

EFFECTOS DEL CANGREJO CAVADOR *CHASMAGNATHUS GRANULATUS* EN
LAS INTERACCIONES BIOLÓGICAS Y EL USO DE HABITAT DE CANGREJOS Y
PECES JUVENILES

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias (área Biología)

Lic. Paulina Martinetto

Director: Dr. Oscar Osvaldo Iribarne

Universidad Nacional de Mar del Plata

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Abril de 2006

TABLA DE CONTENIDOS

	Página
RESUMEN.....	1
INTRODUCCION GENERAL.....	3
DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO.....	9
CAPITULO I: Uso de hábitat del cangrejo <i>Cyrtograpsus angulatus</i> en intermareales de fondos blandos habitados por el cangrejo cavador <i>Chasmagnathus granulatus</i>	12
Introducción	13
Materiales y métodos	14
Resultados	18
Discusión	21
Tablas.....	27
Figuras.....	31
CAPITULO II: Actividad cavadora y efectos de <i>Cyrtograpsus angulatus</i> sobre las características del sedimento y la infauna en intermareales habitados por el cangrejo <i>Chasmagnathus granulatus</i>: interacciones y posibles mecanismos de competencia	38
Introducción	39
Materiales y métodos.....	41
Resultados.....	45
Discusión.....	49
Tablas.....	55
Figuras.....	61
CAPITULO III: Cambios en la distribución y abundancia de peces juveniles en áreas intermareales de fondos blandos dominadas por el cangrejo cavador <i>Chasmagnathus granulatus</i>	68
Introducción.....	69
Materiales y métodos.....	70
Resultados.....	75
Discusión.....	80
Tablas.....	87
Figuras.....	90
CAPITULO IV: Efectos de la presencia de cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i> sobre la interacción entre peces juveniles y sus presas bentónicas	97
Introducción.....	98
Materiales y métodos.....	100
Resultados.....	104
Discusión.....	108

Tablas.....	115
Figuras.....	117
CONCLUSIONES GENERAL.....	123
BIBLIOGRAFIA.....	127

INDICE DE TABLAS

CAPITULO I

Tabla I. 1. Proporción de machos de <i>Chasmagnathus granulatus</i> y <i>Cyrtograpsus angulatus</i> de los individuos capturados dentro y fuera de cangrejales de <i>C. granulatus</i>	27
Tabla I. 2. Porcentajes de <i>Chasmagnathus granulatus</i> y <i>Cyrtograpsus angulatus</i> con estómagos vacíos dentro y fuera de cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i>	28
Tabla I. 3. Frecuencia de ocurrencia de ítems presa encontrados en estómagos de <i>Cyrtograpsus angulatus</i> dentro y fuera de cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i>	29
Tabla I. 4. Resultados del análisis comparando proporciones de ítems alimenticios encontrados en contenidos estomacales de <i>Cyrtograpsus angulatus</i> dentro y fuera de cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i>	30

CAPITULO II

Tabla II. 1. Resultados del ANOVA de tres vías para contenido de agua y de materia orgánica.....	55
Tabla II. 2. Resultados del ANOVA de tres vías para granulometría (categorías grava, arena fina y limo).....	56
Tabla II. 3. Resultados del ANOVA de tres vías para poliquetos.....	57
Tabla II. 4. Resultados del ANOVA de tres vías para meiofauna.....	59

CAPITULO III

Tabla III. 1. Abundancias absolutas y relativas de peces capturados entre enero de 2000 y julio de 2002 dentro y fuera de cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i>	87
Tabla III. 2. Resultados de ANOVAs de dos vías de medidas repetidas evaluando el efecto de área, mes e interacción entre área y mes de las abundancias de peces total y de las cuatro especies más abundantes.....	88
Tabla III. 3. Modelos lineales y parámetros estandarizados estimados evaluando la variación en la abundancia de peces bentívoros y planctívoros en relación a la concentración de materia orgánica particulada, densidad de poliquetos, densidad de cuevas de <i>C. granulatus</i> y estado de la marea (subiendo y bajando).....	89

CAPITULO IV

Tabla IV. 1. Porcentaje de peces juveniles con estómagos vacíos capturados dentro y fuera de cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i>	115
Tabla IV. 2. Resultados del análisis de varianza (ANOVA) de dos vías de medidas repetidas comparando las abundancias de <i>Laeonereis acuta</i> , ostrácodos y copépodos harpacticoides entre hábitats (cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i> vs. áreas sin cuevas) y meses.....	116

INDICE DE FIGURAS

DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

- Fig. 1.** Ubicación geográfica y mapa de la laguna costera Mar Chiquita donde se indican las áreas de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus* y las áreas adyacentes sin cuevas de cangrejos donde se realizaron los muestreos y experimentos para esta tesis..... 10
- Fig. 2.** Fotografía de un cangrejal de *Chasmagnathus granulatus*, una cueva de *C. granulatus* y áreas intermareales adyacentes sin cuevas..... 11

CAPITULO I

- Fig. I. 1.** Densidad de cuevas de *Chasmagnathus granulatus* en diferentes niveles del intermareal..... 31
- Fig. I. 2.** Diámetros de cuevas de *Chasmagnathus granulatus* en diferentes niveles del intermareal..... 32
- Fig. I. 3.** Abundancias de *Chasmagnathus granulatus* y *Cyrtograpsus angulatus* dentro y fuera de cangrejales de *C. granulatus*..... 33
- Fig. I. 4.** Distribuciones de tallas de *Chasmagnathus granulatus* dentro y fuera de cangrejales de *C. granulatus*..... 34
- Fig. I. 5.** Distribuciones de tallas de *Cyrtograpsus angulatus* dentro y fuera de cangrejales de *C. granulatus*..... 35
- Fig. I. 6.** Número de machos versus número de hembras de *Chasmagnathus granulatus* y *Cyrtograpsus angulatus* dentro y fuera de cangrejales *C. granulatus*..... 36
- Fig. I. 7.** Relación entre el número de *Cyrtograpsus angulatus* machos y hembras con y sin autotomías capturados dentro y fuera de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus*..... 37

CAPITULO II

- Fig. II. 1.** Fotografías de cuevas de *Chasmagnathus granulatus* y *Cyrtograpsus angulatus*..... 61
- Fig. II. 2.** Porcentaje de cajas con cuevas de *Cyrtograpsus angulatus* luego de 5 y 15 días..... 62
- Fig. II. 3.** Contenido de agua, de materia orgánica y de clorofila en diferentes tratamientos de inclusión de *Cyrtograpsus angulatus*..... 63
- Fig. II. 4.** Contenido de agua y de materia orgánica en diferentes tratamientos en el experimento de manipulación de cangrejos en sedimentos fangosos y arenosos 64
- Fig. II. 5.** Resultados del análisis de granulometría en diferentes tratamientos en el experimento de manipulación de cangrejos en sedimentos fangosos y arenosos..... 65
- Fig. II. 6.** Abundancias de poliquetos en diferentes tratamientos en el experimento de manipulación de cangrejos en sedimentos fangosos y arenosos..... 66
- Fig. II. 7.** Abundancia de organismos meiofaunales en diferentes tratamientos en el experimento de manipulación de cangrejos en sedimentos fangosos y arenosos..... 67

CAPITULO III

Fig. III. 1. Concentración de materia orgánica particulada en la laguna costera de Mar Chiquita dentro y fuera de cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i> con marea subiendo y bajando.....	90
Fig. III. 2. Abundancia del poliqueto <i>Laeonereis acuta</i> dentro y fuera de cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i>	91
Fig. III. 3. Precipitaciones medias mensuales y promedios históricos (entre 1961 y 1990) entre julio de 1999 y diciembre de 2002.....	92
Fig. III. 4. Abundancia de cuevas de <i>Chasmagnathus granulatus</i> y salinidad (línea punteada) en la laguna costera de Mar Chiquita, y abundancias de <i>Odontesthes argentinensis</i> , <i>Micropogonias furnieri</i> , <i>Brevoortia aurea</i> , <i>Ramnogaster arcuata</i> y <i>Pimelodella laticeps</i> dentro y fuera de cangrejales de <i>C. granulatus</i>	93
Fig. III. 5. Abundancia total de peces capturados dentro y fuera de cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i>	94
Fig. III. 6. Abundancias de peces planctívoros y bentívoros, dentro y fuera de cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i> con la marea subiendo y bajando.....	95
Fig. III. 7. Tallas medias de <i>Odontesthes argentinensis</i> , <i>Micropogonias furnieri</i> , <i>Brevoortia aurea</i> y <i>Ramnogaster arcuata</i> dentro y fuera de cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i>	96

CAPITULO IV

Fig. IV. 1. Porcentaje de presas betónicas y pelágicas encontradas en contenidos gástricos de <i>Odontesthes argentinensis</i> y <i>Micropogonias furnieri</i> capturados dentro y fuera de cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i>	117
Fig. IV. 2. Abundancia de presas infaunales dentro y fuera de cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i>	118
Fig. IV. 3. Índices $W_i \pm$ límites de confianza para selección de presas bentónicas por peces juveniles dentro y fuera de cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i>	119
Fig. IV. 4. Distribución de frecuencia de tallas de <i>Laeonereis acuta</i> encontrados en contenidos gástricos de peces y en el sedimento dentro y fuera de cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i>	120
Fig. IV. 5. Abundancia del poliqueto <i>Laeonereis acuta</i> dentro y fuera de cangrejales <i>Chasmagnathus granulatus</i> en tratamientos de exclusión de peces, control de caja y control del experimento.....	121
Fig. IV. 6. Número de poliquetos (<i>Laeonereis acuta</i>) encontrados en los contenidos gástricos de <i>Odontesthes argentinensis</i> , <i>Micropogonias furnieri</i> y <i>Pimelodella laticeps</i> capturados dentro y fuera de cangrejales de <i>Chasmagnathus granulatus</i>	122

Efectos del cangrejo cavador *Chasmagnathus granulatus* sobre las interacciones biológicas y el uso de hábitat del necton en ambientes estuariales de fondos blandos. Tesis Doctoral. Paulina Martinetto.

RESUMEN

En esta tesis se estudiaron las interacciones y el uso de hábitat del necton en intermareales de fondos blandos con respecto a la presencia de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus*. En particular, se evaluaron los efectos de la presencia de cangrejales sobre el uso de hábitat y las interacciones con el cangrejo submareal *Cyrtograpsus angulatus* y con peces juveniles. En el Capítulo I se analizó el uso de hábitat de *C. angulatus* comparando abundancias, tallas, proporción sexual, incidencia de autotomías y dieta de ambos cangrejos en áreas con y sin cangrejales de *C. granulatus*. Los resultados indicaron que *C. angulatus* es más abundante en áreas sin cangrejales y que solo aquellos cangrejos con tallas mayores, menos autotomías y en mayor proporción los machos utilizan las áreas con cangrejales. Además, este patrón se invirtió cuando *C. granulatus* estuvo ausente o en muy bajas densidades. En el Capítulo II se evaluaron las hipótesis de que en ausencia de *C. granulatus*, *C. angulatus* construiría cuevas, y que ambas especies tiene efectos similares en la modificación del sedimento y en los efectos sobre infauna y meiofauna. Los resultados mostraron que *C. angulatus* no utiliza las cuevas de *C. granulatus* pero si construye sus propias cuevas en ausencia de *C. granulatus*. Las especies mostraron tener efectos similares sobre las características del sedimento y las abundancias de infauna pero no de meiofauna. En el Capítulo III se estudió la distribución y abundancia de peces juveniles en relación a la presencia de cangrejales. Se encontraron más especies de peces en las áreas de cangrejales. Las abundancias de peces bentívoros y planctívoros también fueron mas altas en el cangrejal

con marea subiendo, pero con la marea bajando los planctívoros fueron más abundantes fuera del cangrejal mientras que los bentívoros no mostraron diferencias entre áreas. En el Capítulo IV se evaluó si la presencia de cangrejales de *C. granulatus* afecta la interacción predador-presa entre peces juveniles y sus presas bentónicas. Los resultados mostraron que el porcentaje de peces con estómagos vacíos fue más bajo y el número de poliquetos consumido por individuo fue más alto en el cangrejal. Un experimento de exclusión en ambas áreas mostró que la predación por peces decreció la abundancia de poliquetos solamente en el cangrejal. Estos resultados muestran en conjunto que *C. granulatus* tiene importantes efectos sobre la distribución y abundancia de organismos nectónicos. Estos efectos pueden ocurrir por medio de interacciones directas, como las observadas con *C. angulatus*, o indirectas a través de sus efectos sobre el sedimento y la infauna, como las observadas con los peces juveniles.

INTRODUCCION GENERAL

Dos procesos físicos caracterizan la naturaleza de un estuario: en primer término el agua dulce proveniente de sistemas terrestres es más liviana que el agua de mar y esto frecuentemente da origen a un sistema bi-estratificado (Day *et al.* 1989). Esta capa superior de agua dulce que se dirige hacia el mar puede arrastrar parte del agua salada generando un intercambio de masas de agua. La segunda característica es que los aportes de agua dulce generalmente traen partículas de sedimento en suspensión hacia el estuario que cambian su carga cuando se encuentran con el agua salada (de Boer 1998). Esto causa agregación o floculación de las partículas en el estuario en una zona conocida como máximo de turbidez. Posteriormente, estas partículas se asientan y forman un sedimento rico en nutrientes. La doble circulación mencionada al principio también puede traer sedimentos desde el mar lo cual aumenta la deposición del agua dulce (Mann 2000). Este sedimento es un suelo fértil para el crecimiento de plantas vasculares como los pastos característicos de las marismas, los pastos marinos y los manglares, los cuales dan a los estuarios características biológicas especiales.

De esta manera, los estuarios funcionan como trampas de sedimento con planicies de marea (delimitadas por la marea máxima y mínima) usualmente formadas por depósitos arcillosos o arenosos (de Boer 1998). El mayor aporte de materia orgánica en estos sistemas bentónicos proviene del asentamiento de materia orgánica de la columna de agua. En un contexto amplio, los sistemas bentónicos parecen tener dos funciones principales como parte de los estuarios: estas áreas son importantes sitios de regeneración de nutrientes y de la mayor parte de la producción secundaria que es utilizada por predadores como peces, cangrejos y aves playeras entre otros (Little 2000).

Los ambientes intermareales se caracterizan, además, por las amplias fluctuaciones de los factores físicos y químicos (Raffaelli y Hawkins 1996). Las variaciones de salinidad, temperatura, oxígeno y flujo de nutrientes tienen importantes efectos sobre la estructura de las comunidades en estos ambientes (Valiela 1995, Knox 2000). Sin embargo, las interacciones biológicas también modifican los patrones de abundancia y diversidad (Bertness 1999). Debido a que estas áreas soportan gran parte de la producción secundaria de los estuarios la predación es una de las interacciones directas más frecuente en estos ambientes (Lenihan y Michelli 2001). Por otro lado, estudios de las interacciones entre organismos bentónicos y el ambiente sedimentario han demostrado consistentemente que la bioturbación tiene un importante impacto sobre las propiedades del sedimento (Cadée 1998, Murray *et al.* 2002). Esta modificación de las características del sedimento tiene efectos directos e indirectos sobre los organismos infaunales, por lo tanto es también un factor importante en la estructuración de comunidades intermareales de fondos blandos.

El cangrejo cavador *Chasmagnathus granulatus* es uno de los macroinvertebrados más abundantes de los estuarios comprendidos entre el sur de Brasil y el norte de la Patagonia argentina (Boschi 1964). Este cangrejo habita tanto la planicie de marea como las marismas vegetadas por *Spartina densiflora* (Spivak *et al.* 1994). Los agregados de cuevas de *C. granulatus* forman áreas discretas denominadas “cangrejales”, que en algunos casos pueden ser de varias hectáreas (Spivak *et al.* 1994, Iribarne *et al.* 1997, Iribarne *et al.* 2003). *C. granulatus* modifica la microtopografía y la granulometría del sedimento promoviendo la acumulación de partículas finas (Botto e Iribarne 2000). El sedimento de los cangrejales es altamente cohesivo y poco transportable y tiene un mayor contenido de agua y penetrabilidad y menor permeabilidad que áreas similares sin cuevas

(Botto e Iribarne 2000). De esta manera, la actividad de *C. granulatus* genera una distribución de recursos en parches para los organismos que habitan estas áreas. Por ejemplo, la presencia de cangreiales afecta la distribución de meiofauna (Botto e Iribarne 1999, Rosa y Bemvenuti 2005), el comportamiento de alimentación de poliquetos y su distribución vertical (Palomo *et al.* 2004, Escapa *et al.* 2004), la distribución del cangrejo violinista *Uca uruguayensis* (Daleo *et al.* 2003), y el uso de hábitat y comportamiento de forrajeo de aves migratorias playeras (Botto *et al.* 2000, Palomo *et al.* 2003c, Escapa *et al.* 2004, Iribarne *et al.* 2005).

Hasta el momento, los estudios sobre las interacciones entre *C. granulatus* y otros organismos estuariales han estado focalizados sobre organismos infaunales o sobre aquellos que utilizan el intermareal durante la marea baja, como las aves playeras. Pero los posibles efectos sobre aquellos organismos que habitan la columna de agua han sido muy poco explorados (Martinetto 2001). Las condiciones físicas y biológicas que se encuentran en los estuarios los convierten en muy buenos hábitat para aquellos peces e invertebrados nadadores adaptados para sobrellevar las fluctuaciones de las condiciones físicas y químicas típicas de los estuarios (Mann 2000). Existen una variedad de interacciones directas (e.g. predación, Peterson 1979) e indirectas (e.g. cascada trófica – Konishi *et al.* 2001–, facilitación –de Goeij *et al.* 2001) que vinculan a los organismos nectónicos con los bentónicos (Snelgrove *et al.* 2000). Por lo tanto, dada la gran abundancia y distribución de *C. granulatus* en las áreas intermareales del Atlántico sudoccidental y la magnitud de los efectos descritos al momento es probable que sus efectos se transmitan también a la columna de agua.

El cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* es uno de los macroinvertebrados submareales más abundantes en los estuarios de la costa argentina. Su distribución se solapa con la de

C. granulatus aunque rara vez comparten el mismo microhábitat. Además de la distribución, estas especies presentan características de historia de vida semejantes lo que hace suponer que interacciones directas como competencia por recursos puedan tener lugar entre ambos cangrejos. En este sentido existen evidencias que muestran que ciertas poblaciones de *C. angulatus* construyen cuevas y forman densos cangrejales pero este comportamiento es raro cuando coexiste con *C. granulatus* (Iribarne *et al.* 2003, Palomo *et al.* 2003a). En las áreas donde ambas especies coexisten, los cangrejales de *C. angulatus* se encuentran restringidos a pequeñas áreas más arenosas. Sin embargo, un trabajo experimental mostró que cuando *C. granulatus* fue excluído dentro de sus cangrejales, juveniles de *C. angulatus* se asentaron y formaron cuevas superficiales (Botto e Iribarne 1999). En diversos sitios ubicados al sur del límite de la distribución de *C. granulatus* sobre la costa patagónica, áreas intermareales de fondos blandos son dominadas por cangrejales de *C. angulatus* y de *Cyrtograpsus altimanus* (Iribarne *et al.* 2003). Además, en un trabajo previo se mostró que la distribución de *C. angulatus* en el submareal podría estar condicionada por la presencia de *C. granulatus* (Martinetto 2001). En base a toda esta información, es posible pensar que la interacción entre estas dos especies de cangrejos sea fuerte en los ambientes donde ambas especies conviven.

Otro importante componente del necton en los estuarios son los peces juveniles. Como ha sido ampliamente reconocido, los estuarios son importantes áreas de alimentación y cría de peces (Demers *et al.* 2000). Muchos peces estuariales consumen exclusivamente presas infaunales y su distribución se encuentra íntimamente ligada a la distribución del bentos (Little 2000). Las presas bentónicas son más importantes en la dieta de peces que habitan estuarios de fondos blandos que en otros intermareales (Norton y Cook 1999). Por lo tanto, cualquier efecto sobre el comportamiento,

disponibilidad o abundancia de organismos infaunales podría afectar la dieta, y probablemente el uso de hábitat, de los peces que utilizan estas áreas. Es posible que los parches producidos por organismos cavadores, tales como cangrejos, puedan afectar el uso de hábitat de peces.

Para esta tesis se planteo el objetivo general de evaluar el efecto sobre el uso de hábitat y las interacciones entre el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulatus* y el cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* y los peces juveniles en áreas intermareales de fondos blandos de la laguna costera Mar Chiquita. La tesis consta de cuatro capítulos que se describen a continuación:

Capítulo I: En este capítulo se estudió como la presencia de *Chasmagnathus granulatus* y de sus cuevas afectan el uso de hábitat de *Cyrtograpsus angulatus*. Con este fin, se compararon las abundancias, distribuciones de tallas, proporción sexual, incidencia de autotomías y dietas de áreas de cangrejales de *C. granulatus* versus áreas adyacentes sin cuevas a lo largo del tiempo.

Capítulo II: El objetivo de este capítulo fue evaluar si en ausencia del competidor dominante, *C. angulatus* cambia su comportamiento de utilización del espacio y los recursos. Las hipótesis de que el efecto de *C. angulatus* sobre el sedimento y los organismos infaunales es similar al de *C. granulatus*, y de que *C. angulatus* puede construir cuevas en ausencia de *C. granulatus* se evaluaron mediante experimentos de exclusión/inclusión de cangrejos en sedimentos blandos en áreas donde habitan ambas especies.

Capítulo III: En este capítulo, se evaluó si la presencia y actividad del cangrejo cavador *C. granulatus* afecta la distribución y abundancia de peces juveniles. Con este propósito se analizó la composición, abundancia y tallas de peces juveniles en áreas

apareadas con y sin cuevas de cangrejos. Además, se realizó un análisis agrupando los peces en bentívoros y planctívoros y se relacionó su distribución y abundancia con la concentración de materia orgánica particulada (MOP) en la columna de agua y la disponibilidad de presas bentónicas en ambas áreas.

Capítulo IV: Por último, en este capítulo se evaluó si la presencia y actividad del cangrejo cavador *C. granulatus* afecta la interacción predador presa entre peces juveniles y sus presas bentónicas. Con este objetivo, se analizaron los contenidos estomacales y la selección de presas por peces juveniles en áreas de cangrejal y en áreas adyacentes sin cuevas. Además se realizó un experimento para comparar el efecto de predación por peces sobre organismos bentónicos entre áreas con y sin cuevas de cangrejos.

DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

Todos los muestreos y experimentos de esta tesis se realizaron en la laguna costera Mar Chiquita (Argentina, 37° 32' S y 57° 19' O, Fig. 1). Esta laguna costera es un cuerpo de agua salobre (~ 46km²) afectado por un régimen de micro mareas (≤ 1 m) y caracterizado por planicies de marea de fondos blandos rodeados por marismas de *Spartina densiflora* (Fasano *et al.* 1982, Eisma 1998, Bortolus y Iribarne 1999). La contribución de agua dulce proviene de diversos canales y arroyos de la Provincia de Buenos Aires finalizando en la laguna costera (Eisma 1998, Piccolo y Perillo 1999). Aunque *Chasmagnathus granulatus* habita tanto en espartillares como en las planicies de marea, este estudio se realizó en la zona de planicies de marea por ser la única zona inundada periódicamente por la marea. En ambas áreas *C. granulatus* genera áreas discretas de cangrejales (Fig. 2) que son fácilmente identificables y espacialmente estables por períodos de años (ver Iribarne *et al.* 1997, Botto y Iribarne 1999, Escapa *et al.* 2004). Las densidades dentro de estas áreas pueden variar dependiendo de la estación, períodos de reclutamiento y variaciones ambientales, pero sus ubicaciones permanecen estables. Los muestreos y experimentos se realizaron en el intermareal bajo cercano a la boca de la laguna, en áreas similares apareadas con cuevas de *C. granulatus* (de aquí en adelante cangrejales) y sin cuevas (de aquí en adelante fuera del cangrejal; Figs. 1 y 2; ver Iribarne *et al.* 1999, 2000). Las áreas seleccionadas presentan similares alturas de marea y características generales, y han sido utilizadas en trabajos previos para contrastar efectos de cangrejal (e.g. Botto y Iribarne 1999, Escapa *et al.* 2004).

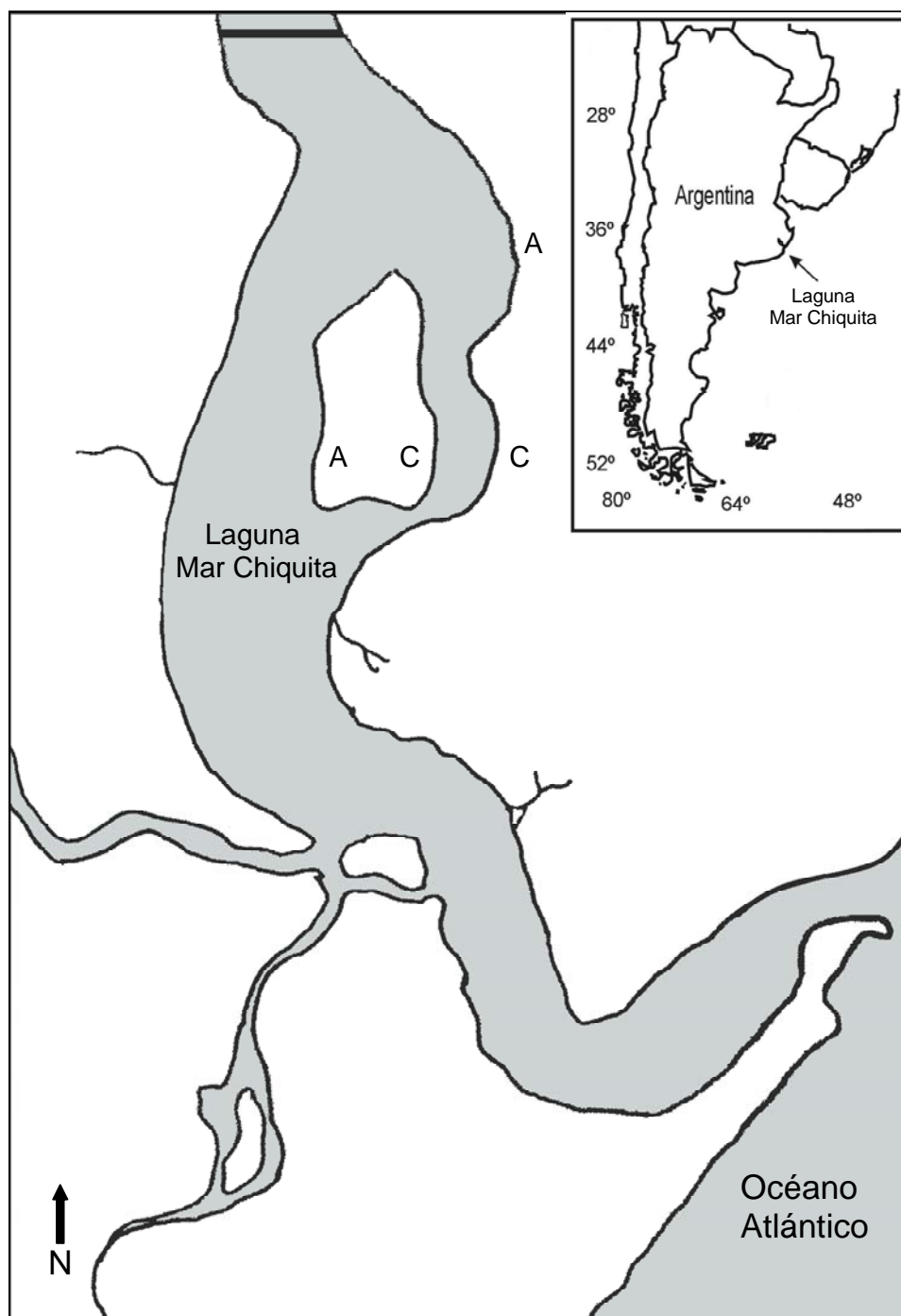


Fig. 1. Ubicación geográfica de la laguna Mar Chiquita y mapa de la laguna costera Mar chiquita donde se indican las áreas de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus* (C) y las áreas adyacentes sin cuevas de cangrejos (A) donde se realizaron los muestreos y experimentos para esta tesis.

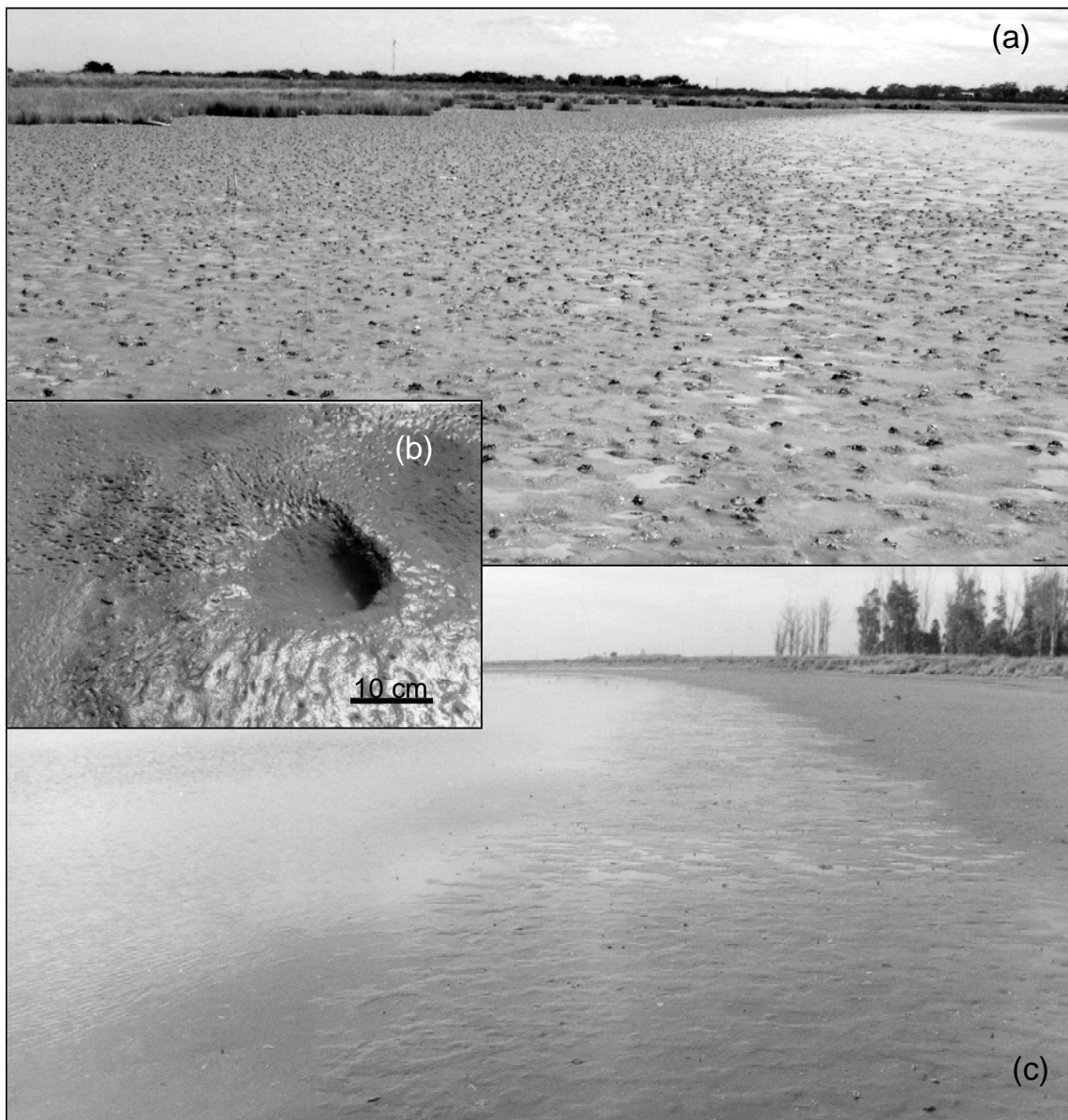


Fig. 2. Fotografía de un cangrejal de *Chasmagnathus granulatus* (a), una cueva de *C. granulatus* (b) y áreas intermareales adyacentes sin cuevas (c) en la laguna costera Mar Chiquita en donde se realizó el trabajo de campo para esta tesis. Fotos: Paulina Martinetto (a y b) y Florencia Botto (c).

CAPITULO I

Uso de hábitat del cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* en intermareales de fondos blandos habitados por el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulatus*

INTRODUCCION

La competencia por espacio y la interferencia directa entre especies no es un proceso usualmente dominante en hábitat de fondos blandos (e.g. Peterson 1991, Wilson 1991), aunque la competencia por la explotación de recursos alimenticios limitados puede ser importante (Lenihan y Micheli 2001). La explicación frecuentemente dada es que en sedimentos blandos el alimento más que el espacio es el recurso limitante (Peterson 1992). La estructura tridimensional de los sedimentos blandos permite una partición vertical y horizontal del espacio, minimizando las oportunidades para la competencia directa por el espacio mediante la ubicación de los organismos a diferentes profundidades (Wilson 1991). Otro posible mecanismo que previene la saturación, y por lo tanto la exclusión, puede ser la carencia de suficiente disponibilidad de larvas para asentarse y saturar el espacio disponible (teoría de “supply-side” Lewin 1986, Valiela 1995). Cualquiera sea el factor involucrado, la coexistencia de muchas especies competidoras es un área que permanece poco explorada en comunidades de fondos blandos.

Aunque existen estudios que muestran que la competencia potencialmente puede volverse importante cuando el recurso es espacio (Wilson 1991), el desplazamiento de hábitat ha sido reportado en muy pocos casos (e.g. Peterson 1977, Peterson y Andre 1980, Wilson 1980, Brenchley y Carlton 1983, Kurihara *et al.* 1989). Los ejemplos de interacción competitiva en general involucran organismos con relativamente poca movilidad, como gasterópodos y poliquetos, que comparten el acceso al sedimento (Woodin 1974, 1976, Levin 1981). Pero el desplazamiento de hábitat por competencia podría existir también entre organismos con mayor movilidad como los cangrejos *Chasmagnathus granulatus* y *Cyrtograpsus angulatus*.

