olvidado (Watkinson 1998). Aquí se muestra como los organismos faunales asociados al sustrato de la marisma pueden afectar la producción de *Spartina densiflora* a corto y mediano plazo cuando la proporción de rebrotes es alta. No obstante, este efecto disminuye cuando las plantas alcanzan su madurez.

La disponibilidad de rebrotes en pastizales de *Spartina* puede fluctuar dependiendo del efecto de diferentes factores ambientales. Las quemadas controladas y los cortes al ras son factores artificiales que también generan pastizales jóvenes con alta disponibilidad de rebrotes a corto plazo (Whelan 1995). Tanto cortar plantas como quemarlas son técnicas comúnmente utilizadas para mejorar el valor nutritivo de una pastura natural para el ganado. Los rebrotes de plantas que desarrollan defensas estructurales cuando son maduras, suelen presentar un alto grado de palatabilidad, mayor disponibilidad de nutrientes (principalmente N) y menor resistencia a la digestión por la mayoría de los herbívoros (Crawley 1983, Howe y Westley 1988, Wolcott y O'Connor 1992). Por esta razón, la disponibilidad de estadios juveniles de estas plantas suelen estar directa y positivamente relacionados con el efecto de los herbívoros sobre su producción (Crawley 1997). El cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* puede reducir hasta el 87.5 % la producción de estructuras aéreas de *S. densiflora* en solo veinte días, cuando la disponibilidad de rebrotes es máxima luego de la acción de factores como las quemadas o cortes a gran escala (Bortolus e Iribarne 1999). No obstante, los resultados

muestran que este efecto sobre la producción de *S. densiflora* disminuye hasta hacerse nulo en aproximadamente dos años. En ese lapso, esta planta supera la pérdida de biomasa aérea, la disminución de la superficie fotosintética, así como el incremento de la mortalidad de macollos generada por los cangrejos cuando el pastizal está rebrotando.

Cuando están bajo presión de herbivoría, muchas plantas compensan su crecimiento redistribuyendo nutrientes previamente almacenados en estructuras subterráneas (ej. rizomas, raíces; Oosterheld 1992, Bortolus et al. 1998). Este tipo de mecanismos de compensación son comúnmente considerados como adaptativos (Bazzaz 1997). Las estructuras subterráneas de *S. densiflora* no muestran un mayor desarrollo en áreas en donde están bajo efecto de los cangrejos y la disminución de estructuras foliares llega a ser dramática (Bortolus e Iribarne 1999). Estos resultados, sugieren que la recuperación de *S. densiflora* bajo el efecto combinado de herbivoría y el corte al ras (o incendios) podría involucrar factores diferentes a la redistribución de nutrientes almacenados. Considerando el fuerte impacto que estos cangrejos pueden tener sobre la producción de *S. densiflora* (Bortolus e Iribarne 1999) es llamativo que se recupere en dos años. Esta recuperación podría ser favorecida por un desfase de los períodos de actividad de los cangrejos y de las plantas. Como la mayoría de los organismos poiquiloterms, los cangrejos poseen una tasa de actividad metabólica concordante con las variaciones térmicas estacionales (Begon et al. 1988). Por otro lado, el grado de actividad metabólica de *Spartina* spp puede ser mucho más estable a lo largo del año (Seeliger 1992, Lana et al. 1991), pudiendo recuperarse de los daños causados por los herbívoros durante los períodos en los que estos organismos tienen menor actividad.

Los resultados muestran que los cangrejos generaron una disminución en la producción de hojas y un incremento en la cantidad de macollos muertos durante el primer año en las áreas rebrote. Estos tejidos muertos son comúnmente convertidos en biomasa microbiana (Fallon y Newell 1986, Day et al. 1989, Adam 1993) y al igual que para los organismos detritívoros (Day et al. 1989, Adam

1993), probablemente sean la principal fuente de nutrientes para los cangrejos en los pastizales maduros (Teal 1962, Bortolus e Iribarne 1999) donde los tejidos tienen menor disponibilidad de nutrientes. De este modo las plantas estarían funcionando como una importante fuente de alimento para los cangrejos que habitan los espartillares a lo largo del año. Estos resultados sugieren también que la flexibilidad trófica de estos cangrejos les permite mantenerse independientes de las fluctuaciones temporales de producción primaria así como de las variaciones en la proporción de tejidos maduros.

Los organismos cavadores generalmente favorecen una mayor oxigenación del sustrato que beneficia a las plantas del lugar (Chalmers 1982, Takeda y Kurihara 1987, Bertness 2001). Durante el mantenimiento de sus cuevas, *C. granulata* remueve sedimento de los estratos inferiores hacia la superficie destruyendo la estratificación vertical del suelo de la marisma, afectando sus características químicas y disminuyendo la riqueza específica de la fauna asociada (Iribarne et al. 1997; Bortolus e Iribarne 1999). Como el sedimento de los estratos inferiores en la marisma es arcilloso, la superficie de las áreas colonizadas por cangrejos queda rápidamente tapizada por arcillas que disminuyen la precolación y dureza superficial, el contenido de materia orgánica y los espacios intersticiales del sedimento (Mendelssohn et al. 1982, Bortolus e Iribarne 1999). Estos cambios generan una disminución de la abundancia de raicillas de *Spartina densiflora* y de la infauna que fragmenta y degrada los detritos y la materia orgánica acumulada en el sustrato superficial (Bortolus e Iribarne 1999). Como el establecimiento de cangrejos puede ser favorecido por la presencia de las plantas de la marisma (Bortolus et al. 2001, capítulo 5), este tipo de cambios en las características del sustrato podría ser mayor en las áreas vegetadas. La mayor degradación de detritos vegetales en las exclusiones experimentales podría deberse a una disminución de los cambios generados por la actividad de los cangrejos. La exclusión de cangrejos (y de su actividad de remoción permanente) podría disminuir también la acumulación de arcillas superficiales favoreciendo la recolonización de organismos infaunales y su actividad de degradación.

Si bien los organismos cavadores suelen favorecer a gran escala la entrada de diversos nutrientes en el sustrato (normalmente anóxicos) de la marisma (Takeda y Kurihara 1987, Bertness 2001), los cambios podrían ser opuestos a una escala menor. En las planicies barrosas de inundación, a medida que un cangrejo remueve sedimento de las paredes para alimentarse mediante su filtrado o para liberar de obstáculos su cueva, genera un desplazamiento espacial de la cueva (Iribarne et al. 1997), alterando la distribución horizontal del sedimento. No obstante, en las cuevas establecidas dentro de la marisma esta traslación es aproximadamente nula, probablemente por la mayor dureza del sustrato y debido a que su alimentación en esas áreas es predominantemente herbívora-detritívora (Iribarne et al. 1997). Esto favorece que los espacios entre cuevas tengan una reducida tasa de disturbio sedimentario. En un pastizal maduro donde las cuevas se construyeron hace tiempo, el sustrato se halla homogeneizado y dominado por sedimentos limo-arcillosos (Bortolus e Iribarne 1999). En estas áreas, los espacios entre cuevas no tendrían buena oxigenación ni recibirían agua de superficie y la abundancia de infauna degradadora es pobre (Bortolus e Iribarne 1999). Estas condiciones, poco favorables para la degradación, explicarían la menor pérdida de detritos registrada en las inclusiones de cangrejos y en los controles. Estos resultados sugieren que la dinámica de degradación en el sustrato de estos ambientes puede variar dependiendo del grado de fragmentación micro-ambiental (ej. densidad de cangrejos y plantas, grado de agrupamiento de las cuevas).

Al finalizar el experimento en las áreas maduras, se hallaron macollos muertos sueltos pero mantenidos en pie por el resto de los macollos vecinos. Es probable que las cajas hayan evitado que estos macollos sean arrastrados por la marea hacia fuera del pastizal. No fue posible determinar a que grupo pertenecían estos macollos por no haber retenido el anillo en su base, no obstante, la magnitud de la disminución hallada en la biomasa total (Fig. 1) y parcial (Fig. 8) sugiere que estos macollos pertenecen al grupo inicial de macollos marcados al comenzar el experimento y no a las otras cohortes. Estos resultados podrían sugerir una renovación natural de la biomasa en pie de *Spartina densiflora* y

por lo tanto del aporte de nutrientes. No obstante se necesitan estudios de mayor duración para evaluar con mayor precisión esta variable.

Los macollos muertos y los restos de hojas que pueden caer de las plantas vivas suelen ser rápidamente colonizados por hongos (Torzilli y Andrykovitch 1986) y nematodos (Alkemade et al 1994) que incrementan su valor nutritivo para los organismos detrítivoros. Si bien *C. granulata* se alimenta selectivamente de rebrotes de *S. densiflora* (Bortolus e Iribarne 1999), el análisis del contenido estomacal de estos cangrejos sugiere que se alimentan casi exclusivamente de ésta planta aún en pastizales maduros (Iribarne et al. 1997), donde la abundancia de rebrotes es mínima. Es probable que el reclutamiento registrado en la última medición no fuera afectado por los cangrejos (como se hubiera esperado por su mayor palatabilidad y valor nutritivo) a causa de la gran disponibilidad de estos tejidos vegetales muertos en estado de degradación y de gran valor nutritivo (Torzilli y Andrykovitch 1986, Alkemade et al 1994).

En las marismas de Nueva Inglaterra (EEUU), la producción de los pastizales costeros de *Spartina alterniflora* es favorecida por los cangrejos dominantes (*Uca* spp), mediante la alteración de variables físicas y químicas del sustrato generada por su actividad cavadora (Bertness 1985, Adam 1993, Bertness 2001). En estos ambientes, la exclusión experimental de cangrejos disminuyó un 47% la producción aérea de estas plantas en una estación de crecimiento (Bertness 1985). No obstante, a pesar de las similitudes paisajísticas y de biodiversidad con las marismas de Argentina, los procesos ecológicos operantes no siempre coinciden con los hallados en el EEUU (Bortolus et al. 2001). Los resultados de este trabajo muestran que la exclusión de cangrejos genera un incremento en la biomasa aérea vegetal y la producción de hojas, mientras que la inclusión no generó diferencias en comparación con el control. Las cuevas de *Chasmagnathus granulata*, si bien tienen un fuerte efecto en las características físicas y químicas del sustrato de la marisma, parecen no afectar el crecimiento de *S. densiflora* (Bortolus e Iribarne 1999). Esta hipótesis se ve reforzada por la ausencia de efecto en el

tratamiento con inclusión de cangrejos, donde el número de cuevas fue máximo. Mientras que en Nueva Inglaterra la interacción predominante entre cangrejos y *Spartina* en la marisma baja y media es una interacción positiva (facilitación), en este trabajo el mecanismo predominante es una interacción negativa (herbivoría, aunque la herbivoría no siempre actúa como una interacción negativa; Crawley 1983). Los resultados muestran que el efecto de *C. granulata* disminuye gradualmente a corto plazo mediante la recuperación de las plantas, mientras que la ausencia de cangrejos en las marismas de Nueva Inglaterra tendería a incrementar el efecto con el tiempo. Por último, la actividad cavadora de los cangrejos en Nueva Inglaterra incrementa la oxigenación del sustrato, favoreciendo un aumento en la biodiversidad (Bertness 1985, Adam, 1993), mientras que la actividad cavadora de *C. granulata* generaría un efecto opuesto probablemente debido a las características sedimentarias del lugar (Bortolus e Iribarne 1999), o a la mayor escala de la bioturbación que generan (Iribarne et al. 1997). Todo esto sugiere que, aún en sistemas muy similares como las marismas de *Spartina* de Nueva Inglaterra y Mar Chiquita (Argentina), los mecanismos ecológicos operantes pueden ser muy diferentes e incluso opuestos. Por eso, la aplicación de los conocimientos basados en cierto tipo de marismas no debieran ser libremente asumidos como equivalentes para el resto de estos ambientes sin evidencias empíricas.

Figuras



Figura 1. Distribución de la altura (cm) en plantas jóvenes de diferentes especies en tratamientos con exclusión, exclusión y exclusión de los herbívoros presentes en el sitio donde las plantas fueron inicialmente cortadas y no cortadas. En todos los casos  $n=40$  (5 repeticiones) en las siguientes: Valores entre paréntesis son las variaciones del día a posteriori. Líneas continuas indican probabilidad  $<0.05$ , líneas discontinuas indican probabilidad entre 0.05 y 0.01, y con valores de post hoc significativos  $<0.05$ . Líneas de los ejes representan el 75 y 25 por ciento de los datos, los ejes el 25 y 75 respectivo, y los ejes los cuartiles de los datos.

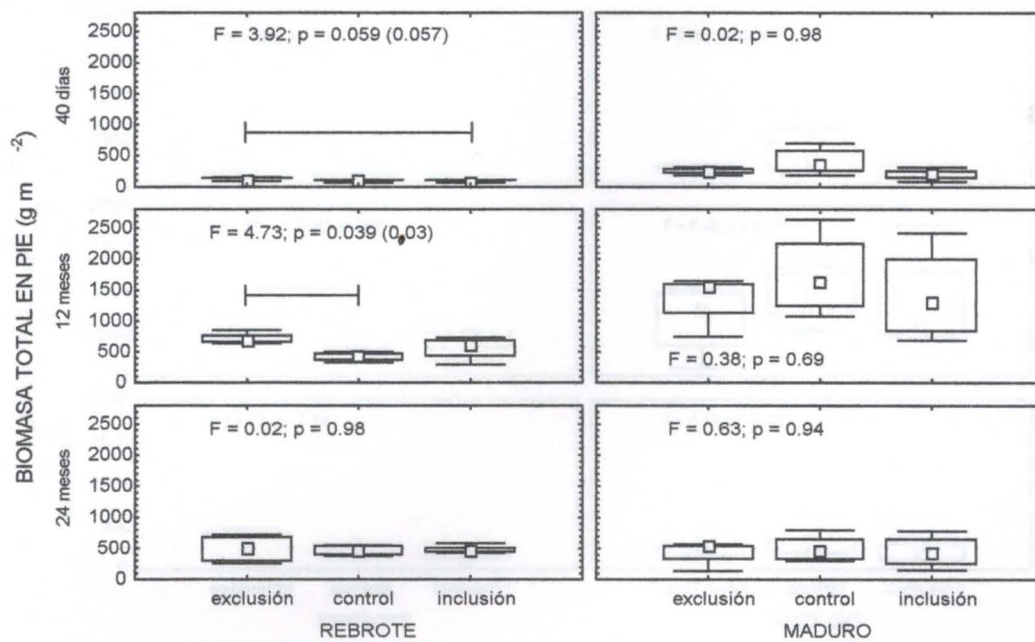


Figura 1. Biomasa total (viva + muerta) en pie de *Spartina densiflora* en tratamientos con exclusión, control e inclusión de *Chasmagnathus granulata*, en áreas donde las plantas fueron inicialmente cortadas y no cortadas. En todos los casos: n = 4. En esta figura y en las siguientes: Valores entre paréntesis son las significancias del test a posteriori Tukey. Líneas continuas indican probabilidades <0.05, líneas punteadas indican probabilidades entre 0.075 y 0.05, y con valores de poder estadístico <0.6. Los límites de las cajas representan el 75 y 25 percentil de los datos, las líneas el 10 y 90 percentil, y las marcas dentro de las cajas constituyen la mediana.

