

TESIS DOCTORAL¹

EFFECTOS DE UNA ESPECIE EXÓTICA FORMADORA DE ARRECIFES *Ficopomatus enigmaticus* EN LA LAGUNA COSTERA MAR CHIQUITA



EVANGELINA SCHWINDT

Directores: Dr. Oscar O. Iribarne y Dr. Federico I. Isla

Laboratorio de Ecología

Departamento de Biología

UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA

2001

¹ Esta tesis fue expuesta oral y públicamente el día 5 de julio de 2001 en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. Fue examinada y aprobada por los Jurados: Dr. Juan J. López Gappa (Museo Argentino B. Rivadavia, Bs. As.), Dr. José M. "Lobo" Orensanz (CENPAT, Pto. Madryn) y Dr. Eduardo D. Spivak (FCEyN, UNMdP)

INDICE

Agradecimientos	3
Introducción de la tesis	5
Capítulo I: Sitios de asentamiento y supervivencia del poliqueto formador de arrecifes <i>Ficopomatus enigmaticus</i> y su relación con el bentos	9
Resumen	10
Introducción	11
Materiales y Métodos	12
Area de estudio	12
Resultados	16
Discusión	18
Conclusiones	21
Tablas y Figuras	22
Capítulo II: Efecto de los arrecifes de <i>Ficopomatus enigmaticus</i> sobre las comunidades bentónicas	27
Resumen	28
Introducción	29
Materiales y Métodos	31
Resultados	36
Discusión	40
Conclusiones	45
Tablas y Figuras	47
Capítulo III: Efecto de una especie invasora <i>Ficopomatus enigmaticus</i> sobre la depositación y transporte de sedimento	55
Resumen	56
Introducción	57
Materiales y Métodos	58
Resultados	63
Discusión	65
Conclusiones	71
Tablas y Figuras	72
Capítulo IV: Crecimiento de los arrecifes de <i>Ficopomatus enigmaticus</i>	82
Resumen	83
Introducción	85
Materiales y Métodos	87
Resultados	96
Discusión	100
Conclusiones	110
Tablas y Figuras	111
Conclusiones generales	128
Literatura citada	131

AGRADECIMIENTOS

Cuando comencé a escribir la tesis doctoral estaba segura que la parte más difícil era redactar los agradecimientos. Aunque este trabajo tenga un solo autor, estoy convencida que los 3 años de tesis, estuvieron repletos de ayudas desinteresadas y muy valiosas de muchas, pero muchas personas. No quiero olvidarme de nadie y a todos les doy un millón de gracias con todo mi corazón, porque el trabajo hubiese sido intensamente más difícil sin ustedes.

- * A mis directores *Iñaki* y *Oscar* porque cada uno a su manera me hizo fuerte.
- * A Cristina Busch que pacientemente me ayudó no solo como docente sino como asesora de tesis.
- * A los Dres. *Juan López Gappa*, *José María "Lobo" Orensanz* y *Eduardo Spivak*, quienes han realizado una excelente tarea como Jurados de mi tesis y me siento afortunada y feliz por haber interactuado con ellos en este momento de mi carrera.
- * A todo el equipo humano de Cartografía del Centro de Geología (*Vicky Bernasconi*, *Moni Tomás* y *Marcelo Farenga*), en especial a Marcelo quien pacientemente me brindó muchas de sus horas y conocimientos, quien no solo amenizó mi trabajo con su capacidad docente sino con su excelente música. Con ellos, pude trabajar las fotografías aéreas y realizar muchos análisis, pero además compartí momentos agradables entre mates y charlas. Realmente me hicieron sentir muy bien y les estaré eternamente agradecida.
- * A la *Comisión de Investigaciones Científicas* porque no solo financió mis estudios sino que al mismo tiempo agudizó mi capacidad de ahorrar durante los últimos 3 años.
- * A *Maria de los Ángeles González Sagrario* por sus invaluable consejos y ayuda que me permitieron realizar el análisis de clorofila.
- * A *Patricia*, la Secretaria del Departamento de Biología, que me ayudó pacientemente, muchas veces trabajando mas de lo que le correspondía.
- * A los integrantes del Instituto de Investigaciones Biológicas, en especial a *Claudia Casalongué* por su ayuda con los materiales necesarios para el análisis de clorofila y sedimentos en suspensión.
- * A los integrantes del *Laboratorio de Invertebrados* quienes me sacaron de apuros con la determinación de muchos organismos que fui encontrando en mis muestras.
- * A *Marcelo Kittlein* por sus consejos en la estadística pero especialmente por su ayuda para realizar las estimaciones con bootstrap.
- * A *Susana Serra*, *Mariqui Trassens* y *Vero Bernaba* de Sedimentología del Centro de Geología: porque me han brindado toda su ayuda con excelente predisposición para el análisis de las muestras de sedimento y la construcción de ese "aparato" extraño.

- * A *Juan Martín Díaz de Astarloa*, *Daniel Figueroa* y *Alicia Escalante* quienes colaboraron con su experiencia y comentarios mejorando mis conocimientos con los peces de Mar Chiquita.
- * A *Juan y Juan* por su desinteresada colaboración en las tareas de campo y por compartir conmigo las infaltables charlas sobre Mar Chiquita y su destino.
- * A *Agustina Méndez Casariego* que tuvo el coraje de pasar horas de trabajo en Sotelo ayudándome todo este ultimo verano de manera incondicional, a pesar de los chapuzones, el frío y las algas venenosas.
- * A *Sandra Obenat* por su buena predisposición para compartir discusiones conmigo sobre temas que nos apasionan a las dos.
- * A *Jim Carlton* porque me brindó sus consejos, oportunidades y momentos muy divertidos a través de su pasión por la ciencia.
- * A *Laura Ferrero* y *Marcela Espinosa* quienes compartieron muchos momentos, consejos personales, académicos y profesionales conmigo.
- * A mi amigo incondicional *Pablito Stamato*, quien aprendió mucho mas de este trabajo que muchos biólogos simplemente con colaborar en el campo muchas horas.
- * A *Claudio De Francesco* por compartir conmigo su amistad, sus consejos, su paciencia con mi faceta hiperactiva, la seriedad para trabajar en equipo, y por tantas horas de campo bajo el frío a pesar de los alambrados y llaves que dejamos en el camino.
- * A mi hermana *Silvina* que pacientemente me ayudó con los mapas, a mis papas *Oswaldo* y *Paloma* y mi hermano *Javier* quienes, además de su amor, me brindaron la ayuda necesaria para poder ir al campo muchas veces. Los tubos de pvc, fierros, yesos, alambres, caracoles y herramientas pasaron por sus manos para transformarlos en experimentos y aparatos de muestreo.
- * A *Ale*, el más difícil de los agradecimientos porque tendría que resumir en pocas palabras tantos años de amor y compañía en todo momento que es lo que realmente importa en la vida.



GRACIAS!!

COMENTARIOS GENERALES

Cada capítulo de la tesis tiene el formato general de una publicación científica con introducción, materiales, métodos, resultados, discusión, conclusiones tablas y figuras. Por una cuestión práctica y para que la lectura sea mas amena, el área de estudio general se describe una sola vez y en el primer capítulo. Por coherencia interna de cada capítulo, se hacen descripciones particulares de la laguna Mar Chiquita necesarias para abordar los objetivos propuestos (por ej. capítulo III). En esta introducción se realiza una descripción de *Ficopomatus enigmaticus*, sin embargo, para seguir una lectura continua en los capítulos se detallan características de la especie en cada uno de acuerdo a los objetivos particulares que abordan. Este orden, aunque parezca reiterativo, responde al interés particular de que cada capítulo pueda ser leído independientemente, sin necesidad de realizar una lectura de la tesis para comprenderlo. A continuación se dará una breve introducción a cada uno de los capítulos.

INTRODUCCIÓN DE LA TESIS

El período de colonialismo europeo en América comenzó aproximadamente con la exploración de nuevos continentes y rutas comerciales por Cristóbal Colón en 1492. El comercio global se incrementó gradualmente y con ello el transporte de plantas y animales, tanto terrestres como marinos. Las embarcaciones eran de madera, de poca velocidad y su estadía en cada puerto que visitaban era alta (Carlton 1992). Por lo tanto muchos organismos podían crecer en el casco de los barcos y colonizar nuevos sitios. No fue sino probablemente hasta la aparición del libro del británico Charles Elton (1958) titulado "The Ecology of Invasions by Animals and Plants" que el mundo científico reconoció formalmente que durante cientos de millones de años las plantas y los animales de diferentes continentes permanecieron aislados unos de otros y que los viajes realizados por los humanos han quebrado esa distinción entre continentes y países. Este proceso además, tiene implicancias para la conservación de la biodiversidad.

Las especies pueden ser transportadas de varias formas, accidental o deliberadamente, y con diferentes propósitos. Principalmente estos organismos: (a) pueden crecer en la parte inferior de los barcos como incrustaciones biológicas, (b) pueden ser introducidas para pesquería o acuicultura, (c) pueden ser introducidos accidentalmente con aquellos que se introducen voluntariamente, (d) pueden ser introducidos al conectar cuerpos de agua mediante canalizaciones, (e) para ser utilizados como control biológico de plagas, (f) introducidos junto con agua de lastre, (g) para estudios científicos y (h) con fines decorativos (Carlton 1989, Ruiz et al. 1997). Actualmente las especies pueden ser clasificadas de acuerdo a su origen en tres tipos: nativas, exóticas y criptogénicas. Este último término significa "de origen desconocido" o en otras palabras, una especie que es criptogénica implica que no se puede demostrar que sea nativa o exótica (Carlton 1996a).

Ficopomatus enigmaticus (Polychaeta: Serpulidae) es una especie exótica en la laguna costera Mar Chiquita (Argentina, 37° 32' S y 57° 19' O) ya que se encuentra ausente en los estratos fósiles del Holoceno (Fasano et al. 1982). Esta especie pudo haber arribado creciendo sobre el casco de los barcos como lo han realizado otros serpulidos en otros países, habita en aguas salobres, templadas y subtropicales en el mundo entero (Ten Hove y Weerdenburg 1978). Fue descubierta en el Canal de Caen (Normandía, Francia; Fauvel 1923), pero su origen hasta la fecha no ha sido satisfactoriamente elucidado. En Sudamérica fue citada por primera vez en Uruguay (Arroyo Las Brujas, Monro 1938) y luego en Argentina en el Río Quequén Grande (Rioja 1943). En la laguna costera Mar Chiquita fue citada por primera vez con los trabajos de Orensanz y Estivariz (1971) y Olivier et al. (1972a,b). Sin embargo los arrecifes ya eran parte del paisaje natural en la laguna en el año 1964 (JM Orensanz com. pers.) y actualmente es el único ambiente estuarial del Atlántico Sudoccidental notoriamente invadido por este organismo. *F. enigmaticus* vive en un tubo calcáreo secretado por las glándulas de collar. Mediante el asentamiento constante y la acumulación progresiva de estos tubos tiene la capacidad de formar estructuras arrecifales. Los arrecifes de *F. enigmaticus* (conocidos por el nombre vulgar de "bochones") tienen forma aproximadamente circular con tamaño variable (hasta 7 m en diámetro y 0,5

m en altura; Obenat y Pezzani 1994; capítulo III) y cubren el 86% de la laguna (capítulo II). Dada la expansión de estos arrecifes en Mar Chiquita, la pregunta inicial de esta tesis fue evaluar el impacto que tienen los arrecifes en el ambiente. Para abordar esta pregunta se dividió la tesis en cuatro capítulos, con cuatro objetivos generales.

El **primer capítulo** tiene como objetivo evaluar si existen relaciones entre los arrecifes y la distribución de organismos infaunales y determinar los sitios de asentamiento de *Ficopomatus enigmaticus*. Este capítulo es básicamente descriptivo en lo que se refiere a la distribución de las especies epifaunales (como gasterópodos, anfípodos y cangrejos) e infaunales (macro y meiofauna) que habitan en el sedimento alrededor de los arrecifes. Además, se evalúa cuáles son los sustratos comúnmente utilizados para el asentamiento de *F. enigmaticus*, cuál es la disponibilidad en el campo de esos sustratos y finalmente, mediante experimentos de campo, se evalúa cuál es el núcleo utilizado para el asentamiento. La discusión de este capítulo se centra en los procesos que podrían generar los patrones observados, y el rol de los sustratos en el reclutamiento y supervivencia de los poliquetos.

Una vez conocidos los patrones de distribución de las especies infaunales se avanzó con los posibles procesos que generan esos patrones. El **segundo capítulo** tiene como objetivo principal analizar mediante experimentos y muestreos de campo los efectos de los arrecifes del poliqueto *Ficopomatus enigmaticus* sobre las especies bentónicas. Los arrecifes pueden tener efectos positivos y negativos, ya sea directos o indirectos mediados por los cangrejos adultos *Cyrtograpsus angulatus*. Estos cangrejos afectan negativamente la densidad de los poliquetos infaunales ya sea por depredación o por disturbios en el hábitat de los éstos poliquetos. En éste capítulo se discute el papel que tienen los arrecifes como bioingenieros del ecosistema al mediar las interacciones ecológicas en el ambiente.

Una de las creencias populares tanto en la comunidad científica como en la población de Mar Chiquita es que "los bochones son los culpables de que la laguna haya perdido profundidad porque inducen la colmatación de la laguna". Entonces, el **tercer capítulo** tiene como objetivo principal evaluar el efecto de los arrecifes sobre el transporte y depositación de sedimentos en la laguna costera

Mar Chiquita. Los arrecifes actúan como modificadores del ecosistema al modificar el flujo hidrodinámico, favorecer la depositación del sedimento en suspensión, y alterar el transporte de sedimento e infauna. Con esos resultados se discute el impacto que tienen los arrecifes sobre la sedimentación en la laguna considerando el aumento en su densidad en los últimos 24 años y el papel de las actividades humanas como modificadoras del ambiente.

Finalmente, una vez conocido los efectos de los arrecifes sobre la dinámica ecológica y sedimentaria en el ambiente invadido, el objetivo del **cuarto capítulo** es estimar la tasa y los patrones de crecimiento de los arrecifes con la intención de profundizar el conocimiento sobre la evolución de su dispersión. En principio se analizan los cambios en la cobertura de arrecifes, la distribución espacial y tamaños de los mismos en los últimos 24 años. La siguiente pregunta es si los arrecifes crecen a igual tasa a lo largo de la laguna (en crecimiento somático y calcáreo). Finalmente, la pregunta es cuáles serían las variables físicas, químicas y biológicas más importantes que afecten el crecimiento de los arrecifes y su expansión a otros sitios de la laguna que aún no han sido colonizadas.



"Cuando los viajeros nos hablan de las dimensiones de la Pirámides y de algunas otras grandes ruinas, sentimos cierta sorpresa pero, las ruinas más grandes no son nada, al lado de estas montañas de piedra acumuladas por animalitos pequeñísimos! Son de tal naturaleza estas maravillas que no se presentan, desde luego, a nuestros sentidos, sino que se necesita de la reflexión para poder apreciar toda su magnitud"

Charles Darwin. "El viaje del Beagle"

CAPITULO I²

**SITIOS DE ASENTAMIENTO Y SUPERVIVENCIA DEL POLIQUETO FORMADOR DE
ARRECIFES *Ficopomatus enigmaticus* Y SU RELACIÓN CON EL BENTOS**

Experimento asentamiento con núcleos.



*"Let us now consider man in free spirit
of natural history...."*

E. O. Wilson

² Este capítulo fue publicado en el Bulletin of Marine Science 2000. 67(1): 73-82.

RESUMEN

A través de experimentos y muestreos de campo se investigó la selección del sustrato de asentamiento por las larvas de *Ficopomatus enigmaticus* y su relación con la comunidad bentónica. Los sitios de asentamiento fueron primariamente el gasterópodo *Adelomelon brasiliana* y secundariamente las valvas de los bivalvos *Macra isabelleana* y *Tagelus plebeius*. A largo plazo la supervivencia fue principalmente observada en el área interior de *A. brasiliana*, sugiriendo la importancia del refugio en los primeros estadios de vida. El anfípodo *Melita palmata* y el gasterópodo *Heleobia parchappi* fueron las especies más abundantes halladas viviendo entre los tubos que componen los arrecifes de *F. enigmaticus*. Las especies de poliquetos de vida libre más abundantes que habitan en el sedimento alrededor de los arrecifes mostraron variación en densidad en relación a la distancia de los arrecifes. A mayor distancia de los arrecifes *Heteromastus similis* y *Laeonereis acuta* fueron menos densos, mientras que *Nephtys fluviatilis* mostró densidades mayores. La abundancia de cangrejos adultos de *Cyrtograpsus angulatus* fue mucho mayor debajo de los arrecifes que en el sedimento alrededor de los mismos. Los arrecifes no sólo incrementaron la estructura del hábitat, modificando la abundancia de especies que habitan los refugios sino que también cambiaron los patrones de distribución espacial de las especies que habitan los fondos blandos.

INTRODUCCIÓN

La complejidad estructural del hábitat afecta la abundancia, la diversidad y la distribución de la fauna asociada (Coull y Wells 1983). Los arrecifes son estructuras que afectan significativamente el ambiente (ej. Huston 1985), cambiando la abundancia y distribución de organismos (ej. Wilson 1979, Iribarne et al. 1995). La disponibilidad de refugios aumenta la supervivencia de los nuevos reclutas (Fernández et al. 1993) principalmente donde la depredación es importante (Hixon y Beets 1993, Iribarne et al. 1995). Los arrecifes también producen efectos ecológicos indirectos alterando las condiciones físicas del ambiente, determinando la magnitud de erosión y la intensidad y tasa de transporte de fluidos (Eckman 1983). Estos procesos hidrodinámicos solos pueden afectar las asociaciones infaunales a través de cambios en el reclutamiento y en la supervivencia larval (Eckman 1987).

La laguna costera Mar Chiquita (Argentina, 37° 32' a 37° 45' S, y 57° 19' a 57° 26' O) es el único ambiente estuarial del Atlántico Sudoccidental notoriamente invadido por el poliqueto serpúlido *Ficopomatus enigmaticus*. Los arrecifes proveen refugio para numerosas especies epifaunales. Debajo de ellos abundan los cangrejos de la especie *Cyrtograpsus angulatus* y en los espacios entre los tubos calcáreos habitan poliquetos nereidos, anfípodos, cangrejos juveniles, y gasterópodos (Orensanz y Estivariz 1971). El asentamiento larval de *F. enigmaticus* ocurre principalmente en los bordes de los arrecifes (Obenat y Pezzani 1994) pero también sobre otros sustratos duros como rocas, valvas de moluscos y botellas (obs. pers.).

Dado el gran área cubierta por arrecifes en la laguna, este poliqueto podría haber producido cambios ambientales significativos. En este capítulo se investiga 1) si *Ficopomatus enigmaticus* posee sitios de asentamiento preferidos y/o si su supervivencia difiere entre sitios y 2) si existe relación entre las especies bentónicas y la presencia de los arrecifes de *F. enigmaticus*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Todos los experimentos y muestreos de campo fueron desarrollados en diferentes áreas de la laguna costera Mar Chiquita (Fig. 1). Este es un cuerpo de agua somera ($\approx 46 \text{ km}^2$) afectada por baja amplitud mareal ($\leq 1 \text{ m}$) decreciendo hacia el cuerpo principal de la laguna (Isla 1997). Se caracteriza por planicies de inundación fangosas rodeadas de marismas dominadas por *Spartina densiflora* (Olivier et al. 1972a, Fasano et al. 1982). La laguna recibe carga de agua y sedimentos de arroyos y canales artificiales (arroyos Vivorató, Dulce o Sotelo, Chico o de Las Gallinas, Grande y los canales 5 y 7; Fig. 1). Los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* son encontrados en el 86% de la laguna, desde el Puente de CELPA hacia el interior.

1. Sustrato de asentamiento usado por *Ficopomatus enigmaticus*, y mortalidad post-asentamiento. El objetivo de esta sección fue evaluar si existen preferencias en el tipo de sitio de asentamiento usado por este poliqueto. Los sitios de asentamiento (de aquí en adelante llamados “núcleo”) son cualquier sustrato duro (por ej. rocas, valvas, botellas, porciones de arrecifes muertos) donde las larvas del serpúlido se asientan y comienzan a construir progresivamente un nuevo arrecife. Todos los arrecifes conservan en su base (bajo el nivel del sustrato) el núcleo en que se asentaron los primeros individuos. Para comparar los núcleos usados por *F. enigmaticus* con su disponibilidad en la laguna, 73 arrecifes seleccionados aleatoriamente fueron dados vuelta para identificar sus núcleos. Si bien el núcleo suele estar en la región inferior-central de los arrecifes, la tarea de hallarlo es más complicada en los de mayor tamaño. Los arrecifes de mayor tamaño suelen romperse durante su manipulación, dificultando la tarea de hallar el núcleo. Esto es importante, considerando que cada fragmento puede constituir un núcleo de asentamiento larval. Debido a estas limitaciones logísticas, solamente arrecifes hasta 1 m de diámetro fueron analizados. Para estimar la densidad de núcleos

disponibles en el sedimento, 22 transectas aleatoriamente localizadas (1 m x 100 m) fueron realizadas identificando y cuantificando el número y tipo de núcleos. El índice de selectividad de alfa Chesson (Chesson 1978, Paloheimo 1979) fue utilizado para evaluar la hipótesis nula de no diferencia en la proporción de núcleos usados por los arrecifes y su disponibilidad. Este índice es:

$$\text{Alfa Chesson} = (r_i/p_i) / \sum_i (r_i/p_i)$$

Donde r_i y p_i son las abundancias relativas (proporción) de núcleos del ítem i en los arrecifes y en la transecta respectivamente (Strauss 1979).

Para evaluar si los núcleos usados por los poliquetos fueron realmente debido a selección en el momento del asentamiento, los sustratos duros más comunes encontrados en el campo fueron dispuestos bajo condiciones naturales (i.e. más del 90% de la abundancia total de núcleos de arrecifes encontrados en el campo). Estos núcleos fueron el gasterópodo *Adelomelon brasiliana*, y los bivalvos *Tagelus plebeius* y *Macra isabelleana*. El otro 10% estuvo compuesto por botellas, huesos de vaca y pedazos de madera. Como las valvas de *T. plebeius* fueron observadas sobre el sedimento con ambas valvas aún unidas por el ligamento y las valvas de *M. isabelleana* fueron halladas solitarias, entonces, las valvas se colocaron de manera similar al patrón encontrado. Cada núcleo potencial fue colocado a 10 cm por encima del fondo. El experimento se realizó desde enero a marzo de 1997. Luego se cuantificó el área cubierta por los reclutas, y se registró su posición en la valva (i.e., dentro o fuera). Para evaluar la hipótesis nula de ausencia de preferencia de núcleos de asentamiento, se usaron dos índices de selectividad con propiedades diferentes. Alfa Chesson y el índice linear L (Jolicœur y Brunel 1966). Este último aún siendo menos robusto que el anterior fue utilizado debido a que provee un test de significación para preferencia (Pearre 1982).

El índice es: $L = r_i - p_i$

y la varianza muestral es: $S^2(L) = (r_i(1 - r_i))/n_r + (p_i(1 - p_i))/n_p$

donde n_r es el número de individuos con reclutas y n_p es el número de sitios potenciales de reclutamiento en el experimento. Un estadístico de t ($n_r + n_p - 2 =$ grados de libertad), fue usado para evaluar la hipótesis nula de selección al azar (Strauss 1979). El área disponible para el reclutamiento en las valvas de los moluscos fue calculada midiendo el área interna y externa en 10 réplicas.

Para evaluar la mortalidad en relación al sitio de asentamiento, el experimento fue continuado por un año, finalizándolo en enero de 1998. En ese momento se midió la extensión del área cubierta por los poliquetos. Dada la dificultad para identificar cada individuo, esta metodología fue la mejor aproximación en condiciones de campo.

2. Relación entre las especies bentónicas y la presencia de los arrecifes.

a. Densidad de epifauna dentro y debajo de lo arrecifes. Para cuantificar la epifauna entre los tubos de *Ficopomatus enigmaticus*, se obtuvieron 9 muestras de arrecifes de los bordes de diferentes arrecifes (10 cm de diámetro y 10 cm de profundidad; volumen = 785 cm³). Los organismos encontrados en las muestras fueron identificados y cuantificados.

Debido a que la abundancia de cangrejos que se alojan debajo de los arrecifes puede estar relacionada al tamaño de los arrecifes, la densidad de cangrejos adultos fue estimada en relación al área disponible como refugio en los arrecifes. Con este propósito y para capturar a todos los cangrejos, 23 arrecifes fueron rodeados con una red de pesca (1 cm de tamaño de malla) y levantados a mano. Luego, se midieron el diámetro máximo y el diámetro del área enterrada (no disponible como refugio) de cada arrecife. El área disponible como refugio fue calculada como la diferencia entre los dos diámetros. La hipótesis nula de ausencia de relación entre el área disponible y el número de cangrejos fue evaluada con un análisis de correlación (Zar 1999).

Si los arrecifes fueran refugio para los cangrejos, la mayor densidad de cangrejos debería estar debajo de los arrecifes. Para evaluar esta predicción, muestras al azar (1 m² en tamaño, $n = 64$) fueron

obtenidas fuera de los arrecifes y la hipótesis nula de ausencia de diferencias entre sitios fue evaluada mediante un test de Mann-Whitney con la aproximación a la distribución normal (Zar 1999).

b. Relación entre los arrecifes y los organismos bentónicos. Las observaciones personales sugieren que los arrecifes incrementan la densidad de los depredadores infaunales y ello afectaría la comunidad bentónica cercana a los arrecifes. Para evaluar esta hipótesis se tomaron muestras de macroinfauna ($n = 10$, 9 cm de diámetro y 10 cm de profundidad, volumen = 636 cm^3) a tres distancias de los arrecifes (0,2 m, 2 m y 6 m), y en diferentes direcciones (S, O, E y N) para evaluar posibles efectos hidrodinámicos inducidos por el viento. Las muestras fueron filtradas a través de un tamiz de 0,5 mm de malla para retener y cuantificar los organismos infaunales. La hipótesis nula de ausencia de diferencias entre la abundancia de cada especie en relación a la distancia y a la orientación de los arrecifes fue evaluada con un ANOVA de dos vías. Un test *a posteriori* de Tukey fue utilizado para identificar las diferencias entre medias (Zar 1999). Si los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad no se cumplieron se usó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis (Zar 1999) o se transformaron los datos.

Debido a que la interacción entre poliquetos infaunales podría confundir los resultados, la hipótesis nula de no relación entre la abundancia de los poliquetos de diferentes especies fue evaluada con un análisis de correlación (Zar 1999). Debido a que *Nephtys fluviatilis* es un depredador infaunal, negativamente correlacionado con las otras especies (ver resultados), las muestras sin esta especie fueron seleccionadas y la hipótesis nula de ausencia de efecto en la abundancia de poliquetos en relación a la distancia a los arrecifes fue re-evaluada con un ANOVA de una vía (Zar 1999).

Muestras meiofaunales ($n = 10$, 1,27 cm en diámetro y 10 cm en profundidad; volumen = 23 cm^3) fueron obtenidas siguiendo el mismo diseño de muestreo utilizado para la macroinfauna. Las muestras fueron filtradas a través de una malla de 0,1 mm de abertura. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en la abundancia de cada especie en relación a la distancia desde los arrecifes y la

orientación fue evaluada con un ANOVA de una vía (Zar 1999). Los datos fueron transformados cuando los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad no se cumplieron.

RESULTADOS

1. Sustrato de asentamiento usado por *Ficopomatus enigmaticus*, y mortalidad post-asentamiento. El gasterópodo *Adelomelon brasiliana* y los bivalvos *Tagelus plebeius* y *Macra isabelleana* fueron los sustratos más comunes utilizados como sitios de asentamiento. Estas especies estuvieron presentes en el campo pero en diferentes proporciones. El índice de selectividad mostró mayores valores para el gasterópodo *A. brasiliana*, y valores mucho menores para los bivalvos *T. plebeius* y *M. isabelleana* (Fig. 2A).

En el experimento de asentamiento ambos índices mostraron que *Ficopomatus enigmaticus* prefirió el gasterópodo *Adelomelon brasiliana* ($t = 2,074$, $gl = 59$, $n = 10$, $P < 0,05$; Fig. 2B) y a *Macra isabelleana* ($t = 0,466$, $gl = 59$, $n = 10$, $P > 0,05$; Fig. 2B). *Tagelus plebeius* fue seleccionado en menor proporción que su disponibilidad ($t = -1,97$, $gl = 59$, $n = 10$, $P > 0,05$; Fig. 2B). El reclutamiento larval en *T. plebeius* y en *M. isabelleana* ocurrió en la parte cóncava de las valvas. En *A. brasiliana* el 83,4 % de los reclutas fueron encontrados en la parte interna de la conchilla, y solamente el 16,6 % del reclutamiento total fue en su parte externa. Un año luego de iniciado el experimento, el área cubierta por los sobrevivientes fue de 2,4 cm² (DE = 3,86; $n = 10$) en la parte interna de *A. brasiliana*. Por otro lado, luego del mismo período no se encontraron sobrevivientes en *T. plebeius* y *M. isabelleana*.

2. Relación entre las especies bentónicas y la presencia de los arrecifes.

a. Densidad de epifauna dentro y debajo de lo arrecifes. El anfípodo *Melita palmata* ($x = 13,79$ ind·100 cm⁻³, DE = 12,39, $n = 9$) y el gasterópodo *Heleobia parchappi* ($x = 8,37$ ind·100 cm⁻³, DE = 5,52, $n = 9$) fueron las especies más abundantes entre los tubos de *Ficopomatus enigmaticus*. Cinco especies de poliquetos fueron también halladas: *Polydora ligni* ($x = 3,21$ ind·100 cm⁻³, DE = 2,62, $n =$

9), *Laeonereis acuta* ($x = 1,37 \text{ ind}\cdot 100 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 0,4$, $n = 9$), *Heteromastus similis* ($x = 0,21 \text{ ind}\cdot 100 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 0,23$, $n = 9$), *Nephtys fluviatilis* ($x = 0,11 \text{ ind}\cdot 100 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 0,11$, $n = 9$) y *Neanthes succinea* ($x = 0,05 \text{ ind}\cdot 100 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 0,09$, $n = 9$). La única especie de cangrejo hallada entre los tubos fue *Cyrtograpsus angulatus* ($x = 0,04 \text{ ind}\cdot 100 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 0,06$, $n = 9$). Briozoos (*Conopeum cf. seurati*), copépodos harpacticoideos, nematodos y ostrácodos fueron observados pero no cuantificados.

Debajo de los arrecifes, el cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* mostró una densidad significativamente mayor ($92 \text{ ind}\cdot \text{m}^{-2}$; $DE = 47$, $n = 23$) que en áreas sin arrecifes ($0,21 \text{ ind}\cdot \text{m}^{-2}$; $DE = 0,41$, $n = 64$; $Z = 7,11$, $P < 0,01$). La densidad de cangrejos estuvo significativamente correlacionada con el área disponible ($r = 0,75$, $gl = 21$, $P < 0,01$). El cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* fue observado ocasionalmente debajo de los arrecifes pero nunca en áreas abiertas sin arrecifes.

b. Relación entre los arrecifes y los organismos bentónicos. El tamaño promedio de los arrecifes analizados fue de 2 m ($DE = 0,48 \text{ m}$). Las tres especies de macroinfauna más abundantes fueron *Heteromastus similis*, *Laeonereis acuta* y *Nephtys fluviatilis*; las cuales mostraron diferencias significativas con la distancia a los arrecifes (Tabla 1, Fig. 3; Kruskal-Wallis: *N. fluviatilis*: $\chi^2 = 5,99$, $gl = 2$, 108 , $P < 0,05$, Fig. 3), pero no con la orientación (*H. similis* y *L. acuta* en Tabla 1, *N. fluviatilis*: $\chi^2 = 7,81$, $gl = 3$, 108 , $P > 0,05$). La interacción no fue significativa (*H. similis* y *L. acuta* en Tabla 1, *N. fluviatilis*: $\chi^2 = 12,6$, $gl = 6$, 108 , $P > 0,05$). Un análisis de comparaciones múltiples mostró que las tres especies de poliquetos difieren en densidad entre las distancias 0,2 m y 2 m (comparaciones múltiples $P < 0,05$). *Heteromastus similis* y *L. acuta* decrecen en densidad entre 0,2 m y 6 m (comparaciones múltiples $P < 0,01$; Fig. 3) y *N. fluviatilis* incrementa en densidad entre 2 m y 6 m (comparaciones múltiples $P < 0,05$; Fig. 3). *Neanthes succinea* fue observado pero no analizado debido a su baja abundancia ($x = 0,02 \text{ ind}\cdot 100 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 0,08$, $n = 120$).

Las comparaciones apareadas entre las densidades de poliquetos por especie mostraron una correlación débil entre *Nephtys fluviatilis* y *Laeonereis acuta* ($r = 0,26$, $n = 120$, $P < 0,05$; Fig. 4A), una correlación positiva entre *L. acuta* y *Heteromastus similis* ($r = 0,4$, $n = 120$, $P < 0,01$; Fig. 4C) y una relación no significativa entre *N. fluviatilis* y *H. similis* ($r = 0,1$, $n = 120$, $P > 0,05$; Fig. 4B). Re-evaluando la hipótesis nula de no efecto de los arrecifes sobre la distribución de macroinfauna excluyendo las muestras con *N. fluviatilis*, mostró que no existen diferencias significativas con la distancia desde los arrecifes para *H. similis* y *L. acuta* (Tabla 1).

Los organismos meiofaunales más abundantes fueron ostrácodos y poliquetos juveniles (93 % de la abundancia total), sin hallarse diferencias significativas entre sus abundancias ya sea con respecto a la distancia u orientación (Tabla 1). El resto de los organismos hallados fueron nematodos y copépodos harpacticoideos.

DISCUSIÓN

Evidencias de muestreos y experimentos mostraron que el gasterópodo *Adelomelon brasiliana* fue el núcleo preferido para el asentamiento de *Ficopomatus enigmaticus*. Sin embargo, estas conchillas son encontradas en cantidades limitadas en la laguna probablemente debido a que en su mayoría han sido usadas como núcleos. La baja abundancia de *A. brasiliana* podría ser un límite para la distribución espacial y abundancia de arrecifes de *F. enigmaticus*. Este gasterópodo es una especie marina que no habita dentro de la laguna. Las conchillas usadas por *F. enigmaticus* provienen de los depósitos fósiles del Holoceno (Fasano et al. 1982) de las riberas de la laguna. La preferencia como sitio de asentamiento para esta especie podría ser debido a muchas causas (físicas, químicas o biológicas; Rodríguez et al. 1993). Si bien no se puede distinguir entre todas las causas, la baja intensidad de luz podría ser importante debido a que los reclutas se encontraron en la superficie interna de los gasterópodos y de los bivalvos.

Solamente el 16% de los reclutas sobre *Adelomelon brasiliiana* fueron encontrados en la parte externa de sus conchillas. Sin embargo, luego de un año los individuos que sobrevivieron se encontraron en el interior de la conchilla, lo cual sugiere que la supervivencia diferencial es importante en la determinación de la distribución espacial de estos organismos. La depredación podría ser un proceso importante en este caso. El cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* es un depredador que se alimenta de poliquetos y detritos (Olivier et al. 1972b), y una de las especies más abundantes dentro de la laguna.

La distribución de los poliquetos *Heteromastus similis*, *Laeonereis acuta* y *Nephtys fluviatilis* no es independiente de la distancia a los arrecifes. Las estructuras biogénicas pueden afectar positivamente la distribución y abundancia de infauna (Kraeger y Woodin 1993) y la estabilidad del sedimento (Myers 1977). La supervivencia y reclutamiento de varias especies aumenta con la estabilidad del sedimento (Aller y Dodge 1974). Sin embargo, la depredación por cangrejos y entre poliquetos podría jugar un rol importante.

La densidad del cangrejo epi-bentónico *Cyrtograpsus angulatus* es mayor debajo de los arrecifes sugiriendo que las zonas cercanas a los arrecifes podrían ser afectadas por sus áreas de forrajeo. Restos del poliqueto *Laeonereis acuta* han sido encontrados en el estómago de estos cangrejos (Olivier et al. 1972b), lo cual sugiere que esta especie de poliqueto debería estar en menor densidad en áreas cercanas a los arrecifes. Sin embargo, la única especie que mostró este patrón fue el poliqueto *Nephtys fluviatilis*, mientras que *L. acuta* y *Heteromastus similis* mostraron el patrón opuesto. Estos resultados sugieren que la depredación por cangrejos podría afectar la abundancia de estos poliquetos de modo diferencial.

Los efectos negativos de los organismos (por ej. por depredación) sobre el asentamiento y supervivencia de larvas han sido demostrados para poliquetos nereidos (Wilson 1991). Las interacciones entre poliquetos pueden afectar las densidades infaunales por disturbio en el sedimento

y/o depredación (Ambrose 1984). Los patrones de densidad encontrados en las muestras mostraron que las mayores densidades de *Laeonereis acuta* y *Heteromastus similis* ocurrieron con bajas densidades de *Nephtys fluviatilis*. La depredación entre organismos infaunales podría ser una causa de la distribución espacial de los poliquetos (ver Bemvenuti 1987, 1994 para las mismas especies). Mas aún, *Nephtys hombergii*, congénica de *N. fluviatilis*, ha sido la causante de una gran reducción poblacional de *Heteromastus filiformis* en el intermareal del Wadden Sea (Países Bajos, Schubert y Reise 1986). Es probable que aquí este ocurriendo una interacción negativa similar, ya sea entre adultos o entre adultos y juveniles entre las diferentes especies (ver Bemvenuti 1994).

La ausencia de relación entre los organismos meiofaunales y la distancia y orientación con respecto a los arrecifes podría ser debido al modo de vida de estos organismos. En general, viven en los primeros centímetros del sedimento (Day et al. 1989, Botto et al. 1998). Mientras que pueden cavar (por ej. nematodos) o vivir en los intersticios del sedimento (por ej. ostrácodos y poliquetos juveniles; Day et al. 1989) en general la meiofauna es transportada pasivamente con los sedimentos de las capas superficiales del sustrato (Jumars y Banse 1989).

En resumen, el poliqueto introducido formador de arrecifes *Ficopomatus enigmaticus* genera estructuras biogénicas en el 86 % de la laguna costera Mar Chiquita (capítulo 2). Estos arrecifes crean una gran cantidad de refugios para las especies de invertebrados epibentónicos y pueden incrementar la estabilidad del sedimento. Del mismo modo que otros poliquetos tubícolas (ej. Cunha Nalesso et al. 1995), la gran abundancia y diversidad de epifauna habitando los arrecifes mostró que esta especie provee refugio y hábitat a muchas otras especies. Estos resultados sugieren que esta invasión ha cambiado enormemente las características de la comunidad nativa de fondos blandos favoreciendo especies que utilizan refugios y también disminuyendo el área disponible para los habitantes de fondos blandos. El principal cambio podría ser el incremento en densidad del cangrejo *Cyrtograpsus angulatus*.

CONCLUSIONES

Ficopomatus enigmaticus es una especie introducida en la laguna costera Mar Chiquita. Para formar los arrecifes necesita un sustrato duro en el sedimento (llamado "núcleo") como botellas, latas y huesos y valvas de moluscos muertos. Si bien puede asentarse en todos los tipos de núcleos, aquel donde la supervivencia de los juveniles y recién asentados es mayor es sobre el gasterópodo *Adelomelon brasiliana*. Los arrecifes calcáreos crean refugio para especies epibentónicas y los poliquetos que habitan en el sedimento alrededor de los arrecifes tienen una distribución espacial que está relacionada a la distancia de los arrecifes. Los cangrejos adultos que se refugian debajo de los arrecifes posiblemente sean los que generen los patrones de distribución de los organismos que habitan en los fondos blandos. Los resultados de este capítulo sugieren que los arrecifes introducidos están favoreciendo la agregación de una especie depredadora nativa, e indirectamente afectan los organismos infaunales que habitan alrededor de los arrecifes.

Tabla 1. ANOVA de dos vías para evaluar la abundancia de macroinfauna (*Heteromastus similis* (Hs) y *Laeonereis acuta* (La)) y meiofauna (ostrácodos (O) y poliquetos juveniles (JP)) a diferentes distancias y orientaciones a los arrecifes. [⊕]: transformación logarítmica. Entre paréntesis se encuentran los resultados del ANOVA de una vía evaluando la abundancia de *H. similis* y *L. acuta* en relación a las distancias a los arrecifes. Los datos no fueron transformados.