Estas especies son comunes en áreas intermareales del Atlántico Sudoccidental (e.g. Spivak 1997a, b, Iribarne *et al.* 1997), aunque raramente se encuentran compartiendo el mismo micro

hábitat (Spivak *et al.* 1994, Iribarne *et al.* 2003). La distribución geográfica de *C. angulatus* se solapa con la de *C. granulatus*, pero además habita áreas más al sur (norte y centro de la Patagonia Argentina, ver Spivak 1997a, b, Boschi 2000). Hay agrupaciones de *C. angulatus* que construyen cuevas y forman densos cangrejales pero este comportamiento es raro cuando coexiste con *C. granulatus* (Iribarne *et al.* 2003, Palomo *et al.* 2003a). En las áreas donde ambas especies coexisten, los cangrejales de *C. angulatus* se encuentran restringidos a pequeñas áreas más arenosas. Sin embargo, un trabajo experimental mostró que cuando *C. granulatus* fue excluido dentro de sus cangrejales individuos de *C. angulatus* se asentaron y formaron cuevas superficiales (Botto e Iribarne 1999). Otros experimentos de campo mostraron que los adultos de *C. granulatus* siempre desplazan a *C. angulatus* de las cuevas (Iribarne *et al.* 2003). Incluso en diversos sitios ubicados al sur del límite de la distribución de *C. granulatus* sobre la costa patagónica, áreas intermareales de fondos blandos son dominadas por cangrejales de *C. angulatus* y de *Cyrtograpsus altimanus* (Iribarne *et al.* 2003). A pesar de toda esta información poco se conoce sobre los mecanismos de competencia y cómo las características poblacionales de *C. angulatus* pueden ser afectadas por la competencia con *C. granulatus*.

En este capítulo se estudió cómo la presencia de *C. granulatus* y de sus cuevas afectan el uso de hábitat de *C. angulatus*. Con este fin, se compararon las abundancias, distribuciones de tallas, proporción sexual, incidencia de autotomías y dietas de áreas de cangrejales de *C. granulatus* versus áreas adyacentes sin cuevas.

MATERIALES Y METODOS

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en la parte baja del intermareal de la laguna costera Mar Chiquita debido a que éste es el único sector que es inundado diariamente y que puede ser utilizado por *C.*

angulatus. Dado que el principal objetivo de este estudio fue comparar densidades, proporciones sexuales, distribuciones de tallas, incidencia de autotomías y dieta de cangrejos entre áreas, el muestreo se realizó en áreas apareadas con cuevas de *C. granulatus* (de aquí en adelante “cangrejales”) y sin cuevas (de aquí en adelante “fuera del cangrejal”, ver Iribarne *et al.* 1997, 2000, introducción general en esta tesis).

Para el muestreo dos sectores de la laguna con áreas apareadas (cangrejal/fuera del cangrejal) fueron seleccionados. Las muestras fueron obtenidas durante diciembre de 2000, junio, julio y diciembre de 2001 y enero, febrero y marzo de 2002. Cada mes fue muestreado durante 3 a 5 días consecutivos. El número de días varió debido a limitaciones climáticas, especialmente durante los meses de invierno. Para obtener un conjunto de datos mas completo, en los análisis se incluyeron datos de enero, febrero y marzo de 2000 y enero y febrero de 2001 obtenidos en las mismas áreas y con la misma metodología en un estudio previo (Martinetto 2001). La inclusión de estos datos permitió una comparación a largo plazo.

Abundancia y diámetro de cuevas de *C. granulatus*

Para evaluar la actividad de *C. granulatus* se obtuvieron medidas de abundancia y de diámetros de las cuevas en cada área para cada mes. En base al nivel de marea, el intermareal fue dividido en 4 zonas paralelas a la costa con diferencias en la amplitud de marea de 20 cm. La abundancia de cuevas se determinó durante la marea baja contando el número de cuevas dentro de diez cuadrados (0.5 m de lado) distribuídos al azar en cada zona. Para determinar el tamaño de las cuevas se midieron 20 cuevas en su apertura máxima en cada zona. Diferencias en la abundancia de cuevas y en la distribución de tallas entre zonas y meses fueron evaluadas usando un ANOVA de dos vías de medidas repetidas, con el factor mes como medida repetida (Zar 1999). En caso de que se encontrara interacción significativa se utilizaron comparaciones

planeadas (planned comparisons, Underwood 1997) para identificar la naturaleza de la interacción.

Abundancias, tallas y proporciones sexuales de *C. granulatus* y *C. angulatus* en áreas submareales dentro y fuera de cangrejales de *C. granulatus*

Para evaluar si las abundancias, distribuciones de tallas y proporciones sexuales de *C. granulatus* y *C. angulatus* en el submareal varían entre áreas y entre meses, se colectaron cangrejos utilizando una red de playa (malla 1 cm) que fue arrastrada por 50 m paralelos a la costa durante la marea alta. De esta manera, se pudieron capturar aquellos individuos de *C. granulatus* que se encontraban fuera de las cuevas y aquellos *C. angulatus* que utilizan estas áreas cuando quedan cubiertas con agua. Para mantener una apertura constante de la red una soga de 7 m separaba los dos extremos, y de esta manera se cubría un área de 350 m² con cada arrastre. Luego de cada arrastre, los cangrejos eran separados por especie y sexo, contados y medidos (ancho máximo del caparazón, precisión 0.5 mm). Debido a que el número de días consecutivos muestreados en cada mes no fue constante, los datos no fueron balanceados. Por lo tanto, se utilizó un ANOVA de dos vías de medidas repetidas Tipo III para datos no balanceados (Shaw y Mitchell-Ods 1993) para evaluar la hipótesis nula de no diferencias en la captura de cada especie entre áreas y meses. La prueba de Kolmogorov-Smirnov (Hollander y Wolfe 1999) se utilizó para evaluar diferencias en las distribuciones de tallas entre áreas para cada mes. Para comparar si la proporción sexual de *C. granulatus* y *C. angulatus* se encontraba sesgada de 1:1, se calcularon las proporciones de machos y hembras para cada especie en cada área y cada mes. Diferencias en las proporciones sexuales entre áreas fueron evaluadas usando una prueba de Chi-cuadrado (Zar 1999). En caso de que la hipótesis nula de falta de diferencias entre proporciones

fuera rechazada, se aplicó una prueba tipo Tukey de comparaciones múltiples entre proporciones para identificar aquellos meses en los que la proporción sexual difería entre áreas (Zar 1999).

Dieta de *C. granulatus* y *C. angulatus* dentro y fuera de cangrejales de *C. granulatus*

Para examinar la dieta de *C. granulatus* y *C. angulatus*, se colectaron entre 10 y 25 cangrejos de cada especie dentro y fuera del cangrejal en junio y diciembre de 2001 y enero, febrero, marzo, junio y julio de 2002. Nuevamente, los cangrejos fueron colectados con una red de arrastre, por lo tanto el análisis se realizó con cangrejos que no se encontraban en sus cuevas y que se encontraban dentro o fuera de cangrejales durante la marea alta. Dado que durante los meses de invierno las abundancias de *C. granulatus* fueron muy bajas o incluso nulas (ver resultados abajo), la dieta para esta especie fue analizada desde diciembre de 2001 a marzo de 2002. Los cangrejos fueron fijados en formalina al 5%. Posteriormente, se les extrajo el tracto digestivo y se lo almacenó en etanol al 70%. El material dentro de los tractos digestivos fue examinado bajo lupa y los ítems presa fueron separados por grupo taxonómico. Diferencias en el porcentaje de individuos con estómagos vacíos fueron evaluadas utilizando la prueba Z (Devore 2000). La frecuencia de ocurrencia (FO) de cada ítem se calculó dividiendo el número de cangrejos en la muestras conteniendo una determinada presa por el número total de cangrejos en la muestra. Las proporciones de los ítems alimenticios fueron comparadas entre hábitat con una prueba de Chi-cuadrado para más de dos proporciones (Zar 1999).

Incidencia de autotomías en *C. angulatus* dentro y fuera de cangrejales de *C. granulatus*

Debido a que *C. angulatus* presenta una alta incidencia de autotomía de patas (Spivak y Politis 1989), se calculó el porcentaje de cangrejos con autotomías para machos y hembras por separado en cada área. El tipo de miembro autotomizado (pata caminadora, 2^{do} a 5^{to} pereiópodo, o quelípodo, 1^{er} pereiópodo) también fue registrado. Para comparar si el porcentaje de cangrejos

con autotomías difería entre áreas, sexo y tipo de miembro autotomizado se utilizó una prueba de Z (Devore 2000).

RESULTADOS

Abundancia y diámetro de cuevas de *C. granulatus*

La densidad de cuevas de *C. granulatus* mostró una interacción significativa entre las zonas del intermareal y los meses ($F= 54,287$, $gl= 30$, $P< 0,001$). Desde enero del 2000 a julio de 2001, la densidad de cuevas fue mayor en el intermareal alto y decreció hacia los niveles más bajos del intermareal (Fig. I. 1). A partir de diciembre de 2001 hasta marzo de 2002 las densidades fueron más bajas que en los otros meses y no se observaron diferencias entre zonas (Fig. I. 1).

La distribución de tamaños de cuevas también mostró una interacción significativa entre zonas y meses ($F= 2,897$, $gl= 27$, $P< 0,001$). Desde enero de 2000 a junio de 2001, los diámetros de las cuevas mostraron un incremento en el tamaño desde el intermareal alto hacia el intermareal bajo. A partir de julio de 2001, los diámetros de las cuevas en el intermareal alto fueron mayores que los meses precedentes alcanzando el mismo tamaño de las cuevas de los niveles más bajos (Fig. I. 2).

Abundancias, tallas y proporciones sexuales de *C. granulatus* y *C. angulatus* dentro y fuera de cangrejales de *C. granulatus*

Las abundancias de *C. granulatus* mostraron una interacción significativa entre áreas y meses tanto en hembras ($F= 23,296$, $gl= 8$, $P< 0,001$; Fig. I. 3a) como en machos ($F= 12,328$, $gl= 9$, $P< 0,001$; Fig. I. 3b). En ambos casos, desde enero de 2000 a febrero de 2001, y en marzo 2002 las abundancias fueron más altas en las áreas de cangrejal. A partir de junio de 2001 a febrero de 2002, las abundancias fueron más bajas que los meses precedentes y no se observaron

diferencias entre áreas. En julio de 2001 ningún individuo de *C. granulatus* fue capturado dentro o fuera del cangrejal.

C. angulatus también mostró una interacción significativa en la abundancia entre meses y áreas en hembras ($F= 7,304$, $gl= 10$, $P< 0,001$; Fig. I. 3c) y machos ($F= 2,598$, $gl= 10$, $P= 0,016$; Fig. I. 3d). Las abundancias de machos y hembras fueron más altas fuera del cangrejal desde enero de 2000 a febrero de 2001 y en marzo de 2002. En junio y diciembre de 2001 fueron más abundantes en el cangrejal, y en julio 2001 y enero y febrero de 2002 no se observaron diferencias entre áreas.

La proporción de tallas en los machos de *C. granulatus* mostró diferencias entre áreas en enero de 2000, enero y febrero de 2001 y marzo de 2002, con individuos pertenecientes a las tallas mas grandes mas frecuentes fuera del cangrejal (Fig. I. 4). Las hembras de *C. granulatus* también mostraron un patrón similar durante enero de 2000, febrero de 2001 y marzo de 2002 (Fig. I. 4).

Los machos de *C. angulatus* mostraron diferencias en las distribuciones de tallas entre áreas en enero, febrero, julio y diciembre de 2001 y febrero de 2002, siendo las tallas más grandes más frecuentes en el cangrejal (Fig. I. 5). Las hembras también mostraron una mayor proporción de tallas grandes en el cangrejal durante enero y febrero de 2000 y enero y junio de 2001 (Fig. I. 5).

La proporción sexual de *C. granulatus* en los cangrejales estuvo sesgada hacia machos en enero y marzo de 2002 y hacia hembras en marzo de 2000 (Tabla I. 1; Fig. I. 6a). Fuera del cangrejal la proporción sexual estuvo sesgada hacia machos en enero de 2000 y marzo de 2002 y hacia hembras en marzo de 2000 y enero y febrero de 2001 (Tabla I. 1; Fig. I. 6a). Durante todo el período de estudio no se encontraron diferencias en la proporción sexual entre áreas (Fig. I. 6a).

La proporción sexual de *C. angulatus* estuvo sesgada hacia machos únicamente en el cangrejal en enero de 2002. El resto de los meses la proporción sexual estuvo sesgada hacia hembras excepto en junio de 2001, febrero y marzo de 2002 en ambas áreas y en el cangrejal en julio de 2001 que no fue sesgada (Tabla I. 1; Fig. I. 6b). El sesgo hacia hembras fue mayor fuera del cangrejal desde enero de 2000 hasta febrero de 2001 y enero de 2002 (Fig. I. 6b).

Dieta de *C. granulatus* y *C. angulatus* dentro y fuera de cangrejales de *C. granulatus*

En diciembre ningún individuo de *C. granulatus* fue capturado fuera del cangrejal. Dentro del cangrejal el porcentaje de individuos con estómagos vacíos fue mayor para hembras que para machos (Tabla I. 2). En verano de 2002, el porcentaje de individuos con estómagos vacíos fue mayor afuera del cangrejal y mayor para machos que para hembras (Tabla I. 2). Los estómagos contenían en su mayoría microalgas y sedimento. Solo tres cangrejos (2 machos y 1 hembra) capturados en el cangrejal tuvieron restos de poliquetos en sus estómagos.

El porcentaje de estómagos vacíos de *C. angulatus* fue mayor en el cangrejal para machos durante la primavera de 2001 y verano de 2002, y para hembras en verano e invierno de 2002 (Tabla I. 2). El porcentaje de estómagos vacíos fue mayor fuera del cangrejal en invierno de 2002 para machos y en invierno y primavera de 2001 para hembras (Tabla I. 2). Al igual que en *C. granulatus*, los estómagos de *C. angulatus* mostraron una alta frecuencia de microalgas y sedimento, pero otros ítems como poliquetos, restos de cangrejos, ostrácodos y foraminíferos fueron también usualmente encontrados (Tabla I. 3). La proporción de los ítems alimenticios no fue diferente entre áreas tanto para machos como para hembras (Tabla I. 4).

Incidencia de autotomías en *C. angulatus* dentro y fuera de cangrejales de *C. granulatus*

La incidencia de autotomías en *C. angulatus* mostró diferencias entre sexos, áreas y tipo de autotomías (Fig. I. 7). El porcentaje de individuos autotomizados fue mas alto fuera del cangrejal

tanto para machos como para hembras ($Z= -2,987$, $P= 0,001$; $Z= -2,353$, $P= 0,009$ respectivamente). El porcentaje de hembras con autotomías fue mayor que el de machos tanto dentro como fuera del cangrejal ($Z= 3,579$, $P= 0,001$; $Z= 2,223$, $P= 0,023$ respectivamente). El porcentaje de hembras con autotomías de patas caminadoras fue mayor que en machos ($Z= 5,555$, $P< 0,001$), mientras que los machos mostraron una incidencia mas alta en la pérdida de quelípedos que las hembras ($Z= -5,105$, $P< 0,001$).

DISCUSION

Los resultados presentados en este capítulo muestran que la presencia de *Chasmagnathus granulatus* limita la distribución y modifica los rasgos poblacionales de *Cyrtograpsus angulatus*. Las diferencias encontradas en abundancia, distribución de tallas, proporción sexual, dieta e incidencia de autotomías entre áreas dentro y fuera del cangrejal son evidencias de esta modificación.

Dentro de los cangrejales de *C. granulatus*, *C. angulatus* presentó bajas abundancias, tallas mayores y un porcentaje de machos mayor que fuera del cangrejal sugiriendo una partición del hábitat dominada por *C. granulatus*. Este patrón cambió a lo largo del período de estudio cuando las densidades de *C. granulatus* y de sus cuevas fueron muy bajas o nulas. Este decrecimiento en las densidades de *C. granulatus* en la planicie de marea ha sido relacionado a un largo período de lluvias con precipitaciones que excedieron el promedio para esta región (ver Capítulo III), en el cual *C. granulatus* migró desde la planicie de marea hacia la marisma (Iribarne *et al.* 2003). Durante este período la planicie de marea permaneció inundada afectando la actividad de cavado de los cangrejos (ver Iribarne *et al.* 2003). El decrecimiento en las densidades de *C. granulatus* fue correspondido con un incremento en las densidades de *C. angulatus* dentro de las áreas de cangrejal, y no se observaron diferencias de tallas o en la proporción sexual entre áreas.

El análisis de dieta también parece sugerir que *C. granulatus* controla el uso del cangrejal por *C. angulatus*. *C. angulatus* parece ser muy flexible en su dieta. Los individuos analizados mostraron un amplio rango de ítems, incluyendo sedimento y microalgas así como poliquetos y cangrejos. Una población de *C. angulatus* analizada en la laguna Dos Patos, al sur de Brasil, ha sido descrita como omnívora, consumiendo preferentemente el pasto marino *Zostera marina* y en menor proporción pequeños moluscos (*Heleobia australis* y *Erodona mactroies*) y crustáceos peracáridos (Capitoli y Ortega 1993). En Caleta Valdez (Patagonia Argentina) esta especie es mayormente “comedor de depósitos” y construye y vive en cuevas formando cangrejales similares a los de *C. granulatus* (Palomo *et al.* 2003a). En un trabajo realizado en la parte interna de la laguna Mar Chiquita, el análisis de contenidos estomacales de *C. angulatus* asociados a los arrecifes del poliqueto *Ficopomatus enigmaticus* también mostró una gran variedad de ítems consumidos por esta especie. El 45% de los cangrejos consumieron algas pero también se encontraron foraminíferos, huevos de *C. angulatus*, nematodos, poliquetos (*Leonereis acuta*, *Neanthes succinea* y *Nephtys fluviatilis*), restos del gasterópodo *Heleobia conexa*, ostrácodos, larvas de dípteros y detritos (Schwindt *et al.* 2001). Aunque los ítems consumidos en el cangrejal no difirieron de los consumidos fuera del cangrejal el porcentaje de estómagos vacíos sí difirió. Los machos de *C. angulatus* tuvieron una alta frecuencia de estómagos vacíos en el cangrejal, pero este patrón se revirtió con una frecuencia más alta fuera del cangrejal durante el verano y el invierno de 2002 cuando *C. granulatus* estuvo casi ausente. Por lo tanto, la presencia de *C. granulatus* parece interferir con la actividad de alimentación de *C. angulatus*, al menos en machos.

La diferencia entre áreas encontrada en la incidencia de autotomías en *C. angulatus* podría ser un resultado indirecto de la dominación de *C. granulatus* sobre *C. angulatus*. Las autotomías

son consideradas una adaptación para reducir la mortalidad (a un costo de predación parcial) y limitar lesiones, aunque también tienen consecuencias ecológicas negativas (e.g. Lawrence y Larrain 1994). Altos niveles de autotomías en poblaciones naturales sugiere importantes beneficios en el “fitness” aunque también surgen preguntas que tienen que ver con los costos potenciales que puede tener (e.g. Kuris y Mager 1975, Smith y Hines 1991, Smith 1992, 1995, Garvey *et al.* 1994). La pérdida de miembros especializados puede incrementar el tiempo de manipulación de presas, también el crecimiento puede verse reducido debido al costo de regeneración de un nuevo miembro. La reproducción puede verse a su vez afectada por un decrecimiento en la habilidad para atraer parejas, por un bajo desempeño competitivo, por obstaculizar físicamente la copulación o por reducir la fecundidad (Juanes y Smith 1995). En *C. angulatus* la alta incidencia de autotomías en hembras incrementa la epibiosis por bacterias y hongos filamentosos y ciliados coloniales, así como incrementa la acumulación de detritos en embriones y pleópodos. Como resultado de esto, la posibilidad de que los embriones completen el desarrollo exitosamente en hembras con autotomías múltiples es más baja que en hembras intactas (Silva *et al.* 2003). Las hembras que han perdido cuatro o más pereiópodos poseen una fecundidad media significativamente mas baja que la de hembras intactas (Luppi 1999). Mediante experimentos de campo se demostró además que la tasa de mortalidad de *C. angulatus* con tallas entre 2,5 y 3 cm aumenta con la presencia de autotomías y que la mayor parte de la mortalidad ocurrida puede ser adjudicada a canibalismo (Gavio e Iribarne 1994). La predación intraespecífica también ha sido observada en laboratorio con cangrejos adultos y principalmente juveniles consumiendo reclutas (Luppi 1999), y ha sido propuesta como un posible mecanismo para explicar la alta incidencia de autotomías en *C. angulatus* en la laguna costera Mar Chiquita (Spivak y Politis 1989). Los resultados presentados en este capítulo muestran que *C. angulatus*

tiene una incidencia de autotomías más alta fuera del cangrejal en donde también se observaron abundancias más altas lo que aumenta la probabilidad de encuentros intraespecíficos. De esta manera, el límite en la distribución de *C. angulatus* impuesto por *C. granulatus* podría indirectamente afectar el éxito poblacional de *C. angulatus* al incrementar la incidencia de autotomías que, a su vez, afecta el éxito del desarrollo embrionario.

Aunque la presencia de cangrejos braquiuros, en general pertenecientes a las familias Varunidae (e.g. especies de los géneros *Pachygrapsus*, *Helice* y *Hemigrapsus*) y Ocypodidae (e.g. *Macrophthalmus* y *Uca*) es muy común en estuarios, sólo unos pocos estudios han reportado interacciones entre estas especies (e.g. Willason 1981, Jones y Simons 1982, Kurihara *et al.* 1989, Daleo *et al.* 2003, Iribarne *et al.* 2003). La segregación de hábitat entre cangrejos ha sido generalmente explicada por diferentes tolerancias a la desecación, hábitos alimenticios y adaptaciones vinculadas con la actividad de cavado en relación a los distintos sustratos, y sólo muy pocos trabajos se refieren a interacciones tales como competencia (Kurihara *et al.* 1989) y predación directa (Daleo *et al.* 2003). En el caso de *C. granulatus* y *C. angulatus* una combinación de factores podrían estar generando la segregación de hábitat. Aunque ambas especies tienen la capacidad para construir cuevas, éstas juegan un rol clave en la vida de *C. granulatus*. En cambio, para *C. angulatus*, las cuevas no parecen ser tan importantes. Evidencia de esto es que existen poblaciones de *C. angulatus* que forman cangrejales similares a los de *C. granulatus* (e.g. en Caleta Sara y Caleta Valdés en la Patagonia Argentina, Iribarne *et al.* 2003) pero también existen poblaciones que no viven en cuevas como la de Mar Chiquita estudiada aquí y la de laguna Dos Patos en Brasil (Capitoli y Ortega 1993). El requerimiento de una cueva permanente para *C. granulatus* convierte al sedimento estable y compacto en un recurso limitante que podría promover un comportamiento territorial. Los resultados presentados aquí

muestran que *C. angulatus* está limitado a habitar áreas donde *C. granulatus* construye sus cuevas. Un comportamiento territorial en *C. granulatus* ha sido inferido en un estudio previo (Iribarne *et al.* 2003), y encuentros agresivos entre machos de ambas especies han sido observados en los límites de las áreas de cangrejales (Martinetto obs. per.). Los resultados aquí muestran que solo pocos individuos de *C. angulatus* entran a los cangrejales de *C. granulatus*, y aquellos que fueron encontrados dentro del cangrejal son en general los individuos mas grandes, con una mayor proporción de machos y con menos autotomías que los encontrados fuera del cangrejal. Sin embargo, este patrón se revirtió cuando la abundancia de *C. granulatus* fue muy baja o incluso nula. Durante este período, la abundancia de *C. angulatus* fue mayor en el cangrejal y no se observaron diferencias ni en la distribución de tallas, ni en la proporción sexual, ni en la incidencia de autotomías o en el porcentaje de estómagos vacíos. De esta manera, el área usualmente dominada por *C. granulatus* se convirtió en un área sin impedimentos para ser habitada por *C. angulatus*. Los mecanismos de competencia operando entre estas especies son evaluados con más detalle en el Capítulo II de esta tesis.

En hábitat de sedimentos de fondos blandos otros factores, tales como disturbio y predación, mas que competencia limitan la distribución de los organismos (Peterson 1979, 1991) aunque existen algunos estudios de interacciones competitivas entre organismos de fondos blandos que afecta la distribución espacial (ver Wilson 1991). La explicación generalmente propuesta para esto es que, en contraste a la epifauna sésil de los intermareales rocosos, las especies bentónicas en fondos blandos son lo suficientemente móviles como para reducir la intensidad de la competencia local (Peterson y Andre 1980). Los resultados obtenidos aquí, consistentemente demuestran que la competencia por sustrato puede ocurrir en intermareales de fondos blandos, y este es un buen ejemplo para ilustrar cómo un factor externo, en este caso un período largo de

precipitaciones, puede afectar el resultado de la interacción dependiendo de la respuesta que cada especie tenga hacia un factor determinado.

Tabla I. 1. Proporción de machos de *Chasmagnathus granulatus* y *Cyrtograpsus angulatus* de individuos capturados dentro y fuera de cangrejal de *C. granulatus*. Los asteriscos indican sesgo de la proporción 1:1 (Z-test; *: $p < 0,050$, **: $p < 0,010$, ***: $p < 0,001$).

	<i>Chasmagnathus granulatus</i>				<i>Cyrtograpsus angulatus</i>			
	Cangrejal		Fuera		Cangrejal		Fuera	
	N	Proporción de machos	N	Proporción de machos	N	Proporción de machos	N	Proporción de machos
Enero 2000	1794	0,54	52	0,61*	168	0,28***	1876	0,13***
Febrero 2000	1133	0,51	26	0,48	148	0,25***	1588	0,17***
Marzo 2000	379	0,35**	13	0,31**	133	0,23***	857	0,07***
Enero 2001	1280	0,52	22	0,40**	123	0,44*	1321	0,10***
Febrero 2001	1278	0,48	31	0,42**	141	0,28***	1588	0,17***
Junio 2001	4	0,50	1	0	242	0,49	56	0,49
Julio 2001	0		0		113	0,49	140	0,36**
Diciembre 2001	20	0,52	1	0	948	0,34***	147	0,45*
Enero 2002	38	0,76**	8	0,5	702	0,58*	1012	0,41*
Febrero 2002	57	0,49	101	0,54	427	0,50	390	0,50
Marzo 2002	195	0,61*	32	0,72**	153	0,51	308	0,49

Tabla I. 2. Porcentajes de *Chasmagnathus granulatus* y *Cyrtograpsus angulatus* con estómagos vacíos para individuos capturados dentro (C) y fuera (F) de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus*.

	Machos				Hembras			
	N analizado		% vacío		N analizado		% vacío	
	C	F	C	F	C	F	C	F
<i>Chasmagnathus granulatus</i>								
Primavera 2001	11	0	18,18	0	13	0	23,08	0
Verano 2002	15	8	20	37,5	19	12	5,26	8,33
<i>Cyrtograpsus angulatus</i>								
Invierno 2001	9	17	0	0	31	57	0	3,51
Primavera 2001	14	4	14,29	0	30	16	3,33	25
Verano 2002	30	37	33,33	29,73	30	41	20	14,63
Invierno 2002	33	11	6,06	9,09	20	12	10	0

Tabla I. 3. Frecuencia de ocurrencia de ítems presa encontrados en estómagos de *Cyrtograpsus angulatus* capturados dentro (C) y fuera (A) de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus*.

Items	Machos						Hembras									
	Invierno 2001		Primavera 2001		Verano 2002		Invierno 2002		Invierno 2001		Primavera 2001		Verano 2002		Invierno 2002	
	C	A	C	A	C	A	C	A	C	A	C	A	C	A	C	A
Sedimento	0,89	0,88	0,86	0,25	0,43	0,65	0,82	0,73	1,00	0,92	0,93	0,62	0,63	0,76	0,90	0,92
Microalgas	0,44	0,41	0,29	0,50	0,10	0,19	0,54	0,64	0,55	0,32	0,27	0,19	0,37	0,39	0,60	0,50
<i>L. acuta</i>	0,11	0	0,36	0,50	0,07	0,11	0,06	0,09	0,32	0,03	0,27	0,31	0,10	0,07	0,10	0,42
<i>N. succinea</i>	0	0	0	0	0	0,05	0,06	0	0	0,02	0	0,06	0,10	0	0,10	0
Cangrejos	0,22	0	0	0	0,33	0,30	0,24	0,18	0,16	0,09	0	0,06	0,10	0,10	0	0
Foraminíferos	0,67	1,00	0,36	0,25	0,03	0,11	0	0	0,77	0,96	0,67	0,19	0,07	0,17	0	0
Ostrácodos	0,11	0,47	0,36	0	0,07	0,13	0	0	0,39	0,40	0,60	0,12	0,13	0,19	0,05	0
Huevos	0,67	0,94	0	0	0	0	0	0	0,64	0,60	0	0	0	0,02	0	0
Otros	0,22	0,06	0,14	0,25	0,03	0	0	0	0,29	0,12	0,17	0,12	0,03	0,02	0	0,08

Tabla I. 4. Resultados del análisis comparando proporciones de ítems alimenticios encontrados en contenidos estomacales de *Cyrtograpsus angulatus* capturados dentro y fuera de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus*.

	Machos			Hembras		
	gl	χ^2	<i>p</i>	gl	χ^2	<i>p</i>
Invierno 2001	5	4,180	0,524	7	6,785	0,452
Primavera 2001	3	2,341	0,505	5	5,509	0,357
Verano 2002	7	2,778	0,905	8	0,059	1,000
Invierno 2002	5	1,431	0,921	4	5,285	0,259

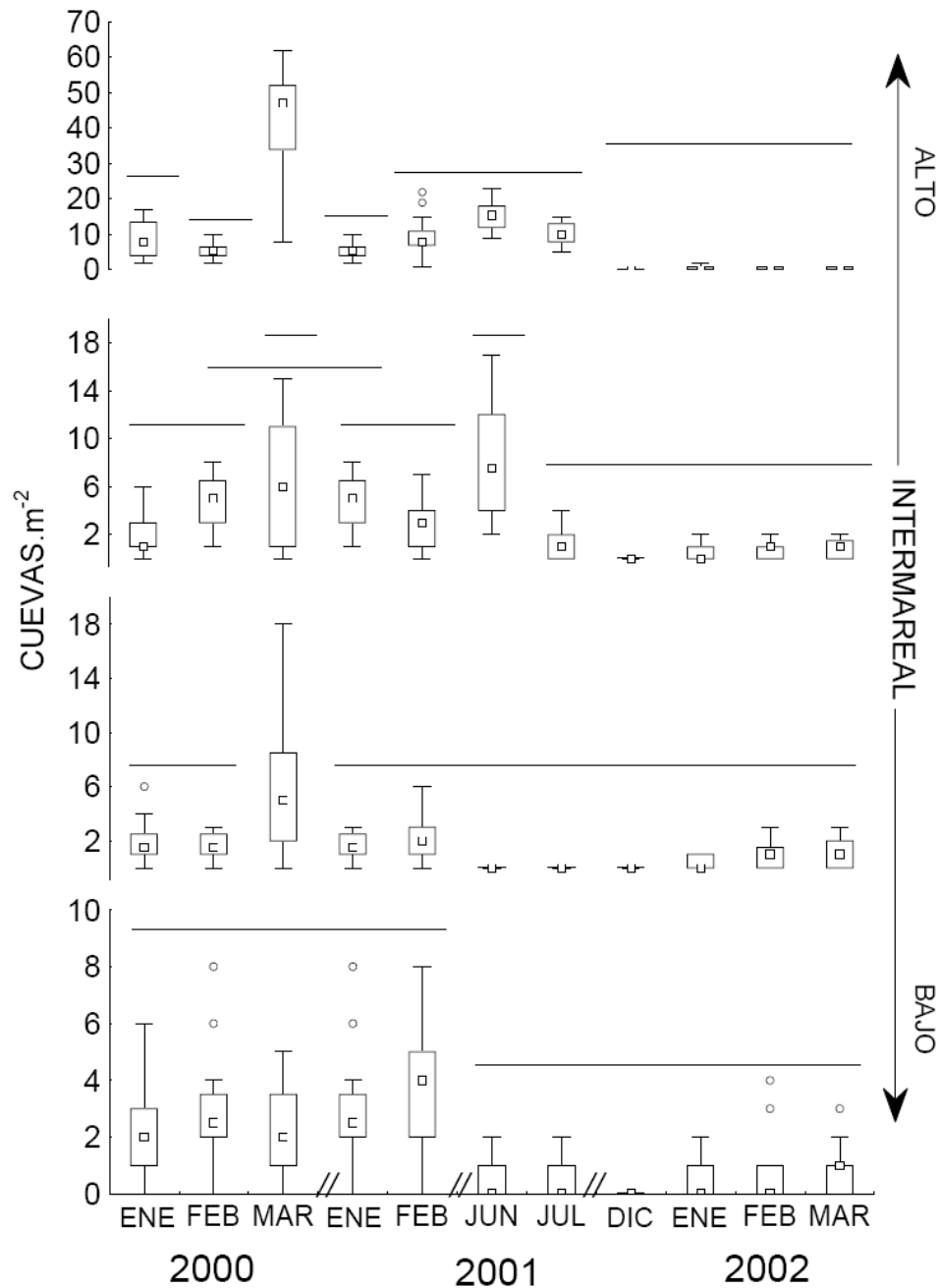


Fig. I. 1. Densidad de cuevas de *Chasmagnathus granulatus* en cuatro niveles del intermareal. Los límites de los gráficos de cajas indican el 75^{to} y el 25^{to} percentil, las líneas representan el 10^{mo} y el 90^{mo} percentil, los puntos dentro de las cajas son medianas, y los círculos indican datos por encima del 90^{mo} percentil (outliers). Las líneas horizontales conectan valores no diferentes.