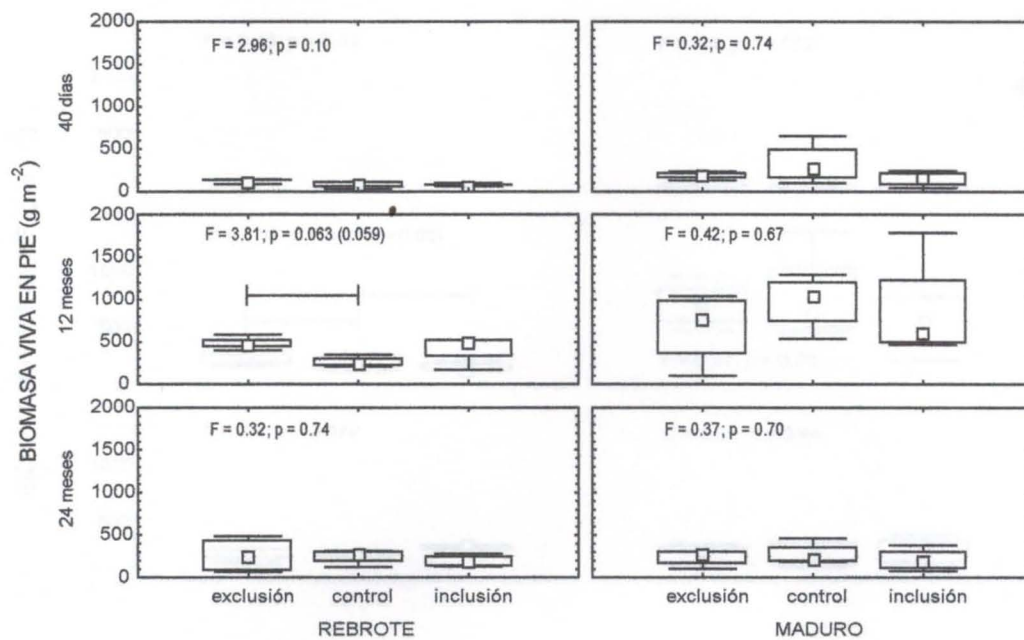


Figura 2. Biomasa viva en pie de *Spartina densiflora* en tratamientos con exclusión, control e inclusión de *Chasmagnathus granulata*, en áreas donde las plantas fueron inicialmente cortadas y no cortadas. En todos los casos: n = 4.

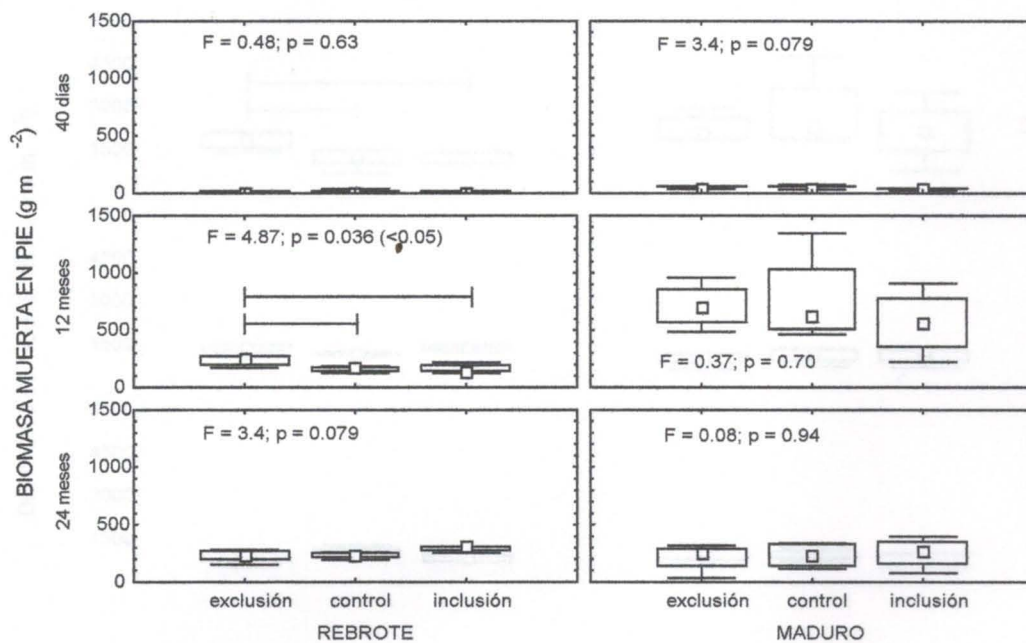


Figura 3. Biomasa muerta en pie de *Spartina densiflora* en tratamientos con exclusión, control e inclusión de *Chasmagnathus granulata*, en áreas donde las plantas fueron inicialmente cortadas y no cortadas. En todos los casos: n = 4.

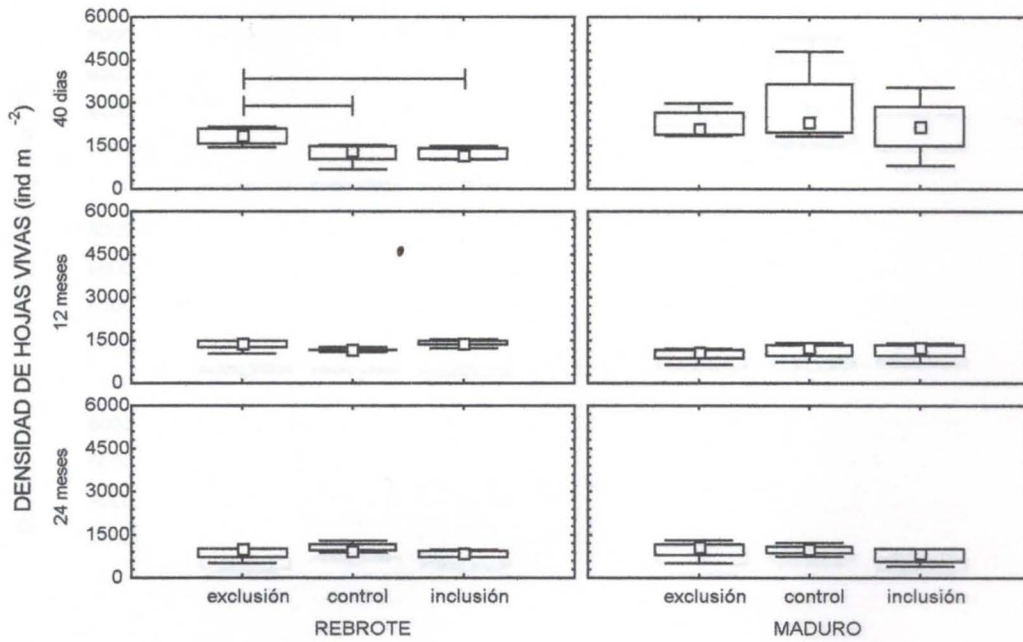


Figura 4. Densidad de hojas verdes de *Spartina densiflora* en tratamientos con exclusión, control e inclusión de *Chasmagnathus granulata*, en áreas donde las plantas fueron inicialmente cortadas y no cortadas. En todos los casos: n = 4.

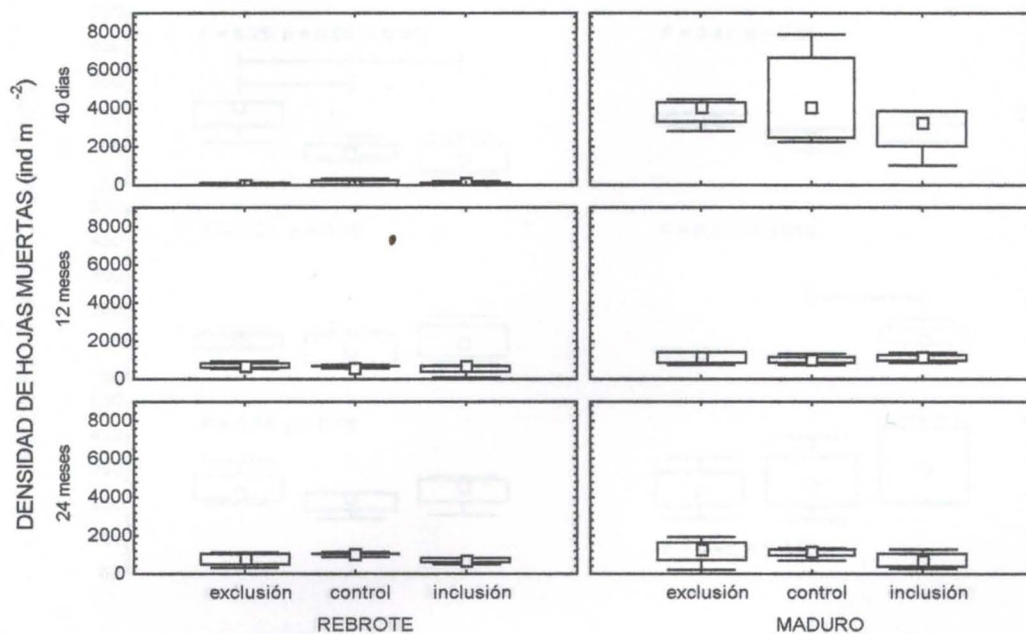


Figura 5. Densidad de hojas secas de *Spartina densiflora* en tratamientos con exclusión, control e inclusión de *Chasmagnathus granulata*, en áreas donde las plantas fueron inicialmente cortadas y no cortadas. En todos los casos: n = 4.

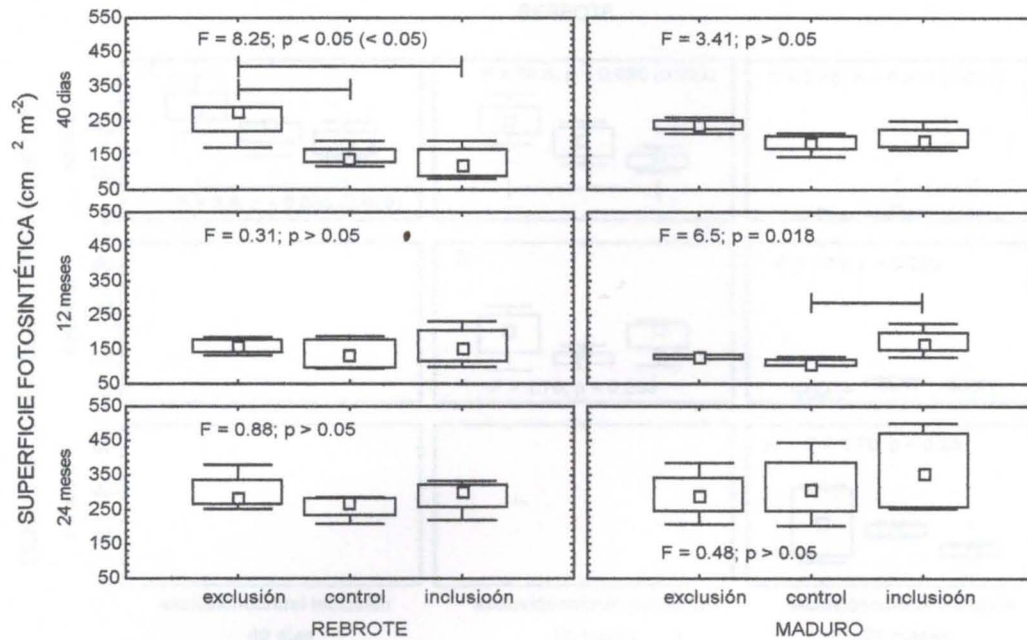


Figura 6. Superficie fotosintética de *Spartina densiflora* en tratamientos con exclusión, control e inclusión de *Chasmagnathus granulata*, en áreas donde las plantas fueron inicialmente cortadas y no cortadas. En todos los casos: n = 4.

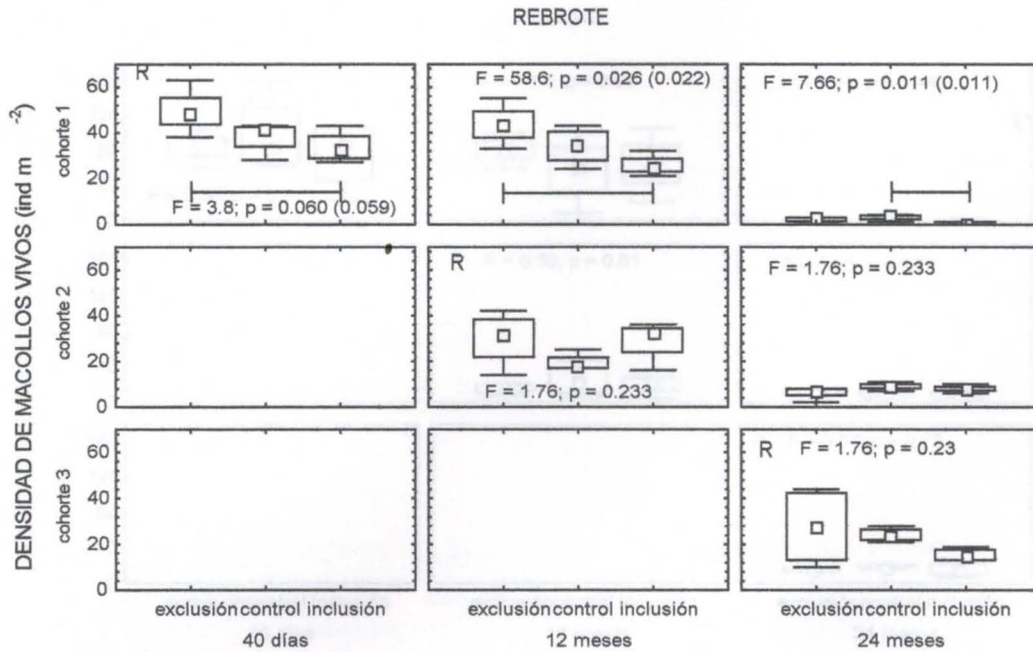


Figura 7. Densidad de macollos vivos de tres cohortes de *Spartina densiflora* durante 24 meses bajo el efecto de *Chasmagnathus granulata* en tratamientos con exclusión, control e inclusión de cangrejos, en áreas donde las plantas fueron inicialmente cortadas. En todos los casos: n = 4. Las mediciones correspondientes a reclutas, se hallan indicados con R.

Figura 7. Densidad de macollos vivos de tres cohortes de *Spartina densiflora* durante 24 meses bajo el efecto de *Chasmagnathus granulata* en tratamientos con exclusión, control e inclusión de cangrejos, en áreas donde las plantas fueron inicialmente cortadas. En todos los casos: n = 4. Las mediciones correspondientes a reclutas, se hallan indicados con R.

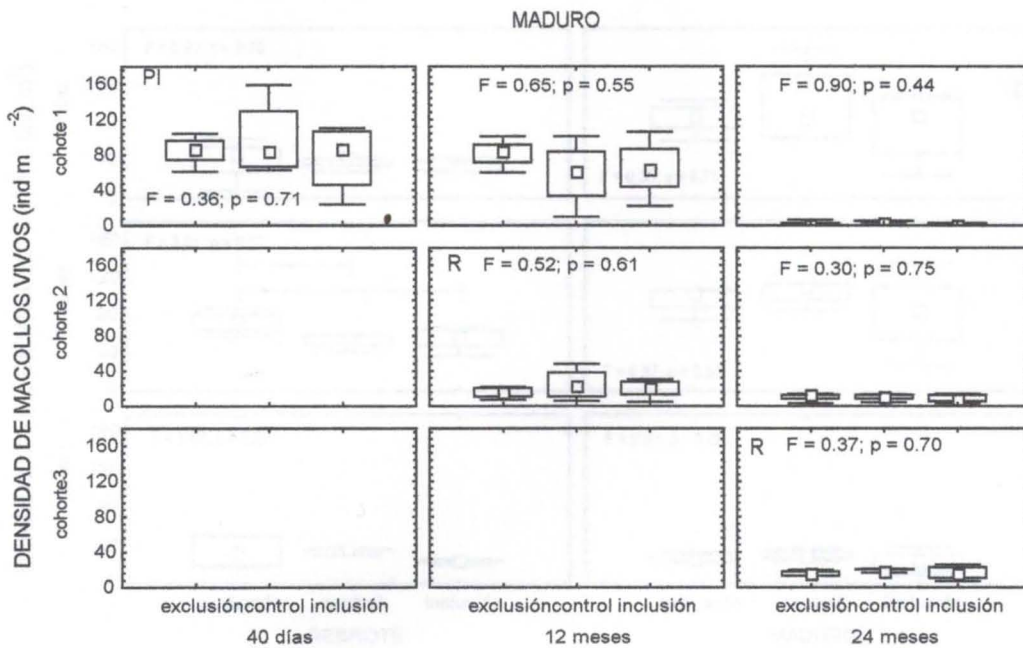


Figura 8. Densidad de macollos vivos de tres cohortes de *Spartina densiflora* durante 24 meses bajo el efecto de *Chasmagnathus granulata* en tratamientos con exclusión, control e inclusión de cangrejos, en áreas donde las plantas no fueron inicialmente cortadas. En todos los casos: n = 4. PI indica las mediciones correspondientes al pool inicial de tallas. Las mediciones correspondientes a reclutas, se hallan indicados con R.

