

Universidad Nacional de Mar del Plata

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Biología

LA COEXISTENCIA ENTRE EL CANGREJO CAVADOR *CHASMAGNATHUS GRANULATA* Y LA ALMEJA NAVAJA *TAGELUS PLEBEIUS* EN Y SU RELACIÓN CON EL AMBIENTE SEDIMENTARIO DE UN SISTEMA ESTUARIAL

Jorge Luis Gutiérrez

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas

Director: Dr. Oscar Osvaldo Iribarne

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL	4
DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	10
CAPÍTULO 1: VARIACIONES ESPACIALES EN LA RELACIÓN LARGO-PESO DE LA ALMEJA NAVAJA	
<i>TAGELUS PLEBEIUS</i>	
Introducción	13
Materiales y métodos	15
Resultados	16
Discusión	17
Tablas y figuras	20
CAPÍTULO 2: AUSENCIA DE EFECTO DE LA EXCLUSIÓN DEL CANGREJO CAVADOR	
<i>CHASMAGNATHUS GRANULATA</i> SOBRE LA RELACIÓN LARGO-PESO DE LA ALMEJA NAVAJA	
<i>TAGELUS PLEBEIUS</i>	
Introducción	25
Materiales y métodos	26
Resultados	28
Discusión	28
CAPÍTULO 3: LAS GALERÍAS DE SALIDA DE LOS SIFONES DE LA ALMEJA NAVAJA <i>TAGELUS</i>	
<i>PLEBEIUS</i> COMO HÁBITAT PARA JUVENILES DEL CANGREJO CAVADOR <i>CHASMAGNATHUS</i>	
<i>GRANULATA</i>	
Introducción	32
Materiales y métodos	33
Resultados	35
Discusión	36
Figuras	40
	2

**CAPÍTULO 4: LA MODIFICACIÓN DEL SEDIMENTO POR LA ALMEJA NAVAJA *TAGELUS PLEBEIUS*
AFECTA EL PATRÓN ESPACIAL DE EXCAVACIÓN DEL CANGREJO *CHASMAGNATHUS GRANULATA***

Introducción	45
Materiales y métodos	47
Resultados	54
Discusión	59
Tablas y figuras	67

**CAPÍTULO 5: EFECTO DE LA EXTRACCIÓN DE LA ALMEJA NAVAJA *TAGELUS PLEBEIUS* SOBRE
LA MACROINFAUNA Y SU INTERACCIÓN CON LA HETEROGENEIDAD AMBIENTAL DEBIDA A LA
DISTRIBUCIÓN AGREGADA DEL CANGREJO *CHASMAGNATHUS GRANULATA***

Introducción	76
Materiales y métodos	79
Resultados	83
Discusión	87
Tablas y figuras	93
DISCUSIÓN GENERAL	106
REFERENCIAS	119

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los organismos tienen la capacidad de modificar el hábitat mediante su presencia, sus actividades o ambas cosas, afectando la abundancia y/o distribución de otros organismos (i.e. “ecosystem engineering”, Jones et al. 1994, 1997). Debido al énfasis que se ha puesto en el estudio de las interacciones tróficas a lo largo de la historia de la ecología, la modificación del hábitat por organismos y su efecto sobre otros organismos no comenzó a ser incorporada al cuerpo teórico de la disciplina hasta años recientes (ver Jones et al. 1994, 1997, Anderson 1995, Levinton 1995, Lawton y Jones 1995, Wilby et al. 2000, Coleman y Williams 2002, Wright et al. 2002, Gutiérrez et al. 2003). No obstante, la importancia de la modificación del hábitat por parte de organismos fue reconocida mucho más tempranamente en estudios ecológicos realizados en ambiente marinos de fondo blando (e.g. Rhoads y Young 1970, 1971, Wilson 1981) y es considerada uno de los modos predominantes de interacción en este tipo de ambientes (Peterson 1991, Wilson 1991).

La divergencia de la ecología de ambientes marinos de fondo blando con respecto a otras subdisciplinas de la ecología queda reflejada en el hecho de que la modificación del hábitat por parte de organismos fue tomada en cuenta en una serie de hipótesis, llamadas hipótesis de grupos funcionales, las cuales fueron propuestas para explicar los patrones de segregación espacial entre especies y para poder predecir los resultados de interacciones entre organismos bentónicos (Por ej. Rhoads y Young 1970, Woodin 1976, Brenchley 1981; 1982). Sin embargo, el debate acerca de la validez de estas hipótesis se disipa hacia principios de la década del noventa debido a la falta de generalidad de sus predicciones (ver Gray 1981, Jumars y Nowell 1984a, b, Posey 1987, 1989, Ertman y Jumars 1988, Snelgrove y Butman 1994). La observación de patrones de coexistencia entre especies opuestos a las predicciones de estas hipótesis puede haber sido el motivo por el que las mismas cayeron prácticamente en desuso. Lamentablemente, los patrones de coexistencia en contradicción con las hipótesis de grupos funcionales no alentaron estudios

acerca de las implicancias de la coexistencia para las especies coexistentes, los cuales podrían ayudar ya sea a identificar el dominio de aplicabilidad de dichas hipótesis o sentar las bases para la creación de un nuevo marco predictivo.

De acuerdo a cualquiera de las hipótesis de grupos funcionales, no debería esperarse la coexistencia entre organismos cavadores móviles que se alimentan del sedimento depositado y organismos filtradores sedentarios. La hipótesis del amensalismo entre grupos tróficos (Rhoads y Young 1970) predice que los organismos que se alimentan del sedimento depositado (“deposit feeders”) excluirían a organismos que se alimentan del sedimento en suspensión (“suspensión feeders”) al incrementar la cantidad de sedimento en suspensión mediante su actividad excavatoria y llevar a la saturación del aparato filtrador de estos últimos. La hipótesis de interacción entre adultos y larvas (Woodin 1976) predice que la actividad excavatoria de los organismos que se alimentan de sedimento depositado mataría a los organismos filtradores recientemente asentados ya sea por daño directo o enterrándolos a profundidades inadecuadas para su sobrevivencia. Por su parte, la hipótesis relacionada a la movilidad (Brenchley 1981, 1982) propone que especies bentónicas móviles excluirían a formas más sedentarias excavando continuamente el sedimento y no permitiendo la manutención de una ubicación más o menos permanente en el sedimento.

Las planicies de marea de varios estuarios del Atlántico Sudoccidental proveen de un ejemplo notable de coexistencia entre organismos cavadores móviles y organismos filtradores sedentarios, debido a la superposición de hábitats entre el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* y la almeja navaja *Tagelus plebeius* (Gutiérrez e Iribarne 1998, 2003, Gutiérrez y Valero 2001). *C. granulata* es uno de los macroinvertebrados dominantes en los estuarios ubicados desde Río de Janeiro (23° S, Brasil) al Golfo San Matías (41° S, Argentina; Boschi 1964, Spivak et al. 1994; Iribarne et al. 1997). Esta es una especie gregaria que excava y mantiene cuevas semipermanentes en el intermareal, tanto en planicies de marea como en marismas dominadas

por la gramínea *Spartina densiflora* (Spivak et al. 1994, Iribarne et al. 1997). En las planicies de marea, los individuos de esta especie se alimentan en base al sedimento depositado (“deposit-feeding”), excavando cuevas grandes (hasta 1,4 l) y móviles (hasta 5 cm día⁻¹; Iribarne et al. 1997). Por su parte, *T. plebeius* es una especie eurihalina que habita ambientes estuariales desde Carolina del Norte (34°N, Estados Unidos) hasta el Golfo San Matías (41°S, Argentina; ver Holland y Dean 1977a, b, Viegas 1981, Gutiérrez e Iribarne 1998, 1999, Gutiérrez y Valero 2001). Esta es una especie filtradora que construye cuevas permanentes de hasta 50 cm de profundidad y que carece de movilidad lateral (Holland y Dean 1977a, b, Gutiérrez y Valero 2001). Los distintos requerimientos tróficos de ambas especies así como el distinto modo en que las dos especies usan el ambiente sedimentario, sugiere que la presencia de una especie podría tener implicancias sobre el desenvolvimiento (o “performance”) de la otra. En particular, podrían esperarse efectos negativos de *C. granulata* sobre *T. plebeius* en vistas de su extraordinaria capacidad de remover sedimentos (5.9 kg (seco) m⁻² d⁻¹; Iribarne et al 1997) los que acaso podrían deberse a los mismos mecanismos postulados por las hipótesis de grupos funcionales, dado que estos no necesariamente deberían llevar a la exclusión de *T. plebeius* por parte de *C. granulata* y alternativamente podrían llevar a una baja tasa de mortalidad de *T. plebeius* o a efectos no letales sobre esta almeja. Asimismo, no hay razón para pensar que la presencia de *T. plebeius* no podría afectar a *C. granulata*. Por lo tanto, el objetivo general de esta tesis fue evaluar distintas implicancias de la coexistencia entre *Chasmagnathus granulata* y *Tagelus plebeius* tanto para una como para la otra especie.

En el Capítulo 1 se comparó la relación largo-peso de *Tagelus plebeius* entre localidades que mostraban niveles opuestos de densidad de *Chasmagnathus granulata*. Se observaron variaciones espaciales en la pendiente de la relación entre el largo y el peso seco de las almejas en las tres fechas de muestreo (Julio de 1999, Enero de 2000, y Abril de 2000). Sin embargo, el patrón de variación espacial en la pendiente de esta relación no mostró consistencia con el patrón de

variación espacial en la densidad de cangrejos. Además, el patrón de variación espacial en la pendiente de la relación entre el largo de las valvas y el peso seco de carne de la almeja navaja no fue consistente entre las tres fechas de muestreo. Estos resultados sugieren ya sea que (a) la relación largo-peso de la almeja navaja es afectada por características del hábitat que no están relacionadas con la densidad de cangrejos o, que (b) los efectos de *C. granulata* sobre la relación largo-peso de la almeja navaja se encuentran subordinados al efecto de otras características del hábitat que varían en el espacio.

En el Capítulo 2 se evaluó el efecto de la remoción experimental de *Chasmagnathus granulata* (mediante el uso de cajas de exclusión) sobre la relación largo-peso de la almeja navaja. Los resultados obtenidos indicaron la ausencia de efecto de los cangrejos sobre la relación largo-peso de las almejas, mas allá de que el experimento se realizó en un área con una densidad relativamente alta de cangrejos y durante parte de su período de mayor actividad.

En el Capítulo 3 se describió la ocurrencia de juveniles de *Chasmagnathus granulata* en orificios sifonales de la almeja navaja *Tagelus plebeius* luego de un evento de asentamiento. El ancho de cefalopereion de los cangrejos colectados estuvo dentro del rango que va desde los 1,9 y los 4,5 mm (Segundo a octavo estadio). Los orificios sifonales ocupados por cangrejos mostraron un diámetro mayor que los no ocupados por ellos y se encontró una correlación positiva entre el diámetro del orificio sifonal y el ancho de cefalopereion de los cangrejos. Las galerías sifonales habitadas por los cangrejos de mayor tamaño presentaron cámaras laterales. No se observó correlación significativa entre la densidad de pares de orificios sifonales y la proporción de pares de orificios sifonales habitados por cangrejos. No obstante, la proporción de pares de orificios sifonales ocupados por cangrejos fue mayor en un sitio con baja densidad de cangrejos que en uno de alta densidad. Todo esto sugiere que la presencia de orificios sifonales de almejas le permite a *C. granulata* la colonización de habitats con poca estructura como aquellas donde la densidad de cuevas de adultos es baja.

En el Capítulo 4 se investigó la influencia de depresiones en sedimentos intermareales generadas por *Tagelus plebeius* sobre la distribución de hoyos generados por *Chasmagnathus granulata* al alimentarse del sedimento depositado. Los hoyos excavados por cangrejos durante su alimentación estuvieron asociados con los orificios sifonales de almejas a una frecuencia mayor que la esperada por excavación al azar, y la excavación de hoyos de alimentación ocurrió a una mayor frecuencia en el sedimento de las depresiones generadas por almejas. La frecuencia de excavación de hoyos de alimentación por parte de los cangrejos en las depresiones generadas por almejas estuvo positivamente relacionada con el contenido de material orgánica de sus sedimentos, pero fue significativamente mayor que la frecuencia de excavación de hoyos fuera de las depresiones solo luego de eventos de alto nivel de transporte de sedimentos como carga de fondo, cuando el contenido de material orgánica en el sedimento de las depresiones alcanzó su máximo. Mas allá de que el transporte de sedimentos como carga de fondo emerge como un factor importante controlando esta interacción, el disturbio selectivo de los cangrejos en las depresiones generadas por almejas en combinación con la persistencia espacial de las almejas en el tiempo lleva a una asociación a largo plazo entre la excavación de hoyos de alimentación por cangrejos y puntos específicos de la planicie de marea donde ocurren estas almejas. Por lo tanto, la modificación del hábitat por parte de las almejas incrementa la variación espacial en otro proceso de modificación del hábitat como lo es la excavación de hoyos de alimentación por cangrejos.

Finalmente, en el Capítulo 5 se evaluaron los efectos de la extracción de almejas navaja sobre *Chasmagnathus granulata* y otros organismos de la comunidad bentónica, en localidades que mostraban niveles opuestos de densidad de *C. granulata*. Los efectos de la extracción de almejas sobre *C. granulata* variaron temporalmente de positivos en áreas con baja densidad de cangrejos a negativos en áreas con alta densidad de cangrejos, posiblemente debido a variaciones temporales en la actividad de cangrejos. Los juveniles del cangrejo *Cyrtograpsus angulatus*

mostraron respuestas positivas sitio-dependientes ante la extracción experimental de almejas, las cuales estuvieron asociadas a la cantidad de conchilla expuesta en la superficie como consecuencia de la excavación. La extracción de almejas también afectó la densidad del poliqueto *Laeonereis acuta* pero solo en unas pocas localidades y fechas de muestreo. Asimismo, luego de eventos de reclutamiento de esta especie se observaron incrementos sitio-dependientes en su densidad en parches disturbados por la extracción de almejas. Estos resultados indican que la extracción de almejas puede alterar el hábitat en forma significativa para *C. granulata* así como para otras especies bentónicas y, al mismo tiempo, demuestran que es incorrecto extrapolar resultados obtenidos en una localidad en particular, incluso cuando se trata de áreas cercanas.

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio fue llevado a cabo en la laguna costera Mar Chiquita (Argentina: 37° 32' a 37° 45' S, 57° 19' a 57° 26' W). Esta laguna ocupa un área de 46 km² y presenta una cuenca tributaria de 10000 km² (Fasano et al. 1982). El estuario posee variaciones en salinidad entre el 6 y el 33% y la amplitud de marea varía entre 0.3 y 1 m (Isla 1997). La zona intermareal se caracteriza por planicies de marea de composición sedimentaria variable, las cuales se encuentran rodeadas por marismas dominadas por la gramínea halófito *Spartina densiflora* (Spivak et al. 1994; Iribarne et al. 1997). Tanto las marismas como las planicies de marea son el hábitat del cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata*, el macroinvertebrado bentónico dominante en ambientes estuariales del Atlántico Sudoccidental (Boschi 1964, Spivak et al. 1994). Las planicies de marea, por su parte, se caracterizan por una muy baja diversidad de especies macroinfaunales, de las cuales la almeja navaja *Tagelus plebeius*, y los poliquetos *Laeonereis acuta*, *Heteromastus similis*, *Neanthes succinea* y *Nephtys fluviatillis* son las especies numéricamente dominantes (Olivier et al. 1972, Botto et al. 1998; Gutiérrez et al. 2000). Además de *C. granulata*, otros organismos epibentónicos de importancia numérica en las planicies de marea son los cangrejos *Cyrtograpsus angulatus* y *Uca uruguayensis* (Boschi 1964, Spivak et al. 1994).

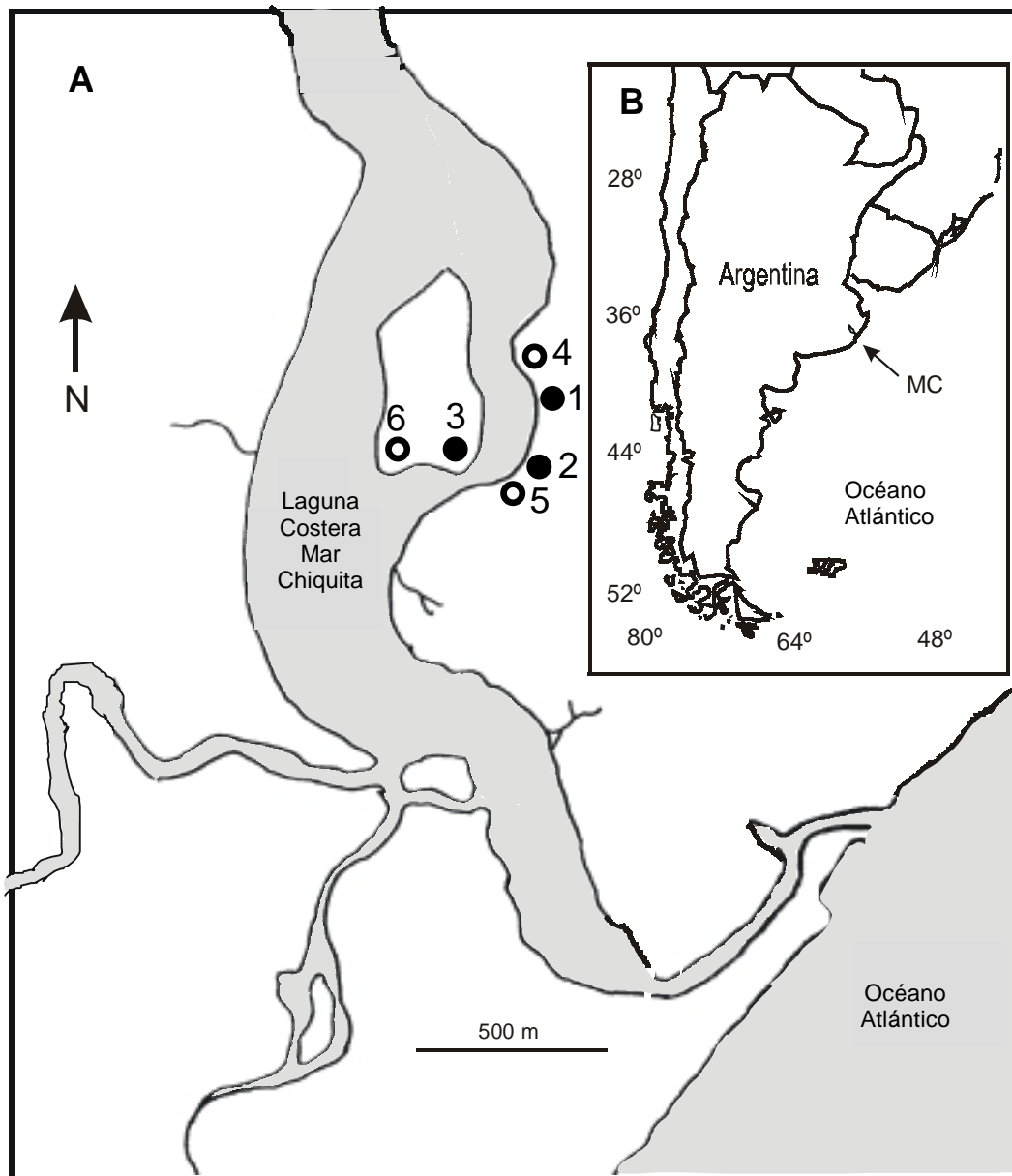


Figura 1. (A) Mapa de la laguna costera Mar Chiquita mostrando la ubicación de las áreas de estudio. Los círculos rellenos indican localidades con alta densidad de cuevas de *Chasmagnathus granulata*, mientras que los círculos blancos indican localidades con baja densidad de cuevas de este cangrejo. (B) Localización de la laguna costera Mar Chiquita en la costa argentina.

CAPÍTULO 1

VARIACIONES ESPACIALES EN LA RELACIÓN LARGO-PESO DE LA ALMEJA NAVAJA *TAGELUS PLEBEIUS*

INTRODUCCIÓN

La almeja navaja *Tagelus plebeius* es una especie eurihalina que habita ambientes estuariales desde Carolina del Norte (34°N, Estados Unidos) hasta el Golfo San Matías (41°S, Argentina; ver Holland y Dean 1977a, b, Viegas 1981, Gutiérrez e Iribarne 1998, 1999, Gutiérrez y Valero 2001). Esta es una especie filtradora que construye cuevas permanentes de hasta 50 cm de profundidad y que carece de movilidad lateral (Holland y Dean 1977a, b, Gutiérrez y Valero 2001). En las planicies de marea de varios estuarios del Atlántico Sudoccidental esta especie coexiste con el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* (Gutiérrez e Iribarne 1998, Gutiérrez y Valero 2001). *C. granulata* es uno de los macroinvertebrados dominantes en los estuarios ubicados desde Río de Janeiro (23° S, Brasil) al Golfo San Matías (41° S, Argentina; Boschi 1964, Spivak et al. 1994; Iribarne et al. 1997). Esta es una especie gregaria que excava y mantiene cuevas semipermanentes en el intermareal, tanto en planicies de marea como en marismas dominadas por la gramínea *Spartina densiflora* (Spivak et al. 1994, Iribarne et al. 1997). En las planicies de marea, los individuos de esta especie se alimentan en base al sedimento depositado (“deposit-feeding”), excavando cuevas grandes (hasta 1,4 l) y móviles (hasta 5 cm día⁻¹; Iribarne et al. 1997).

No obstante, la coexistencia entre estas dos especies no sería esperable de acuerdo a una serie de hipótesis propuestas (hipótesis de grupos funcionales) que pretenden predecir el ensamble de especies en ambientes marinos de fondo blando. A propósito, la hipótesis del amensalismo entre grupos tróficos (Rhoads y Young 1970) predice que los organismos que se alimentan del sedimento depositado, como *Chasmagnathus granulata*, excluirían a filtradores como *Tagelus plebeius* al incrementar la cantidad de sedimento en suspensión mediante su actividad excavatoria y llevar a la saturación del aparato filtrador de estos últimos. La hipótesis de interacción entre adultos y larvas (Woodin 1976) predice que la actividad excavatoria de los organismos que se alimentan de sedimento depositado mataría a los organismos filtradores recientemente asentados

ya sea por daño directo o enterrándolos a profundidades inadecuadas para su sobrevivencia. Asimismo, la hipótesis relacionada a la movilidad (Brenchley 1981, 1982) propone que especies bentónicas móviles, como *C. granulata*, excluirían a formas más sedentarias, como *T. plebeius*, excavando continuamente el sedimento y no permitiendo la manutención de una ubicación más permanente en el ambiente sedimentario. La coexistencia entre *C. granulata* y *T. plebeius*, sin embargo, demuestra que los organismos filtradores sedentarios no siempre son excluidos de áreas habitadas por organismos móviles que se alimentan de sedimento depositado. De hecho, esto último no sería una novedad si se tiene en cuenta que mucha de la evidencia que sustenta a estas hipótesis refiere a efectos negativos pero no letales de un grupo de organismos sobre el otro (ver revisión en Posey 1989). Aún así, más allá de que *C. granulata* no excluya a *T. plebeius* todavía podríamos esperar efectos negativos pero no letales de *C. granulata* sobre esta almeja.

La distribución agregada de *Chasmagnathus granulata* en las planicies de marea de varios estuarios del Atlántico Sudoccidental (ver Botto e Iribarne 1999, 2000) provee una excelente oportunidad para explorar si existe alguna asociación espacial entre la densidad de cangrejos y la condición en que se encuentran las almejas. En este capítulo se compara la relación entre el peso seco de carne y el largo de la valva entre almejas colectadas de áreas con alta y baja densidad de cangrejos. Si bien este enfoque comparativo no permite evaluar la relación causa-efecto entre la presencia de cangrejos y la forma de la relación largo peso en *Tagelus plebeius*, al comparar esta relación entre áreas replicadas mostrando alta y baja densidad de cangrejos permite discernir entre las siguientes posibilidades lógicas:

(1) *La relación largo-peso de la almeja navaja varía entre hábitats coincidentemente con variaciones en la densidad de cangrejos*, lo que indica que (a) los cangrejos afectan la relación largo-peso de la almeja navaja o que (b) las características del hábitat que afectan la densidad de cangrejos también afectan la relación largo-peso en almejas.

(2) *La relación largo-peso de la almeja navaja varía entre hábitats pero independientemente de la densidad de cangrejos*, lo que indica que (a) la relación largo-peso de la almeja navaja no es afectada por la presencia de cangrejos sino por otras características del hábitat o (b) que los efectos de los cangrejos sobre la relación largo-peso de la almeja navaja se encuentran subordinados al efecto de otras características del hábitat que varían en el espacio.

(3) *La relación largo-peso de la almeja navaja no varía entre hábitats*, lo que indica que (a) los cangrejos no afectan la relación largo-peso de la almeja navaja o (b) que el efecto neto de los cangrejos es compensado por el efecto de otras fuentes de variación espacial que afectan la relación largo-peso en almejas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio fue llevado a cabo en seis localidades intermareales de la laguna costera Mar Chiquita (ver Descripción del Área de Estudio: Fig. 1, Localidades 1-6), localizadas en un área intermareal ubicada a aproximadamente 2,5 km de la desembocadura de la laguna en el mar.

Muestreos

Los muestreos de densidad de cangrejos y almejas navaja fueron llevados a cabo en Julio de 1999, Enero y Abril de 2000. La densidad de cuevas de cangrejos en cada localidad fue estimada mediante muestreos al azar utilizando unidades muestrales de 1 x 1 m (n = 20). Tests de ANOVA de un factor seguidos por tests de Tukey (Zar 1984) fueron usados para evaluar diferencias entre localidades en la densidad de estos cangrejos en cada una de las fechas de muestreo. Sesenta almejas por localidad fueron colectadas en cada fecha de muestreo mediante excavación con palas. El largo de las almejas fue medido a lo largo del eje antero-posterior con una precisión de 0.01 mm, y su carne fue removida de las valvas mediante una breve inmersión en agua hirviendo. La carne de cada almeja individual fue secada por separado a 50°C durante 48 h y luego se determinó su peso seco.

Análisis de los datos

Se utilizó análisis de correlación (Zar 1984) para evaluar la existencia de relación significativa entre el peso seco de carne y el largo de la valva en almejas para cada localidad y cada fecha de muestreo. Una vez que se observó correlación significativa entre el peso seco de carne y el largo de las valvas de *Tagelus plebeius* en cada una de las localidades y fechas de muestreo (ver Resultados y Tabla 2) se utilizaron tests de paralelismo seguidos por tests de Tukey (Zar 1984) para comparar la pendiente de dicha relación entre las distintas localidades en cada fecha de muestreo. Dado que almejas de tamaño menor a 50 mm fueron encontradas en poca cantidad y no en todas las localidades, estas almejas fueron excluidas del análisis de correlación y paralelismo de manera de cubrir el mismo rango de tamaños en las distintas localidades. Luego de remover dichos datos, se procedió a descartar al azar datos de almejas mayores a 50 mm de manera de obtener el mismo tamaño muestral en cada localidad (Julio 1999: n = 57; Enero 2000, n = 56, Abril 2000, n = 52).

RESULTADOS

Los resultados de tests de ANOVA de un factor sugieren que la densidad de cangrejos difirió significativamente entre las localidades en las tres fechas de muestreo (Tabla 1). Tests de Tukey indicaron que las seis localidades pueden ser subdivididas en dos grupos claramente definidos: localidades con una densidad relativamente alta de cuevas de cangrejos (Localidades 1, 2 y 3) y localidades con baja densidad de cuevas de cangrejos (Localidades 4, 5 y 6), siendo este patrón consistente en las distintas fechas de muestreo mas allá de variaciones temporales en la densidad de cuevas de *Chasmagnathus granulata*. El análisis de correlación indicó la ocurrencia de una relación lineal significativa entre el peso seco de almejas mayores a 50 mm y el largo de sus valvas, patrón que se observó en todas las localidades y fechas de muestreo (Tabla 2). Tests de paralelismo indicaron que la pendiente de la relación entre el peso seco de carne de *Tagelus plebeius* y el largo de sus valvas difirió significativamente entre localidades en las tres fechas de

muestreo (Tabla 3, Fig. 1). Tests de Tukey indicaron que los patrones de variación espacial en la pendiente de la relación entre el peso seco de carne de *Tagelus plebeius* y el largo de sus valvas no fueron consistentes entre fechas de muestreo. Además, la variación espacial en la pendiente de esta relación no se ajustó al patrón de variación espacial en la densidad de cangrejos en ninguno de los días de muestreo (Tabla 3).

DISCUSIÓN

Teniendo en cuenta los posibles escenarios de variación espacial en la relación largo peso de almejas propuestos en la introducción, nuestros resultados indican que (a) la relación largo-peso de la almeja navaja no es afectada por la presencia de cangrejos sino por otras características del hábitat o (b) que los efectos de los cangrejos sobre la relación largo peso de la almeja navaja se encuentran subordinados al efecto de otras características del hábitat que varían en el espacio. Este es un resultado razonable debido a que las localidades abarcadas en este estudio difieren en varios aspectos -como características del sedimento u orientación- las cuales son independientes de la densidad local de cangrejos (ver Capítulo 5). Las características del sedimento pueden afectar directamente a las almejas (Por ej.: determinando el costo de excavar; Swan 1952, Newell y Hidu 1982) así como las características y la magnitud de las modificaciones de hábitat derivadas de la actividad cavadora de *Chasmagnathus granulata* que puedan ser perjudiciales para las almejas navaja (Por ej.: resuspensión de sedimento; Turner y Miller 1991). Diferencias en la orientación de las localidades en relación a los vientos pueden determinar, por ejemplo, la frecuencia con que las almejas son expuestas a disturbios físicos causados por corrientes u olas (ver Turner y Miller 1991, Bock y Miller 1995) así como el grado en que la remoción de sedimento por parte de los cangrejos pueda verse superado por los disturbios físicos que afectan el ambiente sedimentario (ver Grant 1983).

La conclusión general de este trabajo es que los cangrejos por si solos no promueven un patrón espacial en la relación largo-peso de las almejas a la escala de las localidades consideradas en

este estudio. Sin embargo, como se dijo anteriormente, es posible que existan efectos de estos cangrejos pero que estos sean irrelevantes a la hora de producir diferencias en la relación largo-peso de *Tagelus plebeius* entre las distintas localidades, debido a un efecto mayor de otras fuentes de variación espacial. Algunas evidencias sugieren que *Chasmagnathus granulata* podría tener importantes efectos locales sobre la relación largo-peso de la almeja navaja. Por ejemplo, organismos capaces de excluir organismos filtradores de escasa movilidad, tales como los crustáceos callianásidos (ver Posey 1989) excavan entre 2.7-3.5 kg (seco) m⁻² d⁻¹ (Vaugelas 1984, Swinbanks y Luternauer 1987, Witbaard y Duineveld 1989). *C. granulata* excava sedimentos a tasas mayores aún (5.9 kg (seco) m⁻² d⁻¹; Iribarne et al 1997), lo que sugiere que la actividad cavadora de este cangrejo debería tener un efecto negativo sobre *T. plebeius*.

Considerando las tasas a las que *Chasmagnathus granulata* y los crustáceos callianásidos remueven sedimentos, emerge como pregunta por qué *C. granulata* no excluye a *Tagelus plebeius* así como los crustáceos callianásidos lo hacen con varios organismos filtradores de escasa movilidad. Es posible que la respuesta a esto esté en que *C. granulata* y los crustáceos callianásidos excavan sedimento de distinto modo. Los crustáceos callianásidos excavan y expulsan sedimento de las cuevas en forma casi continua en búsqueda de partículas alimenticias, desestabilizando el fondo e incrementando la concentración de sedimento en suspensión (Aller y Dodge 1974, Murphy 1985). Por su parte, *C. granulata* realiza gran parte de la actividad excavatoria asociada al mantenimiento de sus cuevas durante la marea baja, depositando eventualmente montículos de sedimento fino y cohesivo sobre la superficie, el cual no sería fácilmente resuspendido por las corrientes de marea (Por ej. Iribarne et al. 1997, Botto e Iribarne 2000). Esto implica que algunos mecanismos por los que se predice la exclusión de organismos filtradores poco móviles por parte de organismos móviles que se alimentan del sedimento depositado, tales como efectos nocivos de la resuspensión de sedimento (ver Rhoads y Young 1970), no necesariamente estarían asociados a la actividad cavadora de *C. granulata*. Además,

esto último sugiere que la tasa de remoción de sedimentos no es un buen predictor del efecto real de los organismos cavadores móviles sobre los organismos filtradores poco móviles.