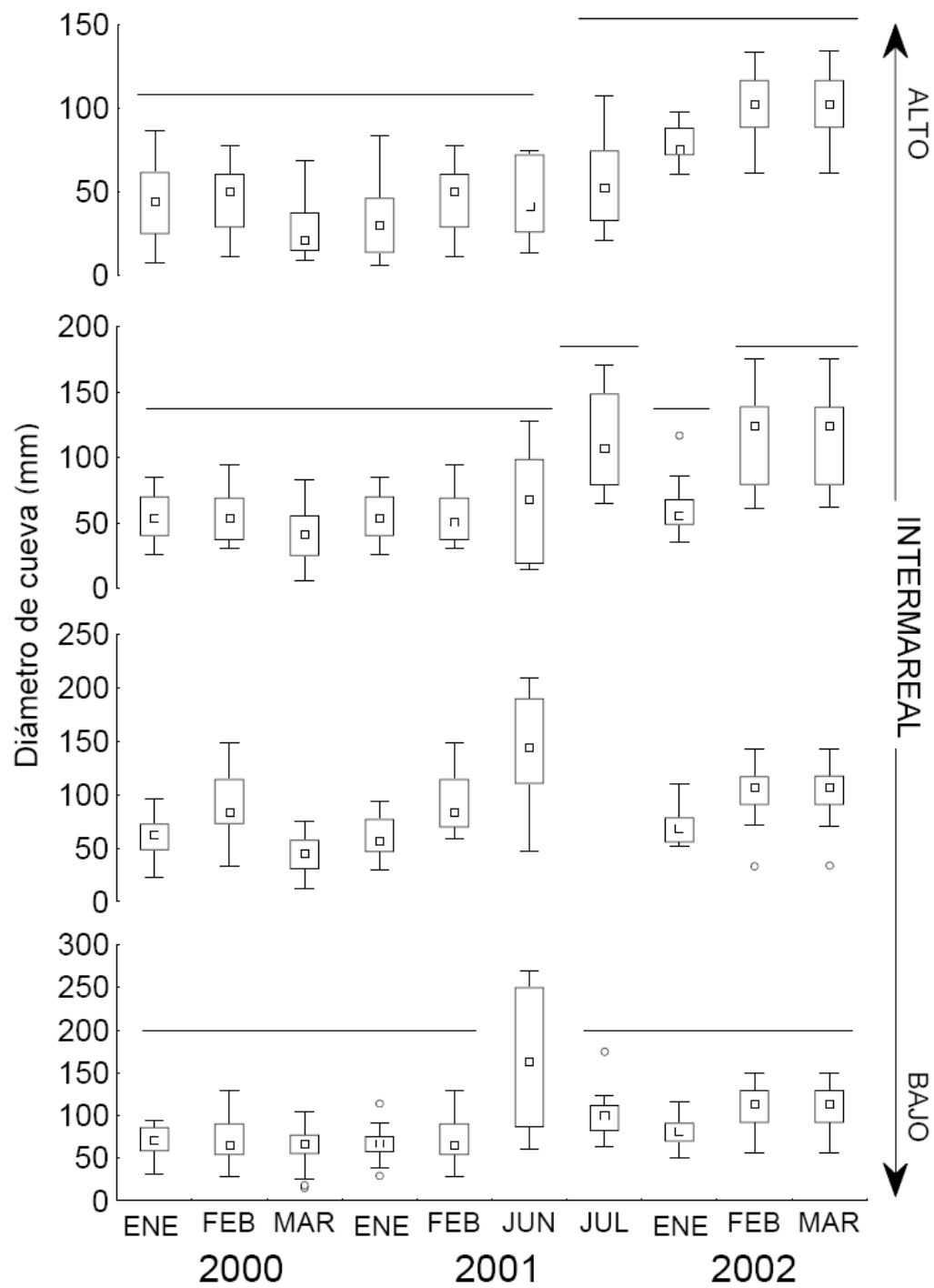


Fig. I. 2. Diámetros de cuevas de *Chasmagnathus granulatus* en cuatro niveles del intermareal. Las líneas horizontales conectan valores no diferentes.

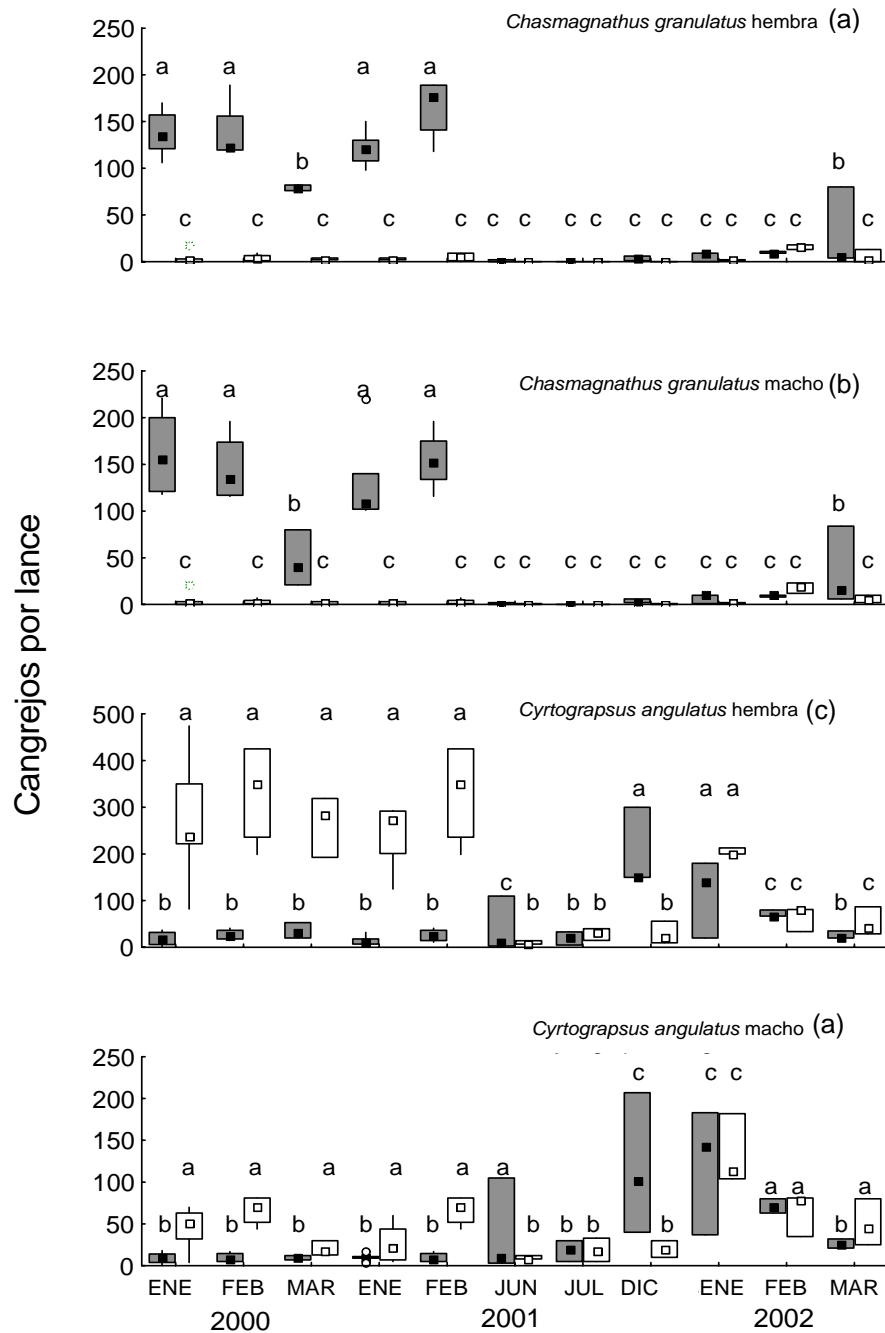


Fig. I. 3. Abundancias de *Chasmagnathus granulatus* y *Cyrtograpsus angulatus* dentro (cajas grises) y fuera (cajas blancas) de cangrejales de *C. granulatus*. Letras diferentes indican diferencias en las abundancias de cangrejos entre áreas y meses.

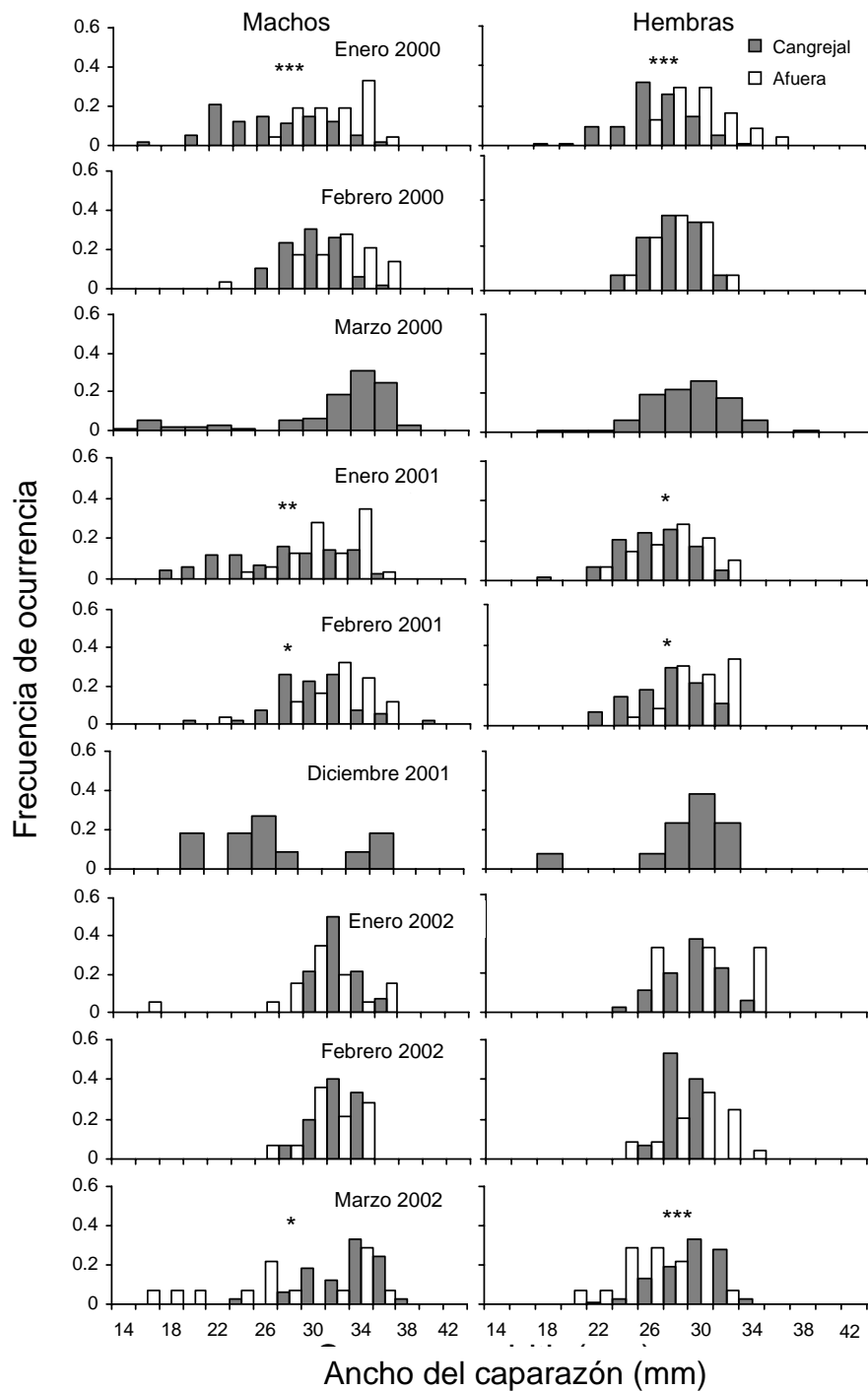


Fig. I. 4. Distribuciones de tallas de *Chasmagnathus granulatus* dentro (barras grises) y fuera (barras blancas) de cangrejales de *C. granulatus*. Los asteriscos indican diferencias entre áreas (prueba Kolmogorov-Smirnov; ***: $p < 0,001$, **: $p < 0,010$, *: $p < 0,050$).

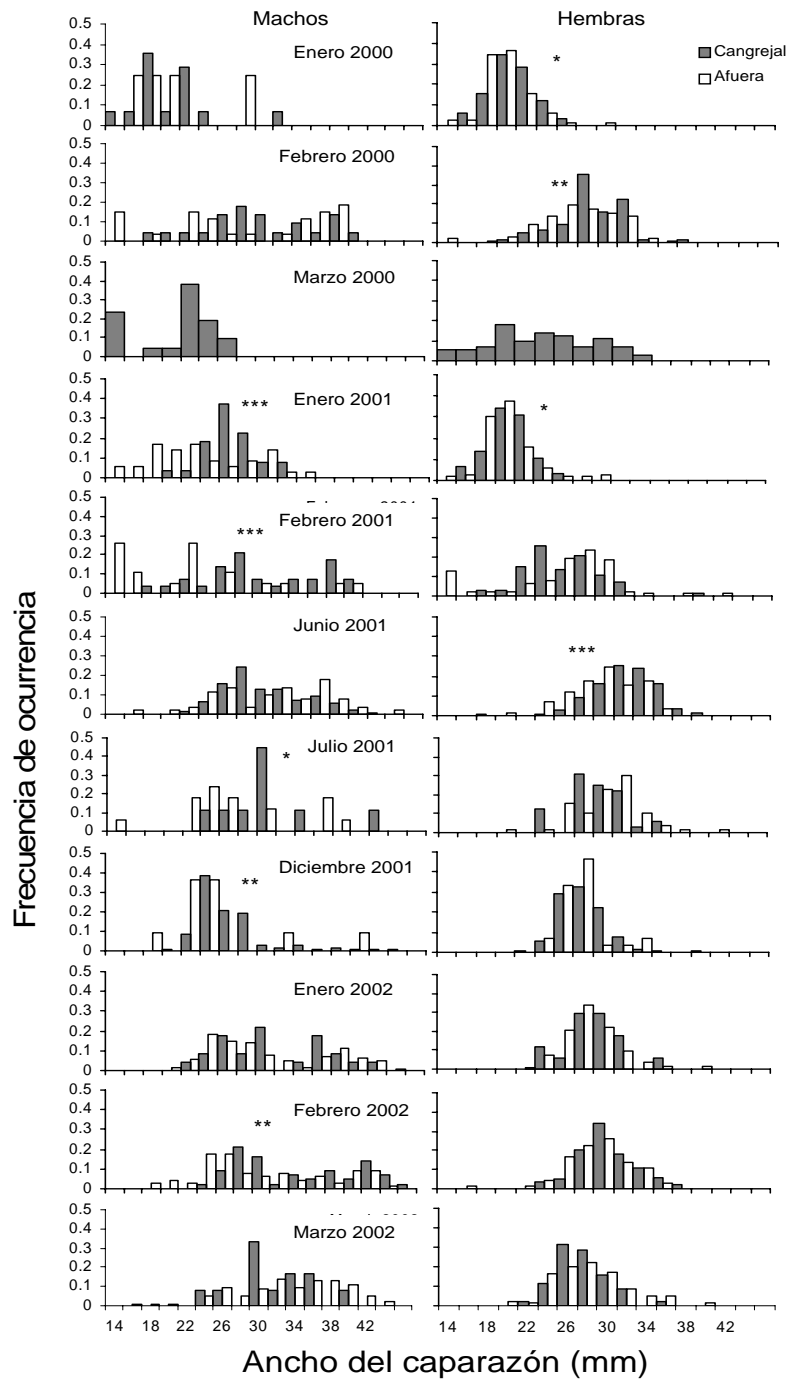


Fig. I. 5. Distribuciones de tallas de *Cyrtograpsus angulatus* dentro (barras grises) y fuera (barras blancas) de cangrejales de *C. granulatus*. Los asteriscos indican diferencias entre áreas (prueba Kolmogorov-Smirnov; ***: $p < 0,001$, **: $p < 0,010$, *: $p < 0,050$).

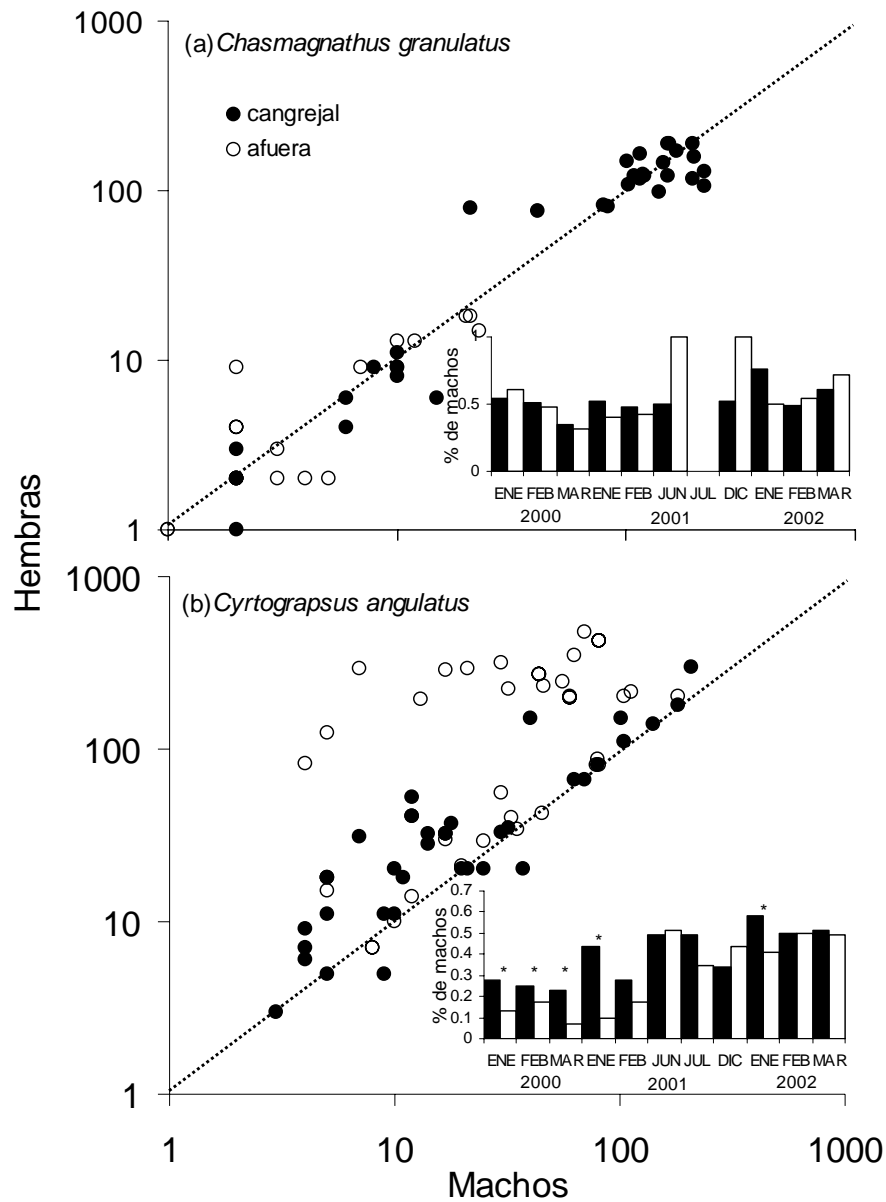


Fig. I. 6. Número de machos versus número de hembras de *Chasmagnathus granulatus* (a) y *Cyrtograpsus angulatus* (b) dentro (puntos y barras en negro) y fuera (puntos y barras en blanco) de cangrejales *C. granulatus*. Note que los ejes se encuentran en escala logarítmica. Los gráficos de barras muestran el porcentaje de machos en el tiempo de muestreo. Los asteriscos muestran diferencias entre áreas.

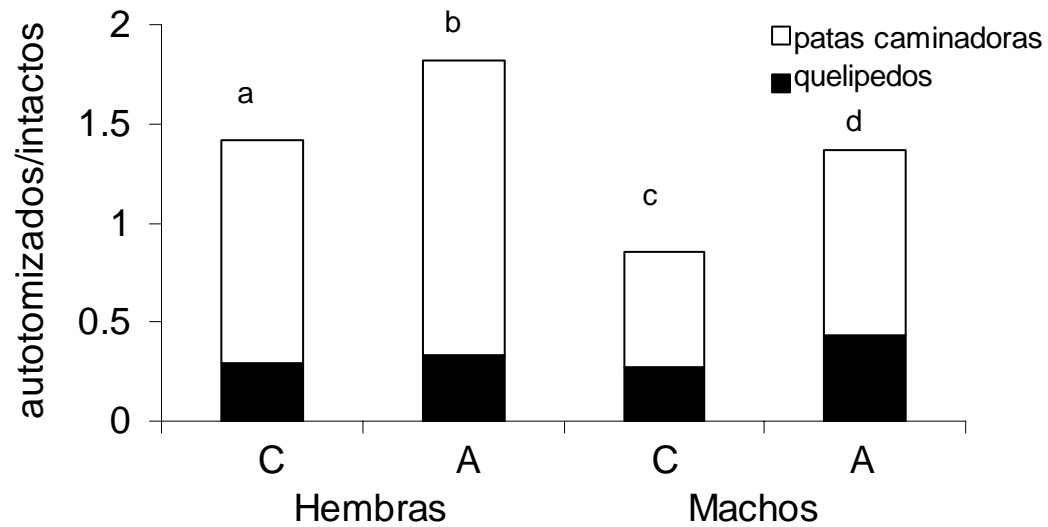


Fig. I. 7. Relación entre el número de *Cyrtograpsus angulatus* machos y hembras con y sin autotomías capturados dentro (C) y fuera (A) de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus*. Diferentes letras indican diferencias en la proporción entre áreas y sexos. Las patas caminadoras incluyen del 2^{do} al 5^{to} pereiópodo y los quelípedos al 1^{er} pereiópodo.

CAPITULO II

Actividad cavadora y efectos de *Cyrtograpsus angulatus* sobre las características del sedimento y la infauna en intermareales habitados por el cangrejo *Chasmagnathus granulatus*: interacciones y posibles mecanismos de competencia.

INTRODUCCION

En una comunidad ecológica, la fuerza de la competencia interespecífica es afectada por la similitud entre las especies (Abrams 1983). La coexistencia requiere que las especies difieran en la manera en la que afectan y son afectadas por sus recursos (Chesson 2000). Por lo tanto la coexistencia requiere que la fuerza de la competencia intra-específica se incremente en relación a la competencia inter-específica (Amarasekare 2003). Para reducir la competencia inter-específica, las diferencias ecológicas entre especies pueden distinguirse evaluando cómo y qué recursos utilizan, cuándo los explotan o dónde experimentan limitaciones (Amarasekare 2003).

Los rasgos de historia de vida u otras diferencias intrínsecas entre especies les permiten escapar o minimizar la competencia a través de diferentes mecanismos (Chesson 2000). Uno de esos mecanismos, en ambientes espacialmente homogéneos donde la competencia es posible, involucra alguna forma de agrupamiento intra-específico y segregación inter-específica (Bolker y Pacala 1999). El competidor superior no puede explotar todos los recursos o espacios disponibles dejando intervalos en el paisaje que son ocupados por el competidor inferior (Murrell y Law 2003). Este mecanismo es llamado competencia por desplazamiento, donde la coexistencia es mantenida creando diferencias espaciales en el nicho entre especies (Amarasekare 2003). Un segundo mecanismo de competencia recientemente propuesto que involucra agrupamiento intra-específico y segregación inter-específica es la heteromiopía¹ (*sensu* Murrell y Law 2003). Se denomina heteromiopía (traducido del inglés “heteromyopia”) a

¹ El término heteromiopía se construye en base a que el espacio puede promover la coexistencia de los competidores pero solo si la distancia a la cual los individuos perciben sus vecinos heteroespecíficos es más corta que la distancia a la cual ellos perciben sus conespecíficos. Murray y Law (2003) propusieron en forma de metáfora el término heteromiopía en relación a los individuos que son “cortos de vista” o “miopes” en la detección de individuos de otra especie en relación a los de su propia especie.

la situación en la que la competencia intraespecífica ocurre a distancias mas cortas que la competencia interespecífica, de manera que la segregación espacial se vuelve lo suficientemente fuerte como para promover la coexistencia.

Las interacciones competitivas son fuertes entre aquellas especies que poseen funciones similares que operan a la misma escala (Peterson *et al.* 1998). Sin embargo, esta similitud de funciones entre las especies debe tener un límite de manera de permitir la coexistencia de los competidores (Abrams 1983). Los roles que las distintas especies tienen en la regulación de los procesos a nivel de comunidad han motivado diversas hipótesis que relacionan la vulnerabilidad de los sistemas con la presencia de especies con funciones similares (Johnson *et al.* 1996). Una de las hipótesis más discutidas es la de especies redundantes (*sensu* Walker 1992). Sin embargo, existen evidencias que sugieren que los roles funcionales que las especies poseen están sujetos a las influencias de las condiciones ambientales locales y las especies pueden parecer desempeñar la mismo función bajo condiciones restringidas, pero sus funciones pueden variar en ambientes naturalmente heterogéneos (Wellnitz y Poff 2001). Otra crítica al tratar de calificar a las especies como redundantes es que cuanto menos variables sean medidas es más probable calificarlas como redundantes (Rosenfeldt 2002). Recientemente se ha propuesto que la redundancia de efectos podría ser rara, y por esto sería más conservativo hablar de similitud entre especies (Chalcraft y Resetarits 2003).

En el Capítulo I se observó que una fuerte interacción competitiva, en la que el recurso en juego sería el sustrato, podía tener lugar entre *Chasmagnathus granulatus* y *Cyrtograpsus angulatus*. En tal interacción, *C. granulatus* sería la especie dominante ya que limita la distribución y modifica algunas características poblacionales de

Cyrtograpsus angulatus. Además, si la competencia es fuerte también podría hipotetizarse que estas especies son similares en algunas funciones ecológicas relacionadas con uso del sustrato.

En base a esto, en este capítulo se evaluó si en ausencia de *C. granulatus*, el competidor dominante, *C. angulatus* cambia su comportamiento de utilización del espacio y los recursos. En particular, se realizaron dos experimentos de inclusión/exclusión de cangrejos en áreas donde habitan ambas especies para evaluar las siguientes hipótesis: (a) en ausencia del competidor dominante *C. angulatus* puede utilizar las cuevas de *C. granulatus* o generar sus propias cuevas si éstas no se encuentran disponibles, (b) las tallas grandes de *C. angulatus* poseen una capacidad inferior para formar cuevas que las tallas pequeñas, y (c) el efecto de *C. angulatus* sobre el sedimento y la abundancia de organismos infaunales es similar al de *C. granulatus*.

MATERIALES Y METODOS

Lugar de estudio

Los experimentos se realizaron en áreas del intermareal bajo de la laguna de Mar Chiquita en donde habitan ambas especies. El cangrejo *Chasmagnathus granulatus* vive en cuevas asociadas a sedimentos blandos con alto porcentaje de limo mientras que *Cyrtograpsus angulatus* vive libre en el submareal en sedimentos arenosos y fangosos pero evitando las áreas dominadas por *C. granulatus* (ver Capítulo 1 por detalles).

Utilización y formación de cuevas por *Cyrtograpsus angulatus* en el cangrejal de *Chasmagnathus granulatus*

Para evaluar si *Cyrtograpsus angulatus* puede construir cuevas en áreas de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus* cuando éste está ausente, y si existen

limitaciones para construir y/o mantener cuevas con respecto a la talla de los cangrejos, se realizó un experimento de inclusión de *C. angulatus* en áreas de cangrejales de *C. granulatus* durante febrero de 2006. Debido a que las poblaciones de *C. angulatus* que forman cangrejales en Caleta Valdés y asociados a los parches de *Rupia maritima* en el interior de la laguna Mar Chiquita presentan en general tallas de entre 2 y 3 cm (Iribarne *et al.* 2003) y la población analizada en este trabajo puede llegar hasta más de 4 cm (Capítulo I), se diseñó un experimento que permitiera evaluar si las tallas mayores se ven limitadas para construir y/o mantener cuevas. Para ello se seleccionaron dos sitios con cangrejales de *C. granulatus* y en cada uno se dispusieron 20 cajas de tejido plástico (malla 1 cm, 40 cm x 40 cm de lado, con techo y sin fondo). Durante este período, estas áreas se encontraban ocupadas por altas densidades de cuevas de *Chasmagnathus granulatus* (similares a las de los veranos de 2000 y 2001, ver Capítulo I). Los tratamientos asignados al azar a las cajas fueron: (a) inclusión de *Cyrtograpsus angulatus* de tallas chicas (< 2,7 cm) con una cueva de *Chasmagnathus granulatus*, (b) inclusión de *Cyrtograpsus angulatus* de tallas chicas sin cueva de *Chasmagnathus granulatus*, (c) inclusión de *Cyrtograpsus angulatus* de tallas grandes (> 3,3 cm) con una cueva de *Chasmagnathus granulatus* y (d) inclusión de *Cyrtograpsus angulatus* de tallas grandes sin cueva de *Chasmagnathus granulatus*. Para estandarizar se incluyeron solamente cangrejos machos (1 por caja) debido a que los machos incrementan sus proporciones, en comparación a las hembras, en áreas de cangrejales (Capítulo I). Las cajas fueron revisadas luego de 5 días de comenzado el experimento y a los 15 días. En cada unidad experimental se registró la formación de nuevas cuevas y la utilización de las cuevas de *C. granulatus* en los tratamientos correspondientes. Para evaluar si la cantidad de cuevas

construidas por los cangrejos difería entre tratamientos se utilizó una prueba de Chi-cuadrado (Zar 1999) comparando la proporción de cajas con cuevas entre tratamientos.

Para analizar diferencias entre tratamientos en el contenido de agua y de materia orgánica se obtuvieron 2 muestras de sedimento de 5 cm de diámetro y 10 cm de profundidad. El contenido de agua del sedimento fue obtenido como la diferencia entre el peso húmedo y el peso seco luego de secar las muestras a 70°C durante 72 hs. El contenido de materia orgánica se determinó como el porcentaje del peso seco libre de cenizas (incinerando submuestras de 10 g a 550°C durante 8 hs, Crisp 1971). Debido a que las microalgas son ítems frecuentemente encontrados en contenidos estomacales de *C. angulatus* en estas áreas (Capítulo I), también se determinó el contenido de clorofilas del sedimento superficial (muestras de 1 cm de profundidad, 3 cm de diámetro). Las muestras fueron tratadas para extraer los pigmentos con 10 ml de acetona al 90% durante 24 hs, zonicadas (durante 5 minutos) y centrifugadas (5000 rpm durante 3 minutos). El contenido de clorofila *a* fue determinado utilizando análisis espectrofotométrico. El contenido de clorofila *a* en el sedimento fue calculado utilizando la siguiente fórmula:

Clorofila *a* (mg/cm²)= 11,4 mg*cm/ml*(A₆₆₅-A₇₅₀)*10ml/1cm/área (cm²) (Lorenzen 1967).

Para evaluar la hipótesis de falta de diferencias entre cangrejales y tratamientos en los contenidos de agua, materia orgánica y clorofila se utilizó un ANOVA de dos vías (Zar 1999) con área (cangrejales) y tratamiento como factores. En caso de no encontrar diferencias entre áreas los datos se agruparon y se analizaron diferencias entre tratamientos con ANOVA de una vía.

Efectos de *Chasmagnathus granulatus* y *Cyrtograpsus angulatus* sobre el sedimento y la infauna

Para evaluar el efecto de *Cyrtograpsus angulatus* sobre el sedimento y su rol funcional en presencia o ausencia de *Chasmagnathus granulatus* se desarrolló un experimento en Mar Chiquita durante febrero y marzo de 2003. Se seleccionaron dos áreas, una con sedimento arenoso-limoso (área fangosa; 21% de limo, 75% de arena fina, y 4% de grava) y otra con sedimento arenoso (área arenosa; 8% de arcillas, 90% de arena fina y 2% de grava). El área de sedimento fangoso es comúnmente habitada por *C. granulatus* y ha sido referida como cangrejal en diversos trabajos (e.g. Botto e Iribarne 2000, Escapa *et al.* 2004, Martinetto *et al.* 2005) y en los demás capítulos de esta tesis. En esta área, *C. granulatus* puede formar cangrejales con densidades de hasta 40 cuevas.m⁻² (ver Capítulo I), sin embargo durante el período del experimento las densidades de cuevas fueron inferiores a 1 cueva.m⁻². En cada una de estas áreas se colocaron 36 cajas de alambre tejido con techo y sin fondo (tamaño de la malla 5 cm, 1 x 1 m de lado, 20 cm de alto) en las cuales se asignaron al azar los siguientes tratamientos: (a) inclusión de 6 *C. granulatus*, (b) inclusión de 6 *C. angulatus*, (c) inclusión de ambas especies (3 cangrejos de cada especie) y (d) control de caja sin cangrejos. Para evaluar si el efecto cambiaba a través del tiempo se obtuvieron 5 réplicas después de un mes y las 4 restantes luego de dos meses. De cada réplica se obtuvieron 2 muestras de sedimento durante la marea baja de 5 cm de diámetro y 10 cm de profundidad para analizar el contenido de agua, contenido de materia orgánica y granulometría del sedimento. Para determinar los contenidos de agua y de materia orgánica las muestras de sedimento fueron procesadas como se describió anteriormente. La granulometría del sedimento se

determinó siguiendo a Carver (1971) tamizando las muestras por tamices de 2000 μm , 500 μm y 63 μm , separando las muestras en grava, arena fina y limo. Para evaluar efectos de los diferentes tratamientos sobre organismos infaunales se tomaron dos muestras en cada unidad experimental, una para meiofauna (5 cm de diámetro, 2 cm de profundidad) y otra para macrofauna (10 cm de diámetro y 5 cm de profundidad). De cada muestra de meiofauna previamente homogeneizada se obtuvo una submuestra de 2 cm de diámetro por 2 cm de profundidad que fue tratada con rosa de bengala para teñir los individuos vivos y así permitir una mejor visualización (Higgins y Thiel 1988). La muestra fue tamizada (0,1 mm de malla) y todos los organismos retenidos en el tamiz fueron preservados en formalina al 5%. Los organismos meiofaunales fueron identificados y cuantificados bajo lupa (4x). Las muestras para organismos macrofaunales fueron tamizadas (0,5 mm de malla) y los individuos retenidos en el tamiz fueron identificados y contados.