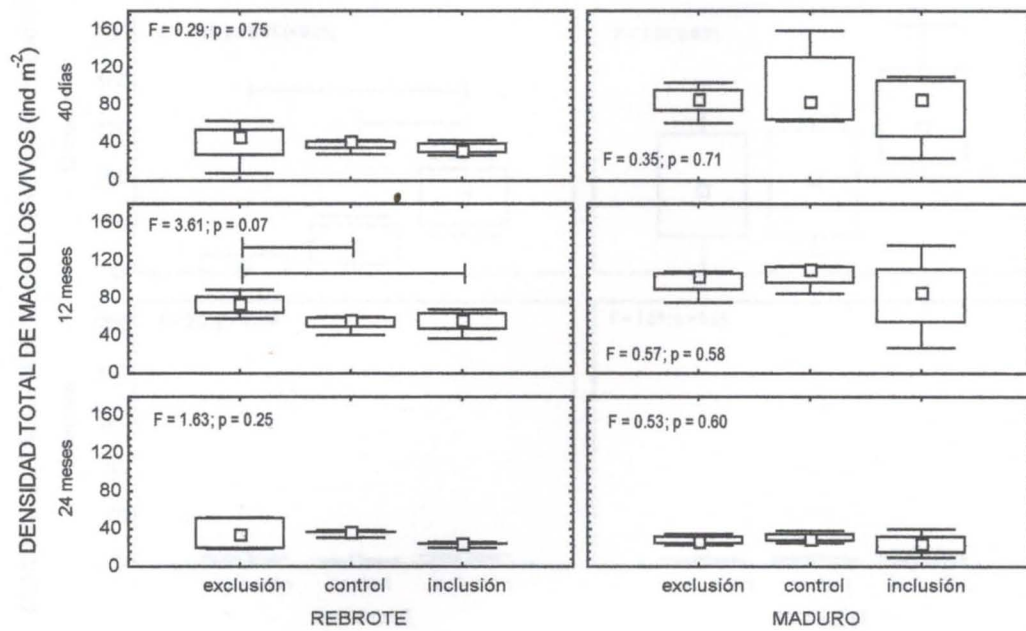
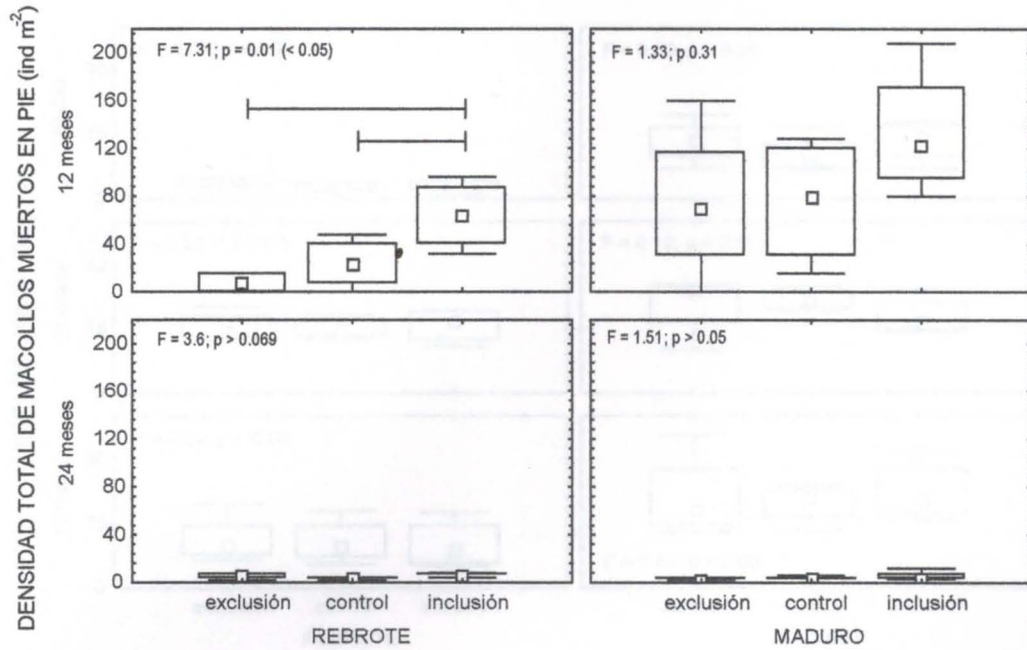


Figura 9. Densidad total de macollos vivos de *Spartina densiflora* bajo el efecto de *Chasmagnathus granulata* en tratamientos con exclusión, control e inclusión de cangrejos, en áreas donde las plantas fueron inicialmente cortadas y no cortadas. En todos los casos: n = 4.



Figuras 10. Densidad total de macollos muertos de *Spartina densiflora* bajo el efecto de *Chasmagnathus granulata* en tratamientos con exclusión, control e inclusión de cangrejos, en áreas donde las plantas fueron inicialmente cortadas y no cortadas. En todos los casos: n = 4.

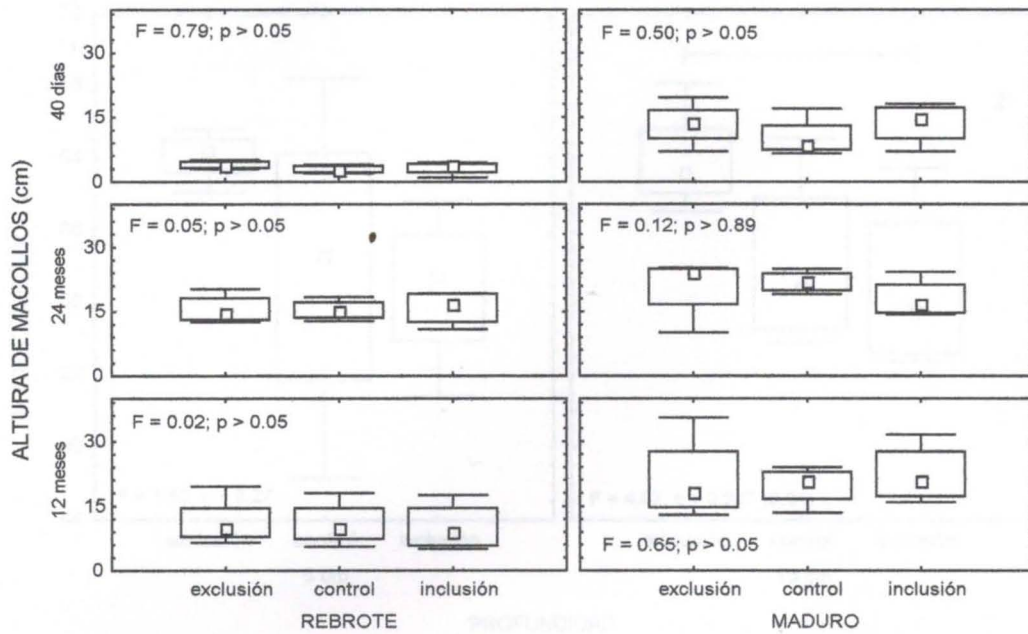


Figura 11. Altura de macollos de *Spartina densiflora* bajo el efecto de *Chasmagnathus granulata* en

tratamientos con exclusión, control e inclusión de cangrejos, en áreas donde las plantas fueron inicialmente podadas y no podadas. En todos los casos: n = 4.

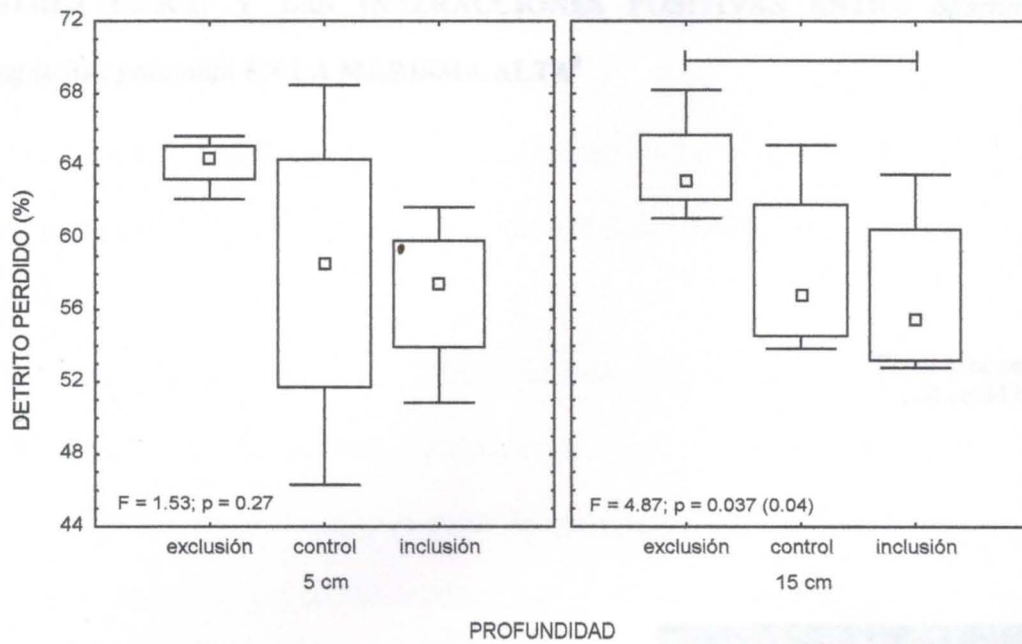


Figura 12. Biomasa de detritos de *Spartina densiflora* perdidos luego de 12 meses de experimento con “bolsitas de detritos” a dos profundidades en un pastizal maduro con 12 meses previos de efecto de cangrejos en tres tratamientos con manipulación de densidades de cangrejos: exclusión, control e inclusión (n = 4).

## CAPÍTULO V

### EL ESTRÉS FÍSICO Y LAS INTERACCIONES POSITIVAS ENTRE *Spartina densiflora* Y *Chasmagnathus granulata* EN LA MARISMA ALTA<sup>3</sup>

"Positive or negative interactions,  
...it could be a matter of time"

H. Brownie



Vista de una marisma alta en la laguna costera Mar Chiquita

<sup>3</sup> Este capítulo se halla definitivamente aceptado, con modificaciones menores, para ser publicado próximamente en la revista científica Ecology

## Resumen

El objetivo general de este capítulo fue investigar la importancia de los cambios micro-ambientales generados por la cobertura vegetal, sobre la distribución de *Chasmagnathus granulata* en la marisma alta. Específicamente, se atienden las siguientes preguntas: (1) Existe alguna relación entre la distribución espacial de la vegetación dominante y/o distancia a la costa con la distribución del cangrejo cavador *C. granulata*? (2) Es indispensable la cobertura vegetal para el establecimiento y permanencia de estos cangrejos en la marisma alta? (3) Afecta la cobertura vegetal de la marisma alta las variables físicas críticas para el establecimiento de los cangrejos? (4) Cuán críticas son las condiciones micro-ambientales en áreas sin cobertura del pastizal alto para la supervivencia de los cangrejos?

Los resultados muestran una estrecha relación entre la distribución de los cangrejos y la cobertura vegetal en la marisma alta. Se obtuvieron resultados similares para el tamaño y la densidad de cangrejos, los cuales disminuyeron desde la costa hacia las partes más altas de la marisma. La calidad de la cobertura no fue un factor crítico para el establecimiento inicial de cangrejos. Coberturas vivas e inertes (imitaciones experimentales) amortiguaron altas temperaturas, deshidratación y dureza del sustrato de modo similar mediante el efecto de sombreado. Las cuevas de cangrejos también amortiguaron la temperatura del aire, disminuyéndola aproximadamente 20 °C con respecto a la temperatura del aire sobre la superficie del sustrato. Experimentos de atado y confinamiento de cangrejos sugieren que el estrés térmico en la marisma alta es letal para estos organismos, y que la cobertura vegetal es el principal factor en la regulación de su establecimiento, supervivencia y permanencia especialmente durante las estaciones cálidas. Los resultados no mostraron ningún efecto por parte de predadores potenciales. Como conclusión general los resultados sugieren que, a pesar de la poca relevancia atribuida a las interacciones positivas en la estructuración de comunidades, la



## Introducción

Las interacciones positivas (i.e. mutualismo, facilitación, incluyendo relaciones tróficas y no tróficas, directas e indirectas) son muy numerosas a pesar de estar ausentes en la mayoría de las discusiones sobre dinámica de comunidades (Bertness y Leonard 1997). Esta renuencia de los ecólogos de comunidades a incorporar las interacciones positivas, quizás se deba a la influencia de los estudios realizados por MacArthur y sus seguidores sobre las interacciones competitivas y su importancia en la estructuración de comunidades (Kareiva y Bertness 1997). No obstante, es probable que las interacciones positivas sean mucho más numerosas e importantes en la estructuración de comunidades de lo que se cree hasta el momento en cualquier sistema viviente (Jones et al. 1997). Por ejemplo, las plantas pueden alterar las variables físicas del sitio en que se establecen como la temperatura, la altura de las napas freáticas, la incidencia de la luz solar o la evaporación superficial (Crawley 1997). Las nuevas condiciones microambientales creadas por la vegetación pueden afectar el establecimiento de otras plantas y animales, regulando de modo indirecto la estructura de una comunidad completa (Bertness 1999).

Muchas marismas suelen estar pobladas por cangrejos cavadores, en abundancias variables, distribuidos tanto en las planicies de inundación como en los bordes costeros poblado por plantas (Chapman 1977, Adam 1993, Day et al. 1989). Estos invertebrados también pueden ser hallados en las áreas altas de la marisma distanciada de la línea de costa en áreas supuestamente no favorables para ellos (Adam 1993, Bertness y Leonard 1997). En estas áreas la talla de los cangrejos terrestres suele ser mayor y sus densidades pueden disminuir dramáticamente comparado con los que viven más cerca del agua (Botto e Irigoyen 1979, Spivak et al. 1994). Las variaciones en tamaño suelen relacionarse a una mayor tolerancia a las condiciones desfavorables, como la deshidratación y dificultad respiratoria, que aumentan con la distancia a la costa (Olivier et al. 1972, Spivak et al. 1994, Halperin et al. 1999). Por otro lado, la distribución espacial de los organismos intermareales ha sido históricamente

considerada como el producto de limitaciones físicas (ej. Olivier et al. 1972, Pennings y Callaway 1992), o de interacciones negativas como competencia (Connell 1961, Snow y Vince 1984) y depredación (Paine 1966, Bertness 1991). No obstante, la analogía y extrapolación de las conclusiones de experimentos sobre diferentes zonas dentro de un mismo ambiente, puede conducir a conclusiones erradas (Hulbert 1984, Nomann y Pennings 1998). El riesgo de realizar extrapolaciones erróneas es mayor, considerando que las interacciones positivas y la magnitud de su influencia en la estructura de las comunidades intermareales es pobremente conocida en la actualidad (Kareiva y Bertness 1997).

Entre el Sur de Brasil y el Norte de la Patagonia (Argentina) hay varias marismas ubicadas en estuarios con grandes descargas sedimentarias y con aguas de poca profundidad (Adam 1993). En estas marismas, las áreas más bajas son dominadas por juncales y pastizales halófilos, mientras que las altas por especies hiper-halófitas como *Salicornia* spp (West 1977). Las comunidades halofíticas costeras en estas áreas son generalmente dominadas por *Spartina densiflora* B. y *S. alterniflora* L. (Mobberley 1956, Cabrera y Zardini 1978, Davy y Costa 1992). La marisma alta esta formada por sustratos más salinos, compactos, expuesto a una mayor deshidratación, y con una menor influencia de las mareas (Mistch y Gosselink 1993). Su composición vegetal suele diferir levemente de la hallada en las áreas más cercanas a la costa (i.e. marisma baja), siendo los géneros predominantes *Spartina* spp y *Salicornia* spp (West 1977, Davy y Costa 1992). La superficie del sustrato suele estar más expuesta al sol aumentando su temperatura media y tasa de evaporación. Como resultado de la continua desecación, el suelo posee una capa superficial de arcilla endurecida que puede estar cubierta por una lámina de sal precipitada de espesor variable (Bortolus e Iribarne 1999, Bertness 1999). Estas condiciones disminuyen la probabilidad de supervivencia de los organismos que viven en zonas intermareales, como la mayoría de los crustáceos (anfípodos, isópodos, decápodos) y que dependen del agua para la obtención de oxígeno.