Fuente de variación	Hs	La [⊕]	O [⊕]	JP [⊕]
Distancia	F = 8,26 (1,03), gl = 2 (2), P < 0,05 (> 0,05)	F = 8,54 (3,07), gl = 2 (2), P < 0,01 (> 0,05)	F = 0,64, gl = 2, P > 0,05	F = 0,83, gl = 2 P > 0,05
Orientación	F = 1,63, gl = 3, P > 0,05	F = 0,78, gl = 3, P > 0,05	F = 1,13, gl = 3, P > 0,05	F = 2,07, gl = 3, P > 0,05
Distancia x Orientación	F = 0,5, gl = 6, P > 0,05	F = 0,35, gl = 6, P > 0,05	F = 0,39, gl = 6, P > 0,05	F = 0,67, gl = 6, P > 0,05



Figura 1. Mapa de la laguna costera Mar Chiquita (Provincia de Buenos Aires, Argentina).

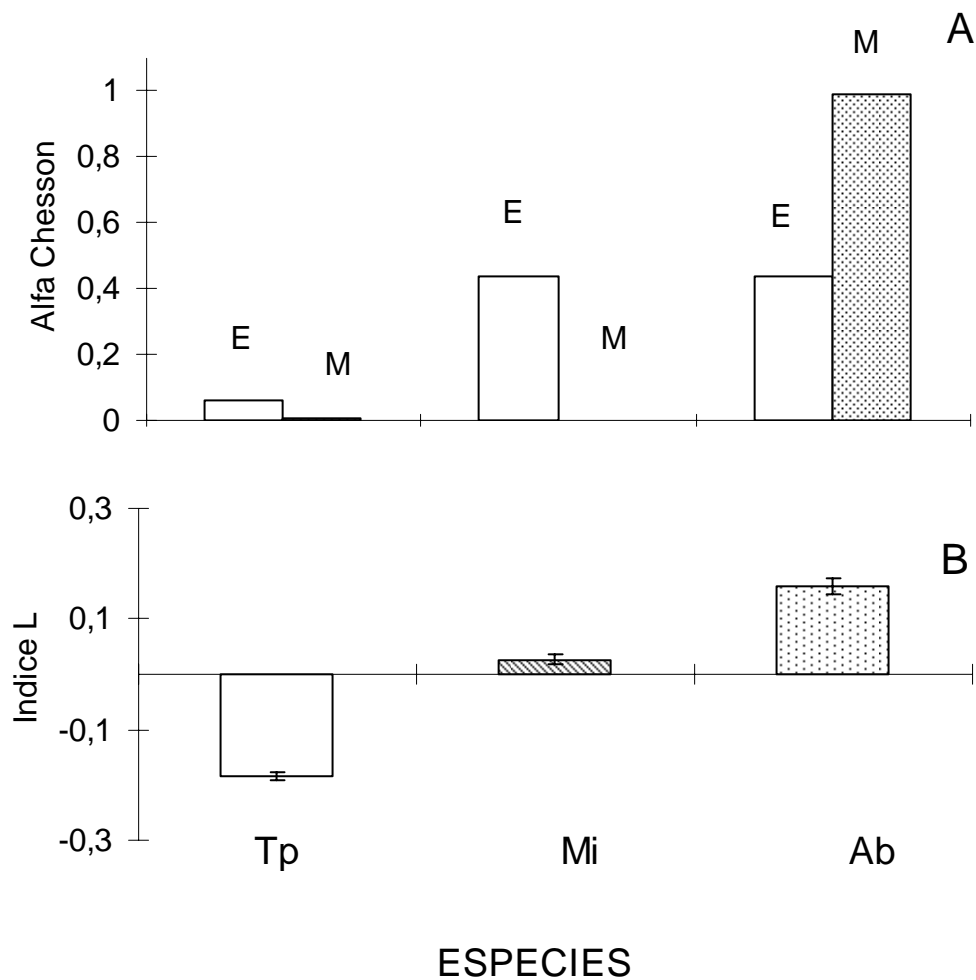


Figura 2. El índice de alfa Chesson (A) del experimento de selectividad (E) y muestreo de campo (S) y el índice L del experimento de selectividad de núcleos (B) para *Tagelus plebeius* (Tp), *Mactra isabelleana* (Mi) y *Adelomelon brasiliana* (Ab). Las barras en la figura B muestran la varianza muestral.

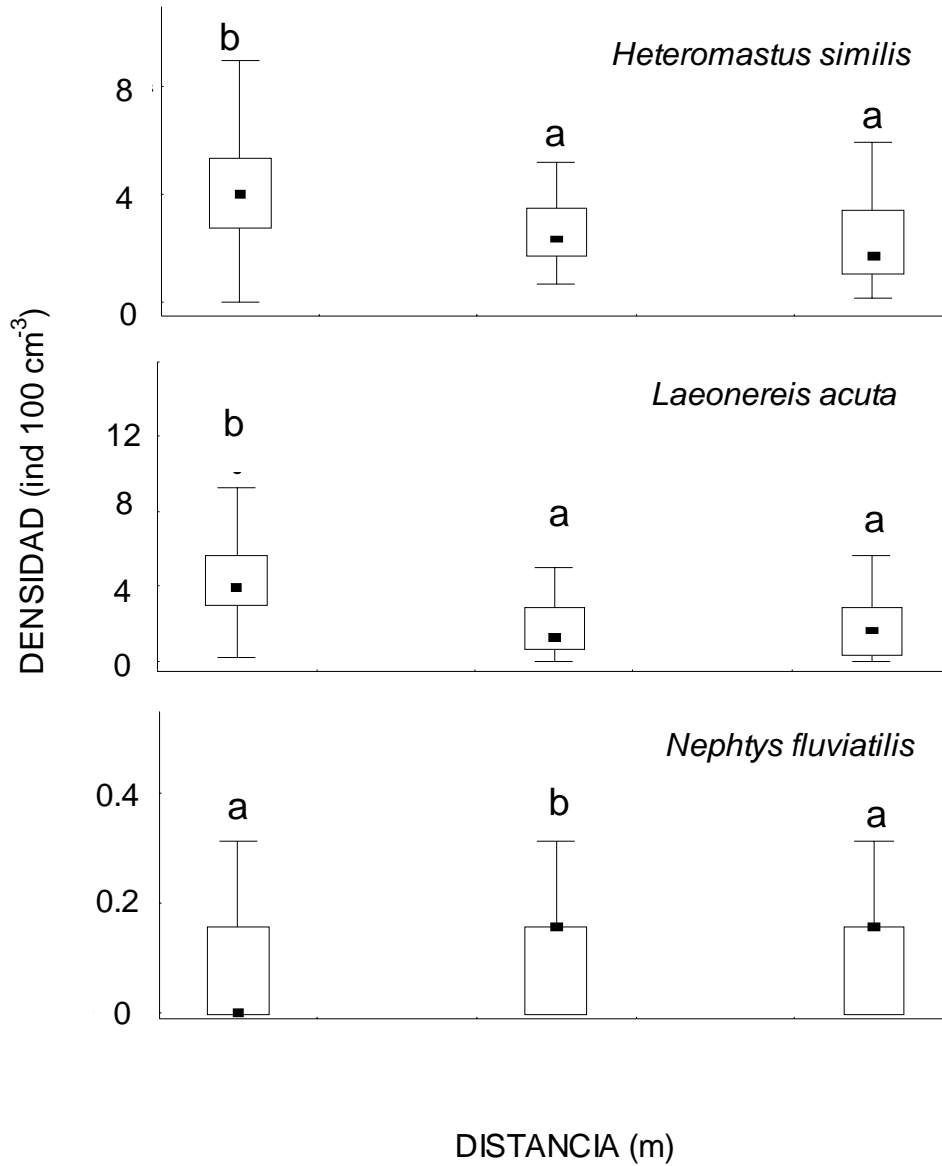


Figura 3. Relación entre la densidad de *Heteromastus similis*, *Laeonereis acuta* y *Nephtys fluviatilis* y la distancia a los arrecifes. Las letras iguales muestran diferencias no significativas. Los límites de las cajas muestran los percentiles 75 y 25, las líneas representan los percentiles 10 y 90 y las marcas dentro de las cajas muestran la mediana.

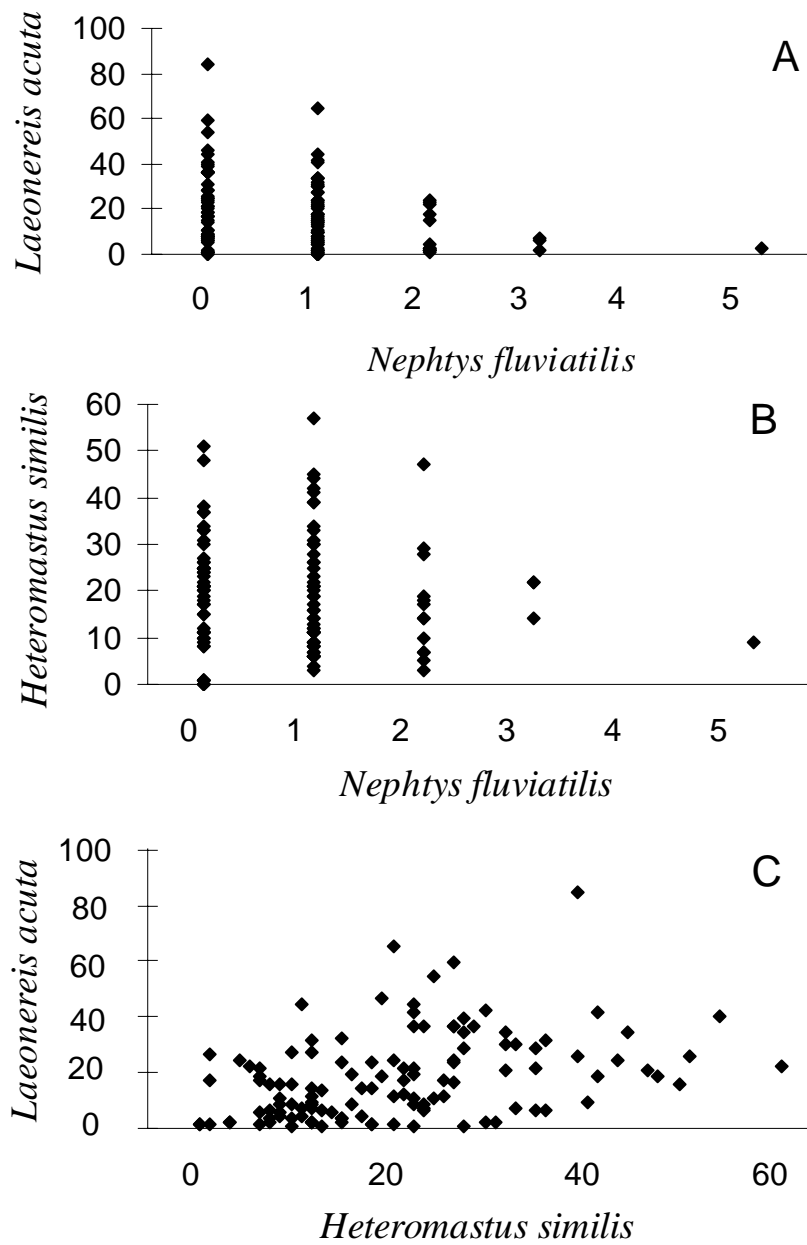
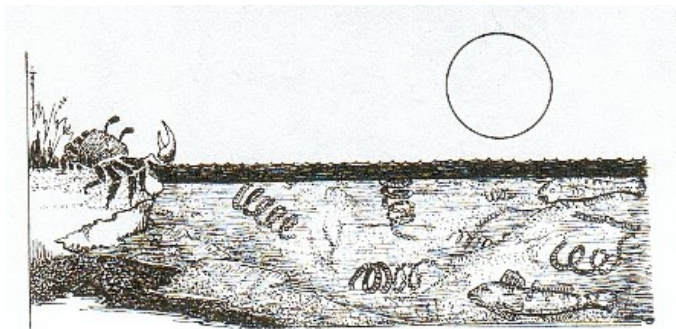


Figura 4. Comparaciones entre la abundancia de las especies de poliquetos más comunes encontradas en las muestras de sedimento.

**EFFECTO DE LOS ARRECIFES DE *Ficopomatus enigmaticus* SOBRE LAS COMUNIDADES
BENTÓNICAS³**



".....Me siento tentado de dar un ejemplo más, que muestre cómo las plantas y animales muy distantes en la escala de la naturaleza están vinculadas entre sí por un tejido de complejas relaciones....."

Charles Darwin. El origen de las especies

³ Este capítulo se encuentra aceptado para su publicación en el Biological Invasions

RESUMEN

En este capítulo se evaluó el efecto de los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* sobre las comunidades bentónicas en la laguna costera Mar Chiquita. Cuando los arrecifes fueron experimentalmente introducidos en áreas no colonizadas por estos poliquetos sésiles, se observó un incremento en la densidad local del cangrejo *Cyrtograpsus angulatus*. Luego de que los arrecifes y cangrejos fueron experimentalmente adicionados tuvieron un efecto negativo sobre la densidad de los poliquetos de vida libre (*Heteromastus similis* y *Laeonereis acuta*). Experimentos con cajas de exclusión e inclusión con *C. angulatus* mostraron un efecto negativo de los cangrejos sobre la densidad de estos poliquetos infaunales (*H. similis*, *L. acuta*, *Nephtys fluviatilis*) y ostrácodos. El análisis del contenido estomacal mostró que se alimentan de organismos infaunales así como también de pequeños gasterópodos y algas, sugiriendo una dieta omnívora. Cuando los arrecifes y cangrejos fueron experimentalmente adicionados, se observó un incremento en la cantidad de valvas de bivalvos en los sedimentos superficiales. El impacto de *F. enigmaticus* asociado a sus hábitos invasivos puede favorecer el efecto de los cangrejos sobre la integridad de las comunidades nativas. Mas aún, *F. enigmaticus* es un organismo bioingeniero, que crea y modula refugios para otras especies, alterando las interacciones entre las especies preexistentes así como los factores físicos del ambiente.

INTRODUCCIÓN

La mayoría de los lugares acuáticos en el mundo tienen especies exóticas (Carlton 1996b, Ruiz et al. 1997), y algunas de estas especies alteran procesos a nivel de ecosistema como tasa de sedimentación, productividad, hidrología, ciclos de nutrientes y frecuencia de disturbios (Vitousek 1990, Ruiz et al. 1997). Frecuentemente estos organismos también desplazan a las especies nativas a través de la competencia (Scholten y Rozema 1990, Kittelson y Boyd 1997), depredación (Strayer 1999) así como por alteración del hábitat (Carlton et al. 1990). Además, algunas especies exóticas pueden controlar directa o indirectamente la disponibilidad de recursos a otros organismos cambiando el estado físico de los materiales bióticos o abióticos. Estos organismos son llamados bioingenieros (según Jones et al. 1994) y juegan un papel importante determinando la estructura y funcionamiento de la mayoría de los ecosistemas (Jones et al. 1994, 1997).

Muchas comunidades incluyen especies exóticas así como también bioingenieros (Crooks 1998, Bertness 1999). Los arrecifes de coral son buenos ejemplos de ingenieros autógenos (llamados así porque cambian el ambiente vía sus propias estructuras físicas, Jones et al. 1997) que generalmente afectan las comunidades bentónicas (Posey y Ambrose 1994). Los bioingenieros marinos pueden alterar las propiedades sedimentarias, la densidad de otros organismos, y la riqueza específica (Haines y Maurer 1980, Crooks 1998), incrementando la bioturbación (Jones et al. 1997, Dahlgren et al. 1999) y generando refugio (Posey y Ambrose 1994). Sin embargo, los organismos podrían también ser afectados por las características físicas del hábitat a través de los procesos hidrodinámicos (Hall 1994, Lenihan 1999). Las comunidades bentónicas incluyen muchos organismos que se alimentan de la materia orgánica y otros nutrientes que hallan en el sedimento (de aquí en adelante “comedores de depósitos”) y otros que obtienen el alimento filtrando el agua (de aquí en adelante “suspensívoros”) que pueden modificar el tamaño del grano del sedimento y su química (Levinton 1989). Los disturbios biológicos como depredación o retrabajo sedimentario

ocasionados por cada organismo bentónico, son generalmente procesos a pequeña escala, medidos en términos de centímetros o metros, pero que sus efectos colectivos pueden ser una mayor fuente de heterogeneidad en fondos blandos (ej. cangrejos, Netto y Lana 1994, Bortolus e Iribarne 1999, Botto e Iribarne 1999). Los arrecifes pueden determinar la abundancia de las especies presa, desplazar los residentes epi e infaunales o crear nuevos espacios disponibles para la colonización (Wood 1999). Por lo tanto, el arribo de un nuevo organismo formador de arrecifes puede afectar fuertemente la integridad de las comunidades preexistentes.

Ficopomatus enigmaticus (= *Mercierella enigmatica*, Polychaeta, Serpulidae) es una especie introducida y formadora de arrecifes distribuida en aguas salobres en zonas subtropicales y templadas en todo el mundo (Ten Hove y Weerdenburg 1978). Los arrecifes de *F. enigmaticus* están presentes en casi toda la extensión de la laguna sobre áreas fangosas y sustratos duros (Obenat y Pezzani 1994). Entre los tubos calcáreos que constituyen los arrecifes (hasta 20 tubos·cm⁻²; datos no publicados) habitan muchos organismos tales como anfípodos, gasterópodos, poliquetos, algas y cangrejos (capítulo 1).

Debido a la abundancia de tubos de *Ficopomatus enigmaticus* y los espacios disponibles entre ellos, estos arrecifes tienen una complejidad estructural, comparable a la de los arrecifes de coral (Wood 1999), y con similares capacidades bioingenieras. Los adultos del cangrejo dominante, *Cyrtograpsus angulatus* (Grapsidae), viven bajo los arrecifes en altas densidades (hasta 167 ind·m⁻²; capítulo 1) aunque también pueden vivir en playas arenosas o fangosas, y bajo rocas. Los cangrejos juveniles pueden ser encontrados entre los tubos de los arrecifes donde ocurre el reclutamiento larval, así como su desarrollo desde estadios larvales hasta cangrejos juveniles (Spivak et al. 1994). Además, considerando que los arrecifes y las rocas en que se refugian fueron recientemente introducidas en la laguna, estos nuevos hábitats deben haber contribuido al establecimiento de una densa población estable de *C. angulatus* (Spivak et al. 1994). *C. angulatus* es una especie de

cangrejo altamente móvil que habita en zonas submareales (Spivak et al. 1994), donde se alimenta de poliquetos (Olivier et al. 1972b). Por lo tanto, la presencia de cangrejos podría incrementar la depredación cercana a los arrecifes (capítulo 1). La densidad de poliquetos infaunales cambia con la distancia a los arrecifes (capítulo 1). Algunos de ellos decrecen en densidad con el incremento en distancia a los arrecifes (*Heteromastus similis* y *Laeonereis acuta*), mientras que otros muestran el patrón opuesto (*Nephtys fluviatilis*; capítulo 1). Estas evidencias sugieren que los arrecifes de *F. enigmaticus* tienen un fuerte efecto sobre la estructura de la comunidad bentónica estudiada.

El objetivo principal de este capítulo es evaluar por experimentos y muestreos de campo los efectos de los arrecifes del poliqueto *Ficopomatus enigmaticus* y el cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* (el macroinvertebrado dominante en los arrecifes) sobre las especies bentónicas en la laguna costera Mar Chiquita. En particular se evaluó: 1) la relación entre los arrecifes y las características del sedimento, 2) el efecto de proveer arrecifes y cangrejos, sobre las características del sedimento, 3) la relación entre los arrecifes y la abundancia de cangrejos, 4) el efecto sobre la abundancia de *C. angulatus* de proveer nuevos arrecifes, 5) el efecto de *C. angulatus* sobre otros organismos bentónicos, y 6) el efecto de adicionar cangrejos y arrecifes sobre los organismos bentónicos.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio fue desarrollado en la laguna costera Mar Chiquita entre enero de 1998 y abril de 2000, en el área de Sotelo. Los experimentos en zonas sin arrecifes fueron conducidos en la zona de la boca (Villa Mar Chiquita). El diseño experimental se resume en la Tabla 1.

1. Relación entre los arrecifes y las características del sedimento. Para evaluar si existe una relación entre los arrecifes y el contenido de materia orgánica (CMO) y de agua (CA) del sedimento, se obtuvieron 10 muestras de sedimento (10 g cada una) a tres distancias diferentes de los arrecifes (0,2 m, 2 m y 6 m) y a dos niveles de profundidad (0-5 cm y 5-10 cm) en enero (verano). De esas muestras el contenido de agua fue determinado sobre la base de la diferencia entre peso húmedo y

seco (luego de ser secadas en estufa a 70°C hasta peso constante). La materia orgánica fue determinada para las mismas muestras mediante un método expeditivo, incinerándolas a 550°C durante 6 horas a fin de obtener el peso libre de cenizas. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en CMO y CA en relación a la distancia a los arrecifes y profundidad fue evaluada separadamente con un test de ANOVA de dos vías (Zar 1999).

Para evaluar la distribución de los tamaños de granos del sedimento se tomaron 6 muestras del sustrato (150 g cada una) con el mismo diseño de muestreo descrito arriba. En 1999, luego de haber encontrado un estrato subsuperficial de valvas de moluscos en el experimento descrito en 2 (ver resultados), se realizó un muestreo al azar (cavando hasta 10 cm; $n = 10$ considerando niveles superiores e inferiores) para determinar la existencia (así como la profundidad) de un estrato similar dentro del mismo área de estudio donde fueron descritos los patrones mencionados en esta sección. La distribución de los tamaños de grano fue determinada por los métodos de tamizado y pipeteo (Carver 1971). Las muestras fueron filtradas a través de una serie de tamices de 6 mallas diferentes desde 2000 μm a 62 μm siendo los datos expresados según la escala de phi (Gray 1981).

2. Efecto de proveer arrecifes y cangrejos sobre las características del sedimento. Con el fin de evaluar el efecto de los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* y del cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* sobre las características del sedimento se condujo un experimento. Los tratamientos fueron: (a) 10 arrecifes (0,5 m en diámetro, $DE = 0,05$, separados 8 m entre si) fueron transplantados a áreas de la laguna libre de arrecifes. Debido a su fragilidad y gran peso no fue posible transplantar tamaños mayores. Cinco a seis cangrejos fueron adicionados a cada arrecife, una abundancia que se mantuvo constante a lo largo del experimento. Este número de cangrejos corresponde a la densidad observada debajo de los arrecifes en condiciones naturales (ver capítulo 1); (b) Control: áreas sin arrecifes, a 4 m de distancia de los transplantes. Todos los tratamientos fueron localizados a lo largo de una línea paralela a la costa. El experimento se inició en enero de 1998 y duró un año. Una vez finalizado se

tomaron muestras de sedimento ($n = 10$, 10 g cada una) de cada unidad experimental para evaluar el CMO y el CA. Ambos fueron analizados como se describió previamente. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en el CMO y el CA entre control y trasplante fue evaluada separadamente con un test de t (Zar 1999). También se obtuvieron muestras de sedimento (150 g cada una, $n = 2$, control y tratamiento) para evaluar la distribución de tamaños de granos, siguiendo el protocolo descrito más arriba. El nivel inferior no fue muestreado dada la alta dureza del suelo, debida a la presencia de sedimentos continentales consolidados de edad Pleistocena (Fasano et al. 1982).

3. Relación entre los arrecifes y la abundancia de cangrejos. Con el propósito de estimar la abundancia de cangrejos adultos en áreas con arrecifes, se cuantificó el área cubierta por arrecifes en la laguna costera a través de fotografías aéreas y un mapa de la laguna (escala 1:50000; Instituto Geográfico Militar 1965). El mapa fue subdividido en cuadrados de 1000 x 1000 m y el área cubierta por arrecifes fue medida para cada cuadrado. A fin de evaluar el número de cangrejos por arrecife, 15 arrecifes aleatoriamente seleccionados en el campo fueron rodeados con redes de pesca (1 cm de tamaño de malla) y luego se estimó la abundancia total de cangrejos. Los cangrejos menores de 3 cm en ancho de caparazón no fueron considerados debido a que pueden vivir entre los tubos de *Ficopomatus enigmaticus*, pero no debajo de ellos (Spivak et al 1994). A fin de describir la abundancia de cangrejos en áreas con arrecifes se utilizó la siguiente ecuación:

Abundancia = área cubierta por arrecifes (ha) x número promedio de cangrejos por arrecife x densidad promedio de arrecifes por ha

Para estimar la abundancia de *Cyrtograpsus angulatus* en todas las áreas con arrecifes dentro de la laguna se desarrolló un procedimiento iterativo de re-muestreo (Manly 1997). A través de fotografías aéreas de la laguna (escala 1:5000) se calculó la densidad de arrecifes por hectárea en un área total de 162 ha. Las densidades de arrecifes y la abundancia de cangrejos fueron re-muestreadas al azar 10^3 veces por computadora. La mediana y el límite de confianza del 95% fueron obtenidas de

las estimaciones. Esta técnica permite obtener una estimación de la abundancia de cangrejos sin tener error en la varianza al multiplicar las diferentes variables. En este análisis se asumió que la abundancia de cangrejos por arrecife y la densidad de arrecifes muestreados son constantes en todas las áreas con arrecifes en la laguna costera. Las observaciones obtenidas en el campo y en las fotografías aéreas soportan estos supuestos.

4. Efecto sobre la abundancia de *C. angulatus* de proveer nuevos arrecifes. Para evaluar el efecto de proveer nuevos arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* sobre la abundancia de los adultos del cangrejo *C. angulatus*, 12 arrecifes ($x = 0,3$ m en diámetro, $DE = 0,2$) fueron transplantados a áreas libres de arrecifes. Muestreos preliminares mostraron la ausencia de cangrejos antes de la introducción de arrecifes. Luego de 2 años, cada arrecife fue rodeado con una red de pesca (1 cm de tamaño de malla) y todos los cangrejos que allí hubiera fueron capturados y contados.

5. Efecto de *C. angulatus* sobre otros organismos bentónicos. Dado que la depredación por el cangrejo *C. angulatus* podría regular la densidad de los organismos infaunales (Olivier et al. 1972b) se realizó un experimento de exclusión e inclusión de cangrejos con cuatro tratamientos: a) Inclusión de cangrejos: cajas de alambre tejido completamente cerradas (50 x 50 cm área, 20 cm alto, con un tamaño de malla de 13 mm). Las cajas fueron insertadas 10 cm dentro del sedimento para evitar que los cangrejos entren o salgan de las cajas (por ej. haciendo cuevas). Se incluyeron 6 cangrejos adultos (30 a 35 mm de ancho de caparazón) y esta cantidad fue controlada semanalmente; b) Exclusión de cangrejos: con el mismo diseño experimental descrito en (a) pero manteniendo las cajas libres de cangrejos; c) Control por efecto de caja: las mismas fueron realizadas con bordes pero sin techo y colocadas 10 cm arriba del sedimento. Este diseño permitió que los cangrejos pudieran entrar y salir de la caja, d) Control: áreas sin cajas (no disturbadas). Todos los tratamientos fueron distribuidos al azar ordenado, con 10 réplicas espaciadas 5 m entre sí. El experimento fue revisado periódicamente para verificar que los cangrejos estuvieran aún vivos dentro de las inclusiones y que

las exclusiones estuvieran libres de cangrejos. Luego de 2 meses, se tomaron muestras de macroinfauna y meiofauna en el centro de las cajas para evitar efectos de borde. Para detectar si existen diferencias en la distribución vertical de los organismos macroinfaunales, las muestras (9 cm de diámetro) fueron subdivididas en dos niveles de profundidad (superior: 0-5 cm e inferior: 5-10 cm en profundidad) y filtradas a través de una malla de 0,5 mm de apertura. Los organismos retenidos fueron determinados con lupa binocular (40 x) y contados. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en densidad de organismos macroinfaunales entre tratamientos en los niveles inferior y superior fue evaluada separadamente para cada nivel con un ANOVA de una vía (Zar 1999). El test *a posteriori* de Tukey fue usado para identificar diferencias entre medias (Zar 1999). La hipótesis nula de ausencia de diferencias en densidad macroinfaunal entre los niveles fue evaluada con un test de t (Zar 1999). Cuando los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad no se cumplían los datos fueron transformados o se utilizó un análisis no paramétrico.

Para evaluar posibles diferencias entre tratamientos también se obtuvieron muestras de meiofauna. Debido a que los organismos meiofaunales viven principalmente en los primeros centímetros superiores del sedimento (Day et al. 1989), sólo las muestras se obtuvieron en el nivel superior (1,27 cm diámetro, 5 cm profundidad; volumen = 6,33 cm³) para cada tratamiento. Las muestras fueron filtradas a través de un tamiz de 0,044 mm de tamaño de malla y los organismos retenidos sobre el tamiz fueron determinados con lupa (40 x) al menor nivel taxonómico posible. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en densidad de nematodos, ostrácodos y poliquetos juveniles entre tratamientos fue evaluada separadamente con un ANOVA de una vía (Zar 1999). Los datos fueron transformados sino se cumplieran los supuestos del análisis (homogeneidad de varianzas y normalidad).

Para evaluar si los cangrejos depredan sobre poliquetos, 60 individuos adultos de *Cyrtograpsus angulatus* fueron recolectados al azar debajo de los arrecifes. En cada uno, se analizó el contenido

estomacal y se determinó la abundancia de piezas bucales de poliquetos y otras presas. Para evitar la subestimación de la abundancia de items, los estómagos fueron inmediatamente preservados en formol al 5%. Luego, el contenido estomacal fue examinado bajo lupa (40 x). Las partículas identificables fueron cuantificadas acorde a su porcentaje de ocurrencia en el contenido estomacal completo. Sin embargo, considerando que las piezas bucales de poliquetos libres en el sedimento podrían conducir a una sobrestimación de la depredación por cangrejos, se tomaron 20 muestras de sedimento al azar (1,27 cm diámetro, 5 cm profundidad) y se analizaron bajo lupa (40 x).

6. Efecto de adicionar cangrejos y arrecifes sobre los organismos bentónicos. Para evaluar posibles efectos aditivos de los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* y los cangrejos *Cyrtograpsus angulatus* sobre las densidades de poliquetos se realizó un experimento. Antes de comenzar el experimento, se realizó un estudio preliminar para evaluar las densidades iniciales de macroinfauna y meiofauna. Las muestras de macroinfauna (n = 7, diámetro de muestreador = 9 cm, 5 cm profundidad) y meiofauna (n = 7, 1,27 cm diámetro, 5 cm profundidad) fueron obtenidas y procesadas como se describió arriba. El experimento fue diseñado como se describió en (2) y tuvo una duración de 1 año (desde enero de 1998). Los organismos macro y meiofaunales fueron muestreados y filtrados como se describió anteriormente. Los organismos retenidos se determinaron bajo lupa (40 x). Las muestras para tratamientos y controles fueron obtenidas a 0,2, 2 y 6 m, solamente en el nivel superior. El nivel inferior no fue muestreado debido a la dureza del sustrato. Las hipótesis nulas de ausencia de diferencias en densidad de macroinfauna y meiofauna en relación a la distancia de trasplante y control fue evaluadas independientemente con un ANOVA de dos vías (Zar 1999). Los datos fueron transformados a logaritmo para cumplir con los supuestos del análisis estadístico cuando fue necesario.

RESULTADOS

1. Relación entre los arrecifes y las características del sedimento. No se encontraron diferencias

significativas en el CMO y el CA con la distancia de los arrecifes (ANOVA, CMO: $F = 0,06$, $gl = 2$, $P > 0,05$; CA: $F = 0,31$, $gl = 2$, $P > 0,05$), ni en el término interacción (CMO: $F = 2,73$, $gl = 2$, $P > 0,05$; CA: $F = 1,68$, $gl = 2$, $P > 0,05$). Sin embargo, ambos fueron mayores en el nivel superior que en el inferior (CMO: $F = 49,45$, $gl = 1$, $P < 0,05$; CA: $F = 37,52$, $gl = 1$, $P < 0,05$). La distribución de los tamaños de granos fueron similares en las tres distancias de los arrecifes. Se encontró un estrato de valvas en el nivel inferior. En el phi -1 (i.e. sábulo), el nivel inferior tuvo cerca del 30 % de valvas de los bivalvos *Tagelus plebeius* y *Mactra isabelleana*, mientras que en el nivel superior se observó sólo el 7% de este tipo de sedimento (Fig. 2).

2. Efecto de proveer arrecifes y cangrejos sobre las características del sedimento. El CMO y el CA en el sedimento no mostraron diferencias significativas entre transplante y control (test de t, CMO: $n = 20$, $t = -0,19$, $gl = 18$, $P > 0,05$; CA: $n = 20$, $t = 1,71$, $gl = 18$, $P > 0,05$). En áreas con adición de arrecifes el phi -1 estuvo compuesto principalmente de valvas de *Tagelus plebeius* y *Mactra isabelleana* (19%), mientras que las áreas control (sin arrecifes) el porcentaje en este tipo de sedimento fue solamente el 2% (Fig. 2).

3. Relación entre los arrecifes y la abundancia de cangrejos. El área habitada por arrecifes en la laguna costera es de 3.968 ha, representando el 86,3% de la laguna. La densidad de arrecifes es de 99 arrecifes·ha⁻¹ (DE = 79,1, n= 162) con un promedio de 42 cangrejos adultos de *Cyrtograpsus angulatus* (DE = 18,3, n = 15) por arrecife. La abundancia de cangrejos estimada en áreas con arrecifes es de 14.400.000 (Intervalo de confianza: 10.500.000 - 18.600.000) lo cual representa 3.600 cangrejos adultos·ha⁻¹ (Intervalo de confianza: 2.600 - 4.700).

4. Efecto sobre la abundancia de *C. angulatus* de proveer nuevos arrecifes. Luego de 2 años, se encontraron 8,96 cangrejos adultos de *C. angulatus* por m² de arrecife (DE = 7,75, n = 12) y 0,83 cangrejos de *Chasmagnathus granulata* por m² de arrecife (DE = 0,95, n = 12) en los arrecifes transplantados.

5. Efecto de *C. angulatus* sobre otros organismos bentónicos. Las especies de poliquetos más abundantes en el nivel superior fueron *Heteromastus similis*, *Nephtys fluviatilis* y *Laeonereis acuta*. Estas mostraron diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, log transformados, *H. similis*: $n = 40$, $F = 12,67$, $gl = 3$, $P < 0,05$; *N. fluviatilis*: $n = 40$, $F = 2,88$, $gl = 3$, $P < 0,05$; *L. acuta*: $n = 40$, $F = 22,05$, $gl = 3$, $P < 0,05$, Fig. 3). No se detectaron efectos de caja (Fig. 3). *Neanthes succinea* fue observado pero no analizado estadísticamente debido a su baja densidad ($x = 0,31$ ind·1000 cm⁻³, DE = 0,99 para control de caja, control y exclusión; y $x = 1,5$ ind·1000 cm⁻³, DE = 3,99 para inclusión, el n fue siempre = 10).

En el nivel inferior la especie de poliqueto más abundante fue *Heteromastus similis* y no mostró diferencias en densidad entre tratamientos (ANOVA, transformación logarítmica, $n = 40$, $F = 2,46$, $gl = 3$, $P > 0,05$). *Laeonereis acuta*, *Nephtys fluviatilis*, y *Neanthes succinea* fueron encontrados en bajas densidades (Tabla 2). La densidad de *H. similis* no fue diferente entre los niveles superior e inferior del sustrato (transformación logarítmica, test de t: $t = -1,23$, $gl = 78$, $P > 0,05$). Sin embargo, las densidades de *N. fluviatilis* y *L. acuta* fueron mayores en el nivel superior que en el inferior (*N. fluviatilis*, transformación logarítmica, test de t: $t = 16,08$, $gl = 78$, $P < 0,05$; *L. acuta*, Mann-Whitney: $n = 80$, $U = 237,5$, $P < 0,05$, Fig. 4).

Los organismos más abundantes en las muestras de meiofauna fueron los nematodos, ostrácodos y poliquetos juveniles de la familia Nereidae. Las densidades de nematodos y nereidos juveniles no mostraron diferencias entre tratamientos (ANOVA, nematodos: $n = 40$, $F = 1,48$, $gl = 3$, $P > 0,05$; nereidos juveniles, transformación logarítmica: $n = 40$, $F = 0,99$, $gl = 3$, $P > 0,05$). Sin embargo, la densidad de ostrácodos fue mayor en la exclusión (transformación logarítmica, $n = 40$, $F = 5,25$, $gl = 3$, $P < 0,05$, Fig. 3). Juveniles del poliqueto *Nephtys fluviatilis* y copépodos harpacticoideos fueron observados pero no analizados estadísticamente debido a su baja densidad en las muestras (Control de caja: juveniles de *N. fluviatilis*: $x = 1,57$ ind·1000 cm⁻³, DE = 4,99;

copépodos: $x = 3,15 \text{ ind} \cdot 1000 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 6,6$; Control: juveniles de *N. fluviatilis*: $x = 1,57 \text{ ind} \cdot 1000 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 4,99$; copépodos: $x = 12,6 \text{ ind} \cdot 1000 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 12,4$; Exclusión: juveniles de *N. fluviatilis*: no observado; copépodos: $x = 3,15 \text{ ind} \cdot 1000 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 6,6$; Inclusión: juveniles de *N. fluviatilis*: $x = 3,15 \text{ ind} \cdot 1000 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 0,66$; copépodos: no observado, n fue siempre = 10).

De 60 muestras analizadas de estómagos de cangrejos de *Cyrtograpsus angulatus*, el 45% de los cangrejos contenía algas, el 30% fueron estómagos vacíos, el 25% contenía foraminíferos, el 11,6% huevos de *C. angulatus*, el 10% nematodos, el 8,3% mandíbulas de poliquetos nereidos (*Laeonereis acuta* y/o *Neanthes succinea*) y de *Nephtys fluviatilis*, y el 3,3% contenía conchillas del gasterópodo *Heleobia conexa* y ostrácodos, larvas de dípteros y restos de plantas. No se observaron piezas bucales de poliquetos o setas en las muestras de sedimento. En el sedimento los organismos más abundantes fueron ostrácodos ($x = 716,4 \text{ ind} \cdot 100 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 491$), poliquetos ($x = 39,5 \text{ ind} \cdot 100 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 44,5$) y, con menor densidad, copépodos harpacticoideos ($x = 37,1 \text{ ind} \cdot 100 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 47$), nematodos ($x = 28,4 \text{ ind} \cdot 100 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 39$) y el anfípodo *Melita palmata* ($x = 4,7 \text{ ind} \cdot 100 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 10,3$). Algas y foraminíferos fueron observados pero no cuantificados.

6. Efecto de adicionar cangrejos y arrecifes sobre los organismos bentónicos. El muestreo de macroinfauna mostró al comienzo del experimento que el poliqueto más abundante fue *Heteromastus similis* ($x = 14,82 \text{ ind} \cdot 1000 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 2,99$), mientras que *Nephtys fluviatilis* y *Laeonereis acuta* fueron observados en bajas densidades ($x = 1,79 \text{ ind} \cdot 1000 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 2,47$, $x = 0,44 \text{ ind} \cdot 1000 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 1,18$ respectivamente). Nematodos ($x = 47,39 \text{ ind} \cdot 10 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 30,56$) y ostrácodos ($x = 27,75 \text{ ind} \cdot 10 \text{ cm}^{-3}$, $DE = 16,15$) fueron numéricamente más abundantes entre los organismos meiofaunales.

Las 3 especies de poliquetos infaunales más abundantes encontradas luego de un año de experimento de adición de arrecifes fueron *Heteromastus similis*, *Laeonereis acuta* y *Neanthes succinea*. Solamente *H. similis* y *L. acuta* mostraron diferencias significativas en densidad entre áreas control y transplante (ANOVA, *H. similis*: $n = 60$, $gl = 1$, $F = 12,21$, $P < 0,05$; *L. acuta*: $n = 60$,

gl = 1, F = 4,38, P < 0,05; *N. succinea*: n = 60, gl = 1, F = 0,29, P > 0,05, Fig. 5A), pero solamente *H. similis* mostró diferencias significativas en relación a la distancia a los arrecifes (*H. similis*: n = 60, gl = 2, F = 6,16, P < 0,05; *L. acuta*: n = 60, gl = 2, F = 1,97, P > 0,05; *N. succinea*: n = 60, gl = 2, F = 2,04, P > 0,05, Fig. 5B). El término interacción no mostró diferencias en ambas especies (*H. similis*: n = 60, gl = 2, F = 0,38, P > 0,05; *L. acuta*: n = 60, gl = 2, F = 0,23, P > 0,05; *N. succinea*: n = 60, gl = 2, F = 0,51, P > 0,05). *H. similis* varió en su densidad entre las distancias 0,2 m y 6 m (comparaciones múltiples P < 0,05) y entre 0,2 m y 2 m (P < 0,05). Los individuos de *Nephtys fluviatilis* no fueron analizados estadísticamente debido a su baja densidad (Área transplante: $x = 0,2 \text{ ind} \cdot 1000 \text{ cm}^{-3}$, DE = 0,7, n = 30, Área control: $x = 0,1 \text{ ind} \cdot 1000 \text{ cm}^{-3}$, DE = 0,57, n = 30).