Para el análisis estadístico se utilizó ANOVA de tres vías (Zar 1999) comparando entre tratamientos, tiempo y área. Aunque algunas varianzas no fueron homogéneas para contenido de agua y de materia orgánica no se aplicaron transformaciones debido a que ninguna de las transformaciones intentadas pudo homogenizar las varianzas y el análisis de varianza es relativamente robusto para varianzas heterogéneas (Underwood 1997). Los datos para infauna fueron transformados cuando fue necesario con \log_{10} o con raíz cuadrada. Cuando las interacciones fueron significativas los datos se analizaron con la prueba *a posteriori* de Tukey (Zar 1999) para determinar cómo los factores interactuaban.

RESULTADOS

Utilización y formación de cuevas por *Cyrtograpsus angulatus* en el cangrejal de *Chasmagnathus granulatus*

No se encontraron diferencias entre cangrejales para ninguna de las variables medidas, por lo tanto los datos de los dos sitios fueron agrupados en un solo grupo de datos con 10 réplicas por tratamiento.

Ninguno de los cangrejos incluidos en las cajas con cuevas utilizó las cuevas de *Chasmagnathus granulatus*. Las cuevas de *Chasmagnathus granulatus* fueron fácilmente distinguibles de las de *Cyrtograpsus angulatus* ya que las primeras tenían una entrada con forma de embudo que penetraba el sedimento en dirección aproximadamente perpendicular a la superficie y con una acumulación de sedimento característica (Fig. II. 1a). Las cuevas de *C. angulatus* tenían la entrada en forma de una depresión superficial del sedimento que se continuaba angostándose y penetrando el sedimento en forma oblicua casi paralela a la superficie y sin acumulación de sedimento en la entrada (Fig. II. 1b). Luego de 5 días el 50% de las cajas con cangrejos chicos sin cuevas y el 20% con cangrejos grandes sin cuevas de *C. granulatus* tenían cuevas de *C. angulatus* (Fig. II. 2). No se observaron cuevas en ninguno de los tratamientos de inclusión de cangrejos con cuevas de *C. granulatus*. Luego de 15 días al menos 1 de las cajas en cada tratamiento tuvo cuevas de *C. angulatus*, 4 de las cuevas formadas a los 5 días se mantuvieron, 3 se perdieron y 6 se formaron en el período de entre 5 y 15 días. Sin embargo, gran parte de los cangrejos incluidos en todos los tratamientos se encontraron muertos a los 15 días de experimento (42,9% de los que habían construido cuevas y 65,5% de los que no habían construido cuevas). Los cangrejos chicos tendieron más a mantener las cuevas que los cangrejos grandes, aunque no se encontraron diferencias. La proporción de cajas del

tratamiento de inclusión de cangrejos chicos sin cuevas de *C. granulatus* con presencia de cuevas de *C. angulatus* fue mayor que la de los otros tratamientos (Fig. II. 2).

No se observaron diferencias en el contenido de agua, en el contenido de materia orgánica ni en contenido de clorofila entre tratamientos ($p > 0,050$ en todos los casos, Fig. II. 3).

Efectos de *Chasmagnathus granulatus* y *Cyrtograpsus angulatus* sobre el sedimento y la infauna

Durante las ocho semanas que duró el experimento los cangrejos construyeron cuevas en ambas áreas en todos los tratamientos de inclusión. En tres ocasiones individuos de *C. granulatus* fueron observados dentro de las cuevas de *C. angulatus* en el tratamiento de inclusión de ambas especies.

El experimento mostró interacción entre áreas y tratamientos y entre áreas y tiempos en el contenido de agua del sedimento (Fig. II. 4a, Tabla II. 1). Las comparaciones múltiples mostraron que para el tratamiento control en el área fangosa, el contenido de agua fue más alto que en los otros tres tratamientos en el mismo área y en los cuatro tratamientos del área arenosa. Además el contenido de agua mostró un incremento durante marzo en el área fangosa en comparación con febrero y el área arenosa en ambos meses.

El contenido de materia orgánica del sedimento mostró una interacción significativa entre áreas y tratamientos y entre áreas y tiempos (Fig. II. 4b, Tabla II. 1). Las comparaciones múltiples mostraron que el contenido de materia orgánica del tratamiento control en área fangosa fue más alto que otros tratamientos en ambas áreas. Los tratamientos del área fangosa tuvieron mayor contenido de materia orgánica que los

tratamientos del área arenosa, y el contenido de materia orgánica del tratamiento control del área fangosa fue más alto que todos los otros tratamientos en ambas áreas. En el área fangosa hubo una diferencia en el contenido de materia orgánica entre meses, pero estas diferencias no fueron observadas en el área arenosa.

Los resultados del análisis para grava mostraron que ésta tuvo una mayor proporción en el área fangosa y en los tratamientos de inclusión en febrero en el área fangosa (Fig. II. 5a, Tabla II. 2). También se encontraron diferencias entre meses mostrando una mayor proporción de grava en febrero. Para la categoría de arena fina se observó una interacción entre áreas y tratamientos y entre áreas y tiempos (Fig. II. 5b, Tabla II. 2). Las comparaciones múltiples mostraron que la proporción de arena fue menor en el control del área fangosa. No se observaron diferencias en la proporción de arena entre meses. Para la categoría limo se observó una interacción entre áreas y tratamiento (Fig. II. 5c, Tabla II. 2). Las comparaciones múltiples mostraron que la proporción de limo fue mas alta en el tratamiento control del área fangosa y esta diferencia fue mayor durante marzo. En el área arenosa no se observaron diferencias.

Las abundancias del poliqueto *Heteromastus similis* mostraron diferencias entre áreas (Fig. II. 6a, Tabla II. 3). La abundancia de marzo en el área arenosa fue mayor que las del área fangosa en febrero y en marzo. La abundancia del poliqueto *Nephtys fluviatilis* fue mayor en las áreas arenosas (Fig. II. 6b, Tabla II. 3). El análisis de abundancia del poliqueto *Laeonereis acuta* no mostró diferencias entre áreas, meses o tratamientos (Fig. II. 6c, Tabla II. 3). *Neanthes succinea* mostró interacción entre área y tiempo (Fig. II. 6d, Tabla II. 3). Las comparaciones múltiples mostraron que las abundancias en el área fangosa en marzo fueron mayores que en febrero en ambas áreas y que en marzo en el

área arenosa. El análisis para abundancias de poliquetos totales mostró una interacción entre área y tiempo (Tabla II. 3) en la que las abundancias en el área arenosa en marzo resultaron ser mayores que en el área fangosa en febrero y marzo.

El análisis sobre organismos meiofaunales mostró, para nematodos diferencias entre tratamientos y una interacción entre área y tiempo (Fig. II. 7a, Tabla II. 4). Las comparaciones múltiples indicaron que las abundancias de nematodos fueron mayores en el tratamiento de exclusión que en el de inclusión de *C. granulatus* en febrero en el área fangosa, y en el área arenosa mayor que en la fangosa en el mes de marzo. Los foraminíferos mostraron una interacción entre área y tiempo (Fig. II. 7b, Tabla II. 4). Las abundancias en el área fangosa en febrero fueron mayores que en la arenosa y que en ambas áreas en marzo, y las abundancias en el área arenosa en febrero fueron mayores que en ambas áreas en marzo. Los ostrácodos también mostraron una interacción entre área y tiempo (Fig. II. 7c, Tabla II. 4). Las abundancias de ostrácodos en marzo en el área arenosa fueron mayores que en la fangosa. Los copépodos también mostraron una interacción significativa entre área y tiempo (Fig. II. 7d, Tabla II. 4), con abundancias en el área fangosa en febrero mayores a las del área arenosa en febrero y a las del área fangosa en marzo. Además las abundancias en el área arenosa en marzo fueron mayores que las del área fangosa en el mismo mes.

DISCUSION

Los resultados indican que *Cyrtograpsus angulatus* no utiliza las cuevas de *C. granulatus* incluso cuando éste fue previamente removido de las cuevas y que las tallas chicas tienden a formar y mantener cuevas más rápidamente y en mayor proporción que las tallas grandes. El segundo experimento demostró además que *C. angulatus* modifica

los contenidos de agua y de materia orgánica, la granulometría, y la abundancia de poliquetos de la misma manera que *Chasmagnathus granulatus*. Ambas especies decrecieron los contenidos de agua y de materia orgánica y modificaron la granulometría de sedimentos fangosos de igual forma cuando las especies se encontraron juntas o por separado. Estas especies también tuvieron el mismo efecto sobre las abundancias de poliquetos. Sin embargo, el efecto no fue el mismo sobre nematodos: la inclusión de *C. granulatus* por separado fue el único tratamiento en el que las densidades de nematodos disminuyeron con respecto al control. Los demás organismos meiofaunales no mostraron cambios en sus abundancias bajo ningún tratamiento.

Los resultados obtenidos con el experimento de inclusión de ambas especies sustentan la hipótesis planteada de que en ausencia del competidor dominante *C. angulatus* tendría un comportamiento cavador y afectaría las características del sedimento de la misma manera que *C. granulatus*. Los dos cangrejos construyeron cuevas y tuvieron el mismo efecto sobre el sedimento. La presencia de cangrejos decreció el contenido de agua, de materia orgánica y de limo del sedimento en el área fangosa. El efecto sobre poliquetos también fue similar entre ambas especies, sin embargo los efectos sobre meiofauna, en particular sobre nematodos fueron diferentes. La coexistencia de especies con roles ecológicos similares convierte al ecosistema menos vulnerable al disturbio o a la extinción de especies (Walker 1995). Este concepto ha sido abordado bajo diferentes hipótesis (ver Peterson *et al.* 1998). La mayor crítica que han recibido estas hipótesis, en especial la de especies redundantes (Walker 1992), ha sido que las especies que son redundantes en algunos aspectos o funciones en un ecosistema pueden no serlo en las respuestas hacia cambios ambientales (Wellnitz y Poff 2001) o en el efecto sobre otros

aspectos o en todas las interacciones en la trama trófica (Rosenfeld 2002). Por tales razones se ha propuesto recientemente que sería más conservativo hablar de similitud entre especies que de redundancia (Chalcraft y Resetarits 2003). Este sería un buen ejemplo de como una especie puede ser similar a otra en algunas funciones (efectos sobre el sedimento y sobre la abundancia de poliquetos) pero en otras funciones no (abundancia de nematodos).

En el experimento de inclusión de *C. angulatus* en cangrejales de *C. granulatus* no se observaron diferencias en los contenidos de agua, de materia orgánica y de clorofila, esto puede deberse al corto tiempo del experimento, pero por otro lado indica que las condiciones del sedimento fueron iguales para todos los tratamientos. El hecho de que *C. angulatus* no utilice las cuevas de *C. granulatus* puede ser evidencia de *C. granulatus* como el competidor dominante. En las cajas de exclusión del segundo experimento en donde se incluyeron ambas especies, se observó a *C. granulatus* desplazando a *C. angulatus* de sus cuevas y ocupando las mismas, sin embargo nunca se observó lo opuesto. En el experimento sobre la utilización de cuevas por *C. angulatus* el resultado fue mas contundente al mostrar que *C. angulatus* no utilizó las cuevas de *C. granulatus* incluso cuando este había sido removido. Además, en el tratamiento de inclusión de *C. angulatus* en cajas con cuevas de *C. granulatus*, *C. angulatus* no construyó cuevas en los primeros 5 días como sí lo hizo en el tratamiento sin cuevas, pero tampoco utilizó las cuevas de *C. granulatus*. Esto además podría ser evidencia de que *C. angulatus* inhibe su comportamiento cavador ante la presencia de *C. granulatus* o incluso ante elementos que indiquen su actividad como las cuevas. Cuando el experimento fue revisado luego de 15 días *C. angulatus* había construido cuevas en los tratamientos de inclusión con cuevas de

C. angulatus, pero en este momento las cuevas de *C. granulatus* dentro de las cajas se encontraban completamente cubiertas por sedimento y las cuevas nuevas formadas por *C. angulatus* se encontraban en un lugar diferente. Cuando el mecanismo involucrado en la competencia es el desplazamiento, la superioridad competitiva se define en términos de la habilidad de una especie para desplazar a otra especie de un parche ocupado y de la habilidad de la otra especie para colonizar (Amarasekare 2003). La coexistencia requiere que las especies que están compitiendo exhiban una dominancia jerárquica estricta (i.e. el competidor superior puede desplazar al competidor inferior de parches ocupados, pero el competidor inferior no puede desplazar al superior; Nee y May 1992, Tilman 1994). Esta es la característica que permite la diferenciación de nichos entre especies. Como la competencia involucra desplazamiento, el competidor inferior no puede ocupar los parches ocupados por el competidor superior. Debido a su habilidad de colonización superior, el competidor inferior puede establecerse en parches que no han sido colonizados por el competidor superior. Es así, que un compromiso entre las habilidades de desplazar a una especie y la de colonización permite a las especies involucradas en la competencia por medio de desplazamiento partir el espacio u otro factor limitante (e.g. alimento, enemigos naturales) que varía en el espacio (Amarasekare 2003). Aunque existen algunos estudios que muestran que las interacciones competitivas pueden afectar la distribución de organismos de fondos blandos (ver Wilson 1991), factores tales como disturbio y predación, mas que competencia parecen regular la distribución de estos organismos (Peterson 1979, 1991). La explicación generalmente propuesta para esto es que, en contraste a la epifauna sésil de los intermareales rocosos, las especies bentónicas en fondos blandos son lo suficientemente móviles como para reducir la intensidad de la

competencia local (Peterson y Andre 1980). Por ejemplo, la segregación de hábitat entre cangrejos ha sido generalmente explicada por diferentes tolerancias a la desecación, hábitos alimenticios y adaptaciones vinculadas con la actividad de cavado en relación a los distintos sustratos (Willason 1981, Hawkins y Jones 1982, Jones y Simons 1982), y solo muy pocos trabajos se refieren a interacciones tales como competencia (Kurihara *et al.* 1989) y predación directa (Daleo *et al.* 2003). La competencia por desplazamiento podría ser uno de los mecanismos que explique los patrones de uso de hábitat observados entre *C. angulatus* y *C. granulatus* en Mar Chiquita. En este caso, *C. granulatus* tendría una habilidad para desplazar a *C. angulatus* mayor que la de *C. angulatus* para desplazar a *C. granulatus*, como es evidente en los resultados de los experimentos, y *C. angulatus* tendría una capacidad de colonización mayor que *C. granulatus* pudiendo ocupar los parches que no son ocupados por *C. granulatus* (ver Capítulo I).

Por otro lado, las variaciones latitudinales en el comportamiento cavador de *C. angulatus* reportadas en trabajos anteriores, con formación de cangrejales al sur de la distribución de *C. granulatus* (Iribarne *et al.* 2003, Palomo *et al.* 2003a), podría explicarse por otro mecanismo de competencia interespecífica con dispersión limitada de la especie dominante y segregación espacial del competidor inferior, un proceso llamado heteromiopía (Murrell y Law 2003). Cuando el ambiente competitivo es espacialmente homogéneo, la coexistencia de los competidores es probable que involucren un compromiso inter-específico entre atributos de historia de vida que influyen la competencia (e.g. fecundidad, longevidad) y aquellos que permiten a las especies escapar o minimizar la competencia (e.g. dispersión; Amarasekare 2003). Esto requiere algún tipo de agrupamiento intra-específico (debido a reproducción y dispersión localizada) y

segregación inter-específica. La coexistencia vía heteromiopía no requiere diferencias en la dispersión entre especies, sino que la coexistencia es argumentada por la inclusión de un compromiso entre competencia y dispersión tal que el competidor inferior pueda dispersarse a distancias mayores (Murrell y Law 2003). Aunque al momento no hay evidencia empírica que muestre que este mecanismo influya la distribución a gran escala de estas dos especies de cangrejos, podría hipotetizarse que *C. granulatus*, el competidor dominante, tendría una capacidad de dispersión limitada y estaría segregando espacialmente a *C. angulatus*, el competidor inferior.

Estos resultados muestran que *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus angulatus* utilizan el hábitat y sus recursos de formas similares, aunque cuando coexisten en el mismo hábitat como resultado de la interacción entre estas dos especies, *C. angulatus* es desplazado y utiliza las áreas que no son habitadas por *C. granulatus*.

Tabla II. 1. Resultados del ANOVA de tres vías para contenido de agua y de materia orgánica. Areas: sedimento fangoso y arenoso, tiempo: febrero y marzo, Tratamientos: inclusión de *Chasmagnathus granulatus*, inclusión de *Cyrtograpsus angulatus*, inclusión de ambas especies y exclusión de ambas especies.

	gl	MS	F	P
<i>Contenido de agua</i>				
Area x Tratamiento	3	1,458	3,829	0,010
Area x Tiempo	1	7,780	20,431	< 0,001
Tratamiento x Tiempo	3	0,355	0,934	0,430
Area x Tratamiento x Tiempo	3	0,238	0,626	0,601
Error	56	0,346		
<i>Contenido de material orgánica</i>				
Area x Tratamiento	3	4,865	14,049	< 0,001
Area x Tiempo	1	18,694	53,978	< 0,001
Tratamiento x Tiempo	3	0,809	2,337	0,083
Area x Tratamiento x Tiempo	3	0,546	1,579	0,204
Error	56	0,346		

Tabla II. 2. Resultados del ANOVA de tres vías para granulometría (categorías grava, arena fina y limo). Areas: sedimento fangoso y arenoso, tiempo: febrero y marzo, Tratamientos: inclusión de *Chasmagnathus granulatus*, inclusión de *Cyrtograpsus angulatus*, inclusión de ambas especies y exclusión de ambas especies.

	gl	MS	F	P
<i>Grava</i>				
Area	1	88,267	56,694	< 0,001
Tratamiento	3	4,343	2,869	< 0,001
Tiempo	1	20,794	13,740	< 0,001
Area x Tratamiento	3	2,924	1,932	0,140
Area x Tiempo	1	3,874	2,560	0,115
Tratamiento x Tiempo	3	1,053	0,695	0,558
Area x Tratamiento x Tiempo	3	1,385	0,915	0,439
Error	55	1,513		
<i>Arena fina</i>				
Area x Tratamiento	3	236,773	9,333	< 0,001
Area x Tiempo	1	1119,692	44,135	< 0,001
Tratamiento x Tiempo	3	28,059	1,106	0,354
Area x Tratamiento x Tiempo	3	32,216	1,269	0,293
Error	55	25,369		
<i>Limo</i>				
Area x Tratamiento	3	283,002	9,569	< 0,001
Area x Tiempo	1	1255,305	42,447	< 0,001
Tratamiento x Tiempo	3	33,498	1,132	0,343
Area x Tratamiento x Tiempo	3	36,246	1,225	0,309
Error	55	29,572		

Tabla II. 3. Resultados del ANOVA de tres vías para poliquetos. Areas: sedimento fangoso y arenoso, tiempo: febrero y marzo, Tratamientos: inclusión de *Chasmagnathus granulatus*, inclusión de *Cyrtograpsus angulatus*, inclusión de ambas especies y exclusión de ambas especies. Los datos para *Heteromastus similis* fueron transformados con \log_{10} y los de poliquetos totales con raíz cuadrada.

	gl	MS	F	P
<i>Heteromastus similis</i>				
Tiempo	1	0,386	0,337	0,564
Tratamiento	3	0,510	0,524	0,668
Area	1	7,618	6,650	0,013
Tratamiento x Tiempo	3	0,601	0,524	0,667
Area x Tiempo	1	2,414	2,107	0,152
Area x Tratamiento	3	0,950	0,829	0,483
Area x Tratamiento x Tiempo	3	1,187	1,037	0,383
Error	56	1,145		
<i>Nephtys fluviatilis</i>				
Tiempo	1	2,178	0,528	0,470
Tratamiento	3	1,006	0,244	0,865
Area	1	37,378	9,069	0,004
Tiempo x Tratamiento	3	2,339	0,567	0,639
Area x Tiempo	1	11,378	2,761	0,102
Tratamiento x Area	3	2,950	0,716	0,547
Area x Tratamiento x Tiempo	3	1,172	0,284	0,836
Error	56	4,121		
<i>Leonereis acuta</i>				
Tiempo	1	0,069	0,182	0,671
Tratamiento	3	0,297	0,778	0,511

Area	1	0,003	0,007	0,932
Tiempo x Tratamiento	3	0,260	0,681	0,567
Area x Tiempo	1	0,336	0,879	0,352
Tratamiento x Area	3	0,138	0,361	0,781
Area x Tratamiento x Tiempo	3	0,768	2,009	0,123
Error	56	0,382		
<hr/>				
<i>Neanthes succinea</i>				
Tratamiento	3	0,302	1,036	0,384
Tiempo x Tratamiento	3	0,580	1,988	0,127
Area x Tiempo	1	5,751	19,697	< 0,001
Tratamiento x Area	3	0,325	1,112	0,352
Area x Tratamiento x Tiempo	3	0,380	1,303	0,283
Error	56	0,292		
<hr/>				
Poliquetos totales				
Tratamiento	3	0,179	0,194	0,900
Tiempo x Tratamiento	3	0,517	0,560	0,644
Area x Tiempo	1	0,774	0,839	0,015
Tratamiento x Area	3	0,829	0,899	0,447
Area x Tratamiento x Tiempo	3	1,470	1,594	0,201
Error	56	0,922		
<hr/>				

Tabla II. 4. Resultados del ANOVA de tres vías para organismos meiofaunales. Areas: sedimento fangoso y arenoso, tiempo: febrero y marzo, Tratamientos: inclusión de *Chasmagnathus granulatus*, inclusión de *Cyrtograpsus angulatus*, inclusión de ambas especies y exclusión de ambas especies. Los datos para nematodos fueron transformados con para homogeneizar las varianzas con \log_{10} .

	gl	MS	F	P
<i>Nematodes</i>				
Tratamiento	3	2855	1,349	0,034
Area x Tiempo	1	1172	0,554	0,046
Tratamiento x Tiempo	3	3163	1,494	0,226
Tratamiento x Area	3	1059	0,500	0,683
Area x Tratamiento x Tiempo	3	482.3	0,228	0,876
Error	56	2116.3		
<i>Foraminíferos</i>				
Tratamiento	3	0,103	1,037	0,383
Area x Tiempo	1	8,220	82,355	< 0,001
Tratamiento x Tiempo	3	0,198	1,981	0,127
Tratamiento x Area	3	0,058	0,580	0,630
Area x Tratamiento x Tiempo	3	0,043	0,435	0,729
Error	56	0.100		
<i>Ostrácodos</i>				
Tratamiento	3	0,031	0,319	0,811
Area x Tiempo	1	4,307	43,649	< 0,001
Tratamiento x Tiempo	3	0,059	0,600	0,617
Tratamiento x Area	3	0,189	1,917	0,137
Area x Tratamiento x Tiempo	3	0,047	0,479	0,698
Error	56	0,099		

Copépodos

Tratamiento	3	0,615	0,509	0,678
Area x Tiempo	1	12,077	10,001	0,002
Tratamiento x Tiempo	3	2,400	1,987	0,126
Tratamiento x Area	3	0,560	0,463	0,709
Area x Tratamiento x Tiempo	3	1,144	0,947	0,424
Error	56	1,208		

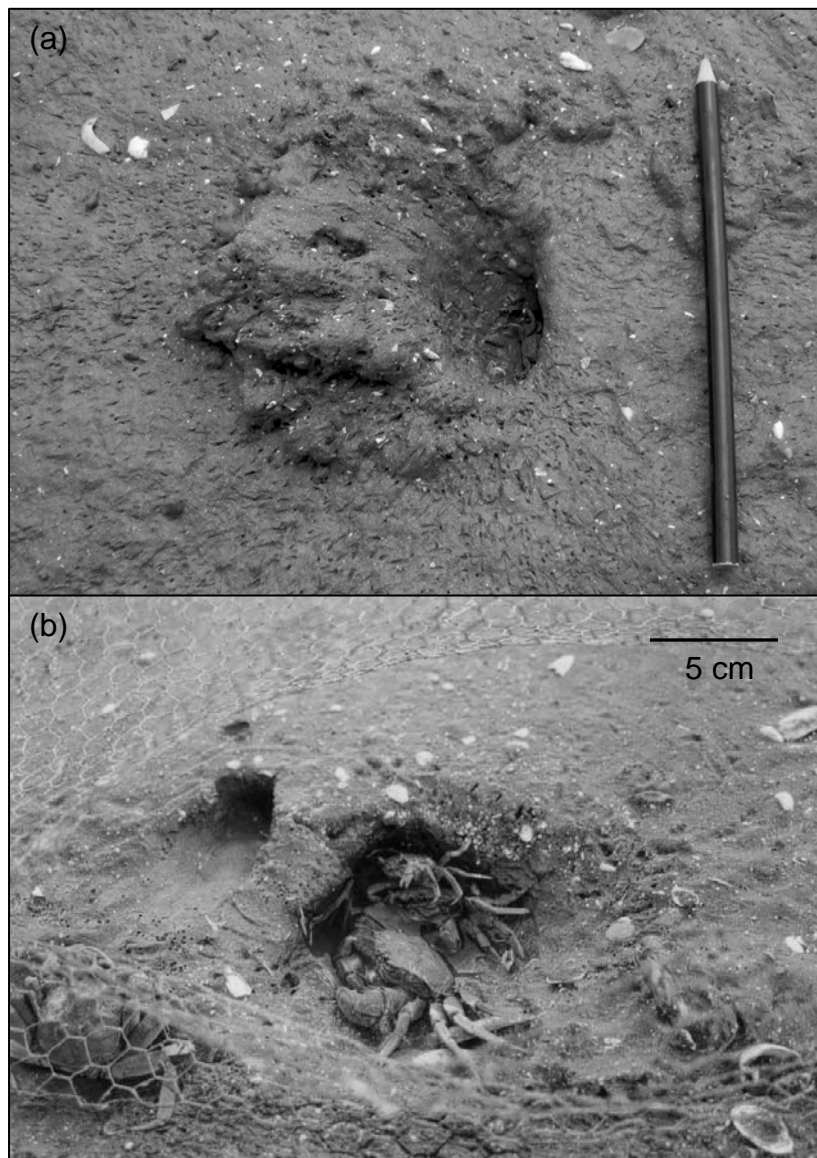


Fig. II. 1. Detalle de cueva de *Chasmagnathus granulatus* (a) y de *Cyrtograpsus angulatus* (b). Fotos: Martín Bruschetti (b) y Paulina Martinetto (a).

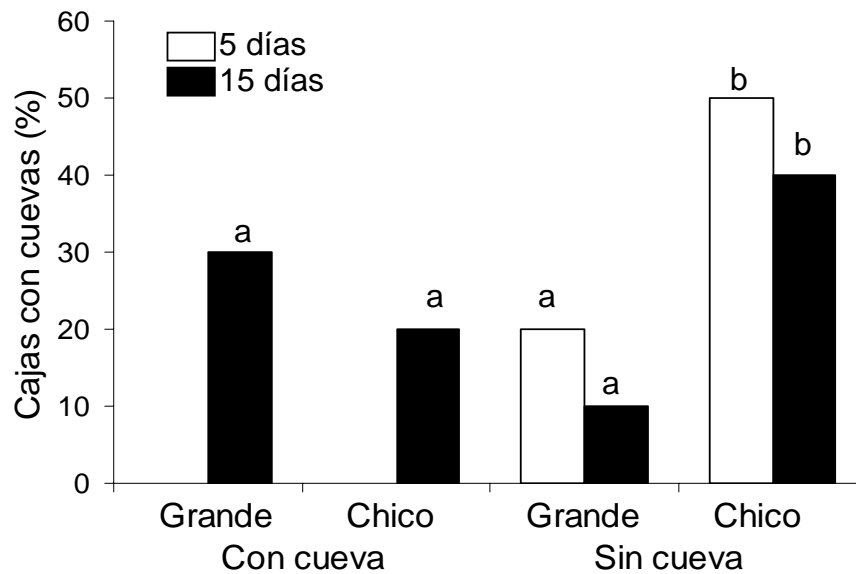


Fig. II. 2. Porcentaje de cajas donde se encontraron cuevas de *Cyrtograpsus angulatus* luego de 5 y 15 días de comenzado el experimento con los siguiente tratamientos: inclusión de *Cyrtograpsus angulatus* grandes (> 3,3 cm) en cajas con o sin cuevas de *Chasmagnathus granulatus*, e inclusión de *C. angulatus* chicos (< 2,7 cm) en cajas con o sin cuevas de *C. granulatus*. El porcentaje de cajas con cuevas fue mayor para cangrejos chicos en cajas sin cuevas de *C. granulatus*. Letras diferentes indican diferencias entre porcentajes (prueba de χ^2 , $p < 0,001$).

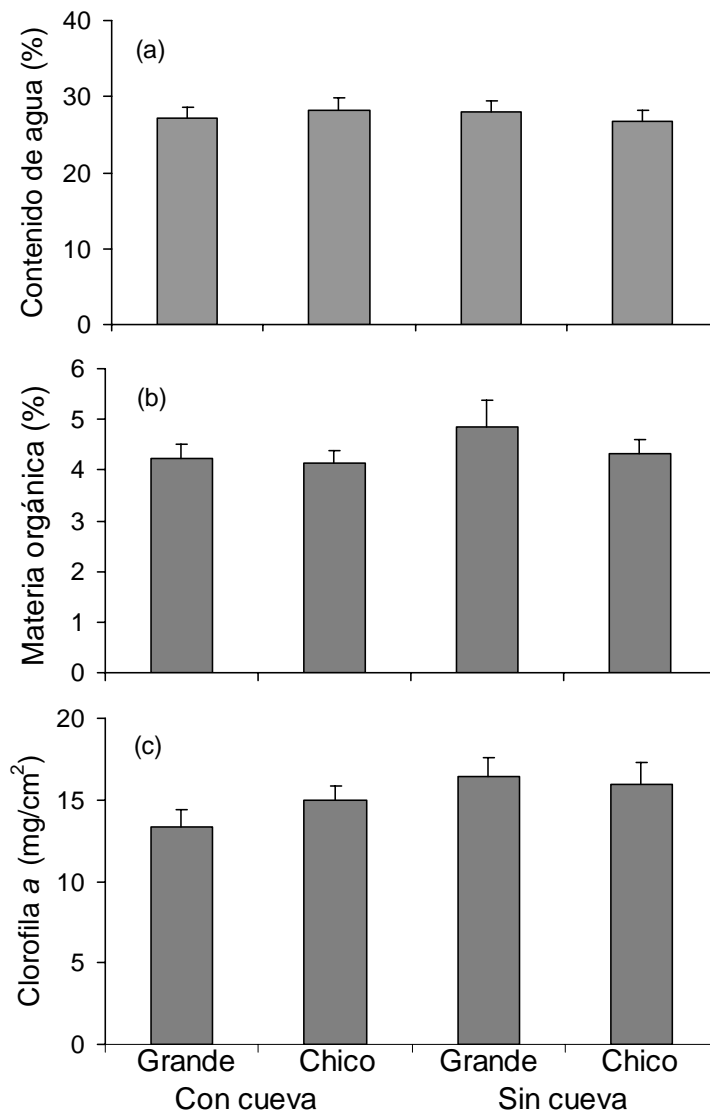


Fig. II. 3. Contenido de agua (a), de materia orgánica (b) y de clorofila (c) en cuatro tratamientos: inclusión de *Cyrtograpsus angulatus* grandes (> 3,3 cm) en cajas con o sin cuevas de *Chasmagnathus granulatus*, e inclusión de *C. angulatus* chicos (< 2,7 cm) en cajas con o sin cuevas de *C. granulatus*. No se observaron diferencias en ninguna de las variables medidas (ANOVA de 1 vía, $p > 0,001$). De aquí en adelante los gráficos están contruidos con las medias + error estándar.

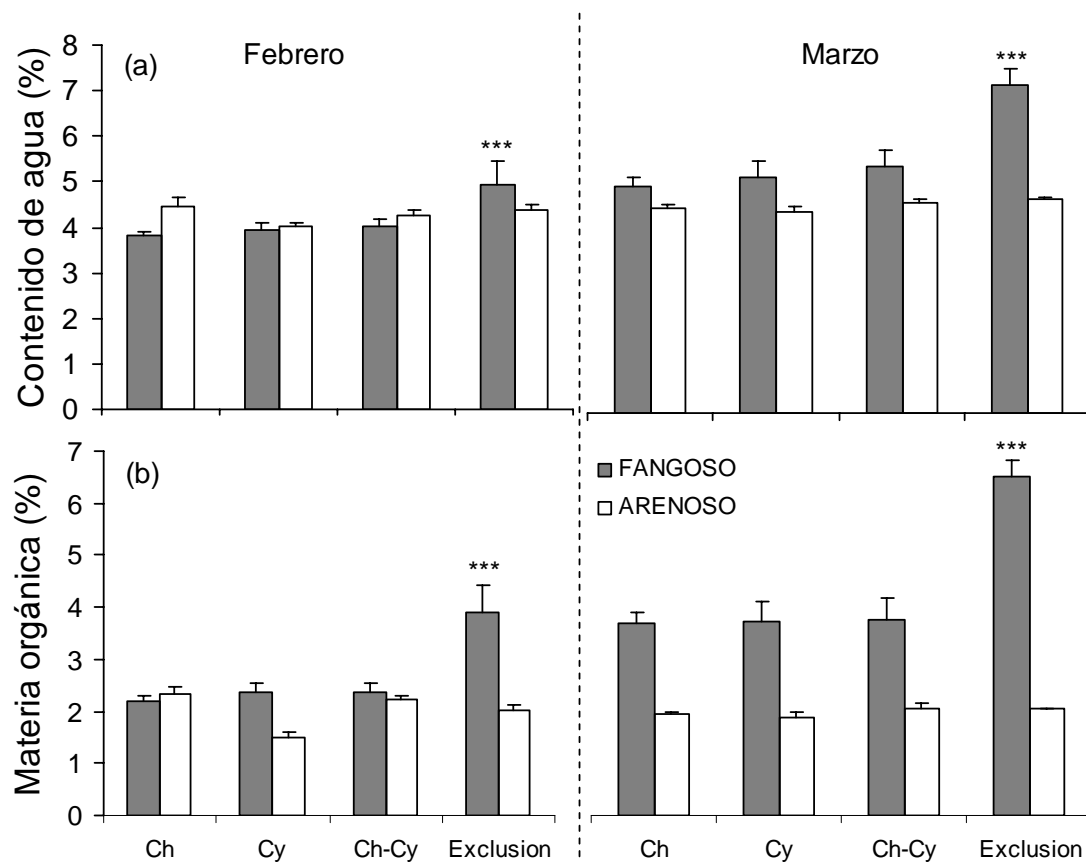


Fig. II. 4. Contenido de agua (a) y de materia orgánica (b) para febrero y marzo en el experimento de manipulación de cangrejos en sedimentos fangoso y arenoso. Ch: inclusión de *Chasmagnathus granulatus*, Cy: inclusión de *Cyrtograpsus angulatus*, Ch-Cy: inclusión de *C. granulatus* y *C. angulatus*, Exclusión: exclusión de cangrejos. Asteriscos indican diferencias (ANOVA de tres vías, prueba de Tukey $p < 0,001$).