Tabla 1. Densidad media (DS) de *Chasmagnathus granulata* (ind . m⁻²) en las localidades estudiadas y resultados de ANOVA de un factor ($gl = 114$) utilizados para evaluar diferencias en densidad de cangrejos entre las distintas localidades. Los datos fueron transformados logarítmicamente $\log(x + 0.1)$ para cumplir con los supuestos de homocedasticidad y normalidad. * $p < 0.01$. Resultados de los test de Tukey: (1 = 2 = 3) \neq (4 = 5 = 6) en todas las fechas de muestreo.

Fecha	Localidad						ANOVA	
	1	2	3	4	5	6	MS	F
Julio 1999	1.35 (0.81)	1.30 (0.86)	1.40 (0.75)	0.15 (0.37)	0.25 (0.44)	0.20 (0.52)	2.64	24.36*
Enero 2000	3.15 (1.35)	3.35 (1.50)	3.60 (1.43)	0.45 (0.51)	0.50 (0.61)	0.60 (0.50)	6.85	53.87*
Abril 2000	1.70 (0.86)	1.60 (0.99)	1.80 (0.83)	0.60 (0.60)	0.45 (0.51)	0.55 (0.51)	1.97	14.68*

Tabla 2. Coeficientes de determinación correspondientes a la relación entre peso seco de carne y largo de la valva en la almeja navaja *Tagelus plebeius* para cada localidad y fecha de muestreo. $p < 0.05$ en todos los casos.

Localidad	Julio 1999	Enero 2000	Abril 2000
1	0.39	0.38	0.38
2	0.56	0.28	0.24
3	0.36	0.18	0.54
4	0.45	0.09	0.33
5	0.28	0.33	0.32
6	0.55	0.27	0.41

Tabla 3. Resultados de los tests de paralelismo y sus correspondientes tests de Tukey utilizados para evaluar diferencias entre localidades en la pendiente de la relación entre peso seco de carne y largo de la valva en la almeja navaja *Tagelus plebeius*. Los números entre paréntesis indican las localidades que no difirieron significativamente en la pendiente de la relación peso seco de carne-largo de valva en *T. plebeius* luego de realizados los tests de Tukey. * $p < 0.01$.

Fecha	Test de paralelismo		Test de Tukey
	MS	F	
Julio 1999	0.015	24.126*	(1,2,4,6) (3,6) (5)
Enero 2000	0.021	20.418*	(1,3,4) (3,4,6) (1,2) (2,5)
Abril 2000	0.014	14.194*	(2,3,4,6) (1,2,4) (5)

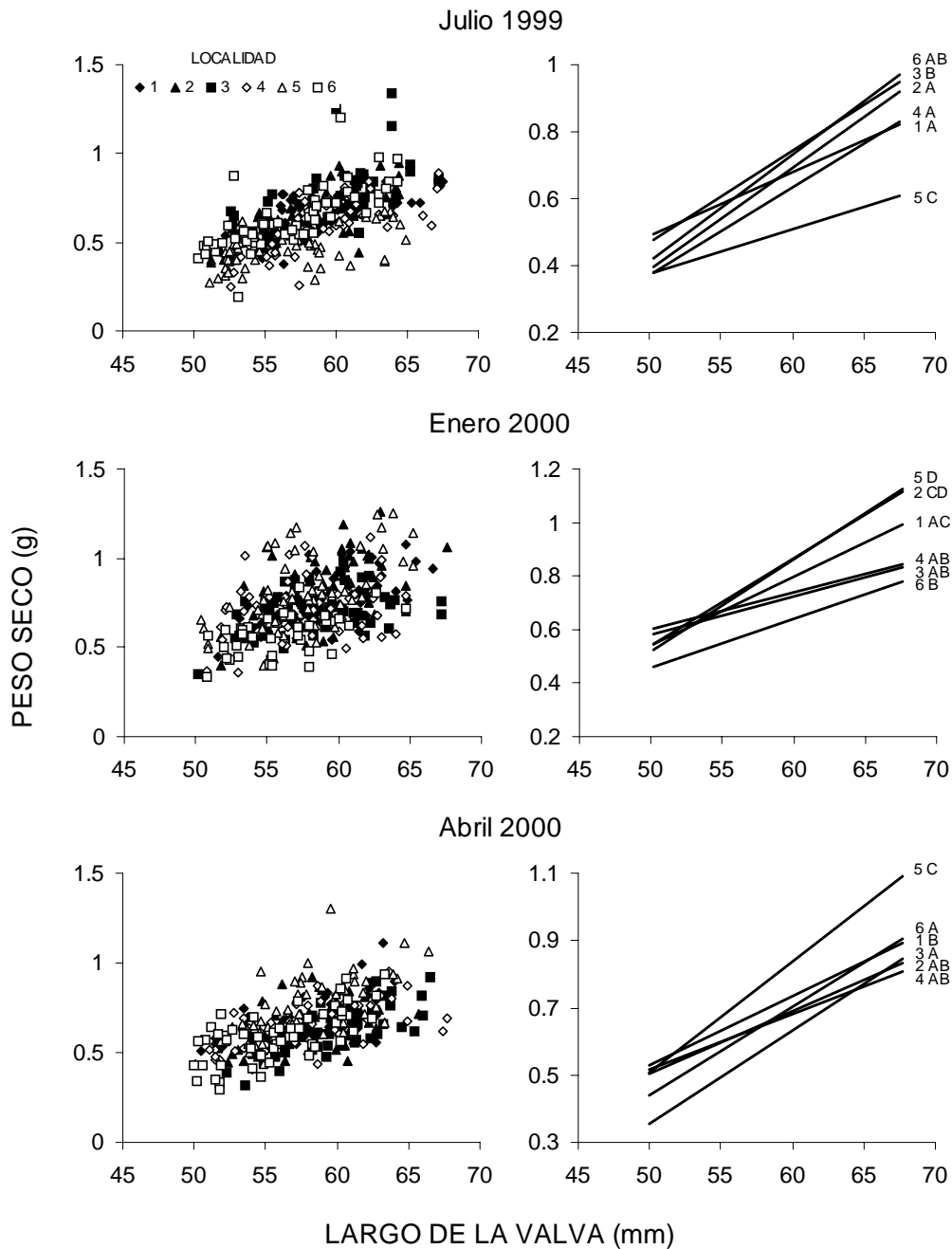


Figura 1. Relación entre el peso seco de peso seco de carne y largo de la valva en la almeja navaja *Tagelus plebeius* para cada localidad y fecha de muestreo Izquierda: Valores de peso seco graficados en relación al largo de las valvas Derecha: Ajuste lineal de los datos mostrados en la izquierda. Curvas graficadas con el mismo color y/o patrón de línea nos son significativamente diferentes ($p > 0.05$) de acuerdo con tests de paralelismo seguidos por tests de Tukey. Los números al lado de cada curva indican la localidad a la que corresponden. Localidades 1, 2, 3: Alta densidad de cangrejos, Localidades 4, 5, 6: Baja densidad de cangrejos

CAPÍTULO 2

AUSENCIA DE EFECTO DE LA EXCLUSIÓN DEL CANGREJO *CHASMAGNATHUS GRANULATA* SOBRE LA RELACIÓN LARGO-PESO DE LA ALMEJA NAVAJA *TAGELUS PLEBEIUS*

INTRODUCCIÓN

Entre los organismos infaunales, los bivalvos filtradores, por lo general, se caracterizan por su escasa movilidad lateral, lo que contrasta con la alta movilidad de muchos de los organismos que se alimentan de partículas depositadas (o “deposit feeders”). La segregación espacial entre estos dos grupos de organismos es uno de los patrones más tempranamente documentados durante el desarrollo de los estudios ecológicos en ambientes marinos de fondo blando (e.g. Sanders 1958). Diversas hipótesis fueron propuestas con el fin de explicar este tipo de patrón (i.e. “hipótesis de grupos funcionales”; Rhoads y Young 1970, Woodin 1976; Brenchley 1981, 1982, Posey 1987). Sin embargo, este patrón de segregación espacial no es generalizable a todos los bivalvos filtradores y los “deposit feeders” móviles, dado que en muchos casos se observó coexistencia entre estos dos grupos de organismos (e.g. Commito 1987, Capítulo 1; ver revisiones en Posey 1989, Snelgrove y Butman 1994).

En trabajos previos se ha observado que la coexistencia de bivalvos filtradores con “deposit feeders” de alta movilidad puede tener efectos negativos, aunque no letales, sobre los primeros. Por ejemplo, Murphy (1985) encontró que las tasas de crecimiento del bivalvo filtrador *Mercenaria mercenaria* se ven negativamente afectadas en presencia del crustáceo thalassinideo *Callinassa californiensis*, el cual construye cuevas y excava cantidades importantes de sedimento durante su alimentación. Esto sugiere que fenómenos de este tipo podrían también esperarse en otros casos de coexistencia entre bivalvos filtradores y “deposit feeders” altamente móviles.

La coexistencia entre la almeja navaja *Tagelus plebeius* y el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* es un hecho frecuente en planicies de marea de estuarios del Atlántico Sudoccidental (Gutiérrez e Iribarne 1998, Gutiérrez y Valero 2001, Capítulo 1). La almeja navaja es una especie filtradora que construye cuevas permanentes de hasta 50 cm de profundidad y que carece de movilidad lateral (Holland y Dean 1977a, b, Gutiérrez y Valero 2001). *C. granulata* es uno de los

macroinvertebrados dominantes en los estuarios de dicha región, la cual excava y mantiene cuevas semipermanentes en el intermareal, tanto en planicies de marea como en marismas (Spivak et al. 1994, Iribarne et al. 1997). En las planicies de marea, los individuos de esta especie se alimentan en base al sedimento depositado, excavando cuevas grandes (hasta 1,4 l) y móviles (hasta 5 cm día⁻¹; Iribarne et al. 1997).

Si bien *Chasmagnathus granulata* ocurre a densidades relativamente altas y presenta una de las mayores tasas de remoción de sedimento conocida para invertebrados bentónicos (hasta 5.9 kg (seco) m⁻² d⁻¹; Iribarne et al 1997), las variaciones espaciales en la relación largo-peso de la almeja navaja no están asociadas a variaciones entre localidades en la densidad de este cangrejo (Capítulo 1). Esto puede estar indicando que (a) la relación largo-peso de la almeja navaja no es afectada por la presencia de cangrejos sino por otras características del hábitat o que (b) los efectos de los cangrejos sobre la relación largo-peso de la almeja navaja se encuentran subordinados al efecto de otras características del hábitat que varían en el espacio. La única forma de poder discernir entre estas dos posibilidades es llevando adelante manipulaciones experimentales donde se altere la densidad de *C. granulata* dentro de una misma localidad, es decir, en ausencia de otras fuentes de variación. En este capítulo se reportan las respuestas de *Tagelus plebeius* (en términos de relación largo-peso) ante la exclusión experimental de *C. granulata* en una localidad densamente poblada por estos últimos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio fue llevado a cabo en un área intermareal de la laguna costera Mar Chiquita caracterizada por presentar una alta densidad de cuevas de *Chasmagnathus granulata* (ver Descripción del Área de Estudio: Fig. 1, Localidad 3), la cual está ubicada a aproximadamente 2,5 km de la desembocadura de la laguna en el mar.

Experimento y colección de los datos

Para evaluar el efecto de *Chasmagnathus granulata* sobre *Tagelus plebeius* se realizó un experimento de exclusión de cangrejos que consistió en los siguientes tratamientos: (1) cajas de alambre tejido de 90 x 90 cm (1.5 cm de apertura de malla) y 30 cm de alto cuyas paredes fueron enterradas 10 cm para evitar el ingreso de cangrejos y, (2) cajas del mismo tamaño y forma que en (1) pero con aperturas en la malla que permitían el acceso de cangrejos, de manera de controlar el efecto de caja. Se realizaron diez réplicas de cada tratamiento. La distancia entre unidades experimentales fue de al menos 4 m. La densidad de cuevas de *C. granulata* en el área de estudio no mostró mayor variación varió durante el período experimental, siendo, en promedio, de 4.73 (DS = 1.10) al comienzo del experimento (22 de Enero de 2003) y 4.27 (DS = 1.03) al final del mismo (29 de Marzo de 2003; n = 15 en ambos casos). Al final del período experimental, las cajas de alambre fueron removidas y las unidades experimentales fueron excavadas, colectándose entre tres y siete almejas por unidad experimental y dentro del rango de largo de valva entre 60 y 65 cm. De dichas almejas, se tomaron tres de ellas de manera de tener el mismo número de almejas por cada unidad experimental. La distribución de frecuencias de tallas de las almejas analizadas no difirió significativamente entre tratamientos (Test de Kolmogorov-Smirnov: $D_{\max} = 0.09$, n = 30, $p > 0.05$) El largo de las almejas fue medido a lo largo del eje antero-posterior con una precisión de 0.01 mm, y su carne fue removida de las valvas mediante una breve inmersión en agua hirviendo. La carne de cada almeja individual fue secada por separado a 50°C durante 48 h y luego se determinó su peso seco.

Análisis de los datos

La comparación de la media de dos tratamientos supone la utilización de un test de t (Zar 1984). No obstante, al haberse submuestreado cada unidad experimental de manera de colectar tres almejas de cada una de las mismas, no resulta posible la realización de una prueba de t utilizando cada almeja como réplica debido a la falta de independencia entre individuos colectados de una misma unidad experimental. Por lo tanto, y de manera de poder realizar

inferencias estadísticas a partir de todos los individuos colectados, se realizó un remuestreo iterativo de los datos (1000 iteraciones) y se generó una distribución de los valores de t observados para mil tests de t derivados de la toma al azar de un individuo por unidad experimental en base a una técnica de Monte Carlo (Manly 1997). El percentil correspondiente al valor crítico de t dentro de la distribución de valores de t observados generada mediante el remuestreo se utilizó para determinar la probabilidad de rechazo de la hipótesis nula de ausencia de diferencias entre ambos tratamientos en la relación largo peso de las almejas. Se consideró como criterio para rechazo de la hipótesis nula un número de tests no significativos menor al 5 %.

RESULTADOS

Seiscientos setenta de los mil tests de t realizados mediante el remuestreo aleatorio de una de las tres almejas colectadas en cada unidad experimental arrojaron un valor del estadístico t menor al valor crítico, lo que permite concluir que la relación largo-peso de la almeja navaja no se vio significativamente afectada por la exclusión de cangrejos.

DISCUSIÓN

La carencia de movilidad lateral en *Tagelus plebeius* (Holland et al. 1977a,b, Gutiérrez y Valero 2001) sugeriría *a priori* que esta especie podría verse altamente afectada por organismos con una alta capacidad de remoción del sedimento, tal como es el caso de *Chasmagnathus granulata* (Iribarne et al 1997). Para una densidad de cangrejos como la observada durante este estudio (i.e. 5 ind . m⁻²), una tasa de recambio de cuevas del 20 % por día (ver Iribarne et al. 1997) y asumiendo que los disturbios (cueva mas montículo de sedimento adyacente) realizados por cangrejos individuales ocupan un área de 0.01 m², debería esperarse que el disturbio por cangrejos haya afectado el total del área estudiada en 100 días. Mas aún, esto sería una subestimación dado que el área disturbada en asociación a una cueva individual (esto es, cueva y montículo) puede alcanzar los 0.25 m² (obs. pers.) y que, a la vez, en dicha estimación no se están teniendo en cuenta otros disturbios ocasionados por cangrejos, como los relacionados a la

excavación de partículas alimentarias, los cuales ocurren preferentemente en asociación a los orificios sifonales de las almejas y a tasas mayores que la excavación de cuevas (ver Capítulo 4). Todo esto sugiere que la totalidad de las almejas en el área de estudio se han visto afectadas por la actividad cavadora de *C. granulata* al menos en una oportunidad durante los 66 días que duró el experimento.

Los resultados de este experimento indican que, a pesar de la relevancia espacial del disturbio causado por *Chasmagnatus granulata*, la exclusión de este cangrejo no tiene efecto sobre la relación largo-peso de la almeja navaja. Sin embargo, es importante tener en cuenta la escala espacial de este experimento a la hora de interpretar este resultado. La exclusión de cangrejos mediante clausuras de tamaño similar al utilizado en este experimento permitiría remover aquellos efectos de los cangrejos a la escala del disturbio individual, como por ejemplo los mediados por mecanismos como la disrupción de las galerías sifonales o las cuevas de las almejas (Brenchley 1980, 1981) o la disminución en el tiempo de alimentación (Nakaoka 2000). No obstante, posibles mecanismos de efecto asociados al efecto agregado de los cangrejos en el hábitat, como podrían ser los cambios en las características y el transporte del sedimento (Botto e Iribarne 2000) o en el nivel de sedimentos en suspensión en la columna de agua (Rhoads y Young 1970, Aller y Dodge 1974), no serían removidos mediante la exclusión de cangrejos a una escala espacial pequeña. En tal caso, debe considerarse que los efectos de la exclusión de cangrejos llevada a cabo mediante este experimento afecta a una proporción mínima (aproximadamente el 1%) del área de estudio, por lo que el efecto colectivo de los cangrejos sobre el hábitat (así como los mecanismos de efecto de los cangrejos sobre las almejas mediados por ellos) no se verían mayormente afectados por la exclusión de cangrejos a la escala espacial en que fue llevada a cabo en este estudio (i.e. efecto de dilución, Hall 1994). Para evaluar este tipo de efectos sería necesaria la remoción de cangrejos a una escala compatible con la escala a la que ocurren los agregamientos de cuevas de cangrejos, lo que resultaría imposible debido a limitantes logísticas y

acaso éticas. Por lo tanto, en esta instancia solo es posible concluir que *Chasmagnathus granulata* no tiene efecto sobre *Tagelus plebeius* mediante mecanismos relacionados con la escala a la que ocurren los disturbios individuales, lo que no implica en lo mas mínimo la imposibilidad de efectos a la escala de las agregaciones de cangrejos.

El resultado de este experimento tiene implicancias en términos de la aplicabilidad de las hipótesis de grupos funcionales a la coexistencia e interacciones entre *Chasmagnathus granulata* y *Tagelus plebeius*. Mas precisamente, la ausencia de efectos de *C. granulata* sobre *T. plebeius* a la escala de los disturbios individuales no se ajusta con lo propuesto por las hipótesis relacionadas al modo de movilidad, las cuales indican la disrupción de estructuras sedimentarias creadas por organismos sedentarios (tal como es el caso de las galerías sifonales y cuevas en *T. plebeius*) como el mecanismo responsable del efecto de los organismos cavadores móviles sobre los organismos sedentarios (Brenchley 1980, 1981, Posey 1987). Asimismo, esto sugiere que la reconstrucción de galerías sifonales y cuevas no tendría un costo energético significativo para *T. plebeius*. Las predicciones de otras hipótesis como la del amensalismo entre grupos tróficos (Rhoads y Young 1970) o la de interacciones adulto-larva (Woodin 1976), las cuales proponen la resuspensión del sedimento como mediador de los efectos de los “deposit-feeders” sobre los organismos filtradores, no pueden ser descartadas debido el nivel de sedimentos en suspensión en este caso sería el resultado de la actividad agregada de los organismos a una escala espacial mayor que la que puede ser analizada mediante el experimento realizado. No obstante, *C. granulata* realiza gran parte de la actividad excavatoria asociada al mantenimiento de sus cuevas durante la marea baja, depositando eventualmente montículos de sedimento fino y cohesivo sobre la superficie, el cual no sería fácilmente resuspendido por las corrientes de marea (Por ej. Iribarne et al. 1997, Botto e Iribarne 2000). Esto sugiere como poco probable la existencia de un efecto sobre *T. plebeius* que esté mediado por altos niveles de sedimento en suspensión debidos a la actividad excavatoria de *C. granulata*.

CAPÍTULO 3

LAS GALERÍAS DE SALIDA DE LOS SIFONES DE LA ALMEJA NAVAJA *TAGELUS PLEBEIUS* COMO HÁBITAT PARA JUVENILES DEL CANGREJO CAVADOR *CHASMAGNATHUS GRANULATA*

INTRODUCCIÓN

Los estadios juveniles de los crustáceos decápodos así como las especies de escaso tamaño pertenecientes a este grupo se encuentran comunmente asociadas a hábitats que presentan una compleja estructura tridimensional, tales como marismas (Zimmerman et al. 1983), praderas de pastos marinos (Thomas et al. 1990), manglares (Wilson 1989), arrecifes (Gore et al. 1978), bancos de valvas de moluscos (Gunderson et al. 1990), restos de vegetación leñosa (Everett y Ruiz 1993) o gravas (Wahle y Steneck 1991). Esta tridimensionalidad del hábitat provee refugios ante predadores a la vez que minimiza los efectos de fuerzas ambientales responsables de stress físico o fisiológico (Kneib 1984) y, por lo tanto, disminuye el riesgo de mortalidad para estos organismos (Heck y Thoman 1981, Fernández et al. 1993a). Mas allá de que la mortalidad diferencial suele determinar en gran medida la mayor densidad de decápodos en hábitats estructuralmente complejos (Johns y Mann 1987, Fernández et al. 1993a), a menudo las larvas de decápodos seleccionan activamente estos hábitats como sitios de asentamiento (Botero y Atema 1982, Fernández et al. 1993a, Fernández et al. 1994) en incluso decápodos juveniles pueden mostrar este comportamiento (Johns y Mann 1987, Fernández et al. 1993a).

El cangrejo grápsido *Chasmagnathus granulata* Dana es uno de los macroinvertebrados dominantes en estuarios del Atlántico Sudoccidental (Boschi 1964). Se distribuye entre Río de Janeiro (23° S, Brasil) y el Golfo San Matías (41° S, Argentina; Boschi 1964). Es una especie gregaria que excava y mantiene cuevas semipermanentes en el área intermareal, tanto en planicies de marea como en marismas (Spivak et al. 1994, Iribarne et al. 1997). Debido a sus altas densidades (hasta 30 adultos m⁻²; J. Gutiérrez obs. pers.) y el efecto de su actividad bioturbadora en las características del sedimento (Botto e Iribarne 2000) y la estructura de la comunidad bentónica (Botto e Iribarne 1999) esta especie podría jugar un rol sustancial como determinante de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas estuariales del Atlántico Sudoccidental. La almeja navaja *Tagelus plebeius* Solander es una especie infaunal que habita a una profundidad

considerable en el sedimento (hasta 80 cm de profundidad) mediante la construcción de cuevas permanentes (Holland y Dean 1977). Esta especie se distribuye en ambientes estuariales de la costa occidental del Atlántico desde Carolina del Norte (34° N, Estados Unidos; Holland y Dean 1977) hasta el Golfo San Matías (41° S, Argentina; Iribarne y Botto 1997) alcanzando densidades de hasta 200 ind m⁻² (Holland y Dean 1977, Iribarne et al. 1998) y coexiste con *C. granulata* en planicies de marea de ambientes ubicados dentro del rango de distribución de estos últimos. Este patrón de coexistencia sugiere posibles interacciones entre ambas especies.

Tanto megalopas recientemente asentadas como juveniles de *Chasmagnathus granulata* se encuentran a altas densidades en asociación con las cuevas de adultos coespecíficos (Spivak et al. 1994). Sin embargo, durante observaciones realizadas luego de un evento de asentamiento se notó la presencia de juveniles de *C. granulata* habitando las galerías de salida de los sifones de almejas navaja *Tagelus plebeius*. El objetivo de este trabajo es el de describir el patrón de uso de galerías de sifones de *T. plebeius* por parte de *C. granulata* considerando: (1) tamaño de los cangrejos que usan este microhábitat, (2) sifón correspondiente a la galería ocupada por estos (inhalante o exhalante), (3) diferencias entre galerías sifonales ocupadas y no ocupadas por estos, y (4) proporción de galerías sifonales ocupadas por cangrejos y densidad de cangrejos utilizando galerías sifonales en áreas con distinta densidad de cangrejos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los muestreos fueron llevados a cabo hacia finales del verano de 1998 en dos áreas intermareales de la laguna Mar Chiquita (ver Descripción del Área de Estudio: Fig. 1, Localidades 3 y 6), localizadas aproximadamente a 2,5 km de la desembocadura de la laguna en el mar. Ambos sitios presentaban sedimentos limo-arenosos pero diferían marcadamente en la densidad de cuevas de *C. granulata* (Localidad 3: $x = 6.98$ cuevas m⁻², DS = 5.41; Localidad 6: $x = 0.58$ cuevas • m⁻², DS = 1.72) y en el porcentaje de área cubierta por depresiones del sedimento

que mantienen agua durante la marea baja (L3: $x = 51.2 \%$, $DS = 25.4$; L6: $x = 3.2 \%$, $DS = 3.01$).

Muestreos de campo

Se realizó un muestreo al azar utilizando unidades muestrales cuadradas de 4 m^2 tanto en el sitio de alta ($n = 8$) como el de baja densidad de cangrejos ($n = 10$). Se contó el número total de orificios correspondientes a las galerías sifonales de *Tagelus plebeius* en cada unidad muestral. En el sitio de baja densidad de cangrejos, diez pares de orificios sifonales fueron tomados al azar de cada unidad muestral, se midió su diámetro con una precisión de 0.01 mm y se determinó -en base a la posición de la almeja en su cueva- si se trataba del orificio correspondiente al sifón inhalante o exhalante. Luego, estos orificios sifonales fueron excavados cuidadosamente, registrándose el ancho del cefalopereion de los cangrejos obtenidos (precisión 0.01 mm), así como la galería sifonal en la que estos fueron hallados (inhalante o exhalante) y la presencia o no de cámaras laterales a la galería sifonal. Los restantes pares de orificios sifonales en cada unidad experimental del sitio de baja densidad de cangrejos así como todos los pares de orificios sifonales encontrados en las unidades experimentales del sitio de alta densidad fueron excavados pero solo para determinar presencia o ausencia de cangrejos.

Análisis de los datos

La hipótesis nula de ausencia de diferencias en el número de pares de orificios sifonales entre los sitios de alta densidad y baja densidad fue evaluada con el test de Mann-Whitney (Conover 1980). El test binomial (Conover 1980) se usó para evaluar diferencias en la proporción de cangrejos ocupando galerías sifonales correspondientes al sifón inhalante o exhalante. El test de Wilcoxon (Conover 1980) se utilizó para evaluar diferencias entre los diámetros del orificio ocupado por el cangrejo y el complementario de su par, mientras que el test de Mann-Whitney (Conover 1980) fue utilizado para evaluar diferencias en la relación: diámetro del orificio sifonal mayor/diámetro del orificio sifonal menor entre pares de orificios sifonales en los que se ha

hallado un cangrejo y pares de orificios sifonales vacantes. Se utilizó análisis de correlación (Zar 1984) para evaluar la existencia de asociación entre el tamaño de los cangrejos (ancho de cefalopereion) y el diámetro del orificio sifonal en el que estos fueron encontrados. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en el ancho de cefalopereion entre cangrejos ocupando galerías con y sin cámara lateral fue evaluada mediante un test de t (Zar 1984). La posible asociación entre el número de orificios sifonales en una unidad muestral y el número de cangrejos por par de orificios sifonales en la misma unidad muestral fue evaluada mediante análisis de correlación (Zar 1984). El test de Mann-Whitney (Conover 1980) se utilizó para evaluar diferencias entre los sitios de alta y baja densidad en (1) la densidad de cangrejos ocupando orificios sifonales y, (2) en la relación: número de pares de orificios sifonales ocupados por cangrejos/número total de pares de orificios sifonales. Se utilizaron tests de Shapiro-Wilk (Zar 1984) para evaluar normalidad y tests de Levene (Underwood 1997) para evaluar homocedasticidad de los datos.

RESULTADOS

La densidad de pares de orificios de salida de los sifones de la almeja navaja *Tagelus plebeius* difirió significativamente entre sitios (Alta densidad: $x = 43.56$ pares $\cdot m^{-2}$, DS = 5.41; Baja densidad: $x = 12.86$ pares $\cdot m^{-2}$, DS = 10.06; test de Mann-Whitney: $Z = -6.42$, $p < 0.01$). Los cangrejos colectados presentaron un ancho de cefalopereion entre 1.9 y 4.5 mm (2° a 8° estadio; de acuerdo con Rieger y Nakagawa 1995). Se encontró una proporción significativamente mayor (86.67 %) de cangrejos ocupando el orificio correspondiente al sifón inhalante (Test binomial: $t_1 = 26$, $t_2 = 4$, $n = 30$, $p < 0.001$). Los orificios sifonales ocupados por cangrejos se caracterizaron por un diámetro significativamente mayor que el orificio desocupado (Test de Wilcoxon: $Z = 4.31$, $p < 0.001$, Fig. 1A), y la relación entre los diámetros del orificio mayor y del orificio menor fue significativamente mayor en pares de orificios ocupados por cangrejos (Test de Mann-Whitney: $Z = -6.85$, $p < 0.001$, Fig. 1B). Se encontró una relación positiva significativa entre el ancho del cefalopereion del cangrejo y el diámetro del orificio sifonal ocupado por estos ($r^2 =$

0.80, $gl = 1, 28, p < 0.001$, Fig. 2). El 36.67 % de los cangrejos colectados había construido una cámara lateral a la galería sifonal a una profundidad entre los 4.5 y los 8 cm y todas estas cámaras se encontraron asociada a la galería correspondiente al sifón inhalante. Los cangrejos encontrados en galerías sifonales con cámara lateral fueron significativamente mas grandes que aquellos colectados de galerías sifonales sin cámara lateral (Test de t: $t = -5.78, gl = 28, p < 0.001$, Fig. 3). No se encontró relación significativa entre el número de pares de orificios sifonales en las unidades muestrales y el número de pares ocupados por cangrejos ($r^2 = 0.07, gl = 1, 19, p > 0.05$). El porcentaje de pares de orificios ocupados por juveniles de *Chasmagnathus granulata* fue significativamente mayor en el área con baja densidad de cangrejos (Baja densidad: $x = 31.24 \%$, $DS = 5.38$; Alta densidad: $x = 8.52 \%$, $DS = 2.34$; Test de Mann-Whitney: $Z = -3.55, p < 0.001$; Fig. 4), pero la densidad de cangrejos ocupando orificios sifonales no difirió entre sitios (Baja densidad: $x = 3.87$ cangrejos m^{-2} , $DS = 0.83$; Alta densidad: $x = 3.4$ cangrejos m^{-2} , $DS = 1.51$; Test de t: $t = 0.79, gl = 16, p > 0.05$).

DISCUSIÓN

El asentamiento de larvas de crustáceos decápodos es primariamente un proceso activo en el cual las larvas eligen sitios de asentamiento en base a las características del sedimento o estímulos químicos (Castro 1978, Botero y Atema 1982). Experimentos de laboratorio han demostrado que las megalopas de *Chasmagnathus granulata* nada activamente bajo condiciones de corriente similares a las que encontrarían en el campo, lo que sugiere que estas son capaces de seleccionar sitios de asentamiento (Valero 1998). Además, altas densidades de megalopas recién asentadas y cangrejos juveniles se encuentran asociados a cuevas de adultos (Spivak et al. 1994). Asimismo, la metamorfosis de megalopas de *C. granulata* ocurre mas tempranamente en presencia de estímulos químicos derivados de sus coespecíficos (Gebauer et al. 1997). Todas estas evidencias sugieren que las megalopas de que esta especie es capaz de seleccionar su sitio de asentamiento y que esta selección ocurriría a partir de estímulos químicos derivados de sus

coespecíficos. En este contexto, la presencia de juveniles de *C. granulata* en las galerías sifonales de la almeja navaja no puede ser entendida como el resultado del asentamiento selectivo de megalopas. No obstante, podría establecerse una hipótesis alternativa en basada en la competición entre cohortes. El asentamiento de *C. granulata* ocurre entre diciembre y junio mostrando picos en su intensidad (Luppi et al. 2001). Por lo tanto, existe un potencial para que haya interacciones entre cohortes. Por ejemplo, las cohortes del cangrejo *Cancer magister* que se asientan mas tempranamente reducen la abundancia de las cohortes subsiguientes en bancos artificiales de valvas de ostras y promueven la migración de los juveniles en estadíos mas tempranos de desarrollo hacia las planicies de marea adyacentes (Fernández et al. 1993b). Los juveniles de *C. granulata* en estadíos tempranos de desarrollo son objeto de canibalismo por parte de juveniles mayores a ellos (Luppi et al. 2002) y, por lo tanto, es probable que exista migración desde las cuevas de adultos hacia otros habitats (como las galerías sifonales de las almejas navaja) por parte de los cangrejos que se asientan hacia finales del verano.