Si bien las planicies de inundación en las marismas suelen estar pobladas por cangrejos, en las áreas relativamente elevadas de la marisma las condiciones microambientales no favorecerían la construcción de cuevas (Spivak et al. 1994). Hay cangrejos semiterrestres que poseen diseños especiales en el caparazón que les permiten obtener agua para respirar, sin embargo, la mayoría de los cangrejos estuariales dependen de las mareas para obtener el agua respiratoria (Palmer 1995). En los niveles altos de la marisma, el problema se acentúa porque el agua sólo llega en mareas extraordinarias o inundaciones ocasionales, incrementando el riesgo de desecación. Valores extremos en variables críticas como la tasa de desecación, la dureza superficial del sustrato y las altas temperaturas podrían condicionar el tipo de flora y fauna asociada (Bortolus e Iribarne 1999, Bertness 1985), y afectar negativamente a los cangrejos semiterrestres (Seiple 1979, Palmer 1995). Existen muchos antecedentes sobre el efecto de la salinidad en diferentes partes del ciclo de vida de los cangrejos estuariales (ej. Mañe-Garzón et al. 1974, Seiple 1979, D’Incao et al. 1992, Anger et al. 1994, Genovese et al. 1999), pero el efecto de la temperatura sobre la biología y ecología de estos organismos no ha sido tan investigada con trabajos experimentales en el campo (Nomann y Pennings 1998).

El objetivo general de este trabajo es investigar la importancia de los cambios microambientales generados por la cobertura vegetal, sobre la distribución de *Chasmagnathus granulata* en la marisma alta mediante el análisis de patrones y procesos ecológicos. Específicamente, se atienden las siguientes preguntas: (1) Existe alguna relación entre la distribución espacial de la vegetación dominante y/o distancia a la costa con la distribución del cangrejo cavador *C. granulata*? (2) Es indispensable la cobertura vegetal para el establecimiento y permanencia de estos cangrejos en la marisma alta? (3) Afecta la cobertura vegetal de la marisma alta las variables físicas críticas para el establecimiento de los cangrejos? (4) Cuán críticas son las condiciones microambientales en áreas sin cobertura del pastizal alto para la supervivencia de los cangrejos? Estas preguntas son abordadas mediante muestreos y experimentos en el campo.

## Materiales y Métodos

**Área de estudio:** Los muestreos y experimentos presentados en este trabajo se realizaron en la marisma alta de la laguna Mar Chiquita. La determinación de las áreas de marisma alta podría no estar relacionada con la distancia a la costa en marismas que han sido disturbadas por el hombre. El dragado, la construcción de muelles, y otras alteraciones antrópicas pueden cambiar geomorfología de un lugar fragmentándolo y generando “marismas bajas” en áreas relativamente lejanas a la costa (A. Bortolus obs. pers.). En la laguna Mar Chiquita existen evidencias de la existencia de disturbios antrópicos en diversas zonas como el dragado parcial en áreas internas de la marisma alta, construcción de canales y espigones y puentes que alteran la dinámica de mareas (A. Bortolus obs. pers.). Por esta razón, la selección de marisma alta se realizó con especial atención sobre la base de su composición botánica mixta, mayor altura relativa con respecto al nivel del mar (y la marisma baja), y considerando solo aquellas áreas que fueran bañadas por mareas extraordinarias (Mitsch y Gosselink 1993).

### **Existe alguna relación entre la distribución espacial de la vegetación dominante y/o la distancia a la costa con la del cangrejo cavador *C. granulata*?**

Con el objeto de evaluar la relación entre la densidad de cangrejos y el tipo de cobertura vegetal se determinaron las densidades de cangrejos en áreas cubiertas por *Spartina densiflora* y *Salicornia ambigua* (especies dominantes) y en áreas sin cobertura. Los muestreos fueron al azar dentro de las áreas con las diferentes coberturas, así como áreas sin cobertura vegetal dentro de la marisma alta ( $n = 20$ ). También se realizó una descripción visual de la asociación espacial entre la distribución de cangrejos y de la cobertura vegetal. Se compararon las tallas promedio de los cangrejos para tres distancias diferentes de la costa, colocando trampas ( $n = 10$  por nivel) a tres niveles desde la línea de la costa distanciadas 20 m. Se contó y midió el ancho máximo del caparazón de los cangrejos atrapados al cabo de tres días. Este plazo se consideró apto por incluir al menos un ciclo de mareas (que dentro

de la laguna son de carácter irregular), pero minimizar a la vez la posibilidad de error por mezcla de cangrejos pertenecientes a niveles distantes que pudieran estar trasladándose momentáneamente. En cada uno de los niveles mencionados se realizó una transecta lanzando cuadros al azar (1m x 1m; n = 20), para estimar la proporción de sexos y la densidad de cangrejos a diferentes distancias de la costa, incluyendo las áreas sin cobertura.

El efecto de la presencia de cobertura vegetal sobre las cuevas de cangrejos se evaluó mediante el uso de un test de independencia.

### **Es indispensable la cobertura vegetal para el establecimiento y permanencia de cangrejos en la marisma alta?**

Para evaluar el efecto de la cobertura vegetal sobre el establecimiento de cuevas de cangrejos se inició un experimento en diciembre de 1997 (comienzo del verano) colocando coberturas en áreas de la marisma alta donde no había cobertura vegetal, ni cuevas de cangrejos. Con el fin de diferenciar el efecto entre una cobertura inerte y otra viva se realizaron los siguientes tratamientos: a) cobertura inerte: se colocaron parches (80 cm x 40 cm) de estructuras similares a la parte aérea de *S. ambigua* en forma y dimensiones pero de material inerte (nylon y plástico) y sin estructuras subterráneas (n = 9), b) cobertura viva: parches de estructuras aéreas de *S. ambigua* colectada en áreas cercanas sostenidas al suelo por pequeños alambres (n = 9) y c) control: se tomaron áreas de igual tamaño pero sin cobertura (n = 10). Los canopeos vivos fueron mantenidos de modo que la parte seca no superara las 1/4 partes de la estructura aérea, agregando partes verdes cuando fuera necesario. Al cabo de un año se cuantificó el número de cuevas en cada tratamiento y en el control. Como en el control no se asentaron cangrejos ni se construyeron cuevas, se evaluó la hipótesis nula de ausencia de diferencia entre los números de cuevas entre los otros dos tratamientos. También se evaluó la hipótesis nula de ausencia de diferencia en el número de cuevas entre las condiciones inicial y final para cada tratamiento.

Para evaluar el efecto de la cobertura vegetal sobre la permanencia de las cuevas de cangrejos se realizó un experimento con los siguientes tratamientos: (a) corte a ras: se podaron las estructuras

aéreas de parches de *S. ambigua* (aprox. 80 cm x 40 cm; n = 9) dejando intactas las estructuras subterráneas y (b) control: se utilizaron como control parches que se mantuvieron intactos (n = 5). Al cabo de un año se contaron las cuevas en cada unidad experimental y se obtuvo la diferencia con el número inicial para cada uno. Debido a las diferencias naturales en las dimensiones entre las diferentes réplicas, la hipótesis nula de ausencia de efecto de la presencia de cobertura vegetal sobre las diferencia entre el número inicial y final de cuevas se evaluó mediante el uso de un test de t apareado. En este análisis, cada par de datos corresponde a los momentos inicial y final para cada réplica. Este análisis se realizó por separado para cada tratamiento (a y b).

Con el objeto de evaluar si los cangrejos consumen *Salicornia* como se sabe que lo hacen con *Spartina densiflora* (Bortolus e Iribarne 1999), se le ofrecieron hojas de *Salicornia ambigua* a cangrejos colocados en recipientes plásticos aislados (vol: 10 lts; n = 30) con agua salobre. El agua se obtuvo en el lugar donde se colectaron los cangrejos, y éstos fueron purgados 24 hs para estandarizar su estado de saciedad entre recipientes. Para evaluar si la manipulación y el confinamiento tienen efecto sobre la alimentación de los cangrejos se realizó el mismo experimento pero ofreciéndoles *S. densiflora*.

Todos los experimentos con manipulación de la cobertura vegetal se realizaron con *Salicornia ambigua* por poseer, a diferencia de *Spartina densiflora*, una estructura compacta y resistente, formando pequeños parches que facilitaron su poda y traslado. No fue posible realizar estos experimentos con *S. densiflora*, ya que para lograr una buena fijación de los transplantes había que disturbar mucho el sustrato y aún así duraban pocos días en pie.

### **Afecta la cobertura vegetal de la marisma alta variables físicas críticas para el establecimiento de los cangrejos?**

Con el objeto de identificar patrones de relación entre la cobertura vegetal y la temperatura, humedad, dureza y deshidratación superficial del sustrato se compararon estas variables entre áreas con

y sin cobertura. La temperatura del aire superficial (a 0.5 cm sobre el suelo), se estimó usando termómetros ( $^{\circ}\text{C}$ ;  $n = 10$ ) en cada tipo de área. De este modo se describió la variación en la temperatura cada una hora. Inicialmente se planeó realizarlo durante 24 hs pero por inclemencias climáticas no se pudieron considerar los datos tomados entre las 4 hs y las 6 hs inclusive. Se estimó también la temperatura del aire a 1.5 m de altura del sustrato con el objeto de evaluar los posibles cambios debidos al pastizal. Se compararon estadísticamente las temperaturas entre tratamientos en los momentos de mayor y menor temperatura registrada durante el experimento. La humedad del sustrato superficial se evaluó tomando muestras de sedimento al azar de cada tipo áreas (28 mm diámetro, 6 mm profundo; 5 para cada área). El contenido relativo de agua se estimó por diferencia de peso luego de ser secada en estufa a  $70^{\circ}\text{C}$  hasta temperatura constante. La deshidratación para cada una de las áreas se estimó colocando 10 tubos de vidrio graduados de (6 ml; superficie de evaporación: 16.45 mm) con una cantidad constante de agua y comparando la cantidad evaporada al cabo de 12 hs. La dureza del sustrato se estimó como la presión (expresada en  $\text{Newtons}\cdot\text{cm}^{-2}$ :  $\text{N}\cdot\text{cm}^{-2}$ ) necesaria para comprimir un pistón (diámetro: 2 cm) que era forzado a entrar en el sedimento hasta una profundidad standard (siguiendo a Brown y McLachlan 1990). Dado que los valores de esta compresión disminuían en forma inversamente proporcional a la dureza del sustrato, altos valores en las figuras indican sustratos más duros.

Para evaluar el efecto de la cobertura sobre la temperatura del aire, deshidratación y dureza superficial del sustrato se realizó un experimento con a) cobertura inerte: estructuras similares a la parte aérea de *S. ambigua* ( $n = 9$ ), y b) control: las áreas sin cobertura, del mismo modo que se menciona arriba ( $n = 9$ ). Todas las unidades experimentales se ubicaron al azar dentro de la marisma. Al cabo de 1 año de montado el experimento se tomaron muestras para estimar la temperatura del aire, deshidratación y dureza del sustrato del modo descrito arriba.

Con el objeto de evaluar si las cuevas de cangrejos constituyen un refugio bajo posibles condiciones desfavorables de temperatura, se cuantificó la temperatura del aire dentro de las cuevas (a 10 cm de profundidad bajo la superficie), condicionados por la cobertura. También se estimó la deshidratación colocando tubos de vidrio a 10 cm de profundidad en el interior de las cuevas y cuantificando el agua evaporada al caer el sol en áreas con y sin cobertura.

Se evaluó la relación entre la presencia de cobertura y la actividad superficial de los cangrejos durante las horas de mayor temperatura. Para esto se determinó la proporción de cuevas activas en áreas con y sin cobertura. El muestreo se realizó eligiendo cuevas al azar sobre cada una de las áreas ( $n = 50$  para cada área). Como los cangrejos mantienen sus cuevas removiendo sedimento de su interior impidiendo su desmoronamiento, se consideraron como activas aquellas cuevas que tuvieran sedimento recientemente removido en la salida.

### **Cuán críticas son las condiciones microambientales en áreas sin cobertura del pastizal alto para la supervivencia de los cangrejos?**

Para evaluar el efecto de las condiciones microambientales del pastizal alto, con y sin cobertura se confinaron 10 cangrejos a cada una de estas áreas. El número se decidió inicialmente de modo arbitrario y al obtenerse una diferencia totalmente contrastante al finalizar el experimento, no fue necesario incrementar el número de cangrejos para poner a prueba esta hipótesis. Los cangrejos fueron atados con hilo de nylon fino (0.5 mm) y sostenidos por el otro extremo del hilo a una estaca. Así fueron confinados en a) áreas sin cobertura (vegetación a una distancia no menor a los 5m del cangrejo), y b) en áreas con cobertura. La longitud de las tanzas con que se ataron los cangrejos fue de 20 cm para no impedir la actividad excavadora. Los tratamientos fueron repetidos 10 veces con un cangrejo por repetición y dispuestos en el espacio maximizando su interspersión (*sensu* Hulbert 1984). El experimento se repitió a media noche, al atardecer y al amanecer (ver figura 3) para evaluar la

supervivencia de los cangrejos durante momentos de baja incidencia solar y con mayor grado de actividad de la fauna potencialmente depredadora (i.e. aves y mamíferos). Con el fin de detectar si hay depredación o intento de depredación los cangrejos atados fueron observados desde una distancia de 10 m con binoculares.

**Análisis de datos:** Las hipótesis nulas de ausencia de diferencias de cada variable entre áreas con y sin cangrejos se evaluó mediante el uso de test de t con aproximación de Welch (Zar 1984). Los análisis de diferencias entre condiciones iniciales y finales se analizaron con test de t apareado siguiendo las recomendaciones de Zar (1984). Cuando se detectó heteroscedasticidad, las diferencias fueron evaluadas mediante un test no paramétrico. Las diferencias entre más de dos variables fueron evaluadas mediante el uso de ANOVA. Las proporciones obtenidas en los experimentos de dieta y de actividad de cuevas bajo diferentes coberturas, se evaluaron mediante un test binomial (test P; Zar 1984). Otros resultados expresados con proporciones fueron transformados (transformación arcoseno) antes de ser analizados paraméricamente (Zar 1984).

## Resultados

### **Existe alguna relación entre la distribución espacial de la vegetación dominante y la distancia a la costa con la del cangrejo cavador *C. granulata*?**

La densidad de cangrejos en áreas sin cobertura ( $x = 0.2 \text{ ind}\cdot\text{m}^2$ ,  $de = 0.4$ ) fue significativamente más baja que en áreas con *Spartina densiflora* ( $x = 61 \text{ ind}\cdot\text{m}^2$ ,  $de = 17.8$ ) y *Salicornia ambigua* ( $x = 62 \text{ ind}\cdot\text{m}^2$ ,  $de = 21.6$ ;  $F = 42.9$ ,  $p < 0.05$ ; Tukey:  $p < 0.05$ ). La talla promedio de los cangrejos fue significativamente mayor en el nivel más cercano a la costa (i.e. nivel 1;  $F = 11.3$ ,  $p < 0.001$ , Tukey:  $p < 0.05$ ; Fig. 1). El número de cangrejos capturados en el nivel 3 fue menor que en los niveles 1 y 2 ( $F = 4.5$ ,  $p < 0.05$ , Tukey:  $p = 0.05$ ; Fig. 1). La proporción de hembras no difirió entre

niveles (ANOVA de datos transformados:  $p > 0.05$ ). No obstante se observó una tendencia a disminuir a medida que la distancia a la costa es mayor (max: 19%, min: 9%). La distribución de tallas fue más amplia en los niveles bajos que en los otros (Fig. 2). En el muestreo en que se incluyeron las áreas sin cobertura, la densidad de cangrejos mostró un gradiente con los mayores valores en los niveles 1 y 2, para descender de modo significativo al 18% en el nivel 3 ( $F = 461.3$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0.05$ , Tukey:  $p < 0.05$ ; Fig. 1). Cuando las coberturas fueron removidas cortándolas a ras del sustrato, se observó un alto solapamiento entre la distribución de cuevas y la cobertura (Fig. 3).