Los organismos meiofaunales más abundantes encontrados en el mismo periodo de experimentación fueron ostrácodos, nematodos y oligoquetos (familias Naididae y Tubificidae) con el 99% de la abundancia total, pero no se observaron diferencias significativas en densidad en relación a la distancia en transplantes y controles (Tabla 3). Copépodos harpacticoideos, *Heleobia australis* y juveniles de *Heteromastus similis* fueron también encontrados pero a menores densidades y no fueron analizados estadísticamente (Área transplante: Copépodos: $x = 0,15 \text{ ind} \cdot 10 \text{ cm}^{-3}$, DE = 0,4; *H. australis* no observada; juveniles de *H. similis*: $x = 0,1 \text{ ind} \cdot 10 \text{ cm}^{-3}$, DE = 0,4; Área control: Copépodos: $x = 0,15 \text{ ind} \cdot 10 \text{ cm}^{-3}$, DE = 0,98; *H. australis*: $x = 0,05 \text{ ind} \cdot 10 \text{ cm}^{-3}$, DE = 0,28; juveniles de *H. similis*: no observado; n fue siempre = 30).

DISCUSIÓN

Los resultados muestran que los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* tienen un efecto positivo sobre la densidad de *Cyrtograpsus angulatus*, pero cangrejos junto con arrecifes tienen un efecto negativo sobre la densidad de poliquetos que habitan en áreas fangosas. Idealmente, se hubiera necesitado un tercer experimento para evaluar el efecto de los arrecifes sobre los organismos bentónicos, excluyendo los cangrejos. Este tipo de experimento no fue realizado debido a la

imposibilidad de excluir cangrejos en áreas con arrecifes, sin afectar la dinámica de deposición y erosión de sedimento y por lo tanto la distribución de organismos infaunales. Sin embargo, como se evaluó separadamente el efecto de los cangrejos y el efecto de los arrecifes junto a los cangrejos cualquier diferencia entre estos resultados podría ser atribuida a los arrecifes.

Las estructuras biogénicas son conocidas por incrementar la biodiversidad (Wilson 1979, Levin 1991, Crooks y Khim 1999), y pueden determinar la distribución y abundancia de los organismos que viven en ellas (Orth et al. 1984). Por ejemplo, entre las plantas, la cantidad de raíces y rizomas puede facilitar el establecimiento y permanencia de varios organismos por adicionar una estructura al sustrato (Capehart y Hackney 1989, Bertness 1985). Los arrecifes de coral también generan heterogeneidad espacial donde habitan otros organismos como cangrejos, peces y equinodermos (Wood 1999). Los resultados indican que los cangrejos se agregan debajo de los arrecifes, del mismo modo que los cangrejos juveniles se hallan agregados dentro de los arrecifes (Spivak et al. 1994). Por lo tanto, la expansión de *Ficopomatus enigmaticus* en la laguna ha incrementado la densidad de adultos y juveniles de *Cyrtograpsus angulatus*. Además, los arrecifes generan nuevos espacios disponibles para otros organismos como poliquetos errantes, anfipodos y gasterópodos (capítulo 1). *C. angulatus* fue considerado como depredador de poliquetos por Olivier et al. (1972b) pero los resultados muestran que ellos se alimentan de poliquetos así como también de pequeños gasterópodos y algas, lo que sugiere una dieta omnívora. Por lo tanto, los arrecifes de *F. enigmaticus* podrían estar indirectamente afectando a los organismos infaunales debido a que proveen refugio *C. angulatus*.

Cuando los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* junto con los cangrejos fueron introducidos experimentalmente (o transplantados), la mayoría de los organismos infaunales disminuyeron en densidad en comparación con las áreas control. Resultados similares fueron observados cuando los cangrejos fueron incluidos en experimentos de cajas (estos es, sobre *Laeonereis acuta*, *Nephtys*

fluviatilis, *Heteromastus similis* y ostrácodos). *C. angulatus* afectó también negativamente la densidad de *L. acuta* de una manera similar dentro de áreas fangosas en la laguna costera Mar Chiquita (Botto e Iribarne 1999). Estos resultados sugieren que el efecto de adicionar arrecifes es principalmente debido a la actividad de los cangrejos. Esto podría ser un efecto directo de depredación por *C. angulatus* o un efecto indirecto debido a bioturbación en el sedimento, debido a su actividad de forrajeo o la construcción de cuevas (Virnstein 1979, Bortolus e Iribarne 1999). Las características físicas y químicas del ambiente pueden influenciar la densidad y distribución de organismos (Bertness 1999), mientras que los organismos también pueden modificar el ambiente donde ellos viven a través de las cuevas que realizan (Bertness 1985, Bortolus e Iribarne 1999), la producción de pellets (Miller y Jumars 1986, Day et al. 1989), actividades de alimentación y locomoción (Orth et al. 1984, Bortolus et al. 1998), o por cambiar la dinámica de sedimentos y las condiciones hidrodinámicas (Lenihan 1999, capítulo 3). A pesar de estos hechos, los resultados sugieren que las diferencias encontradas en las densidades de poliquetos en ambos experimentos son debidas a la actividad de los cangrejos, principalmente depredando sobre los poliquetos.

Los organismos infaunales que viven en los niveles más profundos se encuentran menos afectados por disturbios superficiales (Herman et al. 1999). El cangrejo *Callinectes sapidus*, por ejemplo, limita la densidad de presas a los lugares de mayor profundidad en hábitats arenosos (20-30 cm; Lipcius y Hines 1986). Los resultados sugieren que las valvas de los bivalvos *Tagelus plebeius* y *Mactra isabelleana* podrían proveer un refugio de la depredación a los organismos infaunales por ofrecer una estructura espacial compleja en sedimentos masivos. Sin embargo, si los procesos físicos que crean las condiciones sedimentarias no son considerados, la interpretación de una relación fuerte entre la distribución de los organismos bentónicos adultos y los tamaños de granos podría ser errónea (Snelgrove y Butman 1994). El CMO podría ser un factor causal más que la composición sedimentaria misma en la determinación de la distribución de infauna, debido a que es una fuente

importante de alimento para los organismos que son comedores de depósito y suspensívoros (Snelgrove y Butman 1994). El CMO junto con el CA en el sedimento mejora el ambiente en el cual viven los organismos (Valiela 1984, Snelgrove y Butman 1994) y esto podría limitar la distribución de organismos durante los procesos de pre y post asentamiento (Snelgrove y Butman 1994).

En ambientes estuariales, los organismos como pastos marinos (Peterson 1986), pastos terrestres (Bertness 1999) y poliquetos tubícolas (Eckman 1983) decrecen la velocidad de la corriente y por lo tanto incrementan la depositación y estabilización del sedimento. Estos procesos dependen de la densidad y tamaño de las estructuras que sobresalen del sedimento (Eckman 1983, Nowell y Jumars 1984) así como también de la actividad de bacterias y otros organismos (Eckman et al. 1981, Snelgrove y Butman 1994). En áreas de la laguna costera donde los arrecifes colonizaron varias décadas atrás (ES datos no publicados), una capa de sábulos compuesta por valvas de bivalvos *Tagelus plebeius* y *Mactra isabelleana* fue observada dentro de sedimentos de 5 a 10 cm debajo de la superficie. Los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* alteraron la dinámica de sedimentos probablemente por incrementar la sedimentación sobre una capa preexistente de sábulos. Cuando los arrecifes fueron introducidos experimentalmente a nuevas áreas, una alta concentración de valvas fue observada sobre la superficie de sedimento alrededor de ellos. Esta acumulación de valvas puede ser debida a la actividad de *Cyrtograpsus angulatus*. Por ejemplo, en esta laguna costera el cangrejo *Chasmagnathus granulata* remueve hasta $5,9 \text{ kg de sedimento} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{dia}^{-1}$ (Iribarne et al. 1997) redistribuyendo materia orgánica y sedimentos de las zonas profundas hacia la superficie, alterando la estratificación del sedimento (Bortolus e Iribarne 1999). Sin embargo, *Cyrtograpsus angulatus* hace cuevas de poca profundidad (hasta 4 cm; observación personal) en comparación con las cuevas profundas construidas por *C. granulata* (hasta 41 cm; Iribarne et al. 1997). Por lo tanto, las valvas de *T. plebeius* y *M. isabelleana* localizadas a la profundidad de 5-cm o más, podrían no ser afectadas por las cuevas de *C. angulatus*. Sin embargo, en áreas donde los arrecifes fueron adicionados

experimentalmente, se observaron valvas naturalmente localizadas cerca del nivel superior (< 5 cm en profundidad). Allí, los cangrejos establecidos debajo de los arrecifes removieron las valvas subsuperficiales, probablemente debido a su localización sub-superficial.

Los resultados muestran que el poliqueto comedor de depósitos *Heteromastus similis* vive desde la superficie hasta los 10 cm de profundidad, mientras que *Laeonereis acuta* y *Nephtys fluviatilis* habitan en el nivel superficial (hasta 5 cm) el cual es rico en materia orgánica en comparación con el nivel inferior. Esto podría ser debido a que las distintas especies de poliquetos podrían tener diferentes requerimientos de materia orgánica, contenido de agua y por lo tanto de oxígeno (Díaz y Rosenberg 1995). La depredación y la competencia entre poliquetos durante los procesos de pre y post- asentamiento también podrían afectar su distribución espacial (Ólafsson et al. 1994). Una combinación de estos factores (i.e. disponibilidad de nutrientes, de refugio, e interacciones interespecíficas) podrían estar determinando la abundancia y distribución de organismos infaunales observada.

Por otro lado, los organismos meiofaunales no mostraron cambios en densidad a diferentes distancias de los arrecifes (capítulo 1), o cuando los arrecifes y cangrejos fueron adicionados. Sin embargo, a pesar de estos hechos, ellos fueron afectados negativamente por *Cyrtograpsus angulatus* en los tratamientos de inclusión, sugiriendo que los arrecifes regulan el efecto de los cangrejos sobre los organismos meiofaunales.

Los ingenieros del ecosistema son organismos que modulan (directa o indirectamente) la disponibilidad de recursos a otras especies (como energía, materiales, espacio y/o alimento; Jones et al. 1994). Ellos pueden cambiar el ambiente con sus propias estructuras físicas (ingenieros autogénicos: por ej. *Ficopomatus enigmaticus*) y/o pueden cambiar el ambiente transformando los materiales vivos o no vivos de un estado físico a otro (ingenieros alogénicos: por ej. *Cyrtograpsus angulatus*). Ambos tipos de ingeniería alo- y autogénica pueden modular el flujo de recursos o

modular un controlador abiótico mayor, el cual, a su vez, regula el flujo de recursos (Jones et al 1997). Si un ambiente estuárico fuera el estado físico 1, la introducción de los arrecifes de *F. enigmaticus* podría cambiar la dinámica sedimentaria del ambiente conduciendo a otro estado físico 2, en el cual las estructuras arrecifales crean y modulan la disponibilidad de refugios para otras especies como *C. angulatus* (debajo de los arrecifes), anfípodos, poliquetos errantes, y pequeños gasterópodos (entre los tubos de los arrecifes; ej. capítulo 1). Por lo tanto, esta especie podría ser considerada como un ingeniero autogénico. El efecto de las actividades de los cangrejos podría alterar la estructura del fondo y la dinámica de sedimentos como se discutió en este trabajo (ingeniería alogénica) conduciendo el sistema a otro estado físico 3. La figura 6 muestra el modelo conceptual sobre estos cambios del estado 1 al 3

Los resultados sugieren que el poliqueto introducido formador de arrecifes *Ficopomatus enigmaticus* afecta la estructura de la comunidad infaunal, principalmente ofreciendo refugio al cangrejo omnívoro *Cyrtograpsus angulatus* y por cambiar las características del sedimento. El efecto de este cangrejo es aumentado por su alta agregación espacial asociada con los arrecifes de *F. enigmaticus* en toda la laguna. Dada la expansión observada en relativamente corto plazo luego de su introducción (probablemente 60 años), los arrecifes podrían estar magnificando el efecto de los cangrejos sobre los organismos infaunales. Por lo tanto, el impacto de este bioingeniero combinado con sus hábitos invasivos, podría permitirles tener fuertes efectos sobre la integridad de la comunidad nativa, y también sugiere que esta especie tiene un gran potencial para la alteración del hábitat a gran escala.

CONCLUSIONES

La introducción de *Ficopomatus enigmaticus* y posterior expansión en la laguna Mar Chiquita ha generado refugios para el cangrejo *Cyrtograpsus angulatus*. Los cangrejos son omnívoros y entre sus presas se encuentran los poliquetos de vida libre que habitan en el sedimento alrededor de los

arrecifes. Los cangrejos, tienen un efecto negativo sobre la densidad de poliquetos infaunales, ya sea por depredación como por disturbio del sedimento. *F. enigmaticus* puede ser considerada una especie bioingeniera creando y modulando los recursos (como refugio) de manera directa e indirecta para otras especies (como cangrejos y poliquetos).

Tabla 1. Diseño experimental. Los números 2, 4, 5 y 6 corresponden a objetivos experimentales. NR = no realizado.

El efecto de Adicionar:	Sobre:			
	Sedimento	Bentos	Los arrecifes de <i>Ficopomatus</i>	Cangrejo <i>Cyrtograpsus</i>
Arrecifes de <i>Ficopomatus</i> (F)	NR (a)	NR (c)	----	4
Cangrejos <i>Cyrtograpsus</i> (C)	NR (b)	5	NR (d)	----
F + C	2	6	----	----

- (a) La colonización de los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* transplantados, por el cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* no puede ser evitada sin realizar disturbio en sedimento en el sitio del tratamiento (por ej. efecto hidrodinámico; ES datos no publicados). A pesar de que este experimento no fue desarrollado, los efectos de (F) fueron evaluados por la diferencia entre los efectos de (C) y los de (F + C); ver el texto de discusión.
- (b) El resultado de este experimento es una parte de otro trabajo (Capítulo 3).
- (c) La misma razón de (a), posibles efectos de disturbio afecta tanto a los organismos bentónicos como a las características del sedimento.
- (d) El cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* puede modificar la estructura de los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* de varias formas (por ej. destruyendo los tubos que se encuentran en la parte inferior o abriendo mas espacios) pero este fenómeno es una cuestión de otro trabajo diferente

Tabla 2. Densidad (ind·1000 cm⁻³) de organismos macroinfaunales encontrados en cada tratamiento evaluando el efecto de *Cyrtograpsus angulatus* (n = 10). Los valores indican media y entre paréntesis se encuentran los desvíos estándar

	Exclusión	Control de Caja	Control	Inclusión
<i>Laeonereis acuta</i>	2,2 (2,98)	0,31 (0,99)	No observado	1,5 (3,99)
<i>Nephtys fluviatilis</i>	1,88 (2,19)	0,62 (1,32)	0,31 (0,99)	0,94 (1,51)
<i>Neanthes succinea</i>	No observado	No observado	0,31 (0,99)	0,62 (1,32)

Tabla 3. Resumen del ANOVA de dos vías para evaluar las diferencias en densidad de meiofauna (ostrácodos (Os) nematodos (N) y oligoquetos (Ol)) a diferentes distancias (D) de los arrecifes en áreas transplante y control (T/C) cuando los arrecifes y cangrejos fueron adicionados. *: transformación logarítmica.

Fuente de variación	Os	N*	Ol*
D	F = 0,41, gl = 2, P > 0,05	F = 0,09, gl = 2, P > 0,05	F = 0,25, gl = 2, P > 0,05
T/C	F = 0,19, gl = 1, P > 0,05	F = 0,08, gl = 1, P > 0,05	F = 0,09, gl = 1, P > 0,05
D x T/C	F = -0,04, gl = 2, P > 0,05	F = 1,59, gl = 2, P > 0,05	F = 0,21, gl = 2, P > 0,05

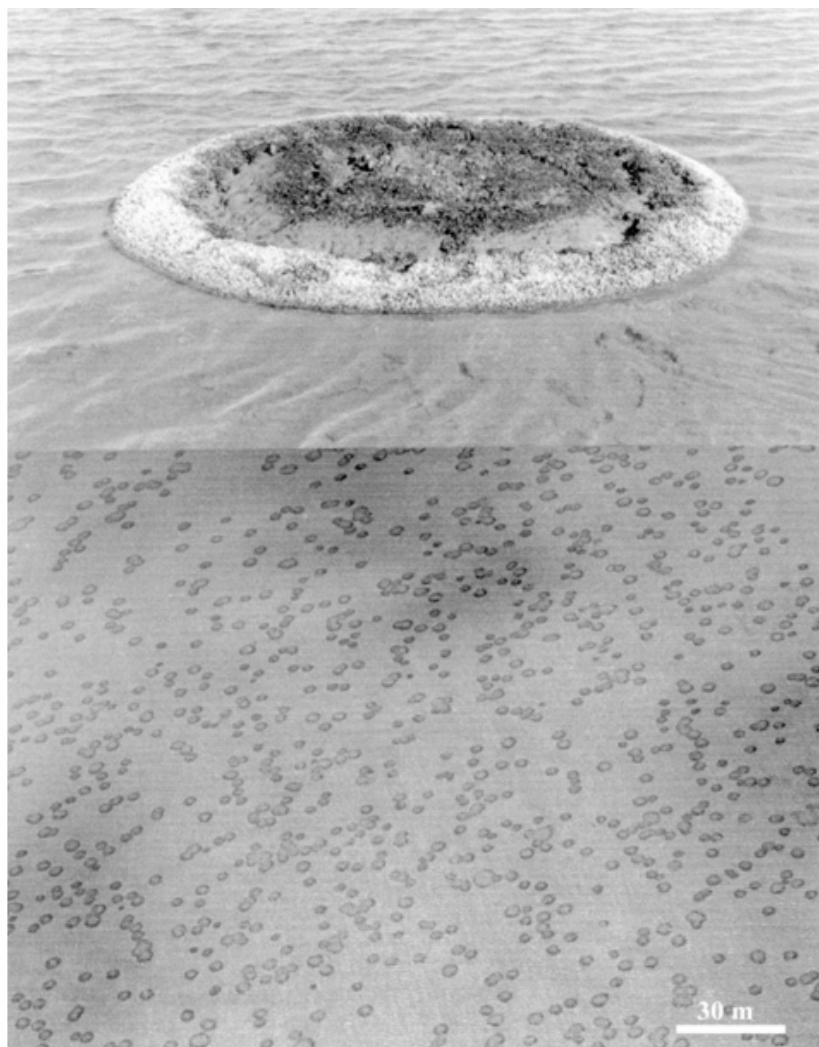


Figura 1. Fotografía mostrando la forma de un arrecife típico de *Ficopomatus enigmaticus* (diámetro: 2,4 m; arriba) y una fotografía aérea mostrando la abundancia de los arrecifes de *F. enigmaticus* en la laguna costera Mar Chiquita (abajo). Fotografía por: Alejandro Bortolus.

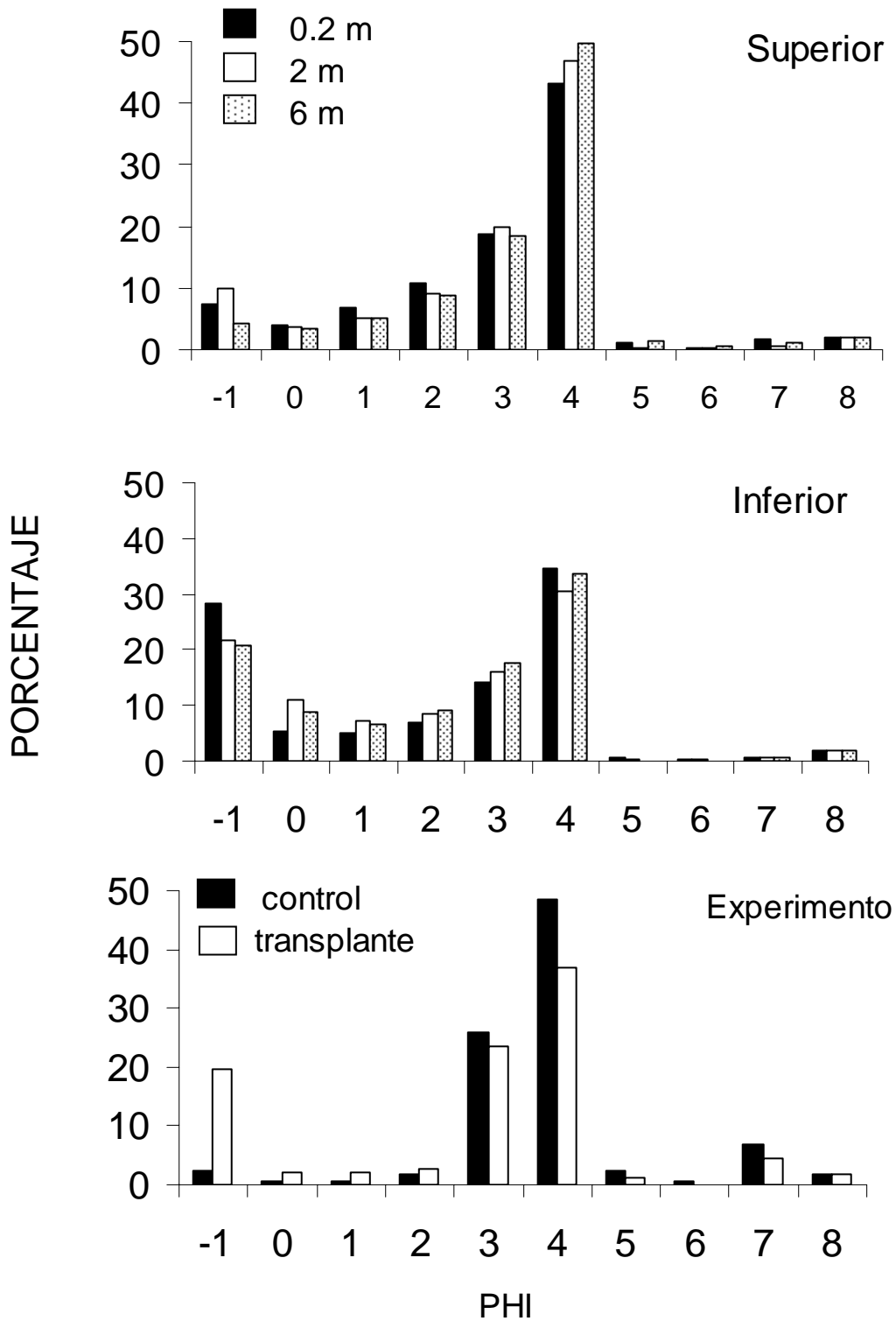


Figura 2. Distribución de tamaños de granos en porcentaje en el nivel superior y en el inferior a 0,2 m (barras negras), 2 m (barras vacías) y 6 m (barras sombreadas) de los arrecifes, y en el experimentos entre transplante (barras vacías) y áreas control (barras negras). PHI = $-\log_2 \text{mm}$.

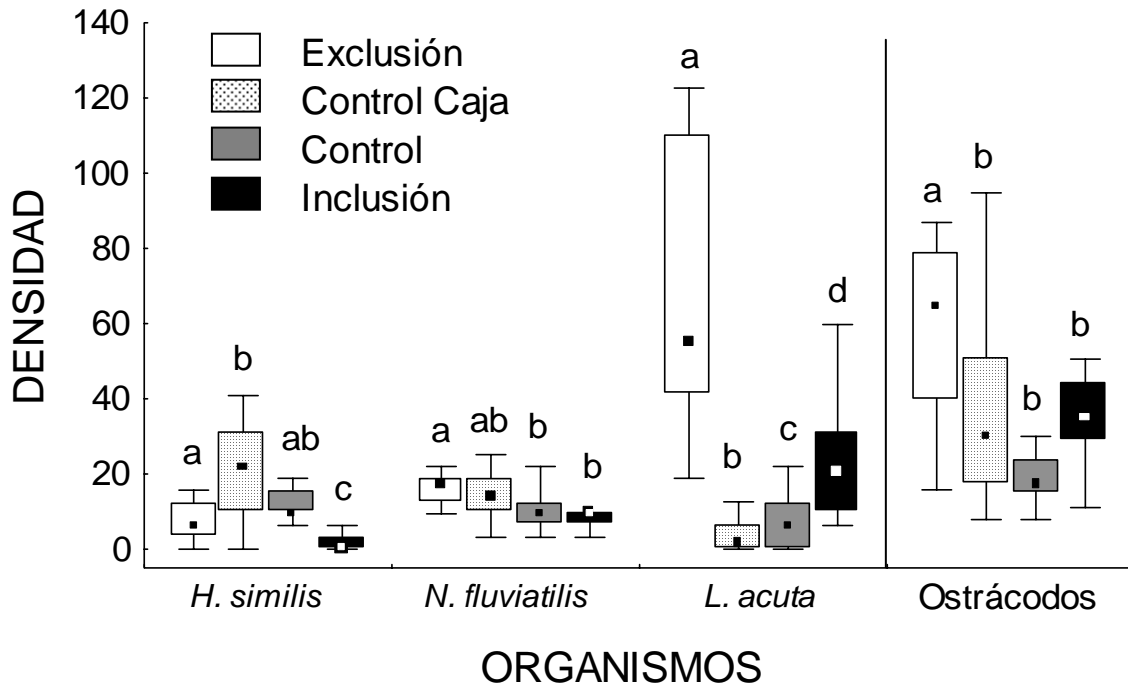


Figura 3. Densidad ($\text{ind}\cdot 1000 \text{ cm}^{-3}$) de *Heteromastus similis*, *Nephtys fluviatilis* y *Laeonereis acuta* y densidad ($\text{ind}\cdot 10 \text{ cm}^{-3}$) de ostrácodos entre cajas de exclusión, control de caja, control e inclusión. Todas las cajas son construidas con los percentiles 75 y 25 en los límites de las cajas, las líneas representan los percentiles 10 y 90, y las marcas interiores son la mediana. Letras iguales significan diferencias no significativas en todas las cajas (Tukey > 0,05).

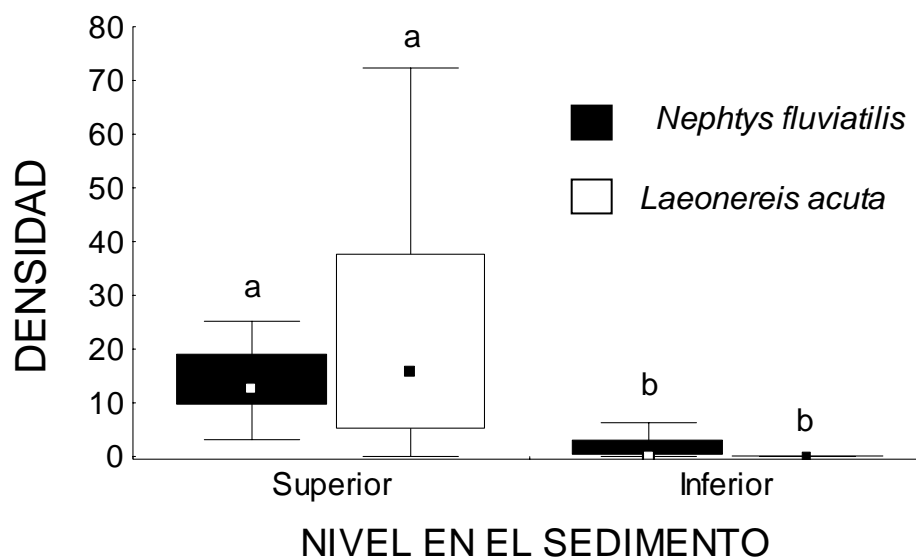


Figura 4. Densidad (ind·1000 cm⁻³) de *Nephtys fluviatilis* (cajas negras) y *Laeonereis acuta* (cajas vacías) entre el nivel superior e inferior del sedimento. Letras iguales significan diferencias no significativas en todas las cajas

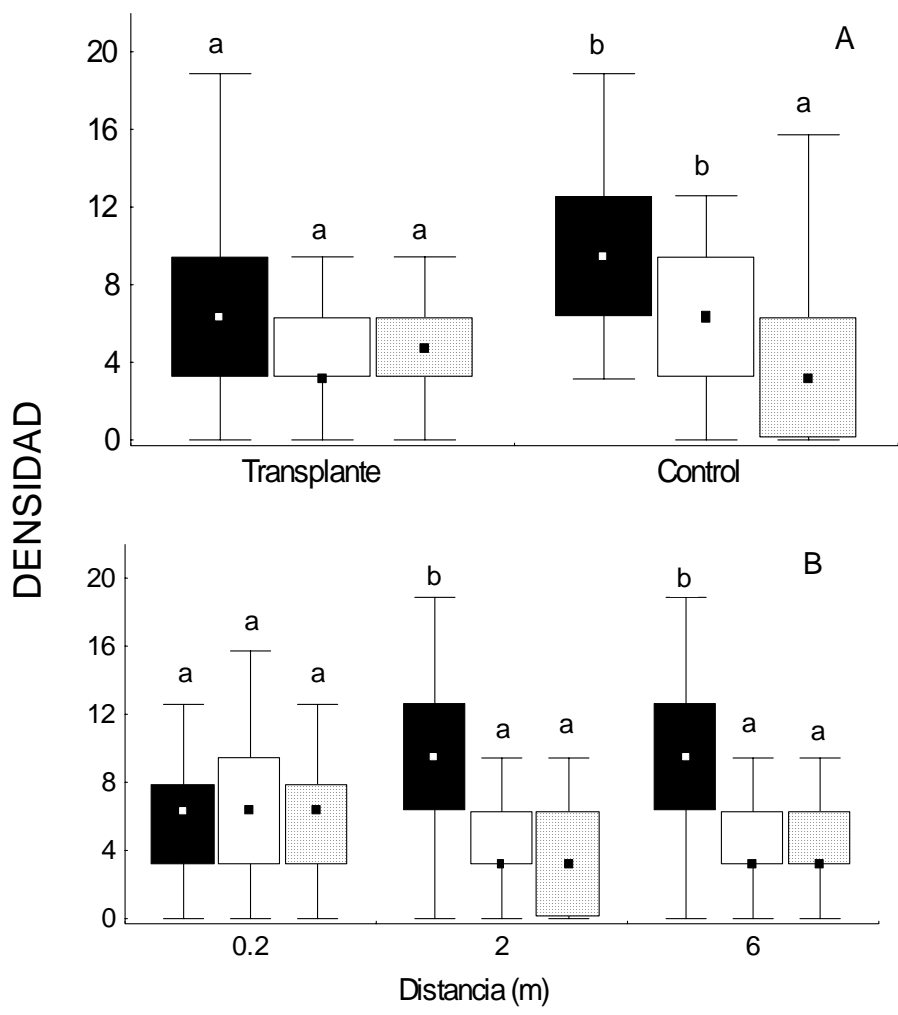


Figura 5. Densidad ($\text{ind}\cdot 1000\text{ cm}^{-3}$) de *Heteromastus similis* (cajas negras), *Laeonereis acuta* (cajas vacías) y *Neanthes succinea* (cajas sombreadas) entre transplante y control (A) y entre las distancias (en metros) de los arrecifes (B). Letras iguales significan diferencias no significativas en todas las cajas

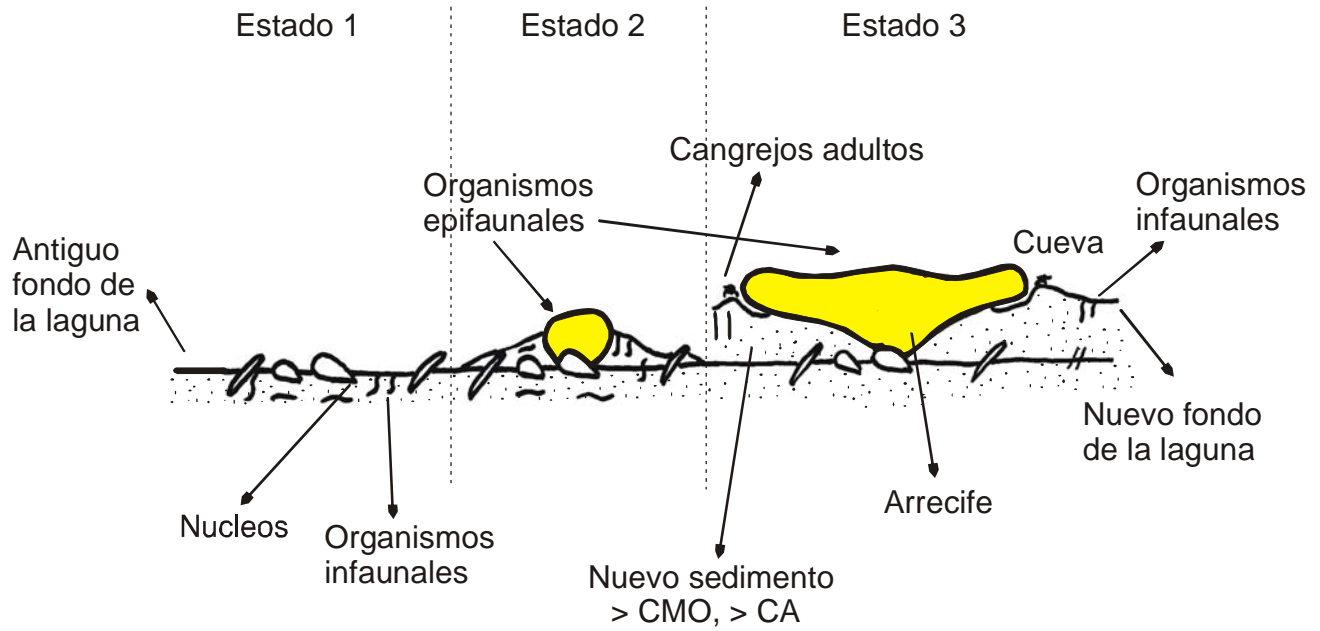


Figura 6. Modelo conceptual de evolución del fondo de la laguna antes (estado 1), durante (estado 2) y luego (estado 3) de la introducción del poliqueto *Ficopomatus enigmaticus* (sombreado).

CAPITULO III

EFECTO DE UNA ESPECIE INVASORA *Ficopomatus enigmaticus* SOBRE LA DEPOSITACION Y TRANSPORTE DE SEDIMENTO

Véase el agua...!!



".....Puede haber algo nada más original que estas formaciones?....."

Charles Darwin. "El viaje del Beagle"

RESUMEN

El principal objetivo de este capítulo fue evaluar por muestreos y experimentos de campo el efecto de los arrecifes introducidos de *Ficopomatus enigmaticus* sobre la depositación y transporte de sedimentos en la laguna costera Mar Chiquita. Los objetivos particulares fueron evaluar: 1) cambios en densidad y distancia entre arrecifes desde 1975 a 1999, 2) el efecto de los arrecifes sobre la acumulación de sedimento, 3) la relación entre los arrecifes y la depositación de sedimento, 4) el efecto de los arrecifes sobre el transporte de fauna y sedimento, y 5) el efecto de los arrecifes sobre el flujo relativo de agua. La densidad de arrecifes aumentó desde 1975 a 1999 mientras que la distancia entre los mismos disminuyó significativamente. Los arrecifes acumulan sedimento que se encuentra en suspensión y a su vez la concentración de sedimentos en la columna de agua es mayor en áreas con arrecifes que sin ellos. La cantidad de sedimento estimada que se encuentra acumulado en los arrecifes es de 339 Tn. El transporte de sedimento y meiofauna es afectado por la presencia de los arrecifes, pero también es dependiente de la dirección y velocidad del viento. Cuando el viento aumenta en velocidad aumenta el transporte de organismos y sedimento. Los arrecifes también generan cambios en el flujo relativo de agua en función de la dirección del viento. La introducción de los arrecifes de *F. enigmaticus* ha generado cambios en la dinámica sedimentaria de la laguna. Los sedimentos finos de los arroyos que desembocan en la laguna, deberían ser transportados hacia el mar en ausencia de los arrecifes. Sin embargo, una gran cantidad de sedimento queda atrapado en los arrecifes y en los alrededores a los mismos afectando el hábitat a los organismos infaunales. La introducción de esta especie bioingeniera en este ambiente ha causado un gran impacto en la dinámica sedimentaria.

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas incluyen expansiones naturales del rango e introducciones mediadas por el hombre (Carlton 1996b) involucrando varios mecanismos como incrustaciones biológicas, acuicultura, pesquería y material de lastre de los barcos entre otros (Ruiz et al. 1997). Las especies exóticas pueden afectar a las nativas a través de la competencia, depredación y parasitismo. Sin embargo, uno de los efectos directos más importantes de las especies exóticas es la modificación del hábitat (Simberloff 1997). Las especies exóticas podrían modificar el hábitat químicamente (ej. por polución Carlton 1996b), biológicamente, ecológicamente (ej. diversidad e interacciones; Olenin y Leppäkoski 1999) y físicamente (ej. tasa de sedimentación; Ruiz et al 1997, Hayward 1997). No solamente las especies introducidas pueden alterar el hábitat sino los ingenieros del ecosistema pueden modular la disponibilidad de recursos a otras especies (Jones et al. 1994), por lo tanto, los bioingenieros modifican, mantienen y/o crean habitats (Jones et al. 1997).

En sistemas estuariales existen pocos casos documentados de bioingeniería por especies exóticas (pero ver *Musculista senhousia*; Crooks 1998, Crooks y Khim 1999). *Ficopomatus enigmaticus* (Polychaeta, Serpulidae) es una especie distribuida en aguas salobres en zonas templadas en todo el mundo que construye arrecifes calcáreos (Ten Hove y Weerdenburg 1978) y fue introducida en Argentina antes de 1943 (Rioja 1943). Los arrecifes de *F. enigmaticus* tienen forma circular y tamaño variable (hasta 7 m de diámetro y 0,5 m de altura; Obenat y Pezzani 1994, ES datos no publicados). Es considerado un organismo bioingeniero dado que genera nuevos refugios para otras especies entre sus tubos calcáreos como anfípodos, gasterópodos, poliquetos, algas y cangrejos juveniles. Los cangrejos adultos se alojan debajo de los arrecifes (Schwindt e Iribarne 1998). Los arrecifes tienen un efecto positivo sobre la densidad de cangrejos adultos de *Cyrtograpsus angulatus* (hasta 162 ind·m⁻², capítulo 1), sin embargo, los arrecifes junto con los cangrejos tienen efectos negativos sobre los organismos infaunales (capítulo 2).

Las estructuras arrecifales son trampas eficientes de sedimentos que de otra forma deberían ser transportados hacia el mar (Bailey-Brock 1979). Ellos actúan como obstáculos y al igual que otros habitats estructuralmente complejos (tales como áreas con mejillones; Crooks 1998) generan heterogeneidad topográfica y alteran el flujo de agua, acumulando y estabilizando sedimentos (Crooks 1998, Lenihan 1999). Este efecto podría también determinar la distribución de los organismos infaunales durante su fase larvaria y juvenil (Cusson y Bourget 1997). La laguna costera Mar Chiquita recibe carga de sedimentos y agua de varios canales artificiales y arroyos (Schnack et al. 1982). El viento es la principal fuerza que controla las variaciones en el nivel del agua (Reta et al. 1997). El transporte de sedimento puede ser causado por lluvias, drenaje de canales, inundaciones y actividades humanas (Isla 1997). La acumulación de sedimentos dentro y sobre los arrecifes produce la mortalidad de los organismos más viejos (Keene 1980, Obenat y Pezzani 1994). Actualmente los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* cubren el 86,3% de la superficie de la laguna (capítulo II) y por lo tanto podrían haber provocado un cambio significativo en la dinámica sedimentológica debido a que pueden retener una gran porción del sedimento que llega a la laguna.

El principal objetivo de este capítulo es evaluar mediante muestreos y experimentos de campo el efecto de los arrecifes introducidos de *Ficopomatus enigmaticus* sobre la depositación y transporte de sedimentos en la laguna costera Mar Chiquita. Los objetivos particulares son evaluar: 1) cambios en densidad y distancia entre arrecifes desde 1975 a 1999, 2) el efecto de los arrecifes sobre la acumulación de sedimento, 3) la relación entre los arrecifes y la depositación de sedimento, 4) el efecto de los arrecifes sobre el transporte de fauna y sedimento, y 5) el efecto de los arrecifes sobre el flujo relativo de agua.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio fue desarrollado en la laguna costera Mar Chiquita desde enero de 1998 a abril de 2000. Excepto los objetivos 2 y 3 (que fueron investigados en áreas sin arrecifes cercanas a la boca),

todos los experimentos y observaciones fueron desarrollados en la parte central de la laguna (Sotelo, 37° 39' a 37° 45' S, y 57° 24' O).