Sin embargo, la posibilidad de un asentamiento directo por parte de megalopas de *Chasmagnathus granulata* en las galerías sifonales de la almeja *Tagelus plebeius* no puede ser descartada. Sedimentos limo-arenosos - como los de nuestras áreas de estudio - promueven una metamorfosis mas temprana en las megalopas de *C. granulata* en comparación con sedimentos mas gruesos y mas allá de que - bajo condiciones de laboratorio - el tiempo mínimo hasta la muda metamórfica ocurra cuando el sustrato limo-arenoso se encuentra en combinación con estímulos químicos de adultos, los sedimentos limo-arenosos por si solos tiene un efecto importante (Gebauer et al. 1997). Asumiendo que el sustrato limo-arenoso por si solo puede inducir el asentamiento de *C. granulata*, este no debería estar restringido solamente a las cuevas de adultos. Por otro lado, Gebauer et al. (1997) también encontraron que sustrato artificial del tamaño de grano correspondiente a los sedimentos limo-arenosos no acelera el tiempo hasta la muda metamórfica de la manera que lo hace el sustrato natural, lo que sugiere que las

características del sedimento que son relevantes para inducir la metamorfosis no tienen que ver con el tamaño de grano (ver Pawlik 1992). Las cuevas de *C. granulata* y las depresiones en las que se ubican los orificios sifonales de *T. plebeius* presentan sedimentos mas ricos en material orgánica que aquellos de sus alrededores, debido a que funcionarían como trampas para el material transportado por las corrientes (ver Capítulo 4). Teniendo en cuenta que estos cangrejos se alimentan de partículas depositadas en el fondo (“deposit feeding”), no sería extraño que altos niveles de materia orgánica estimulen su asentamiento. Alternativamente, las larvas podrían responder a factores hidrodinámicos (Pawlik 1992). Depresiones en el sustrato (como las cuevas o los orificios sifonales) se comportan como ambientes protegidos del flujo hidrodinámico (DePatra y Levin 1989). Flujos de escasa intensidad se encuentran comúnmente asociados a hábitats con una estructura tridimensional compleja (Por ej, bancos de ostras; Wright et al. 1991) los cuales pueden proveer refugios a decápodos juveniles. Por ejemplo, las megalopas del cangrejo *C. magister* son capaces de seleccionar positivamente condiciones de flujo de poca intensidad (Por ej. Fernández et al. 1994). Asimismo, la metamorfosis de megalopas del cangrejo *Callinectes sapidus* es acelerada por la presencia de estímulos “texturales” debidos a la presencia de pastos marinos (Forward et al. 1994). Tanto las cuevas como los orificios sifonales podrían producir efectos similares sobre las megalopas de *C. granulata*.

Los orificios sifonales ocupados por los juveniles de *Chasmagnathus granulata* se encuentran modificados respecto a su complementario. Los cangrejos agrandan el diámetro de los orificios sifonales que ellos ocupan y los de mayor tamaño excavan cámaras laterales. Esto podría ocurrir como resultado de la provisión de espacio tanto para el cangrejo como para el sifón extendido. De la misma manera, el crustáceo thalassinideo *Jaxea nocturna* habita cuevas del equiúrdo *Maxmuelleria lankesteri* modificándolas mediante la excavación de ramificaciones laterales (Nickell et al. 1994). Además, se propuso también que *J. nocturna* posiblemente se beneficie por la actividad irrigatoria del equiúrdo, las cuales proveerían tanto oxígeno como alimento (Nickell

et al. 1994). Del mismo modo, los cangrejos pinnotéridos *Pinnixa schmitti* y *Scleroplax granulata* se comportan como comensales en cuevas del langostino *Upogebia pugettiensis*, el cual se alimenta de las partículas en suspensión que son llevadas a la cueva mediante su actividad irrigatoria (Kozloff 1987). Por lo tanto, la mayor proporción de juveniles de *C. granulata* en orificios sifonales correspondientes al sifón inhalante podría deberse a selección por parte del cangrejo en favor de un sitio con mayor cantidad de partículas alimenticias. Sin embargo, no es sabido hasta que punto atributos de las almejas se verían afectados como para determinar si la relación es comensalística o parasítica.

Es también para destacar que el porcentaje de orificios sifonales ocupados por juveniles de *Chasmagnathus granulata* fue mayor en el sitio de baja densidad de cuevas de adultos. Este patrón indica que cuando la estructura tridimensional del hábitat es escasa, estructuras sedimentarias de pequeña escala pueden ser importantes como sitios de asentamiento o refugio para estas especies. Es también probable que la estrategia de asentarse dentro de las galerías construidas por bivalvos u otros invertebrados sea un fenómeno bastante común. Por ejemplo, juveniles del cangrejo *Cancer magister* fueron encontrados dentro de las galerías de langostinos cavadores en el estuario de Grays Harbor (Washington, USA; O. Iribarne, obs. pers.). Sin embargo, su importancia no ha sido nunca cuantificada.

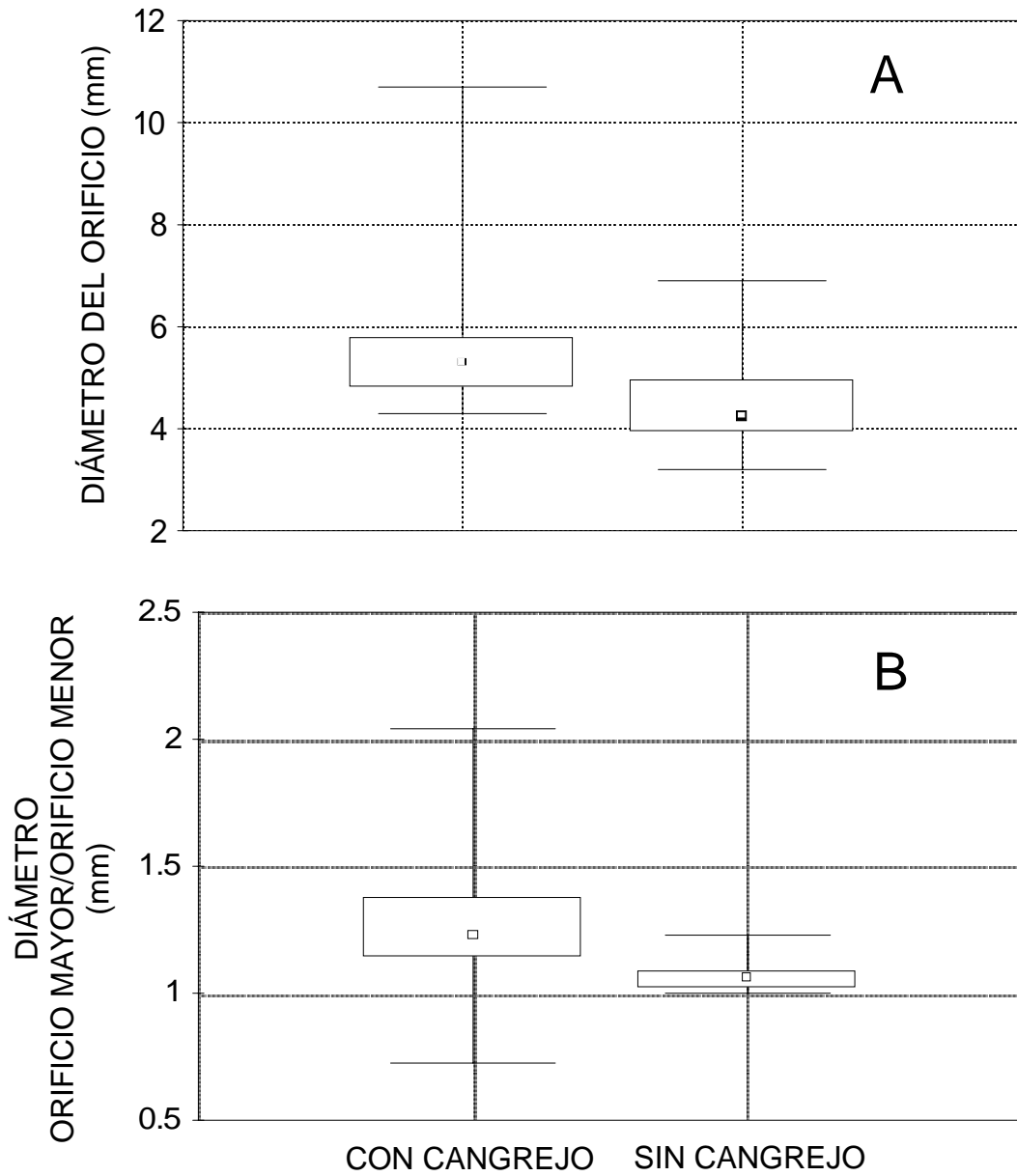


Figura 1. Box plots mostrando (A) el diámetro de los orificios sifonales ocupados por juveniles de *Chasmagnathus granulata* y su complementario del par, y (B) la relación entre los diámetros del orificio mayor y el orificio menor de pares de orificios ocupados y no ocupados por cangrejos.

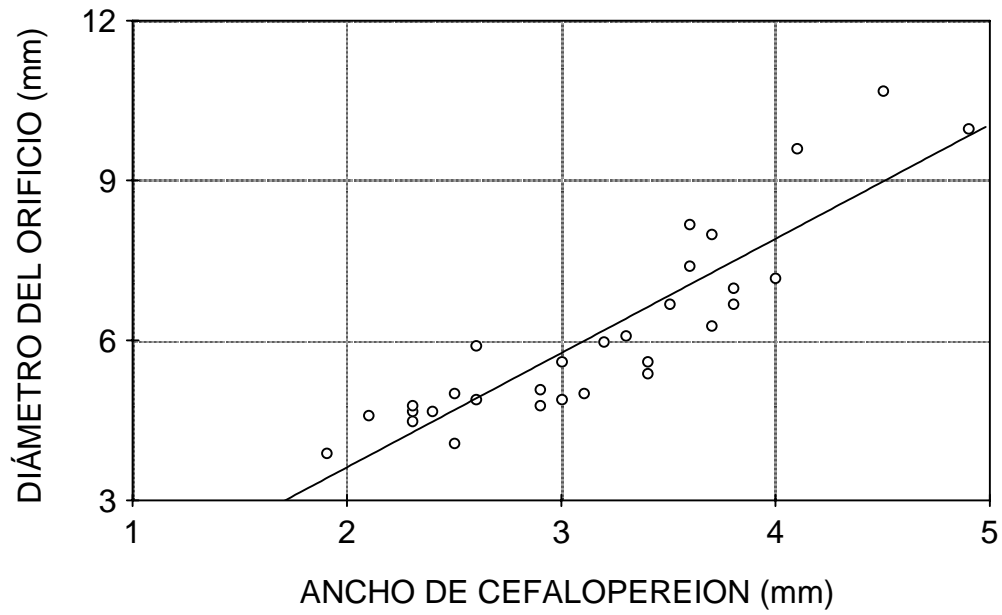


Figura 2. Relación entre el ancho de cefalopereion de *Chasmagnathus granulata* y el diámetro del orificio sifonal ocupado por ellos

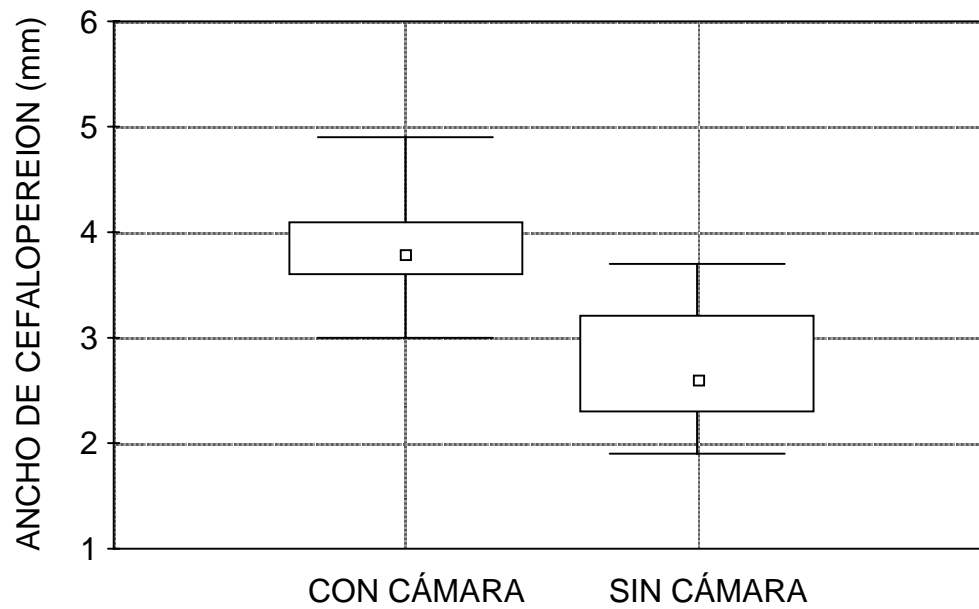


Figura 3. Box plots mostrando el ancho de cefalopereion de juveniles de *Chasmagnathus granulata* encontrados en orificios sifonales de almejas con y sin cámara lateral.

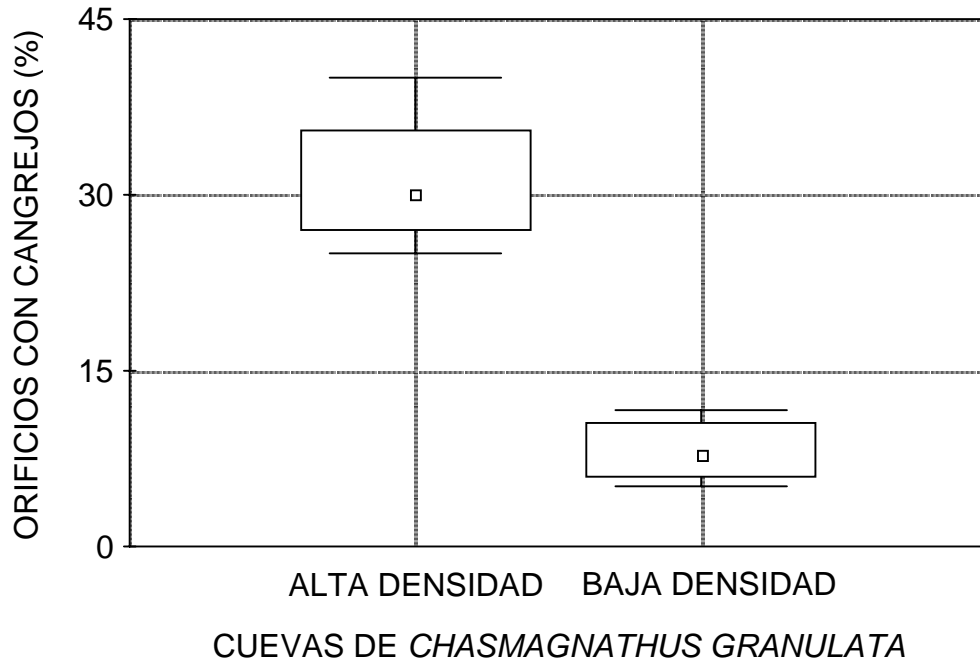


Figura 4. Box plots mostrando la proporción de pares de orificios sifonales de almejas navaja ocupados por juveniles *Chasmagnathus granulata* en el sitio con alta y el sitio con baja densidad de cuevas de adultos.

CAPÍTULO 4

LA MODIFICACIÓN DEL SEDIMENTO POR LA ALMEJA NAVAJA *TAGELUS PLEBEIUS* AFECTA EL PATRÓN ESPACIAL DE EXCAVACIÓN DEL CANGREJO *CHASMAGNATHUS GRANULATA*

INTRODUCCIÓN

Los organismos son capaces de modificar el estado físico de materiales bióticos o abióticos mediante su presencia, sus actividades o ambos, afectando la disponibilidad de recursos para otros organismos (i.e. ecosystem engineering, Jones et al. 1994, 1997). Los organismos que actúan como ingenieros de ecosistemas son ,al mismo tiempo, agentes de heterogeneidad que generan variación espacial y temporal en la disponibilidad de recursos para otros organismos. (Jones et al. 1997, Pickett et al. 2000). Mas allá de que el rol de los ingenieros de ecosistemas como fuente de heterogeneidad ambiental está recibiendo mayor atención (Pickett et al. 2000, Wright et al. 2002), las consecuencias de la heterogeneidad generada por un ingeniero de ecosistemas sobre las actividades de otros organismos no ha recibido demasiada atención.

En ambientes marinos de fondo blando, los organismos bentónicos suelen ser importantes ingenieros de ecosistemas debido a su actividad excavatoria (Por ej. Levinton 1995). Las cuevas, depresiones o montículos resultantes de la actividad cavadora de estos organismos se encuentra entre los elementos estructurales mas importantes en estos ambientes (Sebens 1991). Por si mismos, estos constructos animales introducen heterogeneidad a escalas que van de milímetros a metros, pero incluso a esa escala pequeña pueden influenciar los patrones de asentamiento, reclutamiento o uso de hábitat por parte de otros organismos (Por ej. DePatra y Levin 1989, Sun y Fleeger 1994, Gutiérrez e Iribarne 1998). En particular, las depresiones funcionan como trampas para partículas que son transportadas pasivamente en la columna de agua (Nowell y Jumars 1984, Yager et al. 1993). A menudo, las depresiones acumulan partículas de detrito y microalgas que son transportados en suspensión o como carga de fondo (Por ej. Van Blaricom 1978, Botto e Iribarne 2000, Botto 2001). La variación espacial y temporal en la disponibilidad de partículas orgánicas afecta el comportamiento de organismos que se alimentan de partículas depositadas (o “deposit-feeders”). Los sedimentos marinos son típicamente pobres en partículas orgánicas (menos de 5 % en peso; López y Levinton 1987). Los “deposit-feeders” sedentarios

generalmente responden a la variación espacial y temporal en la disponibilidad de partículas alterando sus tasas de ingestión (Taghon y Jumars 1984, Jumars y Self 1986). No obstante, la selección de parches aparece como la estrategia alternativa cuando se trata de “deposit-feeders” de alta movilidad (ver Jumars 1993).

El cangrejo grápsido *Chasmagnathus granulata* es una especie cavadora que habita marismas y planicies de marea de estuarios del Atlántico Sudoccidental desde Río de Janeiro (Brasil; 28°S) hasta el golfo San Matías (Argentina, 41°S; Spivak et al. 1994). Los cangrejos que habitan en planicies de marea construyen cuevas semipermanentes con forma de embudo de una profundidad menor a los 20 cm y se alimentan de partículas depositadas (Iribarne et al. 1997, Botto 2001). Altas densidades de cuevas de esta especie son encontradas con frecuencia en planicies de marea donde los sedimentos son ricos en limo y arcilla (aproximadamente el 90% de su peso seco) y presentan un contenido de material orgánica que va del 3 al 5%. (Botto e Iribarne 2000). No obstante, se encontró que el sedimento atrapado en cuevas artificiales (embudos plásticos de distintos tamaños) presenta un contenido de materia orgánica que va del 5 al 7%, lo que indica que las cuevas de estos organismos son eficientes como trampas de materia orgánica (Botto e Iribarne 2000, Botto 2001). Mediante análisis de isótopos estables se constató que las partículas atrapadas en las cuevas de estos cangrejos corresponden a detritos vegetales provenientes de las marismas adyacentes y que, por otro lado, esas partículas son una importante fuente de alimento para estos cangrejos (Botto 2001). Por último, al contrario que otros invertebrados cavadores que no se alejan de sus cuevas para alimentarse (Por ej. algunos cangrejos violinistas; Crane 1975), *C. granulata* se aparta de sus cuevas, particularmente durante la marea alta (Martinetto 2001).

Durante observaciones previas a este trabajo, se detectó que *Chasmagnathus granulata* se alimenta de los sedimentos superficiales de las planicies de marea al apartarse de sus cuevas, lo que genera una pequeña hoyo rodeado por el sedimento removido. Un aspecto interesante de este

comportamiento es que una proporción significativa de estas depresiones se encuentra sobre los orificios de salida de los sifones de la almeja navaja *Tagelus plebeius*. Esta almeja es un bivalvo filtrador que excava cuevas de hasta 60 cm de profundidad y se distribuye en ambientes estuariales desde Carolina del Norte (34°N, USA) hasta el Golfo San Matías (41°S, Argentina; ver Gutiérrez e Iribarne 1999). Los orificios de salida de los sifones de esta almeja normalmente se encuentran ubicados dentro de depresiones poco profundas, lo que sugiere que estos cangrejos podrían estar aprovechando el mayor contenido orgánico del sedimento de estas depresiones. En base a esta observación se hipotetiza que la heterogeneidad en los sedimentos de la planicie de marea debida a las depresiones asociadas a los orificios de salida de los sifones de *T. plebeius* tendría efecto sobre el patrón espacial de excavación de *C. granulata*. Para evaluar esta hipótesis así como para elucidar distintos aspectos relacionados al mecanismo de esta interacción abordaremos las siguientes preguntas: (1) existe relación causal entre la presencia de almejas y las depresiones asociadas con sus orificios sifonales; (2) son estas depresiones sitios preferidos para la excavación por parte de *C. granulata*; (3) presentan estas depresiones un mayor contenido de materia orgánica que los sedimentos de sus alrededores y (4) es la frecuencia de excavación por parte de este cangrejos afectada por el contenido de materia orgánica en el sedimento de depresiones asociadas almejas y el sedimento fuera de estas?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio fue llevado a cabo en un área intermareal de la laguna costera Mar Chiquita caracterizada por presentar una alta densidad de cuevas de *Chasmagnathus granulata* (ver Descripción del Área de Estudio: Fig. 1, Localidad 1), la cual está ubicada a aproximadamente 3 km de la desembocadura de la laguna en el mar.

Descripción de las depresiones asociadas a las almejas y de los hoyos generados por cangrejos durante su alimentación

Para comparar la morfología de las depresiones asociadas con almejas (DAA) y los hoyos derivados de alimentación de cangrejos (HAC), se midió su diámetro máximo y mínimo, su profundidad y su volumen ($n = 31$). En el caso de las DAA se consideraron solo aquellas que estuvieran relacionadas con un solo par de orificios sifonales, descartándose depresiones mayores que pudieran haberse originado como la fusión entre las depresiones asociadas con dos almejas vecinas. La profundidad de ambos tipos de depresiones (DAA y HAC) fue medida con una precisión de milímetros mientras que su diámetro mayor y menor se midió con una precisión de centímetros. Para estimar su volumen, se extrajo el agua retenida en las mismas mediante una jeringa. En casos en que las depresiones no estaban completamente llenas con agua, se las llenó hasta el nivel de los sedimentos adyacentes. El área superficial de las depresiones fue estimada como la superficie de un elipse. Análisis de correlación (Zar 1984) fue utilizado para evaluar asociaciones entre: (1) área y profundidad; (2) área y volumen; y (3) diámetro mayor y diámetro menor tanto en el caso de DAA como de HAC. Tests de paralelismo seguidos por ANCOVA (Zar 1984) fueron utilizados para evaluar diferencias entre DAA y HAC en las ecuaciones de regresión correspondientes a las relaciones mencionadas anteriormente.

Relación causal entre las almejas y las depresiones asociadas a ellas

Experimento 1: Para investigar si las DAA son consecuencia de alguna actividad de parte de las almejas, se realizó un experimento con los siguientes tratamientos: (1) DAAs (diámetro menor dentro del rango de 8 y 10 cm) fueron llenadas con sedimento hasta el nivel de los sedimentos adyacentes; (2) depresiones (10 cm diámetro) fueron artificialmente creadas removiendo sedimento con un sacabocado cilíndrico hasta una profundidad de 1 cm y luego fueron rellenas con sedimento como en (1) para controlar los efectos de este relleno, (3) dado que se utilizaron estacas de alambre para demarcar la posición de las unidades experimentales correspondientes a los tratamientos (1) y (2), se introdujeron estacas en sedimentos no disturbados a al menos 20 cm de la depresión mas cercana como controles del

efecto de las mismas. En los tratamientos (1) y (2), las depresiones fueron rellenadas con sedimentos extraídos de la capa superficial (hasta 1 cm de profundidad) de los alrededores de las depresiones. Las estacas de alambre fueron clavadas en el sedimento de manera de que presentaran un largo de 5 cm por encima de la superficie. Luego de dos ciclos de marea, la profundidad, el volumen y el diámetro máximo y mínimo de estas depresiones fue medido como se explicó anteriormente. Inicialmente, se instalaron doce réplicas de cada tratamiento pero, sin embargo, algunas de ellas debieron ser descartadas debido a la ocurrencia de excavación por parte de los cangrejos. En consecuencia, el número de réplicas fue 8, 7, y 8 para los tratamientos (1), (2) y (3) respectivamente. Se utilizaron tests de ANOVA (Zar 1984) para evaluar la hipótesis nula de ausencia de diferencias entre tratamientos in el área, la profundidad, el volumen y la relación diámetro menor:diámetro mayor de las depresiones encontradas. Tests de Tukey (Zar 1984) se utilizaron para evaluar diferencias entre tratamientos cuando el ANOVA fue estadísticamente significativo.

Experimento 2: La almeja navaja construye y mantiene cuevas permanentes de forma tubular que se extienden desde los 5 a 15 cm por debajo de la superficie del sedimento hasta los 50-60 cm (ver Holland y Dean 1977). En este caso se hipotetizó que los sedimentos por encima de las cuevas podrían colapsar dando lugar a las DAA. Para evaluar esta hipótesis se llevo a cabo un experimento que incluyó los siguientes tratamientos: (1) los 10 cm superficiales de sedimento fueron removidos mediante un sacabocado cilíndrico (10 cm de diámetro), se realizó una estructura similar a una cueva en el pozo realizado con el sacabocados insertando una vara de 2 cm de diámetro hasta una profundidad de 50 cm y, finalmente, el bloque de sedimento removido con el sacabocados fue ubicado nuevamente en su posición original, (2) lo mismo que en (1) pero una almeja de 60-65 mm de largo fue introducida en la cueva, (3) el sedimento fue removido con un sacabocado como en (1) y (2) y ubicado nuevamente en su lugar original pero sin realizar la cueva, de manera de controlar cualquier efecto potencial de la manipulación del sedimento, y (4)

estacas de alambre (5 cm de largo emergente) fueron introducidas en sedimentos no disturbados para controlar los efectos de las estacas que fueron utilizadas para demarcar las unidades experimentales correspondientes a los tratamientos (1), (2) y (3). En el tratamiento (2) se utilizaron almejas de 60-65 mm de largo dado que estas se encuentran en cuevas de tamaño similar al de las cuevas artificiales realizadas en este experimento.

Luego de dos ciclos de marea se midió el la profundidad, volumen y el diámetro máximo y mínimo de las depresiones halladas. Como en el caso anterior, se instalaron doce réplicas por tratamiento pero se debieron descartar algunas debido a excavación por cangrejos, lo que llevó a un diseño no balanceado de 6, 6, 7, y 10 réplicas para los tratamientos (1), (2), (3), y (4) respectivamente. La hipótesis nula de ausencia de diferencias entre tratamientos en el área, profundidad y volumen de las depresiones será evaluada con ANOVA (Zar 1984). Tests de Tukey (Zar 1984) fueron utilizadas para evaluar diferencias entre tratamientos en los casos que el ANOVA fue estadísticamente significativo.

Distribución de las depresiones generadas por cangrejos en relación a los orificios sifonales de las almejas

Un total de 250 HAC fueron relevados y la presencia o ausencia de orificios sifonales dentro de ellos fue registrada. El diámetro mayor y menor de 50 HAC asociados con orificios sifonales fue medido para luego estimar su área superficial. Al mismo tiempo, se realizó un muestreo al azar utilizando unidades muestrales cuadrangulares de 5, 10, 15, 20, 25 y 30 cm de lado ($n = 100$ en cada caso) de manera de obtener datos acerca de la presencia/ausencia de orificios sifonales de almejas a cada una de esas escalas espaciales. Estos datos nos permitieron identificar la relación funcional entre el área y la probabilidad de encontrar al menos una almeja. Mediante esta función se estimó la frecuencia a la cual se esperaba que un HAC de un tamaño de área dado estuviera localizado sobre orificios sifonales de almejas en caso de que los cangrejos excavaran al azar. Se utilizó un test de Kolmogorov-Smirnov para datos continuos (Zar 1984) para evaluar si la

distribución de frecuencias de valores de área observada para HAC localizados sobre orificios sifonales de almejas difiere de distribución de frecuencias de valores de área esperada bajo excavación al azar.

Frecuencia relativa de excavación por cangrejos en depresiones asociadas a almejas y fuera de ellas

En base a la observación de que los cangrejos son atraídos hacia objetos que sobresalen de la superficie del sedimento, se introdujeron estacas de alambre (30 cm largo, 10 cm largo emergente) asociadas con: (1) orificios sifonales de almejas, (2) HAC asociadas a orificios sifonales de almejas, (3) HAC no asociadas a orificios sifonales de almejas, (4) sedimentos planos ubicados al menos a 30 cm del par mas cercano de sifones ($n = 50$). Se tomaron datos acerca de la excavación de HAC y cuevas por parte de cangrejos al lado de estas estacas durante 5 días consecutivos. Las estacas fueron removidas una vez que se observó excavación por parte de cangrejos (ya sea de HAC o cuevas) en sus adyacencias. Tests de chi-cuadrado (Zar 1984) fueron utilizados para evaluar la hipótesis nula de ausencia de diferencias entre las frecuencias de excavación observadas y aquellas esperadas bajo excavación al azar.

Intensidad del transporte de sedimentos como carga de fondo y su relación con la persistencia de las depresiones asociadas a almejas y aquellas generadas por cangrejos

Para evaluar el efecto del transporte de sedimentos sobre la persistencia de las DAA y los HAC, se realizó un seguimiento temporal del área cubierta por depresiones individuales en simultáneo con mediciones del transporte de sedimento como carga de fondo. Se midió diariamente el diámetro mayor y menor de DAA así como de HAC no asociados a orificios sifonales de almejas ($n = 20$). Todas estas depresiones se encontraban localizadas en un área de 15 x 4 m cuyo lado mayor era paralelo a la línea de costa. Tanto en el caso de las DAA como los HAC, fueron seleccionadas para el seguimiento temporal aquellas con un diámetro máximo < 12 cm y un diámetro mínimo de > 6 cm de manera de tener valores iniciales de área dentro del

mismo rango (30 a 110 cm²) para ambos tipos de depresiones, y evitar efectos debidos a distintos tamaños iniciales. Se tomaron mediciones de profundidad, volumen y diámetro máximo y mínimo de las DAA y HAC. Cuatro trampas de sedimento construidas con tubos de PVC de 3 cm de diámetro y 40 cm de profundidad y un tapón plástico cerrando una de sus aperturas fueron enterradas en el sedimento con su apertura al ras de la superficie, de acuerdo a lo indicado por Emerson (1991). Estas trampas fueron instaladas a 2 m una de la otra dentro del área donde se ubicaban las depresiones bajo estudio. El sedimento entrampado fue muestreado diariamente, secado a 50°C durante 72 h y pesado. Mediciones de las depresiones y del transporte de sedimento como carga de fondo fueron realizadas en dos períodos de 4 días consecutivos. (6 al 9 de Febrero y 20 al 23 de Febrero de 2001) Un ANOVA de medidas repetidas (Zar 1984) fue utilizado para evaluar los efectos del tipo de depresión (i.e. DAA o HAC), día de medición, e interacción entre ambos factores en el área de las depresiones. Al observarse interacciones significativas, se utilizaron comparaciones dirigidas (“planned comparisons”) (Underwood 1997) para evaluar diferencias en los niveles de uno de los factores a niveles fijos del otro factor. Como en casos anteriores, algunas réplicas debieron ser descartadas debido a la excavación de depresiones y cuevas por parte de cangrejos que derivó en un número desigual de réplicas por celda (i.e. por combinación de “tipo de depresión” y “tiempo”). Con el fin de hacer posible la realización de un ANOVA de medidas repetidas, fue necesario descartar réplicas al azar de aquellas celdas que excedieron en número de réplicas a las celdas donde la pérdida de réplicas fue mayor. A partir de 20 réplicas en el diseño inicial, se obtuvieron 10 réplicas para el primer período experimental y 8 réplicas para el segundo de ellos.