### **Es indispensable la cobertura vegetal para el establecimiento y permanencia de estos cangrejos en la marisma alta?**

La cantidad de cuevas fue mayor bajo las coberturas vivas ( $x = 7.4$ ,  $de = 1.3$ ) que en las inertes ( $x = 5.7$ ,  $de = 1.1$ ;  $t = 3.1$ ,  $gl = 16$ ,  $p < 0.05$ ). En el control no se registro la aparición de cuevas. Con excepción del control, el número de cuevas de todos los tratamientos fue significativamente mayor al terminar el experimento con respecto a la condición inicial sin cuevas ( $t_{inerte} = 15.2$ ,  $t_{viva} = 16.7$ ,  $gl = 16$ ,  $p < 0.05$ ). No se hallaron diferencias entre el numero de cuevas inicial y final en el control ( $x = 16$ ,  $de = 2.9$ ;  $t = 1.8$ ,  $p > 0.05$ ,  $n = 5$ ), pero fue mayor en el tratamiento con poda de la cobertura ( $x = 9$ ,  $de = 3$ ;  $t = 2.7$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 9$ ). Los cangrejos consumieron *Salicornia ambigua* en el 76.7 % de las réplicas ( $p < 0.05$ ), y *Spartina densiflora* en el 70% ( $p < 0.05$ ). Al finalizar el experimento se observó la aparición de numerosas fecas entre los restos de las plantas.

### **Afecta la cobertura vegetal de la marisma alta variables físicas críticas para el establecimiento de los cangrejos?**

Las mayores temperaturas del aire se registraron a la hora 14:00 (Figs. 4A y 5). En este momento la mayor temperatura se registró en las áreas sin cobertura ( $x = 43.1$  °C,  $de = 1.3$ ,  $n = 4$ ) y las

mínimas en el interior de las cuevas con ( $x = 23\text{ °C}$ ,  $de = 1.5$ ,  $n = 4$ ) y sin cobertura ( $x = 23.2\text{ °C}$ ,  $de = 2.1$ ,  $n = 4$ ; Fig 4B y 5).

La humedad superficial del sustrato no mostró grandes variaciones a lo largo del día, no obstante el suelo sin cobertura siempre presentó la menor humedad (Fig 4C; Tabla 1). En el momento más cálido del día la humedad superficial del suelo desnudo fue significativamente menor que en las otras áreas ( $F = 9.73$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0.05$ ; Tukey:  $p < 0.05$ ). Durante el periodo experimental solo se registró deshidratación superficial del sustrato en las áreas sin cobertura. Los valores mayores de dureza superficial del sustrato fueron registrados en las áreas sin cobertura a la hora 21:00 ( $F = 40.5$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0.05$ ; Tukey:  $p < 0.05$ ; Fig.4D; Tabla 1). No se hallaron diferencias en ninguna de las variables medidas en el interior de cuevas con diferente cobertura. La proporción de cuevas activas en áreas con cobertura (84%,  $p < 0.05$ ) fue mayor que en áreas sin cobertura (8%,  $p < 0.05$ ).

### **Cuán críticas son las condiciones microambientales en áreas sin cobertura del pastizal alto para la supervivencia de los cangrejos?**

El experimento de supervivencia de cangrejos mostró una mortalidad del 100% para los cangrejos que fueron confinados a áreas sin cobertura. En este tratamiento, todos los cangrejos habían muerto al cabo de una hora de comenzado el experimento. Por otro lado, todos los cangrejos confinados en áreas con cobertura sobrevivieron sin mostrar evidencias de daño. En las repeticiones realizadas durante la noche, mañana y tarde, no se registró porcentaje de mortalidad en ninguno de los tratamientos. A diferencia del experimento realizado durante el día, al finalizar el experimento nocturno (12 hs después) todos los cangrejos permanecieron humedecidos externamente.

### **Discusión**

La conclusión más importante de este capítulo es que las interacciones positivas entre planta y animales pueden tener importantes consecuencias en la estructura y dinámica de las comunidades de

marismas. Específicamente, en las marismas altas de la laguna costera Mar Chiquita, la disminución de las condiciones de estrés físico juega un rol importante en la determinación de los patrones de abundancia y distribución del invertebrado dominante, *Chasmagnathus granulata*.

Los resultados hallados muestran una fuerte relación entre la cobertura vegetal y la distribución y supervivencia del cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* en la marisma alta. Esto estaría regulado por la amortiguación de ciertas variables críticas en la supervivencia de los cangrejos realizada por la cobertura vegetal. Por otro lado, cuando los cangrejos se hallan en el interior de las cuevas quedan protegidos de las altas temperaturas y de la desecación, independientemente de la cobertura. Así, la permanencia de los cangrejos ya establecidos en la marisma alta parecería ser independiente de la cobertura, mientras que el establecimiento y la supervivencia de cangrejos en la marisma alta son regulados principalmente por la presencia de cobertura.

En la marisma alta la distribución de los cangrejos se vio estrechamente relacionada a la distribución de *Spartina densiflora* y *Salicornia ambigua*. Los canopeos inertes regularon del mismo modo que los vivos la supervivencia y distribución de los cangrejos sugiriendo que la selección del microambiente para establecerse no depende estrictamente de la calidad de la cobertura. Al igual que el patrón general costero (involucrando intermareal bajo, medio y alto; Spivak et al. 1994) el tamaño y la densidad de los cangrejos disminuyó al alejarse del intermareal medio. A pesar de que las diferencias de tamaño parecen pequeñas, la caída de los valores de densidad en la parte alta de la marisma sugiere una mayor capacidad de permanencia de los cangrejos de mayor tamaño en las zonas de mayor stress físico. Bajo condiciones desfavorables, la distancia a la costa regula la capacidad de autonomía para respirar de un cangrejo en la marisma alta (Palmer 1995; Halperin et al. 1999). Las incursiones tierra adentro (alejándose de la costa) suelen realizarse durante las mareas altas extraordinarias que cubren la marisma hasta su límite superior (Adam 1993, Mistch y Gosselink 1993). La evaporación de agua en los experimentos con diferentes coberturas no mostró grandes diferencias. No obstante, como esta

variable se halla estrechamente relacionada a la superficie expuesta a la evaporación, la deshidratación que sufren los cangrejos estaría subestimada por los tubos utilizados. Más aún, los resultados hallados muestran que la permanencia prolongada de cangrejos en áreas sin cobertura vegetal les causa la muerte en solo una hora, mientras que durante momentos de menor stress (i.e. durante la noche) no son afectados.

El estrés por calor y desecación suelen regular la distribución y supervivencia de los organismos intermareales (Nomann y Pennings 1998; Bertness 1999). Por otro lado, las interacciones positivas suelen aminorar el stress físico favoreciendo la supervivencia de los organismos que allí viven (Hay 1981). Los resultados hallados sugieren que los sustratos endurecidos por la acumulación de arcillas deshidratadas y compactas en la marisma alta dificultan el cavado de cuevas cuando no hay cobertura vegetal. La alta dureza del suelo, las altas temperaturas y el riesgo de desecación estarían disminuyendo la colonización de la marisma alta por cangrejos. Si bien en áreas sin cobertura las cuevas amortiguan la magnitud del stress térmico, los cangrejos mueren antes de construir una cueva para refugiarse. Esto podría deberse a una combinación de alta temperatura y mayor dureza del suelo generada por las altas temperaturas, sobre la capacidad excavadora de los cangrejos. En los experimentos de confinamiento, los cangrejos que murieron en áreas sin cobertura no fueron depredados antes de morir. Tampoco fueron depredados en los experimentos nocturnos, ni en los realizados en los momentos de mayor actividad de posibles depredadores. Esto sugiere que la presión selectiva de depredación (intra e interespecífica) ejercida sobre estos organismos es débil. Así, la temperatura funciona como el factor físico de mayor importancia en la regulación de la distribución de los cangrejos en la marisma alta, condicionado por la cobertura vegetal.

Bajo estas condiciones la cobertura vegetal sería un recurso indispensable para los cangrejos en estas áreas (especialmente durante épocas cálidas) y probablemente existan interacciones negativas densodependientes, entre los cangrejos establecidos, aún no descriptas. Si bien durante varias décadas

se atribuyó la estructuración de la mayoría de las comunidades intermareales al efecto de interacciones negativas, la mayoría de las veces son combinaciones de interacciones positivas y negativas las que tienen lugar (Callaway y Walker 1997). No obstante la facilitación y el mutualismo suelen ser tanto o más comunes que las interacciones negativas, aunque no tan estudiadas en el marco de la estructuración de comunidades (Jones et al. 1997). Los resultados hallados muestran como los macroinvertebrados dominantes de una comunidad intermareal condicionan su presencia en la marisma alta a la amortiguación, realizada por las plantas dominantes, de la variable física crítica que limita su llegada, establecimiento y supervivencia.

Las características físicas descritas más arriba, sugieren que el sustrato de la marisma alta es un sitio poco apto para el establecimiento de cangrejos (Seiple 1979). La cobertura fragmenta el ambiente generando parches con condiciones microambientales favorables para los cangrejos ya que disminuyen la evaporación de agua, incrementando su concentración en el sustrato por más tiempo. Los experimentos de dieta mostraron que *Chasmagnathus granulata* puede alimentarse tanto de hojas de *Spartina densiflora* como de *Salicornia ambigua*. No obstante, la selección de coberturas inertes y vivas sugiere que en la marisma alta los cangrejos no buscarían alimento sino refugio. La permanencia de las cuevas ya establecidas sugiere que una vez construidas, los cangrejos son capaces de permanecer en el lugar de modo independiente a la presencia y al tipo de cobertura. Esto quizás se deba a la protección ante desecación, a las altas temperaturas y también a la obtención de agua respiratoria en el interior de la cueva. Las diferencias de temperatura y evaporación a solo 10 cm de profundidad con respecto a la superficie muestran que las cuevas amortiguan las temperaturas letales, disminuyendo la deshidratación igual que las coberturas, y son también fuente de agua respiratoria. Como las cuevas de *C. granulata* funcionan también como trampa de nutrientes (Iribarne et al. 1997), constituirían un excelente refugio mientras las condiciones desfavorables persistan.

Las características estructurales del ambiente pueden ser determinantes en la distribución y abundancia de los organismos que allí viven (Orth et al. 1984). Por ejemplo, la cantidad de raíces y rizomas pueden facilitar el establecimiento y la permanencia de diversos organismos en las marismas del Hemisferio Norte (Bertness 1985). Las raíces y rizomas podrían aportar estructura al sustrato que favorezca el asentamiento y permanencia de infauna, aunque se sabe que una cantidad excesiva de estas estructuras pueden tener el efecto contrario sobre cangrejos cavadores impidiendo su asentamiento (Bertness 1985). Los resultados hallados sugieren que la distribución de cangrejos en la marisma alta está regulada por organismos bioingenieros, que incrementan la disponibilidad de áreas habitables (Bertness 2001). No obstante, los cangrejos seleccionan tanto las coberturas sin estructuras subterráneas, por lo que raíces y rizomas no serían un factor limitante para su establecimiento y supervivencia en esta zona de la marisma.

*Chasmagnathus granulata* puede alterar la distribución de materia orgánica, incrementar la entrada de oxígeno, y de diversos nutrientes que podrían favorecer el desarrollo del parche donde se establecieron (Bortolus e Iribarne 1999). Incluso estructuras similares a cuevas pueden favorecer a las comunidades vegetales incrementando la oxigenación y el flujo de nutrientes en el sustrato (Chalmers 1982). Es probable que *C. granulata* modifique el sustrato del mismo modo, beneficiando a las plantas bajo las cuales se instalan. No obstante, la cobertura vegetal estaría ampliando la distribución de los cangrejos en la marisma alta favoreciendo su expansión local y relajando interacciones negativas densodependientes (ej. depredación, canibalismo y competencia), de mayor importancia en áreas más costeras. Si bien los patrones de zonación en las marismas son asumidos como más o menos constantes a escala global, no existen aun suficientes datos empíricos como para acreditarlo (Adam 1993). Dicha zonación parecería presentarse en forma de bandas paralelas a la costa, con interrupciones debidas a variaciones microtopográficas (West 1977). Los cangrejos cavadores generan cambios en las comunidades del sustrato en que se establecen (Bortolus e Iribarne 2000), pudiendo también cambiar el

estado fisiológico de los vegetales que allí hubiera (Pfeifer y Weigert 1981, Bortolus e Iribarne 1999). Tradicionalmente se le otorgó mayor protagonismo a las interacciones negativas en la estructuración comunidades (McIntosh 1995). No obstante, Los resultados hallados muestran que la marisma alta estaría principalmente regulada por interacciones positivas entre la vegetación y los macroinvertebrados epibentónicos dominantes, siendo las interacciones negativas (i.e. competencia y depredación) subordinadas a las positivas.

En las marismas medias de Nueva Inglaterra (USA) se describió un patrón similar de asociación entre cangrejos y plantas, pero el mecanismo propuesto fue que *Spartina alterniflora* facilitaba la construcción de cuevas por los cangrejos violinistas mediante la estabilización del sedimento (Bertness 1985). Nomann y Pennings (1998) también hallaron un patrón similar de asociación entre plantas y cangrejos dentro de las marismas altas de Georgia (USA), pero el mecanismo propuesto otra vez fue diferente, sugiriendo que los cangrejos se asociaban con las plantas para evitar a los predadores. Aquí se muestra que en las marismas altas de Mar Chiquita la cobertura vegetal regula y determina la distribución y abundancia de los cangrejos mediante la disminución de las condiciones estresantes del ambiente. Esto sugiere que las interacciones positivas afectan dramáticamente la estructura de las comunidades intermareales y que, por lo tanto, estos efectos no debieran ser ignorados en discusiones sobre su ecología.

Tabla 1. Valores de F correspondientes a los ANOVA realizadas para evaluar diferencias en el contenido de agua y dureza del sustrato superficial entre estas superficies. **Figuras y Tablas** ordenadas por hora de colocación inerte mostradas en la Figura 40 y 41 de todos los casos:  $g1 = 2$ , y  $\alpha = 0.05$ . Entre paréntesis se hallan las horas a las que se realizaron las medidas, las no significativas.

| CONTENIDO DE AGUA |    | DUREZA            |    |
|-------------------|----|-------------------|----|
| (10:00) F = 15.42 |    | (12:00) F = 2.52  | ns |
| (13:00) F = 9.73  |    | (15:00) F = 12.86 |    |
| (16:00) F = 3.38  | ns | (17:00) F = 28.57 |    |
| (19:00) F = 10.09 |    | (21:00) F = 41.07 |    |
| (22:00) F = 9.71  |    | (23:00) F = 24.15 |    |
| (01:00) F = 2.30  | ns | (03:00) F = 32.27 |    |

Tabla 1. Valores de F correspondientes a los ANOVA realizados para evaluar diferencias en el contenido de agua y dureza del sustrato superficial entre áreas experimentales sin cobertura, con cobertura viva y con cobertura inerte mostradas en la figura 4C y 4D. En todos los casos:  $gl = 2$ , y  $p < 0.05$ . Entre paréntesis se hallan las horas a las que se realizaron las medidas. ns: no significativo.

| CONTENIDO DE AGUA   | DUREZA              |
|---------------------|---------------------|
| (10:00) F = 15.42   | (12:00) F = 2.52 ns |
| (13:00) F = 9.73    | (15:00) F = 12.86   |
| (16:00) F = 3.58 ns | (17:00) F = 26.57   |
| (19:00) F = 10.06   | (21:00) F = 40.53   |
| (22:00) F = 9.71    | (23:00) F = 24.16   |
| (01:00) F = 2.30 ns | (02:00) F = 22.27   |

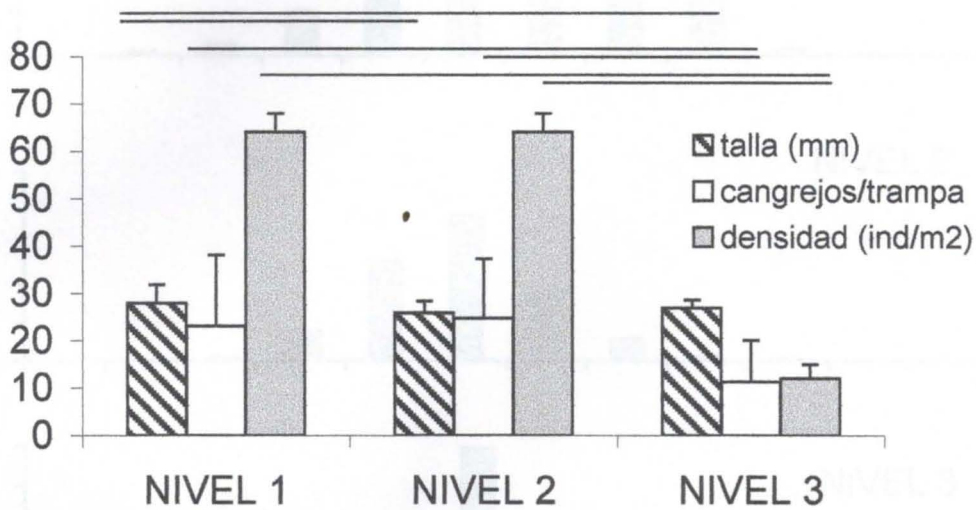


Figura 1. Relación entre la distancia a la costa y la talla (ancho de caparazón), abundancia relativa (cangrejos capturados con las trampas) y densidad de *Chasmagnathus granulata*. El nivel 1 es el más cercano a la costa. Las barras indican valores promedios con desvío estándar. Las líneas indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