1. Cambios en densidad y distancia entre arrecifes desde 1975 a 1999. Para analizar los cambios en la densidad de arrecifes de *F. enigmaticus*, se compararon fotografías aéreas del mismo área obtenidos en 1975, 1979 (escala 1:5000) y 1999 (escala 1:2375), cubriendo un área de 140 ha. Las primeras dos fotografías (1975 y 1979) fueron digitalizadas con el programa Didger (The Golden Software 1997) y la densidad de arrecifes en la fotografía de 1999 fue calculada a mano debido a una pequeña inclinación en la misma. Para evaluar la distancia entre arrecifes, se seleccionaron al azar 100 pares de arrecifes en cada fotografía y se midió la distancia entre ellos con un calibre digital (precisión +/- 0,02 mm). La hipótesis nula de ausencia de diferencias en densidad entre los diferentes años fue evaluada con un ANOVA de medidas repetidas (Zar 1999). La hipótesis nula de ausencia de diferencias en la distancia entre arrecifes entre los diferentes años fue evaluada con un ANOVA de una vía (Zar 1999). Las comparaciones múltiples *a posteriori* fueron analizadas con un test de Tukey (Zar 1999) y los datos fueron transformados a raíz cuadrada si los supuestos del análisis estadístico no se cumplieran (Zar 1999).

2. Efecto de los arrecifes sobre la acumulación de sedimento. Para evaluar la cantidad de sedimento que los arrecifes acumulan entre sus tubos, se transplantaron 10 arrecifes de aproximadamente el mismo tamaño ($x = 633 \text{ cm}^3$, $DE = 257$). Antes de su transplante los arrecifes fueron lavados y secados para eliminar el sedimento interno. El volumen inicial de cada arrecife fue medido por desplazamiento de agua, luego fueron colocados en un área sin arrecifes y separados 4 m entre sí. Para cuantificar la carga sedimentaria en suspensión en el ambiente, se tomaron muestras de agua cada 2 días ($n = 12$ días, $n = 5$ cada día, volumen 240 cm^3 en cada muestra) del área donde se encontraban los arrecifes. El experimento duró un mes (desde enero de 1999). Al finalizar, los arrecifes fueron secados y el volumen final fue medido con el método descrito arriba. La diferencia

entre el volumen final e inicial fue asignada al sedimento acumulado y se transformaron los valores a $\text{kg de sedimento} \cdot \text{m}^{-3}$ de arrecife. Un volumen estandarizado del mismo sedimento fue pesado para convertir unidades de volumen en kilogramos.

Para estimar la cantidad de sedimento retenido en los arrecifes en toda la laguna, se desarrolló el siguiente análisis. El área cubierta por arrecifes en la laguna costera fue cuantificada por fotografías aéreas y un mapa de la laguna (escala 1:50000; Instituto Geográfico Militar 1965). El mapa se dividió en cuadrados de 1000 x 1000 m y se calculó el área cubierta por arrecifes para cada cuadrado. De los resultados del experimento desarrollado arriba, se calculó el promedio del peso de sedimento por arrecife. A través de una fotografía aérea de la laguna de 1999 (escala 1:2375) se midió el diámetro (m) de todos los arrecifes en 12 ha y considerando su forma circular y la altura de 0,5 m (Obenat y Pezzani 1994) se calculó el volumen para cada arrecife. Luego, se utilizó la siguiente ecuación para estimar la cantidad de sedimento retenido en los arrecifes en la laguna:

Cantidad de sedimento acumulado = área cubierta por arrecifes (ha) x promedio del peso del sedimento (Kg) por arrecife (m^3) x volumen promedio (m^3) de arrecifes por hectárea

La estimación de la mediana y límites de confianza (del 95%) fue desarrollada con un procedimiento de remuestreo iterativo en la computadora (Manly 1997). El sedimento promedio por arrecife y el volumen promedio de arrecifes por hectárea fueron remuestreados al azar 10^3 veces. Esta técnica nos permite obtener una estimación del sedimento acumulado en los arrecifes sin cometer error en la multiplicación de varianzas. En este análisis se asumió que todos los arrecifes acumulan sedimento de la misma forma: entre los tubos y en la parte superior. Las observaciones obtenidas en el campo apoyan este supuesto.

3. La relación entre los arrecifes y la depositación de sedimento.

a. Efecto de los arrecifes sobre la depositación de sedimento: Para evaluar el efecto de los arrecifes sobre la distribución de los tamaños de granos del sedimento depositado en diferentes áreas

de los arrecifes y alrededor de ellos se realizó el siguiente experimento. Dos arrecifes (0,5 m en diámetro) fueron transplantados a áreas no pobladas por ellos y donde el flujo de agua fuera unidireccional (por lo tanto se pueden definir dos sitios alrededor de los arrecifes, sotavento y barlovento, Fig. 1). Debido al alto peso y a la fragilidad no fue posible transplantar arrecifes de mayor tamaño. Para evaluar los porcentajes en la distribución en los tamaños de granos luego de un año (desde enero de 1998 a enero de 1999), se tomaron muestras de sedimento (150 g) del área de barlovento de los arrecifes transplantados (B, n = 1), del área control entre los arrecifes (C, n = 1), en la parte de sotavento de los arrecifes (S, n = 1, a 0,2 m, Fig. 1) y en la parte de arriba de los arrecifes (A, n = 1). Las muestras fueron procesadas a través de una serie de tamices con 6 diferentes tamaños de malla desde 2000 a 62 μm (Carver 1971) y los valores se expresaron acorde a la escala phi (Gray 1981). Los estadísticos calculados fueron la media aritmética relacionada a la energía ambiental y el desvío estándar como medida de dispersión.

b. Concentración del sedimento en suspensión en áreas con y sin arrecifes. Para comparar la concentración de sedimento en suspensión (CSS) en áreas con y sin arrecifes, se obtuvieron muestras de agua (n = 3, volumen = 1 lts) en 2 sitios diferentes en la laguna (con y sin arrecifes) en 5 días diferentes y filtradas a través de filtros de 0,7 μm de abertura de poro. Debido a que los filtros retienen materia orgánica y sedimento, para determinar CSS todos los filtros fueron secados a 100°C por 24 hs, pesados e incinerados a 550° C durante 6 horas, obteniéndose el peso libre de cenizas. En el mismo momento de muestreo, se registró la velocidad y dirección del viento para cada día. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en la CSS y velocidad del viento entre áreas fue evaluada independientemente con un test de Wilcoxon (Zar 1999).

4. Efecto de los arrecifes sobre el transporte de fauna y sedimento. Considerando la turbulencia que genera una estructura que sobresale del sedimento (Nowell y Jumars 1984), se espera que los arrecifes cambien la tasa de transporte de sedimento en áreas cercanas a ellos. Para evaluar esta

hipótesis, se colocaron trampas de sedimento a 3 distancias diferentes de los arrecifes (0,2 m, 2 m y 6 m), y en diferentes direcciones (S, O, E y N) replicados en 4 arrecifes. Las trampas consistieron en tubos de pvc (3 cm en diámetro y 60 cm en largo, con la parte inferior cerrada, ver Emerson 1991 por detalles). La parte superior de los tubos fue enrasada al sedimento, se colocó otro tubo de pvc interno y se llenó con agua filtrada (de 44 μm de tamaño de abertura del filtro). La duración de cada muestreo fue de 24 hs. En el mismo momento, se registró la dirección y velocidad del viento. Al cabo de cada día, se tomó una submuestra de 10 cm^3 de cada trampa para evaluar el transporte de organismos. Todos los organismos fueron determinados al menor nivel taxonómico posible con lupa (40 x). El sedimento de las trampas fue secado a 100°C durante 24 hs. pesado e incinerado a 550° C durante 6 horas obteniéndose el peso libre de cenizas. La hipótesis nula de ausencia de efecto en el transporte de sedimento y organismos en relación a las distancias y direcciones a los arrecifes fue evaluada independientemente con un ANOVA de dos vías (Zar 1999).

5. Efecto de los arrecifes sobre el flujo relativo de agua. El flujo relativo de agua alrededor de los arrecifes fue estimado indirectamente usando la pérdida (disolución) de yeso (Yeso Paris) en cilindros (ej. Petticrew y Kalff 1991, Cusson y Bourget 1997). La temperatura y salinidad fue constante en todos los sitios de experimentación, y las diferencias relativas en velocidad de la corriente fueron estimadas de la pérdida de peso de cilindros de yeso. Todos los cilindros fueron de 3 cm en diámetro con una altura de 5 cm +/- 0,2 cm. Una varilla de hierro de 0,5 cm de diámetro fue insertada en el centro de cada cilindro a lo largo del eje longitudinal. Ambos bordes fueron protegidos con resina epoxy para asegurar igual superficie de contacto con el agua. Cada cilindro fue colocado a 10 cm arriba del sedimento a 3 distancias de los arrecifes (0,2 m, 2 m y 6 m) y en cuatro orientaciones (S, O, E y N). El experimento fue replicado 5 veces y los cilindros fueron dejados por 24 hs. La disolución de yeso (pérdida de peso en gr por tiempo de exposición) fue calculada como la diferencia de peso antes de la instalación y luego de que fuera secado al finalizar el experimento. La

hipótesis nula de ausencia de diferencia en la disminución de peso entre las distancias y orientaciones a los arrecifes fue evaluada con un ANOVA de dos vías (Zar 1999).

RESULTADOS

1. Cambios en densidad y distancia entre arrecifes desde 1975 a 1999. Desde 1975 a 1999 la densidad de arrecifes se incrementó significativamente (ANOVA $F = 12,8$, $gl = 2$, $P < 0,05$, Fig. 2A). En 1975 la densidad fue de 71 arrecifes·ha⁻¹ (DE = 87), en 1979 se incrementó a 84 arrecifes·ha⁻¹ (DE = 92) y en 1999 alcanzó hasta 89 arrecifes·ha⁻¹ (DE = 87). Un análisis de comparaciones múltiples mostró que las diferencias están entre 1975 con 1979 y 1999 (Tukey $P < 0,05$). La distancia entre arrecifes mostró diferencias significativas entre años (transformados a raíz cuadrada, $F = 85,8$, $gl = 2$, $P < 0,05$, Fig. 2B). Los 3 años fueron diferentes entre sí ($P < 0,05$).

2. Efecto de los arrecifes sobre la acumulación de sedimento. Durante 30 días de experimento el promedio de sedimento acumulado fue de 57,5 g (DE = 17,5) que es equivalente a 107 kg·m⁻³ de arrecife (DE = 61). Las muestras de agua con la concentración de sedimento en suspensión en 12 días mostraron un máximo de 8 g·l⁻¹ y un mínimo de 0,9 g·l⁻¹ (Fig. 3). La cantidad de sedimento acumulado en los arrecifes en la laguna fue estimada en 339,3 Tn (Intervalo de confianza: 220,8 – 517,4).

3. Relación entre los arrecifes y la depositación de sedimento.

a. Relación entre los arrecifes y la depositación de sedimento. La parte superior de los arrecifes tuvo los sedimentos mas finos, provenientes de los que se encuentran en suspensión y se asentaron en esa zona de los arrecifes (Fig. 1). La zona del sotavento fue también compuesta por limos gruesos pero la curva probabilística indica que los sedimentos provienen de suspensión y saltación (Tabla 1, Fig. 1). Las muestras control y barlovento mostraron altos porcentajes de sedimento grueso con altos valores de dispersión en comparación con las muestras de sotavento y arriba de los arrecifes, indicando un pobre agente de selección en el transporte (Tabla 1, Fig. 1).

b. Concentración del sedimento en suspensión en áreas con y sin arrecifes. La CSS fue significativamente mayor en áreas con arrecifes ($t = -6,8$, $gl = 14$, $P < 0,05$, Fig. 4A) aun cuando la velocidad del viento no mostró diferencias entre ambas áreas ($t = -0,78$, $gl = 4$, $P > 0,05$, Fig. 4B).

4. Efecto de los arrecifes sobre el transporte de fauna y sedimento. En los 3 días de muestreo (días 1, 2, y 3), la cantidad de sedimento transportado no mostró diferencias significativas en relación a las distancias de los arrecifes (Tabla 2) o en relación a las direcciones (Tabla 2); las interacciones no fueron significativas (Tabla 2). Sin embargo, en el día 4 el transporte de sedimento fue diferente a diferentes distancias y direcciones de los arrecifes (Tabla 2, Fig. 5A, B respectivamente) pero el termino interacción no fue significativo (Tabla 1). El test de Tukey mostró que las diferencias se encontraban entre las distancias 0,2 m y 6 m (comparaciones múltiples $P < 0,05$). Las diferencias en direcciones fueron entre N y S ($P < 0,05$), O y S ($P < 0,05$), y E y S ($P < 0,05$).

Durante los días 1, 3 y 4 la densidad de ostrácodos, nematodos y copépodos harpacticoideos transportados no mostró diferencias significativas en relación a las distancias a los arrecifes (Tabla 3) y en relación a las direcciones (Tabla 3). La interacción no fue significativa (Tabla 3). Durante los días 1 y 4 el transporte de copépodos harpacticoideos no mostró diferencias significativas en relación a la distancia y orientaciones a los arrecifes (Tabla 3). La interacción tampoco mostró diferencias significativas (Tabla 3). Diferentes organismos fueron observados durante los 4 días de muestreo pero en densidad baja (Tabla 4).

Durante el día 2, el transporte de ostrácodos y nematodos mostró diferencias significativas en relación a la distancia de los arrecifes (transformados logarítmicamente, ostrácodos $F = 6,76$, $gl = 2$, $n = 60$, $P < 0,01$ Fig. 6A; nematodos $F = 8,83$, $gl = 2$, $n = 60$, $P < 0,01$, Fig. 6B) pero no en relación a la orientación (ostrácodos $F = 2,2$, $gl = 3$, $n = 60$, $P > 0,05$; nematodos $F = 1,69$, $gl = 3$, $n = 60$, $P > 0,05$). Las interacciones no mostraron diferencias (ostrácodos $F = 1,14$, $gl = 6$, $n = 60$, $P > 0,05$; nematodos $F = 0,46$, $gl = 6$, $n = 60$, $P > 0,05$). El análisis de comparaciones múltiples mostró que

tanto ostrácodos como nematodos fueron diferentes en densidad entre las distancias 0,2 y 6 m ($P < 0,05$) y entre 2 y 6 m ($P < 0,05$). En ambos casos la densidad se incrementó de 0,2 m a 6 m. Copépodos harpacticoideos, cladóceros, ciliados, poliquetos juveniles (nereidos), el anfípodo *Corophium insidiosum*, y el gasterópodo *Heleobia conexa* fueron también observados pero en bajas densidades (Tabla 4).

La tasa de transporte de sedimento fue de $168,81 \text{ g}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$ (DE = 104). La tasa de transporte de organismos es de $15.321 \text{ organismos}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$ (DE = 13.249). El transporte de organismos y sedimento se incrementó al incrementar la velocidad del viento (Fig. 7A), pero no existió una dirección de viento predominante en cada día (día 1 = N-S-SO, día 2 = N-NE-NO, día 3 = N-NO-S-SE y día 4 = E-SE; Fig. 7B).

5. Efecto de los arrecifes sobre el flujo relativo de agua. La pérdida de peso del yeso en 24 hs de exposición de los cilindros no mostró diferencias significativas en relación a las distancias a los arrecifes ($F = 0,98$, $gl = 2$, $n = 60$, $P > 0,05$, Fig 8A) pero mostró diferencias en relación a las direcciones ($F = 4,42$, $gl = 3$, $n = 60$, $P < 0,05$, Fig 8B). El término interacción no fue significativo ($F = 0,9$, $gl = 6$, $n = 60$, $P > 0,05$). Un test *a posteriori* de Tukey mostró que las diferencias estuvieron entre N y E (comparaciones múltiples $P < 0,05$), O y E ($P < 0,05$) y S y E ($P < 0,05$). La disminución de peso en 24 hs fue mayor en la dirección E y la principal dirección del viento fue E-NE y la velocidad promedio del mismo fue $10,96 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ (DE = 4,52).

DISCUSIÓN

Los resultados muestran que los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* generan una heterogeneidad topográfica en el ambiente la cual afecta la depositación y acumulación de sedimento, el transporte de sedimentos y organismos y el flujo relativo de agua alrededor de los arrecifes.

Los disturbios antropogénicos pueden facilitar la introducción de especies exóticas y principalmente los estuarios son sitios frecuentes de invasiones marinas como resultado de las actividades humanas (ver Ruiz et al. 1999 y sus referencias). En la laguna costera Mar Chiquita, los arrecifes del poliqueto exótico *Ficopomatus enigmaticus* cubren el 86,3% del área (capítulo 2), y no solamente aumentó la densidad de arrecifes sino que disminuyó la distancia entre ellos. La mayoría de los cambios ambientales incrementan la susceptibilidad a las invasiones. Por ejemplo, la eutroficación pareciera haber favorecido la invasión de *Phragmites australis* (Ruiz et al. 1999 y sus referencias), la fragmentación del hábitat y el régimen de fuego promueven las invasiones de plantas y el drenaje de los ríos promueven el éxito en la introducción de peces. El éxito de los arrecifes de *F. enigmaticus* es parcialmente un resultado de disturbios antropogénicos. La reducción del canal principal de la laguna a través de la construcción de un puente (Isla 1997) junto con la creación de nuevos sustratos para nuevos arrecifes podría haber permitido la expansión de los arrecifes en toda la laguna. La reducción del canal probablemente decreció el nivel de energía, como velocidad de corriente (ES datos no publicados) en la mayor parte de la laguna generando un ambiente somero de baja energía. Por otro lado, el incremento en las actividades humanas, como la pesca, generó mas basura (como botellas y latas) y más arrecifes rotos que fueron usados por larvas de *F. enigmaticus* como sitios de asentamiento (Obenat y Pezzani 1994). Por lo tanto, en este ambiente las actividades humanas podrían haber jugado un papel significativo en la invasión de *F. enigmaticus* a través del impacto sobre la topografía del área.

Los arrecifes son considerados obstáculos sobre el sustrato cuando se estudia la hidrodinámica del ambiente (Nowell y Jumars 1984). El flujo de agua fue mayor del lado del barlovento que sobre el sotavento de los arrecifes. Sin embargo, durante un día completo, el viento cambia de dirección frecuentemente (ES obs. pers) sugiriendo que los arrecifes tienen siempre un diferente barlovento y sotavento a lo largo del día. Esto sugiere que cuando el ambiente recibe aporte de sedimento (por ej.

en estaciones de lluvia) los arrecifes reducen el flujo, favoreciendo en consecuencia el asentamiento del sedimento en suspensión independientemente de la dirección del viento. Esta conclusión está avalada por las características del sedimento (capítulo 2). Como los pastos marinos y las plantas de marismas (Wood et al. 1989), los arrecifes son conocidos porque acumulan sedimento, produciendo el asentamiento de los granos más finos provenientes de sedimentos en suspensión (Loya 1976, McManus 1998). En áreas con arrecifes, los primeros 5 cm de sedimento en profundidad son ricos en materia orgánica, teniendo los tamaños de granos más finos (capítulo 2). Entre los 5 y 10 cm de profundidad, los sedimentos se componen de sábulos (como valvas, y arenas gruesas) con bajo contenido en materia orgánica (capítulo 2). Todas estas evidencias sugieren que el efecto de los arrecifes en reducir la intensidad de flujo y en consecuencia favoreciendo la depositación de sedimentos, no es un evento nuevo sino un proceso que viene ocurriendo desde la introducción de los arrecifes.

El efecto de los arrecifes sobre el flujo de agua es consistente con su efecto sobre el transporte de sedimentos y organismos. La fuente principal de energía para el transporte de sedimento es el viento (Larcombe y Woolfe 1999). Sin embargo, a diferencia de la Gran Barrera de Arrecifes, en donde la acción de la marea tiene efecto sobre la concentración de sedimento en suspensión (Larcombe y Woolfe 1999), las mareas no tienen efecto en la mayor parte de la laguna Mar Chiquita (Isla 1997) y el viento y las lluvias controlan el nivel de energía y profundidad (Reta et al. 1997). Durante los días 1, 2, y 3 las condiciones del viento (i.e. la dirección dominante) no permitieron tener una dirección dominante en el transporte de sedimento, y durante las 24 hs de experimentación los vientos rotaron en todas direcciones. Sin embargo, durante el día 4 el viento fue constante en la dirección E-SE provocando mayor transporte de sedimento del lado barlovento de los arrecifes (i.e. del lado E-SE). El día 4 mostró una velocidad del viento baja, sin embargo, los resultados mostraron diferencias en el transporte de sedimento alrededor de los arrecifes. Los periodos de calma están

asociados a bajo transporte y altas tasas de depositación de sedimento (Arfi et al. 1993). En cambio, periodos ventosos generan olas e incrementa el transporte de sedimento (McManus 1998, Airoidi et al. 1996). Los resultados sugieren que no sólo la velocidad del viento es importante en el transporte de sedimento sino también su constancia en una dirección por un largo periodo. Además, los resultados muestran que independientemente del día o de la dirección del viento, el incremento en la velocidad del viento aumenta la abundancia de sedimento y organismos transportados.

Durante el día 2, no hubo una dirección del viento dominante, pero la abundancia de los ostrácodos y nematodos transportados se incrementó con la distancia de los arrecifes. Esto podría ser debido a la mayor velocidad del viento durante las 4 horas anteriores al muestreo. Durante esas horas la velocidad del viento fue incrementando progresivamente alcanzando los $30 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ del N-NO. Este fue el valor máximo en velocidad en comparación con los otros 3 días. La mayoría de los organismos podrían haberse transportado durante esas horas, mientras que, dicha velocidad del viento no fue suficiente para detectar diferencias en el transporte de sedimento alrededor de los arrecifes.

El flujo es una forma de migración para la meio- y microfauna como parte del sedimento (Palmer 1988). En las trampas, la presencia de diferentes organismos tiene un significado diferente. Por ejemplo, el camarón *Palaeomonetes argentinus* y el anfípodo *Corophium insidiosum* son considerados organismos móviles capaces de entrar y salir de las trampas. Algunos otros organismos como *Hydra* sp., hirudíneos, *P. argentinus* y cladóceros son indicadores de períodos de lluvia previos, debido a que estos organismos provienen de ambientes dulceacuícolas. Esta es una evidencia indirecta de cómo los cambios en los procesos de transporte y deposición pueden afectar la distribución local y la diversidad de la meiofauna. Solamente los nereidos juveniles, ostrácodos, nematodos, copépodos harpacticoides y *Heleobia conexa* son típicos organismos de aguas salobres encontrados en la laguna a lo largo del año. En las trampas, los organismos más abundantes fueron ostrácodos y nematodos, mostrando un incremento en transporte con el aumento de la distancia de

los arrecifes. Los resultados sugieren que hubo mayor transporte en áreas lejanas a los arrecifes que en las cercanas y que los arrecifes disminuyeron el efecto del viento. Estos cambios en frecuencia e intensidad en el transporte de sedimento afectan no sólo la distribución de los organismos infaunales, sino que también podrían determinar el aporte de alimento a los organismos (Miller y Sternberg 1988). En consecuencia, muchos organismos pueden mostrar adaptaciones en el comportamiento y variaciones en el transporte de sedimento (ej. copépodos ver Palmer 1988, macroalgas ver Airoidi y Cinelli 1997).

La resuspensión y transporte de sedimento son procesos parcialmente debidos a la velocidad del viento (Arfi et al. 1993). Los resultados muestran que existen diferencias en la concentración del sedimento en suspensión entre áreas con y sin arrecifes aunque no existen diferencias en velocidad del viento. Sin embargo, un alto transporte de sedimento y organismos fue observado durante altas velocidades del viento, probablemente causado por vientos de dirección norte. En las lagunas, la turbulencia inducida por el viento es considerada como un factor importante que controla los procesos sedimentarios (Arfi et al. 1993). En este ambiente estuarial los arroyos y canales artificiales que desembocan en el cuerpo principal de la laguna provienen del NNO, con alta descarga de sedimento durante períodos de lluvias o inundaciones (Isla 1997). Los resultados muestran que los sedimentos en suspensión son depositados en la parte superior de los arrecifes (i.e los sedimentos de granos mas finos), y si existe una dirección dominante del flujo de agua, los arrecifes actúan como obstáculos favoreciendo la depositación de sedimentos finos (i.e. arenas finas, limos y arcillas) en el lado a sotavento generando pequeños tómbolos. Los sedimentos depositados en áreas con y sin arrecifes, y/o en el lado a barlovento son principalmente de tamaños gruesos depositados por tracción y saltación (i.e. sábulos y arenas gruesas). Cusson y Bourget (1997) encontraron que la heterogeneidad topográfica modifica las características sedimentarias y las condiciones hidrodinámicas y en consecuencia afectan la diversidad de organismos. Considerando la alta

densidad de arrecifes, actuando como heterogeneidad topográfica en la laguna, una alta proporción de sedimento que proviene de los arroyos es retenido en la laguna. Esto es una consecuencia de los arrecifes reduciendo la intensidad de flujo y por lo tanto, alterando la distribución de organismos meiofaunales.

La ingeniería alo- y autogénica ha sido reportada para organismos como mejillones y almejas (Crooks 1998, Gutiérrez e Iribarne 1999). Estos organismos forman densas superficies y generan una heterogeneidad estructural que afecta el flujo de agua, los patrones de erosión, acumulan sedimento, y en consecuencia facilitan la biota residente. La introducción de *Ficopomatus enigmaticus* cambió el ambiente de un estado físico a otro. Actualmente, los arrecifes se encuentran en el 86% de la laguna, reducen la intensidad de flujo, afectan el transporte de sedimentos y organismos así como también favorecen la depositación de sedimentos. Este nuevo ambiente creado por los ingenieros del ecosistema (siguiendo la definición dada por Jones et al. 1997) probablemente tiene una dinámica ecológica diferente en comparación con una laguna sin arrecifes. Los arrecifes, al inducir la depositación de sedimento, generan un hábitat para organismos infaunales, como poliquetos, anfípodos y ostrácodos (capítulo 2). Esta interacción positiva entre arrecifes y organismos infaunales ocurre al mismo tiempo que las interacciones negativas. La introducción de *F. enigmaticus* también generó nuevos habitats disponibles como refugio para cangrejos, que generan junto con los arrecifes una interacción indirecta negativa hacia los organismos infaunales. El impacto de esta especie formadora de arrecifes sobre otros organismos podría ser magnificada si se considera la heterogeneidad topográfica que genera en el 86% de la laguna. Considerando esto, controlar o erradicar esta especie introducida podría tener un gran impacto económico. Dado el efecto que tienen los arrecifes sobre los organismos bentónicos y la dinámica sedimentaria, si se toman decisiones de manejo en el futuro, éstos efectos deberían ser considerados pero, además, se deberían evaluar los posibles efectos cascada sobre otras comunidades bentónicas de la laguna. Este trabajo podría ser

extrapolado a otras áreas, debido a que el impacto descrito aquí, con esta especie introducida e invasora, podría observarse en un futuro cercano en otras áreas del mundo donde *F. enigmaticus* es un nuevo invasor.

CONCLUSIONES

Los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* generan heterogeneidad topográfica en el 86% de la laguna. Estas estructuras provocan un cambio en las condiciones hidrodinámicas locales. Como resultado de estos cambios, los sedimentos finos que se encuentran en suspensión tienden a depositarse sobre los arrecifes y entre los tubos. Los arrecifes también alteran la dinámica sedimentaria, siendo el transporte de sedimentos y organismos meiofaunales relacionado a la dirección del viento y la presencia de los arrecifes. Esta especie ha generado un gran cambio en este ecosistema, reteniendo sedimentos provenientes de arroyos y canales artificiales que de otro modo hubieran sido transportados fuera de la laguna, y por lo tanto favoreciendo la reducción en la profundidad de la laguna. El éxito de esta especie introducida y bioingeniera en este ambiente podría haber sido favorecida por disturbios antropogénicos tales como la construcción del puente de CELPA y el aumento de actividades turísticas.

Tabla 1. Valores de media, dispersión y porcentajes de tracción, saltación y suspensión en muestras de sedimento de arriba de los arrecifes (A), barlovento (B), control (C) y sotavento (S).

	A	B	C	S
Media	5,83	5,6	3,1	2,46
Dispersión	0,57	1,11	1,38	1,8
% tracción	0,2	0,3	9	18
% saltación	29,7	35	74	76
% suspensión	70	64,7	15	6

Tabla 2. Resumen del ANOVA de dos vías que evalúa la cantidad de sedimento transportado por día (1, 2, 3 y 4) a diferentes distancias (D) de los arrecifes y en diferentes orientaciones de los mismos (O). Los datos fueron transformados logarítmicamente.

Fuente de variación	Día	F	gl	P
Distancia	1	0,75	2	>0,05
	2	0,75	2	>0,05
	3	0,55	2	>0,05
	4	4,46	2	<0,05
Orientación	1	2,28	3	>0,05
	2	0,51	3	>0,05
	3	1,86	3	>0,05
	4	2,88	3	<0,05
Distancia x Orientación	1	0,22	6	>0,05
	2	0,48	6	>0,05
	3	1,29	6	>0,05
	4	0,99	6	>0,05

Tabla 3. Resumen del ANOVA de dos vías que evalúa la abundancia de ostrácodos (O), nematodos (N) y copépodos harpacticoideos (C) a diferentes distancias (D) y orientaciones (O) de los arrecifes en el día 3. [⊕]: los datos fueron log transformados * datos transformados a raíz cuadrada.

Fuente de variación	Día	O	N	C
Distancia	1 [⊕]	F = 0,16, gl = 2, P > 0,05	F = 1,02, gl = 2, P > 0,05	F = 0,76, gl = 2, P > 0,05
	3 [⊕]	F = 0,19, gl = 2, P > 0,05	F = 1,56, gl = 2, P > 0,05	
	4*	F = 2,23, gl = 2, P > 0,05	F = 0,24, gl = 2, P > 0,05	F = 2,93, gl = 2, P > 0,05
Orientación	1 [⊕]	F = 0,62, gl = 3, P > 0,05	F = 0,49, gl = 3, P > 0,05	F = 0,37, gl = 3, P > 0,05
	3 [⊕]	F = 2,79, gl = 3, P > 0,05	F = 0,32, gl = 3, P > 0,05	
	4*	F = 1,62, gl = 3, P > 0,05	F = 0,21, gl = 3, P > 0,05	F = 0,36, gl = 3, P > 0,05
Distancia X Orientación	1 [⊕]	F = 1,06, gl = 6, P > 0,05	F = 0,95, gl = 6, P > 0,05	F = 0,98, gl = 6, P > 0,05
	3 [⊕]	F = 0,78, gl = 6, P > 0,05	F = 0,32, gl = 6, P > 0,05	
Orientación	4*	F = 1,15, gl = 6, P > 0,05	F = 1,47, gl = 6, P > 0,05	F = 0,9, gl = 6, P > 0,05

Tabla 4. Densidad promedio de organismos meiofaunales (ind·100 cm⁻³) transportados en los cuatro días de muestreo. Entre paréntesis se encuentra el desvío estándar. Ne = no encontrado.

Organismos vs días	Día 1	Día 2	Día 3	Día 4
Cladóceros	4,85 (19,42)	0,06 (0,25)	Ne	Ne
<i>Palaeomonetes argentinus</i>	0,25 (0,99)	Ne	Ne	Ne
Ciliados	14,25 (22,06)	2,09 (3,44)	Ne	0,33 (1,81)
Nereidos juveniles	1,67 (4,07)	0,22 (0,96)	2,14 (3,06)	7,66 (12,67)
<i>Corophium insidiosum</i>	1,03 (2,99)	0,17 (0,57)	0,97 (3,02)	1,66 (4,92)
Hirudineos	0,2 (1,44)	Ne	Ne	Ne
<i>Heleobia conexa</i>	0,44 (1,79)	0,07 (0,35)	Ne	0,33 (2,58)
Copépodos	Ne	3,07 (3,54)	2,32 (3,15)	Ne
Harpacticoideos				
<i>Hydra</i> sp.	Ne	Ne	Ne	0,83 (3,34)

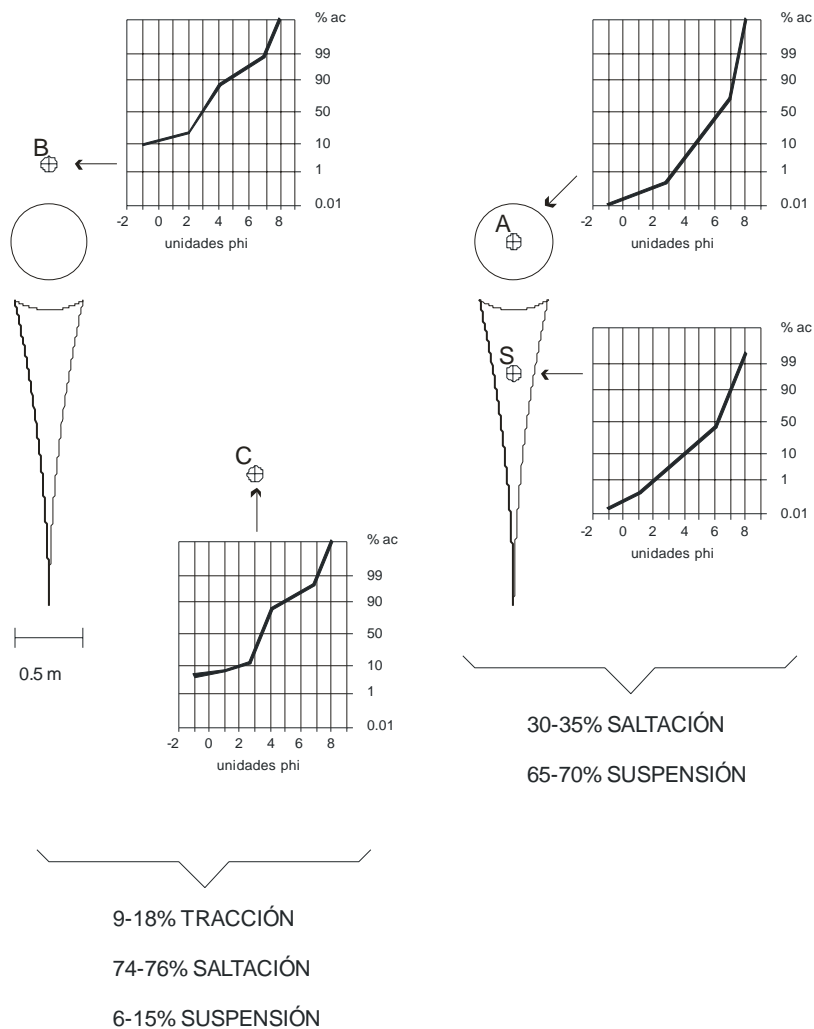


Figura 1. Depositación de sedimento en diferentes áreas de los arrecifes con las distribuciones en los tamaños de granos en control (C), barlovento (B), sotavento (S) y arriba (A).

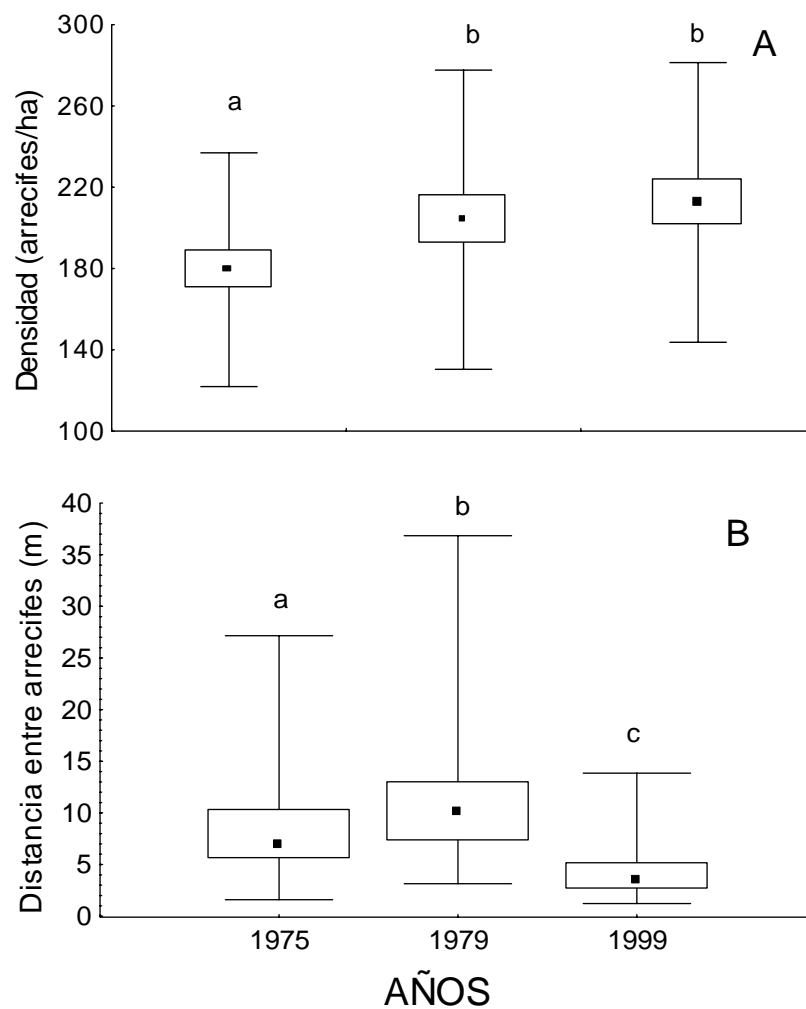


Figura 2. Densidad de arrecifes (A, expresado como media y desvío estandard) y distancia entre arrecifes (B, los límites de las cajas muestran los percentiles 75 y 25, las líneas representan los percentiles 10 y 90 y las marcas dentro de las cajas muestran la mediana) desde 1975 a 1999. Las letras iguales entre las cajas significan diferencias no significativas en todas las graficas.