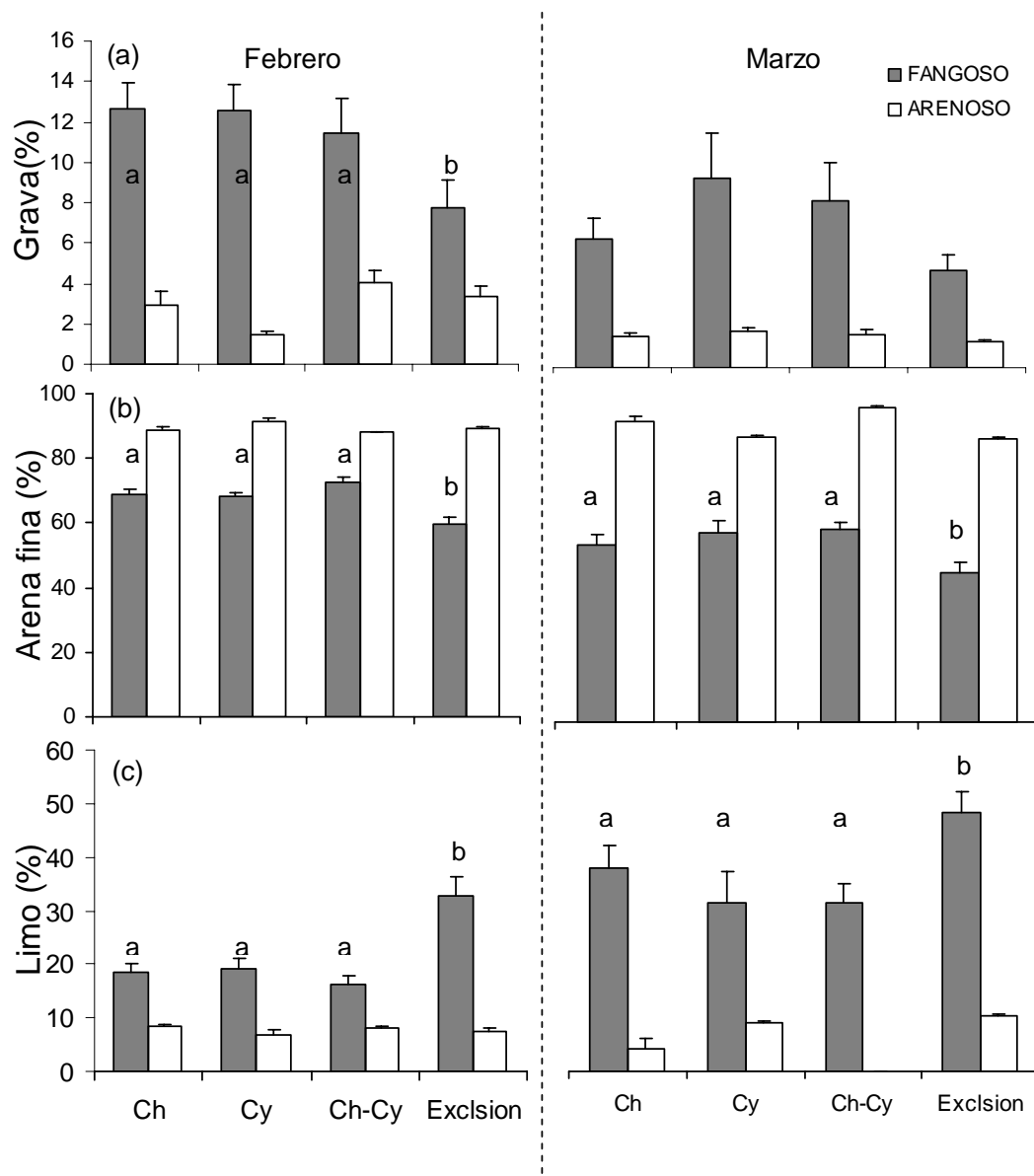


Fig. II. 5. Resultados del análisis de granulometría de febrero y marzo en el experimento de manipulación de cangrejos en sedimentos fangosos y arenosos. Ch: inclusión de *Chasmagnathus granulatus*, Cy: inclusión de *Cyrtograpsus angulatus*, Ch-Cy: inclusión de *C. granulatus* y *C. angulatus*, Exclusion: exclusión de cangrejos. Letras diferentes indican diferencias entre tratamientos (ANOVA de tres vías, prueba de Tukey $p < 0,001$).

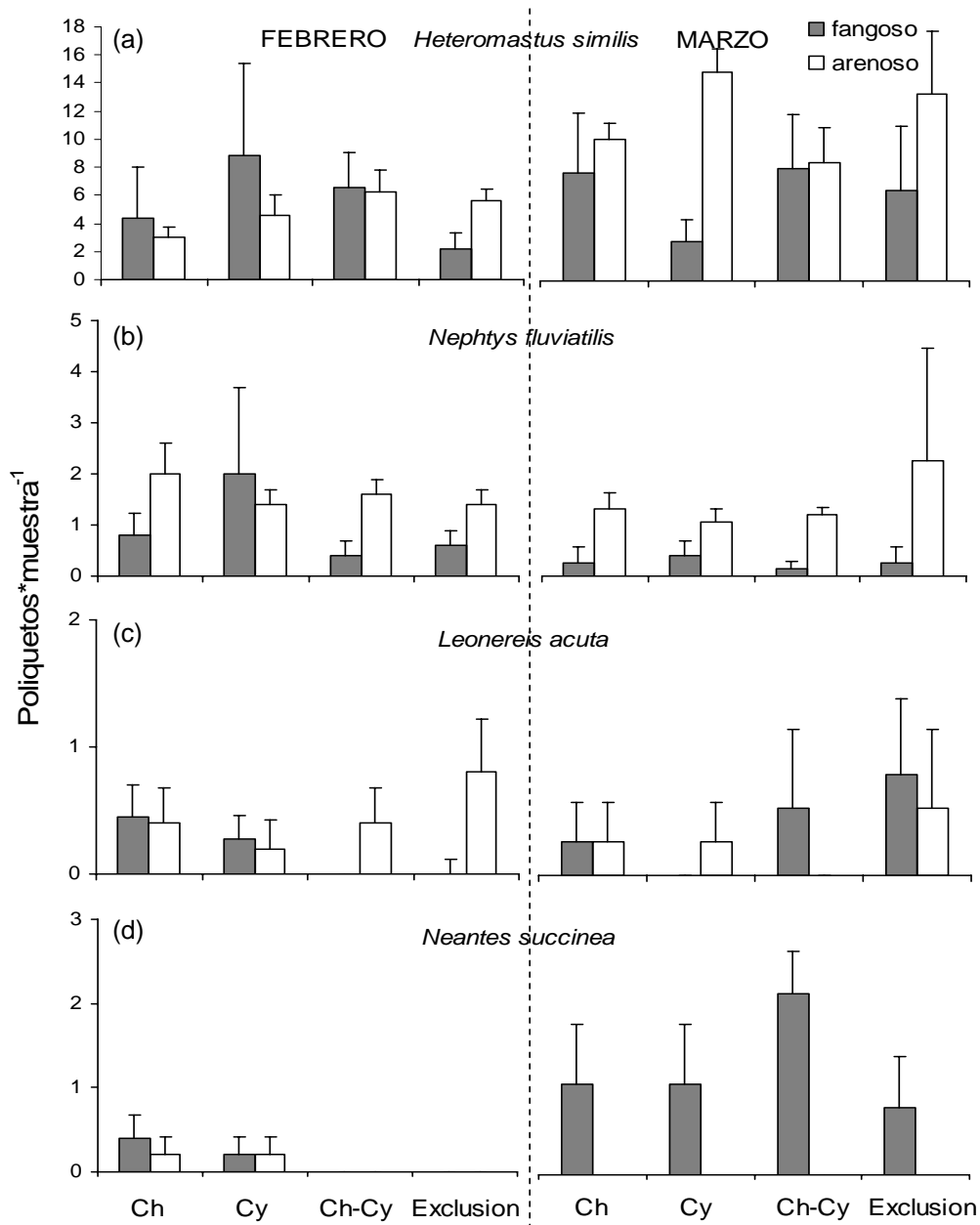


Fig. II. 6. Poliquetos por muestra (10 cm diámetro, 5 cm profundidad) en los experimentos de febrero y marzo en sedimentos fangosos y arenosos para los cuatro tratamientos. Ch: inclusión de *Chasmagnathus granulatus*, Cy: inclusión de *Cyrtograpsus angulatus*, Ch-Cy: inclusión de *C. granulatus* y *C. angulatus*, Exclusión: exclusión de cangrejos.

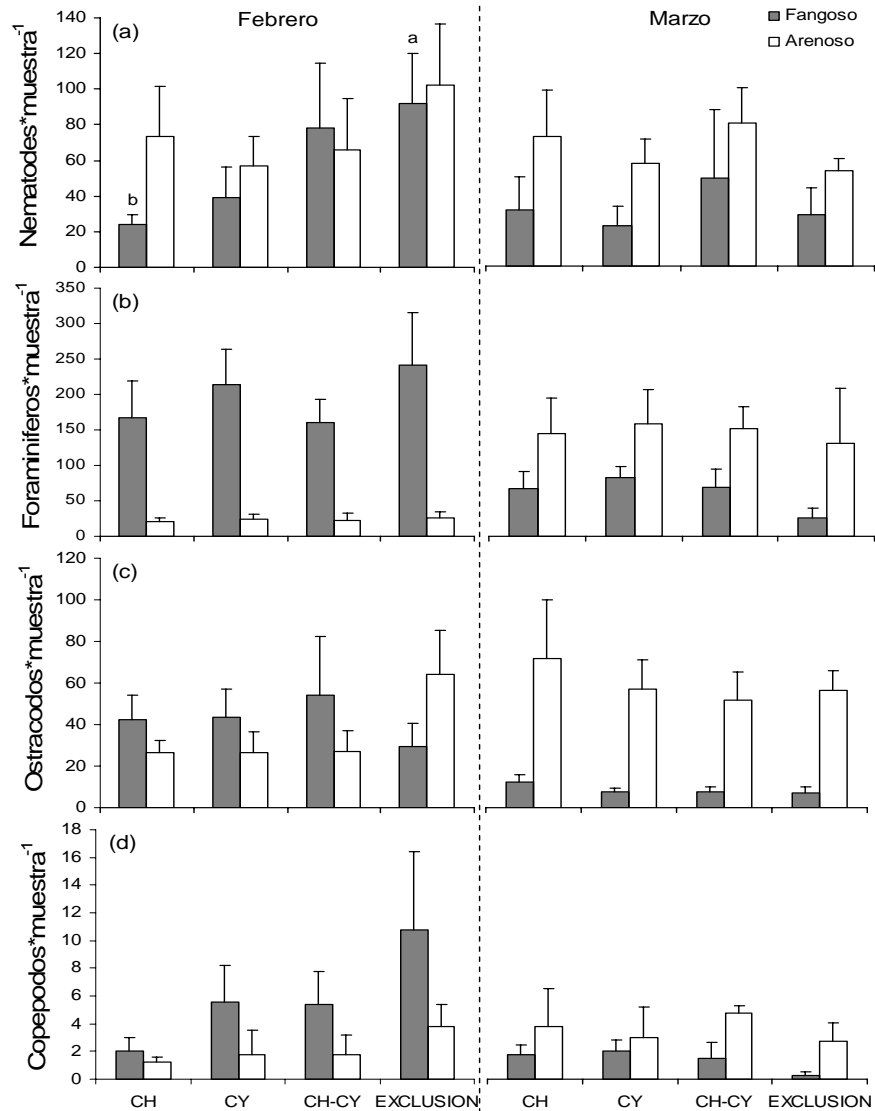


Fig. II. 7. Organismos meiofaunales por muestra (2 cm diámetro, 2 cm profundidad) en los experimentos de febrero y marzo en áreas fangosas y arenosas para los cuatro tratamientos. Ch: inclusión de *Chasmagnathus granulatus*, Cy: inclusión de *Cyrtograpsus angulatus*, Ch-Cy: inclusión de *C. granulatus* y *C. angulatus*, Exclusión: exclusión de cangrejos. Letras diferentes indican diferencias entre tratamientos (ANOVA de tres vías, prueba de Tukey $p < 0,001$).

CAPITULO III

Cambios en la distribución y abundancia de peces juveniles en intermareales
de fondos blandos dominados por el cangrejo cavador *Chasmagnathus*
granulatus

INTRODUCCION

La estructura de hábitat juega un rol importante en el uso de hábitat de peces. Estudios realizados en diferentes estuarios han mostrado que la presencia de estructuras es importante como áreas de refugio y forrajeo para peces juveniles (Rozas y Minello 1998, Rozas y Zimmerman 2000). Estos estudios de uso de hábitat son en su mayoría a pequeña escala y han documentando el rol de los pastos marinos y las marismas como áreas de cría comparando áreas vegetadas versus no vegetadas (e.g. Rozas y Minello 1998, Hindell *et al.* 2000, Rozas y Zimmerman 2000, Jackson *et al.* 2001). Sin embargo, hay escasa información acerca de cómo los peces utilizan los estuarios de fondos blandos carentes de vegetación donde existe una gran heterogeneidad ambiental frecuentemente debida a la bioturbación del sedimento (ver Snelgrove *et al.* 2000).

La actividad bioturbadora del cangrejo *Chasmagnathus granulatus* lleva a profundos cambios en la estructura, calidad y dinámica del sedimento, generando una distribución en parches de los recursos con efectos en toda la comunidad bentónica (ver introducción general de esta tesis, Botto e Iribarne 1999). En los capítulos anteriores se observó que estos efectos también se transmiten a la columna de agua, afectando, mediante interacciones competitivas, la distribución, algunas características poblacionales y el comportamiento cavador de una de las especies más abundantes del necton, el cangrejo *Cyrtograpsus angulatus*. En este sentido, es posible pensar en posibles efectos sobre otro importante componente del necton: los peces juveniles.

Los estuarios del Atlántico Sudoccidental, así como muchos estuarios del mundo, son importantes áreas de alimentación y cría de peces (e.g. Díaz de Astarloa *et al.* 1999, Cousseau *et al.* 2001), y la presencia de cangrejales podría afectar el uso de hábitat de

estos peces. Se conoce que la distribución de peces en un estuario está asociada con la respuesta de los peces a las características físicas y químicas de su hábitat. Algunos peces estuariales se alimentan exclusivamente de organismos bentónicos y sus distribuciones dependen de la distribución del bentos (Little 2000). Incluso, las especies bentónicas son presas más importantes en la dieta de peces colectados en estuarios de fondos blandos que en otros intermareales (Norton y Cook 1999). Así, cualquier efecto sobre el comportamiento, disponibilidad o abundancia de organismos infaunales podría afectar la dieta, y probablemente el uso de hábitat, de peces que forrajean en estas áreas. Es posible que los parches producidos por especies cavadoras, tales como cangrejos, puedan afectar el uso de hábitat de peces.

En este capítulo, se evalúa si la presencia y actividad del cangrejo cavador *C. granulatus* afecta el uso de hábitat de peces juveniles en un ambiente estuarial de fondos blandos. Con este propósito se analizó la composición, abundancia y tallas de peces juveniles en áreas apareadas con y sin cuevas de cangrejos, y se relacionaron estas variables con la concentración de materia orgánica particulada (MOP) en la columna de agua y la disponibilidad de presas bentónicas en ambas áreas.

MATERIALES Y METODOS

Lugar de estudio

Las muestras se colectaron en el intermareal bajo cercano a la boca de la laguna Mar Chiquita, en áreas similares apareadas con presencia activa de *C. granulatus* (cangrejales) y sin la presencia de estos cangrejos (fuera del cangrejal). Las áreas seleccionadas presentan similares alturas de marea y características generales, y han sido

utilizadas en trabajos previos para contrastar los efectos de cangrejal (e.g. Botto y Iribarne 1999, Escapa *et al.* 2004).

Dado que este trabajo se focaliza sobre las variaciones en abundancias de peces dependiendo de la presencia o ausencia de cangrejales todo el diseño de muestreo y posterior análisis estadístico fue planeado sobre las bases de una comparación entre dos hábitats. Con este propósito, dos áreas apareadas similares (cangrejal/fuera) fueron muestreadas durante diciembre de 2000, junio, julio y diciembre de 2001 y enero, febrero y marzo de 2002. Dada la imposibilidad de encontrar más de dos áreas apareadas similares lo suficientemente grandes como para muestrear con una red playera y ser utilizadas como réplicas, las muestras fueron tomadas durante tres a cinco días consecutivos (una muestra por día) por mes. Los días fueron considerados dentro de un mes como réplicas y todos los análisis fueron llevados a cabo usando ANOVA de medidas repetidas con tiempo (meses) como la medida repetida (Zar 1999). El número de días muestreados por mes varió debido a limitaciones climáticas, especialmente durante los meses de invierno. Al igual que en el Capítulo I, en el análisis se incluyeron datos de enero, febrero y marzo de 2000 y enero y febrero de 2001 obtenidos en las mismas áreas y con la misma metodología en un estudio previo (Martinetto 2001) con el fin de aumentar la escala temporal y poder realizar una comparación a más largo plazo.

Heterogeneidad espacial y temporal de factores ambientales y alimento para peces en relación a la presencia de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus*

En ambos hábitats se midió materia orgánica particulada (MOP) filtrando 1l de agua del estuario a través de un filtro Whatman GF/C previamente incinerado por 2 horas a 500°C. Los filtros con las muestras fueron secados hasta peso constante a 60°C, pesados,

incinerados a 500°C por 6 horas, y pesados nuevamente. El contenido de MOP fue medido como peso seco libre de cenizas (Crisp 1971). En todos los casos las muestras de agua fueron colectadas a 50 cm de profundidad y 50 cm por encima del sedimento con la marea subiendo y con la marea bajando en el mismo día que los peces fueron colectados. Diferencias en el contenido de MOP entre meses y hábitats fueron evaluadas usando ANOVA de medidas repetidas de 2 vías (Zar 1999). De aquí en adelante, en los casos en los que no se cumplieran los supuestos del ANOVA, los datos fueron transformados ($\log_{10}(x + 0,01)$) siguiendo a Underwood (1997). Diferencias entre las varianzas de MOP entre hábitats fueron analizadas con prueba F (Zar 1999).

Para evaluar la disponibilidad de presas infaunales, 10 muestras de sedimento de cada área (10 cm de diámetro x 10 cm de profundidad) fueron tamizadas a través de un tamiz de 0,5 mm de malla entre junio de 2001 y julio de 2002. Los organismos retenidos en el tamiz fueron identificados y contados. Para evaluar diferencias en la abundancia de organismos entre meses y hábitats, un ANOVA de medidas repetidas fue utilizado (Zar 1999). Cuando la interacción entre factores fue significativa se utilizaron comparaciones planeadas (“planned comparisons”) para identificar cómo interactuaban los factores (Zar 1999). Cuando el efecto de interacción no fue significativo se analizaron los factores principales.

Debido a que diferencias en las precipitaciones pueden afectar la presencia y abundancia de las especies de peces (García *et al.* 2003), mayormente como consecuencia de los efectos sobre la salinidad (Reta *et al.* 2001), se obtuvieron datos de precipitaciones para el área de Mar del Plata (por ser el punto de registro de lluvias más cercano a Mar Chiquita) entre julio de 1999 y diciembre de 2002 y los promedios

históricos (calculados con los datos desde 1961 a 1990). Los datos fueron obtenidos del Servicio Meteorológico Nacional (Argentina).

La salinidad fue medida en cada muestreo en las diferentes áreas y estados de marea. Debido a que no se encontraron diferencias en la salinidad entre áreas y mareas, los datos fueron agrupados por mes.

Para evaluar si la densidad de cuevas variaba a través del tiempo, la abundancia de cuevas fue medida cada mes de muestreo en el cangrejal durante la marea baja contando el número de cuevas dentro de 10 cuadrados (1 m x 1 m) distribuidos aleatoriamente. Diferencias en la abundancia de cuevas entre meses fueron evaluadas con ANOVA de medidas repetidas de 1 vía (Zar 1999).

Variaciones temporales en abundancia de especies de peces juveniles dentro y fuera de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus*

Los peces fueron capturados con una red de playa (1 cm de malla) que fue arrastrada por 50 m paralelos a la costa. La red fue arrastrada por dos personas separadas por una soga de 7 m para mantener una apertura constante de la red y cubriendo así 350 m² con cada arrastre. Las muestras fueron tomadas con la marea subiendo (1 h antes de la marea alta) y con la marea bajando (1 h después de la marea alta) para comparar la abundancia relativa de cada especie entre estados de marea en ambas áreas. Luego de cada arrastre los individuos capturados fueron identificados, contados y medidos (largo total, precisión 0,5 mm). Dado que el número de días muestreados varió entre meses los datos fueron desbalanceados, por tal motivo se utilizó un ANOVA de medidas repetidas de 2 vías tipo III para datos no balanceados (ver Shaw y Mitchell-Olds 1993) para evaluar la hipótesis nula de no diferencias en la abundancia de cada especie de peces entre hábitat y

meses. Este análisis fue únicamente realizado para las especies numéricamente dominantes y entre los meses en que cada especie en particular estuvo presente.

Abundancia de grupos tróficos de peces en relación a la presencia de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus* y a la marea

Para evaluar si los principales grupos tróficos de peces diferían en la respuesta a las variaciones de hábitat y marea, los peces fueron agrupados en: planctívoros (*Brevoortia aurea*; Giangioibe y Sánchez 1993; *Ramnogaster arcuata*; Cousseau *et al.* 2001; *Odontesthes argentinensis* < 8 cm LT; Martinetto *et al.* 2005) y bentívoros (*Micropogonias furnieri*; Hozbor y Garcia de la Rosa 2000; *Pimelodella laticeps* y *O. argentinensis* > 8 cm TL; Martinetto *et al.* 2005). Diferencias entre hábitat y marea en la abundancia de peces planctívoros y bentívoros fueron evaluadas con ANOVA de medidas repetidas de 2 vías (Zar 1999).

Heterogeneidad ambiental y uso de hábitat por peces

Para evaluar si la densidad de poliquetos, densidad de cuevas, concentración de MOP y estado de marea, explicaban la variación en las abundancias de planctívoros y bentívoros, se construyeron modelos lineales siguiendo a Neter *et al.* (1991). La densidad de poliquetos, densidad de cuevas y concentración de MOP fueron incorporadas como variables continuas y el estado de marea como una variable categórica. El análisis fue restringido a los meses durante los cuales los peces estuvieron presentes en el área (en base a los análisis previos), y los diferentes días fueron considerados como muestras independientes. Los datos fueron transformados con logaritmo.

Variaciones en las tallas de peces juveniles en relación a la presencia de cangrejales de *Chasmagathus granulatus*

Para evaluar si las tallas medias de las especies mas abundantes diferían entre hábitat se utilizaron pruebas de *t*-student (Zar 1999). En el caso particular en que la distribución presentara una clara forma bimodal sin solapamiento de sus extremos, la distribución fue separada en dos y evaluada independientemente.

RESULTADOS

Heterogeneidad espacial y temporal de factores ambientales y alimento para peces en relación a la presencia de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus*

La concentración de MOP con la marea subiendo no mostró diferencias entre hábitats ($F= 2,926$, $gl= 1$, $P= 0,491$; Interacción: $F= 0,270$, $gl= 7$, $P= 0,924$), pero sí entre meses ($F= 0,492$, $gl= 7$, $P= 0,038$; Fig. III. 1a). Tampoco se observaron diferencias entre hábitat con la marea bajando ($F= 0,001$, $gl= 1$, $P= 0,970$; interacción: $F= 0,158$, $gl= 7$, $P= 0,975$), pero fueron diferentes entre meses ($F= 7,306$, $gl= 7$, $P< 0,005$; Fig. III. 1b). Las variaciones entre meses mostraron el mismo patrón con ambos estadios de marea: en julio de 2001 y marzo de 2002 la concentración de MOP fue mas baja que en junio y diciembre de 2001, enero, febrero, junio y julio de 2002. Las varianzas fueron diferentes entre hábitats (marea subiendo: $F= 0,175$, $gl= 21$, $P< 0,001$; marea bajando: $F= 1,930$, $gl= 21$, $P= 0,047$), mostrando un consistente patrón en las variaciones entre mareas y hábitat. Las varianzas fueron mayores en el cangrejal con la marea subiendo y fuera del cangrejal con la marea bajando (Fig. III. 1).

El único organismo bentónico lo suficientemente abundante como para realizar un análisis estadístico fue el poliqueto *Laeonereis acuta*. Las abundancias de *L. acuta*

mostraron interacción entre meses y áreas ($F= 4,417$, $gl= 6$, $P= 0,001$; Fig. III. 2). En junio de 2001, las abundancias fueron más altas que en otros meses y fueron más altas en el cangrejal, mientras que en febrero y marzo de 2002 fueron más altas fuera del cangrejal.

Los datos de precipitaciones mostraron un aumento con respecto al promedio histórico particularmente importante entre los meses de agosto y diciembre de 2001 (Fig III. 3). Aunque hubo otros meses en los que se observaron precipitaciones superiores (e.g. enero de 2000 y mayo y octubre de 2002) o inferiores (e.g. julio y diciembre de 2000 y junio de 2002) al promedio histórico, las observadas entre agosto y diciembre del 2001 tuvieron la particularidad de ser superior durante 5 meses consecutivos. Este aumento sostenido en las precipitaciones fue además evidente por un aumento en la descarga de agua dulce en la laguna con un consecuente aumento en su nivel (P. Martinetto obs. per.).

La salinidad varió a través del tiempo ($F= 1,945$, $gl= 14$, $P= 0,022$; Fig. III. 4a). En junio y julio de 2001 y de 2002, y marzo de 2002 la salinidad fue más baja que otros meses. En diciembre de 2001 y enero y febrero de 2002 las salinidades fueron más bajas que en los mismos meses de veranos anteriores.

La densidad de cuevas varió entre meses ($F= 5,480$, $gl= 12$, $P < 0,010$; Fig. III. 4a) pero los cangrejales permanecieron en el mismo lugar y fácilmente identificables a través del período de estudio. Durante febrero y marzo de 2000 las densidades de cuevas fueron más altas que en otros meses. En invierno de 2001 la abundancia de cuevas decreció y permaneció baja durante el 2002.

Variaciones temporales en abundancia de especies de peces juveniles dentro y fuera de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus*

El cangrejal mostró una riqueza de especies de peces mayor que las áreas sin cuevas de *C. granulatus*. En total fueron identificadas 11 especies de peces, 9 de las cuales fueron comunes a ambas áreas y 2 (el lenguado estuario dependiente *Paralichthys orbignyanus* y el cíclido de agua dulce *Cichlasoma facetum*) exclusivas del cangrejal (Tabla III. 1). Las abundancias de *P. orbignyanus* fueron constantes a través del tiempo pero fueron demasiado bajas como para aplicar un análisis estadístico. *C. facetum* fue únicamente capturada en dos muestreos, marzo y julio de 2002 durante un período de baja salinidad. Juveniles de *Mugil platanus* (LT medio= 26,7 mm, DE= 3,54 mm) fueron capturados solo fuera del cangrejal durante un solo arrastre en marzo de 2000, por lo tanto ningún análisis posterior fue aplicado.

Odontesthes argentinensis, *Brevoortia aurea*, *Ramnogaster arcuata* y *Micropogonias furnieri*, fueron las especies más abundantes y comúnmente capturadas en ambas áreas (Tabla III. 1). *O. argentinensis* fue la especie más común, capturada durante todo el período de muestreo. *B. aurea*, *R. arcuata* y *M. furnieri* mostraron altas densidades durante el verano pero estuvieron casi ausentes en otras estaciones. Estas 4 especies fueron individualmente analizadas. En el verano de 2002 la especie más abundante fue el bagre *Pimelodella laticeps*, sin embargo, esta especie no fue encontrada en otros meses. En el invierno de 2002 las capturas fueron casi nulas para todas las especies. Únicamente dos pejerreyes fueron capturados en junio (uno en cada hábitat), y en julio solamente un cíclido en el cangrejal.

Las abundancias de peces totales fueron más altas en el cangrejal. La comparación del número total de peces mostró que las abundancias fueron más altas en el cangrejal

(Tabla III. 2) y durante los meses de verano (principalmente en febrero, Tabla III. 2, Fig. III. 5).

Las abundancias de todas las especies variaron significativamente en el tiempo (Tabla III. 2). *O. argentinensis* fue capturado durante todo el período de estudio, pero en enero y febrero de 2000 y enero, febrero, junio y diciembre de 2001 las abundancias fueron más altas que en los otros meses (Fig. III. 4b).

M. furnieri fue capturada únicamente durante los meses de verano. En enero y febrero de 2002 las abundancias fueron más altas que en febrero de 2000, febrero y diciembre de 2001 y enero y marzo de 2002 (Fig. III. 4c).

B. aurea fue capturada únicamente en verano. Su abundancia no fue diferente entre estos meses pero sí fue más abundante en el cangrejal (Tabla III. 2, Fig. III. 4d).

R. arcuata fue únicamente encontrada en enero y febrero de 2000, y enero, febrero y junio de 2001. Esta especie tuvo altas abundancias en febrero de 2000 y febrero de 2001. El análisis de ANOVA mostró una interacción entre hábitat y meses (Tabla III. 2). En febrero de 2000 y 2001 las abundancias fueron más altas en el cangrejal, mientras que en otros meses no se observaron diferencias entre hábitat (Fig. III. 4e).

Durante el verano de 2002 *P. laticeps* fue la especie más abundante. En marzo su abundancia fue significativamente más alta que en enero y febrero (Tabla III. 2) pero no mostró diferencias entre hábitat (Fig. III. 4f).

Abundancia de grupos tróficos de peces en relación a la presencia de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus* y a la marea

El análisis de ANOVA para abundancias de peces planctívoros mostró interacción entre hábitat y meses ($F= 2,419$, $gl= 7$, $P= 0,039$). En enero y febrero de 2000 no hubo

diferencias entre hábitat, mientras que desde septiembre de 2000 a marzo de 2002 las abundancias fueron más altas en el cangrejal (Figs. III. 6a y 6b). Las abundancias de planctívoros con la marea subiendo fueron más altas que con la marea bajando tanto en el cangrejal ($F= 24,448$, $gl= 1$, $P= 0,016$) como fuera ($F= 14,898$, $gl= 1$, $P= 0,061$). Con la marea subiendo las abundancias de planctívoros fueron más altas en el cangrejal (Fig. III. 6a; $F= 8,722$, $gl= 1$, $P= 0,048$), mientras que con la marea bajando se observó una interacción entre hábitat y meses ($F= 2,866$, $gl= 10$, $P= 0,022$). Con la marea bajando las abundancias de planctívoros fueron más altas fuera que dentro del cangrejal en todos los meses, excepto en marzo de 2000 y febrero de 2002 que se observó el patrón opuesto (Fig. III. 6b).

La abundancia de peces bentívoros también mostró interacción entre hábitat y mes ($F= 3,683$, $gl= 12$, $P= 0,001$). En septiembre de 2000, enero de 2001 y marzo de 2002 las abundancias fueron más altas fuera del cangrejal, en enero, febrero y diciembre de 2000 y julio de 2001 no hubo diferencias, mientras que en febrero, junio y diciembre de 2001 y enero, febrero y marzo de 2002 las abundancias fueron más altas en el cangrejal (Fig. III. 6c y 6d). El efecto de la marea fue diferente dependiendo del hábitat. En el cangrejal las abundancias de bentívoros fueron más altas con la marea subiendo que con la marea bajando ($F= 12,413$, $gl= 1$, $P= 0,042$), mientras que fuera del cangrejal no hubo diferencias ($F=1,050$, $gl= 1$, $P= 0,413$). Durante la marea alta, las abundancias de bentívoros fueron más altas en el cangrejal que fuera ($F= 2,416$, $gl= 1$, $P= 0,044$; Fig. III. 5c), mientras que con marea bajando no hubo diferencias ($F= 0,794$, $gl= 1$, $P= 0,467$; Fig. III. 6d).

Heterogeneidad ambiental y uso de hábitat por peces

La abundancia de bentívoros estuvo positivamente relacionada a la densidad de poliquetos y de cuevas de cangrejos (Tabla III. 3) y no estuvo relacionada ni a la concentración de MOP ni a la marea. La abundancia de planctívoros no estuvo relacionada a ninguna de las variables consideradas (Tabla III. 3).