Factores que influyen en la actividad cavadora de los cangrejos

Con el fin de identificar las variables que influyen en la actividad cavadora de los cangrejos, se realizaron doce mediciones simultáneas de las siguientes variables durante Enero y Febrero de 2002:

Frecuencia de excavación de HAC y cuevas por parte de los cangrejos: Se introdujeron estacas de alambre (30 cm largo, 10 cm largo emergente) en asociación con orificios sifonales de almejas y en porciones de sedimento no ocupadas por sifones ubicadas a al menos a 30 cm de distancia del par de orificios sifonales mas cercano (n = 50 en cada caso). Las estacas fueron instaladas en un área rectangular de 20 x 5 m, cuyo lado mayor se ubicaba en forma paralela a la línea de costa. Se registró la presencia de cuevas o HAC ubicadas en forma adyacente a las estacas de alambre.

Número de cangrejos que se apartan de sus cuevas: Cuatro trampas que consistieron en baldes de plástico (25 cm de diámetro, 40 cm de profundidad) equipados con una entrada en forma de embudo (diámetro de la entrada 10 cm) fueron enterradas en el sedimento con su borde superior al nivel de la superficie. Estas trampas fueron instaladas dentro del área donde fueron ubicadas las estacas conformando una misma línea con una orientación paralela a la línea de costa. La distancia entre trampas fue de 4 m. En experimentos preliminares estas trampas fueron eficientes para entrapar todas las clases de talla de cangrejos y no se observó saturación durante un período de 24 horas.

Transporte de sedimentos como carga de fondo: Cuatro trampas de sedimento fueron instaladas a dentro del área ocupada por las estacas y con un arreglo espacial semejante al de las trampas para cangrejos. El sedimento entrampado fue colectado diariamente, secado a 50°C durante 72 h pesado. El contenido de materia orgánica del sedimento entrampado fue determinado mediante el cálculo del porcentaje de peso seco libre de cenizas del sedimento, basado en el método de Crisp (1971).

Contenido de materia orgánica del sedimento asociado a orificios sifonales y el sedimento apartado de ellos: Se colectaron cinco muestras de los sedimentos asociados con orificios sifonales de almejas y otras tantas del sedimento apartado de ellas usando un sacabocados cilíndrico (2 cm de diámetro, 1 cm de profundidad) de modo apareado (50 cm de distancia entre

muestras). El contenido de materia orgánica de dichas muestras fue determinado como se lo indico anteriormente.

Las estacas de alambre así como, las trampas de sedimento y cangrejos fueron muestreadas dos ciclos de marea luego de su instalación. Las muestras de sedimento para el análisis de materia orgánica fueron tomadas al momento de relevar las estacas y las trampas. Todas las estacas fueron removidas y relocalizadas luego de cada medición.

Tests de chi-cuadrado (Zar 1984) fueron empleados para evaluar si la proporción de HAC y cuevas que aparecieron en asociación a almejas y no asociados con estas difería de lo esperado por azar. Se utilizó un test de t apareado (Zar 1984) para evaluar diferencias en el contenido de materia orgánica de los sedimentos asociados a orificios sifonales de almejas y los sedimentos alejados de estas. Mediante regresión múltiple (Neter et al. 1990) se evaluó el grado en que variables relacionadas con la frecuencia de excavación de HAC o cuevas por parte de los cangrejos son explicadas por variaciones diarias en el número de cangrejos que se apartan de sus cuevas (CANGREJOS), el transporte de sedimentos como carga de fondo (TRANSPORTE), el contenido medio de materia orgánica en el sedimento transportado como carga de fondo (MO TRANSPORTE), el contenido medio de materia orgánica en el sedimento DAA (MO DAA), el contenido medio de materia orgánica en el sedimento fuera de las DAA y cualquier otro tipo de depresiones (MO FUERA). Se evaluó multicolinealidad calculando el valor de inflación de la varianza (FIV; Neter et al. 1990). Mediante el cálculo de la suma de cuadrados extra se determinó cuando una variable independiente debía ser eliminada o retenida en el (Neter et al. 1990).

RESULTADOS

Descripción de las depresiones asociadas a las almejas y de aquellas generadas por cangrejos durante su alimentación

Excepto en el caso de la relación área-profundidad de las DAA, se encontró que las relaciones analizadas fueron significativas tanto en el caso de las DAA y los HAC (Tabla 1). Tanto la

pendiente como el intercepto de la relación entre diámetro máximo y mínimo no difirieron significativamente entre las DAA y los HAC. La pendiente de la relación entre área y volumen difirió significativamente entre las DAA y los HAC (Tabla 1, Fig. 1).

Relación causal entre las almejas y las depresiones asociadas a ellas

Experimento 1: Luego de dos ciclos de marea, se observaron depresiones en los tres tratamientos. No obstante, las depresiones asociadas con el tratamiento (1) (i.e. depresiones preexistentes asociadas a orificios sifonales de almejas que fueron rellenas con sedimento) mostraron área, profundidad y volumen significativamente mayores los observados en depresiones asociadas con el tratamiento (2) (i.e. depresiones artificiales que fueron rellenas con sedimento) y (3) (i.e. control de efectos de estaca usada para demarcar unidades experimentales). Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas en el área, profundidad y volumen de las depresiones asociadas a los tratamientos (2) y (3). La relación entre el diámetro mayor y el diámetro menor de las depresiones no difirió significativamente entre tratamientos (Tabla 2A).

Experimento 2: Se observaron depresiones en todos los tratamientos a excepción del tratamiento (4) (i.e. control de efectos de estaca usada para demarcar unidades experimentales). Por lo tanto, este tratamiento fue excluido del análisis subsiguiente. El área, profundidad y volumen de las depresiones asociadas con el tratamiento (1) (i.e. cuevas de almeja artificiales sin almeja) y tratamiento (2) (i.e. cuevas de almeja artificiales con almeja) no difirieron significativamente. Sin embargo, las depresiones asociadas con los tratamientos (1) y (2) mostraron valores significativamente mayores de esas tres variables que las observados en las depresiones asociadas al tratamiento (3) (i.e. control de manipulación del sedimento). La relación entre el diámetro mayor y el diámetro menor de las depresiones no difirió significativamente entre tratamientos (Tabla 2B).

Distribución de las depresiones generadas por cangrejos en relación a los orificios sifonales de las almejas

De los 250 HAC que fueron muestreados, 144 (57.6%) se encontraban situados sobre orificios sifonales de almejas. La relación entre área (x) y la probabilidad de encontrar al menos una almeja (y) fue descrita por la función: $y = 0.2247 \ln(x) - 0.7236$ ($r^2 = 0.98$, $p < 0.01$). La distribución de frecuencias de los valores de área observados para los HAC que se encontraban situados sobre orificios sifonales de almejas difirió significativamente de la distribución de frecuencias de valores de área esperada bajo excavación al azar por parte de los cangrejos (Test de Kolmogorov-Smirnov: $D_{\max} = 0.46$, $n = 50$, $p < 0.001$; Fig. 3).

Frecuencia relativa de excavación por cangrejos en depresiones asociadas a almejas y fuera de ellas

La frecuencia de excavación de HAC en los distintos tipos de depresiones y fuera de ellas difirió significativamente de lo esperado bajo aleatoriedad (Test de chi-cuadrado: $\chi^2 = 10.83$, $gl = 3$, $p < 0.025$). De un total de 69 casos donde se observó excavación de HAC, 21 (30.43 %) tuvieron lugar sobre a orificios sifonales de almejas, 18 (26.09 %) sobre HAC preexistentes, 24 (34.78 %) sobre HAC preexistentes asociados con orificios sifonales y, 6 (8.70 %) sobre sedimentos no asociados a ningún tipo de depresión. En contraposición a esto, la frecuencia de excavación de cuevas sobre los distintos tipos de depresiones y fuera de ellas no difirió de lo esperado bajo azar (Test de chi- cuadrado: $\chi^2 = 4.56$, $gl = 3$, $p > 0.05$). De un total de 85 cuevas excavadas por cangrejos, 22 (25.88 %) se situaron sobre orificios sifonales de almejas, 19 (22.35 %) sobre HAC preexistentes, 24 (28.23 %) sobre HAC preexistentes asociados con orificios sifonales y, 20 (23.53 %) sobre sedimentos no asociados a ningún tipo de depresión.

Intensidad del transporte de sedimentos como carga de fondo y su relación con la persistencia de las depresiones asociadas a almejas y aquellas generadas por cangrejos

Los resultados del ANOVA de medidas repetidas fueron similares para ambos períodos de experimentación (Tabla 3). En ambos casos, interacciones significativas se observaron entre el tipo de depresión y el día de medición. Debido a la ocurrencia de interacción significativa no se tomó en cuenta el efecto tipo de depresión independientemente del efecto del tiempo debido a que la presencia de una interacción significativa indica que ambos factores no son independientes (Underwood 1997). En el primer período de experimentación, el pico más alto en el transporte de sedimentos tuvo lugar entre el tercero y el cuarto día de medición de las depresiones. Mediante comparaciones dirigidas (“planned comparisons”) se detectó que existieron diferencias significativas en los valores de área de las DAA y los HAC en el cuarto día, cuando se observó que la disminución en el área de las DAA fue mayor que la observada en el caso de los HAC. En el segundo período de experimentación, el nivel mayor de transporte de sedimentos ocurrió entre el primer y segundo día de medición de las depresiones. En este caso, las comparaciones dirigidas, indicaron que la disminución en área debida a este pico en el transporte de sedimentos fue similar para las DAA y los HAC. No obstante, diferencias significativas entre el área de las DAA y los HAC se observaron en el tercer y cuarto día como consecuencia de una recuperación en el tamaño de las DAA así como una disminución en el tamaño de los HAC (Fig. 4).

Factores que influyen en la actividad cavadora de los cangrejos

De los 70 HAC encontrados en asociación con estacas en los 12 días de muestreo, 55 (78.6%) estaban asociadas a orificios sifonales de almejas. No obstante, el análisis de chi-cuadrado indicó que la proporción de HAC asociados con orificios sifonales de almejas difirió de lo esperado por azar en solo tres de los doce días de medición (30 de Enero: $\chi^2 = 7$; 31 de Enero: $\chi^2 = 6.4$; 8 de Febrero: $\chi^2 = 6$; $gl = 2$ y $p < 0.05$ en todos los casos). En contraposición, de 87 cuevas establecidas durante el mismo período, solo 43 (49.4%) fueron situadas sobre orificios sifonales

de almejas mientras que el análisis de chi-cuadrado indicó que la proporción de cuevas establecidas sobre orificios sifonales no difirió de lo esperado bajo excavación aleatoria. El contenido de materia orgánica en los sedimentos asociados a orificios sifonales de almejas fue significativamente mayor que en el sedimento apartado de ellas solo en dos de los doce días de muestreo: 30 de Enero (Test de t apareado: $t = 7.18$, $gl = 4$, $p < 0.01$) y 31 de Enero (Test de t apareado: $t = 8.45$, $gl = 4$, $p < 0.01$). Estas diferencias significativas en el contenido de materia orgánica tuvieron lugar en asociación a eventos de alto transporte de sedimentos (Fig. 5).

La tabla 4 muestra los modelos mas parsimoniosos a la hora de explicar la influencia de las variables independientes sobre las distintas variables dependientes relacionadas con la excavación de HAC y cuevas por parte de los cangrejos. Se detectó multicolinealidad entre TRANSPORTE y MO DAA ($r^2 = 0.66$, $B = 0.04$, $VIF = 2.94$), TRANSPORTE y MO TRANSPORTE ($r^2 = 0.74$, $B = 0.13$, $VIF = 3.81$), y MO DAA y MO TRANSPORTE ($r^2 = 0.63$, $B = 1.23$, $VIF = 2.69$). Por lo tanto, aquellos modelos que incluían dichas combinaciones de variables independientes no fueron evaluados. Se encontraron modelos que explicaron de forma bastante exitosa la variación en casi todas las variables dependientes. Sin embargo, la variación en el número de cuevas establecidas sobre orificios sifonales como proporción del número total de cuevas establecidas no pudo ser explicada exitosamente por las variables consideradas en este estudio. La información sobre el contenido de materia orgánica de los sedimentos (ya sea MO DAA, MO FUERA o ambas) fue útil para explicar la variación en el número de HAC establecidos sobre orificios sifonales de almejas, el numero de HAC establecidos en sedimentos desprovistos de orificios sifonales, la proporción de los HAC totales que fueron establecidos sobre orificios sifonales y el número total de HAC establecidos por día. Sin embargo, MO DAA y MO FUERA influyeron en sentido opuesto la excavación de HAC. MO DAA estuvo positivamente relacionado con el número de HAC establecidos sobre orificios sifonales de almejas y la proporción de los HAC totales que fueron establecidos sobre orificios sifonales,

mientras que se relacionó negativamente con el número de HAC que se establecieron apartados de los orificios sifonales. Por su parte, MO FUERA estuvo negativamente relacionado con el número de HAC establecidos sobre orificios sifonales y el número total de HAC establecidos por día. Sin embargo, la información acerca del contenido de materia orgánica del sedimento no fue útil a la hora de explicar variaciones en la excavación de cuevas. CANGREJOS por si solo fue suficiente para explicar la variación en el número de cuevas establecidas sobre orificios sifonales, el número total de cuevas establecidas fuera de los orificios sifonales, el número total de cuevas establecidas y el número total de cuevas y HAC establecidos.

DISCUSIÓN

Consecuencias de la modificación de hábitat por almejas sobre la modificación de hábitat por cangrejos

La heterogeneidad es el resultado de un proceso donde un estado inicial se convierte en un estado alternativo como consecuencia de la actividad de un agente que actúa bajo la influencia de uno o mas controles (Pickett et al. 2000). En este trabajo se muestra que la almeja navaja es un agente de heterogeneidad que actúa como ingeniero de ecosistemas en ambientes intermareales creando y manteniendo las depresiones que ocurren en asociación a sus orificios sifonales (ver Tabla 2). La creación y mantenimiento de depresiones por parte de las almejas podría considerarse como una consecuencia de la construcción y mantenimiento de sus cuevas. Mediante la construcción de cuevas artificiales de almejas se demostró que el colapso de los sedimentos superficiales dentro de las cuevas podría ser el mecanismo responsable de la formación de las depresiones asociadas a sus sifones. Luego de dos ciclos mareales depresiones de tamaño y profundidad similar fueron encontradas en asociación con cuevas artificiales ocupadas y no ocupadas por almejas, lo que sugiere que la formación de depresiones es resultado de la presencia de cuevas independientemente de la presencia o no de almejas (ver Tabla 2B). Sin embargo, la presencia de almejas podría ser importante a mas largo plazo. El mantenimiento de

las cuevas por parte de estas almejas (posiblemente la compactación de sedimento en las paredes de sus cuevas; obs. pers., Holland y Dean 1977) evitaría que las cuevas se llenen completamente con sedimentos permitiendo la persistencia de las depresiones y su regeneración una vez que estas se llenan de sedimentos luego de eventos de alto transporte de sedimentos. Por lo tanto, un mecanismo posible de creación y mantenimiento de depresiones por parte de las almejas podría consistir en la construcción de cuevas, el colapso de los sedimentos ubicados por encima de estas cuevas y su caída dentro de las mismas, la reconstrucción de las cuevas mediante las actividades de mantenimiento de las almejas, y subsiguientes ciclos de colapso y reconstrucción. De haber mantenido nuestro experimento por mas tiempo podríamos haber obtenido algún indicio acerca de la ocurrencia de estos ciclos de colapso y reconstrucción. Desafortunadamente, fue imposible mantener este experimento por un período de tiempo mayor, a causa de la rápida pérdida de replicas debido a la excavación por cangrejos.

La actividad de las almejas como ingenieros de ecosistemas mediante la creación y mantenimiento de depresiones tiene distintos tipos de consecuencias sobre la actividad de los cangrejos como ingenieros de ecosistemas. Por ejemplo, el establecimiento de cuevas por parte de los cangrejos no se vio influenciado por la heterogeneidad topográfica generada por las almejas. Los cangrejos establecieron cuevas en relación a estacas pero independientemente de la presencia o ausencia de orificios sifonales de almejas incluso en aquellos días donde el contenido de materia orgánica en las depresiones asociadas a almejas fue mayor que en los sedimentos no asociados a ellos (ver Fig. 5). Esto se relaciona con el hecho de que las cuevas de estos cangrejos no son una consecuencia de su alimentación sino una trampa de partículas alimenticias (Iribarne et al. 1997, Botto e Iribarne 2000, Botto 2001). Este resultado, sin embargo, se contradice con un estudio previo donde se encontró que estos cangrejos incrementan la excavación de cuevas en sedimentos enriquecidos en materia orgánica debido a la adición experimental de guano (Palomo et al. 1999). Teniendo en cuenta que las unidades experimentales correspondientes al

experimento de adición de guano fueron de un tamaño de 1 m^2 , esta contradicción probablemente esté indicando que la excavación de cuevas por cangrejos es influenciada por variaciones en los niveles de materia orgánica del sedimento pero a escalas espaciales mayores que las determinadas por las depresiones asociadas a almejas.

En contraposición a la excavación de cuevas, el patrón espacial de excavación de hoyos de alimentación por parte de los cangrejos fue afectado por la heterogeneidad espacial generada por las almejas. Esto quedó demostrado tanto por la falta de ajuste entre las frecuencias observadas de excavación por parte de cangrejos y la curva de frecuencias esperadas en el caso de excavación al azar (ver Fig. 3) como por la frecuencia significativamente mayor de excavación de hoyos por parte de cangrejos al lado de estacas asociadas con orificios sifonales de almejas. Tanto el número hoyos de alimentación de cangrejos excavados sobre orificios sifonales como la proporción de hoyos de alimentación excavados sobre orificios sifonales en relación al total estuvieron positivamente correlacionados con el contenido de materia orgánica de las depresiones, mientras que el número hoyos de alimentación excavados fuera de orificios sifonales estuvo negativamente correlacionado con este (ver Tabla 4). Todas estas evidencias sugieren que los cangrejos están respondiendo a variaciones en el patrón espacial de distribución de la materia orgánica. Sin embargo, la excavación de hoyos de alimentación por parte de cangrejos ocurrió a una frecuencia mas alta en asociación con los orificios sifonales de las almejas incluso en aquellos días en que el contenido medio de materia orgánica en las depresiones fue similar al del sedimento por fuera de ellas (ver Fig. 5). Este fenómeno podría ser la consecuencia de que los cangrejos estuvieran seleccionando aquellas depresiones donde el contenido orgánico de los sedimentos es el mayor en ves de tomarlas al azar como en el caso del muestreo realizado. Sin embargo, es posible establecer explicaciones alternativas sin necesidad de recurrir a variaciones espaciales en el contenido de materia orgánica de los sedimentos. Por ejemplo, el sedimento de las depresiones podría diferir del de los alrededores en cuanto a su valor nutricional a partir de

diferencias en su tamaño de partícula, contenido de microalgas bentónicas o cantidad de materia orgánica refractaria. Alternativamente, los cangrejos podrían estar usando las depresiones como indicio de la disponibilidad potencial de altos niveles y/o alta calidad de materia orgánica.

Factores que controlan el grado de modificación del hábitat por parte de las almejas y su efecto sobre la actividad de los cangrejos

A partir de la discusión anterior queda claro que, al excavar en busca de partículas alimenticias, los cangrejos están respondiendo de forma no aleatoria a un patrón espacial generado por las almejas y que dicha respuesta está condicionada por la adquisición de partículas alimenticias. No obstante, el efecto de la heterogeneidad generada por las almejas en el patrón espacial de excavación de hoyos por parte de los cangrejos varía de un día a otro (Fig. 5). La contingencia en un mecanismo de ingeniería de ecosistemas puede ser esperada en caso de que exista variación en los factores que controlan tanto el grado en que el hábitat es modificado por los organismos así como el grado en que la modificación del hábitat afecta la disponibilidad de recursos (ver Jones et al. 1994, 1997, Pickett et al. 2000). En este caso, se identificaron algunos de los factores que controlan la presencia de depresiones generadas por almejas así como el contenido de materia orgánica dentro y fuera de ellas.

Un factor obvio en el control del patrón de heterogeneidad espacial debido a la presencia de depresiones generadas por las almejas –o en otras palabras, en el control del grado en que las almejas modifican el hábitat– es su densidad y distribución espacial, dado que determinan la densidad y distribución espacial de las depresiones. Sin embargo, el número de depresiones en un área dada no necesariamente es equivalente al número de almejas en dicha área. Para este caso, se demostró que el transporte de sedimentos como carga de fondo es un importante control sobre el patrón de heterogeneidad espacial generado por las almejas. Eventos de alto nivel de transporte llevaron ya sea a una disminución en el tamaño de estas depresiones o a su relleno total con sedimentos (Fig. 4).

El transporte de sedimentos como carga de fondo parece ser un importante factor de control sobre el contenido de materia orgánica del sedimento tanto dentro como fuera de las depresiones. Mas allá de que las depresiones son comúnmente reconocidas como trampas eficientes para partículas de baja densidad, como los detritos, que son transportadas pasivamente por la columna de agua (Nowell y Jumars 1984, Yager et al. 1993), los sedimentos de las depresiones mostraron un mayor contenido orgánico que los sedimentos colectados fuera de ellas pero solo en días en que el transporte de sedimentos fue alto (ver Fig. 5). Esto no resulta extraño si se consideran algunos de los parámetros que afectan la eficiencia de atrapamiento por parte de las trampas de sedimento. La cantidad de partículas colectadas por una trampa de sedimentos puede ser descripta como el balance entre el flujo total de partículas hacia el interior de la trampa y el flujo total de partículas hacia el exterior de la misma (Butman et al. 1986). El flujo total de partículas hacia el exterior de la trampa es causado por procesos de resuspensión, cuya ocurrencia y magnitud depende de la geometría de la trampa. La relación de aspecto (“aspect ratio”; altura de la trampa/diámetro de la trampa) sirve para describir la eficiencia de atrapamiento en trampas de sedimento dado que determina el grado en que una región de agua inmóvil se desarrolla dentro de la trampa de manera de permitir la sedimentación de las partículas (Butman 1986, Butman et al. 1986). Conservadoramente, una relación de aspecto de 5 es considerada como aquella a partir de la cual se vuelve mínima la resuspensión y remoción por turbulencia de las partículas colectadas por la trampa (Emerson 1991). En oposición, el diámetro de las depresiones generadas por almejas es mucho mas largo que su profundidad (i.e. valores de relación de aspecto mucho menores a 1). Esto indica que la eficiencia de atrapamiento de las depresiones generadas por almejas es baja y que un aumento en la depositación de partículas orgánicas dentro de esas depresiones debería ocurrir solo si el flujo de partículas orgánicas hacia las depresiones es lo suficientemente grande como para sobrecompensar las pérdidas debidas a la resuspensión.

En base a lo dicho anteriormente, cabe preguntarse también si el flujo de partículas hacia las depresiones se incrementa con eventos de alto transporte de sedimento como carga de fondo. Hay dos razones que sugieren que si. Primero, los eventos de alto transporte de sedimento están asociados a altas velocidades de flujo (Por ej. Bock y Miller 1995), lo que implica que el volumen de fluido que pasa por las depresiones es mayor que en condiciones mas calmas. Segundo, se observó una relación positiva entre el porcentaje de materia orgánica en los sedimentos transportados y la cantidad total de sedimentos transportados como carga de fondo (ver Tabla 4, Fig. 5), lo que indica que la concentración de partículas orgánicas en el fluido aumentó marcadamente durante los eventos de alto transporte de sedimento observados en este estudio. Todo esto sugiere que las condiciones de alto transporte de sedimento promueven incremento en el flujo de partículas orgánicas hacia las depresiones suficientemente grande como para sobrecompensar las pérdidas debidas a resuspensión, lo que genera un patrón espacial en el contenido de materia orgánica de los sedimentos. Si, tal como lo sugieren este y otros estudios (Por ej. Turner y Miller 1991, Bock y Miller 1995), la relación positiva entre el transporte como carga de fondo y la concentración de partículas orgánicas en el fluido es una regla general para planicies de marea, el transporte de sedimentos como carga de fondo puede ser considerado también como un factor de control del patrón espacial de materia orgánica derivado de la generación de depresiones por almejas.

Consideraciones finales

La almeja navaja afecta el patrón espacial de excavación de hoyos de alimentación por parte de los cangrejos mediante la creación y mantenimiento de depresiones en los sedimentos de la planicie de marea. Las respuestas de los cangrejos dependen, sin embargo, de la magnitud de factores de control, como el transporte de sedimentos como carga de fondo, el cual influye sobre la presencia de las depresiones generadas por almejas así como sobre la cantidad de materia orgánica en las depresiones y fuera de ellas. Esto implica que los cangrejos deben responder a un

mosaico en la disponibilidad de alimento, cuyo arreglo espacial presenta importantes variaciones temporales. Fenómenos de dinámica de parches en los cuales la heterogeneidad esta dada por las depresiones generadas por organismos, aparecen como bastante comunes en ambientes bentónicos marinos de fondo blando. Por ejemplo, Van Blaricom (1982) observó que los hoyos excavados por rayas durante la extracción de presas infaunales acumulan detritos y, en estadíos tempranos de sucesión, sostienen altas densidades de organismos detritívoros móviles, los cuales son bastante raros en sedimentos no disturbados. Son comunes en la literatura ejemplos similares de dinámica de parches creadas y llevadas adelante por predadores epibentónicos que se alimentan de presas infaunales (Por ej. Oliver y Slattery 1985, Thrush 1986, Hall et al. 1991). Sin embargo, hay algunos argumentos básicos que indican que la dinámica de parches llevada adelante por la creación y mantenimiento de depresiones por almejas tiene características distintas que la dinámica de parches llevada adelante por predadores epibentónicos que forrajejan sobre presas infaunales. Es predecible que la probabilidad de excavación por parte de predadores epibentónicos en un parche que fue previamente excavado sea la esperada por azar (o incluso menor a esta en caso de depleción de presas en dicho parche). Al contrario, la depresiones generadas por almejas navaja son regeneradas luego de su relleno con sedimentos y, debido a que estas almejas no presentan movilidad lateral (Holland y Dean 1977, obs. pers.), las depresiones subsiguientes ocupan la misma posición en el espacio. Mas aún, si bien no existen estimaciones precisas de la longevidad de estas almejas, el análisis de sus anillos externos sugiere una edad máxima de 10 años para almejas de la laguna costera Mar Chiquita (Isla y Rivero D'Andrea 1993), lo que indica que el proceso de mantenimiento y creación de depresiones por parte de las almejas tendría una extraordinaria persistencia espacial a lo largo del tiempo en comparación con otros disturbios del sedimento causados por organismos (ver Krager y Woodin 1993).

Como se observó en otros casos (ver Thrush et al. 1986, Hall et al 1991), la excavación por parte de cangrejos suele tener efectos importantes sobre otros organismos a la escala de los hoyos individuales. Los efectos de la excavación por cangrejos y otros organismos epibentónicos a escalas espaciales mayores son, a menudo, considerados como una función de la tasa de excavación y la tasa de recuperación de los parches excavados (ver Van Blaricom 1978, Hall et al. 1991, 1993). Sin embargo, esto último tiene como supuesto que una porción de sedimento disturbada no vuelve a ser excavada hasta que la recuperación del parche tiene lugar. Por el contrario, *Chasmagnathus granulata* excava sobre parches disturbados por ellos mismos y que se en recuperación. La excavación selectiva por parte de los cangrejos en depresiones generadas por almejas en combinación con la persistencia espacial de estas últimas a lo largo del tiempo promueve una asociación a largo plazo entre el disturbio asociado a la excavación de hoyos de alimentación por parte de los cangrejos y los puntos de la planicie de marea donde almejas individuales habitan. Toda esta evidencia indica que la ingeniería de ecosistemas por parte de las almejas incrementa la variación espacial en otro proceso de ingeniería de ecosistemas, como lo es la excavación de hoyos de alimentación por parte de los cangrejos. Los efectos a escala mas amplia de la excavación de hoyos de alimentación por parte de los cangrejos serían una función de las tasas de excavación y recuperación de los parches solo en la ausencia de ingeniería de ecosistemas por parte de las almejas.