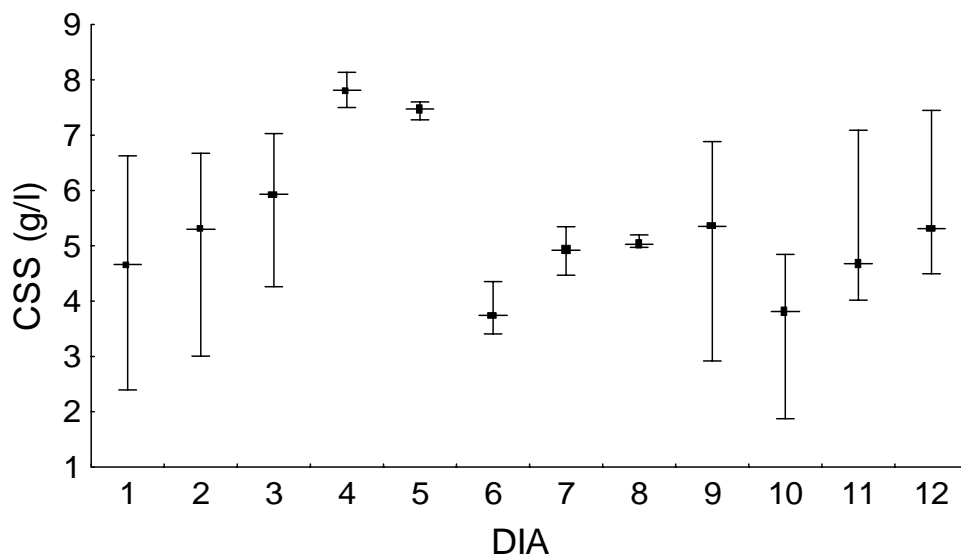


Figura 3. Concentración del sedimento en suspensión (CSS) a lo largo del tiempo en el experimento 2. La grafica muestra media y desvío estándar

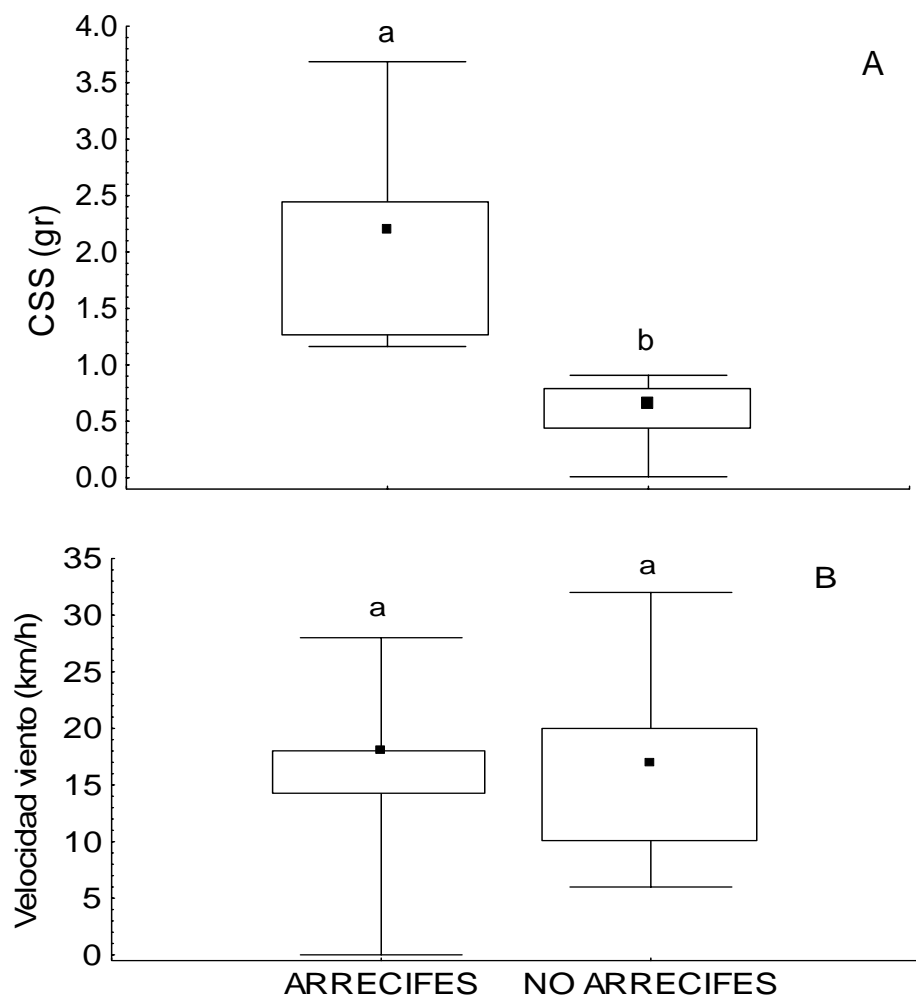


Figura 4. Concentración de sedimento en suspensión (A) y velocidad del viento (B) en áreas con y sin arrecifes. Letras iguales significan diferencias no significativas en todas las cajas

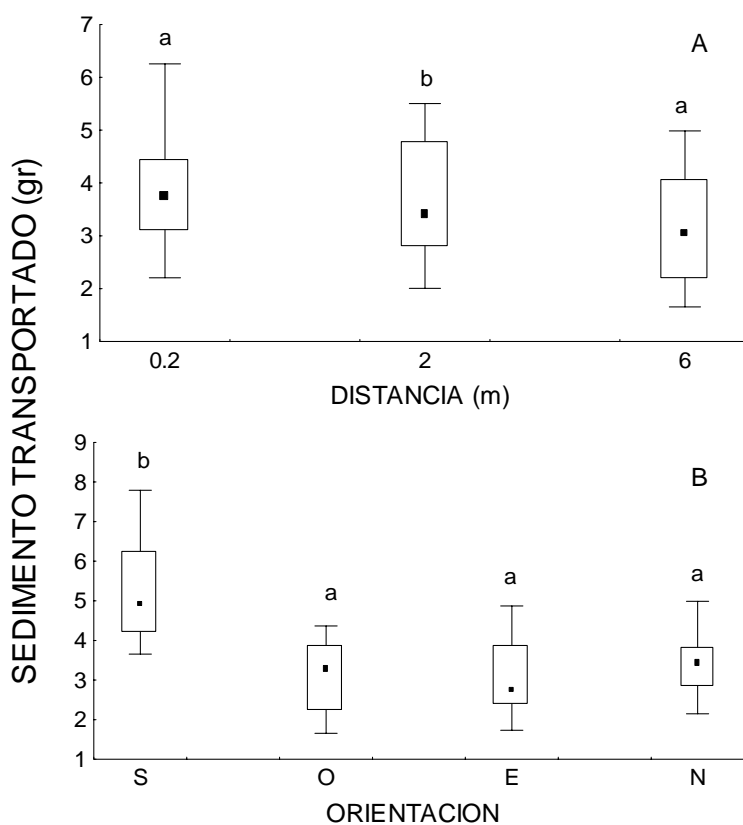


Figura 5. Transporte de sedimento (g) durante el día 4 a 3 diferentes distancias (0,2 m, 2 m, 6 m) de los arrecifes (A) y en 4 direcciones (S, O, E, N; B). Letras iguales significan diferencias no significativas en todas las cajas

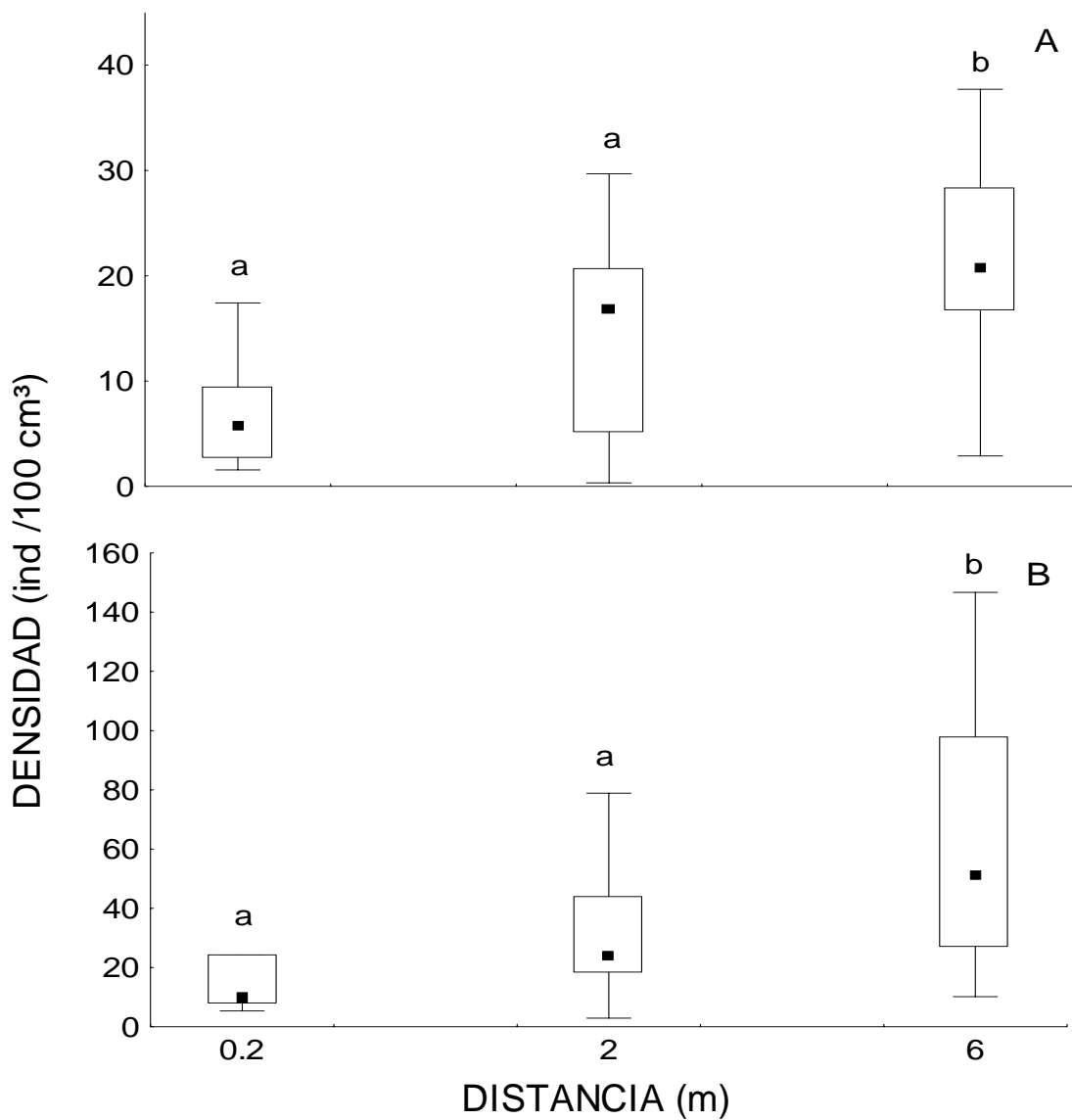


Figura 6. Densidad de ostrácodos (A) y nematodos (B) transportados durante el día 2 en relación a las distancias (0,2 m, 2 m y 6 m) de los arrecifes. Letras iguales significan diferencias no significativas en todas las cajas.

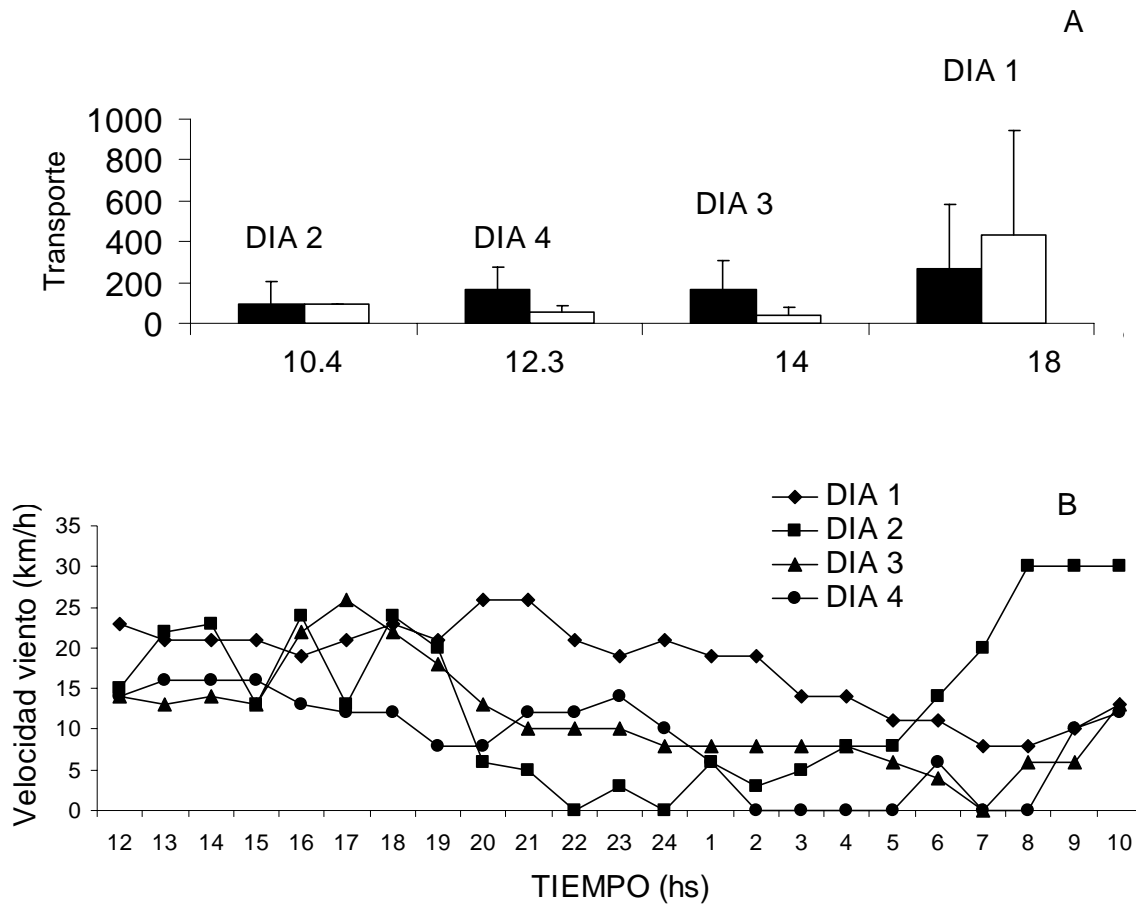


Figura 7. (A) Relación entre la velocidad del viento y el transporte de sedimento promedio ($\text{g}\cdot\text{m}^{-1}$; barras negras) e infauna (en 100 cm^3 ; barras vacías) transportadas durante el día 1, 2, 3 y 4. (B) velocidad del viento durante esos días de muestreo.

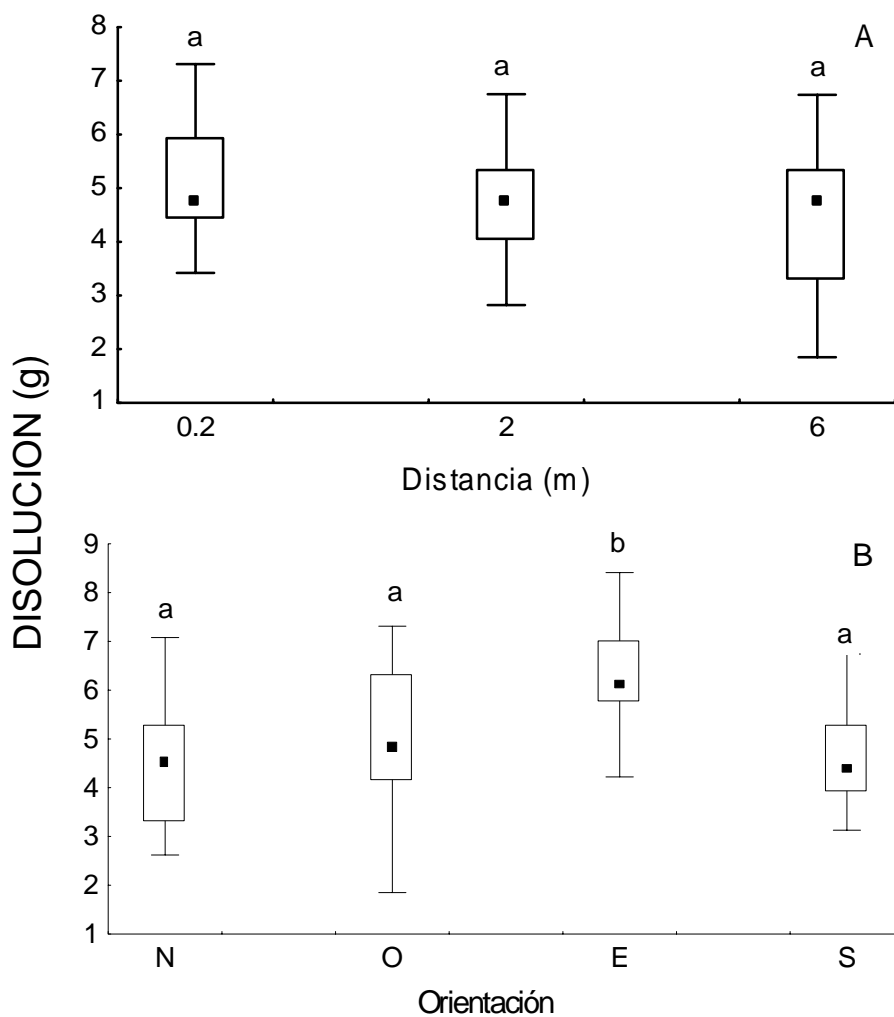


Figura 8. Disolución de yeso (g) en 24 h en relación a la distancia (A) y orientación (B) de los arrecifes. Letras iguales significan diferencias no significativas en todas las cajas.

CRECIMIENTO DE LOS ARRECIFES DE *Ficopomatus enigmaticus*

Foto aerea de arrecifes



*".....time is on my side, yes
it is, time is on my side...."*

RESUMEN

El principal objetivo de este capítulo fue evaluar la tasa y los patrones de crecimiento de los arrecifes construidos por el poliqueto introducido *Ficopomatus enigmaticus* en la laguna costera Mar Chiquita. En particular se respondieron las siguientes preguntas: a) cómo varió la distribución espacial, cobertura y tamaño de los arrecifes de *F. enigmaticus* desde 1975 a 1999, b) cuál es la tasa de crecimiento de los arrecifes, c) cómo es el patrón de crecimiento individual de *F. enigmaticus* a lo largo de un gradiente de salinidad, y d) qué factores podrían estar afectando el crecimiento y expansión de esta especie. La distribución espacial de los arrecifes en la laguna fue agrupada en 1975 y 1979 y cambió a uniforme en 1999. Tanto la cobertura como el tamaño de los arrecifes aumentaron a lo largo del tiempo. Los arrecifes crecen por igual en todas las direcciones en las áreas de bahías, siendo la tasa de incremento mensual entre 0,26 cm y 0,89 cm. Existen diferencias en el crecimiento mensual entre los diferentes tamaños, pero éstas diferencias se anulan cuando se analiza el crecimiento anual. El crecimiento no es uniforme en todas las áreas de la laguna, los poliquetos que crecen en CELPA tienen distancias entre anillos menores que los que se encuentran en zonas más internas como Sotelo. Además, la condición fisiológica de los poliquetos (estimada por el peso individual de los organismos) también es menor en las áreas cercanas a la desembocadura de la laguna (i.e. CELPA). Existen diversas variables físicas (temperatura, nivel de energía, transparencia del agua y concentración de sedimento en suspensión), químicas (salinidad, oxígeno disuelto, pH y carbonatos) y biológicas (disponibilidad de núcleos, nutrientes, disturbios, competencia y depredación) que podrían estar generando las diferencias en el crecimiento de los poliquetos que habitan las zonas cercanas a la desembocadura con respecto a los que habitan en el interior de la laguna. La temperatura, el pH, los nutrientes y el sedimento en suspensión aumentan al aumentar la distancia desde la desembocadura. La salinidad, el nivel de energía y la transparencia del agua disminuyen desde la boca al interior de la laguna, mientras que el oxígeno disuelto y los carbonatos

fijado en los tubos de los poliquetos no mostraron variación. De 34 especies registradas como posibles depredadores de los arrecifes (entre peces y cangrejos), sólo el pez *Gobiosoma parri* ha sido registrado en la literatura con *F. enigmaticus* como parte de la dieta en Mar Chiquita. Sólo dos especies son posibles competidores (*Brachidontes rodriguezi* y *Balanus improvisus*), pero ambas ocurren con los arrecifes a baja densidad. Los arrecifes no se expanden hacia la zona entre el puente de CELPA y la boca, aún habiendo disponibilidad de núcleos. Finalmente, los disturbios generados por las embarcaciones y el turismo son mayores en zonas cercanas a la boca. Sin embargo, cuando se realizó un muestreo para evaluar el tiempo de respuesta de los organismos frente a un posible disturbio, aquellos con mayor afluencia de turismo no mostraron diferencias con los que habitan en zonas más tranquilas de la laguna. Todas estas variables podrían estar interactuando para generar las diferencias en el crecimiento de los arrecifes a lo largo de la laguna, algunas con mayor influencia que otras.

INTRODUCCIÓN

Como resultado de las actividades humanas (por ej. intensa actividad comercial por vía terrestre, fluvial y marina), la biodiversidad global está cambiando rápidamente (Pimm et al. 1995) y uno de los determinantes más importantes de este cambio es el transporte e introducción de especies (Sala et al. 2000, Chapin et al. 2000). La invasión de una especie a un nuevo hábitat implica su arribo, accidental o deliberado, establecimiento y expansión (Williamson 1996). El arribo y establecimiento dependen, por ejemplo, de la abundancia inicial de colonizadores y de las condiciones ambientales en el nuevo sitio (Ruiz et al. 1997). Evaluar la expansión de una especie invasora implica conocer, entre otros parámetros, el tamaño poblacional y la tasa de crecimiento (Williamson 1996). Por lo tanto es importante conocer las condiciones ambientales (naturales o antropogénicas) que afectan a esta especie para poder evaluar su comportamiento e impacto sobre las comunidades nativas (Gladfelter et al. 1978, Crooks y Soulé 1999).

Ficopomatus enigmaticus (Polychaeta: Serpulidae) es una especie sésil, cosmopolita, que habita en regiones templadas y subtropicales de aguas salobres (Ten Hove y Weerdenburg 1978). Estos animales forman arrecifes calcáreos de forma aproximadamente circular y tamaño variable (Obenat y Pezzani 1994, Fornós et al. 1997). Cada uno de los individuos que conforman un arrecife, habita en un tubo calcáreo secretado por unas glándulas especiales llamadas "glándulas del collar" precipitando el carbonato que se halla en solución en el agua. Cada tubo se forma mediante la superposición de anillos calcáreos que representan diferentes etapas de crecimiento pero no se conoce si representan años o estaciones climáticas (Straughan 1972). El crecimiento de esta especie está afectado por variables ambientales, incluyendo varias actividades humanas (por ej. disturbios por dragado, destrucción sistemática de arrecifes, alteración de la dinámica hídrica).

Entre las variables físicas que afectan a *Ficopomatus enigmaticus* se puede mencionar la temperatura (Obenat y Pezzani 1994, Thorp 1994, 1995), la transparencia del agua, la concentración

de sedimentos en suspensión (Thomas y Thorp 1995) y el nivel de energía del ambiente (i.e., intensidad de oleaje y/o velocidad de la corriente; Bianchi et al. 1995). Entre las variables químicas que más podrían afectar a estos organismos se encuentran la salinidad (Ten Hove 1979, Thorp 1995), el pH, el oxígeno disuelto y la concentración de carbonatos en solución (Straughan 1970). Entre las variables biológicas de mayor relevancia se pueden mencionar la disponibilidad de nutrientes (Thorp 1994, 1995), y de núcleos (Thorp 1994, capítulo 1), así como el grado de disturbio humano (Ten Hove y van den Hurk 1993). Por último, se pueden mencionar también variables ecológicas como las interacciones de competencia (Straughan 1972) y depredación (Thorp 1994). Las variaciones en intensidad y frecuencia de cada una de estas variables podrían afectar de manera positiva o negativa el crecimiento individual y la reproducción de este poliqueto y, por lo tanto, su expansión local.

Ficopomatus enigmaticus fue introducido en la laguna costera Mar Chiquita antes de 1964 (J. M. Orensanz com. pers.) y actualmente se encuentra en el 86% de la laguna, desde el Puente de CELPA hacia el interior de la laguna, exceptuando algunos arroyos (capítulo 2, Fig. 1). Para formar un nuevo arrecife se necesita un núcleo como sitio de asentamiento (Thorp 1994), el reclutamiento larval ocurre entre los tubos del arrecife o sobre objetos duros en el sedimento (como botellas, latas, huesos o partes de arrecifes muertos; Obenat y Pezzani 1994, capítulo 1). Las larvas también se asientan sobre conchillas del gasterópodo marino *Adelomelon brasiliana*, y secundariamente sobre los bivalvos *Macra isabelleana* y *Tagelus plebeius* (capítulo 1).

La laguna costera Mar Chiquita recibe carga de sedimentos y agua de varios canales artificiales y arroyos (Schnack et al. 1982). El viento es la principal fuerza que controla las variaciones diarias en el nivel del agua, en la mayor parte de la laguna (Reta et al. 1997). Las lluvias cambian la profundidad estacionalmente y el efecto de las mareas disminuye a medida que aumenta la distancia desde la boca (Isla 1997). El aporte de sedimento en suspensión en el agua de arroyos y canales tributarios de la laguna suele ser mayor durante la temporada de lluvias, e incrementado por

actividades humanas (ej. dragado de canales; Isla 1997). La acumulación de sedimento dentro (entre los tubos calcáreos) y encima de los arrecifes, produce comúnmente la mortalidad de los organismos mas viejos (Keene 1980, Obenat y Pezzani 1994). *Ficopomatus enigmaticus* ha provocado cambios significativos en la dinámica sedimentaria (capítulo 3) y ecológica (capítulo 2) de la laguna Mar Chiquita (ubicada dentro de una reserva del Hombre y la Biosfera (MAB) por UNESCO). Por lo tanto, el estudio de la tasa y patrones de crecimiento en este ambiente resulta muy importante para colaborar en la toma de decisiones para el manejo y conservación.

El principal objetivo de este capítulo es evaluar la tasa y los patrones de crecimiento de los arrecifes construidos por el poliqueto introducido *Ficopomatus enigmaticus* en la laguna costera Mar Chiquita. En particular se responden las siguientes preguntas: a) cómo varió la distribución espacial, cobertura y tamaño de los arrecifes de *F. enigmaticus* desde 1975 a 1999, b) cuál es la tasa de crecimiento de los arrecifes, c) cómo es el patrón de crecimiento individual de *F. enigmaticus* a lo largo de un gradiente de salinidad y d) qué factores podrían estar afectando el crecimiento y expansión de esta especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio fue desarrollado en la laguna costera Mar Chiquita. Los sitios donde se realizaron los diferentes experimentos y muestreos para abordar los diferentes objetivos se indican en la figura 1. La zona de la boca esta afectada diariamente por dos mareas y este efecto disminuye a medida que aumenta la distancia a la desembocadura (Isla 1997).

1. Cómo varió la distribución espacial, cobertura y tamaño de los arrecifes desde 1975 a 1999.

Para abordar este objetivo se analizaron fotografías aéreas de 1975 y 1979 (escala 1:5000, Instituto Geográfico Militar) y también se tomaron fotografías aéreas nuevas en 1999 (escala 1:2375) abarcando las mismas áreas analizadas en las fotografías anteriores. Las 3 imágenes cubren 140 ha cada una, donde se evaluó la distribución espacial, cobertura y tamaño de los arrecifes. Las

fotografías de 1975 y 1979 fueron digitalizadas vectorialmente con una tableta digitalizadora y usando el programa Didger (The Golden Software, Inc. 1997). Para evaluar la distribución espacial de los arrecifes se calculó la distancia media al vecino más cercano (siguiendo a Krebs 1989) según:

$$R = \text{distancia media al vecino mas cercano} / \text{distancia esperada al vecino mas cercano}.$$

Considerando que si la distribución espacial es al azar $R = 1$, cuando es agrupada R se aproxima a 0, y en un patrón regular R se aproxima a un límite de 2,15. La hipótesis nula de distribución al azar de los arrecifes fue evaluada con un test de significación para la desviación de la aleatoriedad (Krebs 1989) para cada año por separado. Debido a que la fotografía de 1999 tiene una pequeña inclinación no pudo ser digitalizada y los cálculos fueron realizados manualmente, luego de corregir el ángulo de inclinación, comparándose los valores de media y desvío estándar para la distribución espacial. Para evaluar la cobertura de arrecifes se subdividió (en cada fotografía por separado) el área total estudiada en subáreas de 1 hectárea cada una y en cada una se calculó la densidad de arrecifes. En aquellas subáreas de mayor densidad (≥ 150 arrecifes) se midió el diámetro de cada uno de los arrecifes con un calibre digital (precisión $\pm 0,02$ mm) y se calculó la superficie que éstos cubren dentro de la laguna. Para evaluar los tamaños de los arrecifes se midieron con calibre digital en cada fotografía (precisión $\pm 0,02$ mm), 500 arrecifes seleccionados al azar. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en la cobertura y tamaño de arrecifes entre años fue evaluada independientemente con un ANOVA de una vía (Zar 1999). Las comparaciones múltiples *a posteriori* fueron realizadas con el test de Tukey (Zar 1999).

2. Cuál es la tasa de crecimiento de los arrecifes. Para evaluar la tasa de crecimiento de los arrecifes y si esta difiere entre arrecifes de diferente tamaño se realizaron los siguientes muestreos. Se marcaron arrecifes de tres tamaños (chico: $x = 0,525$ m, $DE = 0,01$, $n = 4$; mediano: $x = 1,73$ m, $DE = 0,09$, $n = 7$; grande: $x = 3$ m, $DE = 0,35$, $n = 9$) y se midió el crecimiento a los 3 años con el objetivo de evaluar y cuantificar cuanto crecían. Sobre la base del crecimiento hallado en estas

mediciones se decidió implementar otras mediciones para determinar el crecimiento anual de cada una de las tallas antes mencionadas durante 2 años. Con este objetivo se realizaron tres mediciones, una al inicio, a los 12 meses y a los 24 meses. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en el crecimiento anual entre tamaños a lo largo del tiempo fue evaluada con un ANOVA de medidas repetidas (Zar 1999). Las comparaciones múltiples *a posteriori* fueron realizadas con un test de Tukey (Zar 1999). Con el objetivo de evaluar la hipótesis *a priori* de que podría haber crecimiento preferencial en alguna dirección (ej. en la dirección del viento predominante, que podría actuar como modulador del reclutamiento larval; Aliani y Meloni 1999), en los arrecifes de tamaño medio y grande se pusieron marcas en los bordes de los mismos en las cuatro direcciones (N, S, E, O). La hipótesis nula de ausencia de diferencia en el crecimiento entre direcciones fue evaluada separadamente con un ANOVA de una vía (Zar 1999). Constatando que no existen diferencias en crecimiento entre direcciones (ver resultados) se marcaron nuevos arrecifes desde un tamaño de 0,2 m a 6 m de diámetro (0,2, 0,3, 5 y 6 m con $n = 5$; 0,5, 1, 2, 3 y 4 m con $n = 10$), éstos fueron medidos mensualmente con el objetivo de determinar el crecimiento de los arrecifes a una escala temporal menor. Las marcas fueron una vara numerada y una varilla de hierro con el mismo número que la vara y alineada a la misma. Ambas marcas estaban dispuestas de manera perpendicular a la línea de costa y cada medición fue en esa misma dirección. Cada arrecife fue medido en diámetro durante un año y adicionalmente se tomaron mediciones mensuales de temperatura, salinidad y profundidad del agua ($n = 3$ para cada variable). La hipótesis nula de ausencia de diferencias entre tamaños a lo largo del tiempo fue evaluada con un ANOVA de medidas repetidas (Zar 1999). Las comparaciones múltiples *a posteriori* fueron realizadas con el test de Tukey (Zar 1999).

3. Cómo es el patrón de crecimiento individual de *Ficopomatus enigmaticus* a lo largo de un gradiente de salinidad. Dado que *F. enigmaticus* es un poliqueto que vive en aguas salobres y no en ambientes marinos se esperaría que la condición fisiológica de cada poliqueto y el crecimiento de

cada tubo sea menor en lugares con valores extremos de salinidad. Para evaluar esta predicción se realizaron los siguientes muestreos.

3.a. Condición fisiológica: Para evaluar la condición fisiológica se tomaron en enero de 2000 muestras al azar de *Ficopomatus enigmaticus* en 4 puntos a lo largo de la laguna desde el lugar más cercano a la boca (Puente de CELPA), San Gabriel, Sotelo y Canal 7 como el punto más alejado de la boca ($n = 50$ en cada sitio; Fig. 1). Cada organismo fue separado de su tubo calcáreo, secado en estufa (70°C hasta que su peso se mantuvo constante) y pesado en balanza digital ($\pm 0,0001$ g). La hipótesis nula de ausencia de diferencias en el peso de los organismos entre sitios se evaluó con un ANOVA de una vía (Zar 1999).

3.b. Crecimiento de los tubos: Dado que el crecimiento también podría ser diferente entre sitios se midieron las distancias entre anillos en cada uno de los anteúltimos 3 anillos de crecimiento (que de aquí en adelante serán llamados: interanillos 2, 3 y 4; Fig. 2) en los mismos sitios mencionados en 3.a. en diferentes organismos elegidos al azar ($n = 200$ tubos en cada sitio). Se utilizó un calibre digital (precisión $\pm 0,02$ mm) y el anillo más externo del tubo calcáreo no fue considerado en esta medición dado que su crecimiento continúa, lo que generaría a una subestimación de la variable. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en el largo de cada anillo entre sitios fue evaluado con un ANOVA de una vía para cada anillo separadamente (Zar 1999).

4. Qué factores podrían estar afectando el crecimiento y expansión de esta especie. Dado que *Ficopomatus enigmaticus* crece en toda la laguna hasta el puente de CELPA y que además en el puente los poliquetos son más pequeños (en peso y crecimiento; ver resultados de 3) se compiló una lista de variables que podrían estar afectando el crecimiento de *F. enigmaticus* (Tabla 1). Esta tabla contiene variables físicas, químicas y biológicas, y para cada una se sugirió un posible efecto, una explicación de por qué ese efecto es o no factible, y un posible diseño de experimento y/o muestreo para evaluar el efecto de cada uno (Tabla 1). Se seleccionaron diferentes sitios distribuidos

homogéneamente dentro de la laguna (Boca, Puente de CELPA, San Gabriel, Sotelo y Canal 7; Fig. 1) si se toma la boca como distancia 0 entonces los otros sitios se encuentran a 5, 8, 13 y 20 km de la boca respectivamente. En estos sitios se compararon los valores de las siguientes variables: salinidad ($‰$), temperatura ($^{\circ}\text{C}$), oxígeno disuelto (OD en $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$), pH, nivel de energía, transparencia del agua (cm), la concentración de sedimento en suspensión (CSS en $\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) y nutrientes ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$). Todas las muestras fueron obtenidas una vez por semana ($n = 5$ para cada día, excepto para nutrientes que fue $n = 3$) durante 4 semanas para pH, OD, transparencia del agua y nutrientes; y durante 7 semanas para temperatura, salinidad, velocidad de la corriente y profundidad. La CSS fue tomada quincenalmente durante 6 semanas ($n = 3$ para cada día).

Salinidad, temperatura, OD, y pH fueron medidos con un analizador de parámetros ambientales Horiba U-10. El nivel de energía de cada sitio fue estimado a través de la velocidad de la corriente ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) usando una esfera de flotabilidad neutra y midiendo el tiempo transcurrido que tardaba en recorrer una distancia de 5 m. La transparencia del agua (o turbidez) fue medida con el disco de Secchi, obteniéndose luego el promedio en la distancia de reaparición de la marca negra y la blanca. Para evitar errores de subjetividad, cada medición fue realizada por la misma persona y sin nubosidad en el cielo. Para obtener la CSS ($\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) muestras de agua (1 litro cada una) fueron obtenidas en cada sitio y filtradas a través de un filtro de malla $1,2\ \mu\text{m}$. Debido a que los filtros retienen materia orgánica además de sedimentos, todos los filtros fueron secados a 100°C por 24 hs, pesados e incinerados a 550°C durante 6 hs, obteniéndose luego el peso libre de cenizas considerado como sedimento. Los nutrientes en cada sitio fueron estimados a través del análisis de clorofilas en el agua. Para ello, se obtuvieron muestras de agua mantenidas en hielo hasta su etapa de filtración (que fue realizada siempre el mismo día de muestreo) a través de una malla $1,2\ \mu\text{m}$ y analizadas según el método monocromático de Lorenzen (1967). El volumen de cada muestra fue variable, pero es contemplado en la siguiente ecuación:

$$\text{Clorofila "a"} \text{ (mg}\cdot\text{m}^{-3}\text{)} = 26,7 \text{ ((665}_0\text{ - 665}_a\text{) v) / V x l}$$

donde “665₀” es el valor de absorbancia antes de la acidificación con HCl, “665_a” es el valor de absorbancia luego de la acidificación, “v” es el volumen de acetona (ml), “V” es el volumen de agua filtrada (lts) y “l” es el ancho de la cubeta por donde pasa la longitud de onda (cm). Adicionalmente a estas variables se obtuvieron los valores de profundidad en cada sitio y en cada día de muestreo. La hipótesis nulas de ausencia de relación entre la salinidad, temperatura, pH, oxígeno disuelto, turbidez, concentración de sedimento en suspensión, velocidad de la corriente, clorofilas y profundidad y la distancia desde la boca entre los diferentes sitios a lo largo de la laguna fue evaluada separadamente con un análisis de correlación (Zar 1999).

Los poliquetos creciendo en los diferentes sitios de la laguna podrían tener diferentes concentraciones de carbonato de calcio en sus tubos, ya sea por diferente disponibilidad de calcio en el agua o por diferencias en la condición fisiológica de los organismos para precipitar los carbonatos en solución. Para determinar si existen tales diferencias se tomaron muestras de tubo en cada sitio (n = 3 en cada sitio) de diferentes arrecifes tomados al azar y se analizó el porcentaje de carbonatos en los tubos con un analizador gasométrico de CO₂ (siguiendo a Nelson 1982). La hipótesis nula de ausencia de diferencias en porcentaje de carbonatos entre sitios se evaluó con un ANOVA de una vía (Zar 1999). Los datos fueron transformados mediante la transformación angular para cumplir con los supuestos del análisis estadístico

Para evaluar si la limitante en la expansión de *Ficopomatus enigmaticus* dentro de la laguna es consecuencia de una baja disponibilidad de núcleos para el asentamiento de larvas, se desarrollaron los siguientes experimentos y muestreos. Se colocaron paneles de acrílico (0,15 x 0,15 m cada uno) sujetos a un tubo de pvc (cada panel en un tubo separado) y luego se clavaron en el sedimento a una distancia de 5 cm del sedimento (n = 5). Como control se utilizó el núcleo más comúnmente utilizado por *F. enigmaticus*, el gasterópodo *Adelomelon brasiliana* (n = 5; capítulo 1) colocado de la misma

forma que los paneles. Este experimento fue repetido en tres sectores de la laguna (sitios 1, 2 y 3 indicados en la Fig. 1). Los sustratos fueron visitados semanalmente por posibles roturas de los núcleos. Este mismo experimento también se realizó en el sitio 4 (Fig. 1), debido a que la ausencia de reclutas en los otros sitios podría estar dado por condiciones desfavorables para el asentamiento más que por una baja disponibilidad de núcleos. Luego de 4 meses se cuantificaron la abundancia de organismos y el número de especies asentadas.

Para evaluar el efecto de depredadores en el asentamiento sobre los núcleos se repitió el mismo experimento en los mismos sitios descritos en el párrafo anterior pero cubriéndolos por una red (1 cm de abertura) que impedía el paso de los potenciales depredadores de la zona (cangrejos *Cyrtograpsus angulatus*, *Chasmagnathus granulata*, peces, gasterópodos; Olivier et al. 1972b). La red fue clavada con estacas en el sedimento, impidiendo que los depredadores más abundantes en esta zona de la laguna entraran a los paneles. Los experimentos fueron mantenidos semanalmente de modo de evitar eventuales roturas de las redes y/o la entradas de cangrejos. Por las mismas razones descritas anteriormente, este experimento fue realizado en el sitio 4 (Fig. 1). La hipótesis nula de ausencia de diferencias en la abundancia de organismos asentados en los núcleos con y sin red fue evaluada con un test de t (Zar 1999). A fin de satisfacer los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, los datos fueron transformados logarítmicamente (Zar 1999)

Para evaluar la disponibilidad de núcleos para la formación de arrecifes en lugares donde éstos se hallan ausentes, se desarrolló el siguiente muestreo. Se realizaron transectas (80 m largo x 3 m ancho, separadas 50 m) desde el Puente de CELPA hasta la boca de la laguna por ambas costas (a y b, Fig. 1) y en marea alta y baja. En cada transecta se cuantificaron los posibles núcleos (estructuras de tamaño mayor a 500 cm³), es decir, aquellas estructuras que se encontraran firmes en el sedimento como botellas, rocas y gasterópodos. En cada núcleo encontrado se cuantificaron las especies creciendo sobre ellos. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en la disponibilidad de núcleos

entre alturas de la marea y costas fue evaluada con un ANOVA de una vía (Zar 1999). Cuando los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad no fueran satisfechos, los datos fueron transformados. Las comparaciones múltiples *a posteriori* fueron realizadas con el test de Tukey (Zar 1999).

Para evaluar si existen diferencias en el disturbio humano en zonas con y sin arrecifes se realizaron dos tipos de muestreos. Primero, se cuantificó la abundancia y tipo de embarcaciones durante los días de mayor afluencia turística en cada sitio (i.e. fines de semana, $n = 5$ en cada sitio). Segundo, como cada individuo de *Ficopomatus enigmaticus* retrae hacia el interior del tubo su penacho branquial y opérculo en momentos de disturbio (por ej. un incremento en el oleaje, el paso de un depredador, contacto físico con objetos flotantes; obs. pers.) se realizó el siguiente muestreo: se midió con un cronómetro el tiempo desde el momento en que se realizó un disturbio (el paso de una placa de plástico oscura, 1 cm por encima del arrecife a velocidad constante) y se retrajo el penacho hasta que éste volvió a salir. Este muestreo fue repetido en diferentes sitios de la laguna (CELPA, San Gabriel y Sotelo, $n = 10$ en cada sitio). La hipótesis nula de ausencia de diferencias en el tiempo entre sitios fue evaluada con un ANOVA de una vía (Zar 1999).

Debido a que los poliquetos que crecen en el Puente de CELPA podrían tener menor tamaño por tener mayor densidad de otras especies que podrían estar compitiendo por tener el mismo modo de alimentación (ej. *Balanus improvisus*, *Brachidontes rodriguezii*; E. Schwindt obs. pers.) en relación a los arrecifes que crecen en el interior de la laguna se realizó el siguiente muestreo: se cuantificó la cobertura relativa (en porcentaje) de las diferentes especies creciendo con *Ficopomatus enigmaticus* en un cuadrado de 0,15 x 0,15 m ($n = 15$). Este muestreo se repitió en diferentes sitios en la laguna (CELPA, San Gabriel, Sotelo y Canal 7).