Variaciones en las tallas de peces juveniles en relación a la presencia de cangrejales de *Chasmagathus granulatus*

La talla media de las especies más abundantes fue variable entre meses en los diferentes hábitats. *O. argentinensis* mostró diferencias entre hábitat en febrero de 2000 y enero, junio y diciembre de 2001. Los peces presentaron longitudes mayores fuera del cangrejal excepto en enero de 2000 que se observó lo opuesto (Fig. III. 7a). *M. furnieri* mostró diferencias de tallas en febrero de 2000 y de 2002. En febrero de 2000 los peces fueron longitudes mayores en el cangrejal mientras que en el 2002 las tallas mayores estuvieron fuera del cangrejal (Fig. III. 7b). *B. aurea* tuvo tallas más grandes en el cangrejal en enero de 2000, mientras que en enero de 2001 se verificó lo contrario (Fig. III. 7c). *R. arcuata* mostró diferencias en las tallas en febrero de 2001 cuando fueron mayores en el cangrejal (Fig. III. 7d).

DISCUSION

Los resultados presentados en este capítulo muestran que los peces juveniles usan diferencialmente áreas del intermareal dominadas por el cangrejo cavador *C. granulatus*. Se observaron diferencias en la composición de especies, abundancias y tallas entre hábitat. Las áreas con cangrejales más especies y mayores abundancias que las áreas adyacentes sin cuevas.

Las mayores abundancias de peces y de cuevas de cangrejos en Mar Chiquita fueron durante el verano. Sin embargo, tanto las abundancias de peces como las de cuevas variaron durante el período de estudio, declinando a partir de diciembre de 2001. Este decrecimiento en la abundancia de cuevas de *C. granulatus* ha sido relacionado con el extenso período de lluvias observado entre agosto y diciembre de 2001 en el cual los individuos de *C. granulatus* migraron de la planicie de marea hacia la marisma (Iribarne *et al.* 2003). Durante este período la planicie de marea permaneció mayormente cubierta por agua dulce, afectando la actividad cavadora del cangrejo (ver Iribarne *et al.* 2003). Este incremento en las precipitaciones aumentó consecuentemente la descarga de agua dulce desde los canales y arroyos hacia la laguna, modificando el nivel del agua, la salinidad, temperatura, y cargas de materiales suspendidos y nutrientes. La composición de peces varió luego de este período de lluvias. Especies estuario-dependientes como *B. aurea*, *R. arcuata* y *O. argentinensis* (Cousseau *et al.* 2001) estuvieron casi ausentes. Sin embargo, *M. furnieri* una especie con un amplio rango de tolerancia a la salinidad (Cousseau *et al.* 2001) tuvo altas abundancias en el verano de 2002. Incluso, organismos típicos de agua dulce, tales como *P. laticeps*, aparecieron únicamente en el verano de 2002. Muchos de los peces costeros, como *B. aurea* y *R. arcuata*, desovan en las áreas costeras adyacentes al estuario durante el final de la primavera y principio del verano (Cousseau *et al.* 2001). Las larvas y los juveniles son transportados por las corrientes o migran activamente hacia el estuario en donde encuentran refugio y alimento. Bajo condiciones de altas descargas de agua dulce y limitada intrusión de agua marina al estuario, los peces juveniles estuario-dependiente aparentemente se mueven del estuario (Garcia *et al.* 2003). Los juveniles tolerantes a variaciones en la salinidad en general

permanecen en el estuario, pero las larvas planctónicas provenientes de la costa podrían no ser transportadas hacia el estuario por intrusión de agua marina y consecuentemente no se observarían nuevos individuos juveniles. Este podría ser el caso de *M. furnieri*, ya que solo individuos de las tallas más grandes fueron capturados a partir de diciembre de 2001. En contraste, con altas descargas de agua dulce y la consecuente declinación en la dominancia de especies eurihalinas, especies de agua dulce como *P. laticeps* y *C. facetum* pueden temporalmente expandir sus rangos a lo largo del estuario hasta un nuevo período de alta salinidad. Por otro lado, durante el verano de 2000 las abundancias de peces fueron más altas que en otros veranos, en especial para *B. aurea*, *R. arcuata* y *O. argentinensis* y algunas especies marinas asociadas a altas salinidades como *Pomatomus saltatrix* (Cousseau *et al.* 2001). Las precipitaciones entre octubre y diciembre de 1999 estuvieron por debajo del promedio histórico y es durante períodos de sequía que el agua proveniente de la costa rica en nutrientes entra a los estuarios y mejora la producción fitoplanctónica (Dyer 1997). De esta manera, el reciclado de nutrientes en el sedimento combinado con la intrusión de agua marina rica en nutrientes podría haber estimulado la producción primaria en el estuario en el verano 1999-2000, resultando en un crecimiento y supervivencia de peces estuario-dependientes.

Las diferencias en el uso de hábitat por peces han sido generalmente explicadas por diferencias en la disponibilidad de alimento (Rozas y Zimmerman 2000) y de refugio (Rozas y Minello 1998, Halpin 2000, Hindell *et al.* 2000, Rozas y Zimmerman 2000). En este estudio se encontró que los peces bentívoros utilizaron más frecuentemente el cangrejal. Las tallas de estas especies, aunque variables, fueron también mayores en el cangrejal. Incluso el lenguado *P. arbigyanus* fue capturado únicamente en el cangrejal.

Estudios previos realizados en Mar Chiquita mostraron que estos peces se alimentan principalmente de crustáceos (pequeños cangrejos y camarones, anfípodos) y poliquetos (Hozbor y Garcia de la Rosa 2000, Rivera Prisco *et al.* 2001). Estas presas bentónicas son fuertemente influenciadas por *C. granulatus*. Las megalopas de *C. granulatus* han sido encontradas en el interior de las cuevas donde tiene lugar la metamorfosis y el crecimiento (Luppi *et al.* 2002), de esta manera pequeños cangrejos pueden alcanzar altas densidades en el cangrejal. Las densidades de poliquetos no mostraron diferencias entre áreas, pero la tasa de alimentación del poliqueto *L. acuta* es mayor en el cangrejal resultando en una mejor condición corporal de los poliquetos en estas áreas (Palomo *et al.* 2004). Además, el sedimento en el cangrejal es más blando (Escapa *et al.* 2004), con una proporción más baja de arena que fuera del cangrejal y homogéneo a través del intermareal lo cual podría afectar la captura de poliquetos. Existen estudios en intermareales de fondos blandos que muestran que algunos peces prefieren áreas con baja proporción de arena (Quammen 1984, Capítulo IV). La abundancia de peces y el efecto de predación es más alto en estas áreas y el lenguado *Paralichthys californicus* ha sido capturado únicamente en estas áreas (Quammen 1984). Aunque la implicancia del tipo de sedimento en la disponibilidad de presas no ha sido determinada, los granos de arena podrían interferir con la captura de las presas bentónicas como ha sido demostrado en aves playeras (Quammen 1982) y cangrejos (Seitz *et al.* 2001). De esta manera, los cangrejales podrían ser áreas preferidas por los peces bentívoros dada una mayor cantidad (e.g. pequeños cangrejos, Luppi *et al.* 2002) y calidad (e.g. poliquetos de mejor condición corporal, Palomo *et al.* 2004) de presas bentónicas, pero también porque el costo de capturar estas presas podría ser menor en sedimentos más blandos (Escapa *et al.* 2004).

En el Capítulo IV se analizará en detalle el efecto de *C. granulatus* sobre la interacción entre los peces juveniles bentívoros y sus presas bentónicas.

Las abundancias de peces bentívoros fueron mas altas con la marea subiendo que con la marea bajando. El acceso de los peces al intermareal es en gran parte controlado por la marea. A medida que la marea va subiendo mas presas bentónicas se encuentran disponibles, cuando la marea va bajando la cantidad de presas disponible disminuye en parte porque muchas ya han sido consumidas y en parte porque el área inundada por la marea es menor (Rozas 1995). Además, los organismos bentónicos realizan movimientos verticales con el ciclo de marea (Joint *et al.* 1982, Zwarts y Wanink 1991, Alve y Bernhard 1995, Escapa *et al.* 2004, Palomo *et al.* 2004). En la laguna de Mar Chiquita, el poliqueto mas abundante *L. acuta* se mueve hacia la superficie del sedimento mientras la marea sube en respuesta a requerimientos alimenticios y riesgo de predación por aves (Escapa *et al.* 2004). La distribución de infauna es homogénea a través del intermareal en los cangrejales mientras que las abundancias de infauna decrecen en los niveles altos del intermareal cercanos a la marisma en áreas sin cangrejales (Escapa *et al.* 2004). De esta manera, los peces podrían seleccionar los cangrejales durante la marea alta en respuesta a una alta disponibilidad de presas.

Los peces planctívoros también mostraron densidades más altas e individuos más grandes en el cangrejal. No se observaron diferencias en la concentración de MOP entre áreas, sin embargo las varianzas fueron más grandes en el cangrejal con la marea subiendo y fuera del cangrejal con la marea bajando (Fig. III. 2). Este patrón puede deberse a una alta rugosidad del sustrato en los cangrejales. La microtopografía del sustrato de los cangrejales promueve cambios en la dinámica de los fluidos, y las cuevas

actúan como trampas de material suspendido incrementando el contenido de materia orgánica en el sedimento (Botto e Iribarne 2000). Cuando el intermareal es inundado por la marea, las irregularidades del sustrato podrían incrementar la turbulencia cerca del fondo, lo cual podría resuspender la materia orgánica y pequeños organismos bentónicos. En este sentido, los organismos planctónicos y bentoplanctónicos han mostrado también una mayor diversidad en los cangreiales (Martinetto 2001). Las altas varianzas en la concentración de MOP y el incremento en la diversidad de organismos bentoplanctónicos en la columna de agua sobre el cangrejal podrían ser evidencia de este proceso (Martinetto 2001). De esta manera, la disponibilidad de alimento para peces planctívoros podría ser más alta en el cangrejal, lo cual podría permitir altas abundancias de peces en estas áreas.

El rol que cumplen las estructuras presentes en el ambiente a una escala de microhábitat ha sido central para comprender los mecanismos que contribuyen a las variaciones en la composición y abundancia de la ictiofauna. En los estuarios, la mayoría de las comparaciones entre hábitat han contrastado densidades de necton entre zonas vegetadas y no vegetadas, mostrando asociaciones especie-específicas entre la heterogeneidad espacial y los peces juveniles (e.g. Gray *et al.* 1998, Rozas y Minello 1998, Rozas y Zimmerman 2000, Snelgrove *et al.* 2000, Jackson *et al.* 2001). Los resultados presentados en este capítulo muestran que la presencia de cangrejos cavadores puede también afectar el uso de hábitat por peces. Este puede ser un fenómeno común en otros estuarios con similares características. Los crustáceos cavadores son en general un importante componente de diversas comunidades bentónicas de ambientes templados y tropicales (e.g. los camarones *Neotrypaea (Callianassa)* y *Upogebia*, Callianassidae;

Posey 1986, Dobbs y Guckert 1988, Posey *et al.* 1991). Por ejemplo, el camarón *Neotrypaea (Callinassa) californiensis* domina intermareales estuariales desde Alaska a Baja California. Este camarón vive en cuevas de hasta 0,5 m de profundidad y puede formar densos ensambles de hasta 500 ind.m⁻² (Posey 1986). Estos organismos también tienen fuertes efectos sobre las características del sedimento y la comunidad bentónica (Dobs y Guckert 1988). El efecto de estos organismos probablemente puede ser más amplio, influenciando organismos que habitan en la columna de agua. Los resultados presentados en este trabajo podrían ser un fenómeno común en sistemas similares.

Tabla III. 1. Abundancias absolutas y relativas de peces capturados entre enero de 2000 y julio de 2002 en cangrejales de *Chasmagnathus granulatus* y áreas adyacentes sin cuevas (Fuera) en la laguna costera de Mar Chiquita.

Familia	Nombre científico	Nombre común	Cangrejal		Fuera	
			N	%	N	%
Engraulidae						
	<i>Lycengraulis grossidens</i>	Anchoíta	8	0,17	8	0,28
Clupeidae						
	<i>Brevoortia aurea</i>	Saraca	1819	39,76	365	12,64
	<i>Ramnogaster arcuata</i>	Saraquita	433	9,46	170	5,89
Heptapteridae						
	<i>Pimelodella laticeps</i>	Bagre	92	2,01	96	3,32
Mugilidae						
	<i>Mugil platanus</i>	Lisa	6	0,13	677	23,44
Atherinopsidae						
	<i>Odontesthes argentinensis</i>	Pejerrey	1667	36,44	1404	48,61
Anablepidae						
	<i>Jenynsia multidentata</i>	Madrecita	2	0,04	12	0,41
Pomatomidae						
	<i>Pomatomus saltatrix</i>	Anchoa de banco	1	0,02	2	0,07
Sciaenidae						
	<i>Micropogonias furnieri</i>	Corvina rubia	489	10,69	146	5,05
Cichlidae						
	<i>Cichlasoma facetum</i>	Chanchita	4	0,09	0	0
Paralichthyidae						
	<i>Paralichthys orbignyana</i>	Lenguado	54	1,18	0	0
	Total		4575		2880	

Tabla III. 2. Resultados de ANOVAs de medidas repetidas (Tipo III) evaluando el efecto de área, mes e interacción entre área y mes de las abundancias de peces total y de las cuatro especies más abundantes. Las áreas son cangrejal y fuera del cangrejal.

Fuente de variación	gl	MS	F	P
<i>Peces totales</i>				
Area	1	1616,27	41,189	0,020*
Mes	14	2175,81	1,945	0,035*
Area x Mes	14	951,84	0,851	0,614
<i>Odontesthes argentinensis</i>				
Area	1	416,29	3,282	0,211
Mes	13	925,52	2,411	0,027*
Area x Mes	13	741,15	1,589	0,152
<i>Micropogonias furnieri</i>				
Area	1	20,22	0,097	0,768
Mes	6	130,33	7,865	< 0,001*
Area x Mes	6	46,6	0,949	0,475
<i>Brevoortia aurea</i>				
Area	1	1050	0,273	0,038*
Mes	7	353,81	0,837	0,564
Area x Mes	7	311,89	0,890	0,525
<i>Ramnogaster arcuata</i>				
Area x Mes	4	8,86	6,101	0,001*
<i>Pimelodella laticeps</i>				
Area	1	3,63	0,017	0,898
Mes	2	122,58	14,238	< 0,001*
Area x Mes	2	29,71	14,238	0,229

Tabla III. 3. Modelos lineales y parámetros estandarizados estimados evaluando la variación en la abundancia de peces bentívoros y planctívoros en relación a la concentración de material orgánica particulada (MOP), densidad de poliquetos, densidad de cuevas de *C. granulatus* y estado de la marea (subiendo y bajando).

	SS	gl	MS	<i>F</i>	<i>P</i>	β	SE
<i>Bentívoros</i>							
MOP	1,927	1	1,927	1,653	0,206	-0,17	0,14
Poliquetos	14,895	1	14,895	12,781	0,001	0,51	0,14
Cuevas	9,669	1	9,669	8,297	0,006	0,40	0,14
Marea	1,504	1	1,504	1,290	0,263	0,15	0,13
Error	46,616	40	1,165				
<i>Planctívoros</i>							
MOP	5,365	1	5,365	3,768	0,062	0,35	0,18
Poliquetos	2,134	1	2,134	1,499	0,231	-0,23	0,19
Cuevas	0,073	1	0,073	0,051	0,822	0,04	0,19
Marea	2,402	1	2,402	1,688	0,204	0,24	0,18
Error	39,860	28	1,424				

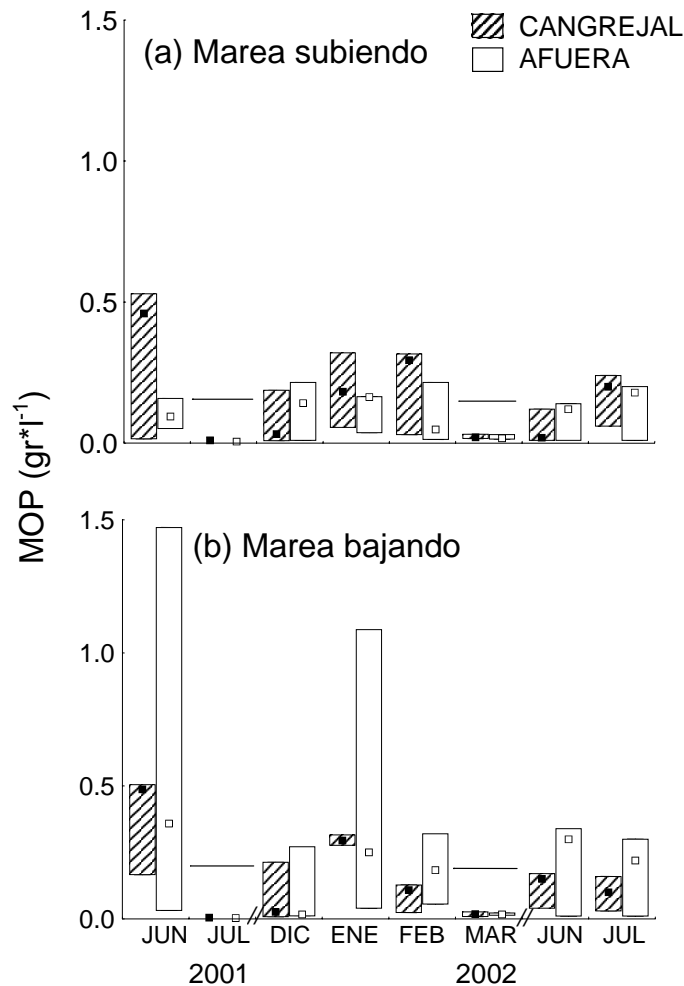


Fig. III. 1. Concentración de materia orgánica particulada (MOP) en la laguna costera de Mar Chiquita en áreas disturbadas por *Chasmagnathus granulatus* (cangrejal) y no disturbadas (afuera), con marea subiendo y bajando. En todas las figuras los gráficos de cajas fueron construidos con los límites representando el 25^{to} y 75^{to} percentil, las líneas representan el 10^{mo} y el 90^{mo} percentil, los puntos dentro de las cajas son medianas y los círculos son “outliers”. Las líneas horizontales indican no diferencia entre los meses muestreados ($P > 0,05$, ANOVA, comparaciones planeadas). Líneas paralelas (//) en el eje horizontal muestra intervalos de tiempo no muestreados.

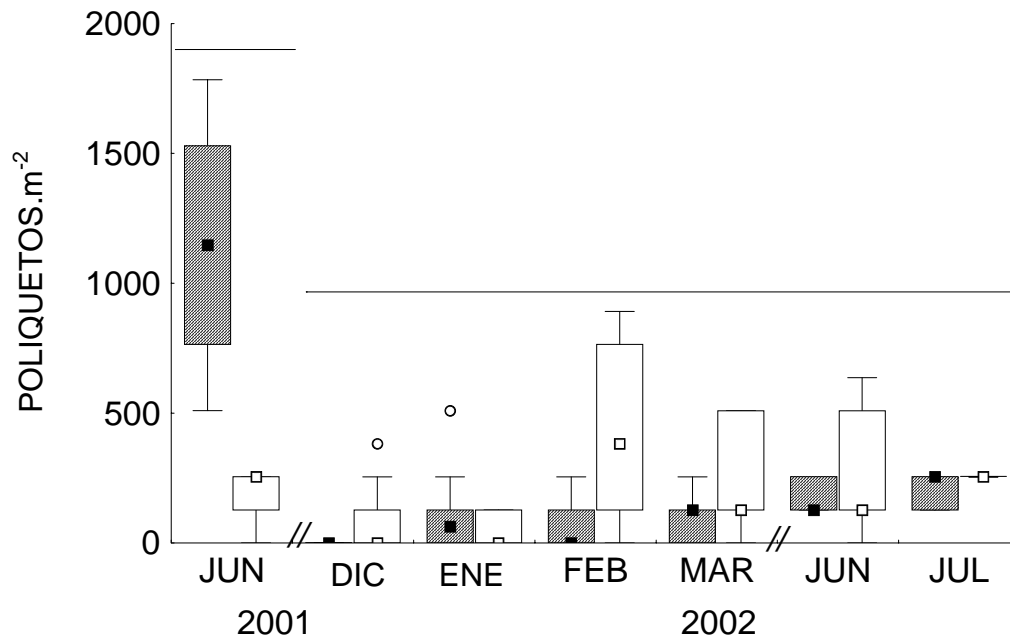


Fig. III. 2. Abundancia del poliqueto *Laeonereis acuta* en la laguna costera de Mar Chiquita en áreas disturbadas por *Chasmagnathus granulatus* (cangrejal, cajas grises) y sin disturbar (fuera, cajas blancas). Las líneas horizontales indican ausencia de diferencias ($P > 0,05$, ANOVA, comparaciones planeadas).

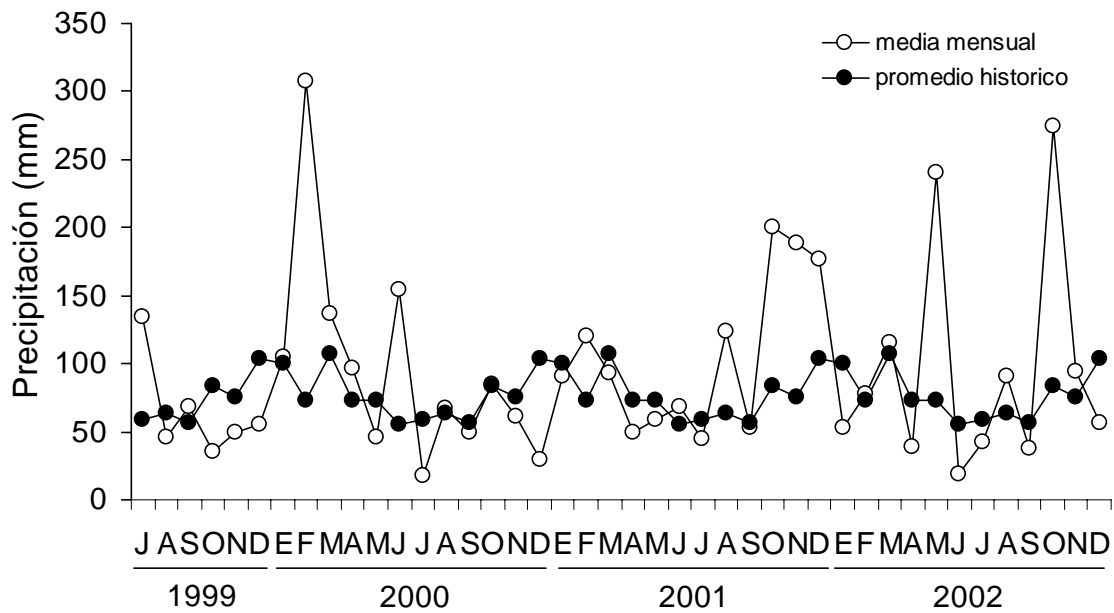


Fig. III. 3. Precipitaciones medias mensuales y promedios históricos (entre 1961 y 1990) entre julio de 1999 y diciembre de 2002. Datos para Mar del Plata del Servicio Meteorológico Nacional, Argentina.

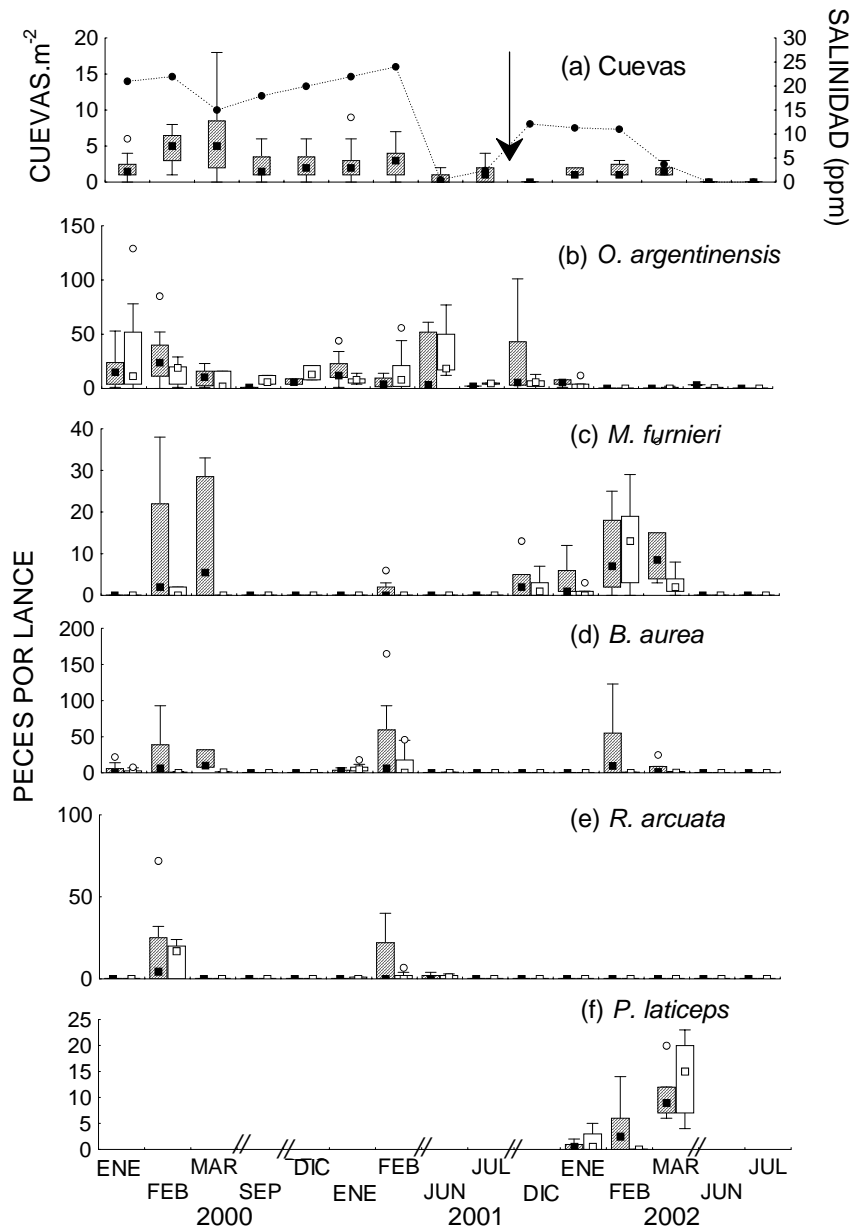


Fig. III. 4. (a) abundancia de cuevas de *Chasmagnathus granulatus* y salinidad (línea punteada) en la laguna costera de Mar Chiquita. La flecha indica un cambio en la abundancia de cuevas y la salinidad. Abundancias de (b) *Odontesthes argentinensis*, (c) *Micropogonias furnieri*, (d) *Brevoortia aurea*, (e) *Ramnogaster arcuata* y (f) *Pimelodella laticeps* dentro (cajas rayadas) y fuera (cajas blancas) de cangrejales de *C. granulatus* en la laguna de Mar Chiquita.

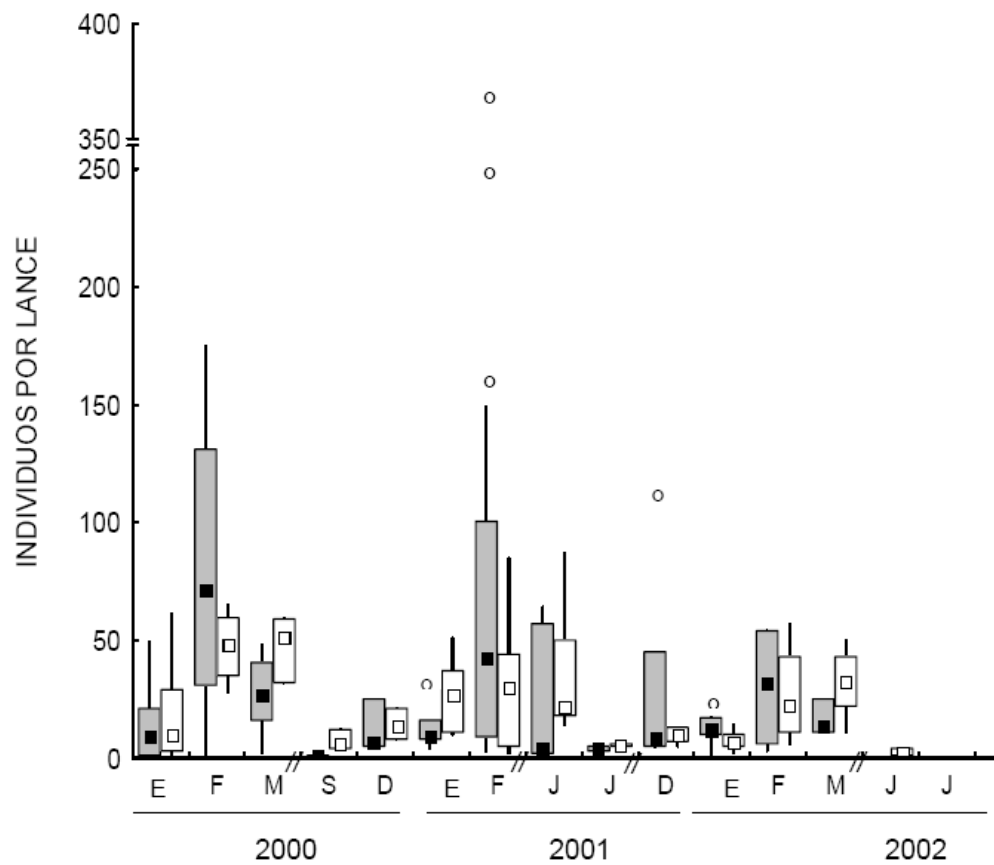


Fig. III. 5. Abundancia total de peces capturados dentro (cajas grises) y fuera (cajas blancas) de cangrejalas de *Chasmagnathus granulatus* en la laguna de Mar Chiquita.

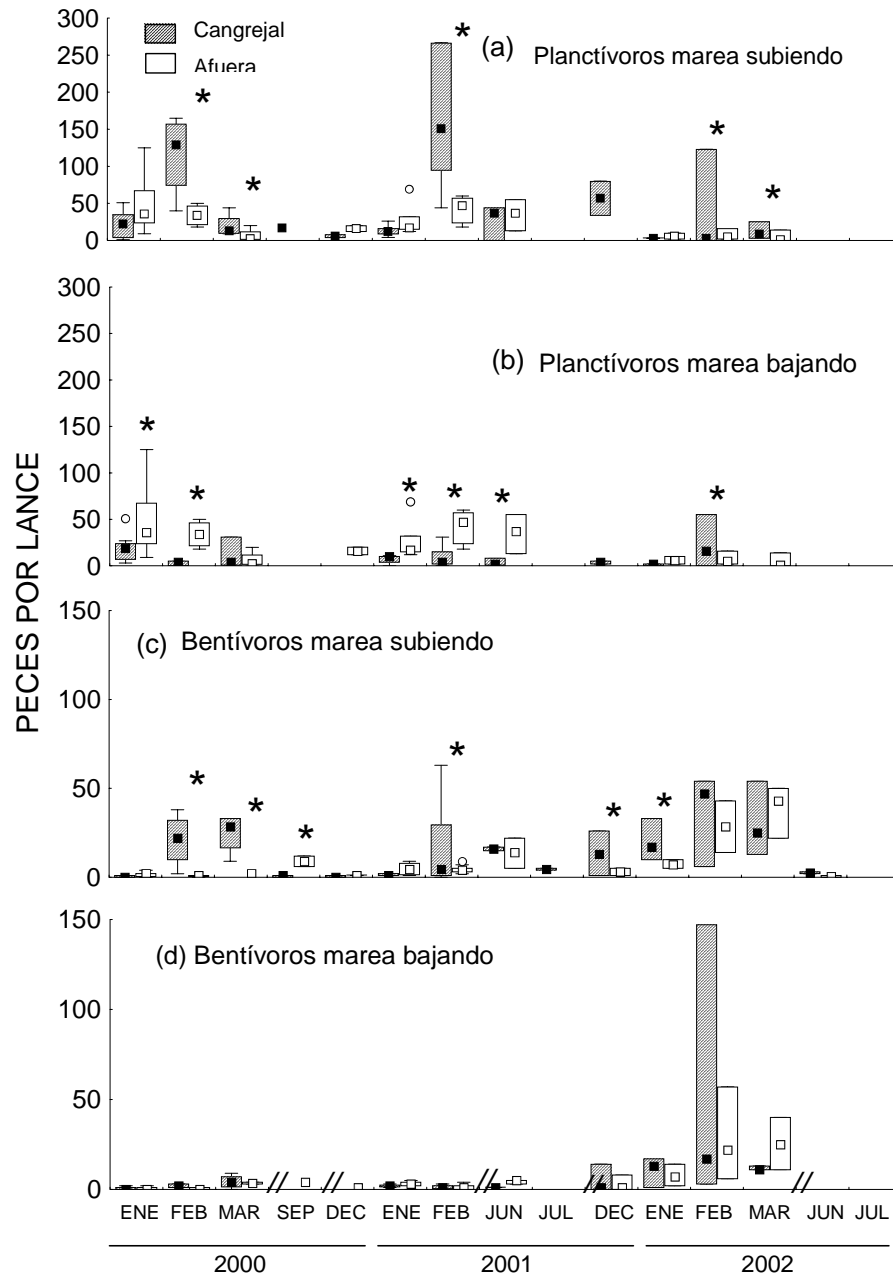


Fig. III. 6. Abundancias de peces planctívoros con la marea subiendo (a) y bajando (b), y abundancias de peces bentívoros con marea subiendo (c) y bajando (d). Planctívoros son: *Brevoortia aurea*, *Ramnogaster aruata* y *Odontesthes argentinensis* < 8cm. Bentívoros son: *Micropogonias furnieri*, *Pimelodella laticeps* y *O. argentinensis* > 8cm. Asteriscos indican diferencias entre hábitat en las abundancias (ANOVA, “planned comparisons”).