Tabla 1. Resultados del análisis de regresión ($gl = 29$) entre distintas mediciones tomadas de depresiones asociadas a almejas (DAA) y hoyos de alimentación de cangrejos (HAC), conjuntamente con resultados de tests de paralelismo ($gl = 58$) and ANCOVA ($gl = 59$) utilizados para comparar las ecuaciones de regresión de cada relación entre ambos tipos de depresión. * $p < 0.01$, ^{ns} no se encontraron diferencias significativas

Relación	R^2		F	
	DAA	HAC	Paralelismo	ANCOVA
Área X Profundidad	0.06 ^{ns}	0.79*	–	–
Área X Volumen	0.70*	0.24*	20.14*	–
Diámetro máximo X Diámetro mínimo	0.64*	0.64*	0.09 ^{ns}	0.31 ^{ns}

Tabla 2. Valores medios (DS) y resultados de ANOVA para mediciones tomadas de las depresiones encontradas al final de los experimentos realizados para investigar las relaciones causales entre la presencia de almejas y las depresiones asociadas a sus orificios sifonales. Los valores medios (DS) subrayados no difirieron significativamente. Ver descripción de tratamientos en el texto. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, ^{ns} no se encontraron diferencias significativas

Variable dependiente	Media (DS)			ANOVA	
	Tratamiento 1	Tratamiento 2	Tratamiento 3	MS	F
A. Experimento 1 ($gl = 20$)					
Área (cm ²)	206.76 (39.16)	60.59 (26.15)	37.70 (31.37)	66411.67	61.13**
Profundidad (cm)	1.46 (0.63)	0.71 (0.30)	0.61 (0.63)	1.70	5.50*
Volumen (cm ³)	79.75 (10.28)	20.57 (9.50)	16.62 (16.18)	9826.41	63.09**
Diámetro menor/Diámetro mayor	0.73 (0.13)	0.79 (0.14)	0.85 (0.11)	0.02	1.44 ^{ns}
B. Experimento 2 ($gl = 16$)					
Área (cm ²)	148.44 (16.47)	135.87 (26.59)	76.30 (49.64)	9825.52	7.99**
Profundidad (cm)	1.12 (0.15)	1.02 (0.20)	0.43 (0.23)	0.92	23.20**
Volumen (cm ³)	36.90 (1.10)	36.00 (1.66)	32.41 (1.10)	37.33	22.00**
Diámetro menor/Diámetro mayor	0.92 (0.07)	0.84 (0.10)	0.58 (0.33)	0.38	3.39 ^{ns}

Tabla 3. Resultados de ANOVA de medidas repetidas mostrando los efectos del tipo de depresión (i.e. depresión asociada a almejas o hoyo de alimentación de cangrejos), día de medición o interacción entre ambos factores durante dos sesiones de medición de cuatro días consecutivos. * $p < 0.05$, ^{ns} no se encontraron diferencias significativas

Fuente de variación	<i>gl</i>	MS	<i>F</i>
<u>Primera sesión</u>			
Depresión	18	273.73	0.25 ^{ns}
Día	54	4973.74	80.77*
Depresión X Día	54	1061.13	17.23*
<u>Segunda sesión</u>			
Depresión	14	1573.35	1.16 ^{ns}
Día	42	116.97	25.84*
Depresión X Día	42	116.97	22.22*

Tabla 4. Modelos de regresión múltiple de los factores que controlan la excavación de hoyos de alimentación y cuevas por parte de los cangrejos. Variables independientes: Número de cangrejos atrapados (CANGREJOS), Contenido medio de material orgánica en los sedimentos de las depresiones generadas por almejas (MO DAA), Contenido medio de material orgánica en los sedimentos colectados fuera de las depresiones (MO FUERA)

VARIABLES DE RESPUESTA	R^2	Factor	B	p
Hoyos sobre orificios sifonales de almejas	0.67	CANGREJOS	0.021	0.014
		MO DAA	2.630	0.014
		MO FUERA	-3.920	0.028
Hoyos fuera de orificios sifonales de almejas	0.40	MO DAA	-1.296	0.028
Hoyos totales	0.57	CANGREJOS	0.029	0.011
		MO FUERA	-4.182	0.043
Hoyos sobre orificios sifonales de almejas/Total de hoyos	0.49	MO DAA	0.223	0.012
Cuevas sobre orificios sifonales de almejas	0.48	CANGREJOS	0.030	0.012
Cuevas fuera de orificios sifonales de almejas	0.35	CANGREJOS	0.029	0.041
Cuevas totales	0.43	CANGREJOS	0.059	0.020
Cuevas sobre orificios sifonales de almejas/Total de cuevas	0.01	CANGREJOS	0.000	0.824
Hoyos y cuevas totales	0.51	CANGREJOS	0.080	0.009

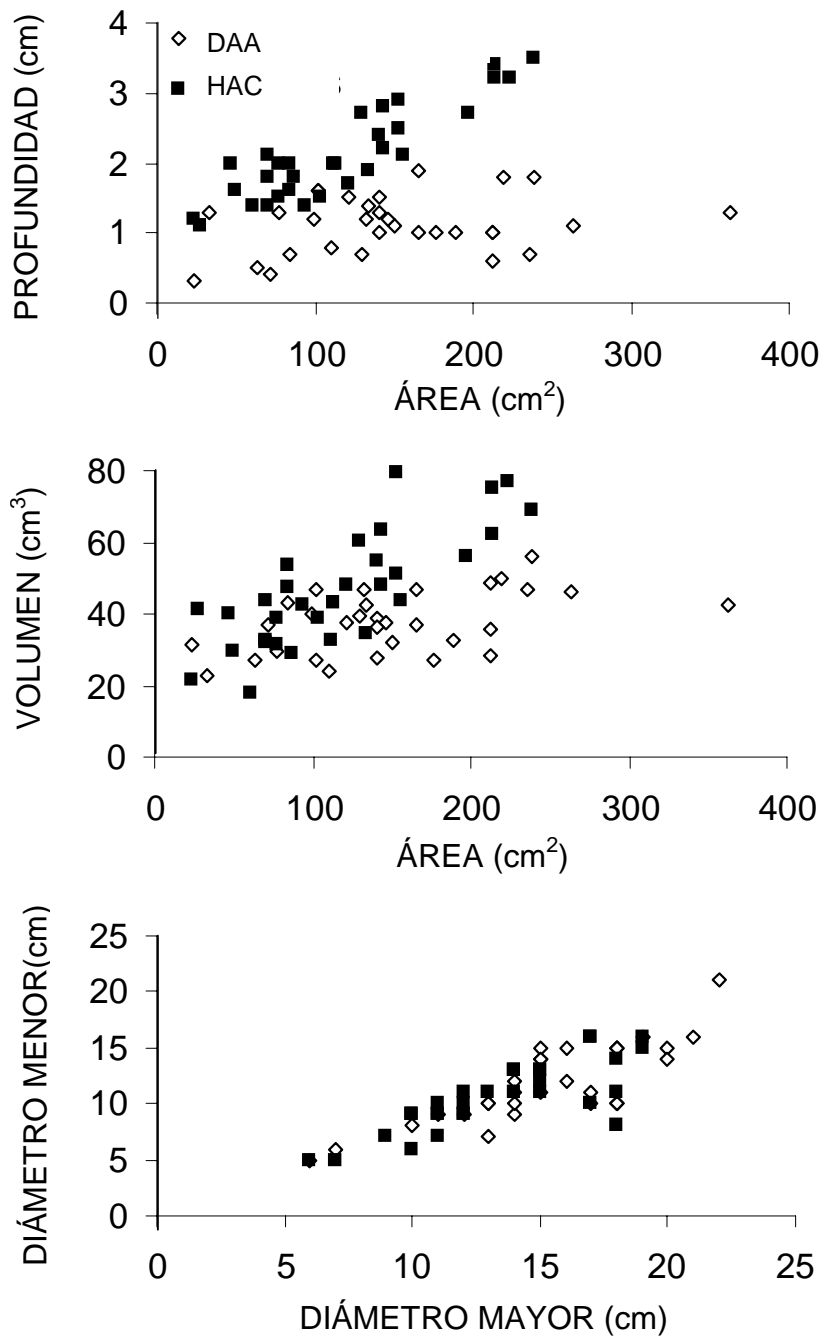


Figura 1. relaciones entre distintas mediciones tomadas de depresiones asociadas a almejas (DAA) y hoyos de alimentación de cangrejos (HAC).

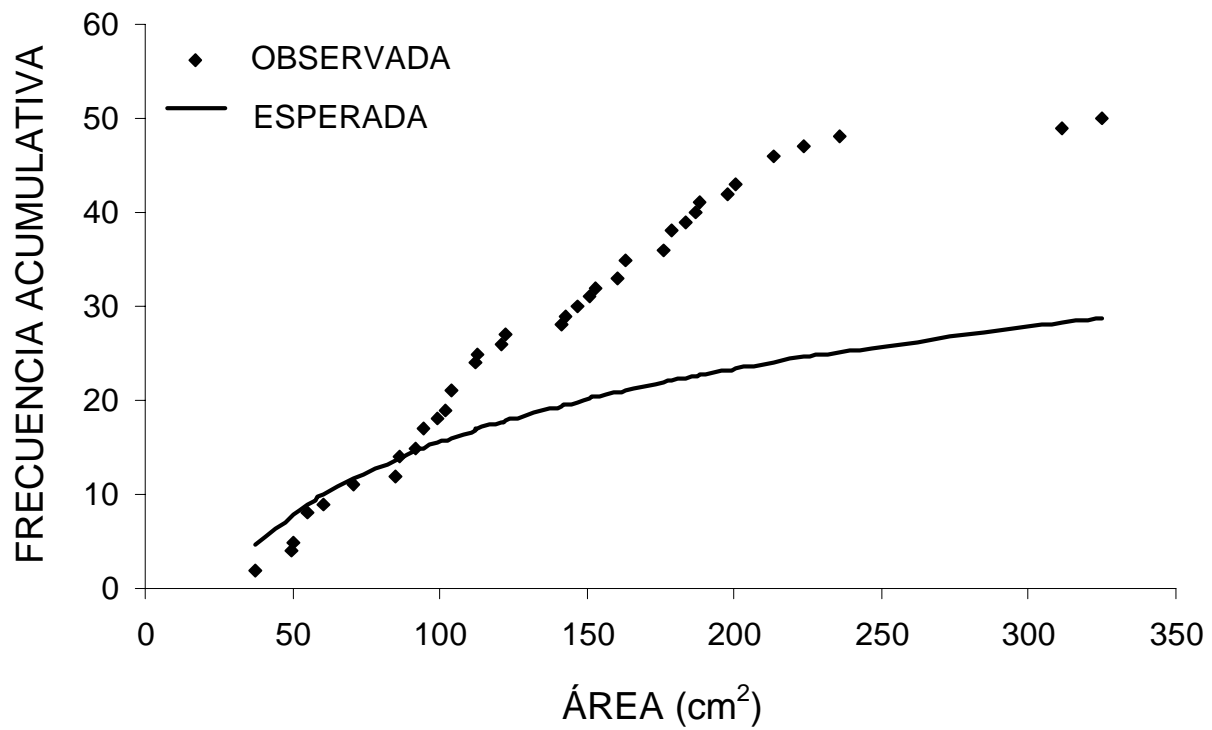


Figura 2. Distribución acumulativa de frecuencias de valores de área observada para hoyos de alimentación de cangrejos ubicados sobre orificios sifonales de almejas (puntos) y distribución acumulativa de frecuencias de valores de área esperados bajo excavación al azar (línea)

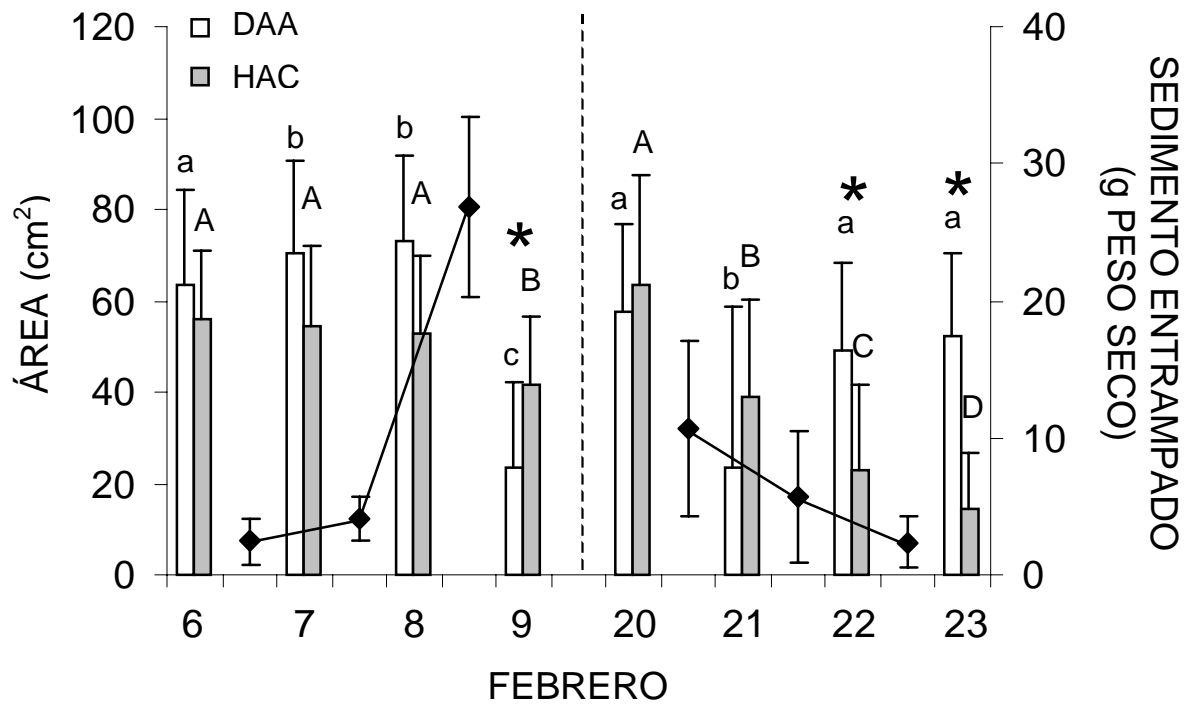


Figura 3. Valores medios (DS) de área de depresiones asociadas a almejas (DAA) y hoyos de alimentación de cangrejos (HAC) y valores medios (DS) de transporte como carga de fondo para las dos sesiones de medición de cuatro días consecutivos. Los asteriscos indican diferencias significativas entre el área de las DAA y las HAC en un día en particular. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los distintos días ya sea en el área de las DAA (minúsculas) o los HAC (mayúsculas).

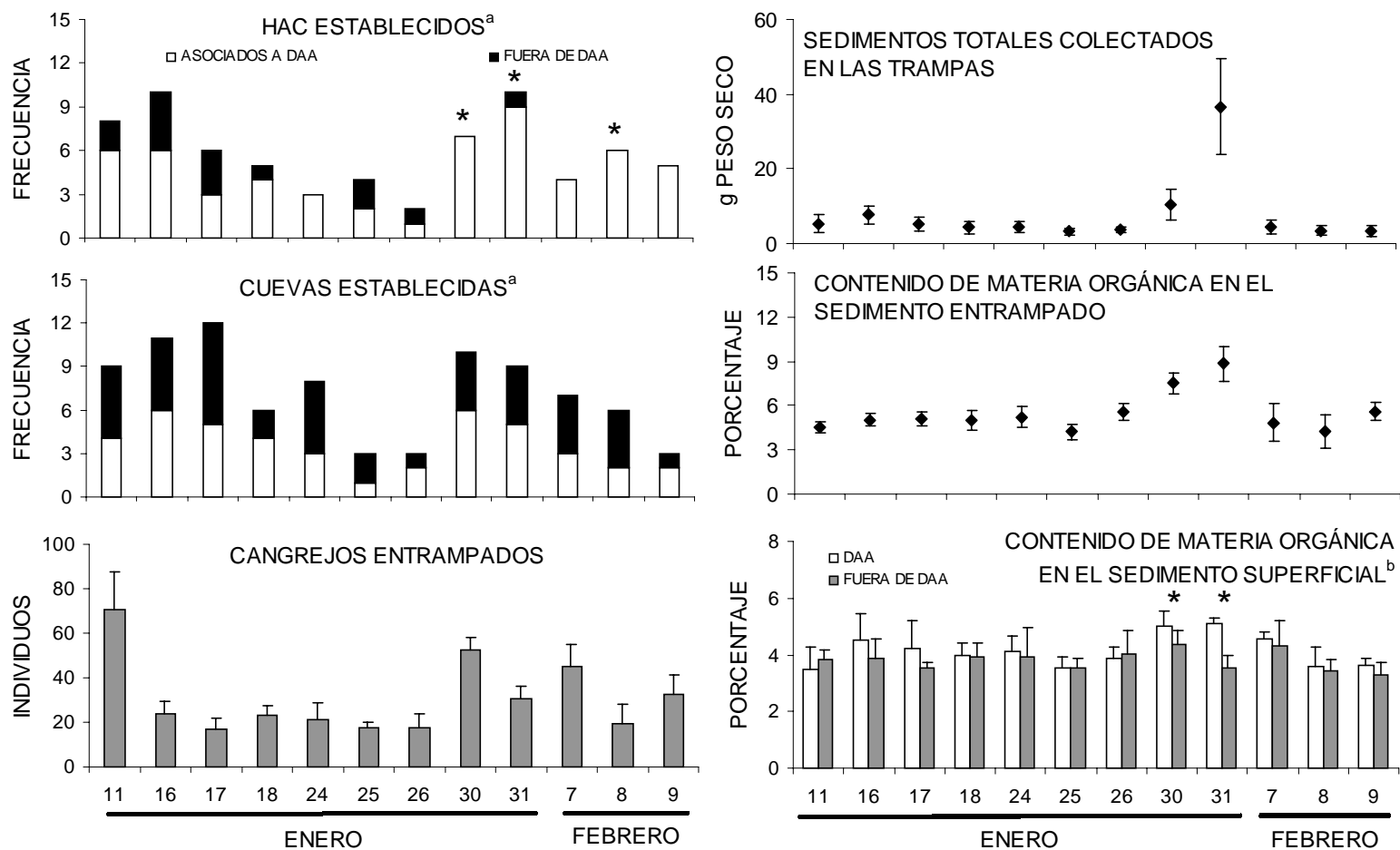


Fig. 4. Patrones temporales de excavación de HAC y cuevas por parte de *Chasmagnathus granulata* en asociación con orificios sifonales de almejas y fuera de ellos y patrones temporales en las variables independientes evaluadas en el modelos de regresión múltiple. Los asteriscos indican diferencias significativas.

CAPÍTULO 5

**EFFECTO DE LA EXTRACCIÓN DE LA ALMEJA NAVAJA *TAGELUS PLEBEIUS*
SOBRE LA MACROINFAUNA Y SU INTERACCIÓN CON LA HETEROGENEIDAD
AMBIENTAL DEBIDA A VARIACIONES EN LA DENSIDAD DEL CANGREJO
*CHASMAGNATHUS GRANULATA***

INTRODUCCIÓN

La biodiversidad de ambientes costeros marinos y estuariales depende en gran medida de recursos como espacio, nutrientes o presas, los cuales pueden ser provistos por el ambiente sedimentario. Sin embargo, los sedimentos marinos son también objeto de degradación debido a actividades humanas relacionadas con el desarrollo y el uso de recursos en áreas costeras. En particular, la degradación del hábitat debida a actividades pesqueras es una importante fuente de disturbio en ambientes estuariales y costeros (Dayton et al. 1995). La zona intermareal de estuarios y bahías a menudo sostiene importantes pesquerías de organismos macroinfaunales, los cuales son colectados para consumo humano (Por ej. bivalvos; Beukema y Cadée 1995, Hall y Harding 1997) o para su uso como carnada (Principalmente bivalvos y poliquetos; Olive 1993, Brown y Wilson 1997). Dado que la extracción de estos organismos implica la remoción de sedimentos, el ambiente bentónico sufre de importante disturbio físico como consecuencia de los distintos métodos de extracción, ya sean estos manuales (Anderson y Meyer 1986, Wynberg y Branch 1994) o mecánicos (Kaiser et al. 1996, Ferns et al. 2000). Por lo tanto, mas allá{a de los efectos de estas pesquerías sobre la densidad poblacional de las especies explotadas (ver McLusky et al.1983, Cryer et al. 1987, Van den Heiligenberg 1987, Emerson et al. 1990, Olive 1993, Wynberg y Branch 1994, Beukema y Cadée 1995, Ferns et al. 2000), la extracción de estos organismos puede tener efectos importantes a nivel de comunidad (ver Jackson y James 1979, Van den Heiligenberg 1987, Wynberg y Branch 1994, Beukema y Cadée 1995, Kaiser et al. 1996, Brown y Wilson 1997, Hall y Harding 1997, Ferns et al. 2000).

Pesquerías artesanales de la almeja navaja *Tagelus plebeius* Solander han comenzado a desarrollarse recientemente en ambientes estuariales de la Provincia de Buenos Aires. Estas almejas son utilizadas como carnada en la pesca deportiva, particularmente durante la primavera y el verano coincidentemente con la temporada de pesca de la corvina rubia (*Micropogonias*

furnieri) y la corvina negra (*Pogonias cromis*). La extracción de estas almejas es llevada a cabo mediante la excavación con palas. Los pioneros de esta pesquería fueron algunos pescadores locales, quienes extraían estas almejas para su propio uso. No obstante, esta especie ha llegado a ser objeto de comercialización a pequeña escala (Gutiérrez y Valero 2001). Mas allá de que esta pesquería se encuentra en un estado incipiente de desarrollo y de que la extracción de almejas se encuentra restringida a unos pocos ambientes intermareales, la degradación de ambientes intermareales y el consiguiente cambio en la estructura comunitaria a escalas mayores sería esperable en caso de que persistiera la tendencia hacia una mayor explotación de esta especie.

Predecir el impacto que tendría un mayor desarrollo de esta pesquería es necesario en vistas de su manejo. La comparación de áreas que se encuentran bajo explotación con áreas no explotadas no es útil dado que no permite establecer relaciones de causalidad. La alternativa es, por lo tanto, realizar experimentos de campo, los cuales permiten establecer relaciones causa-efecto de un modo inequívoco (Hairston 1989; Underwood 1997). Sin embargo, realizar experimentos de campo a la escala a la que tienen lugar pesquerías intermareales mas desarrolladas resulta prohibitivo debido a cuestiones logísticas y éticas (ver Thrush et al. 1999). Esta disparidad entre las escalas a la que estas pesquerías pueden tener lugar y la escalas adecuadas para la manipulación experimental limita el poder predictivo de los experimentos. Por ejemplo, el tiempo de recuperación de una comunidad bentónica luego de un disturbio puede verse afectado por pequeñas variaciones en el tamaño del área disturbada (Thrush et al. 1996, 1999). Esto implica que las consecuencias de disturbios de gran escala no necesariamente se pueden predecir multiplicando el resultado de experimentos de menor escala (Thrush et al. 1999).

Mas allá de que de que lo dicho anteriormente sugiera que es imposible realizar experimentos definitivos, la manipulación experimental puede ser útil para entender algunos aspectos acerca del impacto de estas pesquerías. Por ejemplo, el conocimiento actual acerca de la naturaleza y la

magnitud del impacto de estas pesquerías a nivel de comunidad proviene de experimentos de pequeña escala donde se compara la abundancia de organismos de las distintas especies en áreas disturbadas y no disturbadas (Jackson y James 1979, McLusky et al. 1983, Cryer et al. 1987, Van den Heiligenberg 1987, Wynberg y Branch 1994, Kaiser et al. 1996, Brown y Wilson 1997, Hall y Harding 1997, Ferns et al. 2000). Sin embargo, cual es el dominio en que estos experimentos tienen valor predictivo (i.e. el dominio de generalidad; Dunham y Beaupre 1998)? Mas específicamente, es el efecto de estas pesquerías tan consistente como para enmascarar variaciones espaciales en factores bióticos y abióticos?

Dentro de la mesoescala (1 a 10^5 m²), las planicies de marea de estuarios del Atlántico Sudoccidental muestran variaciones en la densidad del cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* (Dana) (Botto e Iribarne 2000, Botto 2001). Variaciones espaciales en la densidad de cangrejos podrían promover variaciones espaciales en el efecto de la extracción de almejas. *C. granulata* es un importante bioturbador que construye y mantiene cuevas semipermanentes de un volumen de hasta 1500 cm³, removiendo sedimentos a una tasa de 5 kg m⁻² d⁻¹ (Iribarne et al. 1997). Experimentos de inclusión y exclusión de *C. granulata* demostraron que esta especie puede tener un efecto importante sobre la comunidad (Botto e Iribarne 1999). Por otro lado, los cangrejos tienden a colonizar y excavar nuevas cuevas en áreas donde el sedimento ha sido previamente disturbado (pers. obs.). Esto sugiere que algunos de los efectos de la extracción de almejas podrían ser la consecuencia del disturbio del sedimento asociado a la extracción de las almejas mas la bioturbación subsiguiente por parte de los cangrejos. Si la recolonización de las áreas disturbadas por parte de los cangrejos dependiera de su densidad local, podrían esperarse diferencias en el efecto de la extracción de almejas entre localidades con alta y baja densidad de cangrejos.

En este estudio se investigaron las respuestas de las especies bentónicas dominantes ante el disturbio ocasionado por la extracción de la almeja navaja *Tagelus plebeius* en un área intermareal donde la extracción de almejas no tuvo lugar previamente. Con el fin de evaluar la existencia de variación espacial en los efectos de la extracción de almejas se realizaron experimentos simultáneos en seis localidades distintas. Se seleccionaron localidades con niveles contrastantes de densidad de cuevas de *C. granulata* para evaluar si los efectos de la extracción de almejas varían dependiendo de la densidad local de cangrejos. También se evaluaron variaciones entre localidades en el efecto de la extracción de almejas sobre características del sedimento, a los fines de inferir posibles mecanismos de efecto de la extracción de almejas sobre las especies bentónicas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los experimentos fueron llevados a cabo en un área localizada aproximadamente a 2.5 km de la boca de la laguna. En dicha área fueron elegidas seis localidades, tres de ellas mostraban alta densidad de cuevas (ver Descripción del área de estudio: Fig. 1, Localidades 1, 2 y 3) y las tres restantes mostraban baja densidad de cuevas (ver Descripción del área de estudio: Fig. 1, Localidades 4, 5 y 6). Las localidades agrupadas bajo un mismo nivel de densidad de cuevas de *C. granulata* no mostraron diferencias significativas en relación a dicha variable (Alta densidad: $x_{11} = 3.47$, $DS_{L1} = 1.19$, $x_{12} = 3.00$, $DS_{L2} = 1.31$, $x_{13} = 3.53$, $DS_{L3} = 1.64$, ANOVA: $F = 0.65$, $al = 42$, $p = 0.53$; Baja densidad: $x_{14} = 0.33$, $DS_{L4} = 0.49$, $x_{15} = 0.53$, $DS_{L5} = 0.64$, $x_{16} = 0.53$, $DS_{L6} = 0.74$, ANOVA: $F = 0.50$, $al = 42$, $p = 0.61$). No se observó extracción de almejas en dichas localidades durante los cinco años previos a este estudio (Obs. pers.).

Diseño experimental y toma de muestras

Doce unidades experimentales cuadradas de 1 m² de superficie fueron establecidas en cada localidad y separadas al menos 4 m una de otra. Todas las unidades experimentales estuvieron situadas al mismo nivel del intermareal (aproximadamente 0.5 m sobre el nivel mínimo de marea baja). En cada localidad, la mitad de las unidades fue excavada mediante el uso de pala mientras que la otra mitad se mantuvo sin disturbar para ser utilizada como control. La excavación se llevó a cabo solo donde la presencia de almejas era constatada a partir de la presencia de los orificios de salida de los sifones en la superficie del sedimento, y las almejas fueron extraídas del sedimento removido de forma manual. Cada excavación individual presentaba la forma aproximada de un cuadrado de 30 cm de lado y una profundidad de aproximadamente 40 cm. A pesar de que las localidades así como las unidades experimentales diferían en la densidad de almejas, estas diferencias se vieron reflejadas en variaciones en la cantidad de almejas colectadas por excavación individual sin llevar a variaciones importantes en el número total de excavaciones individuales realizadas en cada unidad experimental correspondiente al tratamiento (i.e. 6 a 8 excavaciones por unidad experimental). Una vez que la extracción de almejas fue llevada a cabo, la totalidad de la superficie de cada unidad experimental resultó disturbada como consecuencia de la excavación en sí así como del pisoteo asociado. Dadas las bajas tasas de transporte de sedimento que caracterizan el área de estudio (Botto e Iribarne 2000, ver también Capítulo 4) y la pequeña proporción del área de estudio afectada por la extracción experimental de almejas (menos del 0.01%), es muy poco probable que el disturbio ocasionado en las unidades experimentales correspondientes al tratamiento tenga algún tipo de influencia sobre el ambiente sedimentario de los controles.

La primera extracción de almejas se realizó el 15 de Enero de 1999. Luego se realizaron extracciones sucesivas cada vez que se observó que el sedimento recobró su topografía inicial, lo que llevó a un patrón aproximadamente mensual (Días de extracción subsiguientes: 14 de

Febrero, 16 de Marzo y 20 de Abril). Las muestras para examinar los efectos de la extracción de almejas sobre los distintos organismos fueron tomadas el 2 de Febrero, 3 de Marzo, 4 de Abril y 11 de Mayo. La toma de muestras para determinar el contenido de grava, arena, limo-arcilla, agua y materia orgánica de los sedimentos así como las mediciones de la penetrabilidad del sustrato fueron llevadas a cabo solamente el 3 de Febrero. Las cuevas de *Chasmagnathus granulata* fueron contadas en cada réplica. Las muestras para la extracción de la macroinfauna así como aquellas destinadas al análisis granulométrico fueron tomadas con un sacabocados cilíndrico de 10 cm de diámetro y 15 cm de profundidad. En ambos casos las muestras fueron subdivididas en tres estratos de 5 cm de profundidad. Para determinar el contenido de agua y materia orgánica del sedimento se tomaron submuestras a los 0, 2.5, 7.5, y 12.5 cm de profundidad a partir de las muestras destinadas al análisis granulométrico. En el caso de las muestras para el análisis de la macroinfauna los datos de los tres niveles de profundidad fueron agrupados calculándose la densidad de individuos para cada muestra de 15 cm y no para cada nivel de profundidad debido a que fue raro encontrar organismos macroinfaunales por debajo de los 5 cm de profundidad tanto en muestras del tratamiento como del control. Dado que juveniles del cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* fueron encontrados utilizando valvas superficiales como refugio durante Febrero, Marzo y Abril, se contó la densidad de estos organismos se estimó la proporción del área cubierta por valvas en un cuadrado de 50 cm de lado localizado al azar dentro de cada unidad experimental. La proporción de área cubierta por valvas fue estimada mediante muestreo de intercepción de puntos utilizando una grilla de 50 x 50 cm subdividida en cuadrados de 5 x 5 cm. Mediante un sacabocado cilíndrico de 2 cm de diámetro y 2 cm de altura se tomaron submuestras a distintas 0, 2.5, 7.5, y 12.5 cm de profundidad a partir de las muestras tomadas con sacabocados de 10 cm de diámetro y 15 cm de profundidad. La penetrabilidad del sedimento fue medida como la presión (expresada en Newtons. cm^{-2}) necesaria para comprimir el resorte de un émbolo de 2

cm de diámetro que fue hundido en el sedimento hasta una profundidad estándar (ver Brown y McLachlan 1990).

Actividades de laboratorio

Los organismos macroinfaunales fueron colectados tamizando las muestras a través de una malla de 0.5 mm, y fueron identificados y contados bajo lupa. Los sedimentos fueron separados en tres fracciones (grava, arena y limo-arcilla) mediante tamizado en húmedo a través de mallas de 2 y 0.062 mm. Estas fracciones fueron secadas a 50°C durante 48 h y luego pesadas en balanza analítica. El contenido de agua de las muestras fue determinado como la diferencia entre el peso húmedo y el peso seco luego de secar las muestras a 50°C durante 48 h. El contenido de material orgánica del sedimento fue determinado como el porcentaje del peso seco libre de cenizas (ver Crisp 1971).

Análisis de datos

Los efectos de la extracción de almejas, la densidad local de cangrejos, la localidad y la fecha de muestreo sobre la densidad de cada especie bentónica fueron evaluados mediante un modelo de ANOVA que consistió en la extracción de almejas y la densidad local de cangrejos como factores fijos, la localidad como factor al azar anidado dentro de la densidad local de cangrejos, y la fecha de muestreo como medida repetida. Un análisis similar fue utilizado para evaluar el efecto de la extracción de almejas, la densidad local de cangrejos, la localidad, y la profundidad (i.e. distancia vertical por debajo de la superficie del sustrato) sobre el porcentaje de agua, materia orgánica, grava, arena y limo-arcilla de los sedimentos, considerando la profundidad como medida repetida. El efecto de la extracción de almejas, la densidad local de cangrejos y la localidad sobre la penetrabilidad del sedimento fué evaluado mediante un modelo de ANOVA que consistió en la extracción de almejas y la densidad local de cangrejos como factores fijos y la

localidad como factor al azar anidado dentro de la densidad local de cangrejos. Todos estos análisis fueron llevados a cabo utilizando el paquete estadístico STATISTICA (StatSoft 2000). Tests LSD de comparaciones múltiples (Day and Quinn 1989) fueron llevados a cabo sobre aquellos términos de interacción significativos que incluyeron la extracción de almejas como variable, de modo de comparar las medias correspondientes al tratamiento de extracción de almejas y los controles no manipulados a cada nivel de la o las otras variables (Underwood 1997). El nivel de significancia de los tests de LSD fue sometido a ajustes de Bonferroni de manera de controlar la alta probabilidad de error de Tipo I debido al gran número de contrastes (Underwood 1997). Al observarse una interacción significativa, los efectos principales de los factores que componían dicha interacción o las interacciones de orden menor constituidas por factores implicados en interacciones significativas de mayor orden no fueron tenidas en cuenta, dado que la ocurrencia de interacción indica que los factores implicados no son independientes (Underwood 1997).

La normalidad de los datos fue evaluada mediante tests de Shapiro-Wilk (Zar 1984). Tests de Cochran (Underwood 1997) fueron utilizados para evaluar homocedasticidad. Transformaciones monofónicas usuales fueron empleadas para remover heterogeneidad de varianzas en datos heteroscedásticos (Underwood 1997).

RESULTADOS

Respuestas del cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata*

Interacciones significativas de segundo orden se detectaron entre la extracción de almejas (E), la densidad local de cangrejos (C), y la fecha de muestreo (F; de ahora en más se denota como interacción E x C x F), y entre la extracción de almejas, la localidad (L), y la fecha de muestreo (de ahora en más: interacción E x L x F; Tabla 1). Este resultado indica que el efecto de la extracción de almejas sobre *Chasmagnathus granulata* varía dependiendo de la densidad local de

cangrejos así como de características específicas de las distintas localidades, y qué, además, esta variación espacial no es consistente en el tiempo. Los resultados de los tests LSD de comparaciones múltiples realizados sobre las interacciones E x C x F y E x L x F indicaron que la extracción de almejas causó: (1) un incremento significativo en la densidad de cangrejos en las localidades con densidad baja de cangrejos en Febrero, Marzo y Abril, y (2) una disminución significativa en la densidad de cuevas de cangrejos en las localidades con alta densidad de cuevas en Abril y Mayo (Fig. 1).