Ante la presencia de depredadores, muchos organismos sésiles tubícolas suelen retraerse disminuyendo el riesgo de depredación (Ten Hove 1979). No obstante este mecanismo de defensa

suele interrumpir la alimentación de estos organismos afectando indirectamente su grado de desarrollo. Debido a que los poliquetos en el Puente de CELPA podrían tener menor tamaño por poseer mayor riesgo de depredación (ya sea total o parcial) que en los otros sitios de la laguna, se realizó un listado de posibles depredadores en cada sitio de la laguna en base a datos bibliográficos preexistentes. Además, una evidencia indirecta de diferencias en depredación entre sitios es la dureza de los tubos construidos. Considerando esto, se esperaría que aquellos organismos que tuvieran mayor efecto de depredación generen tubos más robustos y duros que aquellos organismos con menor riesgo de depredación y/o de disturbio antrópico. Para estimar la dureza de los tubos, se midió la presión que hay que realizar para romper un tubo de *Ficopomatus enigmaticus* en cada sitio de muestreo (CELPA, San Gabriel, Sotelo y Canal 7). Se obtuvieron tubos al azar en cada sitio ($n = 10$ en cada sitio) y a cada uno se los colocó debajo de un aparato en el cual se ejercía una presión (sobre un área de 33 cm^2) mediante la adición gradual de peso. Por lo tanto, aquellos tubos con mayor dureza resistirán mayor presión. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en la presión realizada para romper los tubos calcáreos se analizó con un ANOVA de una vía (Zar 1999).

Para evaluar el efecto de todas las variables físicas y químicas anteriormente mencionadas sobre la condición fisiológica de *Ficopomatus enigmaticus* se realizó un experimento de trasplante recíproco de arrecifes. Se transportaron arrecifes ($n = 12$, tamaño de cada uno = 6300 cm^3) desde el punto más cercano a la boca (Puente de CELPA) y se colocaron en Sotelo (Fig. 1). También se transplantaron arrecifes desde Sotelo hacia el área de la boca de la laguna. En ambos sitios se realizaron controles de manipulación transplantándose arrecifes del mismo tamaño pero en el mismo lugar de modo de detectar efectos inducidos por la manipulación (por ej. disminución del desarrollo por el estrés generado durante su extracción y trasplante). Luego de un mes, se tomó 1 poliqueto de cada réplica de la parte central del arrecife. Cada organismo fue separado de su tubo calcáreo, secado en estufa (70°C hasta que su peso se mantuvo constante) y pesado en balanza digital ($\pm 0,0001 \text{ g}$). La

hipótesis nula de ausencia de diferencias en el peso de los organismos entre sitios se evaluó con un ANOVA de una vía (Zar 1999).

RESULTADOS

1. Cómo varió la distribución espacial, cobertura y tamaño de los arrecifes de *F. enigmaticus* desde 1975 a 1999. La distribución espacial de los arrecifes fue agrupada en las fotos de los años 1975 y 1979 (1975: $R = 0,018$, $Z = -188,26$, $P < 0,05$; 1979: $R = 0,81$, $Z = -221,26$, $P < 0,05$). Sin embargo, la distribución en 1999 fue regular. La cobertura de arrecifes mostró diferencias significativas entre años ($F = 22,1$, $gl = 2$, $P < 0,01$; Fig. 3A). Un análisis de comparaciones múltiples mostró que las diferencias se encuentran entre 1975 y 1999 ($P < 0,01$) y entre 1979 y 1999 ($P < 0,01$) mostrando que la cobertura aumenta de 1975 a 1999 (Fig. 3A). El tamaño de los arrecifes mostró diferencias significativas entre todos los años ($F = 773,8$, $gl = 2$, $P < 0,01$, Fig. 3B).

2. Cuál es la tasa de crecimiento de los arrecifes. Los primeros 3 años los arrecifes no mostraron diferencias significativas en el crecimiento entre los tres tamaños ($F = 0,58$, $gl = 2$, $P > 0,05$). Tampoco se encontraron diferencias significativas en el crecimiento anual entre los tamaños ($F = 3,26$, $gl = 2$, $P > 0,05$) pero sí entre años ($F = 17,5$, $gl = 2$, $P < 0,05$). El término interacción no mostró diferencias significativas ($F = 0,62$, $gl = 4$, $P > 0,05$). Los tres años mostraron diferencias entre sí ($P < 0,05$, Fig. 4). En relación a la direccionalidad en el crecimiento, no se encontraron diferencias entre orientaciones (mediano: $F = 2,56$, $gl = 3$, $P > 0,05$; grande: $F = 2,09$, $gl = 3$, $P > 0,05$).

En relación al crecimiento mensual de los arrecifes, se encontró que los diferentes tamaños mostraron diferencias significativas en el crecimiento ($F = 26,8$, $gl = 8$, $P < 0,05$), también mostraron diferencias a lo largo del tiempo ($F = 632$, $gl = 11$, $P < 0,05$) y en el término interacción ($F = 1,95$, $gl = 88$, $P < 0,05$). Todos los tamaños mostraron diferencias significativas entre sí ($P < 0,05$), excepto entre 0,2 y 0,3 m ($P > 0,05$), 0,2 y 0,5 m ($P > 0,05$) y 0,3 y 0,5 m ($P > 0,05$). Los meses en los que el

crecimiento fue diferente para todos los tamaños de arrecife fueron entre: enero 2001 vs. todos los meses del año ($P < 0,05$), diciembre 2000 vs. todos los meses del año ($P < 0,05$), noviembre 2000 vs. enero, febrero, marzo, abril y junio del 2000 ($P < 0,05$) y entre enero y julio 2000 ($P < 0,05$).

La temperatura y salinidad fueron altas en verano (enero) y bajas en invierno (julio) mientras que la profundidad aumentó de enero 2000 a marzo 2000 y luego se mantuvo aproximadamente constante a lo largo del año (Fig. 5). En la tabla 2 se presenta el crecimiento promedio en cada tamaño de arrecife en las diferentes escalas temporales estudiadas.

3. Cómo es el patrón de crecimiento de *Ficopomatus enigmaticus* a lo largo de un gradiente de salinidad.

3.a. Condición fisiológica: La condición fisiológica de los poliquetos mostró diferencias significativas entre sitios a lo largo de la laguna ($F = 18,95$, $gl = 3$, $P < 0,01$, Fig. 6A). El análisis de comparaciones múltiples mostró que el peso aumenta desde CELPA a Sotelo siendo las diferencias significativas entre CELPA y San Gabriel ($P < 0,01$), CELPA y Sotelo ($P < 0,01$), San Gabriel y Sotelo ($P < 0,01$) y entre Sotelo y Canal 7 ($P < 0,01$).

3.b. Crecimiento de los tubos: Los 3 interanillos mostraron diferencias en largo entre lugares (interanillo 2: $F = 51,6$, $gl = 3$, $P < 0,01$; interanillo 3: $F = 77,16$, $gl = 3$, $P < 0,01$; interanillo 4: $F = 61,97$, $gl = 3$, $P < 0,01$, Fig. 6B). Los tres interanillos mostraron un patrón similar, la distancia entre anillos aumenta desde CELPA hacia Sotelo (máxima siempre en Sotelo), siendo las diferencias entre CELPA y Sotelo ($P < 0,05$), CELPA y Canal 7 ($P < 0,05$), San Gabriel y Sotelo ($P < 0,05$). Los interanillos 3 y 4 mostraron diferencias significativas entre CELPA y San Gabriel ($P < 0,05$), los interanillos 2 y 3 mostraron diferencias entre Sotelo y Canal 7 ($P < 0,05$) y los interanillos 2 y 4 entre San Gabriel y Canal 7 ($P < 0,05$).

4. Qué factores podrían estar afectando el crecimiento y expansión de esta especie. La salinidad mostró una relación negativa con la distancia hacia la boca de la laguna ($r = 0,67$, $n = 175$, $P < 0,05$,

Fig. 7A). La temperatura mostró el patrón contrario ($r = 0,26$, $n = 175$, $P < 0,05$, Fig. 7B). El oxígeno disuelto no mostró una relación significativa entre los diferentes sitios de la laguna ($r = 0,13$, $n = 100$, $P < 0,05$, Fig. 7C). El pH mostró una relación positiva a mayor distancia de la boca ($r = 0,36$, $n = 100$, $P < 0,05$, Fig. 7D) con mayor variación en Canal 7 que en la Boca (Fig. 7D). La velocidad de la corriente mostró una relación negativa desde la boca hacia Canal 7 ($r = 0,6$, $n = 175$, $P < 0,05$, Fig. 8A), alcanzando en la boca $1\text{m}\cdot\text{seg}^{-1}$ y no sobrepasando los $0,3\text{m}\cdot\text{seg}^{-1}$ en Canal 7. La transparencia del agua mostró el mismo patrón ($r = 0,49$, $n = 100$, $P < 0,05$, Fig. 8B). La concentración del sedimento en suspensión aumentó con la distancia desde la boca ($r = 0,75$, $n = 60$, $P < 0,05$, Fig. 8C). Los nutrientes mostraron el mismo patrón ($r = 0,73$, $n = 60$, $P < 0,05$, Fig. 9A). Los sitios de mayor profundidad en la laguna fueron la boca y CELPA mientras que canal 7 fue el de menor profundidad ($r = 0,79$, $n = 175$, $P < 0,05$, Fig. 9B). El porcentaje de carbonatos en los tubos no fue diferente significativamente entre sitios dentro de la laguna ($F = 0,55$, $gl = 3$, $P > 0,05$).

En los experimentos con paneles de asentamiento y conchas de *Adelomelon brasiliana* sólo se observó asentamiento de *Ficopomatus enigmaticus* en el sitio 4 sobre *A. brasiliana* y sólo en el tratamiento sin red, en el resto de los núcleos sólo se cuantificaron reclutas de *Balanus improvisus* en los cuatros sitios (Fig. 1, sitios 1, 2, 3 y 4). Los núcleos con red tuvieron mayor abundancia de *B. improvisus* asentados que los que no tuvieron red ($t = -2,63$, $gl = 38$, $P < 0,05$, Fig. 10A). Los núcleos encontrados como posibles sitios de asentamiento en las transectas de marea baja y alta fueron el gasterópodo *A. brasiliana*, botellas de vidrio semienterradas, huesos de vaca y rocas de diferente tamaño. Ocasionalmente se encontraron gomas, palos clavados, y otros objetos artificiales (como zapatos, termos). En todas las transectas el núcleo más abundante fue *A. brasiliana*. En marea alta del lado "a" (ver Fig. 1) la abundancia promedio de núcleos encontrados fue de 2,52 (DE = 3,75, $n = 25$, 2000 m recorridos), con la misma marea pero del lado "b" se encontraron 1,92 núcleos en promedio (DE = 4,67, $n = 26$, 2080 m recorridos). En ambas costas no se encontraron organismos

incrustantes ya sea vivos o muertos. En marea baja del lado "a" se encontró una abundancia promedio de 3,38 núcleos (DE = 4,77, n = 21, 1680 m recorridos) con un promedio de un núcleo con organismos incrustantes (DE = 1,2). Del lado "b" se encontraron en promedio 6,47 núcleos (DE = 7,76, n = 23, 1840 m recorridos) con 0,4 núcleos con organismos incrustantes en promedio (DE = 0,7). En todos los casos los organismos encontrados estaban muertos excepto en la zona de la boca en ambas costas. Entre las especies encontradas estaban *F. enigmaticus*, *Balanus improvisus* y *Brachidontes rodriguezii*. Los poliquetos sólo se observaron en zonas del Puente de CELPA, sólo los tubos vacíos, en el lado a en marea baja y en tres rocas pequeñas (volumen < 100 cm³). La densidad de núcleos fue diferente entre mareas y costas (transformación logarítmica: F = 4,38, gl = 3, P < 0,05; Fig. 10B). Ambas costas en marea alta tuvieron menor densidad de núcleos con respecto a la marea baja en el sitio b (P < 0,05).

Las embarcaciones más abundantes en todos los sitios de la laguna fueron los botes a remo (x = 2,96 botes·día, DE = 1,98, n = 5) y los deslizadores (x = 3,8 deslizadores·día, DE = 2,19, n = 5) y en menor abundancia kayaks, botes con motor, tablas de wind-surf y motos de agua. La abundancia de embarcaciones mostró diferencias significativas entre sitios (F = 7,96, gl = 4, P < 0,05, Fig. 11A), siendo mayor en la Boca que en CELPA, San Gabriel y Canal 7 (P < 0,05). Sotelo tuvo mayor abundancia que Canal 7 (P < 0,05). Frente al disturbio experimental los poliquetos en diferentes sitios mostraron diferencias en el tiempo de respuesta (F = 30,4, gl = 2, P < 0,05; Fig. 11B). El tiempo de salida del penacho branquial luego del disturbio fue mayor en los poliquetos de San Gabriel con respecto a CELPA y Sotelo (P < 0,05).

Los porcentajes de especies que habitan con *Ficopomatus enigmaticus* fueron muy bajos. En CELPA se halló un 96,26% de *F. enigmaticus* (DE = 1,62), 2,63% de *Brachidontes rodriguezii* (DE = 1,62) y un 1,1% de *Balanus improvisus* (DE = 0,63). En Sotelo y San Gabriel solo hay *F. enigmaticus* (x = 100%, DE = 0) y en Canal 7 el 99,73% correspondió a *F. enigmaticus* (DE = 0,32)

mientras que el 0,26% a *B. improvisus* (DE = 0,32).

La tabla 2 muestra la lista de peces encontrados en la laguna Mar Chiquita ya sea de manera estacional o a lo largo del todo el año. De todos ellos, sólo *Gobiosoma parri* está registrado como depredador de *Ficopomatus enigmaticus*. La corvina rubia *Micropogonias furnieri* en fase juvenil se alimenta de poliquetos de vida libre, pero no hay evidencias de que se alimente de *F. enigmaticus*, aunque comentarios de diferentes pescadores y lugareños aseguran que se alimenta de arrecifes, esto nunca fue observado ni citado en la literatura. No hay antecedentes de otro depredador para los arrecifes. La presión realizada para romper los tubos no fue diferente entre sitios ($F = 10,32$, $gl = 3$, $P > 0,05$, Fig. 12A).

El trasplante recíproco de arrecifes entre CELPA y Sotelo mostró diferencias significativas entre sitios en el peso de los *Ficopomatus enigmaticus* ($F = 18,31$, $gl = 3$, $P < 0,05$, Fig. 12B). El peso de los poliquetos fue significativamente menor en los arrecifes transplantados desde Sotelo a CELPA y en los controles de CELPA con respecto a los arrecifes llevados de CELPA a Sotelo y a los controles de Sotelo ($P < 0,05$).

DISCUSIÓN

En este trabajo se evaluaron los patrones de crecimiento de *Ficopomatus enigmaticus* a diferentes escalas temporales (anual y mensual) y espaciales (arrecifes y tubos). *F. enigmaticus* posee un mayor crecimiento y desarrollo individual en áreas de salinidad intermedia; el tipo de distribución espacial de los arrecifes varió a lo largo del tiempo entre agrupada y regular. Desde 1975 a 1999 los arrecifes crecieron en diámetro, por lo tanto también aumentó el área cubierta por ellos, y la densidad de arrecifes también aumentó en ese período (capítulo 3). Este cambio en el patrón de distribución podría estar originado por un factor extrínseco a los arrecifes que es la disponibilidad de núcleos. Las larvas de *F. enigmaticus* necesitan un objeto duro en el sedimento para asentarse y comenzar a formar el tubo calcáreo (Obenat y Pezzani 1994, capítulo 1). Sin núcleos

no hay nuevos arrecifes, y si bien no se conoce la disponibilidad de núcleos en los últimos 24 años, el cambio en el patrón espacial podría estar dado porque la abundancia de núcleos haya aumentado a lo largo del tiempo o porque todos los núcleos hayan estado disponibles y fueron siendo ocupados por nuevos arrecifes. Considerando que los núcleos más utilizados fueron conchas fósiles del molusco *Adelomelon brasiliana* (capítulo 1), su disponibilidad podría estar afectada por la erosión de las barrancas en las márgenes de la laguna. Esta erosión no solo puede ser por causas naturales (i.e. efecto del oleaje) sino también por las actividades humanas, como la ganadería y el turismo. Estas actividades han aumentado en la laguna, por ejemplo mayor cantidad de turismo y pescadores incrementa la cantidad de posibles núcleos (como botellas y latas). Por otro lado, el ganado rompe la estructura de los suelos y las márgenes de la laguna al acercarse a beber agua (obs. pers.). Por lo tanto, las actividades humanas estarían cumpliendo un rol importante en el aumento de densidad de arrecifes.

Las diferencias en el crecimiento de arrecifes de diferente tamaño sólo se observaron a escala temporal breve (i.e. entre meses) pero a largo plazo esas diferencias se anularon (i.e. entre años). Además, el crecimiento no fue de igual magnitud entre los meses, ello indicaría que no es gradual a lo largo del año, es decir, que existirían épocas con mejores condiciones ambientales para el crecimiento. Este crecimiento se da en todas las direcciones y ello está reflejado por su forma aproximadamente circular en áreas de bahías. La mayoría de los trabajos sobre *Ficopomatus* spp. documentan el crecimiento luego del asentamiento y en las primeras semanas y meses de vida (Straughan 1972, Bianchi y Morri 1996), pero no el crecimiento del arrecife. Sin embargo, en este trabajo se observó que aún en los primeros meses de vida también existen diferencias entre estaciones del año, siendo más rápido en verano que en invierno (Bianchi y Morri 1996). Las diferencias encontradas en el crecimiento de los arrecifes sugieren que no todos los años presentan condiciones favorables para el crecimiento. Este resultado podría estar dado por fluctuaciones

ambientales como procesos a pequeña escala temporal pero también podría estar asociados a eventos de mayor escala temporal como fenómenos El Niño que provoca grandes inundaciones en esta zona (Schnack 2000). Además podría deberse a un mecanismo fisiológico dado por redistribución de recursos. Bianchi y Morri (1996) en el Río Po (Italia) encontraron que cuando existen picos de asentamiento larval en una estación, se observa una baja tasa de crecimiento de los tubos y viceversa. Obenat y Pezzani (1994) sugirieron un mecanismo similar para explicar las diferencias halladas en el crecimiento somático con respecto al desarrollo de las gónadas. Si bien no se tienen datos de picos de asentamiento en los últimos años en esta laguna, las variaciones en los datos de crecimiento en las distintas escalas temporales sugieren que podría suceder algo similar a lo descrito por Bianchi y Morri (1996). De todos modos no se hallaron grandes valores de crecimiento. La tasa de crecimiento anual observada en los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* es similar a la observada en algunas especies formadoras de arrecifes de coral. Por ejemplo, *Acropora cervicornis* crece $7,1 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$, *Acropora prolifera* de $5,2$ a $8,2 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$ (Gladfelter et al. 1978) y en todas las especies, al igual que en *F. enigmaticus*, las variaciones en el crecimiento son afectadas por la localización geográfica y por variables como temperatura y salinidad.

El patrón de crecimiento en *Ficopomatus enigmaticus* no es homogéneo en todo el ambiente, sino que existen sitios más favorables que otros para su desarrollo. Los resultados muestran que los arrecifes llegan a crecer desde la cabecera de la laguna al puente de CELPA y que aún habiendo disponibilidad de núcleos en ambas costas desde el puente hacia la boca, *F. enigmaticus* no se expande en esa dirección. Esta área podría ser desfavorable para el crecimiento de los arrecifes ya que sólo se encontraron tres núcleos con tubos muertos de *F. enigmaticus* cerca del puente. Además, los poliquetos que se encuentran en el puente crecen menos, es decir, los anillos tienen menor longitud y la condición fisiológica es menor. La ausencia de expansión y el menor crecimiento de los poliquetos podría deberse a varios factores ambientales que afectarían de manera conjunta su

crecimiento. Por ejemplo, en las zonas cercanas a la desembocadura de la laguna (i.e., CELPA y la Boca) los valores de salinidad, nivel de energía, temperatura y profundidad son mayores que en zonas más internas de la laguna pero el pH mostró el patrón contrario. La transparencia del agua también es mayor y ello podría estar relacionado directamente a que la concentración de nutrientes y sedimentos en suspensión son menores en esta zona. Todos éstos parámetros se revierten gradualmente a medida que aumenta la distancia desde la boca.

Las diferencias en el crecimiento no son debidas a la disponibilidad de carbonatos en solución para formar los tubos, ya que los porcentajes de carbonatos en los tubos no fueron diferentes entre sitios. Por lo tanto los cambios en el pH entre sitios no deberían estar afectando significativamente la concentración de carbonatos en solución. Aún habiendo diferencias en el pH del agua a lo largo de la laguna, éstos valores se encuentran dentro del rango normal para la región (en el agua de mar y de estuario). Los valores de pH en la zona de la boca y CELPA tiene valores normales para agua marina (entre 7,8-8,3) mientras que Sotelo y Canal 7 se encontraron entre los valores normales para estuarios (7,8-8,8, Day et al. 1989).

La concentración de OD en el agua es dependiente de las actividades biológicas (fotosíntesis y respiración), la temperatura y la salinidad. A pesar que éstos dos últimos parámetros variaron entre sitios, el OD permaneció constante a lo largo de la laguna y por lo tanto el OD no es un factor limitante para la expansión y crecimiento de *Ficopomatus enigmaticus*.

La transparencia del agua puede cambiar de acuerdo a la concentración de sedimento en suspensión, materia orgánica, plancton y otros pequeños organismos en la columna de agua (Zagarese et al. 1998). En zonas cercanas a la boca de la laguna la transparencia del agua es mayor (donde también son menores las concentraciones de sedimentos y nutrientes en suspensión). Este patrón se revierte en las zonas internas de la laguna, donde los poliquetos presentan mayor crecimiento en los tubos y mejores condiciones fisiológicas. Por lo tanto, estos resultados sugieren

que la concentración de sedimento en suspensión no es un factor que afecte negativamente el desarrollo de los poliquetos, por el contrario parecen ser resistentes a altas concentraciones. A pesar de que el sedimento en suspensión puede causar una obturación del aparato filtrador (Huntley 1981), la calidad del ambiente en las zonas internas de la laguna es más favorable para el crecimiento que en las zonas de la desembocadura. Por otro lado, la abundancia de nutrientes podría estar limitando la expansión y crecimiento de *Ficopomatus enigmaticus* en la laguna, ya que su concentración fue menor donde los arrecifes no crecen o tienen menor desarrollo (Boca y CELPA). Si bien la relación entre el crecimiento de arrecifes de *F. enigmaticus* y la abundancia de nutrientes no ha sido estudiada, la liberación de larvas al ambiente podría ser dependiente de los niveles de fitoplancton en el agua. Así, aunque la temperatura y salinidad sean óptimas si no hay alta abundancia de nutrientes no hay generación de gametas (Thorp 1995). Por lo tanto, la concentración de nutrientes estaría relacionada positivamente al crecimiento en *F. enigmaticus* (debido al aporte de nuevos individuos que se asientan en los arrecifes ya formados), como se ha observado en otros invertebrados filtradores (Cahalan et al. 1989).

La salinidad y la temperatura probablemente sean las variables más estudiadas en relación al reclutamiento y crecimiento en *Ficopomatus* (ej. Straughan 1972, Ten Hove y van den Hurk 1993, Thorp 1995, Obenat y Spivak 2000). La salinidad fue siempre mayor en la boca que en el interior de la laguna posiblemente debido a las fluctuaciones diarias de la marea. La marea tiene influencia diaria en la boca de la laguna y por lo tanto los valores de salinidad deberían ser en promedio a lo largo del año similares a los valores marinos, mientras que su efecto disminuye gradualmente hacia el interior de la laguna (Isla 1997). La profundidad en el interior de la laguna está regulada por la cantidad e intensidad de lluvias (Isla 1997) y vientos (Reta et al. 1997). Por lo tanto, los arrecifes más cercanos a la boca (i.e., Puente de CELPA) crecen y viven permanentemente en condiciones de salinidad alta a lo largo del año, mientras que los que crecen en el interior tienen aguas salobres y

más variables (por ej. existen picos de alta y baja salinidad). Con la temperatura ocurre lo contrario. No sólo los valores más altos se encuentran en la zona interna de la laguna sino que además, dada la menor profundidad, la temperatura puede alcanzar valores altos en verano que es la época de reproducción y crecimiento de *F. enigmaticus*. En cambio, en la zona de la boca, la regulación de la temperatura estaría dada por la influencia del mar y mareas. Estos resultados concuerdan a los encontrados por Bianchi y Morri (1996) donde los arrecifes son mas abundantes y mejor desarrollados en zonas alejadas del efecto directo del influjo marino y agua dulce. La concordancia es mayor cuando se considera que tanto el crecimiento en largo y en peso de los poliquetos fue mayor en sitios donde los valores de salinidad fueron intermedios (i.e. Sotelo).

El nivel de energía es una variable que podría generar las diferencias en el crecimiento, en las distintas partes de la laguna, desde el punto de vista del modo de alimentación y ecología larvaria. Cuando un organismo es suspensívoro, la captación de partículas alimenticias puede realizarla de manera activa o pasiva. Los filtradores pasivos, como algunos cirripedios y briozoos, dependen directamente de que el medio ambiente transporte naturalmente el alimento hacia sus apéndices filtradores (Sanford et al. 1994). Por lo tanto el éxito y el crecimiento de estos organismos en general se incrementa con el flujo de agua (Eckman y Okamura 1998). Los filtradores activos, como almejas y mejillones, generan una corriente con sus estructuras filtradoras y por lo tanto no dependen de la velocidad del agua para la captación del alimento, así mismo un alto nivel de energía puede tener efectos negativos en la alimentación y crecimiento (Cahalan et al. 1989, Bertness 1999). Si bien no se conoce si *Ficopomatus enigmaticus* es filtrador activo o pasivo, el hecho de que el crecimiento y la condición fisiológica en las zonas internas de la laguna sean mayores, y que el nivel de energía sea menor sugiere que esta especie sería un filtrador activo y que el nivel de energía en la zona interna de la laguna está afectando positivamente el crecimiento.

Por otro lado, la expansión de *Ficopomatus enigmaticus* en toda la laguna puede estar generada por características en la ecología larval. Las larvas de *Ficopomatus* spp. son planctotróficas, actúan como la fase dispersiva y permanecen en el plancton de 1 a 8 semanas (Ten Hove 1979, Obenat y Pezzani 1994). Las larvas de la mayoría de los poliquetos tubícolas son dispersadas por corrientes y la capacidad natatoria no excede los $5 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$ (Ten Hove 1979). Por otro lado, las larvas de *F. enigmaticus* tienen reacción química positiva en el asentamiento ya que prefieren lugares donde hay adultos de la misma especie (Ten Hove 1979, Obenat y Spivak 2000). En aquellas larvas con baja capacidad natatoria, las condiciones hidrográficas del ambiente pueden determinar la distancia de la población parental a la cual esas larvas se asientan (Aliani y Meloni 1999); como por ejemplo en cirripedios (Crisp 1958) y bivalvos (McQuaid y Phillips 2000). Por lo tanto, como *F. enigmaticus* genera larvas con baja capacidad natatoria, el alto nivel de energía observado en CELPA podría estar afectando negativamente el transporte de larvas hacia nuevos sitios en la laguna.

Ninguno de los núcleos de los tratamientos desde el puente de CELPA hacia la boca, ya sea con o sin red, mostraron tubos de *Ficopomatus enigmaticus* creciendo sobre ellos. Los resultados sugieren que no es debido a depredación o disturbio por cangrejos u otro depredador ya que se encontró un tubo creciendo sobre uno de los paneles sin red en el sitio 4 (aguas arriba de CELPA). La larva podría provenir de los arrecifes del interior de la laguna o de los arrecifes del Puente de CELPA. De cualquier forma los resultados muestran que no traspasó el puente hacia los núcleos. En cambio, para los reclutas de *Balanus improvisus* los depredadores tendrían efecto negativo ya que en los núcleos con redes la abundancia de esta especie fue mayor.

El nivel de disturbio mostró diferencias entre sitios. Existe mayor abundancia de embarcaciones, y por lo tanto de turismo, en zonas de la boca respecto al interior de la laguna. Estas diferencias podrían alterar el crecimiento y la expansión de *Ficopomatus enigmaticus*, sin embargo, cuando se realizó el muestreo de tiempo de respuesta ante un disturbio, los poliquetos de CELPA no

mostraron diferencias respecto a los poliquetos de Sotelo. Por lo tanto, el nivel de disturbio no debería ser un factor que determine los patrones de crecimiento y que afecte la expansión de *F. enigmaticus*.

Muy pocos depredadores han sido citados para *Ficopomatus* en otros ambientes: los cangrejos *Halicarcinus* sp. (Straughan 1972) y *Carcinus maenas* (Thorp 1994), el gasterópodo *Bedeva hanleyi* (Straughan 1972) y los peces *Liza saliensis*, *Gobius níger* y *Anguilla anguilla* (Bianchi y Morri 1996). En la laguna costera Mar Chiquita de 34 especies de peces que la habitan ocasional o permanentemente en diferentes partes de la laguna, ya sea en fase juvenil o adulta, sólo una especie, *Gobiosoma parri*, ha sido documentada como depredador de los arrecifes. De las dos especies de cangrejos que están relacionados a los arrecifes, sólo uno de ellos, *Cyrtograpsus angulatus* es un potencial depredador ya que habita en su etapa juvenil entre los tubos de los arrecifes (Spivak et al. 1994) y en la etapa adulta debajo de los mismos en altas densidades (capítulo 1 y 2). La otra especie de cangrejo, *Chasmagnathus granulata*, sólo se encuentra de manera ocasional entre los arrecifes (capítulo 1). A pesar de estas observaciones, no se han realizados estudios para evaluar si la depredación es total o parcial, cuál es la densidad de *G. parri* y cuál el impacto sobre la dinámica poblacional de *F. enigmaticus*.

Si la depredación sobre *Ficopomatus enigmaticus* fuese la que genera las diferencias en el crecimiento entre los arrecifes de CELPA y los del interior de la laguna se deberían observar diferencias en las abundancias relativas entre ambos sitios de los dos posibles depredadores: *Gobiosoma parri* y *Cyrtograpsus angulatus*. Los gobios son organismos que habitan sitios someros, asociados a fondos arenosos, rocosos o fangosos (Paxton y Eschmeyer 1994) y por lo tanto es poco probable que estén asociados a los arrecifes que crecen sobre los pilares del puente donde el nivel de energía del ambiente es alto. Como los cangrejos adultos de *C. angulatus* habitan debajo de los arrecifes y los arrecifes del puente de CELPA crecen suspendidos en el pilar, la abundancia de

cangrejos adultos debería ser baja en comparación a otros sitios de la laguna. Por otro lado, la respuesta frente a un disturbio como podría ser un depredador (Dill y Fraser 1997, Ten Hove y van den Hurk 1993), no sólo no mostró diferencias entre ambos sitios sino que fue mayor en los arrecifes de San Gabriel, donde el crecimiento y condición de los poliquetos es mayor que en CELPA. Todos los sitios tienen arrecifes con la misma dureza en los tubos. Si los arrecifes del Puente de CELPA estuviesen sujetos a una mayor presión de depredación, una respuesta posible sería tener menor crecimiento a expensas de formar un tubo más duro de romper por los depredadores. Sin embargo, esto no es así. No sólo no hay diferencias en la dureza entre sitios, sino que el porcentaje de carbonatos tampoco es diferente. Otra característica anatómica de ciertos serpulidos (como *Ficopomatus enigmaticus*), es poseer un opérculo que ante un disturbio se retrae impidiendo daño por depredadores en el organismo. Por otro lado, éstos poliquetos solo ocupan la parte anterior del largo tubo calcáreo, cuando el individuo es disturbado se retrae y puede moverse muy profundamente en el tubo (Ten Hove y van den Hurk 1993). Todos los resultados y antecedentes sugieren que la posible depredación sobre *F. enigmaticus* no es el proceso que genere los patrones de crecimiento observados e inhiba la expansión de esta especie en el ambiente.

La competencia intraespecífica podría ser un factor que limite la expansión hacia nuevos sitios en la laguna pero no el crecimiento. Por un lado, la cobertura de *Ficopomatus enigmaticus* con respecto a otros organismos filtradores y posibles competidores como *Balanus improvisus* y *Brachidontes rodriguezi* fue casi del 100% en todos los sitios. Los *F. enigmaticus* de los arrecifes de CELPA y Canal 7 son los únicos que cohabitan con *B. improvisus* pero aún así los arrecifes de este último sitio tienen mayor crecimiento que los del puente. En los núcleos disponibles entre el puente y la boca los organismos incrustantes más abundantes fueron *B. improvisus* y *B. rodriguezi* y por lo tanto la competencia podría estar impidiendo la expansión de *F. enigmaticus*. Este mismo patrón fue

observado por Straughan (1972) y Relini y Bianchi (1978) donde los invertebrados marinos son más abundante en zonas más marinas y *Ficopomatus* sp. en zonas más salobres.

Por último, si bien no se pueden distinguir los factores claves que estarían afectando el crecimiento de *Ficopomatus enigmaticus* y su expansión hacia zonas de la boca de la laguna, los resultados sugieren que las características físicas y químicas del ambiente (como temperatura, salinidad, nivel de energía, concentración de sedimento y nutrientes en suspensión) son las que tendrían mayor efecto. El trasplante recíproco entre sitios (i.e. entre Sotelo y CELPA) mostró que en sólo un mes los poliquetos pueden cambiar su condición fisiológica en respuesta a las fluctuaciones de las variables ambientales. Otros factores pueden no ser claves ya que no se encontraron diferencias a lo largo de la laguna como el oxígeno disuelto y carbonatos. Una de las características del éxito de las especies invasoras en el nuevo ambiente es la ausencia de depredadores y competidores (Ruiz et al. 1997) y los resultados del trasplante recíproco sugieren que algunos factores como competencia y depredación podrían ser de menor importancia en el crecimiento de los arrecifes.

Las diferencias encontradas en las variables físicas, químicas y biológicas entre sitios en la laguna sugieren que *Ficopomatus enigmaticus* tiene muy pocas probabilidades de expandirse hacia la boca y las condiciones en el interior de la laguna parecieran ser las óptimas para el crecimiento individual y poblacional. También, algunas de estas condiciones ambientales que benefician el crecimiento de los arrecifes, podrían estar propiamente generadas por ellos. *Ficopomatus enigmaticus* es una especie bioingeniera, es decir, puede controlar directa o indirectamente la disponibilidad de recursos a otros organismos cambiando el estado físico de los materiales bióticos o abióticos (Jones et al 1997). Una característica interesante para analizar de las especies bioingenieras es el mecanismo de retroalimentación positiva hacia la especie en cuestión. *Ficopomatus* es el caso, donde los arrecifes alteran las condiciones hidrodinámicas de manera tal que disminuye la velocidad

de la corriente generando un ambiente de aguas someras. Ello favorece la alimentación, disminuye la profundidad y por lo tanto la temperatura óptima para la reproducción y crecimiento se alcanzaría más rápidamente que en otros sitios sin arrecifes. Por lo tanto, los cambios ambientales para que una especie exótica se convierta en invasora, no necesariamente deben ser externos (ya sean de origen humano o naturales Crooks y Soulé 1999), sino que podrían estar generados por la misma especie.

CONCLUSIONES

Los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* aumentaron en tamaño y en área cubierta en los últimos 24 años. Todos los arrecifes aumentan su tamaño con la misma magnitud a escala anual y en todas las direcciones. Si se examina el crecimiento en peso y en largo de los individuos que conforman los arrecifes, puede observarse que no es uniforme en todo el ambiente. Estas diferencias pueden estar relacionadas a numerosas variables físicas, químicas y biológicas. La zona de la boca tiene mayor influencia marina y nivel de energía mientras que la temperatura, los nutrientes y sedimentos en suspensión y pH son menores en este sitio. Aquí, los poliquetos tienen menor crecimiento en largo del tubo y peso. Estos patrones se revierten en las zonas internas de la laguna donde el crecimiento es mayor. Las interacciones de variables físicas, químicas y biológicas (con mayor o menor efecto) podrían ser las causantes en la variación en el crecimiento de los arrecifes entre sitios y la expansión de esta especie hacia nuevas zonas dentro de la laguna (i.e. la boca).

Tabla 1. Lista de las variables que afectan el crecimiento de *Ficopomatus enigmaticus* (primera columna) con posible efecto directo sobre el crecimiento (segunda columna), la factibilidad de que sea la variable o no importante para el crecimiento (tercera columna, categorizada como alta o baja) y posibles diseños experimentales y/o de muestreo para evaluar el efecto de cada variable. Las variables pueden ser físicas (F), químicas (Q) y biológicas (B). * no desarrollado en este trabajo.

VARIABLE	POSIBLE EFECTO DIRECTO	FACTIBILIDAD	EXPERIMENTOS Y MUESTREOS
(1) Salinidad (Q)	Esta especie es típica de aguas salobres (Ten Hove 1979, Thorp 1995) por lo tanto, altos valores de salinidad disminuyen su crecimiento y las probabilidades de éxito en zonas cercanas a la boca	Alta. Si bien es una especie que resiste gran amplitud de salinidad, no crece en ambientes con valores constantemente altos	Muestreos de salinidades en el campo en diferentes sitios de la laguna.
(2) Temperatura (F)	La baja temperatura disminuye el crecimiento y reproducción (Thorp 1994, 1995). La temperatura en este ambiente para su reproducción es de 18°C (Obenat y Pezzani 1994)	Alta. La temperatura del agua en los canales principales (donde está el puente de CELPA) podría ser considerablemente inferior a la hallada en áreas de menor profundidad y en áreas cercanas a la boca la influencia de la temperatura marina es alta.	Muestreos de temperaturas en diferentes sitios de la laguna
(3) Oxígeno Disuelto (Q)	Menor concentración de oxígeno disuelto en el agua disminuye el crecimiento ya sea para los reclutas o para los individuos que forman los arrecifes de los pilares	Baja. El oxígeno no es un factor limitante en este tipo de ambientes acuáticos	Muestreos en el campo de oxígeno disuelto en diferentes sitios de la laguna.
(4) pH (Q)	pH bajo disminuye la concentración del ión carbonato en solución y por lo tanto afecta negativamente el crecimiento de los poliquetos.	Baja. Esta variable química es relativamente estable en este tipo de ambientes.	Muestreos a lo largo de toda la laguna
(5) Nivel de Energía (F)	Mayor nivel de energía en el ambiente disminuye el tiempo de alimentación y en consecuencia el crecimiento es menor (Bianchi et al. 1995).	Alta. En zonas cercanas a la boca y en el puente de CELPA la velocidad de la corriente debería ser mayor.	Mediciones de velocidad de corriente y en diferentes áreas de la laguna.
(6) Transparencia del agua (F)	Una menor transparencia del agua está relacionada con mayor abundancia de detritos, plancton, sedimentos y nutrientes en suspensión y menor crecimiento.	Baja. Las áreas con mayor turbidez son las que se encuentran cerca de la desembocadura de arroyos y donde la resuspensión de sedimento y detritos es alta	Muestreos a lo largo de toda la laguna

(7) Nutrientes (B)	Menor abundancia de nutrientes disminuye el crecimiento y reproducción, de posibles reclutas o de los individuos ya adultos (Thorp 1994, 1995).	Baja. Los estuarios son sistemas con alta concentración nutrientes (Day et al 1989).	Muestreos en el campo de alimento en suspensión en diferentes sitios de la laguna
(8) Sedimento Suspensión (F)	Mayor concentración de sedimento en suspensión reduce la capacidad de filtración de los poliquetos e inhibe su crecimiento (Thomas y Thorp 1995).	Baja. La mayor concentración de sedimento en suspensión proviene de los arroyos, y las áreas de mayor densidad de arrecifes se halla en las zonas de mayor influencia por arroyos	Muestreos en el campo en sitios de la laguna con diferente influencia fluvial.
(9) Carbonato de Calcio (Q)	Una baja concentración de carbonatos en el agua disminuye el crecimiento de los tubos y la formación de nuevos arrecifes (Straughan 1970).-	Baja. El calcio no es un factor limitante.	Evaluar las concentraciones de carbonatos en los tubos en diferentes sitios de la laguna
(10) Núcleos (B)	Sin núcleos disponibles no se forman nuevos arrecifes (Thorp 1994, capítulo 1)	Alta. Observaciones preliminares sugieren que no hay mucha disponibilidad de núcleos	Experimentos en el campo utilizando sustratos de asentamiento. Transectas evaluando la disponibilidad de núcleos
(11) Disturbio Humano (B)	Mayor cantidad de pescadores y botes generan disturbios (por ej. mayor oleaje, rotura de arrecifes) y disminuyen la formación de nuevos arrecifes y el crecimiento de los ya formados	Baja. El canal principal por donde pasan los botes está lejos de los arrecifes y la abundancia de los botes no es alta como para afectar a todos los arrecifes.	Mediciones de frecuencia de botes y experimentos simulando disturbios humanos.
(12) Competencia inter-específica (B)	La competencia por alimento y/o espacio disminuye las probabilidades de formación de nuevos arrecifes y el crecimiento de cada individuo (Straughan 1972)	Baja. Observaciones personales sugieren que la densidad de otras especies es baja comparada a la densidad de <i>Ficopomatus enigmaticus</i> .	Muestreo de coberturas relativas de otras especies además de <i>F. enigmaticus</i>
(13) Depredación (B)	Los depredadores consumen todos los poliquetos nuevos que se asientan y los de mayor tamaño en los pilares (Thorp 1994).	Baja. Las especies de depredadores no serían más abundantes en zonas cercanas a la desembocadura o en los pilares en comparación a las áreas internas de la laguna	Determinación de los posibles depredadores

Tabla 2. Crecimiento de los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* a diferentes escalas temporales: anual y mensual. Los valores muestran los promedios y entre paréntesis se encuentran los desvíos estándar.