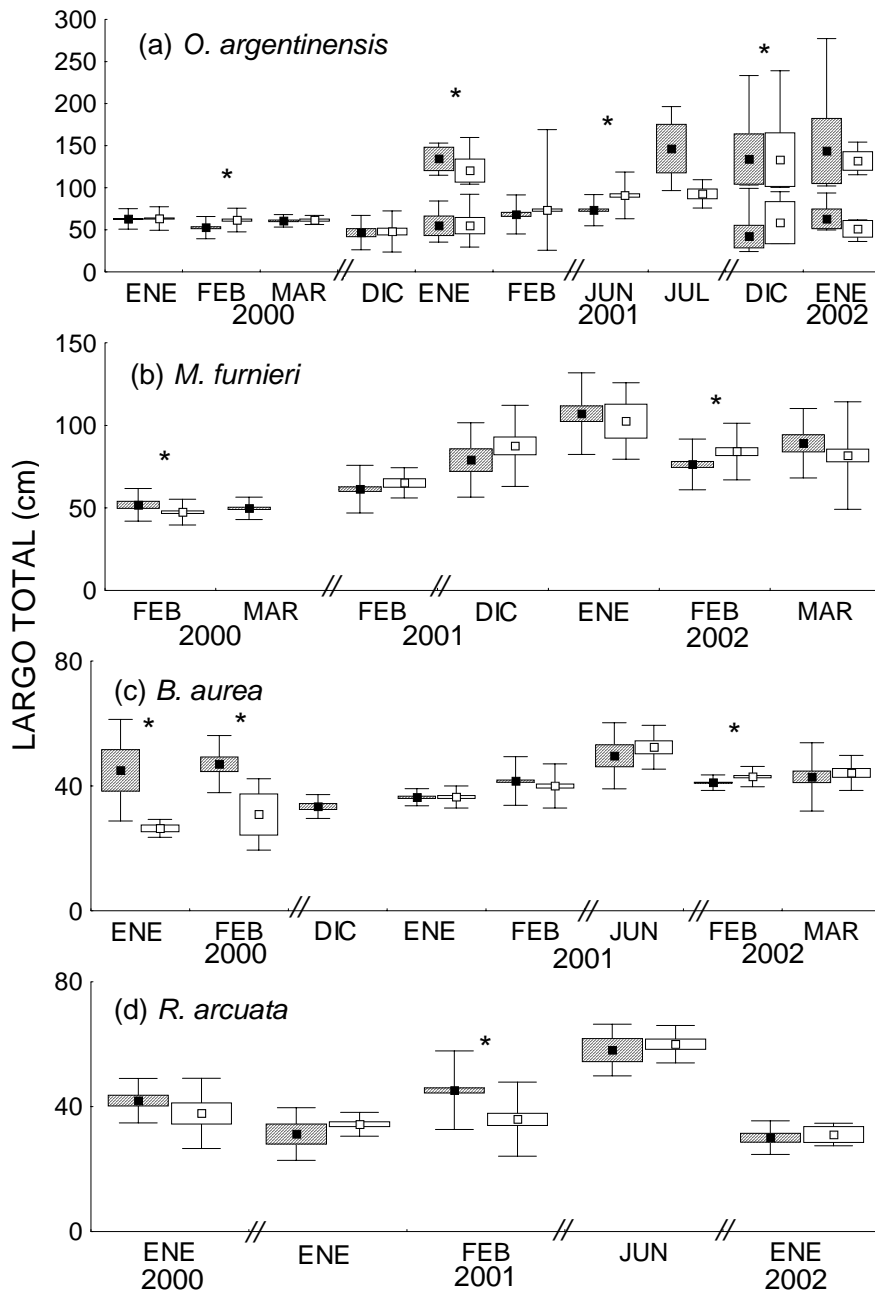


Fig. III. 7. Tallas medias de (a) *Odontesthes argentinensis*, (b) *Micropogonias furnieri*, (c) *Brevoortia aurea* y (d) *Ramnogaster arcuata* capturados dentro (cajas rayadas) y fuera (cajas blancas) de cangreiales de *Chasmagnathus granulatus* en la laguna Mar Chiquita. Asteriscos indican diferencias entre áreas en la talla media (prueba *t*).

CAPITULO IV

Efectos de la presencia de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus* sobre la interacción entre peces juveniles y sus presas bentónicas

INTRODUCCION

La predación tiene importantes efectos sobre la estructuración de comunidades bentónicas (Lenihan y Micheli 2001). En ambientes intermareales de fondos blandos, los organismos infaunales son predados por una variedad de organismos, incluyendo cangrejos y peces durante la marea alta (e.g. Virnstein 1977), y aves playeras (e.g. Quammen 1984; Botto *et al.* 1998; Palomo *et al.* 2003c), hormigas (e.g. Palomo *et al.* 2003b) y mamíferos terrestres (e.g. Sheldon 1991; Navarrete y Castilla 1993) durante la marea baja. Los trabajos experimentales realizados sobre los efectos de la predación en ambientes intermareales de fondos blandos (Wilson 1991) han mostrado que el impacto de la predación depende de la abundancia y el comportamiento de las presas (Seitz *et al.* 2001), la estructura del hábitat (e.g. Micheli 1997, Corona *et al.* 2000) y tipo de sedimento (Quemen 1982, 1984, Micheli 1996, Seitz *et al.* 2001). El rol potencial de los bioturbadores como modificadores de la interacción predador-presa ha sido raramente estudiado (ver Palomo *et al.* 2003c).

Existen una variedad de mecanismos por los que una especie bioturbadora podría afectar la interacción entre predadores y sus presas infaunales. Ellos pueden directa o indirectamente modificar las abundancias (Posey 1986, Dobs y Guckert 1988), la distribución vertical en el sedimento (Escapa *et al.* 2004), la condición física y la actividad superficial de organismos bentónicos (Palomo *et al.* 2004), y podrían consecuentemente modificar su disponibilidad para los predadores. Además, cambios en la turbidez promovida por bioturbadores (Murray *et al.* 2002) puede afectar la detección de las presas (Blaber y Blaber 1980, Macia *et al.* 2003), y modificaciones en la granulometría (Botto e Iribarne 2000) pueden afectar la eficiencia de captura (Quammen 1982, Seitz *et al.* 2001). La presencia de cangrejales podría también afectar los patrones de forrajeo de los predadores (Iribarne *et al.* 2005). A pesar de todas estas posibilidades, el rol de los

bioturbadores como modificadores de la interacción predador-presa no ha sido muy estudiado.

La presencia de *Chasmagnathus granulatus* se sabe que afecta la interacción predador-presa entre aves playeras y poliquetos (Palomo *et al.* 2003c, Escapa *et al.* 2004), y hormigas y poliquetos (Palomo *et al.* 2003b). En ambos casos, el efecto del predador es significativamente mayor en áreas no dominadas por cuevas de cangrejos que en áreas similares con cuevas, indicando que la presencia de cangrejos cavadores interfiere con alguna de las habilidades del predador (e.g. desplazamiento en el hábitat, detección de la presa, eficiencia de captura de presas). Se desconoce, sin embargo, si este efecto es aplicable a la predación por peces. Los peces son importantes predadores en intermareales de fondos blandos y las presas infaunales son importantes en sus dietas (Norton y Cook 1999). Algunos peces estuariales se alimentan exclusivamente de presas infaunales (Little 2000). De esta manera, cualquier efecto sobre la disponibilidad y abundancia de presas bentónicas podría afectar también la interacción predador-presa entre los peces forrajeando en esas áreas y sus presas bentónicas. En este sentido, en el Capítulo III se mostró que los peces juveniles bentívoros utilizan más frecuentemente las áreas dominadas por *C. granulatus* y se hipotetizó que este uso de hábitat diferencial podría estar vinculado a una facilitación del consumo de presas en estas áreas mediada por los efectos de *C. granulatus* sobre el sedimento y la comunidad bentónica.

En base a esta información, en este Capítulo se evaluó si la presencia del cangrejo cavador *C. granulatus* afecta la interacción predador presa entre peces juveniles y sus presas bentónicas. Con este objetivo, se analizaron los contenidos estomacales y la selección de presas por peces juveniles en áreas de cangrejal y en áreas adyacentes sin

cuevas. Además se comparó experimentalmente el efecto de predación por peces sobre organismos bentónicos entre áreas con y sin cuevas de cangrejos.

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio

Tanto los muestreos como el experimento se realizaron sobre las planicies de marea de la laguna Mar Chiquita descritas en los capítulos anteriores. Para comparar la dieta de peces y la predación por peces los muestreos y el experimento se realizaron en áreas apareadas de cangrejal/no cangrejal. Asumiendo las limitaciones sobre la inferencia, se seleccionaron dos áreas apareadas principalmente debido a limitaciones logísticas y a que estas áreas presentan las mismas alturas de marea y características ambientales similares extensivamente descritas en trabajos previos contrastando otros efectos de los cangrejos (e.g. Botto e Iribarne 1999, Botto *et al.* 2000, Escapa *et al.* 2004). Peces e infauna fueron muestreados en estas áreas en junio y diciembre de 2001 y enero, febrero y marzo de 2002.

Especies de peces y dietas dentro y fuera del cangrejal

Los peces fueron colectados en áreas similares apareadas (cangrejal/fuera) usando una red playera que fue arrastrada paralela a la costa cubriendo un área de 350 m² durante la marea alta. Las especies de peces más abundantes fueron preservadas en formalina al 5%. Los peces fueron medidos (largo total, precisión 0,05 mm) y sus tractos digestivos diseccionados y analizados bajo una lupa (20 x). Únicamente las especies con presas bentónicas en sus tractos digestivos fueron analizadas. Cada ítem presa fue identificado y contado. Diferencias entre áreas en el porcentaje de peces con estómagos vacíos fueron evaluadas con una prueba Z (Devore 2000).

Algunos peces presentan cambios ontogenéticos en el comportamiento de alimentación, cambiando de presas planctónicas a bentónicas a lo largo del crecimiento (Caillet *et al.*

1996). Para evaluar cambios en los ítems presa de acuerdo al tamaño de los peces, los peces fueron divididos en clases de tallas (<6; 6,1-8; 8,1-10; 10,1-12; >12 cm) y se calcularon las proporciones de peces consumiendo cada ítem para cada clase. Diferencias en la proporción de peces en las diferentes clases consumiendo presas bentónicas y pelágicas fueron evaluadas usando una prueba de Chi-cuadrado (Zar 1999). Cuando la hipótesis nula de falta de diferencias entre las proporciones fue rechazada, se utilizó una prueba tipo-Tukey de comparaciones múltiples para proporciones (Zar 1999).

Selección de presas infaunales

Para determinar si existe predación selectiva de presas infaunales por peces, la disponibilidad de presas dentro y fuera del cangrejal fue estimada mediante un muestreo de infauna durante las mismas semanas que los peces fueron colectados. Diez muestras (10 cm de diámetro, 5 cm de profundidad) fueron obtenidas de cada área y tamizadas a través de un tamiz de 0,5 mm de malla. Los organismos retenidos fueron identificados y cuantificados vivos bajo lupa (20 x). Para estimar la disponibilidad de presas pequeñas (e.g. copépodos harpacticoides, ostrácodos) 10 muestras de 2 cm de diámetro y 2 cm de profundidad fueron tomadas en cada área (dentro y fuera del cangrejal) y tamizadas con un tamiz de 0,1 mm de malla. Los organismos retenidos fueron preservados en formalina al 5% y teñidos con rosa de bengala para facilitar su visualización (Higgins y Thiel 1988). Las presas meiofaunales fueron identificadas y cuantificadas bajo lupa (40 x). Las densidades fueron comparadas entre meses y áreas con ANOVA de 2-vías de medidas repetidas (Zar 1999), usando tiempo (meses) como medida repetida. Cuando los supuestos de normalidad y homocedasticidad no se cumplían, se utilizaron transformaciones lineales (Underwood 1997). En caso de que se encontrara interacción significativa se utilizaron comparaciones planeadas (“planned comparisons”, Underwood 1997) para identificar la naturaleza de la interacción. La

selección de presas fue evaluada calculando índices de selección W_i (la relación del porcentaje consumido dividido por el porcentaje disponible para cada ítem particular), con sus respectivos límites de confianza de Bonferroni (Manly *et al.* 1993) para cada especie de pez y de presa. Se determinó el significado de la selección por debajo o por encima de lo esperado bajo la hipótesis de no selección. Cuando $W_i \pm$ límite de confianza se encontraba por encima o debajo de 1 se consideró que la presa fue consumida en proporciones más altas (positivamente seleccionada) o más bajas (negativamente seleccionada) que lo esperado por azar respectivamente.

Selección de tallas de poliquetos

Debido a que el poliqueto *Laeonereis acuta* es la presa infaunal más importante en el intermareal de Mar Chiquita (Palomo 2002, Palomo *et al.* 2004, resultados en éste Capítulo), se evaluó si los peces seleccionaban los poliquetos por tallas. Para ello se midió el largo total de los poliquetos de las muestras de infauna (precisión 0,01 mm). En el caso de que los individuos se encontraran rotos se procedió a medir sus mandíbulas bajo lupa (40 x, precisión 0,001 mm) y el largo total fue estimado utilizando los siguientes modelos de regresión lineal que relacionan el largo del poliqueto (LT) con el largo de sus mandíbulas (M):

$$\text{Fuera: } LT = -8,37 (\pm 2,06) + 92,76 (\pm 4,15) \cdot M \quad r^2 = 0,87$$

$$\text{Cangrejal: } LT = -14,95 (\pm 2,09) + 109,22 (\pm 4,1) \cdot M \quad r^2 = 0,90 \text{ (de Escapa } et al. 2004).$$

Estos mismos modelos fueron utilizados para estimar el largo de los poliquetos consumidos por los peces por medio de mediciones de pares de mandíbulas encontrados en los estómagos. La distribución de frecuencias de tallas de los poliquetos ingeridos por los peces en un área en particular (dentro o fuera del cangrejal) y mes de muestreo fue comparada con las distribuciones de tallas de los poliquetos disponibles en la misma área y

mes mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnov (Hollander y Wolfe 1999). Además, las tallas de los poliquetos consumidos en el cangrejal fueron comparadas con las de los poliquetos consumidos fuera utilizando la misma prueba estadística.

Efecto de la predación de peces sobre la infauna

Para evaluar diferencias en la predación de peces sobre organismos infaunales dependiendo de la presencia de cangrejales, se realizó un experimento de exclusión de peces dentro y fuera del cangrejal entre febrero y marzo de 2002. Dada la imposibilidad de encontrar mas de dos áreas similares apareadas lo suficientemente grandes como para establecer las clausuras y ser utilizadas como réplicas, el experimento se llevó a cabo usando una sola área apareada de cangrejal/fuera. El experimento consistió de tres tratamientos (con 5 réplicas cada uno): (1) exclusión de peces (cajas con 4 paredes), (2) control del efecto de caja (cajas con 2 paredes) y (3) control de experimento (áreas delimitadas sin cajas). Las clausuras (4 m² de área, 1,5 m de altura, sin fondo ni techo) fueron construidas utilizando red con malla de 1 cm de diámetro unidas en las esquinas por medio de argollas a varillas de PVC (3 cm de diámetro). Los bordes inferiores de las paredes de red se enterraron 20 cm en el sedimento y los superiores fueron equipados con boyas con el fin de mantener las cajas extendidas durante la marea alta pero bajas con la marea baja. Este diseño de clausura permitió el acceso y predación por aves durante la marea baja dentro de las clausuras (obs. per.) por lo que cualquier efecto observado pudo atribuirse a la predación por peces.

Al cabo de un mes se tomaron muestras de infauna de cada unidad experimental utilizando el método descrito arriba. Diferencias en las abundancias de poliquetos entre tratamientos dentro y fuera del cangrejal fueron evaluadas con ANOVA de una vía (Zar 1999).

Debido a que la densidad de peces es mayor en el cangrejal (ver Capítulo III), las diferencias en el número de poliquetos consumidos por individuo dentro y fuera del cangrejal fueron evaluadas con prueba de t (Zar 1999). De esta manera fue posible identificar si las diferencias en el efecto de predación entre áreas eran debidas a las diferentes densidades de peces, las tasas de consumo o a ambos factores.

RESULTADOS

Especies de peces y dietas dentro y fuera del cangrejal

Las especies de peces numéricamente más importantes que fueron encontradas consumiendo organismos infaunales fueron juveniles de pejerrey (*Odontesthes argentinensis*), de corvina rubia (*Micropogonias furnieri*) y de bagre (*Pimelodella laticeps*).

O. argentinensis estuvo presente en el área de estudio desde junio de 2001 a enero de 2002. El porcentaje de individuos con estómagos vacíos fue menor dentro del cangrejal que fuera (Tabla IV. 1). Además, se observó un cambio en la dieta con la talla (cangrejal $\chi^2=33,588$, $df=4$, $P < 0,001$; fuera $\chi^2=24,576$, $df=4$, $P < 0,001$). Las comparaciones múltiples mostraron que en el cangrejal la proporción de peces menores a 8 cm consumiendo presas bentónicas difería de aquellos mayores a 8 cm, mostrando un incremento en la proporción con la talla (Fig. IV. 1a). Fuera del cangrejal una diferencia similar fue observada con peces mayores a 12 cm (Fig. IV. 1a).

M. furnieri, fue capturada desde diciembre de 2001 a marzo de 2002. Ninguno de los individuos colectados en el cangrejal presentó el estómago vacío, mientras que el porcentaje de individuos con estómagos vacíos fuera del cangrejal varió entre 0% y 14,9% (Tabla IV. 1). No se observaron cambios en la dieta en relación a la talla (cangrejal $\chi^2=$

8,537, $df=4$, $P=0,156$; fuera $\chi^2=5,631$, $df=4$, $P=0,257$), el 85% de los peces analizados consumió presas bentónicas independientemente de la talla (Fig. IV. 1b).

P. laticeps estuvo presente en febrero y marzo 2002. El porcentaje de individuos de esta especie con estómagos vacíos fue siempre mayor fuera del cangrejal (Tabla IV. 1). Dado el estrecho rango de tallas (4,5 a 7,9 cm) de los peces capturados, no se evaluaron cambios en la dieta con el tamaño. Sin embargo sus estómagos sólo contuvieron presas bentónicas.

Selección de presas infaunales

Los ítem presa infaunales mas comúnmente disponibles fueron los poliquetos *L. acuta* y *Neanthes succinea*, ostrácodos y copépodos harpacticoídes. Durante junio de 2001 se encontraron además anfípodos. El ANOVA de medidas repetidas indicó una interacción entre hábitat y meses en las densidades de *L. acuta* (Tabla IV. 2). Las comparaciones múltiples mostraron que esta especie fue más abundante en junio de 2001 que en los otros meses (Fig. IV. 2a). Mientras que en junio de 2001 y enero de 2002 las abundancias de esta especie fueron más altas en el cangrejal, en diciembre de 2001 y febrero y marzo de 2002 fueron más altas fuera del cangrejal. *N. succinea* se encontró solo ocasionalmente y en muy bajas densidades como para realizar un ANOVA (Fig. IV. 2b). Las abundancias de ostrácodos y copépodos variaron entre meses (Tabla IV. 2). Las abundancias de ostrácodos fueron más altas en febrero de 2002 (Fig. IV. 2c), mientras que las de copépodos fueron máximas en enero de 2002 (Fig. IV. 2d).

Debido a que *O. argentinensis* presentó un cambio en la dieta a los 8 cm (Fig. IV. 1a), la selección de dieta fue analizada para individuos mayores y menores a 8 cm por separado. Los índices de selección de dieta (W_i) de *O. argentinensis* menores a 8 cm capturados en junio de 2001 indicaron selección positiva de anfípodos, negativa de ostrácodos y copépodos y no selección para *L. acuta* y *N. succinea* dentro y fuera del cangrejal. En

diciembre de 2001 y enero de 2002 todos los ítems presa fueron consumidos en proporciones más bajas que las esperadas por azar (Fig. IV. 3a).

Los índices W_i para *O. argentinensis* mayores a 8 cm capturados en junio de 2001 indicaron una selección positiva para *L. acuta* y anfípodos dentro y fuera del cangrejal, selección positiva de *N. succinea* fuera del cangrejal pero no selección para esta especie dentro del cangrejal. Todos los otros ítems no fueron seleccionados ni dentro ni fuera del cangrejal (Fig. IV. 3b). En diciembre de 2001, la selección sobre *L. acuta* y *N. succinea* no fue significativa, pero hubo selección negativa de ostrácodos y copépodos dentro y fuera del cangrejal (Fig. IV. 3b). En enero de 2002 hubo selección negativa de todos los ítems excepto de *L. acuta* que no mostró selección fuera del cangrejal (Fig. IV. 3b).

Para los individuos de *M. furnieri* colectados en diciembre de 2001 no se observó selección significativa de *L. acuta* pero si de *N. succinea*, ostrácodos y copépodos que fueron consumidos por debajo de los valores esperados (Fig. IV. 3c). En enero de 2002, sin embargo, se observó una selección positiva sobre *L. acuta* fuera del cangrejal, no selección de *N. succinea* y selección negativa de ostrácodos y copépodos. En febrero de 2002 la selección de presas fue igual dentro y fuera del cangrejal: *L. acuta* fue positivamente seleccionado, ostrácodos y copépodos fueron negativamente seleccionados, y *N. succinea* no fue seleccionado. En marzo de 2002, *L. acuta* fue positivamente seleccionado en el cangrejal, mientras que *N. succinea*, ostrácodos y copépodos fueron negativamente seleccionados (Fig. IV. 3c).

La selección de presas por *P. laticeps* en febrero de 2002 fue analizada solamente en el cangrejal debido al bajo número de individuos capturados fuera del cangrejal (n= 2). Este análisis mostró no selección de *L. acuta*, selección positiva de copépodos y negativa de ostrácodos y *N. succinea*. En marzo, ostrácodos, copépodos y *N. succinea* fueron

negativamente seleccionados, mientras que *L. acuta* fue positivamente seleccionado en el cangrejal y no seleccionado fuera (Fig. IV. 3d).

Selección de tallas de poliquetos

O. argentinensis se alimentó de poliquetos más grandes que las tallas disponibles en ambas áreas y los poliquetos ingeridos en el cangrejal fueron más chicos que los ingeridos fuera del cangrejal (Fig. IV. 4a). *M. furnieri* consumió poliquetos más largos que los disponibles en diciembre y febrero fuera del cangrejal, y en enero en el cangrejal (Fig. IV. 4b). Durante diciembre, enero y febrero los poliquetos consumidos por esta especie en el cangrejal fueron más largos que los consumidos fuera, pero en marzo se observó el patrón opuesto (Fig. IV. 4b). En marzo, *P. laticeps* consumió poliquetos de longitudes mayores fuera del cangrejal que en el cangrejal y no se observaron diferencias entre las tallas de los poliquetos consumidos y los disponibles en ninguna de las dos áreas (Fig. IV. 4c).

Efecto de la predación de peces sobre la infauna

L. acuta fue la única especie de poliqueto lo suficientemente abundante en ambas áreas como para permitir un análisis estadístico de los efectos del experimento. La predación por peces tuvo un efecto significativo sobre *L. acuta* en el cangrejal ($F= 8$, $gl= 2$, $P= 0,006$). La abundancia de *L. acuta* fue mayor en las cajas de exclusión de peces que en los controles (Fig. IV. 5a) mientras que no hubo evidencias de efecto de cajas. En contraste la predación por peces no tuvo efectos fuera del cangrejal ($F= 0,315$, $gl= 2$, $P= 0,736$; Fig. IV. 5b).

Durante el período de este trabajo, una mayor abundancia de *L. acuta* fue observada en los estómagos de *O. argentinensis* y *P. laticeps* capturados en el cangrejal que fuera del cangrejal ($t_{0,05; 101}= 1,984$, $P< 0,001$; $t_{0,05; 83}= 1,989$, $P< 0,001$; respectivamente; Fig. IV. 6). La cantidad de poliquetos ingeridos por *M. furnieri* durante este período no difirió entre áreas ($t_{0,05; 278}= 1,968$, $P= 0,080$; Fig. IV. 6).

DISCUSION

Los resultados presentados en este capítulo muestran que la interacción entre peces juveniles y sus presas bentónicas es modificada por la presencia de cangrejos cavadores. Diferencias en el porcentaje de estómagos vacíos, selección de presas, selección de tallas de poliquetos, cantidad de poliquetos consumida por peces y el efecto de predación entre áreas con y sin cuevas de cangrejos son evidencias de esta modificación.

Estudios previos han mostrados que la predación sobre presas infaunales durante la marea baja decrece en áreas con cangrejos. Tanto las aves playeras como las hormigas (*Solenopsis richteri*) tienen efectos negativos sobre las densidades y distribución de frecuencia de tallas de poliquetos mayormente en áreas intermareales sin cuevas (Palomo *et al.* 2003b, c, Escapa *et al.* 2004). Pero los resultados presentados en este Capítulo muestran el patrón opuesto cuando el intermareal es inundado por la marea y los peces son los predadores. Mas allá de que las especies de peces analizadas tienen diferentes morfologías y posición de la boca, y consecuentemente sus habilidades para alimentarse y penetrar el sedimento son diferentes (Wootton 1991) todos mostraron un mayor consumo de presas bentónicas en el cangrejal. El porcentaje de peces con estómagos vacíos fue más bajo y el número de poliquetos consumido por individuo fue más alto en el cangrejal. *O. argentinensis* y *P. laticeps* consumieron poliquetos más grandes fuera del cangrejal, mientras que *M. furnieri* consumió poliquetos más grandes en el cangrejal. Además, el experimento de exclusión mostró que la predación por peces decreció significativamente la densidad de poliquetos solamente en el cangrejal. Este efecto es probablemente debido a que la densidad de peces es más alta en el cangrejal (Capítulo III) pero también porque el consumo *per capita* es más alto dentro del cangrejal. Así, la presencia de cangrejos, cuevas de cangrejos o disturbio generado por la actividad de los cangrejos parecen interferir con

algunas de las habilidades para predar (e.g. movimiento a través del hábitat, detección de presas, captura de presas) en aves playeras y hormigas pero facilita alguna de estas habilidades en los peces.

El efecto de la predación por peces también es diferente entre especies de peces. *O. argentinensis* y *P. laticeps* consumieron mas poliquetos en el cangrejal y consumieron preferentemente poliquetos más pequeños dentro que fuera del cangrejal, pero su ocurrencia no estuvo solapada en el tiempo. La ocurrencia de *M. furnieri* estuvo solapada con ambas especies y, aunque la cantidad de poliquetos consumidos por pez no varió entre áreas, en el cangrejal todos los peces tuvieron presas en sus estómagos y consumieron poliquetos más largos que fuera del cangrejal. De esta manera, los recursos parecen estar partidos entre especies de peces y tallas de poliquetos; mientras que las especies de peces que predan sobre las mismas tallas de poliquetos no se solapan en el tiempo, las especies que predan sobre diferentes tallas sí.

Además, el análisis de selección no estuvo relacionado con la abundancia de presas. *O. argentinensis* de ambas tallas seleccionaron anfípodos durante junio en ambas áreas, el único mes en el que esta presa fue encontrada. *O. argentinensis* mayores a 8 cm también seleccionaron *L. acuta* en ambas áreas y *N. succinea* fuera del cangrejal. Todos los otros no se alimentaron selectivamente de ninguna presa. Ostrácodos y copépodos parecen ser ítems ocasionales, ya que la mayoría de los meses fueron seleccionados en contra. *M. furnieri* mostró selección positiva sobre *L. acuta*, pero este patrón varió entre hábitat y meses. Este predador también consumió ostrácodos y copépodos pero de nuevo parecen ser presas ocasionales. Finalmente, *P. laticeps* seleccionó copépodos en febrero y *L. acuta* en marzo, ambos en el cangrejal. Los tres predadores seleccionaron positivamente diferentes presas en

diferentes áreas y meses y ninguno de ellos tuvo relación con la disponibilidad de presas, excepto con los pejerreyes y anfípodos en junio.

La pregunta que surge ahora es cómo *C. granulatus* puede facilitar la predación por peces sobre presas bentónicas? Diversas hipótesis han sido propuestas para explicar diferencias de predación entre hábitat. A continuación se discutirán: (1) diferencias en las densidades de presas, (2) diferencias en el comportamiento de presas, (3) disrupción por infauna durante la marea alta, (4) calidad de las presa, y (5) diferencias en la dureza del sedimento, como posibles mecanismos para explicar los resultados.

La abundancia de presas es uno de los factores que pueden alterar las tasas de consumo del predador (e.g. Seitz *et al.* 2001). Durante este estudio las densidades de presas no fueron diferentes entre áreas, sin embargo algunos estudios han reportado altas abundancias de poliquetos en el cangrejal (Botto e Iribarne 1999; Palomo *et al.* 2003c). Este aumento en las abundancias de poliquetos en el cangrejal ocurre frecuentemente después del verano cuando grandes cantidades de aves migratorias, las cuales utilizan el área como sitio de descanso y forrajeo durante su migración hacia el hemisferio norte, han disminuido las densidades de poliquetos fuera de cangrejal (Palomo *et al.* 2003c). Dado que los cangrejales contienen abundancias de peces más altas que fuera del cangrejal independientemente de la estación (Capítulo III) y el efecto de predación por peces es más alto en el cangrejal independientemente de la densidad de poliquetos este factor no parece determinar el efecto de predación más alto en el cangrejal.

El comportamiento de las presas también puede influenciar la eficiencia del predador (e.g. Sih y Ziemba 2000). El comportamiento de alimentación de los poliquetos es diferente entre áreas con y sin cuevas de cangrejos. Sus movimientos verticales durante el ciclo de marea son de mayor magnitud fuera que dentro del cangrejal. *L. acuta* migra hacia una

posición mas profunda durante la marea baja y retorna a las capas superiores del sedimento con la marea alta (Escapa *et al.* 2004), dejando largas huellas de alimentación en el sedimento fuera del cangrejal (Palomo *et al.* 2004). En el cangrejal pasan la mayor parte del tiempo enterrados a profundidades intermedias. Este comportamiento ha sido interpretado como una respuesta para evitar la desecación (Escapa *et al.* 2004) y maximizar su eficacia como comedor de depósito dada las diferencias en la distribución a profundidad de la materia orgánica entre áreas (Palomo *et al.* 2004). En base a este comportamiento no se puede predecir que la predación durante la marea alta fuera a ser más alta en el cangrejal.

La disrupción de la infauna durante la marea alta y su consecuente incremento en la disponibilidad para los predadores cuando la planicie se encuentra bajo agua puede ser otra posible explicación. Los fondos blandos de los estuarios pueden experimentar diversas fuerzas erosivas, así, muchos organismos infaunales que viven cerca de la superficie pueden ser arrastrados fuera del sedimento (Little 2000). En estuarios con macro mareas esta erosión es mayormente causada por erosión por el oleaje. En estuarios con micromareas, la presencia de organismos cavadores en algunos casos puede contribuir a la erosión del sedimento por eyección de sedimento a la columna de agua (Posey 1990, Rowden *et al.* 1998). Sin embargo *C. granulatus* parece estabilizar el sedimento y, además, Mar Chiquita se encuentra dominado por un régimen de micro mareas y es un sitio muy reparado. Así, este mecanismo no parece determinar una alta predación por peces en el cangrejal.

Diferencias en la calidad de presas podría ser otra causa. La calidad nutricional del alimento es de importancia obvia, y la necesidad de mantener una dieta de suficiente energía fuerza a los consumidores a desplegar una remarcada selectividad en la alimentación (Stephens y Krebs 1986). Sin embargo muy pocos estudios han indagado

sobre la selección por peces de presas con diferentes calidades nutricionales o ganancia energética (Norton y Cook 1999). Hay algunos ejemplos sobre el forrajeo de peces gasterósteos (e.g. *Gasterosteus aculeatus* y *Spinachia spinachia*) en donde las presas con mayores beneficios energéticos fueron seleccionadas (Kislalioglu y Gibson, 1976; Ibrahim y Huntingford, 1989), y con dos peces herbívoros, *Cebidichthys violaceus* y *Xiphister mucosus* (Sticheidae), donde las algas con alto valor energético eran preferidas (Neighbors y Horn 1991). Los cangrejales ofrecen presas de mejor calidad, al menos esto se ha encontrado en poliquetos menores a 4,5 cm (Palomo *et al.* 2004). La bioturbación por parte de los cangrejos lleva a un incremento del contenido de materia orgánica en la columna de sedimento, así los poliquetos que se alimentan en el sedimento del cangrejal tienen mejor condición física (Palomo *et al.* 2004), y consecuentemente resultan en presas de mejor calidad. Esto podría explicar porque los poliquetos pequeños fueron consumidos en mayor porcentaje en el cangrejal, pero ninguna predicción puede hacerse sobre poliquetos más grandes. De esta manera, la predación por peces podría ser mayor en el cangrejal debido a que estas áreas ofrecen presas de mejor calidad pero, al momento, esto es únicamente aplicable a poliquetos pequeños.

Finalmente, la dureza del sedimento puede también afectar la presión de predación sobre organismos infaunales. La reducción en la penetrabilidad del sedimento puede reducir la tasa de encuentro de presas comparando la misma densidad de presas en un sedimento fácilmente penetrable (Seitz *et al.* 2001). Por ejemplo las aves playeras evitan forrajear en intermareales de fondos blandos con altos contenidos de arena pero se alimentan eficientemente en áreas cercanas con bajos contenidos de arena (Quammen 1982). La almeja *Mya arenaria* está sujeta a una alta mortalidad por predación por el cangrejo *Callinectes sapidus* en sedimentos más barrocos que arenosos (Lipcius y Hines 1986). La

abundancia de peces y la predación también se ha observado más alta en áreas con baja proporción de arena (Quammen 1984). En el cangrejal el sedimento es más blando (Escapa *et al.* 2004) con una proporción de arena más baja que fuera del cangrejal y homogénea a través del intermareal (Botto e Iribarne 2000). Así la predación por peces podría ser más alta en el cangrejal debido a que el costo de capturar presas es más bajo en sedimentos más blandos.