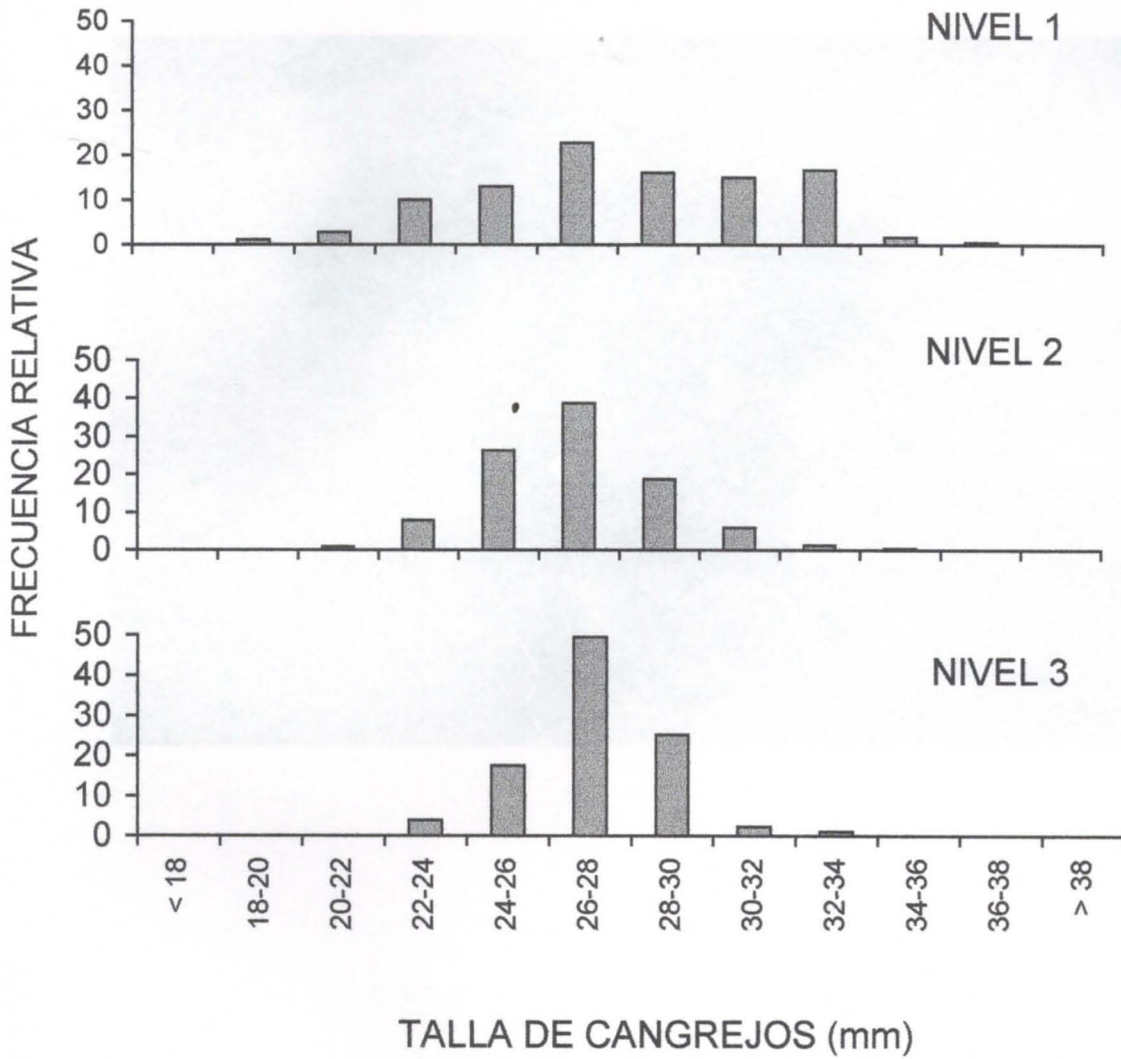


Figura 2. Tallas de *Chasmagnathus granulata* a tres distancias del borde del pastizal de *Spartina densiflora*. El nivel 1 es el más cercano al borde.

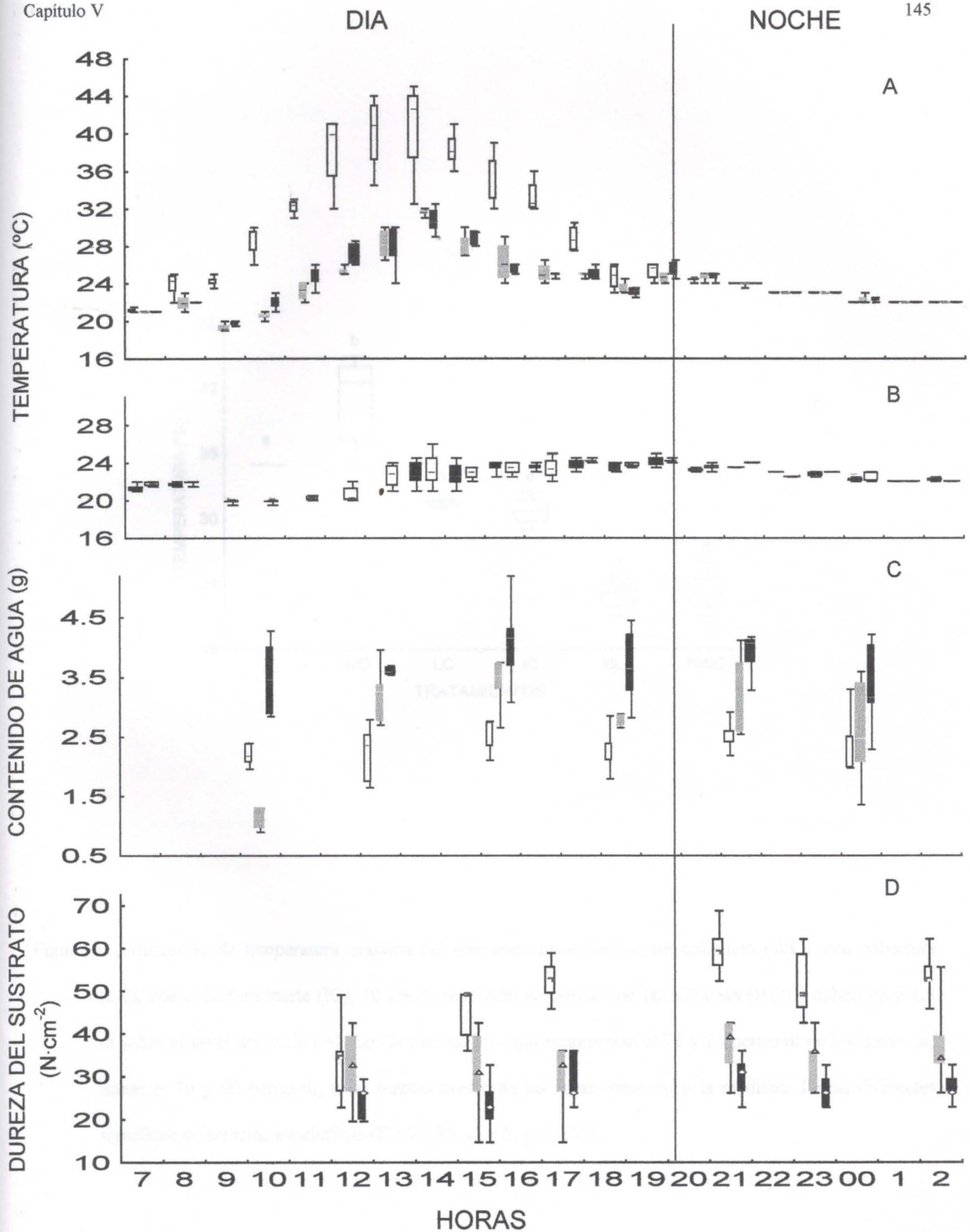


Figura 3. Variaciones de temperatura durante 24 horas en marismos alto luego de dos tipos de cosecha de Salicornia ambigua con los siguientes tratamientos: (A) con cobertura (cubierta natural, cubierta de plástico negro y cubierta de plástico negro) y (B) sin cobertura de las marismas con Scaevola taccada y sin Scaevola taccada (cubierta). Diferencias en el momento de aparición de las cuevas de Chasmagnathus granulata.

Figura 3. Foto mostrando el alto solapamiento entre la distribución de las cuevas de *Chasmagnathus granulata* y la cobertura de *Salicornia ambigua* en la marisma alta. La parte baja de la cobertura fue removida (en líneas blancas) para mostrar las cuevas establecidas abajo. La flecha indica una de las cuevas que allí se encuentran (~15 en total).



Figura 4. Variaciones de temperatura durante 24 hs en la marisma alta luego de dos años de experimentación con los siguientes tratamientos: (A) sin cobertura (barras vacías), cobertura viva (barras grises), y cobertura inerte (barras negras), y (B) 10 cm dentro de las cuevas con (cajas negras) y sin (cajas blancas) cobertura. (C) Diferencias en el contenido de agua del sustrato y (D) en dureza superficial del sustrato durante 24 hs en la marisma alta luego de un periodo de dos años de experimento sin (cajas vacías), con cobertura viva (cajas grises) y con cobertura inerte (cajas negras). Los limites de las cajas representan el 75 y 25 percentil de los datos, las líneas el 10 y 90 percentil, y las marcas dentro de las cajas constituyen la mediana. Letras diferentes significan diferencias estadísticas ( $p < 0.05$ )



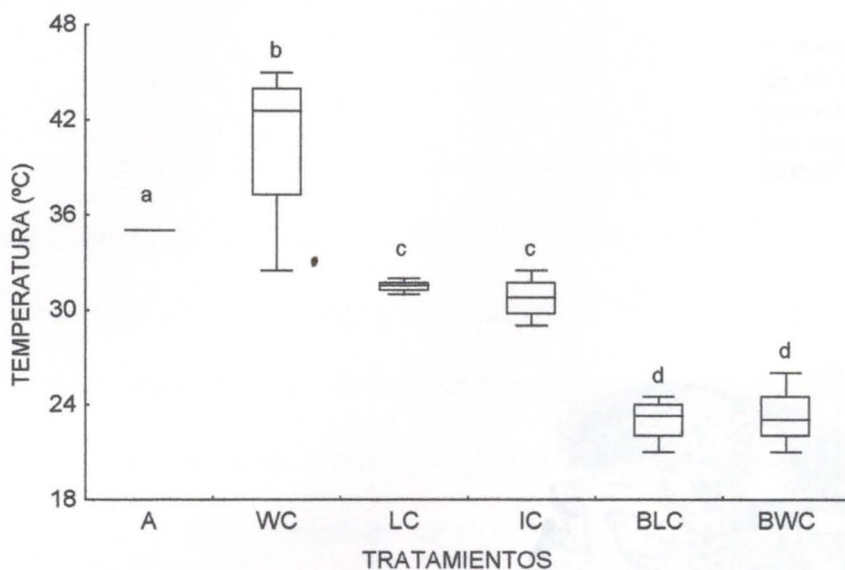


Figura 5. Diferencias de temperatura máxima del aire entre tratamientos: sin cobertura (WC), con cobertura (LC), con cobertura inerte (IC), 10 cm de profundo en cuevas con (BLC) y sin (BWC) cobertura y 1.5 m sobre el nivel del suelo (A). Los límites de las cajas representan el 75 y 25 percentil de los datos, las líneas el 10 y 90 percentil, y las marcas dentro de las cajas constituyen la mediana. Letras diferentes significan diferencias estadísticas ( $F = 21.89$ ,  $gl = 5$ ,  $p < 0.05$ ).

El libro se refiere a la taxonomía como una disciplina que...

## CONCLUSIONES GENERALES

La taxonomía no puede ser descrita en términos de un tipo de tipo ecológico, no obstante la falta de actualización en la descripción de las especies taxonómicas, en un estudio ecológico puede generar errores de interpretación que son más fáciles de corregir que una mala decisión para el manejo ambiental, cuando dicho estudio...

“...it takes all the running *you* can do, to keep in the same place. If you want to get somewhere else, you must run at least twice as fast as that!”

L. Carroll



La distribución espacial de organismos y plantas de la montaña...  
con variables físicas (ej. altura relativa del terreno, temperatura, humedad, etc.)...  
A diferencia de lo que sucede en la montaña donde existe la distribución...  
la distribución de la población...  
negativo de los cangrejos que comen sus tejidos y...  
Los cangrejos también podrían afectar la distribución de...  
producción, dispersión y expansión de organismos...

La actividad de los cangrejos podría afectar la distribución de la...  
abundancia...  
organismos...  
situaciones (ej. fango, pedregal) que sirven a diferentes tipos de organismos...

Si bien suele considerarse a la taxonomía como una disciplina ajena a la ecología, existe una estrecha relación empírica entre ambas. La taxonomía no suele ser discutida ni mencionada en la mayoría de los trabajos de tipo ecológico, no obstante la falta de actualización en la determinación de los organismos involucrados en un estudio ecológico puede generar errores de interpretación que son más tarde transferidos a la toma de decisiones para el manejo ambiental, causando daños ambientales irreversibles.

La distribución espacial de cangrejos y plantas en la marisma presenta una estrecha relación con variables físicas (ej. altura relativa del terreno, temperatura, salinidad, granulometría del sustrato). A diferencia de lo que sucede en la marisma baja y media, la distribución espacial de los cangrejos en la marisma alta es principalmente condicionada por la vegetación a causa de la amortiguación que ésta hace de variables físicas ambientales críticas para la supervivencia de los cangrejos. Por otro lado, la distribución espacial de *Spartina densiflora* podría estar determinada a escala local por el efecto negativo de los cangrejos que comen sus tejidos y/o cambian la estructura sedimentaria del sustrato. Los cangrejos también podrían afectar la distribución de esta planta a escala regional tras afectar la producción, dispersión y exportación de semillas.

La actividad de los cangrejos pueden afectar la integridad de la marisma, regulando la abundancia y calidad de la biomasa aérea de *Spartina*, la riqueza específica y abundancia de organismos asociados a estas plantas (insectos, arácnidos, crustáceos), y también la degradación de nutrientes. Sin embargo, estos efectos pueden fluctuar en importancia dependiendo de la frecuencia de disturbios (ej. fuegos, podas) que alteren la disponibilidad de rebrotes.

Los efectos del cangrejo *Chasmagnathus granulata* sobre *Spartina densiflora* son muy variables dependiendo de la escala a la que se realice el análisis. En el ambiente estudiado, la importancia de las interacciones ecológicas positivas y negativas fue muy diferente dependiendo de variaciones micro-ambientales. Con predominancia de condiciones micro-ambientales estresantes para plantas y crustáceos, la facilitación se observó como un proceso de gran importancia dentro de la marisma alta. Sin embargo, no hay evidencias de que esto ocurra en la marisma media y baja, donde las condiciones serían más favorables para los organismos.

La postulación de hipótesis sobre la predominancia de algún proceso con respecto a los otros es un algo delicado, considerando que su importancia en la estructuración de la marisma varía en el tiempo y espacio dentro del mismo ambiente. Más aún, a pesar de las similitudes ambientales y paisajísticas entre las marismas de diferentes partes del mundo, los procesos ecológicos que determinan los patrones de distribución de los organismos en tiempo y espacio, no son necesariamente los mismos. Para generar hipótesis de mayor alcance son necesarios estudios que involucren diferentes escalas micro y macro-ambientales. El alcance de las inferencias realizadas sobre la base de trabajos localizados a una escala particular, podría ser muy limitado. Las marismas en Latinoamérica, son ambientes relativamente poco estudiados. A medida que el número de estudios regionales sean analizados de modo integral, mejor se comprenderá cuales son los procesos ecológicos que tienen mayor relevancia en su estructuración y bajo que circunstancias ambientales actúan.