TAMAÑO (M)	CRECIMIENTO EN 3 AÑOS	TASA DE CRECIMIENTO ANUAL (CM)	TASA DE CRECIMIENTO MENSUAL (CM)	CRECIMIENTO TOTAL (CM)
Chico 0,52 (0,01)	49,5 (7,76)	4,37 (0,35)		
Mediano 1,73 (0,09)	52,27 (6,21)	8,44 (0,15)		
Grande 3 (0,35)	48,31 (8,71)	9,4 (1,83)		
0,2			0,48 (0,73)	2,22 (4,63)
0,3			0,63 (0,69)	3,68 (1,79)
0,5			0,61 (0,93)	4,95 (2,17)
1			0,7 (0,81)	6,4 (2,17)
2			0,48 (0,54)	3,65 (4,2)
3			0,79 (0,95)	7,1 (3,38)
4			0,89 (0,93)	6,4 (5)
5			0,26 (0,38)	1,2 (1,7)
6			0,75 (1,06)	4,5 (3,35)

Tabla 3. Lista de peces en Mar Chiquita (tabla modificada de Cousseau et al 1997) y lista de cangrejos Dentro de la columna de distribución se distinguieron aquellos organismos que son ocasionales: presentes solo en algunos meses del año (O) y estructurales: presentes todo el año (E). Los casilleros vacíos indican que no ha sido estudiado.

NOMBRE CIENTÍFICO (NOMBRE COMÚN)	DISTRIBUCIÓN EN LA LAGUNA	DIETA	FUENTE
1. <i>Brevoortia aurea</i> (saraca)	E. Observado en la zona de la boca y CELPA.	Fito y zooplanctófaga: algas y copépodos	Cousseau y Perrotta (1998), Martinetto (2001)
2. <i>Platanichthys platana</i>	E. Desde Canal 7 hasta la boca		Azpelicueta et al. (1998)
3. <i>Ramnogaster arcuata</i> (saraquita)	O. Observado en la zona de CELPA.		Martinetto (2001).
4. <i>Anchoa marinii</i> (anchoa)	O. Observado en baja abundancia en zona de CELPA	Crustáceos como larvas de cangrejos, copépodos, isópodos, camarón blanco	Cousseau y Perrotta (1998), Martinetto (2001)
5. <i>Lycengraulis olidus</i> (sardina española)	Observado en baja abundancia en zona de CELPA	Bentónicas e ictiófagas	Cervigón (1980), Martinetto (2001)
6. <i>Bryconamericus iheringi</i> (mojarra)	O. Desde Canal 7 hasta la boca.	Cladóceros, anfípodos, ostrácodos, larvas de insectos, plantas	Azpelicueta et al. (1998), Escalante y Menni (1999)
7. <i>Oligosarcus jenynsi</i> (dientudo)	Zona de Canal 7	Cladóceros, copépodos, decápodos, anfípodos, ostrácodos y plantas.	Azpelicueta et al. (1998). Escalante (1983)
8. <i>Hyphessobrycon anisitsi</i> (mojarra)	O. Desde Canal 7 hasta la boca	Plantas, semillas, cladóceros, ostrácodos, anfípodos, insectos	Azpelicueta et al. (1998) Escalante y Menni (1999)
9. <i>Cheirodon interruptus</i>	O. Desde Canal 7 hasta la boca	Plantas, semillas, cladóceros, ostrácodos, anfípodos, insectos	Azpelicueta et al. (1998) Escalante y Menni (1999)
10. <i>Pimelodella laticeps</i> (bagre cantor)	Zona de Canal 7	Algas, cladóceros, copépodos.	Azpelicueta et al. (1998), Escalante (1984)
11. <i>Rhamdia sapo</i> (bagre sapo)	Zona de Canal 7		Azpelicueta et al. (1998)
12. <i>Mugil platanus</i> (lisa)	E. En toda la laguna	Adulto iliófago, larvas zooplanctófagas	Acha (1990), Olivier et al. (1972a)
13. <i>Odontesthes argentiniensis</i> (pejerrey)	O. En toda la laguna		
14. <i>Odontesthes bonariensis</i> ("pejerrey")	Sotelo y San Gabriel	Anfípodos, cangrejos juveniles, plantas, insectos, gasterópodos microcrustáceos.	Escalante (1997)
15. <i>Odontesthes incisa</i> (cornalito)	Zona de boca y CELPA	Se desconoce la dieta de los adultos y los juveniles de copépodos	Cousseau y Perrotta (1998), Díaz de Astarloa com. pers.
16. <i>Jenynsia multidentata</i> (madrecita)	Desde Canal 7 hasta la boca	Carnívoro: <i>Laonereis acuta</i>	Azpelicueta et al. (1998), Olivier et al. (1972a)
17. <i>Cnesterodon decemmaculatus</i>	Zona de Canal 7		Azpelicueta et al. (1998)

(madrecita)			
18. <i>Dules auriga</i> (cocherito)	O.		Díaz de Astarloa com. pers.
19. <i>Diplectrum radiale</i>	O. Zona de la boca		Figuerola et al. (2000)
20. <i>Trachinotus carolinus</i> (pámpano)	Zona de la boca y Celpa	Peces, <i>Cyrtograpsus angulatus</i> , pequeños crustáceos, insectos, poliquetos y gasterópodos	Díaz de Astarloa et al. (2000)
21. <i>Pomatomus saltatrix</i> (anchoa de banco)	O. Zona de la boca y CELPA	Depredador: pequeños peces.	Cousseau y Perrotta (1998), Martinetto (2001)
22. <i>Micropogonias furnieri</i> (corvina rubia)	O. Desde Canal 7 a la Boca	Poliquetos, bivalvos, camarones y crustáceos principalmente	Hozbor y García de la Rosa (2000), Cousseau y Perrotta (1998)
23. <i>Pogonias cromis</i> (corvina negra)	Eurihalina.	Organismos de fondo principalmente crustáceos, moluscos y peces.	Cousseau y Perrotta (1998), Díaz de Astarloa com. pers.
24. <i>Cynoscion guatucupa</i> (pescadilla de red)	O. Zona de la boca y CELPA	Juveniles de crustáceos y los adultos de peces	Cousseau y Perrotta (1998), Díaz de Astarloa com. pers.
25. <i>Umbrina canosai</i> (pargo)	O.		Díaz de Astarloa com. pers.
26. <i>Menticirrhus americanus</i> (burriqueta)	O.		Díaz de Astarloa com. pers.
27. " <i>Cichlasoma facetum</i> "	Zona de la boca	Anfípodos, ostrácodos, gasterópodos, larvas de insectos, copépodos	Azpelicueta et al. (1998), Escalante (1984)
28. <i>Percophis brasiliensis</i> (pez palo)	O.		Díaz de Astarloa com. pers.
29. <i>Gobiosoma parri</i> (gobio)	Asociado a los arrecifes	<i>Ficopomatus enigmaticus</i>	Obs. pers., Olivier et al (1972a,b)
30. <i>Trichiurus lepturus</i> (pez sable)	Zona de boca y CELPA	Depredador voraz: peces y calamares.	Cousseau y Perrotta (1998), Díaz de Astarloa com. pers.
31. <i>Paralichthys orbignyana</i> (lenguado)	E. Desde la boca hasta Canal 7	Crustáceos, poliquetos, peces y gasterópodos	Rivera Prisco (1998)
32. <i>Oncopterus darwinii</i> (lenguado)	E. Desde la boca hasta Canal 7	En juveniles: crustáceos y poliquetos, en adultos se desconoce.	Rivera Prisco (1998)
33. <i>Symphurus jenynsi</i> (lengüita)	Mixto, oligo y estenohalina	Poliquetos bentónicos, anfípodos.	Munroe (1998), Díaz de Astarloa com. pers.
34. <i>Squatina guggenheim</i>	Encontrada 2 veces en la boca		Díaz de Astarloa com. pers.
35. <i>Cyrtograpsus angulatus</i>	E. Adultos y juveniles en los arrecifes, en toda la laguna	Restos de poliquetos nereidos, plantas, ostrácodos.	Olivier et al (1972a,b), capítulo 2
36. <i>Chasmagnathus granulata</i>	E. En áreas fangosas y espartillares de <i>Spartina densiflora</i>	Omnívoro: <i>Spartina densiflora</i> , infauna, detritos	Olivier et al. (1972a,b), Iribarne et al. (1997), Bortolus e Iribarne (1999)

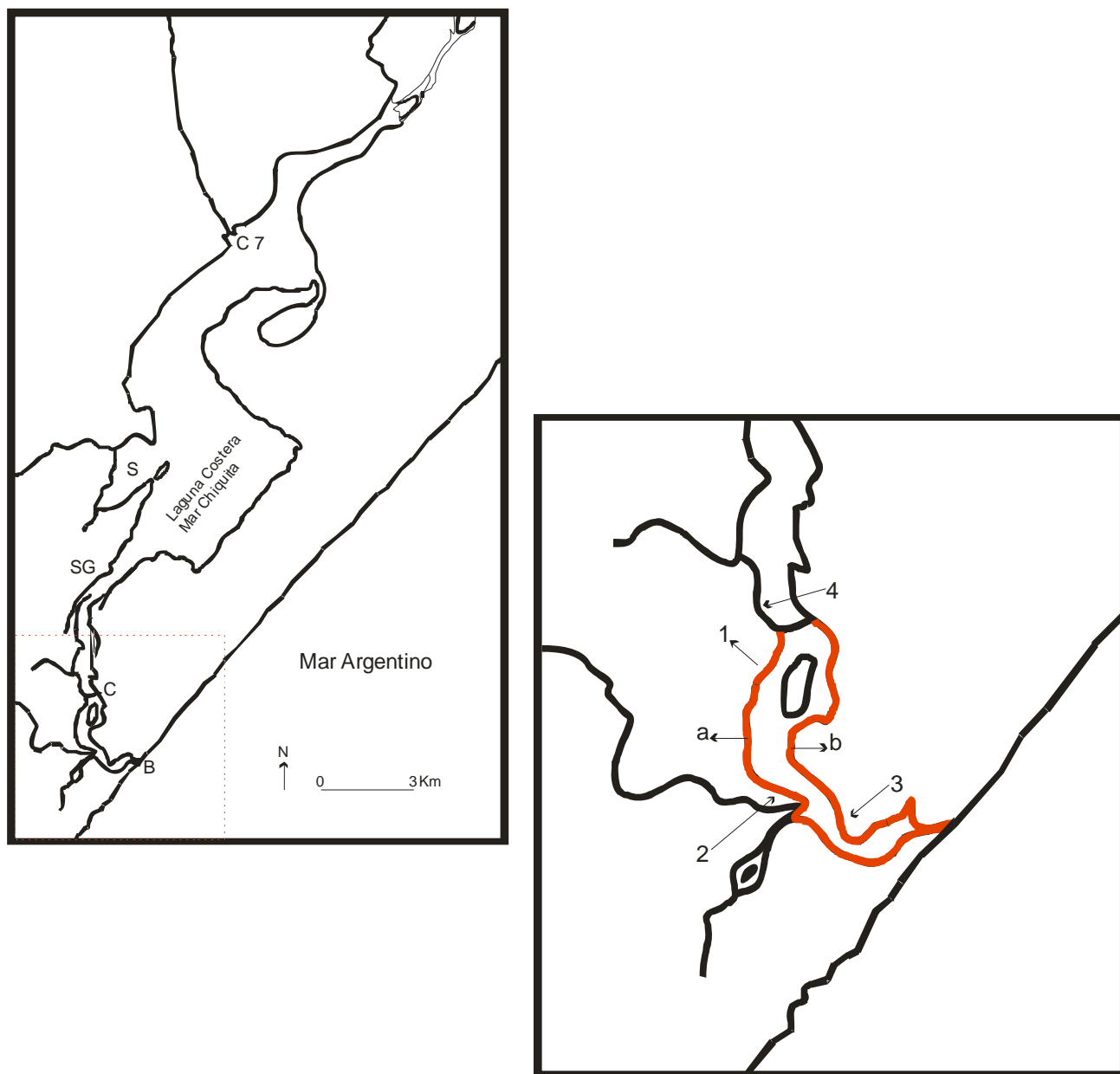


Figura 1. Mapa de la laguna costera Mar Chiquita con los sitios de muestreo Boca (B), CELPA (C), San Gabriel (SG), Sotelo (S), Canal 7 (C7); transectas realizadas a y b; sitios de experimentos de núcleos para el asentamiento de *Ficopomatus enigmaticus* (1, 2, 3 y 4).

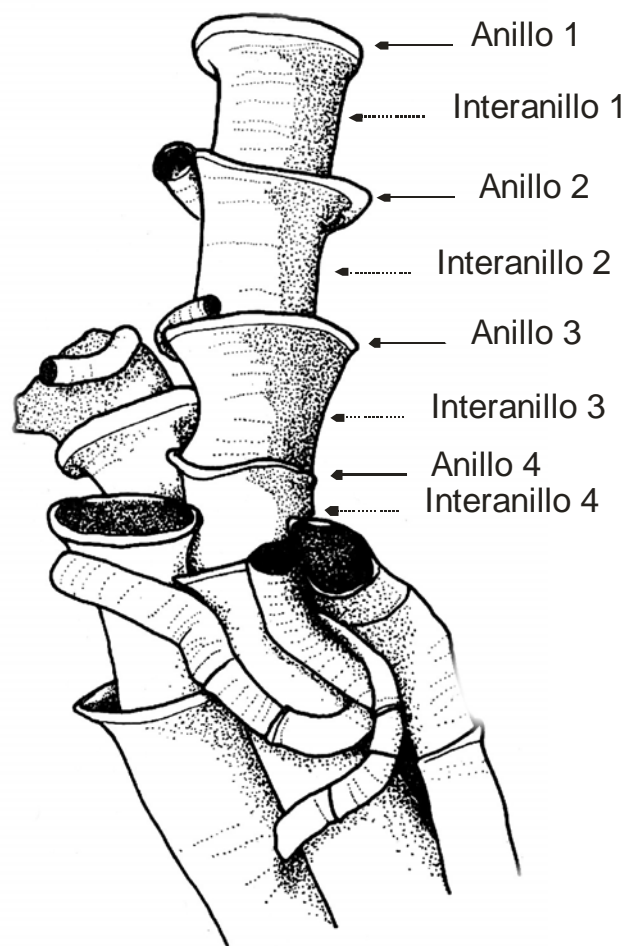


Figura 2. Esquema de un *Ficopomatus enigmaticus* marcando los interanillos medidos.

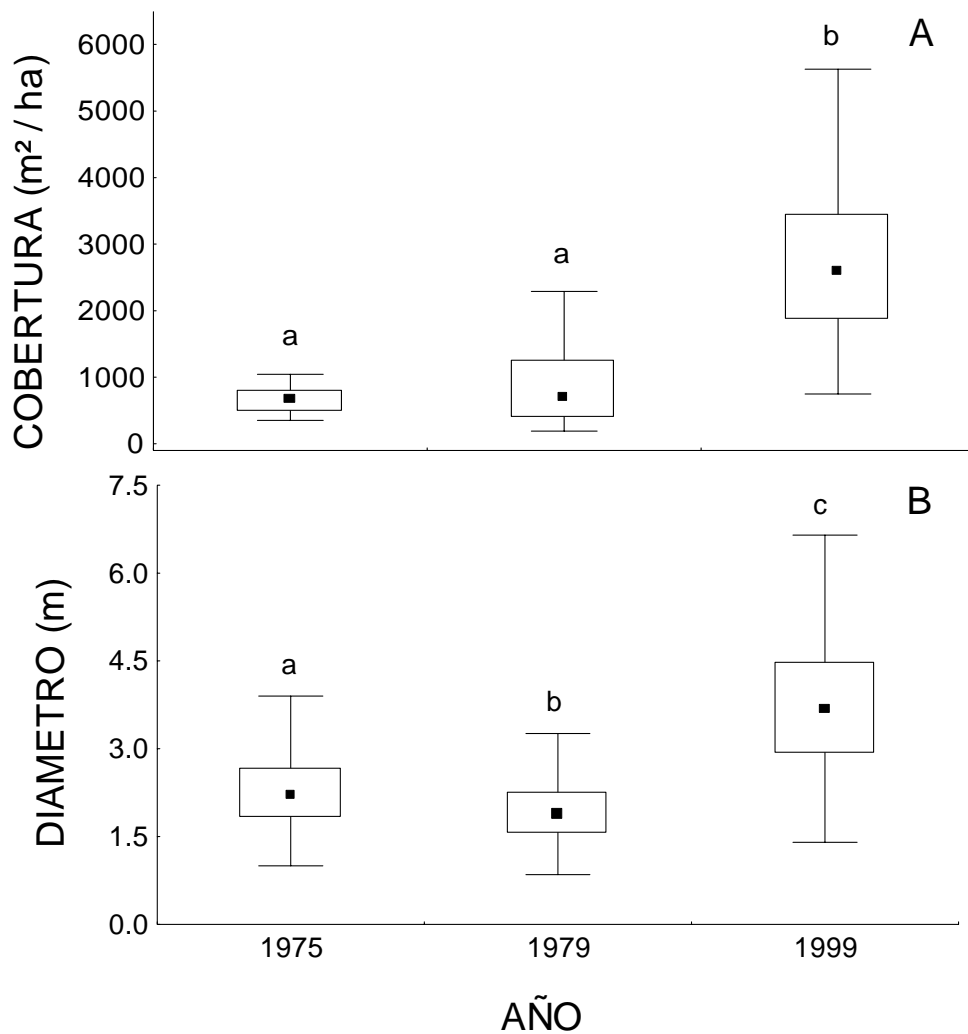


Figura 3. Area cubierta por los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* (A) y tamaño de los arrecifes en diámetro (B) en los años 1975, 1979, 1999 en la laguna costera Mar Chiquita. Los límites de las cajas muestran los percentiles 75 y 25, las líneas representan los percentiles 10 y 90 y las marcas dentro de las cajas muestran la mediana. Las letras iguales entre las cajas significan diferencias no significativas.

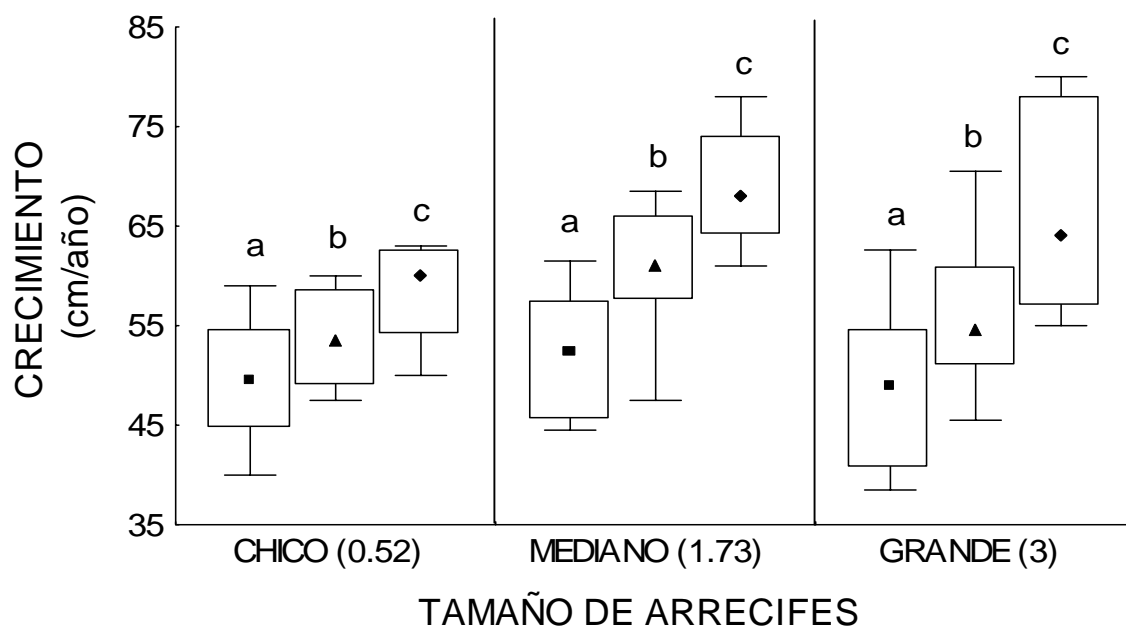


Figura 4. Crecimiento anual (cm) en arrecifes de 3 tamaños (chico, mediano y grande) en 3 años diferentes. Los valores en la abscisa en paréntesis muestran el tamaño promedio para cada categoría. Letras iguales significan diferencias no significativas en todas las cajas

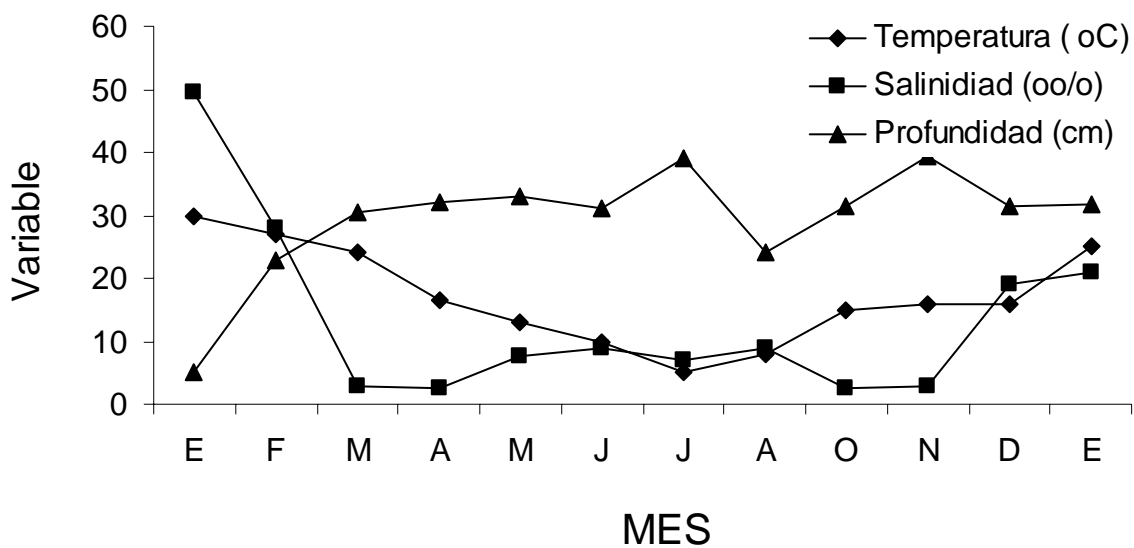


Figura 5. Mediciones (promedios) a lo largo del año (desde enero 2000 a enero 2001) en temperatura, salinidad y profundidad

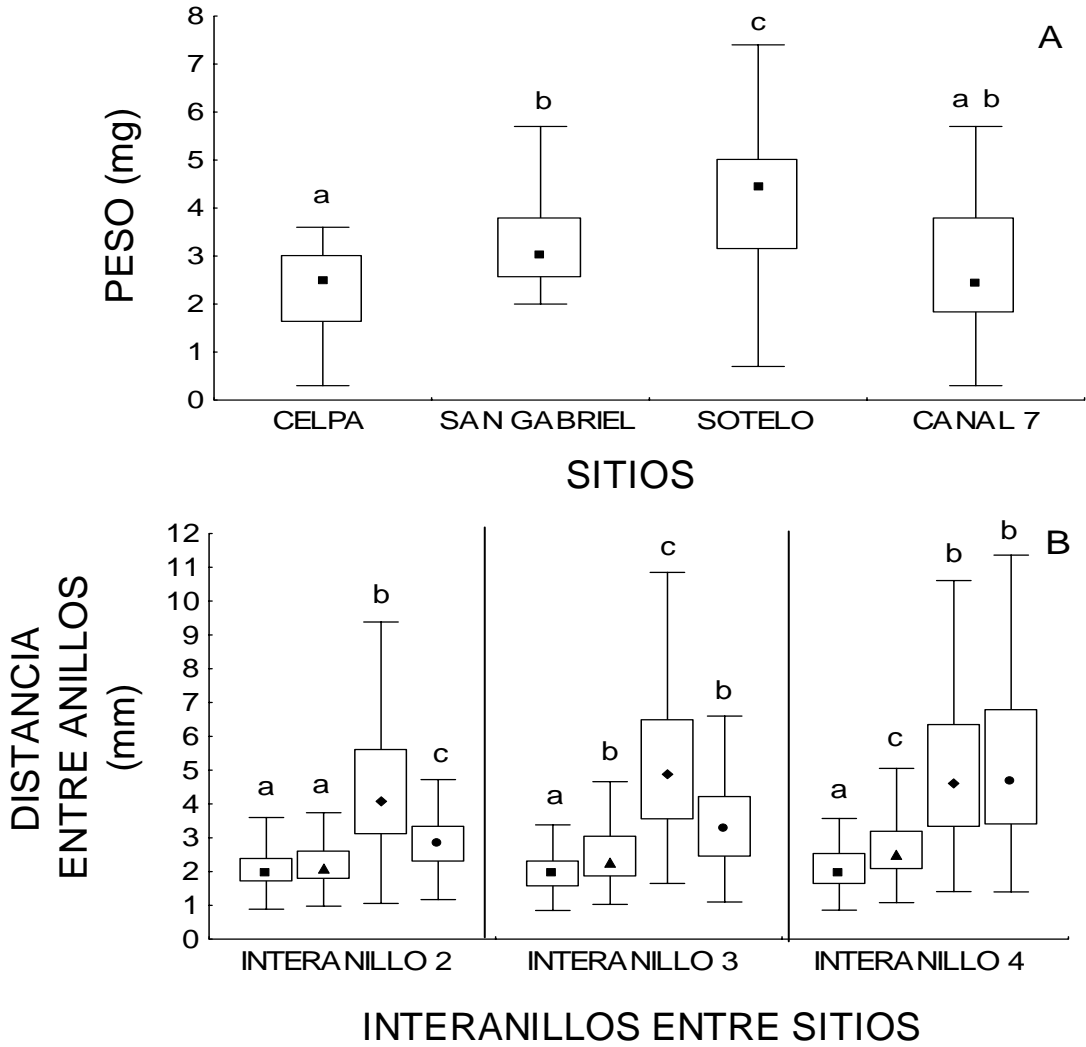


Figura 6. Peso (mg) de los *Ficopomatus enigmaticus* en diferentes sitios de la laguna (A) y distancia entre los anillos de crecimiento (mm, B) entre sitios (desde CELPA con un cuadrado negro dentro de la caja, San Gabriel con un triángulo negro, Sotelo con un rombo negro y Canal 7 con un círculo negro). Letras iguales significan diferencias no significativas en todas las cajas

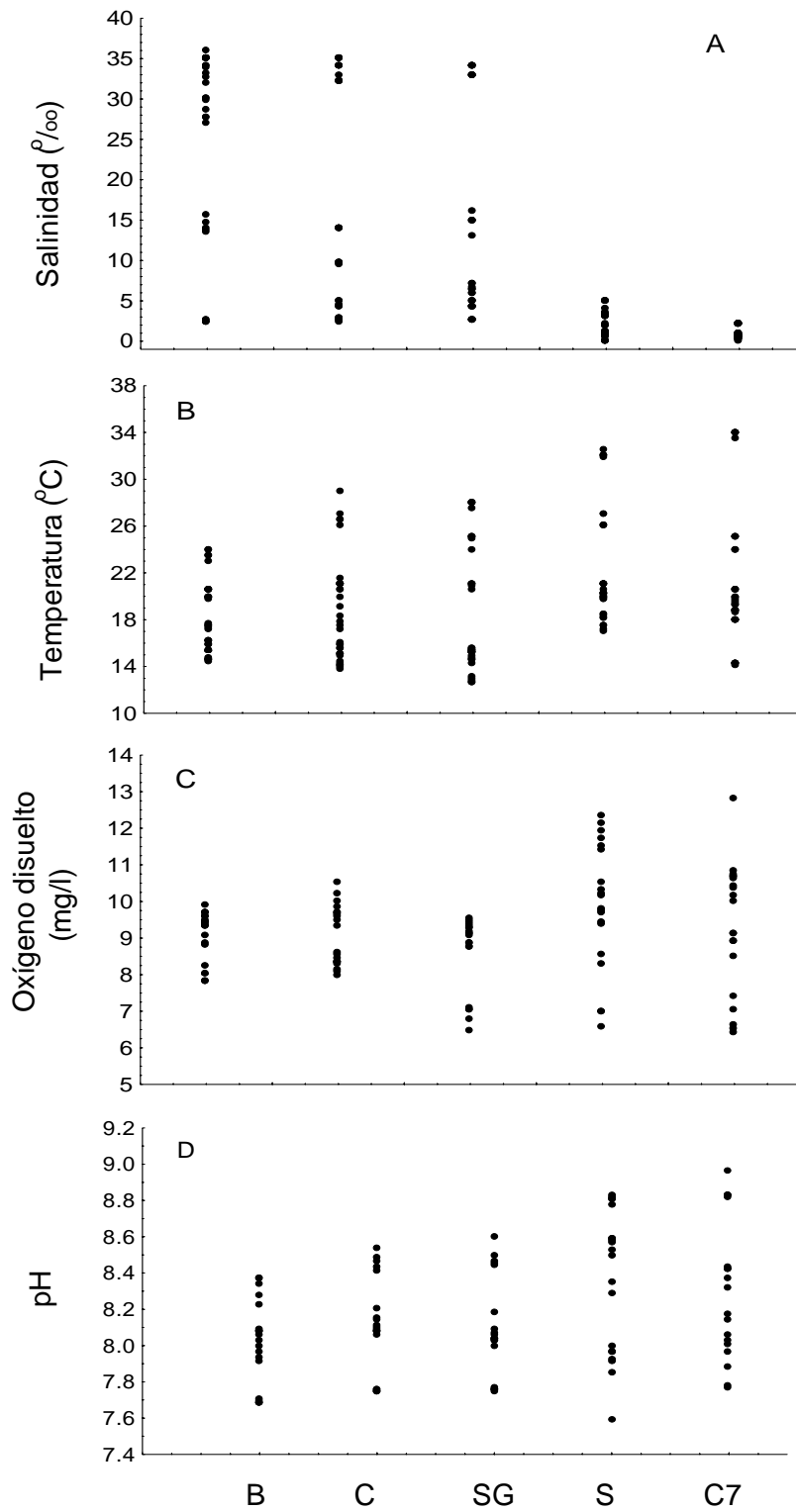


Figura 7. Gráficas con las mediciones de salinidad (A), temperatura (B), oxígeno disuelto (C), pH (D) entre los diferentes sitios de la laguna, Boca (B), CELPA (C), San Gabriel (SG), Sotelo (S) y Canal 7 (C7).

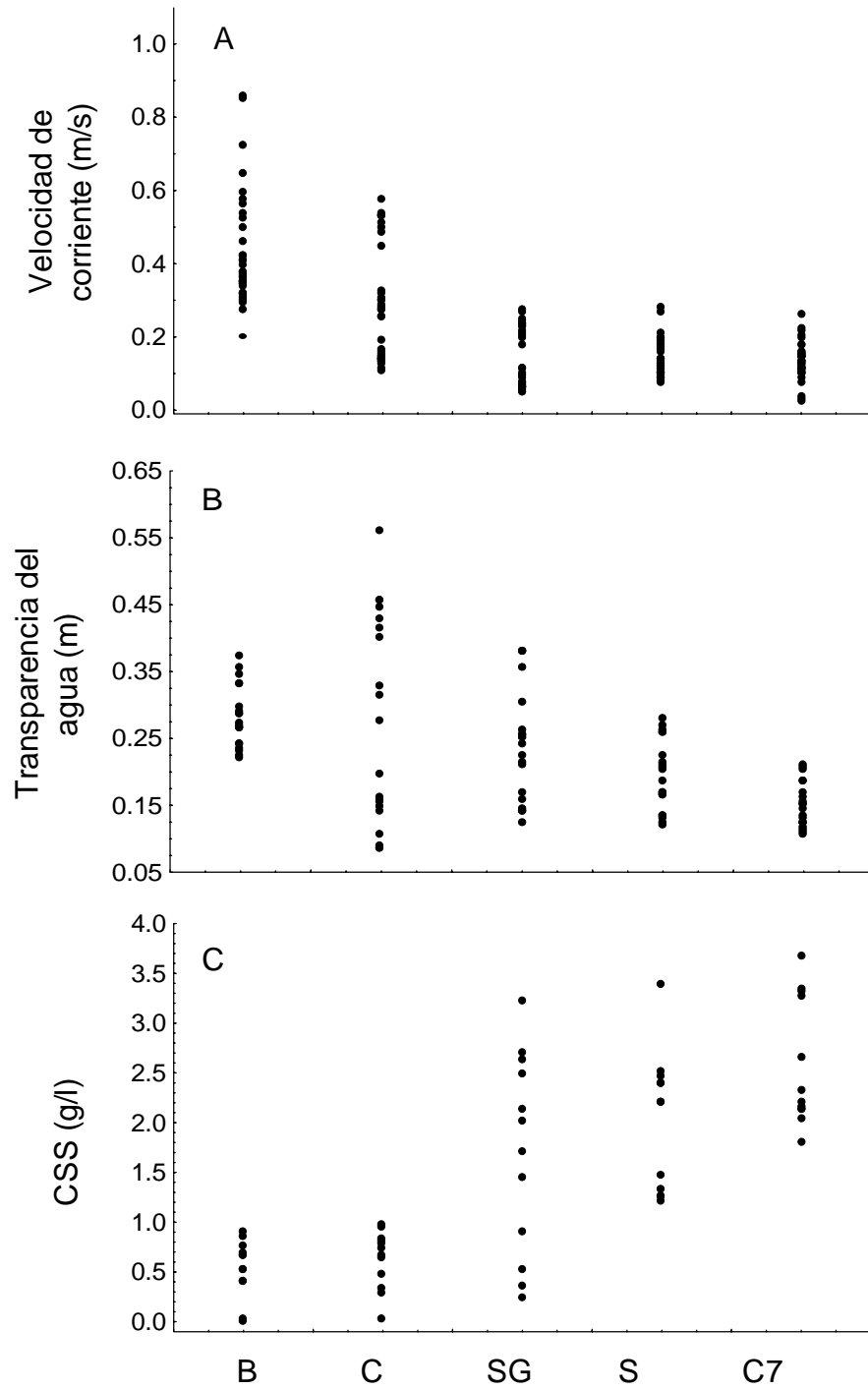


Figura 8. Gráficas con las mediciones de velocidad de la corriente (A), transparencia del agua (B) y concentración del sedimento en suspensión (CSS, C) entre los diferentes sitios de la laguna, Boca (B), CELPA (C), San Gabriel (SG), Sotelo (S) y Canal 7 (C7).

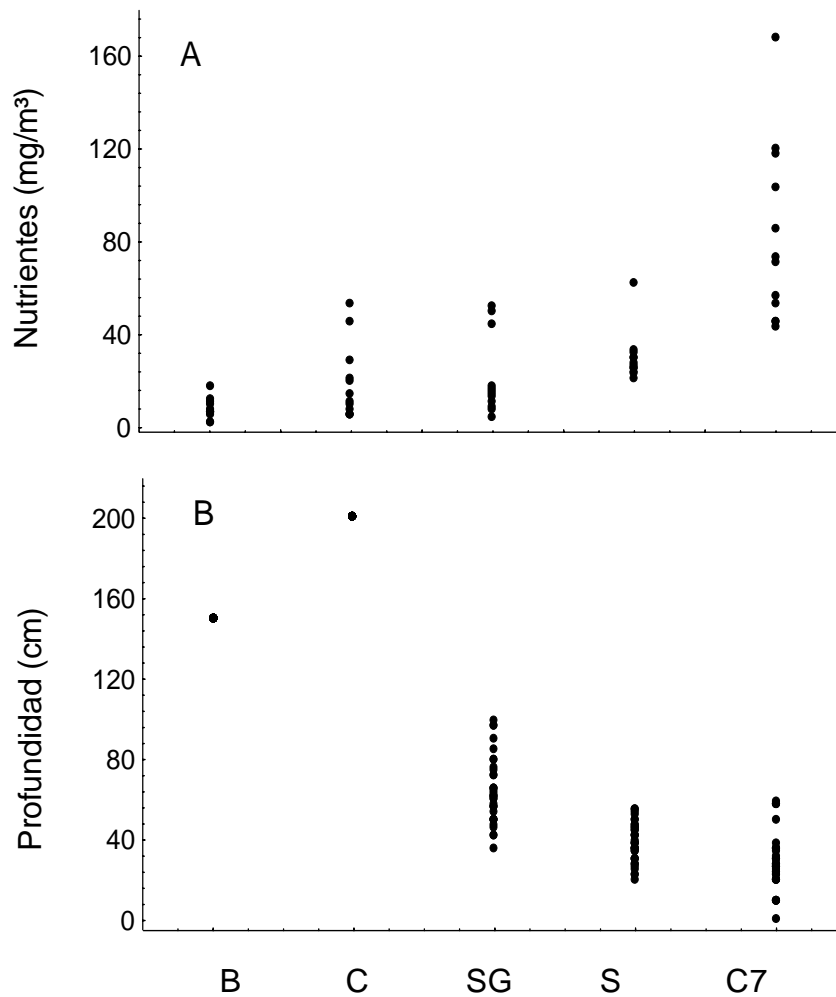


Figura 9. Gráficas con las mediciones de nutrientes (A) y profundidad (B) entre los diferentes sitios de la laguna, Boca (B), CELPA (C), San Gabriel (SG), Sotelo (S) y Canal 7 (C7).