Respuesta de los juveniles del cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* y cambios en la cobertura superficial de valvas

El efecto de la extracción de almejas sobre la densidad de juveniles de *Cyrtograpsus angulatus* varía entre localidades pero esta variación espacial fue consistente durante las fechas de muestreo en que se encontraron juveniles de *C. angulatus* en las unidades experimentales (Febrero, Marzo y Abril). Esto surge del hecho de que, si bien las interacciones de segundo orden (i.e. interacción E x C x F e interacción E x L x F) no fueron significativas, existió una interacción significativa entre la extracción de almejas y la localidad (interacción E x L, Tabla 2A). Los resultados del test LSD de comparaciones múltiples efectuados sobre la interacción H x L indicaron que las densidades de juveniles de *C. angulatus* fueron significativamente mayores en el tratamiento que en el control en todas las localidades, con excepción de la localidad 6, donde las medias no difirieron significativamente (Fig. 2).

De modo similar, los efectos de la extracción de almejas sobre la cobertura superficial de valvas varió entre localidades y dicha variación espacial fue consistente en el tiempo, tal como lo indica la interacción E x L significativa y la interacción E x L x F no significativa (Tabla 2B). El test LSD de comparaciones múltiples realizado sobre la interacción E x L indicó un patrón de variación espacial en el efecto de la extracción de almejas sobre la cobertura superficial de valvas

similar al observado para los juveniles de *Cyrtograpsus angulatus*, esto es, la extracción de almejas promovió un incremento significativo en el porcentaje de área cubierta por valvas en todas las localidades, con la excepción de la localidad 6, donde las medias no difirieron significativamente (Fig. 3).

Respuestas de los organismos macroinfaunales

El poliqueto *Laeonereis acuta* fue la única especie macroinfaunal que se encontró a densidades lo suficientemente altas en las distintas localidades y fechas de muestreo como para permitir el análisis estadístico de los efectos experimentales. El efecto de la extracción de almejas sobre la densidad de esta especie no fue consistente entre localidades y el patrón de variación espacial en el efecto de la extracción de almejas no fue consistente en el tiempo, tal como lo indica la interacción E x L x F significativa (Tabla 3). El test LSD de comparaciones múltiples indicó que la extracción de almejas promovió: (1) una disminución significativa en la densidad de *L. acuta* en Febrero en la localidad 3 y en Marzo en las localidades 2 y 3, y (2) un incremento significativo en la densidad de esta especie en Abril en la localidad 6 (Fig. 4).

Efectos en las características del sedimento

Interacciones significativas entre el tratamiento de extracción de almejas, la localidad y la profundidad (P; de ahora en mas: interacción E x L x P) se observaron para el contenido de agua y material orgánica del sedimento (Tabla 4A, B). Este resultado indica que hubo variaciones en el efecto de la extracción de almejas sobre estas características del sedimento dependiendo de la profundidad a la que se tomaron las muestras, pero que estas variaciones no fueron consistentes entre localidades. Tests LSD de comparaciones múltiples llevados a cabo sobre la interacción E x L x P indicaron que la extracción de almejas promovió una disminución significativa en el contenido de agua y materia orgánica del sedimento superficial en todas las localidades y que incrementos significativos ocurrieron en capas mas profundas pero en unas pocas localidades

(Fig. 5 y 6). En el caso del contenido de agua, sin embargo, se encontró también una interacción significativa entre la extracción de almejas, la densidad local de cangrejos y la profundidad (de ahora en más: interacción E x C x P). Tests LSD de comparaciones múltiples llevados a cabo en relación a la interacción E x C x P indicaron que la extracción de almejas promovió: (1) una disminución significativa en el contenido de agua de sedimentos superficiales tanto en áreas con alta y baja densidad de cuevas de *Chasmagnathus granulata* y, (2) incrementos significativos en el contenido de agua del sedimento a una profundidad de 2.5 cm en áreas con alta densidad de cangrejos así como a una profundidad de 2.5, 7.5, y 12.5 cm en áreas con baja densidad de cangrejos (Fig. 6).

La fracción de gravas del sedimento estuvo mayormente compuesta por valvas de *Tagelus plebeius*. El efecto de la extracción de almejas sobre el contenido de gravas del sedimento también mostró variaciones dependientes de la profundidad de muestreo las cuales tampoco fueron consistentes entre localidades, tal como lo indica la ocurrencia de una interacción E x L x P significativa (Tabla 4C). En este caso, los tests LSD de comparaciones múltiples efectuados en relación a la interacción E x L x P indicaron que la extracción de almejas produjo un incremento en el contenido de gravas a los 0-5 y 5-10 cm de profundidad en algunas pero no todas las localidades. Efectos significativos en el rango de profundidad entre los 10-15 cm se observaron solamente en la localidad 4, donde tuvo lugar una disminución en el contenido de grava debido a la extracción de almejas (Fig. 7). En contraposición, la extracción experimental de almejas no tuvo ningún efecto sobre el contenido de arena y limo-arcilla de los sedimentos. Solo interacciones significativas entre localidad y profundidad se observaron en ambos casos (Tabla 6, D y E). La extracción de almejas, sin embargo, promovió un incremento en la penetrabilidad del sedimento que es general a todas las localidades (Tabla 6, F).

Conformidad con los supuestos del test

La mayor parte de los casos de heterogeneidad de varianzas observados fueron corregidos mediante transformaciones monótonicas de los datos (Tabla 5). Las únicas excepciones fueron los porcentajes de arena y limo-arcilla de los sedimentos, casos en los que fue imposible remover la heterogeneidad de los datos. Como es sabido, la heterogeneidad de varianzas incrementa la probabilidad de error de Tipo I. Sin embargo, no se observaron efectos significativos de la extracción de almejas (ya sea efectos principales o interacciones) sobre el contenido de arena y limo-arcilla de los sedimentos. Mas allá de que en ambos casos hay interacciones L x D significativas que deben ser consideradas con precaución, la ausencia de efectos principales o interactivos de la extracción de almejas indica que no sería posible incurrir en un error de Tipo I en relación a esta variable (ver Underwood 1997). En consecuencia, es válido concluir que la extracción de almejas no afecta el porcentaje de arena y limo-arcilla del sedimento.

Pocas desviaciones de la normalidad fueron observadas una vez que los datos cumplieron con el supuesto de homocedasticidad. Los niveles de significancia correspondientes a esas desviaciones estuvieron entre 0.02 y 0.05. Dado que el ANOVA es robusto ante la falta de normalidad (Underwood 1997), es de esperar que las desviaciones de la normalidad observadas no afecten nuestras conclusiones.

DISCUSIÓN

Respuestas de las especies bentónicas

Las respuestas de los organismos bentónicos ante la extracción de almejas rara vez fueron consistentes entre las distintas localidades, excepto en el caso de la ausencia de efectos significativos de la extracción de almejas sobre el poliqueto *Laeonereis acuta* observado en Mayo. Distintas líneas de evidencia sugieren que el efecto neto de la extracción de almejas sobre la comunidad bentónica podría ser la consecuencia del disturbio causado por la extracción mas la bioturbación subsiguiente por parte de *Chasmagnathus granulata*, dado que estos cangrejos

tienden a colonizar rápidamente los sedimentos disturbados excavando nuevas cuevas (ver Introducción). A partir de esto se hipotetizó que al menos alguno de los efectos netos de la extracción de almejas podría variar dependiendo de la densidad local de cangrejos, dado que esta podría determinar el nivel de colonización de las áreas disturbadas. Al seleccionar las localidades de estudio en base a niveles opuestos de densidad de cangrejos e introducir la densidad local de cangrejos como una variable mas en nuestro modelo de ANOVA resultó posible considerar la heterogeneidad debida a los agregamientos de cuevas cangrejos y evaluar su importancia como determinante de efectos sitio-específicos. No obstante, al contrario de lo esperado, los cangrejos colonizaron las unidades experimentales disturbadas a tasas similares en localidades con alta y baja densidad de cangrejos. Efectos aditivos de la extracción de almejas y la subsiguiente bioturbación por cangrejos podrían haber estado ocurriendo en la misma magnitud en localidades con alta y baja densidad de cangrejos, pero no es posible ser conclusivos en relación a esto. En consecuencia, las conclusiones generales que surgen de este experimento son: (1) los efectos de la extracción de almejas sobre los cangrejos varían dependiendo de su densidad local y, (2) las respuestas de *L. acuta* y los juveniles de *Cyrtograpsus angulatus* son sitio-específicas.

Los efectos de la extracción de almejas sobre *Chasmagnathus granulata* varían dependiendo de su densidad local debido a que la colonización de áreas disturbadas por parte de los cangrejos ocurrió a tasas similares en localidades con alta y baja densidad de cuevas de cangrejos. Esto indica que la densidad de cangrejos cavadores errantes, es decir, aquellos con el potencial de colonizar las áreas disturbadas, no se relaciona directamente con la densidad local de cuevas, lo que sugiere que el patrón agregado de distribución de las cuevas de cangrejos en el intermareal está dado por características del hábitat que restringen la construcción o mantenimiento de las cuevas y no por una capacidad de dispersión limitada por parte de los cangrejos. Los cangrejos cavadores son organismos altamente móviles que se dispersan en planicies de marea y marismas,

particularmente durante períodos de inmersión mareal (Martinetto 2001, J. Gutiérrez pers. obs.). En este contexto, puede interpretarse que el disturbio causado por la extracción de almejas modifica características del hábitat que limitan la construcción de cuevas por parte de *Chasmagnathus granulata* en aquellas localidades en que las cuevas de esta especie ocurren a bajas densidades. Sin embargo, el nivel de colonización de las unidades experimentales disturbadas por parte de los cangrejos mostró variación entre los muestreos sucesivos. En Febrero y Marzo, los cangrejos colonizaron las unidades experimentales disturbadas a una magnitud tal que la densidad de cuevas igualó la de los controles en las áreas de alta densidad de cangrejos y superó significativamente la de los controles en las áreas con baja densidad de cangrejos. No obstante, las tasas de colonización de las áreas disturbadas por parte de los cangrejos fueron disminuyendo hacia el final del período experimental. En Mayo, la densidad de cuevas en las unidades experimentales disturbadas fue similar a la observada en los controles en las áreas con baja densidad de cangrejos y, asimismo, fue significativamente menor a la observada en los controles en aquellas áreas con alta densidad de cangrejos. Esta disminución en los niveles de colonización de las unidades experimentales disturbadas por parte de los cangrejos podría ser el resultado de una disminución en la densidad de cangrejos dispersantes hacia el invierno (Martinetto 2001).

La extracción de almejas no llevó a ningún cambio en las características del sedimento que sea consistente a través de las tres localidades donde la densidad de *Chasmagnathus granulata*. Por lo tanto, no fue posible identificar aquellas características del hábitat que, al interactuar con la extracción de almejas, permiten el establecimiento de un número mayor de cuevas en áreas donde, en principio, éstas ocurren a bajas densidades. Sin embargo, este no fue el caso al analizarse los efectos de la extracción de almejas sobre la densidad de juveniles de *Cyrtograpsus angulatus*. En este caso, la remoción de sedimento asociada a la extracción de almejas llevó a un

incremento en la cobertura superficial de valvas en aquellas localidades donde las valvas constituyen una proporción importante de los sedimentos subsuperficiales, incrementando la cantidad de refugios disponibles para juveniles de *C. angulatus* así como su densidad en unidades experimentales disturbadas. Es sabido que, durante sus estadíos tempranos de desarrollo, *C. angulatus* se distribuye en habitats estructuralmente complejos tales como agregados de poliquetos tubícolas (Spivak et al., 1994) o bancos de valvas (Gutiérrez e Iribarne, 1999), donde encuentran protección ante la predación y el canibalismo (Gutiérrez e Iribarne, 1999, Luppi et al., 2001). La cobertura superficial de valvas aumentó significativamente en las localidades 1 a 5, donde la cantidad de valvas en los sedimentos superficiales es alta (i.e. entre el 3 y el 12% en peso seco de los sedimentos hasta los 15 cm de profundidad; ver datos de contenido de grava en sedimentos de los controles), lo que indica que los incrementos en la cantidad de valvas superficiales son el resultado de el volteo de sedimento causado por la extracción de almejas. Como fue observado en bancos de valvas naturales (Gutiérrez e Iribarne, 1999), los juveniles de *C. angulatus* fueron encontrados tanto bajo las valvas como dentro de la cavidad de aquellas que presentaban su articulación intacta.

El predominio de resultados no significativos al comparar la densidad de *Laeonereis acuta* en unidades disturbadas y controles, y al considerar localidades y fechas de muestreo específicas, puede indicar que, en la mayor parte de los casos, la extracción de almejas no promueve la mortalidad o emigración de estos organismos o, alternativamente, que el período de 15 días entre la extracción de almejas y el muestreo fue suficiente para la recuperación de la densidad de *L. acuta*. Tanto la ausencia de efectos del disturbio (Por ej.: van den Heiligenberg 1987, Brown y Wilson 1997, Hall y Harding 1997) así como la rápida (< 15 días) recuperación luego del disturbio (Por ej.: van den Heiligenberg 1987, Hall y Harding 1997) fueron previamente observadas como respuestas de distintas especies de poliquetos ante el disturbio ocasionado

debido a la extracción de macrofauna. Debido a que no fueron evaluadas tendencias temporales en la densidad de *L. acuta*, es imposible discernir entre ambas posibilidades.

Efectos sitio-dependientes y sus implicancias para el manejo

De la discusión anterior surge que las localidades difieren en atributos biológicos o físicos que determinan la ocurrencia de mecanismos específicos de efecto de la extracción de almejas. Mas allá de que no tiene demasiado valor predictivo concluir que los efectos de la extracción de almejas son sitio-dependientes, el solo hecho de identificar el impacto de dicha actividad como sitio dependiente es importante a la hora de evitar generalizaciones prematuras (ver Beck, 1997). Con frecuencia, experimentos de campo llevados a cabo en una sola localidad son utilizados para inferir el efecto de una fuente de variación a nivel de población o comunidad. Sin embargo, nuestros resultados sugieren que fuentes de variación que son importantes en una localidad en particular pueden no serlo mas allá de esta. Por lo tanto, sobregeneralizar la importancia de una fuente de variación a los fines de manejo puede llevar al desarrollo de medidas precautorias cuando estas no serían necesarias. Por otro lado, si la no importancia de una fuente de variación fuera sobregeneralizada, la falta de conocimiento acerca de efectos críticos en ciertas localidades llevaría a tomar peligrosas decisiones de manejo.

Los planes de manejo utilizados en relación a la extracción de organismos infaunales por parte del hombre a menudo consisten en la designación de áreas intangibles y la rotación de la actividad a través de un número de áreas de sacrificio (Frid y Evans, 1995). El éxito de estos planes de manejo puede ser limitado si la ocurrencia de efectos sitio-dependientes no es considerada en su diseño y ejecución. Por ejemplo, el manejo exitoso de poblaciones de poliquetos que se comercializan como carnada en Northumberland, Reino Unido, fue logrado al incorporar conocimientos acerca de la dinámica poblacional sitio-específica de estos organismos a la hora de designar áreas intangibles y áreas de sacrificio (Olive, 1993). Incorporar

conocimientos acerca de procesos sitio-dependientes surge también como importante en vistas de un manejo a nivel de comunidad.

El manejo a nivel de comunidad parece como posible en teoría, pero sería muy complicado en términos prácticos (ver Sutherland, 1995). Si todas las especies presentaran el mismo patrón espacial de respuesta sería fácil la designación de áreas intangibles y áreas de sacrificio, pero esta sería una situación poco probable en vistas de las variaciones en las características de las distintas especies dentro de una comunidad y sus relaciones con el hábitat. En este estudio se encontró que los efectos de la extracción de almejas varía entre localidades y que estas variaciones espaciales no muestran consistencia entre las tres especies mas abundantes. En tal caso, la única alternativa es identificar las características del hábitat que están asociadas a la ocurrencia de efectos importantes en cada una de las especies para luego sacrificar aquellos hábitats donde el impacto de la extracción de almejas sería menor para la mayor parte de las especies (o para aquellas que se consideren prioritarias). Dado que con este trabajo se ha echado poca luz sobre las características del hábitat que determinan variaciones en el efecto de la extracción de almejas sobre las distintas especies en particular, surgen como necesarios estudios adicionales donde se eluciden los mecanismos por los cuales la extracción de almejas puede afectar a las distintas especies y, a la vez, cuantifiquen la relación entre distintas características de los habitats y la magnitud de los efectos de la extracción de almejas sobre las distintas especies en particular. Identificar efectos sitio-dependientes no debe ser considerado como el punto final de proyectos de investigación orientados al diseño de programas de manejo. Por el contrario, este es el punto donde la preguntas del tipo “Cual es el efecto de...?” deben ser reformuladas como “Qué factores modulan el efecto de...?”.

Tabla 1. Resultados de ANOVA utilizado para evaluar el efecto de la extracción de almejas, la densidad local de *Chasmagnathus granulata*, la localidad (anidada dentro de la densidad local de cangrejos), la fecha de muestreo (medida repetida) y las distintas interacciones sobre la densidad de cuevas de *C. granulata* en las unidades experimentales.

Fuente de variación	<i>gl</i>	MS	<i>F</i>	p
Extracción de almejas	1	6.07	12.06	0.0254*
Densidad de cangrejos	1	6.93	12.43	0.0243*
Localidad (Densidad de cangrejos)	4	0.56	6.75	0.0002***
Fecha de Muestreo	3	8.53	17.54	0.0001***
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos	1	19.62	39.00	0.0034**
Extracción de almejas X Localidad	4	0.50	6.09	0.0004***
Extracción de almejas X Fecha de muestreo	3	4.37	11.60	<0.0001***
Densidad de almejas X Fecha de muestreo	3	1.53	3.16	0.0645
Localidad X Fecha de muestreo	12	0.49	5.29	<0.0001***
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos X Fecha de muestreo	3	1.40	3.71	0.0426*
Extracción de almejas X Localidad X Fecha de muestreo	12	0.38	4.09	<0.0001***

*p < 0.05, **p < 0.01, ***p < 0.001

Tabla 2. Resultados de ANOVA utilizado para evaluar el efecto de la extracción de almejas, la densidad local de *Chasmagnathus granulata*, la localidad (anidada dentro de la densidad local de cangrejos), la fecha de muestreo (medida repetida), y las distintas interacciones sobre (A) la densidad de juveniles de *Cyrtograpsus angulatus* y (B) el porcentaje de área cubierta por valvas

Fuente de variación	gl	MS	F	p
(A) <i>Cyrtograpsus angulatus</i>				
Extracción de almejas	1	32.72	19.37	0.0117*
Densidad de cangrejos	1	0.05	0.02	0.8854
Localidad (Densidad de cangrejos)	4	1.99	29.05	<0.0001***
Fecha de Muestreo	2	0.25	5.76	0.0282*
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos	1	0.03	0.02	0.9080
Extracción de almejas X Localidad	4	1.69	24.70	<0.0001***
Extracción de almejas X Fecha de muestreo	2	0.23	7.21	0.0162*
Densidad de almejas X Fecha de muestreo	2	0.15	3.57	0.0778
Localidad X Fecha de muestreo	8	0.04	0.77	0.6271
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos X Fecha de muestreo	2	0.12	3.64	0.0753
Extracción de almejas X Localidad X Fecha de muestreo	8	0.03	0.57	0.7993
(B) Porcentaje de área cubierta por valvas				
Extracción de almejas	1	2.62	43.90	0.0027**
Densidad de cangrejos	1	0.02	0.14	0.7260
Localidad (Densidad de cangrejos)	4	0.14	51.53	<0.0001***
Fecha de Muestreo	2	<0.01	0.46	0.6466
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos	1	<0.01	0.09	0.7816
Extracción de almejas X Localidad	4	0.06	21.24	<0.0001***
Extracción de almejas X Fecha de muestreo	2	<0.01	0.25	0.7813
Densidad de almejas X Fecha de muestreo	2	<0.01	0.01	0.9884
Localidad X Fecha de muestreo	8	<0.01	0.84	0.5700
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos X Fecha de muestreo	2	<0.01	0.43	0.6670
Extracción de almejas X Localidad X Fecha de muestreo	8	<0.01	0.90	0.5173

*p < 0.05, **p < 0.01, ***p < 0.001

Tabla 3. Resultados de ANOVA utilizado para evaluar el efecto de la extracción de almejas, la densidad local de *Chasmagnathus granulata*, la localidad (anidada dentro de la densidad local de cangrejos), la fecha de muestreo (medida repetida) y las distintas interacciones sobre la densidad del poliqueto *Laeonereis acuta*

Fuente de variación	<i>gl</i>	MS	<i>F</i>	p
Extracción de almejas	1	6.98	5.18	0.0851
Densidad de cangrejos	1	10.34	5.27	0.0833
Localidad (Densidad de cangrejos)	4	1.96	3.02	0.0245*
Fecha de Muestreo	3	34.85	12.35	0.0006***
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos	1	2.67	1.98	0.2319
Extracción de almejas X Localidad	4	1.35	2.08	0.0951
Extracción de almejas X Fecha de muestreo	3	2.11	1.27	0.3279
Densidad de almejas X Fecha de muestreo	3	1.69	0.60	0.6284
Localidad X Fecha de muestreo	12	2.82	4.74	<0.0001***
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos X Fecha de muestreo	2	0.33	0.20	0.8967
Extracción de almejas X Localidad X Fecha de muestreo	12	1.66	2.79	0.0016**

*p < 0.05, **p < 0.01, ***p < 0.001

Tabla 4. Resultados de ANOVA utilizado para evaluar el efecto de la extracción de almejas, la densidad local de *Chasmagnathus granulata*, la localidad (anidada dentro de la densidad local de cangrejos), la profundidad en el sustrato (medida repetida; no se considera en el caso de la penetrabilidad del sustrato) y las distintas interacciones sobre distintas características del sedimento

Fuente de variación	gl	MS	F	p
A) Porcentaje de agua				
Extracción de almejas	1	611.34	22.83	0.0088**
Densidad de cangrejos	1	44.04	0.27	0.6292
Localidad (Densidad de cangrejos)	4	161.63	189.70	<0.0001***
Profundidad	3	1087.25	225.82	<0.0001***
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos	1	56.57	2.11	0.2197
Extracción de almejas X Localidad	4	26.77	31.42	<0.0001***
Extracción de almejas X Profundidad	3	994.07	176.36	<0.0001***
Densidad de almejas X Profundidad	3	58.64	12.18	0.0006***
Localidad X Profundidad	12	4.82	5.16	<0.0001***
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos X Profundidad	3	95.21	16.89	0.0001***
Extracción de almejas X Localidad X Profundidad	12	5.64	6.04	<0.0001***
B) Porcentaje de materia orgánica				
Extracción de almejas	1	1.19	21.49	0.0097**
Densidad de cangrejos	1	0.04	0.06	0.8166
Localidad (Densidad de cangrejos)	4	0.63	19.97	<0.0001***
Profundidad	3	4.42	175.97	<0.0001***
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos	1	0.08	1.43	0.2977
Extracción de almejas X Localidad	4	0.06	1.77	0.1464
Extracción de almejas X Profundidad	3	2.28	35.23	<0.0001***
Densidad de almejas X Profundidad	3	0.04	1.57	0.2484
Localidad X Profundidad	12	0.03	1.04	0.4114
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos X Profundidad	3	0.10	1.54	0.2540
Extracción de almejas X Localidad X Profundidad	12	0.06	2.69	0.0023**
C) Porcentaje de grava				
Extracción de almejas	1	7.54	33.96	0.0043**
Densidad de cangrejos	1	4.17	0.12	0.7483
Localidad (Densidad de cangrejos)	4	35.29	315.88	<0.0001***
Profundidad	2	0.48	0.38	0.6949
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos	1	3.60	16.21	0.0158*
Extracción de almejas X Localidad	4	0.22	1.99	0.1077

Extracción de almejas X Profundidad	2	1.99	2.37	0.1557
Densidad de almejas X Profundidad	2	1.50	1.18	0.3553
Localidad X Profundidad	8	1.27	15.45	<0.0001***
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos X Profundidad	2	0.32	0.38	0.6930
Extracción de almejas X Localidad X Profundidad	8	0.84	10.21	<0.0001***
D) Porcentaje de arena				
Extracción de almejas	1	14.96	1.24	0.3275
Densidad de cangrejos	1	584.86	0.21	0.6670
Localidad (Densidad de cangrejos) Profundidad	4	2774.64	91.16	<0.0001***
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos	1	113.45	1.17	0.3570
Extracción de almejas X Localidad	4	19.89	1.65	0.2680
Extracción de almejas X Profundidad	2	12.04	0.40	0.8110
Densidad de almejas X Profundidad	2	56.73	2.05	0.1913
Localidad X Profundidad	8	16.51	0.17	0.8459
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos X Profundidad	2	96.59	4.96	<0.0001***
Extracción de almejas X Localidad X Profundidad	8	5.53	0.20	0.8229
Extracción de almejas X Localidad X Profundidad	8	27.70	1.42	0.1942
E) Porcentaje de limo/arcilla				
Extracción de almejas	1	71.65	6.40	0.0647
Densidad de cangrejos	1	129.45	0.02	0.8838
Localidad (Densidad de cangrejos) Profundidad	4	5342.90	164.61	<0.0001***
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos	1	84.03	1.06	0.3905
Extracción de almejas X Localidad	4	2.38	0.21	0.6688
Extracción de almejas X Profundidad	2	11.20	0.34	0.8465
Densidad de almejas X Profundidad	2	2.93	0.13	0.8832
Localidad X Profundidad	8	46.24	0.5832	0.5802
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos X Profundidad	2	789.28	4.10	0.0002***
Extracción de almejas X Localidad X Profundidad	8	19.29	0.83	0.4708
Extracción de almejas X Localidad X Profundidad	8	23.28	1.20	0.3022
F) Penetrabilidad del sustrato				
Extracción de almejas	1	4341.85	567.73	<0.0001***
Densidad de cangrejos	1	107.88	2.10	0.2211
Localidad (Densidad de cangrejos)	4	51.43	10.17	<0.0001***
Extracción de almejas X Densidad de cangrejos	1	11.23	1.47	0.2924
Extracción de almejas X Localidad	4	7.65	1.51	0.2098

*p < 0.05, **p < 0.01, ***p < 0.001

Tabla 5. Niveles de significancia para el test de Cochran para homogeneidad de varianzas y transformaciones utilizadas en casos en que los datos no fueron homoscedásticos. p: nivel de significancia para los datos originales, p': nivel de significancia para los datos transformados. Transformaciones: Log: $X' = \log_e(X+0.1)$, Raíz: $X' = (X+1)^{1/2}$, Arco: $X' = \sin^{-1} (X/100)^{1/2}$, NP: No fue posible remover la heterogeneidad de varianzas.

Variable dependiente	p	Transformación	p'
<i>Chasmagnathus granulata</i>	< 0.0001	Raíz	0.2156
<i>Cyrtograpsus angulatus</i>	< 0.0001	Raíz	0.8322
Cobertura de valvas	< 0.0001	Arco	0.8554
<i>Laeonereis acuta</i>	< 0.0001	Raíz	0.0603
Porcentaje de agua	0.9972	–	–
Porcentaje de material orgánica	< 0.0001	Log	0.0529
Porcentaje de grava	< 0.0001	Raíz	0.2203
Porcentaje de arena	0.0002	NP	–
Porcentaje de limo/arcilla	<0.0001	NP	–
Penetrabilidad del sustrato	0.4454	–	–

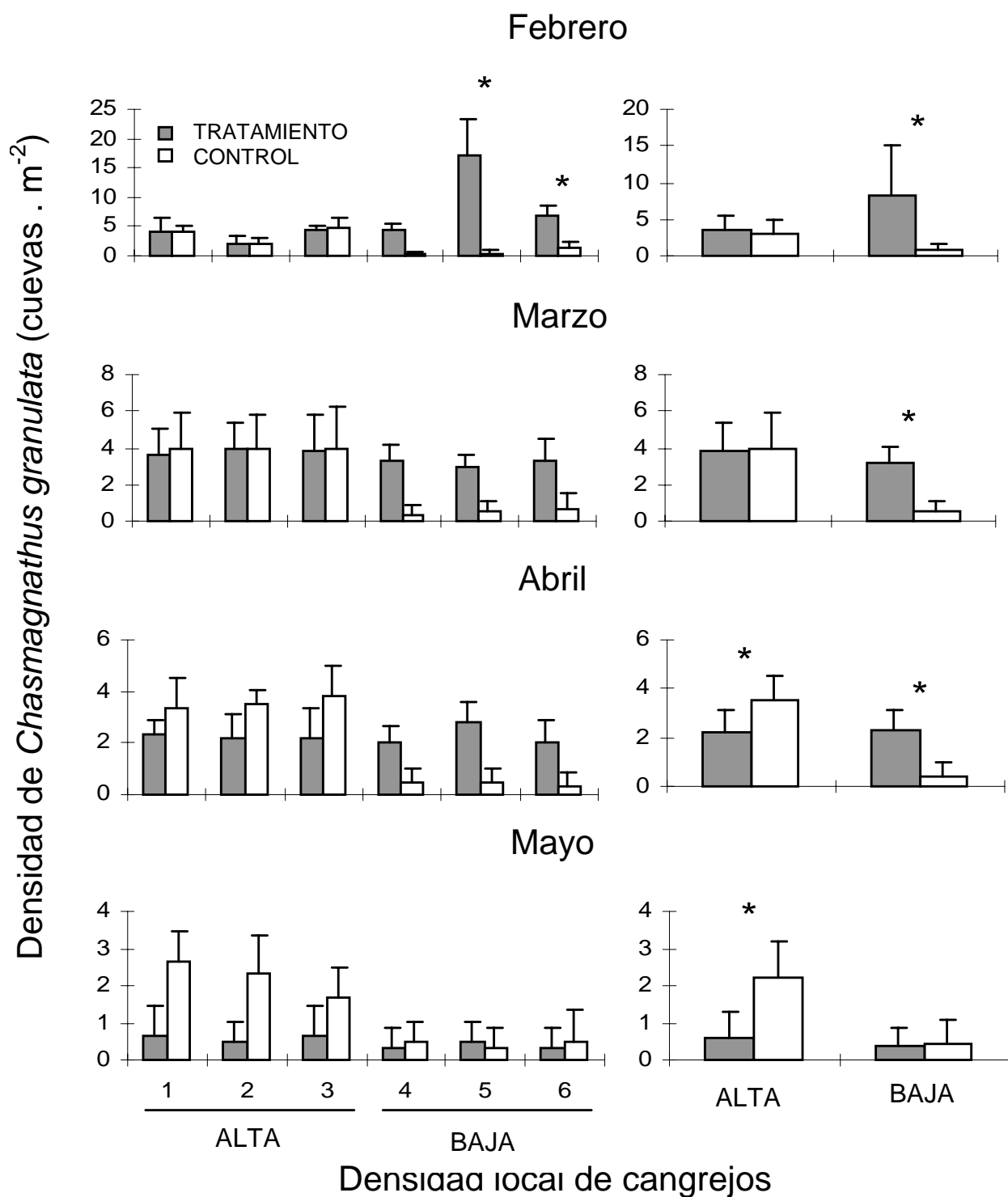


Figura 1. Densidad (ind . m⁻²) de cuevas de *Chasmagnathus granulata* en áreas afectadas por la extracción de almejas (tratamiento) y controles en cada localidad y cada nivel de densidad local de cangrejos. Las localidades 1, 2, and 3 presentan alta densidad de cangrejos mientras que las localidades 4, 5 y 6 presentan baja densidad de los mismos. Los asteriscos indican diferencias significativas a partir de tests LSD de comparaciones múltiples. Las barras verticales representan un desvío standard.