Muchas de las marismas Argentinas han sido modificadas por el hombre con la intención de ser transformadas en tierras de cultivo o para pastoreo. Contradictoriamente, a pesar del (infructuoso) esfuerzo invertido en generar estos cambios, no existen estudios científicos dirigidos a optimizar este tipo de tareas. Más aún, al día de la fecha solo esta tesis y las publicaciones científicas que de ella

surgieron constituyen las primeras evidencias experimentales sobre la importancia de las interacciones ecológicas en la determinación de los patrones de distribución espacial y temporal de los organismos en este ambiente tan productivo. No obstante, considerando que la marisma constituye una de las comunidades nativas más representativas de las costas Argentinas, éste hecho no debe ser valorado como un mérito sino como una evidencia de la imperante necesidad de intensificar la investigación de estas comunidades para mejorar la comprensión de su dinámica evolutiva y garantizar su preservación.

Atkins P (1991) *Limnology Ecology*. Cambridge Studies in Biology. Cambridge University Press.

## LITERATURA CITADA

Boyer L, Sprink E, Bur C, Sauer J, Sapp J (1994) Habitat, density and dispersal of the small crustacean fauna in a semi-arid coastal lagoon in Argentina. *Helgolander Meeresunters* 47: 443-456.

Archivos de la Universidad Argentina de la Plata. En: *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* J.L. Borges (Eds) 1967: 111.

“Uno no llega a ser quien es por lo que escribe sino por lo que lee”

J.L. Borges

“...exceptuando lo propio, claro”

A.B.

Garbutt WJ, Bask JH, WD Pines (1957) *Terrestrial Plant Ecology*. Macmillan and Company Publishing Company, Inc. USA.

Hazzas FA (1997) Allocation of resources in plants: State of science and future prospects. In: Plant resource allocation. *Ecología y Evolución* (Eds). Academic Press.

Borner H, Waser T, CR Yonck (1988) *Ecología: Individuos, poblaciones y comunidades*. Edición por Patricia Orrego, S.A. Barcelona, 246 pp.

Below (1999) Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature* 398: 333-334.

Borner MD (1985) Fiddler crab regulation of *Spartina alterniflora* production on a New England salt marsh. *Ecology* 66: 1042-1055.

Borner MD (1991) Zonation of *Spartina patens* and *Spartina alterniflora* on a New England salt marsh. *Ecology* 72: 138-145.

Borner MD (1995) The ecology of *Artemisia tridentata*. *University of Arizona Press*.

Borner MD, CR Yonck (1987) Consumption of *Spartina alterniflora* by fiddler crabs on a salt marsh: behavioral plasticity. *Oecologia* 71: 196-203.

Borner MD, CR Yonck (1997) The role of positive interactions in community formation on a temperate salt marsh. *Ecology* 78: 1976-1987.

- Adam P (1993) Saltmarsh Ecology. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press. Cambridge
- Anger K, Spivak E, Bas C, Ismael D, Luppi T (1994) Hatching rhythms and dispersion of decapod crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina. Helgoländer Meeresunters 48: 445-466
- Arechavaleta J (1894) Las gramíneas uruguayas. En: Anales del Museo Nacional de Montevideo 1: 376-382
- Barbour GM, Burk JH, WD Pitts (1987) Terrestrial Plant Ecology. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. USA
- Bazzas FA (1997) Allocation of resources in plants: State of science and critical questions. En: Plant resource allocation. Bazzas FA y Grace J (Eds). Academic Press
- Begon M, Harper JL, CR Townsend (1988) Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega, S.A., Barcelona. 886 pp.
- Below (1999) Strong effects of weak interactions in ecological communities. Nature 398: 330-334.
- Bertness MD (1985) Fiddler crab regulation of *Spartina alterniflora* production on a New England salt marsh. Ecology 66:1042-1055
- Bertness MD (1991) Zonation of *Spartina patens* and *Spartina alterniflora* in a New England salt marsh. Ecology 72: 138-148
- Bertness MD (1999) The ecology of Atlantic shorelines. Sinauer Associates Inc. Publishers.
- Bertness MD, AM Ellison (1987) Consumer pressure and seed set in a salt marsh perennial plant community. Oecologia 71:190-200.
- Bertness MD, GH Leonard (1997) The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitat. Ecology 78: 1976-1989

- Bertness MD, SD Gaines, ME Hay eds (2001) Marine Community Ecology. Sinauer Associates Inc, Sunderland, MA.
- Bond WJ, BW van Wilgen (1996) Fire and Plants. Chapman and Hall. London
- Bortolus A, O Iribarne (1997) Relación espacial entre el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata*, cobertura, riqueza específica botánica y topografía en una marisma bonaerense de *Spartina densiflora* (Argentina). VII COLACMAR.
- Bortolus A, O Iribarne (1997) Interacciones entre el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* y un espartillar bonaerense", Libro de Resúmenes de la XVIII Reunión Argentina de Ecología realizada en Buenos Aires en Abril.
- Bortolus A, O Iribarne (1999a) The effect of the Southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on a *Spartina* salt-marsh. Marine Ecology Progress Series 178:79-88.
- Bortolus A, O Iribarne (1999b) Reproducción sexual de pasto costero *Spartina densiflora* afectada por el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata*. VIII COLACMAR. Trujillo, Perú.
- Bortolus A, O Iribarne, MM Martínez (1998) Relationship between waterfowl and the seagrass *Ruppia maritima* in a Southwestern atlantic coastal lagoon. Estuaries vol 21, No 4.
- Bortolus A, P Laterra, O Iribarne (1999) Manejo sustentable en las marismas del atlántico sudoccidental. Segundas Jornadas Iberoamericanas sobre Diversidad Biológica. San Luis, Argetina.
- Bortolus A, O Iribarne (2000) Efecto del cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* en la reproducción sexual, germinación y dispersión de *Spartina densiflora*. IV Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Pto. Madryn, Argentina.
- Bortolus A, Schwindt E, O Iribarne (2001). Physical stress and positive plant-animal interactions in the high marsh. Aceptado en Ecology.

- Boschi EE (1964) Los Crustáceos Decápodos Brachyura del litoral Bonaerense. Bol Inst Biol Mar (Mar del Plata, Argentina) 6:1-99
- Botto JL, HR Irigoyen (1979) Bioecología de la comunidad del Cangrejal. I. Contribución al conocimiento biológico del cangrejo de estuario, *Chasmagnathus granulata* Dana (Crustacea, Decapoda, Grapsidae) en la desembocadura del Río Salado, Provincia de Buenos Aires. Seminario de Biología Bentónica y Sedimentación de la Plataforma Continental del Atlántico Sur. Montevideo, UNESCO, p. 161-169
- Bradley PM, JT Morris (1990) Influence of oxygen and sulfide concentration on nitrogen uptake kinetics in *Spartina alterniflora*. Ecology 71:282-287
- Brongniart MA (1829) Phanérogamie. •En: Voyage autour du monde sur la corvette La Coquille, pendant les années 1822-1825, par MLI Duperrey. A Bertrand (ed). Paris
- Brown RW (1954) Composition of Scientific Words. A manual of methods and lexicon of materials for the practice of logotechnics. Brown RW (ed).
- Brown AC, A Mc Lachlan (1990) Ecology of Sandy Shores. Elsevier Science Publishers B.V. New York
- Cabrera AL (1970) Flora de la Provincia de Buenos Aires. Parte II. Gramineas. Colección Científica del INTA, Buenos Aires.
- Cabrera A, E Zardini (1978) Manual de la Flora de los Alrededores de Buenos Aires. Editorial Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina
- Callaway RL, LR Walker (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. Ecology 78: 1958-1965
- Campbell BD, Grime JP, JML Mackey (1991) A trade-off between scale and precision in resource foraging. Oecologia 87:532-538

- Carlton JT (1985) Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballast water. *Oceanography Marine Biology an Annual Review* 23: 313-374
- Carlton JT (1987) Patterns of transoceanic marine biological invasions in the Pacific Ocean. *Bulletin of Marine Science* 41: 452-465
- Carlton JT (1996) Pattern, process and prediction in marine invasion ecology. *Biological Conservation* 78: 97-106
- Chalmers AG (1982) Soil dynamics and the productivity of *Spartina alterniflora*. In: Kennedy US (ed.) *Estuarine Comparisons*. Academic Press, NY
- Chapman VJ (1977) *Wet coastal ecosystems*. Elsevier Scientific Publishing company. NY, USA
- Chapman GP (1992) *Grass evolution and domestication*. Cambridge University Press
- Chung CH (1990) Twenty-five years of introduced *Spartina anglica* in China. En: *Spartina anglica: a research review*. Institute of Terrestrial Ecology. Gray AJ, Benham PEM (eds)
- Chung CH (1993) Thirty years of ecological engineering with *Spartina* plantations in China. *Ecological Engineering* 2: 261-289
- Clapham AR, Tutin TG, Warburg EF 1952. *Flora of the British Isles*. Cambridge, University Press.
- Connell JH (1961) The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42: 710-723
- Costa CSB, Davy AJ (1992) Coastal saltmarsh communities of Latin America pp 179-212. En: *Coastal plant communities of Latin America*. U Seeliger (ed). Academic Press, Inc., NY
- Crawley MJ (1983) *Herbivory: the Dynamics of Animal-Plant Interactions*. University of California Press, Berkeley, CA
- Crawley MJ (1997) *Plant Ecology*. Blackwell Science, Malden, MA.

- D'Incao F, Ruffino ML, da Silva KG, A da Costa Braga (1992) Responses of *Chasmagnathus granulata* Dana (Decapoda: Grapsidae) to salt-marsh environmental variations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 161: 179-188
- Daehler CC, DR Strong (1996) Status, prediction y prevention of introduced cordgrass *Spartina* spp invasions in pacific estuaries, USA. *Biological Conservation* 78: 51-58.
- Dai T, RG Weigert (1996a) Ramet population dynamics and net aerial primary productivity of *Spartina alterniflora*. *Ecology*, 77: 276-288.
- Dai T, RG Wiegert (1996b) Estimation of the primary productivity of *Spartina alterniflora* using a canopy model. *Ecography*, 19:410-423.
- Davy AJ, CSB Costa (1992) Development and organization of saltmarsh communities. In: *Coastal Plant communities of Latin America*. U. Seeliger (ed). Academic Press, Inc. New York
- Day JW, Jr., Hall CAS, Kemp WM, A Yañez-Arancibia (1989) *Estuarine Ecology*. Wiley-Interscience Publication. John Wiley & Sons. New York
- de Cabo L, Villar C, Arreghini S, C Bonetto (1995) Intercambio diario de nutrientes entre un pajonal costero y el Rio de La Plata. Libro de resúmenes de la XVII Reunion Argentina de Ecología. p. 227.
- de Leeuw J, Wielermaker A, de Munck W, PMJ Herman (1996) Net aerial primary production (NAPP) of the marsh macrophyte *Scirpus maritimus* estimated by a combination of destructive and non-destructive sampling methods. *Vegetatio* 123: 101-108.
- Ewing K, McKee KL Mendelssohn IA, MW Hester (1995) A comparison of indicators of sub-lethal nutrient stress in the salt marsh grass, *Spartina patens*. *Environmental and Experimental Botany* 35: 331-343
- Fallon RD, SY Newell (1986) Thymidine incorporation by the microbial community of standing dead *Spartina alterniflora*. *Applied and Environmental Microbiology*. 52: 1206-1208.

- Fasano J, Hernández M, Isla F, E Schnack (1982) Aspectos evolutivos y ambientales de la laguna Mar Chiquita (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Oceanologie Acta*, N°SP:285-292
- Fennane M, J Mathez (1988) Nouveaux matériaux pour la flore du Maroc. *Naturalia monspeliensia* 52:135-141
- Genovese G, Luquet C, Paz D, Rosa G, G Pellerano (1999) Modificaciones del epitelio del cangrejo *Chasmagnathus granulata* inducidas por cambios de salinidad. Incremento de tamaño o proliferación celular? IV Taller sobre cangrejos y cangrejales. I Jornadas Argentinas de Carcinología, Buenos Aires, Argentina
- Giacobbo EO, SC Boechat (1988) O género *Spartina* Schreber (Gramineae, Chlorideae) no Rio Grande do Sul. *Iheringia* 37: 89-109
- Gmelin JF (1791) *Systema Naturae*. Lipsiae, Georg Emanuel Beer
- Goss-Custard JD, ME Moser (1993) Changes in the numbers of dunlin (*Calidris alpina*) in British estuaries in relation to changes in the abundance of *Spartina*. En: *Spartina anglica: a research review*. Institute of Terrestrial Ecology. Gray AJ, Benham PEM (eds)
- Gray AJ, Benham PEM, AF Raybould (1990) *Spartina anglica*- the evolutionary and ecological background. En: *Spartina anglica: a research review*. Institute of Terrestrial Ecology. Gray AJ, Benham PEM (eds), pp 79
- Hairston NG (1992) *Ecological experiments: Purpose, design and execution*. Cambridge University Press. pp 370
- Halperin J, Hermida GN, Fiorito LE, Luquet CM, GE Pellerano (1999) Morfología del branquiostegito de *Chasmagnathus granulata* Dana 1851 (Decapoda, Grapsidae). IV Taller sobre cangrejos y cangrejales. I Jornadas Argentinas de Carcinología, Buenos Aires, Argentina
- Halupa PJ, BL Howes (1995) Effects of tidally mediated litter moisture content on decomposition of *Spartina alterniflora* and *S. patens*. *Marine Biology* 123:379-391

- Harper JL (1977) Population biology of plants. Academic Press, London.
- Harper JL, PH Lovell, KG Moore (1970) The shapes y sizes of seeds. Annual review of Ecology y Systematics. 1: 327-356.
- Hauman L (1926) Etude phytoeografique de la Patagonie. Bull. Soc. R. Bot. Belg 58: 105-179
- Hay M (1981) The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressmarine habitats. Ecology 62: 739-750
- Hendrix SD (1988) Herbivory and its impact on plant reproduction. En: Plant reproductive ecology. Lovett Dousty Lovett Doust (eds). Oxford University Press, NY
- Hill MI (1990) Population differentiation in *Spartina* in the Dee estuary – common garden and reciprocal transplant experiments\* En: *Spartina anglica*: a research review. Gray AJ, Benham PEM (eds). Institute of Terrestrial Ecology
- Hopkinson CS, Gosselink JG, RT Parrondo (1980) Production of coastal Louisiana marsh plants calculated from phenometric techniques. Ecology 61: 1091-1098.
- Howe HF, LC Westley (1988) Ecological Relationships of Plants and Animals. Oxford University Press. New York
- Howes BL, Howarth RW, Teal J, I Valiela (1981) Oxidation-reduction potentials in a salt marsh spatial patterns and interactions with primary production. Limnology and Oceanography 26:350-360
- Hubbard A (1969) The grasses of British Columbia. Sutton pp 205
- Hubbard CE (1984) Grasses. A guide to their stricture, identification, uses, and distribution in the British Isles. Penguin Books.
- Hulbert S (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecology Monography 54:187-211.
- Huskins CL (1931) The origin of *Spartina towsendii*. Genetica 12: 531-538

- Hutchinson J (1944) The families of flowering plants. II. Monocotyledons. Macmillan and Company, Ltd. London
- Iribarne O, Bortolus A, F Botto (1997) Between-habitats differences in burrow characteristics and trophic modes in the south western Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. Marine Ecology Progress Series 155:137-145
- Jones CG, Lawton JH, M Shachak (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386
- Jones CG, Lawton JH, M Shachak (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957
- Kangas PC, AE Lugo (1990) The distribution of mangroves and salt marsh in Florida. *Tropical Ecology* 31: 32-39
- Kareiva PM, MD Bertness (1997) Re-examining the role of positive interactions in communities. *Ecology* 78: 1945
- Katz LC (1980) Effects of burrowing by the fiddler crab, *Uca pugnax* (Smith). *Est Coast Mar Sci* II:233-237
- Kefe C (1972) Marsh production: a summary of the literature. *Contributions in Marine Sciences* 16:163-181
- Keys S, Harper JL (1974) The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *Journal of Ecology*, 62: 97-105.
- Kirchner TM (1977) The effect of resource enrichment on the diversity of plants and arthropods in shortgrass prairie. *Ecology* 58:1334-1344
- Kittelson PM, MJ Boyd (1997) Mechanisms of expansion for an introduced species of Cordgrass, *Spartina densiflora*, in Humboldt Bay, California. *Estuaries* 20: 770-778
- Kunth CS (1829) Révision de graminees en Humboldt A Voyage de Humboldt et Bonpland. Part 6, vol 5. Botanique Paris