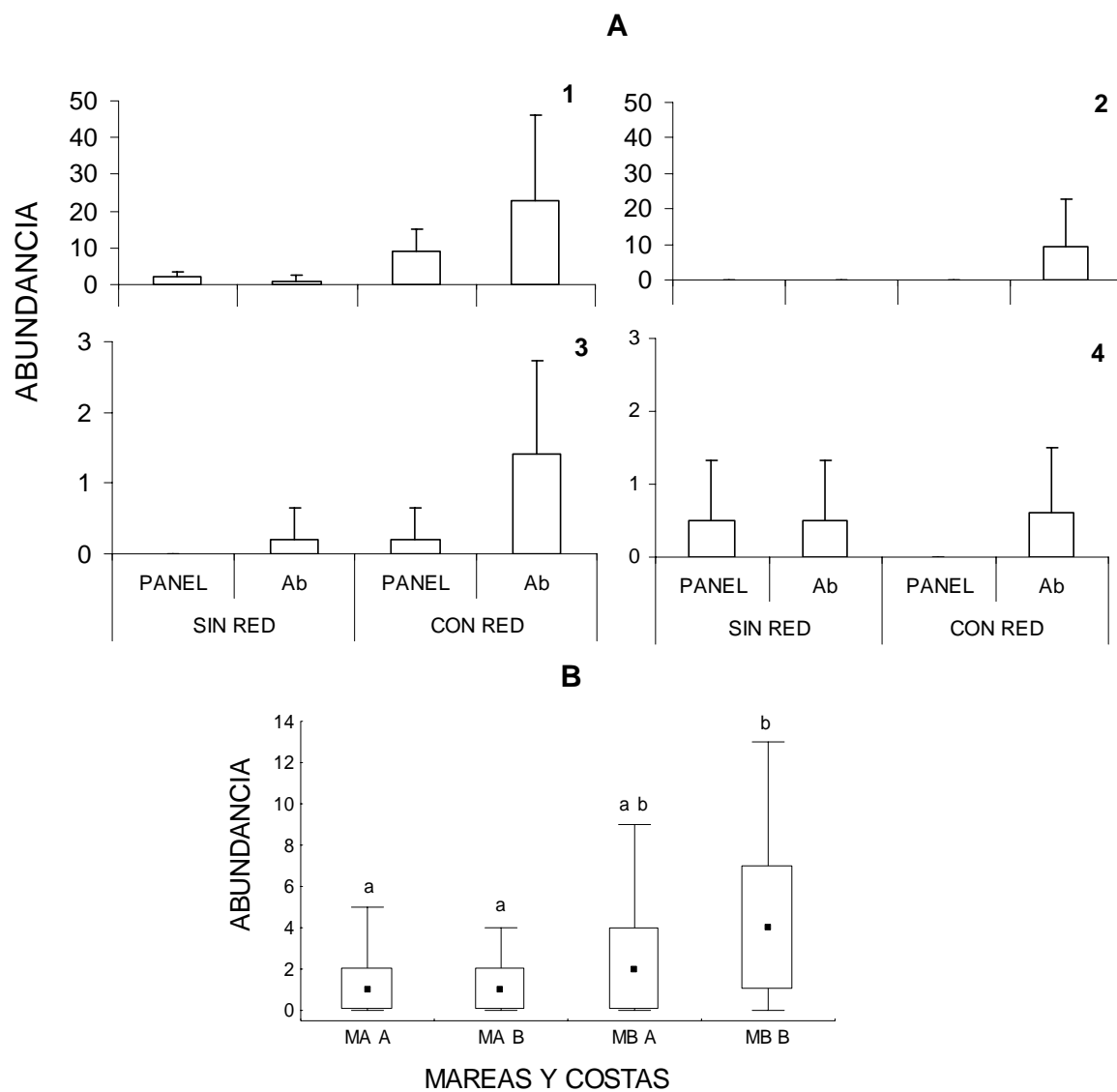


Figura 10. (A) Abundancia promedio (\pm DE) de *Balanus improvisus* creciendo en los núcleos (panel y *Adelomelon brasiliensis* (Ab)) con y sin red en los sitios 1, 2, 3 y 4. (B) abundancia núcleos en las diferentes costas (A y B) y mareas (marea alta (MA) y marea baja (MB)). Letras iguales significan diferencias no significativas en todas las cajas

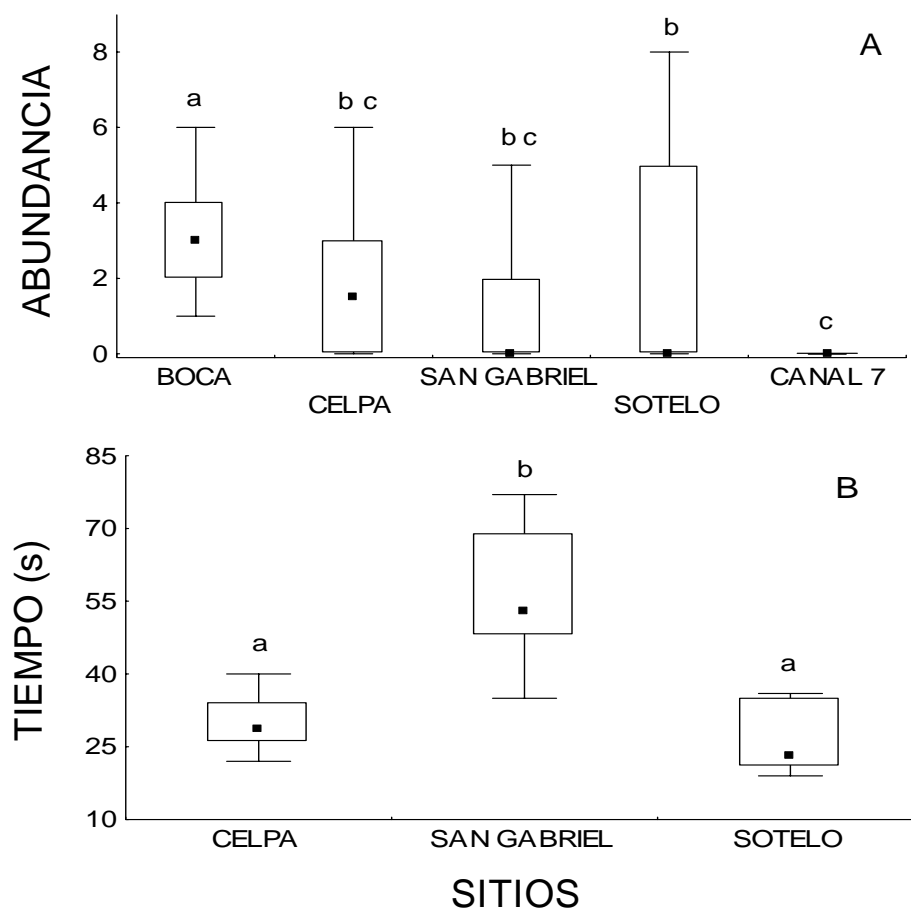


Figura 11. Abundancia de embarcaciones en los diferentes sitios de la laguna (A) y tiempo de respuesta ante el disturbio (B). Letras iguales significan diferencias no significativas en todas las cajas.

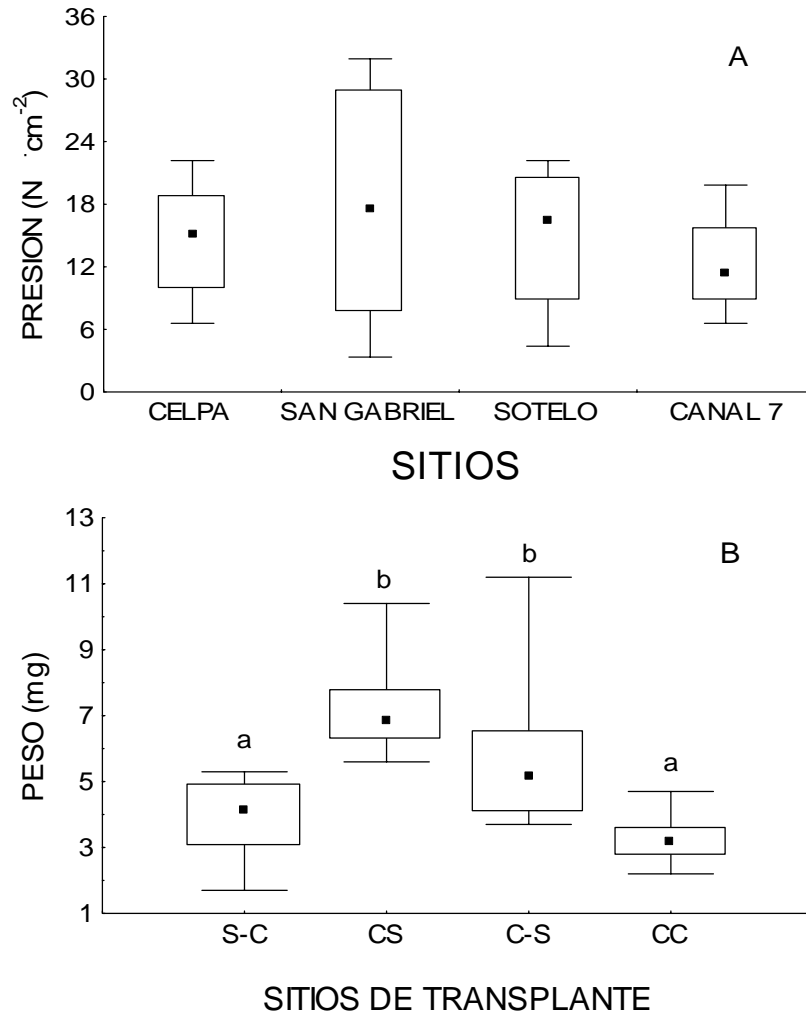


Figura 12. (A) Presión realizada sobre los tubos de *Ficopomatus enigmaticus* en los diferentes sitios de la laguna. (B) Peso (mg) de los *F. enigmaticus* en el experimento de trasplante recíproco entre sitios: poliquetos transplantados desde Sotelo a CELPA (S-C), control en Sotelo (CS), poliquetos transplantados desde CELPA a Sotelo (C-S) y control en CELPA (CC). Letras iguales significan diferencias no significativas en todas las cajas.

CONCLUSIONES GENERALES

"....Si vamos a entender lo que probablemente suceda en el balance ecológico del mundo, necesitamos examinar el pasado así como el futuro..." (Elton 1958). La poca información científica disponible referente a la introducción de *Ficopomatus enigmaticus* en Mar Chiquita hace referencia sólo al estado actual de situación (por ej. ciclo de vida, patrón de distribución y densidad entre otros). En esta tesis también se ha analizado parte del pasado (con las fotografías aéreas) y se intenta predecir el futuro del evento. La pregunta es: ha cambiado en alguna característica la población de arrecifes en este ambiente o ha permanecido constante a lo largo del tiempo?. La respuesta es que en los últimos 24 años hubieron cambios poblacionales en los arrecifes. Entonces, qué se espera para el futuro? Es una respuesta compleja de analizar. No todos los arrecifes crecen con el mismo patrón, pero además existen al menos 13 variables físicas, químicas y biológicas que explicarían el patrón de crecimiento, su tasa y las probabilidades de expansión de los arrecifes a otras áreas de la laguna donde aún no han colonizado. En esta tesis se midió cada una de las variables y luego se evaluó cuál de ellas podría ser la más importante para el crecimiento de *F. enigmaticus*. Evaluar el efecto individual o conjunto de cada una de las variables es un tema complejo, pero aquí se establece cuáles serían las más importantes a ser estudiadas en primera instancia.

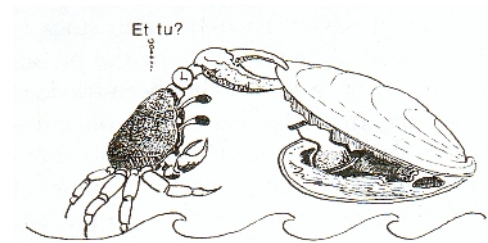
Ficopomatus enigmaticus es una especie introducida en la laguna costera Mar Chiquita. Cuales son las conclusiones más importantes de ésta tesis?

1. Para comenzar la construcción de sus arrecifes necesita un núcleo en el sedimento, que puede ser de origen biológico o antrópico. El núcleo donde la supervivencia de los poliquetos es mayor es el gasterópodo *Adelomelon brasiliana*.
2. Los arrecifes crean refugios para especies tanto entre los tubos como debajo de todo el arrecife.

3. Los arrecifes ocupan el 86% de la laguna, en los últimos 24 años aumentaron en densidad, tamaño, cobertura y su distribución espacial cambió de agrupada a uniforme.
4. La introducción de esta especie ha generado una serie de efectos directos e indirectos con los organismos de la comunidad residente. Por un lado existe una interacción directa positiva con los cangrejos adultos *Cyrtograpsus angulatus*, debido a que los arrecifes proveen refugio a los cangrejos que alcanzan una densidad muy alta. Pero al generar refugio para los cangrejos se establece una interacción indirecta negativa con los poliquetos infaunales dominantes y de vida libre que habitan en el sedimento alrededor de los arrecifes. Ya sea por depredación o por disturbios en el sedimento los cangrejos tienen efectos negativos sobre la densidad de los organismos infaunales.
5. Los arrecifes tienen efecto sobre la dinámica de sedimentos en la laguna. Cambian el flujo hidrodinámico reduciendo la velocidad de la corriente y provocando la depositación de sedimentos finos que se encuentran en suspensión. Además de los arrecifes, el puente de CELPA puede haber afectado el caudal hídrico (y de sedimentos). Si bien no se pueden realizar experimentos manipulando esta variable, se pudo observar que ha reducido la distancia entre costas donde se realizó la construcción y del canal principal, y por lo tanto, es de esperar que afecte la salida de sedimentos al mar.
6. El crecimiento de los poliquetos que conforman los arrecifes no es uniforme en toda la laguna. Estas diferencias pueden deberse a variables físicas, químicas y/o biológicas. Temperatura, salinidad, nivel de energía, concentración de sedimentos y nutrientes en suspensión serían las variables con mayor efecto sobre el crecimiento. Carbonatos y oxígeno disuelto no tendrían efecto, mientras que nivel de disturbio, competencia y depredación no serían importantes en el crecimiento de los arrecifes y su expansión hacia nuevos sitios en la laguna.
7. Los arrecifes proveen un sistema de estudio interesante debido a que se conjugan dos aspectos de interés en la ecología: especies exóticas y organismos bioingenieros. *Ficopomatus enigmaticus* es

una especie bioingeniera e introducida en la laguna costera Mar Chiquita y su impacto es observado a nivel del ecosistema. Ha cambiado la disponibilidad de los recursos a otras especies y ello esta magnificado con su alta densidad en el ambiente.

Finalmente, otra pregunta común e importante entre los pobladores de Mar Chiquita con respecto al futuro es: cómo se puede disminuir la cantidad de arrecifes en la laguna? La respuesta nuevamente es compleja, primero erradicar esta especie en este ambiente podría ser una tarea costosa en términos económicos debido a la alta densidad de arrecifes y a la dificultad de extraerlos sin romperlos (dado que cada parte rota sería un núcleo para un nuevo arrecife). Segundo, las medidas de prevención para la formación de nuevos arrecifes parecerían ser las mas adecuadas. Las actividades turísticas y deportivas juegan un papel importante en este caso, se debería reducir la cantidad de basura, que provoca el aumento en la abundancia de núcleos y por lo tanto de arrecifes. Por otro lado, debido a las embarcaciones deportivas, los arrecifes se rompen y nuevamente, cada pedazo genera un nuevo arrecife.



"...We are still surrounded by mountains of ice...."

M. Wollstonecraft Shelley

LITERATURA CITADA

- Acha E. M. (1990). Estudio anatómico-ecológico de la lisa (*Mugil liza*) durante su primer año de vida. Frente Marítimo. 7: 37-43.
- Airolidi L. y Cinelli F. (1997). Effects of sedimentation on subtidal macroalgal assemblages: an experimental study from a mediterranean rocky shore. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 215: 269-288.
- Airolidi L., Fabiano M. y Cinelli F. (1996). Sediment deposition and movement over a turf assemblage in a shallow rocky coastal area of the Ligurian Sea. Marine Ecology Progress Series 133: 241-251.
- Aliani S. y Meloni R. (1999). Dispersal strategies of benthic species and water current variability in the Corsica Channel (Western Mediterranean). Scientia Marina 63: 137-145.
- Aller R. C. y Dodge R. E. (1974). Animal-sediment relations in a Tropical Lagoon Discovery Bay, Jamaica. Journal of Marine Research 32: 209-232.
- Ambrose W. G. Jr (1984). Influences of predatory polychaetes and epibenthic predators on the structure of a soft-bottom community in a Maine estuary. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 81: 115-145.
- Ambrose W. G. Jr (1991). Are infaunal predators important in structuring marine soft-bottom communities?. American Zoologist 31: 849-860.
- Arfí R., Guiral D. y Bouvy M. (1993). Wind induced resuspension in a shallow tropical lagoon. Estuarine Coastal and Shelf Science 36: 587-604.
- Azpelicueta M. M., Figueroa D. E., Díaz de Astarloa J. M. y Cousseau M. B. (1998). Freshwater fishes in a world Reserve of Biosphere: Mar Chiquita coastal lagoon (Buenos Aires, Argentina). Biogeographica 74: 85-90.
- Bailey-Brock J. H. (1979). Sediment trapping by chaetopterid polychaetes on a Hawaiian fringing reef. Journal of Marine Research 37: 643-656.
- Bemvenuti C. E. (1987) Predation effects on a benthic community in estuarine soft sediments. Atlântica 9: 5-32.
- Bemvenuti C. E. (1994) O poliqueta *Nethptys fluviatilis* Monro, 1937, como predador da infauna na comunidade de fundos moles. Atlântica 16: 87-98.
- Bertness M. D. (1985). Fiddler crab regulation of *Spartina alterniflora* production on a New England salt marsh. Ecology 66: 1042-1055.
- Bertness M. D. (1999). The Ecology of Atlantic Shorelines. Sinauer Associates, Inc., Sunderland Massachussets.
- Bianchi C. N. y Morri C. (1996). *Ficopomatus* 'reefs' in the Po River Delta (Northern Adriatic): their constructional dynamics, biology, and influences on the brackish-water biota. P.S.Z.N. I: Marine Ecology 17: 51-66.

- Bianchi C. N., Aliani, S. y Morri C. (1995). Present-day serpulid reefs, with reference to an ongoing research project on *Ficopomatus enigmaticus*. Proceedings 2nd European Regional Meeting Publ Serv Géol Lux Vol XXIX. 61-65.
- Bortolus A. e Iribarne O. (1999). Effects of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on a *Spartina* salt marsh. Marine Ecology Progress Series 178: 79-88.
- Bortolus A., Iribarne O. y Martínez M. M. (1998). Relationship between waterfowl and seagrass *Ruppia maritima* in a Southwestern Atlantic coastal lagoon. Estuaries 21: 710-717.
- Botto F. e Iribarne O. (1999). Effect of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* (Dana) on the benthic community of a SW Atlantic coastal lagoon. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 241: 263-284.
- Botto F., Iribarne O., Martinez M., Delhey K. y Carrete M. (1998). The effect of migratory shorebirds on the benthic fauna of three SW Atlantic estuaries. Estuaries. 21: 700-709.
- Cahalan J. A., Siddall S. E. y Luckenbach M. W. (1989). Effects of flow velocity, food concentration and particle flux on growth rates of juvenile bay scallops *Argopecten irradians*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 129: 45-60.
- Capehart A. A. y Hackney C. T. (1989). The potential role of roots and rhizomes in structuring salt-marsh benthic communities. Estuaries 12: 119-122.
- Carlton J. T. (1989). Man's role in changing the face of the ocean: biological invasions and implications for conservation of near-shore environments. Conservation Biology 3: 265-273.
- Carlton J. T. (1992). Blue immigrants: the marine biology of maritime history. The Log of Mystic Seaport 44: 31-36.
- Carlton J. T. (1996a). Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. Biological Conservation 78: 97-106.
- Carlton J. T. (1996b). Biological invasions and cryptogenic species. Ecology 77: 1653-1655.
- Carlton J. T., Thompson J. K., Schemel L. E. y Nichols F. H. (1990). Remarkable invasion of San Francisco Bay (California, USA) by the asian clam *Potamocorbula amurensis*. I. Introduction and dispersal. Marine Ecology Progress Series 66: 81-94.
- Carver R. E. (1971). Procedures in Sedimentary Petrology. Wiley Interscience.
- Cervigón F. (1980). Los peces marinos de Venezuela. Volumen 1 (2da Ed). Fundación Científica Los Roques, Caracas, Venezuela.
- Chapin III F. S., Zavaleta E. S., Eviner V. T., Naylor R. L., Vitousek P. M., Reynolds H. L., Hooper D. U., Lavorel S., Sala O. E., Hobbie S. E., Mack M. C. y Diaz S. (2000). Consequences of changing biodiversity. Nature 405: 234-242.
- Chesson J. (1978). Measuring preference in selective predation. Ecology. 59: 211-215.

- Coull B. C. y Wells J. B. J. (1983). Refuges from fish predation: experiments with phytal meiofauna from the New Zealand rocky intertidal. *Ecology*. 64: 1599-1609.
- Cousseau M. B. y Perrotta R. G. (1998). Peces marinos de Argentina: Biología, Distribución, Pesca. INIDEP.
- Cousseau M. B., Díaz de Astarloa J. M., Figueroa D. E., Bolasina S. N., Perrotta R. G., Cerdá Gilbert M. y Abruzzini C. (1997). Los peces de la laguna costera Mar Chiquita, diversidad específica y variabilidad espaciotemporal. II Congreso Argentino de Limnología, Buenos Aires, Argentina.
- Crisp D. J. (1958). The spread of *Elminius modestus* Darwin in north-west Europe. *Journal of Marine Biology Association of UK*. 37: 483-520.
- Crooks J. A. (1998). Habitat alteration and community-level effects of an exotic mussel, *Musculista senhousia*. *Marine Ecology Progress Series* 162: 137-152.
- Crooks J. A. y Khim H. S. (1999). Architectural vs. biological effects of a habitat-altering, exotic mussel, *Musculista senhousia*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 240: 53-75.
- Crooks J. A. y Soulé M. E. (1999). Lag times in population explosions of invasive species: causes and implications. En: *Invasive species and biodiversity management*. Sandlund O. T., Schei P. J., Viken A. Å. (Eds). Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Cuhna Nalesso R., Duarte L. F. L., Pierozzi I. Jr y Fiorim Enumo E. (1995). Tube epifauna of the polychaete *Phyllochaetopterus socialis* Claparède. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 41: 91-100.
- Cusson M. y Bourget E. (1997). Influence of topographic heterogeneity and spatial scales on the structure of the neighbouring intertidal endobenthic macrofaunal community. *Marine Ecology Progress Series* 150: 181-193.
- Dahlgren C. P., Posey M. H. y Hulbert A. W. (1999). The effects of bioturbation on the infaunal community adjacent to an offshore hard bottom reef. *Bulletin of Marine Science* 64: 21-34.
- Day J. W. Jr, Hall Ch. A. S., Kemp W. M. y Yáñez-Arancibia A. (1989). *Estuarine Ecology*. Wiley-Interscience Publication, John Wiley & Sons, Inc. New York, USA.
- Diaz R. J. y Rosenberg R. (1995). Marine benthic hypoxia: a review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. *Oceanography Marine Biology Annual Review* 33: 245-303.
- Díaz de Astarloa J. M., Figueroa D. E., Cousseau M. B. y Barragán M. (2000). Occurrence of *Trachinotus carolinus* (Carangidae) in laguna costera Mar Chiquita, with comments on other occasionally recorded fishes in argentinean waters. *Bulletin of Marine Science* 66: 399-403.
- Dill L. M. y Fraser A. H. G. (1997). The worm re-turns: hiding behavior of a tube-dwelling marine polychaete, *Serpula vermicularis*. *Behavioral Ecology* 8: 186-193.
- Eckman J. E. (1983). Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnology and Oceanography* 28: 241-257.

- Eckman J. E. (1987). The role of hydrodynamics in recruitment, growth, and survival of *Argopecten irradians* (L.) and *Anomia simplex* (D'Orbigny) within eelgrass meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 106: 165-191.
- Eckman J. E. y Okamura B. (1998). A model of particle capture by Bryozoans in turbulent flow: significance of colony form. *American Naturalist* 152: 861-880.
- Eckman J. E., Nowell A. R. M. y Jumars P. A. (1981). Sediment destabilization by animal tubes. *Journal of Marine Research* 39: 361-374.
- Elton C. S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen & Co., Ltd., London.
- Emerson C. W. (1991). A method for the measurement of bedload sediment transport and passive faunal transport on intertidal sandflats. *Estuaries* 14: 361-371.
- Escalante A. H. (1983). Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. II Otros Tetragonopteridae. *Limnobiós* 2: 379-402.
- Escalante A. H. (1984). Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. IV dos especies de Cichlidae y miscelanea. *Limnobiós* 2: 562-578.
- Escalante A. H. (1997). Dieta estival del pejerrey *Odonthestes bonaeriensis* (Osteichthyes, Atherinidae) en la albufera Mar Chiquita, Argentina. XVIII Reunión Argentina de Ecología. Buenos Aires, Argentina.
- Escalante A. H. y Menni R. C. (1999). Feeding ecology of the relict fish *Gymnocharacinus bergi*, a characid from southern South America. *Water SA*. 25: 529-532.
- Fasano J. L., Hernández M. A., Isla F. I. y Schnack E. J. (1982). Aspectos evolutivos y ambientales de la laguna Mar Chiquita (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Oceanologica Acta N°SP*, 285-292.
- Fauvel P. (1923). Un nouveau serpulien d'eau saumâtre *Mercierella* n.g. *enigmatica* n. sp. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 46: 424-430.
- Fernández M., Iribarne O. O. y Armstrong D. A. (1993). Habitat selection of young of the year Dungeness crab *Cancer magister* Dana and predation risk in intertidal habitats. *Marine Ecology Progress Series* 92: 171-177.
- Figuería D. E., Díaz de Astarloa J. M. y Cousseau M. B. (2000). Southernmost occurrence of the aguavina on the western Atlantic coast of Argentina. *Journal of Fish Biology*. 56: 1280-1282.
- Fornós J. J., Forteza V. y Martínez Taberner A. (1997). Modern polychaete reefs in Western Mediterranean lagoons: *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) in the Albufera of Menorca, Balearic Islands. *Palaeogeography Palaeoclimatology and Palaeoecology* 128: 175-186.
- Gladfelter E. H., Monahan R. K. y Gladfelter W. B. (1978). Growth rates of five reef-building corals in the Northeastern Caribbean. *Bulletin of Marine Science*. 28: 728-734.
- Gray J. S. (1981). *The ecology of marine sediments. An introduction to the structure and function of benthic communities*. Cambridge University Press, Cambridge, London.

- Gutierrez J. e Iribarne O. (1999). Role of Holocene beds of the stout razor clam *Tagelus plebeius* in structuring present benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 185: 213-228.
- Hall S. J. (1994). Physical disturbance and marine benthic communities: life in unconsolidated sediment. *Oceanography Marine Biology Annual Review* 32: 179-239.
- Haines J. L. y Maurer D. (1980). Quantitative faunal associates with the serpulid polychaete *Hydroides dianthus*. *Marine Biology* 56: 43-47.
- Hayward B. W. (1997). Introduced marine organisms in New Zealand and their impact in the Waitemata Harbour, Auckland. *Tane* 36: 197-223.
- Herman P. M. J., Middelburg J. J., Van De Koppel J., Heip C. H. R. (1999). Ecology of estuarine macrobenthos. In: Nedwell DB, Raffaelli DG (eds). *Advances in Ecological Research*, pp 195-240. Academic Press, UK.
- Hixon M. A. y Beets J. P. (1993). Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecological Monographs* 63: 77-101.
- Hozbor N. M. y García de la Rosa S. B. (2000). Alimentación de juveniles de corvina rubia (*Micropogonias furnieri*) en la laguna costera Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina). *Frente Marítimo* 18: 59-70.
- Huntley M. (1981). Non-selective, non saturated feeding by three calanoid copepod species in the Labrador Sea. *Limnology and Oceanography*. 26: 831-842.
- Huston M. A. (1985). Patterns of species diversity on coral reefs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 149-177.
- Iribarne O. O., Armstrong D. A. y Fernández M. (1995). Environmental impact of intertidal juvenile dungeness crab habitat enhancement: effects on bivalves and crab foraging rate. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 192: 173-194.
- Iribarne O., Bortolus A. y Botto F. (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.
- Isla F. I. (1997). Seasonal behavior of Mar Chiquita tidal inlet in relation to adjacent beaches, Argentina. *Journal of Coastal Research* 13: 1221-1232.
- Jolicœur P. y Brunel P. (1966). Application du diagramme hexagonal à l'étude de la sélection de sex prois par la Morue. *Vie et Milieu Serie B. Oceanogr.* 17: 419-433.
- Jones C. G., Lawton J. H. y Shachak M. (1994). Organisms as ecosystems engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Jones C. G., Lawton J. H. y Shachak M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.
- Jumars P. A. y Banse K. (1989). Benthos and its interaction with bottom boundary layer processes. pp 349-365 En: Landry M. L. y Hickey B. M. eds., *Coastal Oceanography of Washington and Oregon*. Elsevier, Amsterdam, Netherlands.

- Keene W. C., Jr. (1980). The importance of a reef-forming Polychaete, *Mercierella enigmatica* Fauvel, in the oxygen and nutrient dynamics of a hypereutrophic subtropical lagoon. *Estuarine Coastal and Marine Science* II: 167-178.
- Kittelson P. M. y Boyd M. J. (1997). Mechanism of expansion for an introduced species of cordgrass *Spartina densiflora*, in Humboldt Bay, California. *Estuaries* 20: 770-778.
- Krager C. D. y Woodin S. A. (1993). Spatial persistence and sediment disturbance of an arenicolid polychaete. *Limnology and Oceanography* 38: 509-520.
- Krebs Ch. J. (1989). *Ecological methodology*. Harper-Collins Publishers.
- Larcombe P. y Woolfe K. J. (1999). Increased sediment supply to the Great Barrier Reef will not increase sediment accumulation at most coral reefs. *Coral Reefs* 18: 163-169.
- Lenihan H. S. (1999). Physical-biological coupling on oyster reefs: how habitat structure influences individual performance. *Ecological Monographs* 69: 251-275.
- Levin L. A. (1991). Interactions between metazoan and large, agglutinating protozoans: implications for the community structure of deep-sea benthos. *American Zoologist* 31: 886-900.
- Levinton J. S. (1989). Deposit feeding and coastal oceanography. En: Lopez G., Taghon G. and Levinton J. (eds). *Ecology of Marine Deposit Feeders. Lectures Notes on Coastal and Estuarine Studies*, pp 1-23. Springer-Verlag, New York.
- Lipcius R. N. y Hines A. H. (1986). Variable functional responses of a marine predator in dissimilar homogeneous microhabitats. *Ecology* 67: 1361-1371.
- Lorenzen C. J. (1967). Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography* 12: 343-346.
- Loya Y. (1976). Effects of water turbidity and sedimentation on the community structure of Puerto Rican corals. *Bulletin of Marine Science* 26: 450-466.
- McLaren P. (1981). An interpretation of trends in grain size measures. *Journal of Sedimentary Petrology* 51: 611-624.
- McManus J. (1998). Temporal and spatial variations in estuarine sedimentation. *Estuaries* 21: 622-634.
- McQuaid C. D. y Phillips T. E. (2000). Limited wind-driven dispersal of intertidal mussel larvae: *in situ* evidence from the plankton and the spread of the invasive species *Mytilus galloprovincialis* in South Africa. *Marine Ecology Progress Series*. 201: 211-220.
- Manly B. F. J. (1997). *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman & Hall, London.
- Martinetto P. (2001). Efecto de los 'cangrejos' de *Chasmagnathus granulata* sobre el uso del intermareal por otros cangrejos, peces y zooplancton. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina.

- Miller D. C. y Jumars P. A. (1986). Pellet accumulation, sediment supply, and crowding as determinants of surface deposit-feeding rate in *Pseudopolydora kempii japonica* Imajima & Hartman (Polychaeta: Spionidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 99: 1-17.
- Miller D. C. y Sternberg R. W. (1988). Field measurements of the fluid and sediment-dynamic environment of a benthic deposit feeder. *Journal of Marine Research* 46: 771-796.
- Monro C. C. A. (1938). On a small collection of Polychaeta from Uruguay. *Annals & Magazine of Natural History*. 2: 311-314.
- Munroe T. A. (1998). Systematics and ecology of tongue fishes of the genus *Symphurus* (Cynoglossidae: Pleuronectiformes) from the western Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 96: 1-182.
- Myers A. C. (1977). Sediment processing in a marine subtidal sandy bottom community: I. Physical aspects. *Journal of Marine Research* 35: 609-632.
- Nelson R. E. (1982). Carbonate and gypsum. *Methods of Soil Analysis*. 2nd Ed. National Soil Survey Laboratory, SCS, USA.
- Netto, S. A. y Lana P. C. (1994). Effects of sediment disturbance on the structure of benthic fauna in a subtropical tidal creek of southeastern Brazil. *Marine Ecology Progress Series* 106: 239-247.
- Nowell A. R. M. y Jumars P. (1984). Flow environments of aquatic benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 303-328.
- Obenat S. M. y Pezzani S. E. (1994). Life cycle and population structure of the polychaete *Ficopomatus enigmaticus* (Serpulidae) in Mar Chiquita Coastal Lagoon, Argentina. *Estuaries*. 17: 263-270.
- Obenat S. M. y Spivak E. D. (2000). Efecto de la temperatura, salinidad y presencia de conoespecíficos en el desarrollo del poliqueto *Ficopomatus enigmaticus*. IV Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar. Puerto Madryn, Argentina.
- Ólafsson E. B., Peterson C. H. y Ambrose W. G. Jr (1994). Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-invertebrates in marine soft-sediments: the relative significance of pre- and post-settlement processes. *Oceanography Marine Biology Annual Review* 32: 65-109.
- Olenin S. y Leppäkoski E. (1999). Non-native animals in the Baltic Sea: alteration of benthic habitats in coastal inlets and lagoons. *Hydrobiologia* 393: 233-243.
- Olivier S. R., Escofet A., Penchaszadeh P. y Orensanz J. M. (1972a). Estudios ecológicos de la región estuarial de Mar Chiquita. I. Las comunidades bentónicas. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 193: 237-262.
- Olivier S. R., Escofet A., Penchaszadeh P. y Orensanz J. M. (1972b). Estudios ecológicos de la región estuarial de Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina). II. Relaciones tróficas interespecíficas. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 194: 89-104.
- Orensanz J. M. y Estivariz M. C. (1971). Los anélidos poliquetos de aguas salobres de la Provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo La Plata, Universidad Nacional de La Plata* XI: 95-112.

- Orth R. J., Heck K. L. Jr y van Montfrans J. (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.
- Palmer M. A. (1988). Dispersal of marine meiofauna: a review and conceptual model explaining passive transport and active emergence with implications for recruitment. *Marine Ecology Progress Series* 48: 81-91.
- Paloheimo J. E. (1979). Indices of food type preferences by a predator. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 36: 470-476.
- Paxton J. R. y Eschmeyer W. N. (1994). *Encyclopedia of fishes*. UNSW Press, Australia.
- Pearre S. Jr (1982). Estimating prey preference by predators: uses of various indices, and a proposal on another based on χ^2 . *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 914-923.
- Peterson C. H. (1986). Enhancement of *Mercenaria mercenaria* densities in seagrass beds: is pattern fixed during settlement season or altered by subsequent differential survival?. *Limnology and Oceanography* 31: 200-205.
- Petticrew E. L. y Kalff J. (1991). Calibration of a gypsum source for freshwater flow measurements. *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Science* 48: 1244-1249.
- Pimm S. I., Russell G. J., Gittelman J. L. y Brooks T. M. (1995). The future of biodiversity. *Science* 269: 347-350.
- Posey M. H. y Ambrose W. G. Jr (1994). Effects of proximity to an offshore hard-bottom reef on infaunal abundances. *Marine Biology* 118: 745-753.
- Relini G. y Bianchi C. N. (1978). Osservazioni sull' ecologia e sulla distribuzione dei serpulidi (Annelida, Polychaeta) nella laguna di Orbetello. *Bolletino di Zoologia* 45: 419-422.
- Reta R., Martos P., Piccolo M. C., Perillo G. M. E. y Ferrante A. (1997). Características de la marea en la laguna costera Mar Chiquita, Argentina. VII Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar. Santos, Brasil. 2: 330-332.
- Rioja E. (1943). Estudios Anelidiológicos IX. La presencia de la *Mercierella enigmatica* Fauvel, en las costas argentinas. *Anales del Instituto de Biología (Mexico)* 14: 547-551.
- Rivera Prisco M. A. (1998). Alimentación de juveniles de lenguados (Pleuronectiformes) en la laguna costera Mar Chiquita (Pcia. de Bs. As.). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina.
- Rodríguez S. R., Ojeda F. P. y Inestrosa N. C. (1993). Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 97: 193-207.
- Ruiz G. M., Carlton J. T., Grosholz E. D. y Hines A. H. (1997). Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *American Zoologist* 37: 621-632.
- Ruiz G. M., Fofonoff P., Hines A. H. y Grosholz E. D. (1999). Non-indigenous species as stressors in estuarine and marine communities: assessing invasion impacts and interactions. *Limnology and Oceanography* 44: 950-972.

- Sala O. E., Chapin III F. S., Armesto J. J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L. F., Jackson R. B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D. M., Mooney H. A., Oesterheld M., Leroy Poff N., Sykes M. T., Walker B. H., Walker M. y Wall D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Sanford E., Bermúdez D., Bertness M. D. y Gaines S. D. (1994). Flow, food supply and acorn barnacle population dynamic. *Marine Ecology Progress Series* 104: 49-62.
- Schnack E. J. (2000). El Niño en el Plata. *Museo* 14: 71-76.
- Schnack E. J., Fasano J. L. e Isla F. I. (1982). The evolution of Mar Chiquita lagoon, Province of Buenos Aires, Argentina. In COLQUHOUN, D. J. (ed.) *Holocene Sea-Level Fluctuations: Magnitudes and Causes*. IGCP 61, Univ. S. Carolina, Columbia, SC, 143-155.
- Scholten M. y Rozema J. (1990). The competitive ability of *Spartina anglica* on Dutch salt marshes. In: *Spartina anglica a research review*. En: Gray AJ and Benham PEM (eds). Institute of Terrestrial Ecology, Natural Environmental Research Council, London.
- Schubert A. y Reise K. (1986). Predatory effects of *Nephtys hombergii* on other polychaetes in tidal flat sediments. *Marine Ecology Progress Series* 34: 117-124.
- Schwindt E. e Iribarne O. (1998). Reef of *Ficopomatus enigmaticus* (Polychaeta; Serpulidae) in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears* 41: 35-40.
- Simberloff D. (1997). The biology of invasions. In: *Strangers in Paradise*. Simberloff D., Schmitz D. C., Brown T. C. (eds). Island Press, Washington DC.
- Snelgrove P. V. R. y Butman C. A. (1994). Animal-sediment relationship revisited: cause versus effect. *Oceanography Marine Biology Annual Review* 32: 111-177.
- Spivak E., Anger K., Luppi T., Bas C. T. e Ismael D. (1994). Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita Lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). *Helgoländer Meeresunter* 48: 59-78.
- Straughan D. (1970). Establishment of non-breeding population of *Mercierella enigmatica* (Annelida: Polychaeta) upstream from a breeding population. *Bulletin of the Southern California Academy of Science* 69: 169-175.
- Straughan D. (1972). Ecological studies of *Mercierella enigmatica* Fauvel (Annelida: Polychaeta) in the Brisbane River. *Journal of Animal Ecology* 41: 93-136.
- Strauss R. E. (1979). Reliability estimates for Ivlev's electivity index, the forage ratio, and the proposed linear index of food selection. *Transactions of the American Fishery Society* 108: 344-352.
- Strayer D. L. (1999). Effects of alien species on freshwater mollusks in North America. *Journal of North American Benthological Society* 18: 74-98.
- Ten Hove H. A. (1979). Tube worm.. *Yearbook Science and Technology*. McGraw-Hill. 400-402.

- Ten Hove H. A. y Weerdenburg. J. C. A. (1978). A generic revision of the brackish-water serpulid *Ficopomatus* Southern 1921 (Polychaeta: Serpulidae), including *Mercierella* Fauvel 1923, *Sphaeropomatus* Treadwell 1934, *Mercierellopsis* Rioja 1954, and *Neopomatus* Pillai 1960. Biological Bulletin 154: 96-120.
- Ten Hove H. A. y van den Hurk P. (1993). A review of recent and fossil serpulid 'reefs'; actuopalaontology and the 'Upper Malm' serpulid limestones in NW Germany. Geologie en Mijnbouw 72: 23-67.
- The Golden Software, Inc. (1997). Didger ®. Colorado, USA.
- Thomas N. S. y Thorp C. H. (1994). Cyclical changes in the fauna associated with tube aggregates of *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel). Mémoires du Muséum National D'Histoire Naturelle. 162: 575-584.
- Thorp C. H. (1994). Population variation in *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) (Polychaeta, Serpulidae) in a brackish water millpond at Emsworth, West Sussex, UK. Mémoires du Muséum National D'Histoire Naturelle. 162: 585-591.
- Thorp C. H. (1995). The relationship between temperature, salinity and phytoplankton level as factors in the spawning/settlement of sessile invertebrates within a brackish water millpond at Emsworth West Sussex, UK. Proceedings of the 30th European Marine Biological Symposium, Southampton, UK. 171-179.
- Valiela I. (1984). Marine Ecological Processes. Springer-Verlag, New York, Inc., New York.
- Virnstein R. W. (1979). Predation on estuarine infauna: response patterns of component species. Estuaries 2: 69-86.
- Vitousek P. M. (1990). Biological invasions and ecosystem processes: toward an integration of population biology and ecosystem studies. Oikos 57: 7-13.
- Williamson M. (1996). Biological invasions. Chapman and Hall, London.
- Wilson W. H. Jr (1979). Community structure and species diversity of the sedimentary reefs constructed by *Petaloproctus socialis* (Polychaeta: Maldanidae). Journal of Marine Research 37: 623-641.
- Wilson W. H. Jr (1991). Competition and predation in marine soft-sediment communities. Annual Review of Ecology and Systematics 21: 221-241.
- Wood R. (1999). Reef Evolution. Oxford University Press, Inc., New York.
- Wood M. E., Kelley J. T. y Belknap D. F. (1989). Patterns of sediment accumulation in the tidal marshes of Maine. Estuaries 12: 237-246.
- Zagarese H. E., Tartarotti B., Cravero W. y Gonzalez P. (1998). UV damage in shallow lakes: the implications of water mixing. Journal of Plankton Research 20: 1423-1433.
- Zar J. H. (1999). Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N. J.