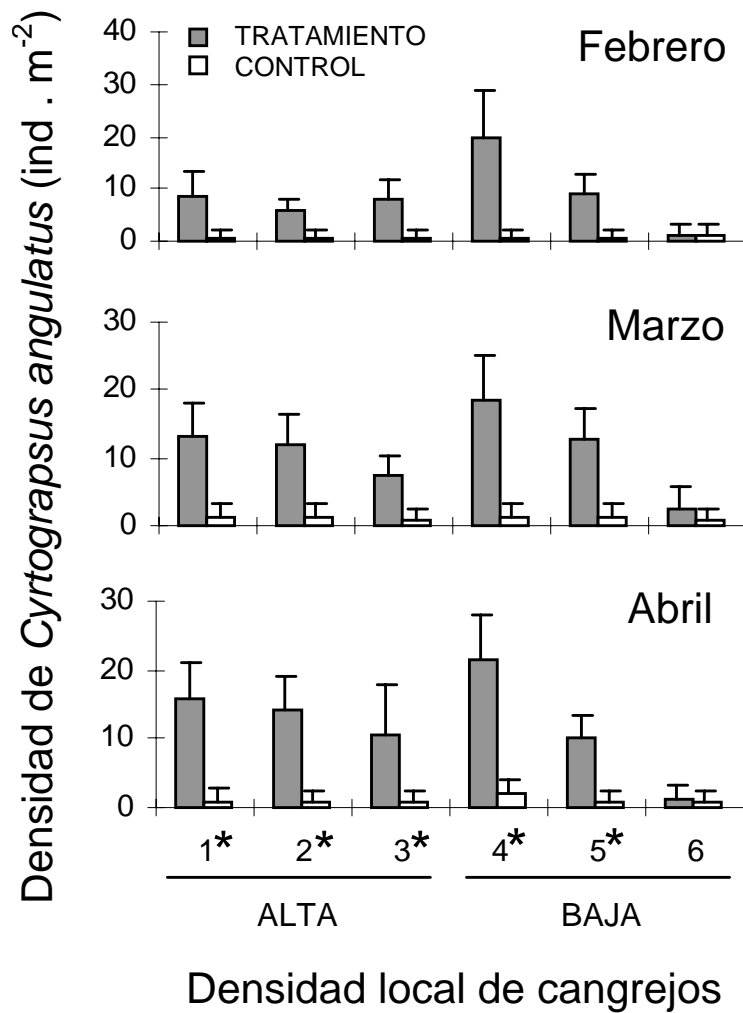


Figura 2. Densidad (ind.0.25 m⁻²) de juveniles de cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* en áreas afectadas por la extracción de almejas (tratamiento) y controles en cada localidad. Las localidades 1, 2, and 3 presentan alta densidad de cangrejos mientras que las localidades 4, 5 y 6 presentan baja densidad de los mismos. Los asteriscos indican diferencias significativas a partir de tests LSD de comparaciones múltiples. Las barras verticales representan un desvío standard.

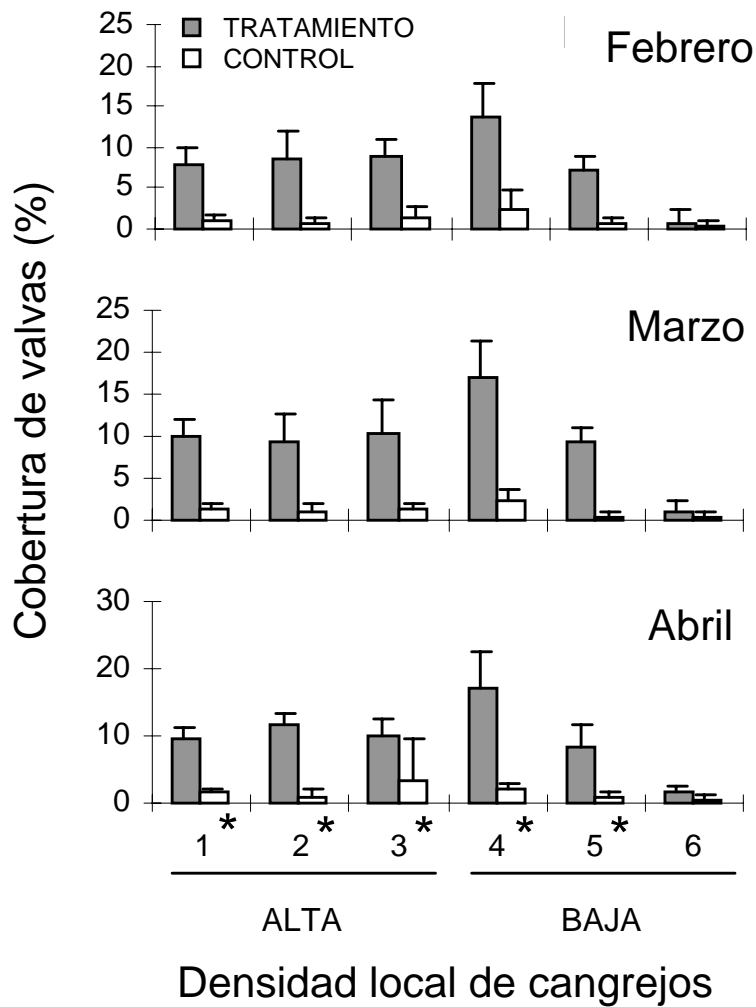


Figura 3. Porcentaje de cobertura superficial de valvas en áreas afectadas por la extracción de almejas (tratamiento) y controles en cada localidad. Las localidades 1, 2, and 3 presentan alta densidad de cangrejos mientras que las localidades 4, 5 y 6 presentan baja densidad de los mismos. Los asteriscos indican diferencias significativas a partir de tests LSD de comparaciones múltiples. Las barras verticales representan un desvío standard.

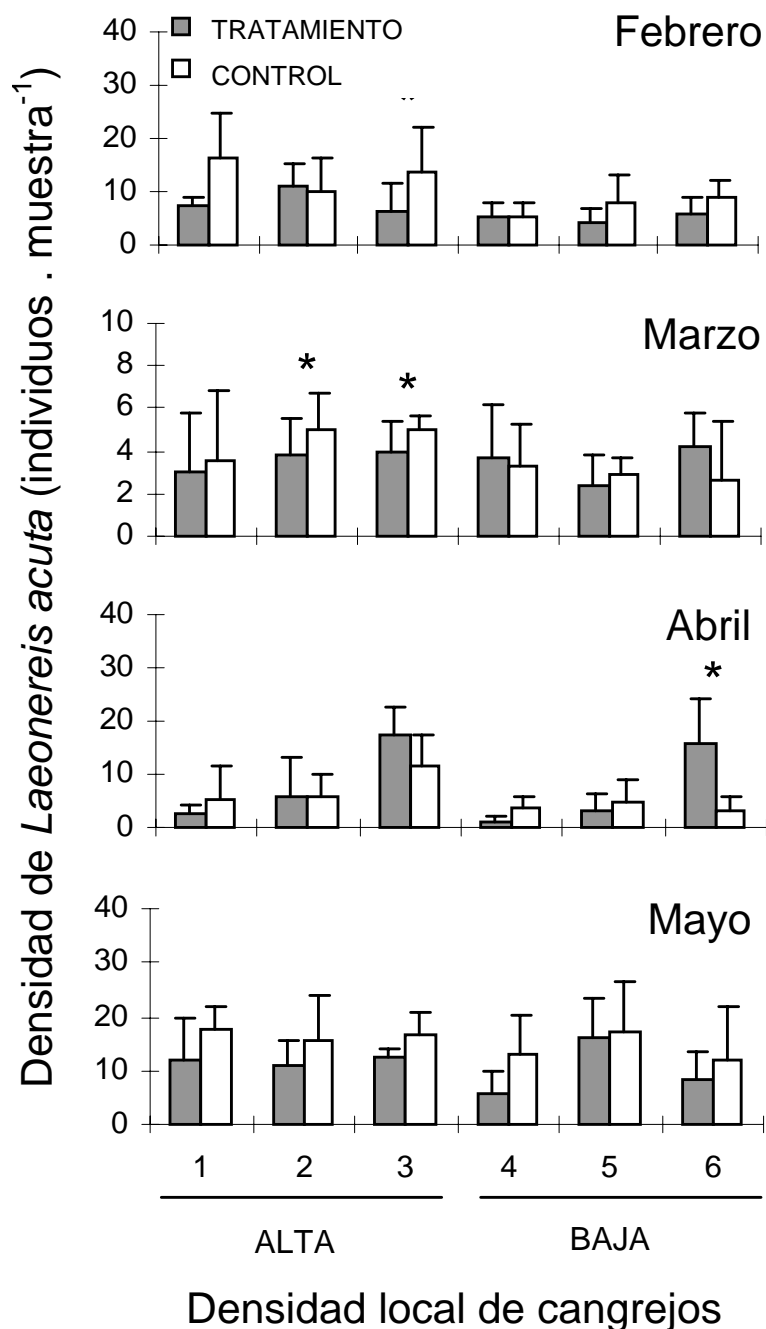


Figura 4. Densidad (ind.muestra) del poliqueto *Laeonereis acuta* en áreas afectadas por la extracción de almejas (tratamiento) y controles en cada localidad. Las localidades 1, 2, and 3 presentan alta densidad de cangrejos mientras que las localidades 4, 5 y 6 presentan baja densidad de los mismos. Los asteriscos indican diferencias significativas a partir de tests LSD de comparaciones múltiples. Las barras verticales representan un desvío standard.

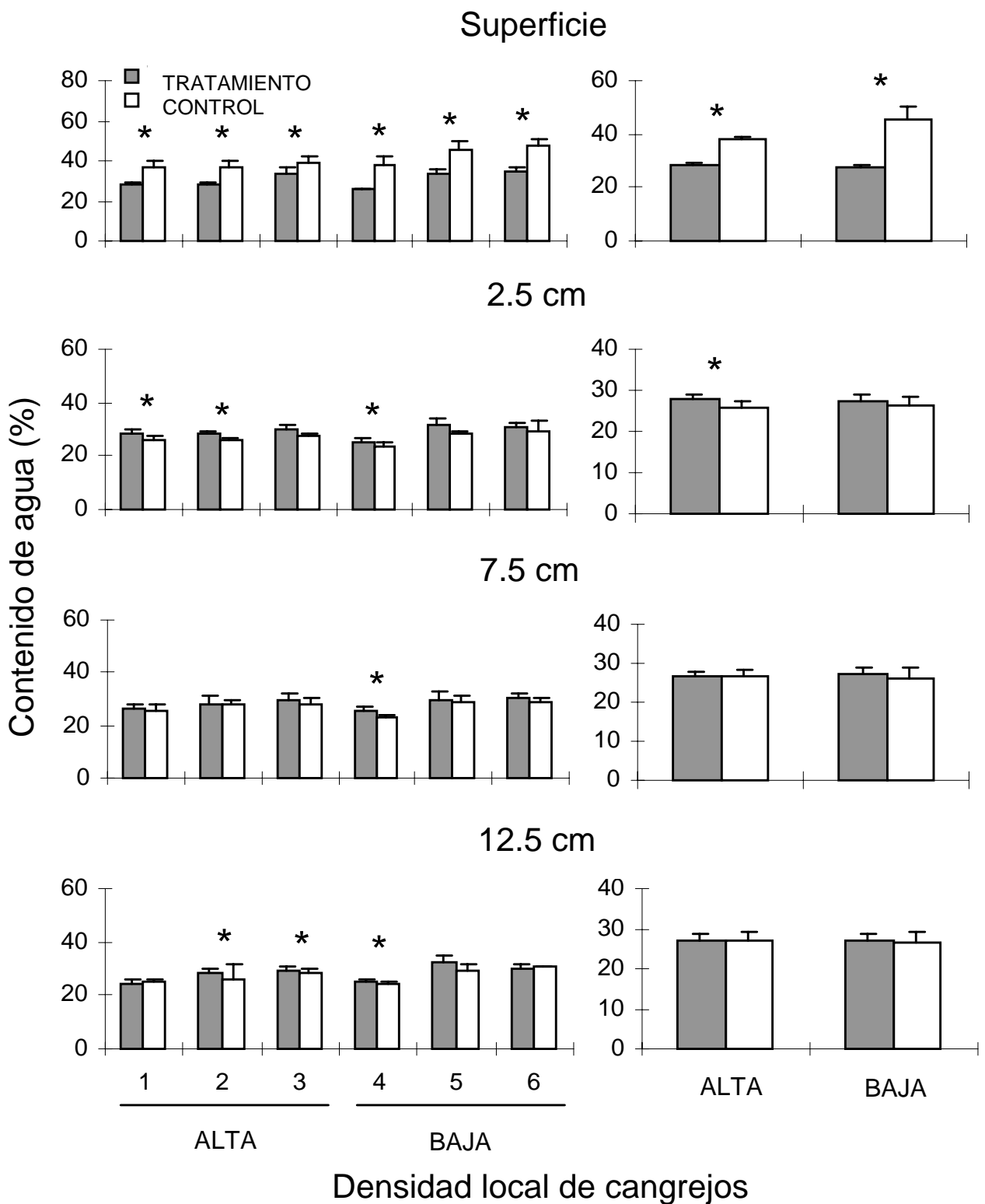


Figura 5. Contenido de agua del sedimento en áreas afectadas por la extracción de almejas (tratamiento) y controles en cada localidad y cada nivel de densidad local de cangrejos. Las localidades 1, 2, and 3 presentan alta densidad de cangrejos mientras que las localidades 4, 5 y 6 presentan baja densidad de los mismos. Los asteriscos indican diferencias significativas a partir de tests LSD de comparaciones múltiples. Las barras verticales representan un desvío standard.

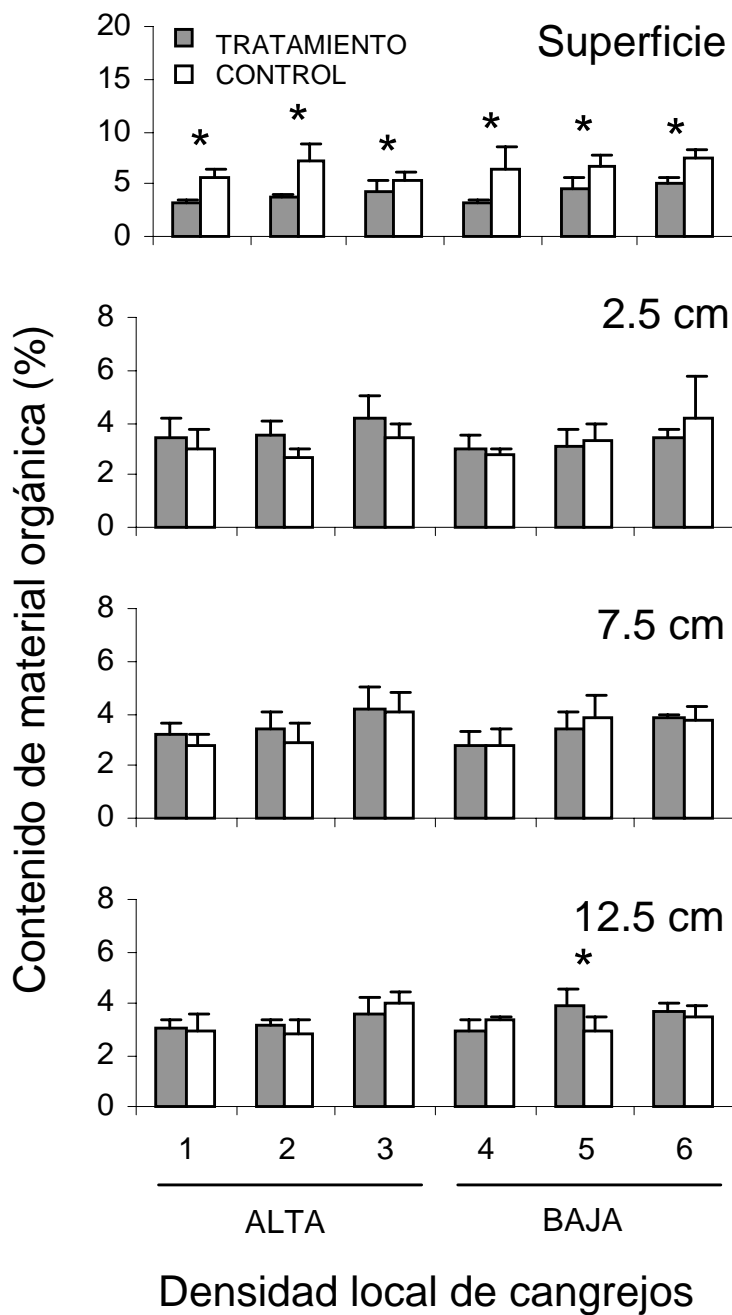


Figura 6. Contenido de material orgánica del sedimento en áreas afectadas por la extracción de almejas (tratamiento) y controles en cada localidad. Las localidades 1, 2, and 3 presentan alta densidad de cangrejos mientras que las localidades 4, 5 y 6 presentan baja densidad de los mismos. Los asteriscos indican diferencias significativas a partir de tests LSD de comparaciones múltiples. Las barras verticales representan un desvío standard.

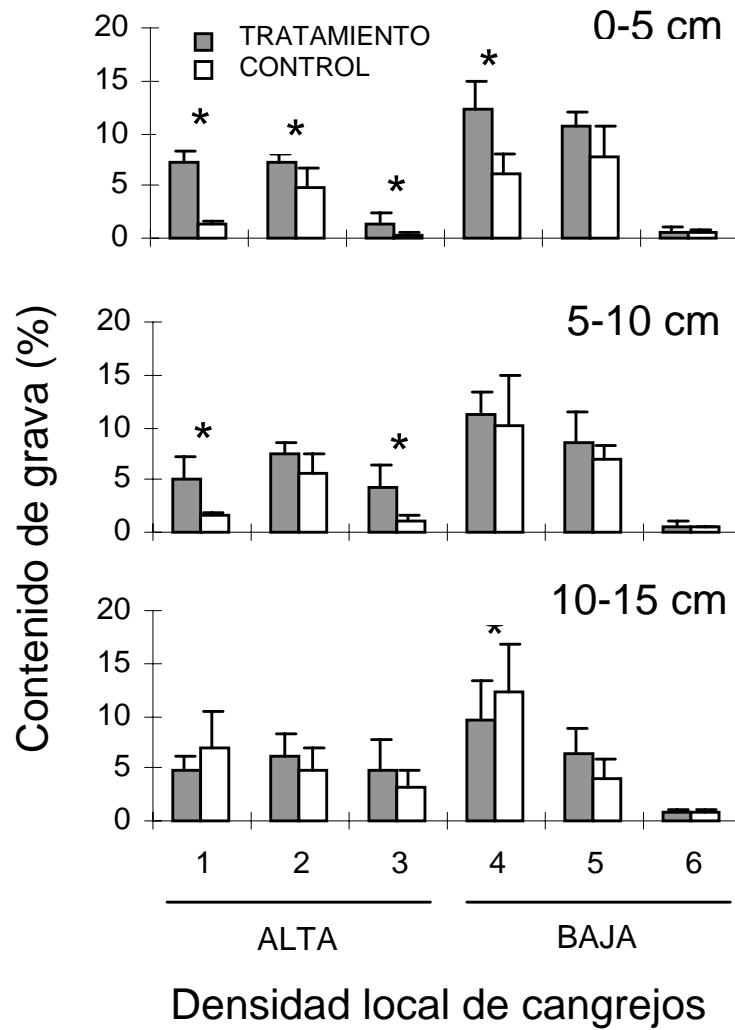


Figura 6. Contenido de material orgánica del sedimento en áreas afectadas por la extracción de almejas (tratamiento) y controles en cada localidad. Las localidades 1, 2, and 3 presentan alta densidad de cangrejos mientras que las localidades 4, 5 y 6 presentan baja densidad de los mismos. Los asteriscos indican diferencias significativas a partir de tests LSD de comparaciones múltiples. Las barras verticales representan un desvío standard.

DISCUSIÓN GENERAL

Revisión de los resultados obtenidos

La modificación del hábitat sedimentario es uno de los modos predominantes de interacción entre organismos bentónicos en ambientes marinos de fondo blando (Peterson 1991, Wilson 1991, Hall 1994) y, asimismo, es una fuente de importante de impacto humano en estos sistemas (Hall 1994). Por lo tanto, sería de esperar que ocurrieran variaciones en la diversidad y/o abundancia de organismos bentónicos, así como en su performance, relacionadas a variaciones la densidad de organismos con alta capacidad de modificar el hábitat sedimentario (Por ej. Posey 1986, Posey et al. 1987, Botto e Iribarne 1999), o la intensidad de actividades humanas que afectan el hábitat sedimentario (Por ej. Hall 1994). Habida cuenta de los extraordinarios niveles de disturbio del ambiente sedimentario comúnmente asociados a la extracción de organismos infaunales por parte del hombre (Anderson y Meyer 1986, Hall 1994) deberíamos esperar que la extracción de almejas navaja *Tagelus plebeius* tuviera notables efectos sobre otros organismos, ya sea a nivel de población o comunidad. No obstante, los resultados obtenidos no confirman mayormente esta predicción. Si bien se observaron efectos de la extracción de almejas sobre las especies bentónicas dominantes, tanto la ocurrencia como la magnitud de estos efectos varió entre las distintas localidades estudiadas (ver Capítulo 5), lo que indica que la predicción anterior no es de validez general.

En el caso de las interacciones entre *Chasmagnathus granulata* y *Tagelus plebeius*, los resultados obtenidos no se ajustan a los esperados de acuerdo a distintos marcos predictivos disponibles, los cuales son conocidos como “hipótesis de grupos funcionales” (ver Rhoads y Young 1970, Woodin 1976, Brenchley 1981, 1982; revisión en Posey 1989). De hecho, la sola coexistencia de estas dos especies no es de esperar de acuerdo a estas hipótesis. Tanto la “hipótesis del amensalismo entre grupos tróficos” (Rhoads y Young 1970) como la “hipótesis de interacción adulto-larva” (Woodin 1976) proponen que la excavación del sedimento por parte de

“deposit feeders” como *C. granulata* impide la colonización del hábitat por parte de organismos filtradores como *T. plebeius*. Por su parte, la hipótesis relacionada con el modo de movilidad (Brenchley 1981, 1982) propone que organismos bentónicos móviles cavadores como *C. granulata* excluirían a organismos sedentarios como *T. plebeius* mediante su actividad cavadora. La coexistencia entre *T. plebeius* y *C. granulata* no quita la posibilidad de que los mecanismos que, de acuerdo a estas hipótesis, deberían promover la exclusión de *T. plebeius* de áreas densamente pobladas por *C. granulata* estén, en realidad, produciendo efectos negativos pero no letales sobre *T. plebeius*. Aún así, esta posibilidad también debe ser descartada a la luz de los resultados obtenidos. La relación largo peso de la almeja navaja no solo no presenta un patrón de variación espacial relacionado con cambios en la densidad de *C. granulata* (Capítulo 1) sino que tampoco muestra respuestas positivas ante la exclusión de *C. granulata* llevada a cabo en un área densamente poblada por estos y durante su época de mayor actividad cavadora (Capítulo 2). Por el contrario, se han identificado mecanismos por los cuales *T. plebeius* podría tener un efecto positivo sobre *C. granulata*, como la provisión de refugios para juveniles en sus galerías sifonales (Capítulo 3), o la acumulación de partículas alimenticias en las depresiones asociadas a sus orificios sifonales (Capítulo 4). Dado que todas estas evidencias ponen en tela de juicio la robustez de las hipótesis de grupos funcionales, a continuación se procede a su revisión a la luz de avances conceptuales más recientes como las nociones de “ingeniería de ecosistemas” (*ecosystem engineering*; Jones et al. 1994, 1997).

El componente mecanístico de las hipótesis de grupos funcionales

Las hipótesis de grupos funcionales discutidas aquí difieren en los mecanismos de modificación de hábitat a los que atribuyen exclusión entre grupos funcionales (Tabla 1). La hipótesis del amensalismo entre grupos tróficos propone que los *deposit-feeders* modifican el hábitat al retrabajar el sedimento, llevando a la saturación de las estructuras de filtrado de los

organismos filtradores e impidiendo el asentamiento de epifauna sésil al desestabilizar el fondo (Rhoads y Young 1970). La hipótesis de interacción adulto-larva tiene un doble componente en cuanto a modificación de hábitat. Primero, propone que la infauna tubícola reduce la capacidad de las larvas de penetrar el sustrato y al mismo tiempo estabiliza el sedimento favoreciendo el establecimiento de bivalvos epifaunales y epifauna tubícola. Por otro lado, propone que los *deposit-feeders* facilitan la resuspensión de sedimento y, al mismo tiempo, ingieren o disturban a larvas que se asientan en las cercanías de la superficie, como las de los bivalvos filtradores, organismos tubícolas o muchos *deposit-feeders* (Woodin 1976). En este último caso, la modificación del hábitat es invocada al proponer al disturbio como agente de mortalidad larval. No obstante no se hace referencia explícita a ningún mecanismo que pudiera causar la mortalidad larval. Finalmente, las hipótesis relacionadas al modo de movilidad proponen que especies bentónicas móviles, las cuales excavan el sedimento continuamente y depositan partículas en la superficie, excluyen a la infauna tubícola y los organismos enterrados mediante enterramiento o “sofocación” debido a la resuspensión del sedimento. Tal como la hipótesis de interacción adulto-larva, la hipótesis relacionada al modo de movilidad propone que especies sedentarias pueden volver mas estable y duro el sedimento inhibiendo la excavación por parte de los organismos móviles, aunque en este caso se sugiere que tal tipo de interacción podría ocurrir frecuentemente entre adultos (Brenchley 1981, 1982, Posey 1987).

Muchos estudios muestran evidencia compatible con la ocurrencia de los mecanismos postulados en las distintas hipótesis de grupos funcionales (ver revisión en Posey 1989). Sin embargo, hay también una gran cantidad de evidencia que contradice las predicciones de estas hipótesis tal como es el caso de los resultados obtenidos en esta tesis (ver revisiones en Posey 1988, 1989, Snelgrove and Butman 1994). Además, gran parte de la evidencia que sostiene a estas hipótesis es basada en patrones naturales o respuestas a manipulaciones experimentales

donde se omite evaluar hipótesis alternativas acerca de mecanismos causales (ver ejemplos en Posey 1989, Snelgrove y Butman 1994). En consecuencia, los patrones observados en la naturaleza no pueden ser atribuidos en forma no ambigua a uno u otro de los mecanismos postulados en las hipótesis de grupos funcionales. Por ejemplo, estudios que muestran el efecto negativo de crustáceos cavadores y “deposit-feeders” como *Callianassa* spp. sobre bivalvos filtradores o correlaciones negativas entre la abundancia de ambos organismos (Por ej. Murphy 1985) son utilizados a menudo como evidencia de para cualquiera de las hipótesis de grupos funcionales (ver Posey 1989). El problema aquí es que los diferentes mecanismos postulados por estas hipótesis pueden llevar a una misma respuesta. Por su parte, estos mecanismos no necesariamente son mutuamente exclusivos, por el contrario, algunos de ellos podrían estar íntimamente relacionados (Por ej. resuspensión de sedimento y enterramiento) y, por lo tanto, no solo uno sino múltiples mecanismos actuando a un mismo tiempo podrían ser responsables de los efectos observados.

El grado de incertidumbre acerca de los mecanismos de selección de hábitat asociados a las evidencias en favor de las distintas hipótesis de grupos funcionales lleva también a cuestionar hasta que punto todos los resultados compatibles con estas hipótesis son realmente una consecuencia de los mecanismos propuestos por ellas. De hecho, es realmente ingenuo pensar que los efectos a de la modificación del hábitat sedimentario por parte de organismos en comunidades bentónicas están mediados solamente por los seis mecanismos postulados por las hipótesis de grupos funcionales (ver Tabla 1). Más allá de que la cantidad de maneras en que los organismos bentónicos modifican los ambientes de fondo blando puede llegar a ser limitado (en realidad esto dependería del grado de variación aceptado a la hora de clasificar las distintas modificaciones del hábitat) una modificación del hábitat en particular puede promover una diversidad de mecanismos a través de los cuales otras especies podrían llegar a verse afectadas.

El componente funcional de las hipótesis de grupos funcionales

Otro problema de las hipótesis de grupos funcionales es hasta que punto los grupos funcionales postulados por ellas son realmente definidos en base a atributos funcionales comunes a todo el grupo. Por ejemplo, todas las hipótesis de grupos funcionales asumen, de forma más o menos explícita, que sus predicciones se aplican a poblaciones densas de la especie modificadora del hábitat (ver Posey 1989). No obstante, definiciones cuantitativas de “denso” no fueron provistas en ninguno de estos casos (ver Ertman y Jumars 1988). Más allá de la naturaleza tautológica de este supuesto (i.e. la definición de “denso” está basada en la ocurrencia o no del efecto o los efectos esperados), esto implica también que los organismos solitarios tendrían distintos efectos a los organismos que viven agregados más allá de que estos pertenezcan a un mismo grupo funcional predefinido o incluso a una misma especie. Esta situación está bien documentada para el caso de los organismos tubícolas infaunales quienes, de acuerdo con lo que predice la hipótesis de interacción adulto-larva, estabilizan los sedimentos cuando ocurren a altas densidades (ver Woodin 1976) pero los desestabilizan cuando ocurren en forma solitaria (ver Eckman et al. 1981). Variación en las características funcionales de especies agrupadas dentro de un mismo grupo funcional puede ser distinguida también cuando se revisan las particularidades de cada hipótesis. Por ejemplo, es real que todas las especies sedentarias aumentan el empaquetamiento del sedimento impidiendo la excavación por parte de la macroinfauna y que todos los organismos cavadores móviles excluyen especies sedentarias mediante resuspensión del sedimento o enterramiento, de acuerdo con lo esperado a partir de la hipótesis relacionada al modo de movilidad? Posey (1987) revisó la literatura acerca de interacciones relacionadas al modo de movilidad y no encontró evidencias de que las especies de menor tamaño excluyan a las de mayor tamaño.

En resumen, todas las clasificaciones de organismos postuladas en las hipótesis de grupos funcionales tienen en común el hecho de que se basan en características morfológicas, comportamentales o de historia de vida comunes a muchos organismos (Por ej. modo trófico o movilidad) en vez de mecanismos comunes a través de los cuales los organismos pueden afectar a otras especies. Esto determina su escaso valor como herramienta de predicción ante los efectos de la modificación del hábitat por organismos. Tal como la función de las especies en ecosistemas está definida en base a lo que ellas hacen en términos de transformaciones de energía y ciclado de materiales (Lawton 1994), la función de los organismos modificadores de hábitat en relación a su impacto sobre otras especies debe ser entendida en función de lo que los organismos hacen en términos de modificación del hábitat y de los que representa esta modificación del hábitat para el éxito o no de otras especies. Características comunes entre organismos no implican mecanismos de efectos en común ni siquiera efectos en común. Esto último aparece como obvio, pero no fue tenido en cuenta en el momento que las hipótesis de grupos funcionales fueron desarrolladas. Los ejemplos dados demuestran que el modo trófico, la movilidad o la capacidad o no de construir tubos no son realmente indicadores de las funciones de modificación de hábitat que le fueran adjudicadas. Esto indica que las hipótesis de grupos funcionales se basan en clasificaciones de organismos que no son realmente funcionales.