- Lambert JM (1964) The *Spartina* story. Nature 204: 1136-1138
- Lana PC, Guiss C, ST Disaró (1991) Seasonal variation of biomass and production dynamics for above- and belowground components of a *Spartina alterniflora* marsh in the euhaline sector of Paranaguá Bay (SE Brasil). Estuarine, Coastal and Shelf Science 32: 231-241.
- Le Floc'h E, Le Houerou HN, J Mathez (1990) History and patterns of plant invasions of Northern Africa. pp 105-133. En: Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Kluwer Academic Publishers. Netherlands
- Levassurr JE, Genegou MC, Bonnot-Courtois C, Lafond LR, J Le-Rhun (1993) Impact of the invasion of a coastal lagoon (Kernic Bay) by the clonal neophyte *Spartina anglica*: Attempt at eradication and the consequences. J. Rech. Oceanographie 18:39-41.
- Levine J, S Brewer, MD Bertness (1998) Nutrient availability and the zonation of marsh plant communities. Journal of Ecology 86: 285-292.
- Li Xianggan, JL Gallagher (1996) Tissue culture and plant regeneration of big cordgrass, *Spartina cynosuroides*: Implications for wetland restoration. Wetlands 16: 410-415
- Lovett Doust J, L Lovett Doust (1988) Plant reproductive ecology. Patterns and strategies. Oxford Press pp 344
- Smith LB, DC Wasshausen (1981) Gramineas. En
- Mañe-Garzón F, Dei-Cas E, Holcman-Spector B, J Leymonie (1974) Estudios sobre la biología de la biología del cangrejo de estuario *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851. I. Osmorregulación frente a cambios de salinidad. Physis 33: 163-171
- Marchant CJ (1967) Evolution in *Spartina* (Gramineae) I. The history and morphology of the genus in Britain. Journal of Linnean Society 60:1-24.
- Marchant CJ (1968a) Evolution in *Spartina* (Gramineae) II. Chromosomes, basic relationships and the problem of *S. x townsendii* agg. Journal of Linnean Society 60: 381-409

- Marchant CJ (1968b) Evolution in *Spartina* (Gramineae) III. Species chromosome numbers and their taxonomic significance. *Journal of Linnean Society* 60: 411-417
- Marks TC, PH Mullins (1990) The seed biology of *Spartina anglica*. En: *Spartina anglica: a research review*. Institute of Terrestrial Ecology. Gray AJ, Benham PEM (eds). pp 79
- Maynard Smith J (1972) On evolution. Edimburgh University Press. Edimburgh.
- Mayr E (1998) This is biology. The science of the living world. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Mayr E (1999) Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist. Harvard University Press. Cambridge, USA.
- McIntosh RP (1995) The background of ecology. Cambridge Studies in Ecology, NY
- Melvin SL, JW Webb Jr. (1998) Differences in the avian communities of natural and created *Spartina alterniflora* salt marshes. *Wetlands* 18: 59-69
- Mendelsshon IA (1979) Nitrogen metabolism to the height forms of *Spartina alterniflora* in North Carolina. *Ecology* 60: 574-584.
- Mendelsshon IA, McKeen KL, WH Patrick (1981) Oxygen deficiency in *Spartina alterniflora* roots: metabolic adaptation to anoxia. *Science* 214: 439-441
- Mendelsohn IA, McKee KL, MT Postek (1982) Sublethal stresses controlling *Spartina alterniflora* productivity. *Wetlands Ecology and Management*. In: Gopal B, Turner RE, Wetzel RC, Whigham DF (eds.). National Institute of Ecology and International Scientific Publications, India
- Merrill ED (1902) The North American species of *Spartina*. US Department of agriculture. Bureau of Plant Industry. Bulletin N°9 pp 15
- Mitsch WJ, JG Gosselink (1993) *Wetlands*. Van Nostrand Reinhold. New York

- Moberley DG (1956) Taxonomy y distribution of the genus *Spartina*. Iowa State College Journal of Science 30 (4) 471-574.
- Morris JT, B Haskin (1990) A 5-yr record of aerial primary production and stand characteristics of *Spartina alterniflora*. Ecology 71: 2209-2217.
- Morris JT, A Jensen (1998) The carbon balance of grazed and non-grazed *Spartina anglica* saltmarshes at Skallingen, Denmark. Journal of Ecology 86: 229-242
- Munsell Color Company (1975) Munsell Soil Color Chart. Munsell Color Company Inc. Baltimore, Maryland
- Naidoo G, McKee KL, IA Mendelssohn (1992) Anatomical and metabolic responses to waterlogging and salinity in *Spartina alterniflora* and *S. patens* (Poacea). American Journal of Botany 79:765-770
- Nicora EG, ZEdA Rúgolo (1987) Los géneros de gramíneas de América Austral. Argentina, Chile, Uruguay y áreas limtrofes de Bolivia, Paraguay y Brasil. Hemisferio Sur
- Nieva FJJ (1996) Aspectos ecológicos de *Spartina densiflora* Brong. Tesis Doctoral, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla, España
- Nieva FJJ, Castellanos EM, Figueroa ME, F Gil (1999) Gas exchange and chlorophyll fluorescence of C3 and C4 saltmarsh species. Photosynthetica 36: 397-406
- Nomann B, SC Pennings (1998) Fiddler crab-vegetation interactions in hypersaline habitats. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 225: 53-68
- Odum EP (1972) Ecología. Nueva Editorial Interamericana. Cap. 13.
- Odum EP, ME Fanning (1973) Comparison of the productivity of *Spartina alterniflora* and *Spartina cynosuroides* in Georgia coastal marshes. Bulletin Ga. Academy of Science 31: 1-12.
- Oosterheld M (1992) Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. Oecologia 92: 313-316.

- Olivier SR, Escofet AM, Penchaszadeh P, JM Orensanz (1972) Estudios ecológicos de la región estuarial de Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina). 1. Las comunidades bentónicas. Anales de la Sociedad Científica Argentina 193:237-262
- Orth RJ, Heck Jr. KL, J van Montfrans (1984) Faunal communities in seagrass beds: a review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships. Estuaries 7:339-350
- Paine RT (1966) Food web complexity and species diversity. Am Nat 100: 65-75
- Palmer J (1995) The biological rhythms and clocks of intertidal animal. Oxford University Press. NY
- Parodi LR (1919) Las Chlorideas de la República Argentina. Extracto de la revista de la Facultad de Agronomía y Veterinaria 2: 233-335. CONI (ed) Buenos Aires.
- Parodi LR (1967) Gramineas bonaerenses. Clave para la determinación de los géneros y enumeración de las especies. Acme Agency SACIF Buenos Aires
- Partridge TR (1987) *Spartina* in New Zealand. New Zealand Journal of Botany. 25: 567-575
- Pennings SC, RM Callaway (1992) Salt marsh plant zonation: the relative importance of competition and physical factors. Ecology 73: 681-690
- Pennings S, MD Bertness (2001) Salt Marsh Communities. En: The Ecology of Marine Benthic Communities. Bertness MD, SD Gaines y M Hay (Eds). Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Perazzolo M, F Pineiro (1991) Aspectos anatomicos e adaptativos das partes vegetativas de *Spartina densiflora* Brons. (Gramineae) da marisma do estuario da Lagoa dos Patos-RS. Acta Botanica Brasileira 5(2):3-16
- Pfeiffer WJ, RG Wiegert (1981) Grazers on *Spartina* y their predator. In: The ecology of salt marsh. Pomeroy LR y RG Weigert (eds), Springer-Verlag, New York.
- Pomeroy LR, RG Weigert (1981) The ecology of salt marsh. Springer-Verlag, New York
- Prat H (1936) La systematique des graminees. Ann Sci Nat Bot 18:165-258

- Qin P, Xie M, Jiang Y, CH Chung (1997) Estimation of the ecological-economic benefits of two *Spartina alterniflora* plantations in North Jiangsu, China. *Ecological Engineering* 8: 5-17
- Ragonese A, G Covas (1947) La flora halofila del Sur de la Provincia de Santa Fe (Republica Argentina). *Darwiniana* 7: 401-496.
- Ranwell DS (1967) World resources of *Spartina towsendii* (*sensu lato*) and economic use of *Spartina* marshland. *Journal of Applied Ecology* 4: 239-256
- Renvoize SA, WD Clayton (1992) Classification and evolution of the grasses. En *Grass evolution and domestication*. Chapman GP (ed). Cambridge University Press
- Rhodes D (1967) Biogenic reworking of intertidal and subtidal sediments in Barnstable Harbor and Buzzard Bay, Mass. *Journal of Geology* 75:461-474
- Saint-Yves A (1932) Monographia Spartinarum. *Cyollea* 5: 19-100.
- Santos EA, Baldisseroto B, Bianchini A, Colares EP, Nery LEM, GC Manzoni (1987) Respiratory mechanisms and metabolic adaptation of an intertidal crab, *Chasmagnathus granulatus* (Dana, 1851). *Comp Biochemistry and Physiology* 88A:21-25
- Schreber JCD (1789) *Genera Plantarum*. Francfurti ad moenum, varrentrapii et weneri.
- Scribner FL (1896) Grasses of salt marshes. Reprinted from the Yearbook of the US Department of Agriculture for 1895
- Scholten M, J Rozema (1990) The competitive ability of *Spartina anglica* an dutch salt marshes. In: *Spartina anglica: a research review*. Gay AJ y PE Benham (eds). Institute of Terrestrial Ecology, Natural Environment Research Council, London.
- Seastedt TR (1984) The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology* 29:25-46
- Seeliger U ed (1992) Coastal plant communities of Latin America. Academic Press, Inc., NY

- Seiple W (1979) Distribution, habitat preferences and breeding periods in the crustaceans *Sesarma cinereum* and *S. reticulatum* (Brachyura: Decapoda: Grapsidae). *Marine Biology* 52: 77:86.
- Silander JA (1979) Microevolution and clone structure in *Spartina patens*. *Science* 203: 658-660
- Silander JA, J Antonovics (1979) The genetics basis of the ecological amplitude of *Spartina patens*. I. Morphometric and physiological traits. *Evolution* 33:1114-1127.
- Smith LB, Wasshausen DC, RM Klein (1981) Gramineas. Géneros: 1. Bambusa até 44. Chloris. En: Flora ilustrada catarinense. Ed P Reitz, Sta. Catarina, Brasil
- Snow AA, SW Vince (1984) Plant zonation in an alaskan salt marsh. II an experimental study of the role of edaphic conditions. *Journal of Ecology* 72: 669-684
- Southwood TRE (1975) *Ecological Methods*. Chapman and Hall, London
- Spegazzini C (1897) Description of *Spartina patagonica*. *Revista de la Facultad de Agronomia y Veterinaria*.
- Spicher D, M Josselyn (1985) *Spartina* (Gramineae) in Northern California: distribution and taxonomic notes. *Madroño* 32: 158-167
- Spivak E, Anger K, Luppi T, Bas C, D Ismael (1994) Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita Lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). *Helgoländer Meeresunters* 48:59-78
- Steudel EG (1855) *Synopsis Plantarum Gklumacearum*. I. Gramineae. Stuttgartiae, JB Metzler
- Strahler AN, AH Strahler (1994) *Geografía Física*. Omega, S.A. Barcelona, España
- Takeda S, Y Kurihara (1987) The effects of burrowing of *Helice tridens* (De Haan) on the soil of a salt-marsh habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 113:76-89
- Teal JM (1962) Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* 43:614-624
- Teal JM, JW Kanwisher (1961) Gas exchange in a Georgia salt marsh. *Limnology and Oceanography* 6:388-399

- Torzilli AP, G Andrykovitch (1986) Degradation of *Spartina* lignocellulose by individual and mixed cultures of salt-marsh fungi. *Canadian Journal of Botany* 64:2211-2215
- Turner RE (1976) Geographic variations in salt marsh macrophyte production: a review. *Contributions in Marine Sciences* 20: 47-68
- Tutin TG, Heywood UH, Burgues NA, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, DA Webb (1980) *Flora Europea*. Cambridge University Press.
- Underwood AJ (1997) *Experiments in ecology. Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, UK.
- Ungar IA (1978) Halophytic seed germination. *The Botanical Review* 53:301-334
- Valdés B, Talavera S, E Fernández-Galiano (1987) *Flora vascular de Andalucía Occidental*. Ketres Editora SA
- Valiela I (1984) *Marine Ecological Processes*. Springer-Verlag New York, Inc. New York
- Valiela I (1995) *Marine Ecological Processes*. Springer-Verlag New York, Inc. New York
- Valiela I, JM Teal (1974) Nutrient limitation in salt marsh vegetation, pp. 547-563. En: R. J. Reinold y W. H. Queen (eds) *Ecology of Halophytes*. Academic Press, New York, USA.
- Verettoni HN (1960) Las asociaciones halofilas del partido de Bahía Blanca.
- Vieira-Cordazzo C, AJ Davy (1991) Seed production, seed size, and dispersal of *Spartina ciliata* Brongniart (Gramineae) in southern Brazilian coastal dunes. *Atlantica* 16:143-154.
- Vince SW, Valiela I, JM Teal (1981) An experimental study of the structure of herbivorous insect communities in a salt marsh. *Ecology* 62: 1662-1678.
- Vivian-Smith G, EW Stiles (1994) Dispersal of salt marsh seeds on the feet y feathers of waterfowl. *Wetlands* 4: 316-319.
- Watkinson AR (1998) The role of the soil community in plant population dynamics. *Trends in Ecology and Evolution*, 5:171-172.

Watson L, MJ Dallwitz (1992) Grass genera of the world. CABI international.

West RC (1977) Tidal salt-marsh and mangal formation of Middle and South America. In: Wet coastal Ecosystems. VJ Chapman (ed) Amsterdam, Elsevier

Whelan RJ (1995) The ecology of fire. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press

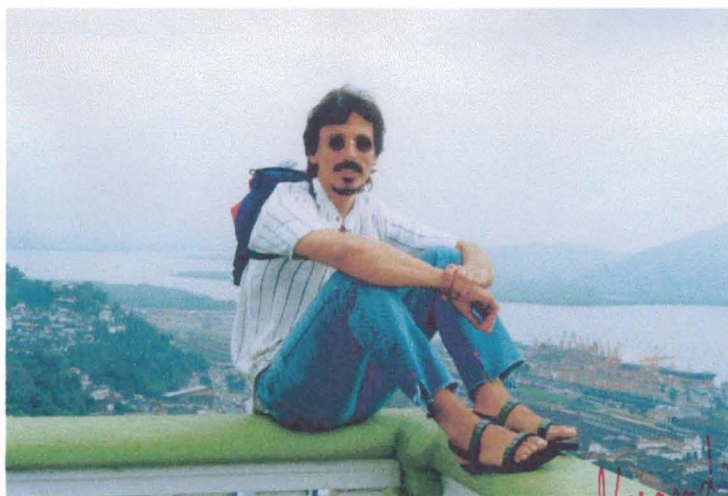
Wolcott DL, NJ O'Connor (1992) Herbivory in crabs: Adaptations and ecological considerations. American Zoology 32:370-381

Wootton TJ (1993) Indirect effects y habitat use in an intertidal community: Interaction chains y interaction modifications. American Naturalist 141: 71-89.

Wootton TJ (1992) Indirect effects, prey susceptibility, and habitat selection: Impact of birds on limpets and algae: Ecology 73: 981-991,

Zar JH (1984) Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, NJ

Zuloaga FO, Nicora EG, Agrasar ZER, Morrone O, Pensiero J, AM Cialdella (1994) Catálogo de la Familia Poaceae en la República Argentina. Missouri Botanical Garden



FIN?