Hipótesis de grupos funcionales e ingeniería de ecosistemas

La ingeniería de ecosistemas es definida como la modificación, el mantenimiento y creación de hábitat por parte de los organismos (Jones et al. 1994, 1997). No obstante, esta difiere de la noción de modificación de hábitat implícita en las hipótesis de grupos funcionales. Los ingenieros de ecosistemas son definidos como organismos que controlan la disponibilidad de recursos para otros organismos al causar cambios en el estado físico de materiales bióticos y abióticos (Jones et al. 1994, 1997). De esta definición surge que la ingeniería de ecosistemas es

un mecanismo que implica (1) la actividad de organismos que promueven (2) la modificación del hábitat, la cual ejerce (3) controles sobre la disponibilidad de recursos y, en consecuencia, produciendo (4) efectos sobre otros organismos (ya sea en términos de supervivencia, crecimiento, reproducción, etc.). Por el contrario, resulta bastante difícil reconocer estos elementos en la idea de modificación de hábitat implícita en las hipótesis de grupos funcionales. Como se muestra en la Tabla 1, las actividades de los organismos y las modificaciones de hábitats vinculadas a estas hipótesis son identificadas a menudo utilizando términos imprecisos, como “desestabilización del sedimento” o “remoción del sedimento”. Este bajo grado de precisión en la semántica relacionada a las hipótesis de grupos funcionales lleva a perder de vista mucho, si no todo, el detalle acerca de como actividades específicas de los organismos están ligadas a tipos específicos de modificación del hábitat. Además, mientras las hipótesis de grupos funcionales tratan los efectos de la modificación del hábitat sobre organismos como una consecuencia de la modificación del hábitat en si misma, la ingeniería de ecosistemas hace referencia a la intervención de controles sobre recursos, los cuales ocurren como resultado de la modificación del hábitat y representan el vínculo entre la modificación del hábitat y su efecto sobre otras especies.

Beneficios de una perspectiva de ingenieros de ecosistemas como herramienta para entender la modificación del hábitat sedimentario en ambientes marinos

En el contexto de la ingeniería de ecosistemas, los organismos son capaces de modificar el hábitat afectando la disponibilidad de recursos para otros organismos. Por su parte, y como ya se mencionó anteriormente, las hipótesis de grupos funcionales omiten el vínculo entre actividades específicas de los organismos y tipos o casos específicos de modificación del hábitat. En particular, las hipótesis de grupos funcionales no tienen en cuenta la gran variedad de modificaciones del hábitat que pueden derivar de una actividad en particular llevada adelante por

un organismo. Consideremos como ejemplo la construcción de cuevas por parte de organismos bentónicos. La sola actividad de construcción de cuevas por parte de organismos bentónicos puede tener una gran variedad de efectos en el hábitat, ya sea asociados a la excavación de la cueva (Por ej. resuspensión del sedimento, depositación de partículas en la superficie del sustrato, enterramiento mas rápido de las partículas superficiales, cambios en el tamaño de grano de los sedimentos o en su contenido de agua o materia orgánica) o a la presencia física de la cueva (Por ej. creación de un ambiente hidrodinámicamente calmo en el interior de la cueva, incremento en la superficie total disponible para el intercambio de gases y solutos entre el sedimento y el medio circundante, incremento en la complejidad topográfica del sustrato a escalas relevantes para procesos hidrodinámicos, organismos bentónicos o ambos; ver Montague 1982, Nowell and Jumars 1984, Aller 1988). Sin embargo, todas estas modificaciones del hábitat no están estrictamente ligadas a todos los organismos bentónicos cavadores. Por ejemplo, algunas cuevas pueden presentar paredes de escasa permeabilidad y, por lo tanto, no incrementar el área disponible para el intercambio de gases y solutos (Aller 1988). Además, las cuevas de algunas especies intermareales, como es el caso de muchos cangrejos violinistas, son mantenidas cerradas durante el período de inundación mareal (Crane 1975), lo que implica que estas no ejercerían efecto alguno sobre el ambiente hidrodinámico. Incluso incrementos en la complejidad topográfica del sustrato no serían una consecuencia necesaria de la excavación por parte de organismos bentónicos. Si las cuevas introducen complejidad a la misma escala a la cual tiene lugar la rugosidad del sustrato (Por ej. cuevas de 1 mm de diámetro en un sustrato de arena muy gruesa), no deberíamos esperar una contribución demasiado significativa de estas cuevas a la complejidad general del sustrato. En consecuencia, la posición mas realista en este caso es asumir que hay ejemplos que servirían como excepción ante cada una de las modificaciones del hábitat

que son comunmente identificadas como resultado de la construcción de cuevas por parte de organismos bentónicos.

En términos de ingeniería de ecosistemas es también necesario cuestionarse como están ligados causalmente las modificaciones del hábitat y los controles sobre la disponibilidad de recursos. Una pregunta necesaria en vistas de entender los efectos sobre otras especies de la modificación del hábitat por parte de organismos es cuantos controles sobre la disponibilidad de recursos pueden ser promovidos por una modificación del hábitat en particular. En principio, se podría establecer que cualquier modificación del hábitat llevaría a cambios en una gran variedad de recursos que serían potencialmente utilizables por otros organismos (ver Jones et al. 1994, 1997, Gutiérrez et al. 2003). Por ejemplo, el incremento en la complejidad topográfica del sustrato debido a la presencia de cuevas construidas por organismos bentónicos, puede alterar el flujo cercano al fondo afectando la disponibilidad de alimento para organismos filtradores, puede proveer refugios ante la predación o el stress físico o fisiológico, puede alterar la tasa y el patrón espacial de depositación de materia orgánica afectando a los deposit-feeders, puede incrementar la disponibilidad de oxígeno capas de sedimento profundas afectando la abundancia relativa de especies infaunales así como grupos bacterianos, etc. Todas estas posibilidades, sin embargo, van a depender de la medida de que haya o no especies que sean sensitivas ante el cambio en la disponibilidad de un recurso en particular (Wright et al. 2002, Gutiérrez et al. 2003).

Las limitaciones de las hipótesis de grupos funcionales presentadas a lo largo de esta discusión indican que ellas no son un marco adecuado para predecir las consecuencias sobre otras especies de la modificación del hábitat por organismos y para explicar los patrones de coexistencia y segregación observados en la naturaleza. En líneas generales, la mayor debilidad de estas hipótesis es su simpleza. Esta simplicidad se refleja en el supuesto de que grupos amplios de organismos se caracterizan por unas pocas funciones como modificadores del hábitat comunes a

todo el grupo y que modificaciones del hábitat en particular van a tener un efecto predecible y común a un grupo amplio de especies. En realidad, la variedad de modificaciones del hábitat derivadas de una actividad en particular llevada adelante por organismos así como la variedad potencial de controles sobre recursos que derivan de una modificación del hábitat en particular, sugieren que el mundo real es órdenes de magnitud mas complejo y que la ingeniería de ecosistemas es un marco conceptual mas adecuado para entenderlo. El hecho de reconocer esta complejidad podría ser entendido como una renuncia al desarrollo de predicciones generales acerca de interacciones entre especies mediante la modificación del hábitat sedimentario en ambientes marinos de fondo blando. En realidad, esto último es incierto dado que no se ha realizado de desarrollar clasificaciones funcionales incorporando la complejidad que emerge al analizar la modificación del hábitat en ambientes marinos de fondo blando desde una perspectiva de ingeniería de ecosistemas.

Tabla 1. Resumen de las hipótesis específicas relacionadas con la modificación del hábitat por organismos dentro del enfoque de grupos funcionales

Hipótesis	Actividad del organismo	Modificación del hábitat	Organismos excluidos	Mecanismo/s de efecto
Amensalismo entre grupos tróficos	Remoción del sedimento por deposit-feeders	Resuspensión del sedimento Desestabilización del sedimento	Filtradores y otros suspension-feeders	Los sedimentos resuspendidos saturan las estructuras de colección de partículas de los suspension-feeders La inestabilidad del sedimento previene el asentamiento de suspension-feeders epifaunales
Interacciones adulto-larva	Remoción del sedimento por deposit-feeders cavadores	?	Larvas de organismos tubícolas, de bivalvos filtradores, y de algunos deposit-feeders	Disturbio (No explícito)
	Producción de tubos por la infauna	Ocupación de espacio por los tubos y mayor empaquetamiento del sedimento Estabilización del sedimento	Larvas de organismos infaunales	Disminución en la capacidad de las larvas de penetrar el sustrato

Tabla 1. Continuación

Interacciones relacionadas al modo de movilidad	Remoción del sedimento por organismos cavadores móviles	Redistribución del sedimento	Infauna sedentaria	Enterramiento
		Resuspensión del sedimento		“Sofocación” debido al alto nivel de sedimentos en suspensión
	Producción de tubos, conchilla o raíces por parte de organismos sedentarios	Empaquetamiento del sedimento	Infauna móvil	Inhibición de la capacidad de excavación de la infauna móvil

REFERENCIAS

- Aller, R. C. 1988. Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediments: the role of burrow structures. En: Blackburn, T. H. and Sørensen, J. (Eds.), Nitrogen Cycling in coastal marine environments. John Wiley and Sons New York, p. 301-338
- Aller, R. C., Dodge, R. E. 1974. Animal-sediment relations in a tropical lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *Journal of Marine Research* 32:209-232
- Anderson, F. E., Meyer, L. M. 1986. The interaction of tidal currents on a disturbed intertidal bottom with a resulting change in particulate matter quantity, texture and food quality. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 22:19-29
- Anderson, J. M. 1995. Soil organism as engineers: microsite modulation of macroscale processes. En: Jones, C. G. and Lawton, J. H. (Eds.), Linking species and ecosystems. Chapman and Hall. p. 94-106
- Beck, M. W. 1997. Inference and generality in ecology: Current problems and an experimental solution. *Oikos* 78:265-273
- Beukema, J. J., Cadée, G. C. 1996. Consequences of the sudden removal of nearly all mussels and cockles from the Dutch Wadden Sea. *PSZN Marine Ecology* 17:279-289
- Bock, M. J., Miller, D. C. 1995. Storm effects on particulate food resources on an intertidal sandflat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 187:81-101
- Boschi, E. E. 1964. Los Crustáceos Decápodos Brachyura del litoral bonaerense (R. Argentina). *Boletín del Instituto de Biología Marina Mar del Plata* 6:1-99
- Botero, L., Atema, J. 1982. Behavior and substrata selection during larval settling in the lobster *Homarus americanus*. *Journal of Crustacean Biology* 21:59-69

- Botto F., Iribarne, O. O. 1999. The effect of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on the benthic community of a Southwestern Atlantic lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 241:263-284
- Botto F., Iribarne, O. O. 2000. Contrasting effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 51:141-151
- Botto, F. 2001. Efectos directos e indirectos de la bioturbación producida por el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* en ambientes estuariales. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina.
- Botto, F., Iribarne, O. O., Martínez, M. M., Dehley, K., Carrete, M. 1998. The effect of migratory shorebirds on the benthic species of three Southwestern Atlantic Argentinian estuaries. *Estuaries* 21:700-709
- Botto, F., Palomo, M. G., Iribarne, O. O., Martinez, M. M. 2000. The effect of Southwestern Atlantic burrowing crabs on habitat use and foraging activity of migratory shorebirds. *Estuaries* 23:208-215
- Brenchley, G. A. 1981. Disturbance and community structure: An experimental study of bioturbation in marine soft-bottom communities. *Journal of Marine Research* 39:767-790
- Brenchley, G. A. 1982. Mechanisms of spatial competition in marine soft-bottom communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 60:17-33
- Brown, A. C., McLachlan, A. 1990. Ecology of sandy shores. Elsevier Science Publishers
- Brown, B., Wilson, W. H. Jr. 1997. The role of commercial digging of mudflats as an agent for change of infaunal intertidal populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 218:49-61

- Butman, C. A. 1986. Sediment trap biases in turbulent flows: Results from a laboratory flume study. *Journal of Marine Research* 44:645-693
- Butman, C. A., Grant, W. D., Stolzenbach, K. D. 1986. Predictions of sediment trap biases in turbulent flows: A theoretical analysis based on observations from the literature. *Journal of Marine Research* 44:601-644
- Castro, P. 1978. Settlement and habitat selection in the larvae of *Echinoecus pentagonus* (A. Milne Edwards), a brachyuran crab symbiotic with sea urchins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 34:259-270
- Coleman, F. C., Williams, S. L. 2002. Overexploiting marine ecosystem engineers: Potential consequences for biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 40-44
- Committo, J. A. 1987. Suspension feeders and coexisting infauna: An enhancement counterexample. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 110:78-91
- Conover, W. J. 1980. Practical nonparametric statistics, 2nd edn. John Wiley & Sons
- Crane, J. 1975. Fiddler crabs of the world (Ocypodidae: Genus *Uca*). Princeton University Press
- Crisp, D. J. 1971. Energy flow measurements. En: Holme, N. A., McIntyre, A. D. (Eds.), Methods for the study of marine benthos. IBP handbook no 16, Blackwell Scientific Publications. p. 197-279
- Cryer, M., Whittle, G. L., Williams, R., 1987. The impact of bait collection by anglers on marine intertidal invertebrates. *Biological Conservation* 42:83-93
- Day, R.W., Quinn, G. P. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecological Monographs* 59:433-463
- Dayton, P. K., Thrush, S. F., Agardy, M. T., Hoffman, R. J. 1995. Environmental effects of marine fishing. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 5:205-232

- DePatra, K. D., Levin, L. A. 1989. Evidence of the passive deposition of meiofauna into fiddler crab burrows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 125:173-192
- Dunham, A. E., Beaupre, S. J. 1998. Ecological experiments: Scale, phenomenology and the illusion of generality. En: Resetarits, W. J., Bernardo, J. (Eds.), *Experimental ecology: Issues and perspectives*. Oxford University Press. p. 27-49
- Eckman, J. E., Nowell, A. R. M., Jumars, P. A. 1981. Sediment destabilization by animal tubes. *Journal of Marine Research* 39:361-374
- Emerson, C. W. 1991. A method for the measurement of bedload sediment transport and passive faunal transport on intertidal sandflats. *Estuaries* 14:361-371
- Emerson, C. W., Grant, J., Rowell, T. W. 1990. Indirect effects of clam digging on the viability of soft-shell clams, *Mya arenaria* L. *Netherlands Journal of Sea Research* 27:109-118
- Ertman, S. C., Jumars, P. A. 1998. Effects of bivalve siphonal currents on the settlement of inert particles and larvae. *Journal of Marine Research* 46:797-813
- Everett, R. A., Ruiz, G. M.. 1993. Coarse woody debris as a refuge from predation in aquatic communities. An experimental test. *Oecologia* 93:475-486
- Fasano, J. L., Hernández, M. A., Isla, F. I., Schnack, E. J. 1982. Aspectos evolutivos y ambientales de la laguna Mar Chiquita (Provincia de Buenos Aires, Argentina) International Symposium on Coastal Lagoons, Bordeaux, France. September 8-14, 1981. *Oceanologica Acta*, Volúmen especial, 285-292
- Fernández, M., Armstrong, D. A., Iribarne, O. O. 1993b. First cohort of young-of-the-year Dungeness crab *Cancer magister* reduces abundance of subsequent cohorts in intertidal shell habitats. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50:2100-2105

- Fernández, M., Iribarne, O. O., Armstrong, D. A. 1993a. Habitat selection by young-of-the-year Dungeness crab *Cancer magister* and predation risk in intertidal habitats. *Marine Ecology Progress Series* 92:171-177
- Fernández, M., Iribarne, O. O., Armstrong, D. A. 1994. Swimming behavior of Dungeness crab, *Cancer magister* Dana, megalopae in still and moving water. *Estuaries* 17:271-275
- Ferns, P. N., Rostron, D. M., Siman, H. Y. 2000. Effects of mechanical cockle harvesting on intertidal communities. *Journal of Applied Ecology* 37, 464-474
- Forward, R. B., Frankel, D. A. Z., Rittschof, D. 1994. Effects of environmental cues on metamorphosis of the blue crab *Callinectes sapidus*. *Marine Ecology Progress Series* 131:165-177
- Frid, C. L. J., Evans, P. R., 1995. Coastal habitats. En: Sutherland, W. J., Hill, D. A. (Eds.), *Managing habitats for conservation*. Cambridge University Press. p. 59-83
- Gebauer, P., Walter, I., Anger, K. 1998. Effects of substratum and conspecific adults on the metamorphosis of *Chasmagnathus granulata* (Dana) (Decapoda: Grapsidae) megalopae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 223:185-198
- Grant, J. 1983. The relative magnitude of biological and physical sediment reworking in an intertidal community. *Journal of Marine Research* 41:673-689
- Gray, J. S. 1981. *The ecology of marine sediments*. Cambridge University Press
- Gutiérrez, J. L., Iribarne, O. O. 1998. The occurrence of juveniles of the grapsid crab *Chasmagnathus granulata* in siphon holes of the stout razor clam *Tagelus plebeius*. *Journal of Shellfish Research* 17:925-929
- Gutiérrez, J. L., Iribarne, O. 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

- Gutiérrez, J. L., Iribarne, O. O. 2003. Spatial variation in the body mass of the stout razor clam *Tagelus plebeius*: Does the density of burrowing crabs *Chasmagnathus granulata* matter? *Journal of Shellfish Research* 22:(en prensa)
- Gutiérrez, J. L., Jones, C. G., Strayer, D. L., Iribarne, O. O. 2003. Mollusks as ecosystem engineers: The role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101:79-90
- Gutiérrez, J. L., Palomo, M. G., Iribarne, O. O. 2000. Patterns of abundance and seasonality of polychaetes in Southwestern Atlantic estuarine epibenthic shell beds. *Bulletin of Marine Science* 67:165-174
- Gutiérrez, J. L., Valero, J. L. 2001. La almeja navaja y su participación en mecanismos ecológicos de comunidades intermareales mediante la producción de valvas. En: Iribarne O. O. (Ed.). Reserva de Biósfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín. p. 121-128
- Hairston, N. G. 1989. Ecological experiments: Purpose, design and execution. Cambridge University Press
- Hall, S. J. 1994. Physical disturbance and marine benthic communities: Life in unconsolidated sediments. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 32:179-239
- Hall, S. J., Basford, D. J., Robertson, M. R., Raffaelli, D., Tuck, I. 1990. Patterns of recolonisation and the importance of pit-digging by the edible crab *Cancer pagurus* in a subtidal habitat. *Marine Ecology Progress Series* 72:93-102
- Hall, S. J., Harding, M. J. C. 1997. Physical disturbance and marine benthic communities: The effects of mechanical harvesting of cockles on non-target benthic infauna. *Journal of Applied Ecology* 34:497-517

- Hall, S. J., Robertson, M. R., Basford, D. J., Fryer, R. 1993. Pit-digging by the crab *Cancer pagurus*: A test for long-term, large-scale effects on infaunal community structure. *Journal of Animal Ecology* 62:59-66
- Heck, K. L., Thoman, T. A. 1981. Experiments on predator-prey interactions in vegetated aquatic habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 53:125-134
- Holland, A. F., Dean, J. M. 1977a. The biology of the stout razor clam *Tagelus plebeius*: I. Animal-sediment relationships, feeding mechanism, and community biology. *Chesapeake Science* 18:58-66
- Holland, A.F., Dean, J. 1977b. The biology of the stout razor clam *Tagelus plebeius*. 2. Some aspects of the population dynamics. *Chesapeake Science* 18:188-196
- Iribarne, O. O., Bortolus, A., Botto, F. 1997. Between-habitat differences in burrow characteristics and trophic modes in the Southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. *Marine Ecology Progress Series* 155:137-145
- Iribarne, O. O., Botto, F. 1998. Orientation of the extant stout razor clam *Tagelus plebeius* in relation to current direction: Its palaeoecologic implications. *Journal of Shellfish Research*. 17:165-168
- Iribarne, O. O., Valero, J. L., Martinez, M. M., Lucifora, L. O., Bachmann, S. 1998. Shorebird predation may explain the origin of Holocene beds of stout razor clams in life position. *Marine Ecology Progress Series* 167:301-306
- Isla, F. I., Rivero D'Andrea, I. 1993. Procesos retrotafonómicos en secuencias de aguas someras. *Pesquisas* (Porto Alegre, Brasil) 20:90-95
- Jackson, M. J., James, R. 1979. The influence of bait digging on the cockle, *Cerastoderma edule*, populations in North Norfolk. *Journal of Applied Ecology* 16:671-679

- Jones, C. G., Lawton, J. H., Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386
- Jones, C. G., Lawton, J. H., Shachak, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as ecosystem engineers. *Ecology* 78:1946-1957
- Jumars, P. A. 1993. Gourmands of mud: Diet selection in marine deposit feeders. En: Hughes, R. N. (Ed.). Diet selection: An interdisciplinary approach to foraging behaviour. Blackwell Scientific Publications. p. 124-256
- Jumars, P. A., Nowell, A. R. M. 1984a. Effects of benthos on sediment transport: Difficulties with functional grouping. *Continental Shelf Research* 3:115-131
- Jumars, P. A., Nowell, A. R. M. 1984b. Fluid and sediment dynamic effects on marine benthic community structure. *American Zoologist* 24:45-55
- Jumars, P. A., Self, R. F. L. 1986. Gut-marker and gut-fullness methods for estimating field and laboratory effects of sediment transport on ingestion rates of deposit feeders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 98:293-310
- Kaiser, M. J., Edwards, D. B., Spencer, B. E. 1996. Infaunal community changes as a result of commercial clam cultivation and harvesting. *Aquatic Living Resources* 9:57-63
- Kneib, R. T. 1984. Patterns of invertebrate distribution and abundance in the intertidal salt marsh: Causes and questions. *Estuaries* 7:392-412
- Kozloff, E. N. 1987. Marine invertebrates of the Pacific Northwest. University of Washington Press
- Krager, C. D., Woodin, S. A. 1993. Spatial persistence and sediment disturbance of an arenicolid polychaete. *Limnology and Oceanography* 38:509-520
- Lawton, J. H. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71: 367-374

- Levinton, J. S. 1995. Bioturbators as ecosystem engineers: Control of the sediment fabric, inter-individual interactions, and material fluxes. En: Jones, C. G., Lawton, J. H. (Eds.). Linking species and ecosystems. Chapman and Hall. p. 29-36
- Lopez, G. R., Levinton, J. S. 1987. Ecology of deposit-feeding animals in marine sediments. *The Quarterly Review of Biology* 62:235-260
- Luppi, T., Spivak, E., Anger, K., Valero, J. 2002. Patterns and processes of *Chasmagnathus granulata* and *Cyrtograpsus angulatus* (Brachyura: Grapsidae) recruitment in Mar Chiquita Coastal Lagoon, Argentina. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55:287-297
- Manly, B. F. J. 1997. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. Chapman and Hall
- Martinetto, P. 2001. Efecto de los cangrejales sobre el epibentos y organismos que viven en la columna de agua. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina
- McLusky, D. S., Anderson, F. E., Murphy, S. W. 1983. Distribution and population recovery of *Arenicola marina* after bait digging. *Marine Ecology Progress Series* 11:173-179
- Montague, C. L. 1982. The influence of fiddler crab burrows and burrowing on metabolic processes in salt marsh sediments. En: Kennedy, V. S. (Ed.), Estuarine comparisons. Academic Press, New York. p. 283-301
- Murphy, R. C. 1985. Factors affecting the distribution of the introduced bivalve, *Mercenaria mercenaria*, in a California lagoon. The importance of bioturbation. *Journal of Marine Research* 43:673-692
- Nakaoka, M. 2000. Nonlethal effects of predators on prey populations: Predator-mediated change in bivalve growth. *Ecology* 81:1031-1045

- Neter, J., Wasserman, W., Kutner, M. H. 1991. Applied linear statistical models. Regression, analysis of variance, and experimental designs. Irwin
- Newell, C. R., Hidu, H.. 1982. The effect of sediment type on growth rate and shell allometry in the soft-shelled clam *Mya arenaria* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 65:285-295
- Nickell, L. A., Atkinson, R. J. A., Hughes, D. J., Ansell, A. D., Smith, C. J. 1994. Burrow morphology of the echiuran worm *Maxmuelleria lankesteri* (Echiura: Bonellidae), and a brief review of burrow structure and related ecology of the Echiura. *Journal of Natural History* 29:871-885
- Nowell, A. R. M., Jumars, P. A. 1984. Flow environments of aquatic benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:303-328
- Olive, P. J. W. 1993. Management of the Lugworm, *Arenicola marina*, and the Ragworm *Nereis virens* (Polychaeta) in conservation areas: The implications of population structure and recruitment processes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 3:1-24
- Oliver, J. S., Slattery, P. N. 1985. Destruction and opportunity on the sea floor: Effects of gray whale feeding. *Ecology* 66:1965-1975
- Olivier, S. R., Escofet, A., Penchazadeh, P., Orensanz, J. M. 1972. Estudios ecológicos de la región estuarial de Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina). I. Las comunidades bentónicas. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* (La Plata, Argentina) 193:237-262
- Palomo, G., Iribarne, O. O., Martínez, M. M. 1999. The effects of migratory seabirds guano on the soft bottom community of a SW Atlantic coastal lagoon. *Bulletin of Marine Science* 65:119-128
- Pawlik, J. R. 1992. Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 30:273-335

- Peterson, C. H. 1991. Intertidal zonation of marine invertebrates in sand and mud. *American Scientist* 79:236-249
- Pickett, S. T. A., Cadenasso, M. L., Jones, C. G. 2000. Generation of heterogeneity by organisms: creation, maintenance and transformation. En: Hutchings, M., John, L., Stewart, A. (Eds.). *Ecological consequences of habitat heterogeneity*. Blackwell. p. 33-52
- Posey, M. H. 1986. Changes in a benthic community associated with dense beds of a burrowing deposit-feeder, *Callianassa californiensis*. *Marine Ecology Progress Series* 31:15-22
- Posey, M. H. 1987. Influence of relative mobilities on the composition of benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 39:99-104
- Posey, M. H. 1989. Functional approaches to soft substrate communities: How useful are they? *Reviews in Aquatic Sciences* 4:24-41
- Posey, M. H., Dumbauld, B. R., Armstrong, D. A. 1991. Effects of a burrowing mud shrimp, *Upogebia pugettensis* (Dana), on abundance of macro-infauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 148:283-294
- Rhoads, D. C., Young, D. K. 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *Journal of Marine Research* 28:150-178
- Rhoads, D. C., Young, D. K. 1971. Animal-sediment relations in Cape Cod Bay, Massachusetts. II. Reworking by *Molpadia oolitica* (Holoturoidea). *Marine Biology* 11:255-262
- Rieger, P. J., Nakagawa, C. 1995. Desenvolvimento juvenil de *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Crustacea, Decapoda, Grapsidae) em laboratório. *Nauplius* (Rio Grande, Brazil) 3:59-74
- Sanders, H. L. 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. *Limnology and Oceanography* 3:245-255

- Sebens, K. P. 1991. Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. En: Bell, S. S., McCoy, E. D., Mushinsky, H. R. (Eds.), *Habitat structure: The physical arrangements of objects in space*. Chapman and Hall. p. 211-234
- Snelgrove P. V. R. and Butman, C. A. 1994. Animal-sediment relationships revisited: cause versus effect. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 32:111-177
- Spivak, E., Anger, K., Luppi, T., Bas, C., Ismael, D. 1994. Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). *Helgolander Meeresuntersuchungen* 48:59-78
- StatSoft. 2000. STATISTICA for Windows (Volume 1) General conventions and statistics. StatSoft, Inc., Tulsa
- Sun, B., Fleeger, J. W. 1994. Field experiments on the colonization of meiofauna into sediment depressions. *Marine Ecology Progress Series* 110:167-175
- Sutherland, W. J. 1995. Introduction and principles of ecological management. En: Sutherland, W. J., Hill, D. A. (Eds.), *Managing habitats for conservation*. Cambridge University Press. p. 1-21
- Swan, E. F. 1952. The growth of the clam *Mya arenaria* as affected by the substratum. *Ecology* 33:530-534
- Swinbanks, D. D., Luternauer, J. L. 1987. Burrow distribution of thalassinidean shrimp on a Fraser delta tidal flat, British Columbia. *Journal of Paleontology* 61:315-332
- Taghon, G. L., Jumars, P. A. 1984. Variable ingestion rates and its role in optimal foraging behavior of marine deposit feeders. *Ecology* 65:549-558
- Thayer, C. W. 1983. Sediment-mediated biological disturbance and the evolution of marine benthos. - En: Tevesz, M. J. S., McCall, P. L. (Eds.), *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities*. Plenum Publishing Corporation, New York, p. 479-325

- Thrush, S. F. 1986. Spatial heterogeneity in subtidal gravel generated by the pit-digging activities of *Cancer pagurus*. *Marine Ecology Progress Series* 30:221-227
- Thrush, S. F., Hewitt, J. E., Cummings, V. J., Green, M. O., Funnel, G. A., Wilkinson, M. R. 2000. The generality of field experiments: Interactions between local and broad-scale processes. *Ecology* 81:399-415
- Thrush, S. F., Lawrie, S. M., Hewitt, J. E., Cummings, V. J. 1999. The problem of scale: Uncertainties and implications for soft-bottom marine communities and the assessment of human impacts. En: Gray, J. S., Ambrose Jr., W., Szaniawska, A. (Eds.), *Biogeochemical cycling and sediment ecology*. Kluwer Academic Publishers. p. 195-210
- Thrush, S. F., Whitlatch, R. B., Pridmore, R. D., Hewitt, J. E., Cummings, V. J., Wilkinson, M. R. 1996. Scale dependent recolonization: The role of sediment stability in a dynamic sandflat habitat. *Ecology* 77:2472-2487
- Turner E. J., Miller, D. C. 1991. Behavior and growth of *Mercenaria mercenaria* during simulated storms events. *Marine Biology* 111:55-64
- Underwood, A. J. 1997. *Experiments in ecology. Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 504 pp.
- Valero, J. L. 1998. Velocidades de natación y comportamiento natatorio de megalopas de dos cangrejos estuariales. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata.
- Van Blaricom, G. R. 1982. Experimental analysis of structural regulation in a marine sand community exposed to oceanic swell. *Ecological Monographs* 52:283-305
- Van den Heiligenberg, T., 1987. Effects of mechanical and manual harvesting of lugworms *Arenicola marina* L. on the benthic infauna of tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Biological Conservation* 39, 165-177

- Vaugelas, J. V. 1984. Preliminary observations on two types of callianassids (Crustacea; Thalassinidea) burrows, Gulf of Aqaba, Red Sea. *Proceedings of the 1st International Symposium on Coral Reef Environments of the Red Sea* 1:520-539
- Viegas, O. 1981. Dinâmica populacional e produção de *Tagelus plebeius* no canal do Calunga, Maceio-Alagoas. Tesis de Maestría, Departamento de Biología Vegetal, Universidade de Brasilia, 86 pp.
- Wahle, R. A., Steneck, R. S. 1991. Recruitment habitats and nursery grounds of the American lobster (*Homarus americanus* Milne Edwards): A demographic bottleneck? *Marine Ecology Progress Series* 69:231-243
- Wilby, A., Shachak, M., Boeken, B. 2000. Integration of ecosystem engineering and trophic effects of herbivores. *Oikos* 92: 436-444
- Wilson, K. A. 1989. Ecology of mangrove crabs: Predation, physical factors and refuges. *Bulletin of Marine Science* 44:263-273
- Wilson, W. H. 1981. Sediment mediated interactions in a densely populated infaunal assemblage: The effects of the polychaete *Abarenicola pacifica*. *Journal of Marine Research* 39:735-747
- Wilson, W. H. 1991. Competition and predation in marine soft-sediment communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:221-241
- Witbaard; R., Duineveld, G. C. A. 1989. Some aspects of the biology and ecology of the burrowing shrimp *Callianassa subterranea* (Montagu) (Thalassinidea) from the southern North Sea. *Sarsia* 74:209-219
- Woodin, S. A. 1976. Adult larval interactions in dense infaunal assemblages: Patterns of abundance. *Journal of Marine Research* 34:25-41
- Wright, J. P., Jones, C. G., Flecker, A. S. 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia* 132:96-101

- Wright, L. D., Gammisch, R. A., Byrne, R. J. 1990. Hydraulic roughness and mobility of three oyster-bed artificial substrata material. *Journal of Coastal Research* 6:868-878
- Wynberg, R. P., Branch, G. M. 1994. Disturbance associated with bait-collection for sandprawns (*Callinassa kraussi*) and mudprawns (*Upogebia africana*): Long-term effects on the biota of intertidal sandflats. *Journal of Marine Research* 52:523-558
- Yager, P. L., Nowell, A. R. M., Jumars, P. A. 1993. Enhanced deposition to pits: A local food source for benthos. *Journal of Marine Research* 51:209-236
- Zar J. H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ
- Zimmerman, R. J., Minello, T. J., Zamora, G. 1983. Selection of vegetated habitat by brown shrimp, *Peneus aztecus*, in a Galveston Bay salt marsh. *Fishery Bulletin* 82:325-336