Sobre la base de estas evidencias, la mayor predación por peces sobre presas bentónicas encontrada en el cangrejal podría deberse a que en el cangrejal habría presas de mejor calidad y por eso los peces preferirían forrajear en estas áreas, y además porque en el cangrejal el sedimento es más blando y el costo de capturar una presa en estas áreas sería menor. El efecto indirecto sobre la calidad de las presas a través de modificaciones en la materia orgánica del sedimento combinado con el efecto en la granulometría y consecuentemente sobre la penetrabilidad del sedimento, podrían llevar a la bioturbación por cangrejos a facilitar la predación de presas bentónicas por peces. Este podría ser un fenómeno común en otros estuarios con similares características. Los crustáceos cavadores son comúnmente un importante componente de diversas comunidades bentónicas marinas (e.g. *Callianassa* y *Upogebia*; Callianassidae; Posey 1986; Dobbs y Guckert 1988; Posey *et al.* 1991). Ellos también tienen fuertes efectos sobre las características del sedimento y la comunidad bentónica (Dobbs y Guckert 1988, Murray *et al.* 2002). De esta manera, estos organismos podrían estar influenciando las interacciones entre los predadores y sus presas bentónicas.

El efecto de los organismos bioturbadores puede ser más amplio y más complejo de lo esperado, afectando las interacciones predador-presa con diferente magnitud y dirección. En la laguna costera de Mar Chiquita, la presencia de cuevas de cangrejo interfiere la

predación por aves y hormigas, pero parece facilitar la predación por peces. Así las fuerzas de predación en el intermareal cambian espacialmente a través del ciclo de marea dependiendo de las especies de predadores y también sobre la presencia de cuevas de cangrejos. Este es un buen ejemplo para ilustrar que las interacciones predador-presa son potencialmente modificadas por la actividad de organismos bioturbadores, pero el resultado de esta modificación es variable dependiendo de los mecanismos mediados por los bioturbadores entre cada especie particular de predador y presa.

Tabla IV. 1. Porcentaje de peces juveniles con estómagos vacíos capturados dentro y fuera de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus* en junio y diciembre de 2001 y enero, febrero y marzo de 2002. El porcentaje de peces con estómagos vacíos fue mayor fuera del cangrejal en todos los casos ($Z_{0,01} = 2,33$), excepto para *M. furnieri* en diciembre y enero.

	CANGREJAL		FUERA	
	n analizado	Estómagos vacíos (%)	n analizado	Estómagos vacíos (%)
<i>Odontesthes argentinensis</i>				
Junio	120	8,3	195	20,5
Diciembre	78	30,8	33	57,6
Enero	30	16,7	15	40,0
<i>Micropogonias furnieri</i>				
Diciembre	11	0	21	0
Enero	27	0	5	0
Febrero	74	0	64	6,25
Marzo	11	0	74	14,9
<i>Pimelodella laticeps</i>				
Febrero	25	12	3	33,3
Marzo	57	0	36	2,8

Tabla IV. 2. Resultados del análisis de varianza (ANOVA) de dos vías de medidas repetidas comparando las abundancias de *Laeonereis acuta*, ostrácodos y copépodos harpacticoides entre hábitats (cangrejales de *Chasmagnathus granulatus* vs. áreas sin cuevas) y meses muestreados.

Fuentes de variación	gl	MS	F	P
<i>Laeonereis acuta</i>				
Habitat x Mes	4	2,881	6,838	< 0.001
<i>Ostrácodos</i>				
Habitat	1	264.004,200	2,620	0,144
Mes	4	35.920,180	4,010	0,009
Habitat x Mes	4	12.902,420	1,440	0,243
<i>Copépodos</i>				
Habitat	1	2,880	1,175	0,310
Mes	4	5,320	3,129	0,028
Habitat x Mes	4	2,280	1,341	0,276

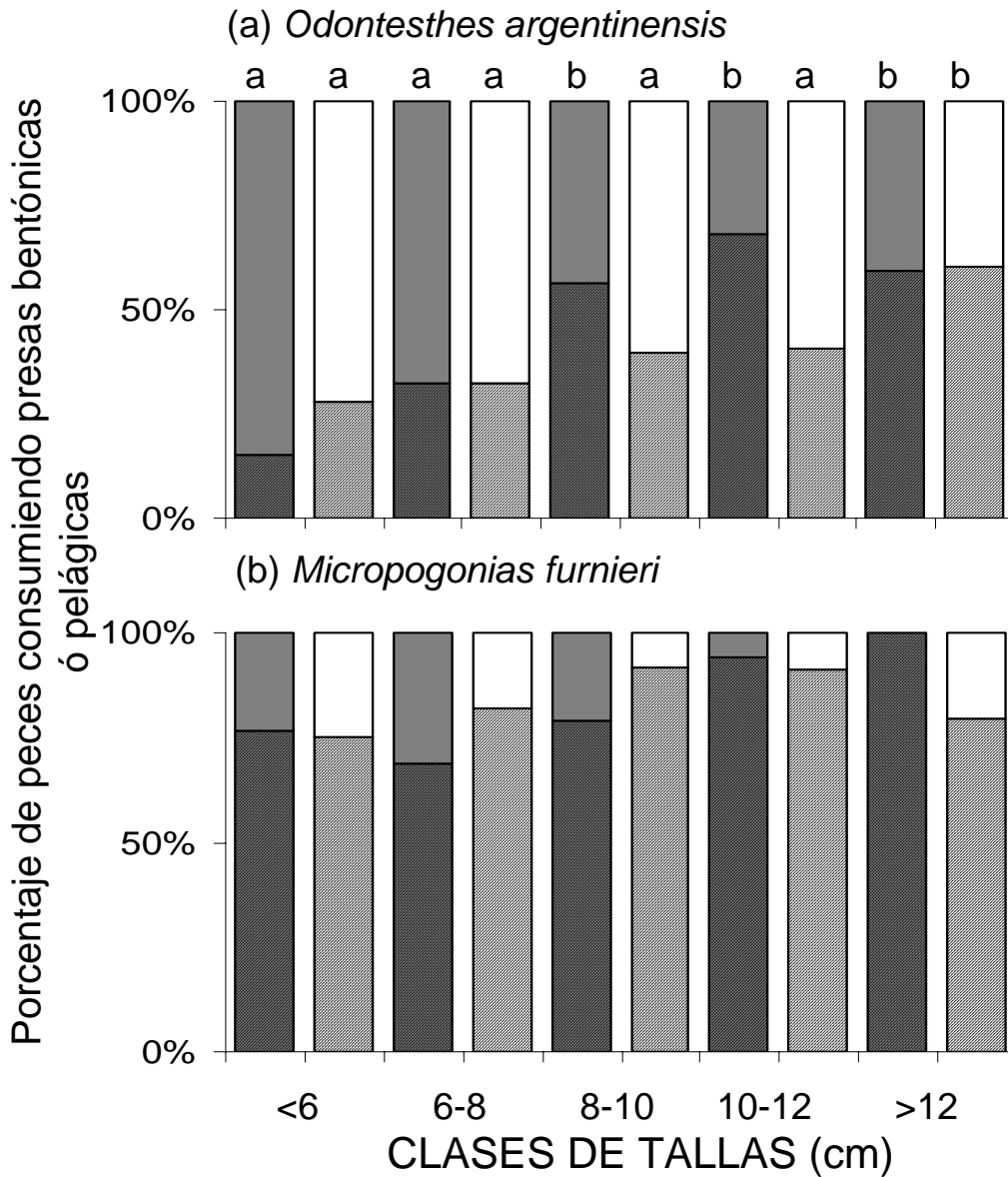


Fig. IV. 1. Porcentaje de presas bentónicas (barras lisas; poliquetos, ostrácodos, copépodos harpacticoides) y pelágicas (barras rayadas; cladóceros, larvas de cangrejos) encontradas en contenidos gástricos de (a) *Odontesthes argentinensis* y (b) *Micropogonias furnieri* capturados dentro (barras grises) y fuera (barras blancas) de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus*. Letras diferentes indican diferencias en la proporción de peces de diferentes tallas predando sobre organismos bentónicos (prueba tipo-Tukey de comparaciones múltiples entre proporciones).

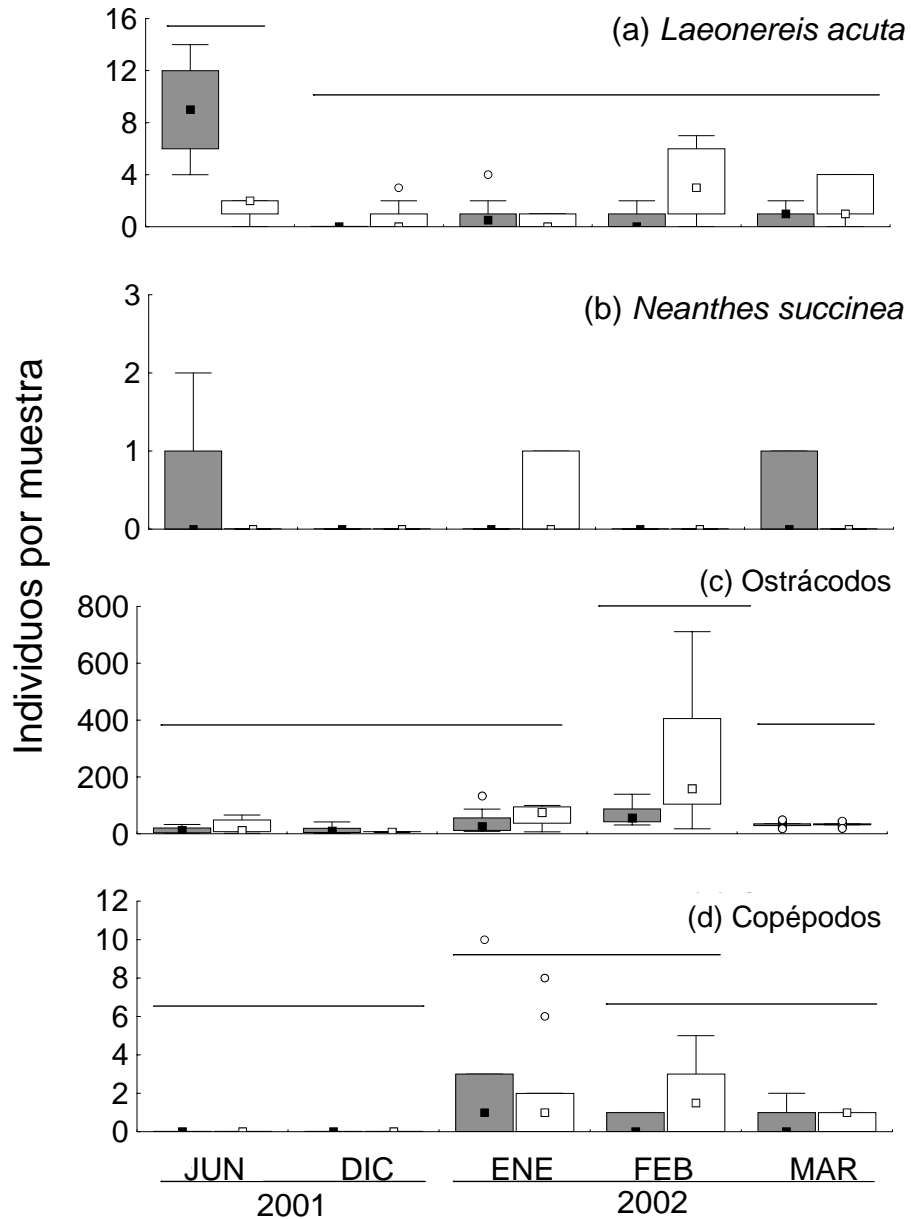


Fig. IV. 2. Abundancia de presas infaunales (*Laeonereis acuta*, *Neanthes succinea*, ostrácodos, y copépodos harpacticoides) dentro (cajas grises) y fuera (cajas blancas) de cangreiales de *Chasmagnathus granulatus*. De aquí en adelante los límites en las cajas indican el 75^{to} y el 25^{to} percentil, las líneas representan el 10^{mo} y el 90^{mo} percentil, los cuadrados dentro de las cajas indican medianas y los círculos indican valores superiores al 90^{mo} percentil (outliers). Las líneas indican ausencia de diferencias ($p > 0,05$, prueba de Tukey).

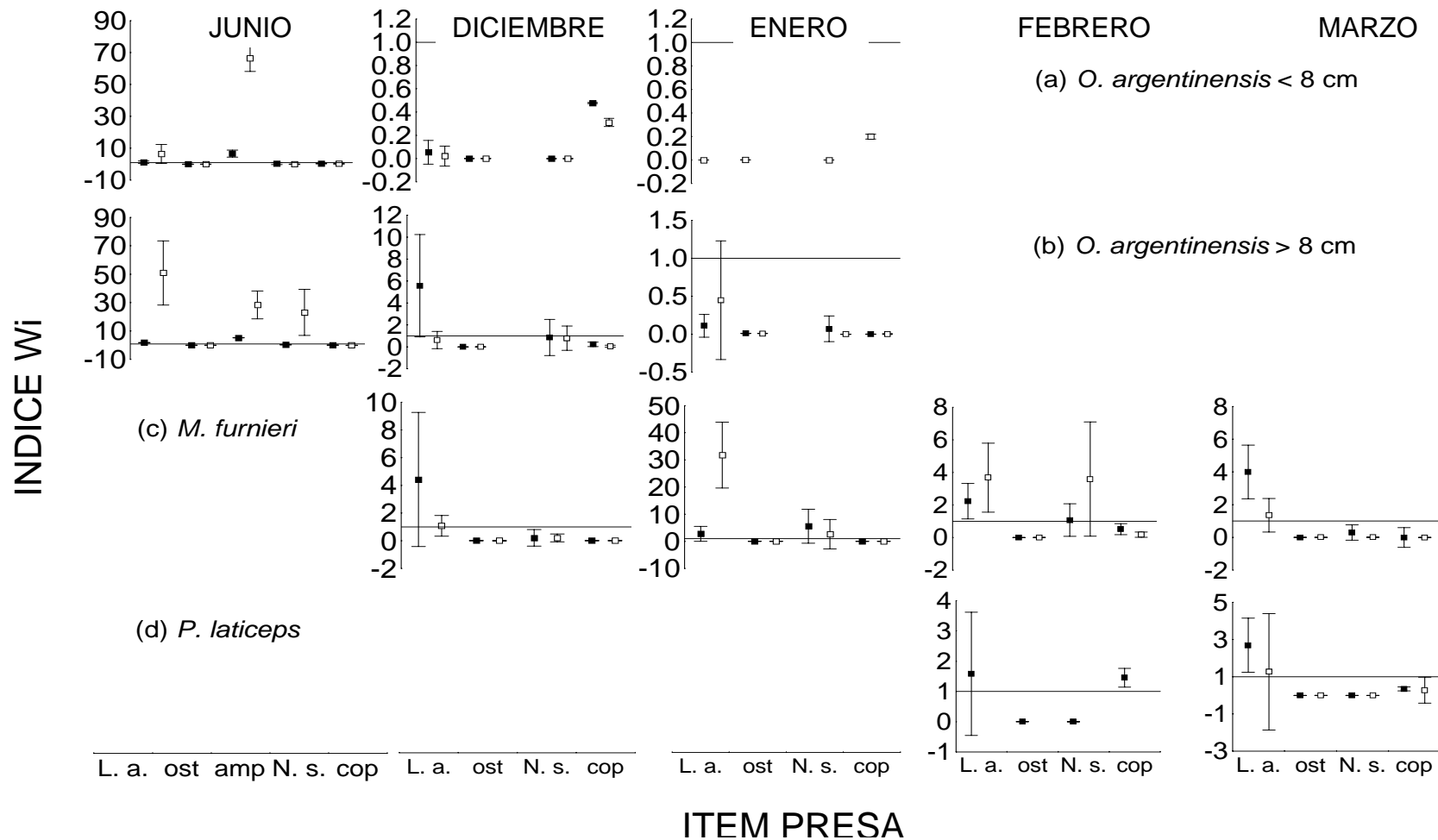


Fig. IV. 3. Indices $W_i \pm$ límites de confianza para selección de presas bentónicas por peces juveniles de (a) *Odontesthes argentinensis* < 8 cm., (b) *Odontesthes argentinensis* > 8 cm., (c) *Micropogonias furnieri* y (d) *Pimelodella laticeps* capturados dentro (cuadrados negros) y fuera (cuadrados blancos) de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus*. Las presas bentónicas son: L. a.: *Laeonereis acuta*, ost: ostrácodos, amp: amfípodos, N. s.: *Neanthes succinea*, cop: copéodos.

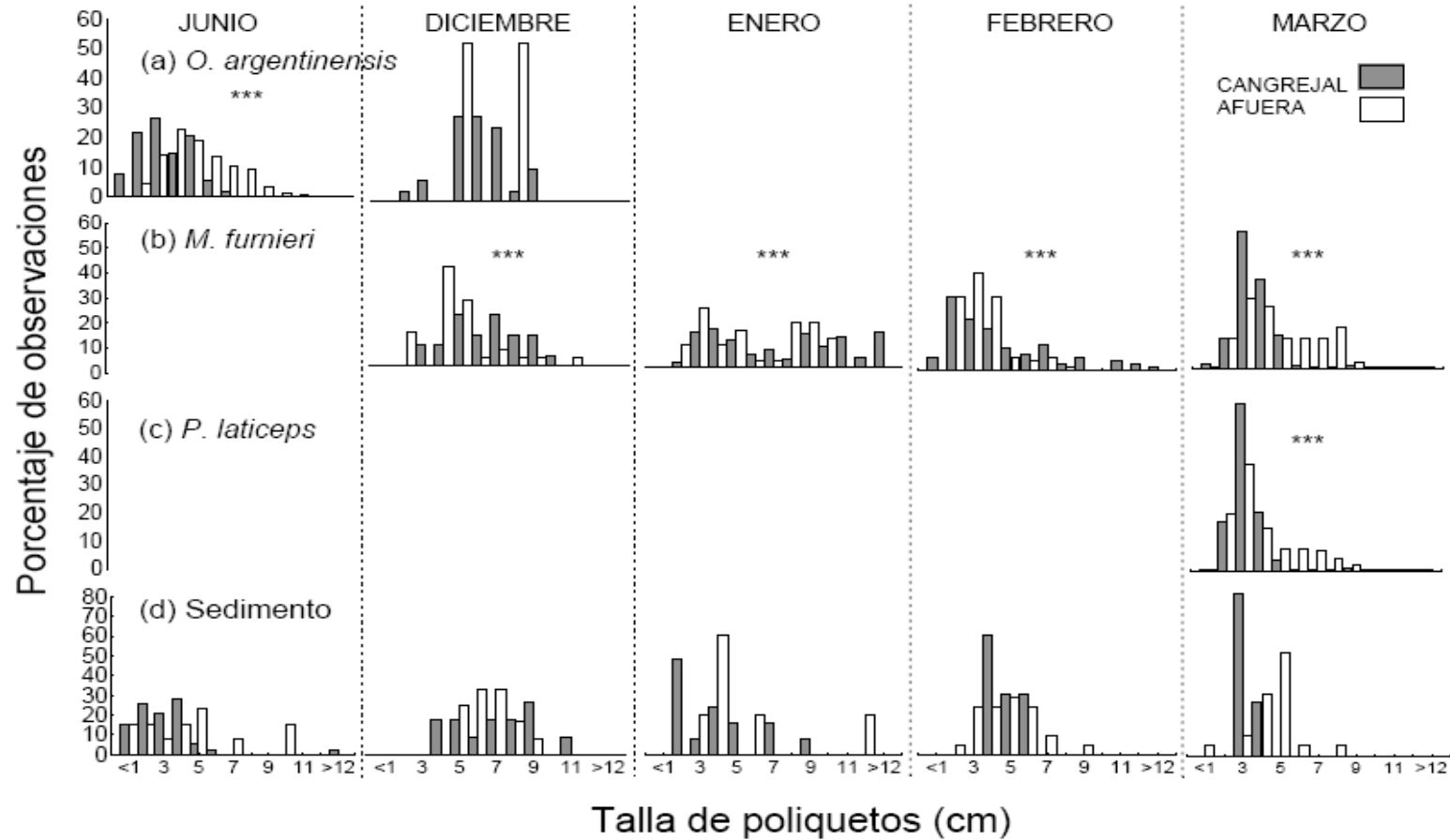


Fig. IV. 4. Distribución de frecuencia de tallas de *Laeonereis acuta* encontrados en contenidos gástricos de (a) *Odontesthes argentinensis*, (b) *Micropogonias furnieri* y (c) *Pimelodella laticeps* y encontrados en el sedimento (d). Las barras grises representan tallas de poliquetos encontrados dentro de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus* o en el contenido gástrico de peces capturados en estas áreas y las barras blancas representan poliquetos encontrados fuera de cangrejales o en contenidos gástricos de peces capturados dentro de estas áreas. Los asteriscos indican diferencias en las distribuciones de tallas entre áreas (prueba de Kolmogorov-Smirnov).

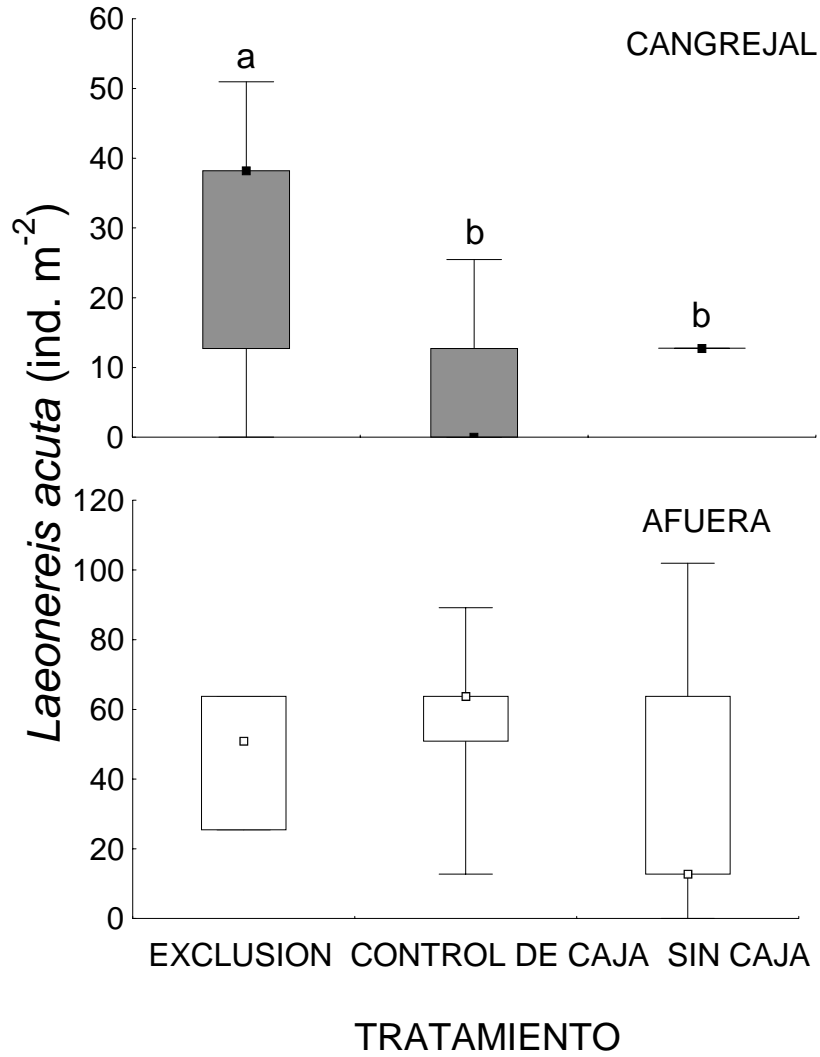


Fig. IV. 5. Abundancia del poliqueto *Laeonereis acuta* dentro (cajas grises) y fuera (cajas blancas) de cangrejales *Chasmagnathus granulatus* bajo tres tratamientos: exclusión de peces (cajas completas con 4 paredes), control de caja (cajas incompletas con 2 paredes) y control del experimento (áreas sin cajas). Letras diferentes indican diferencias entre tratamientos (ANOVA de una vía).

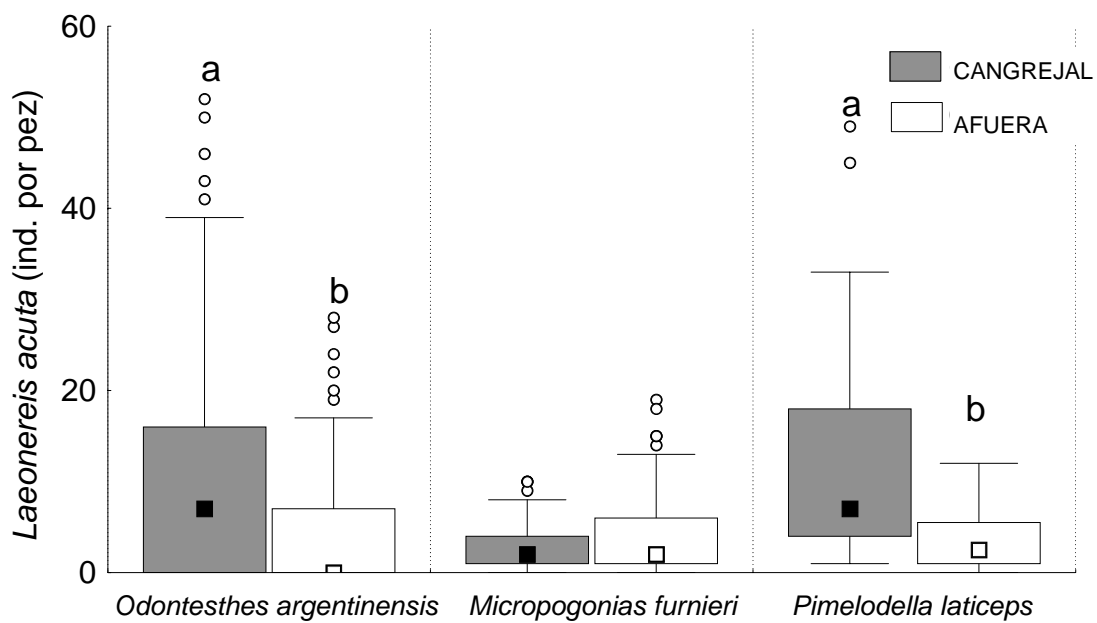


Fig. IV. 6. Número de poliquetos (*Laeonereis acuta*) encontrados en los contenidos gástricos de *Odontesthes argentinensis*, *Micropogonias furnieri* y *Pimelodella laticeps* capturados dentro (cajas grises) y fuera (cajas blancas) de cangrejales de *Chasmagnathus granulatus*. Letras diferentes indican diferencias entre áreas (prueba de *t*).

CONCLUSIONES GENERALES

CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados de esta tesis muestran que los efectos de los organismos bioturbadores pueden transmitirse a la columna de agua modificando la distribución y abundancia de los organismos nectónicos. Tanto las interacciones directas observadas entre *Chasmagnathus granulatus* y *Cyrtograpsus angulatus*, así como las indirectas entre *C. granulatus* y los peces juveniles son evidencia de esto.

Los resultados de los Capítulos I y II mostraron que existe una fuerte interacción competitiva entre *C. granulatus* y *C. angulatus*. En esta interacción, *C. granulatus* parece ser la especie dominante, ya que limita la distribución de *C. angulatus* y afecta sus características poblacionales. Como se hipotetizó, estas especies demostraron ser similares en sus efectos sobre el sedimento y sobre las abundancias de infauna. Esta similitud en la utilización y modificación de los recursos, además de la semejanza en sus historias de vida, crea el escenario propicio para que la competencia entre estas dos especies tenga lugar. Es interesante destacar que hay muy pocos ejemplos que muestran que la competencia por espacio pueda ser una interacción importante en intermareales de fondos blandos. En general, se argumenta que la tridimensión de los sedimentos blandos relaja la intensidad de la competencia debido a que los organismos pueden ocupar diferentes profundidades aumentando el espacio disponible. En este caso, *C. angulatus* queda limitado a utilizar aquellas áreas que no son ocupadas por *C. granulatus* en el submareal y sin formación de cuevas. Este estudio, es un ejemplo de que si existen especies similares en la utilización del recurso espacio, y si ese espacio es limitado, la competencia por espacio puede tener lugar en intermareales de fondos blandos. En este caso, la tridimensionalidad del sedimento no ayuda a relajar la competencia.

Posiblemente, esto se deba a que dos o más individuos no pueden construir cuevas en una misma área a diferentes profundidades, por lo que el espacio por el que se compite para construir cuevas podría considerarse bidimensional.

Los Capítulos III y IV mostraron que la bioturbación puede afectar la conexión entre el bentos y la columna de agua. Estos resultados resultan novedosos en dos sentidos. Primeramente, muestran que en ambientes no vegetados la presencia de organismos bioturbadores puede ser un factor importante que afecta la distribución y abundancia de peces juveniles. En segundo lugar, los resultados del Capítulo IV, muestran como la dirección de los efectos indirectos pueden cambiar bajo distintos escenarios: la presencia de cuevas de *C. granulatus* interfiere la predación por aves y hormigas durante la marea baja, pero parece facilitar la predación por peces durante la marea alta. De esta manera, las fuerzas de predación en el intermareal que afectan la distribución y abundancia de las presas infaunales, en particular la del poliqueto *Laeonereis acuta*, cambian espacialmente a través del ciclo de marea dependiendo de las especies de predadores y también de la presencia de cuevas de cangrejos. Esto además resalta la importancia de considerar todas las interacciones predadores-presas en sistemas con múltiples predadores. Este es un buen ejemplo para ilustrar que las interacciones predador-presa pueden ser potencialmente modificadas por la actividad de organismos bioturbadores, pero el resultado de esta modificación es variable dependiendo de los mecanismos mediados por los bioturbadores entre cada especie particular de predador y presa.

En base a lo estudiado durante esta tesis, surgen preguntas que serían interesantes responder. Con respecto a la interacción entre *C. granulatus* y *C. angulatus* sería importante realizar estudios de comportamiento que ayuden a esclarecer de manera

detallada los mecanismos por los que *C. granulatus* desplaza a *C. angulatus*. También sería interesante evaluar si el éxito reproductivo de *C. angulatus* difiere entre individuos que viven bajo diferentes situaciones: formando cangrejales monoespecíficos o de forma errante en el submareal compartiendo el hábitat con *C. granulatus*. Esto permitiría conocer cual sería el efecto de *C. granulatus* en la regulación de del crecimiento poblacional de *C. angulatus*.

En cuanto a las interacciones con los peces juveniles, sería interesante ahondar en los mecanismos que están involucrados en el uso de hábitat de peces planctívoros. Sería importante evaluar la hipótesis de que en el cangrejal hay una mayor oferta de alimento debido a la resuspensión de organismos bentónicos (e.g. otrácodos, copépodos) y de materia orgánica. Además, sería interesante estudiar la ocurrencia de los patrones encontrados en las distribuciones y abundancias de peces en Mar Chiquita en otros estuarios con cangrejales, donde otras variables que afectan la distribución de estos peces (e.g. amplitud de marea, salinidad, concentración de nutrientes) sean diferentes de manera de evaluar la fuerza de los distintos factores y, sobretodo, de las interacciones de los factores en la estructuración de la comunidad de peces juveniles en los estuarios.

En resumen, los resultados presentados en esta tesis evidencian que el efecto de los organismos bioturbadores puede ser más amplio y más complejo de lo esperado, afectando también la distribución y abundancia de organismos nectónicos. Como consecuencia, estas interacciones tienen un rol importante en la estructuración de comunidades de intermareales de fondos blando y deben ser consideradas en estudios de estos ambientes.

BIBLIOGRAFIA

- Abrams, P., 1983. The theory of limiting similarity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 14, 359-376.
- Alve, E., Bernhard, J. M., 1995. Vertical migratory response of benthic foraminifera to controlled oxygen concentration in an experimental mesocosm. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 116, 137-151.
- Amarasekare, P., 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecol. Lett.* 6, 1109-1122.
- Bertness, M. D., 1999. The ecology of the Atlantic shorelines. Sinauer. USA.
- Blaber, S. J. M., Blaber, T. G., 1980. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *J. Fish. Biol.* 17, 143-162.
- Bolker, B. M., Pacala, S. W., 1999. Spatial moment equations for plant competition: understanding spatial strategies and the advantage of short dispersal. *Am. Nat.* 153, 575-602.
- Bortolus, A., Iribarne, O., 1999. Effects of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on a *Spartina* salt marsh. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 178, 78-88.
- Boschi, E. E., 1964. Los crustáceos decápodos Brachyura del litoral bonaerense. *Bol. Inst. Biol. Mar.* 6, 1-99.
- Boschi, E. E., 2000 Species of decapods crustaceans and their distribution in the American marine zoogeographic provinces. *Rev. Invest. Des. Pesq. (Argentina)* 13, 1-136.
- Botto, F., Iribarne, O., 1999. The effect of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on the benthic community of a SW Atlantic coastal lagoon. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 241, 263-284.

- Botto, F., Iribarne, O., 2000. Contrasting effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments. *Est. Coast. Shelf Sci.* 51, 141-151.
- Botto, F., Palomo, G., Iribarne, O., Martinez, M. M., 2000. The effect of the Southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on habitat use and foraging activity of migratory shorebirds. *Estuaries* 23, 208-215.
- Botto, F., Iribarne, O., Martinez, M., Delhey, K., Carrete, M., 1998. The effect of migratory shorebirds on the benthic fauna of three SW Atlantic estuaries. *Estuaries* 21, 700-709.
- Brenchley, G. A., Carlton, J. T., 1983. Competitive displacement of native mud snails by introduced periwinkle in the New England intertidal zone. *Biol. Bull.* 165, 543-558.
- Cadée, G. C., 1998. Intertidal fauna and vegetation: Influence of benthic fauna and microflora. En: Eisma, D. (ed.), Intertidal deposits: river mouths, tidal flats, and coastal lagoons. CRC Press, USA, pp. 383-402.
- Caillet, G., Love, M., Ebeling, A., 1996. Fishes. A field and laboratory manual on their structure, identification and natural history. Waveland Press, Illinois.
- Capitoli, R. R., Ortega, E. L., 1993. Contribuição ao conhecimento espectro trófico de *Cyrtograpsus angulatus* Dana nas enseadas vegetadas de águas rasas da Lagoa dos Patos, RS Brasil. *Nauplius* (Brasil) 1, 81-88.
- Carver, R. E., 1971. Procedures in sedimentary petrology. Wiley Interscience, USA.
- Chalcraft, D. R., Resetarits, W. J. Jr., 2003. Predator identity and ecological impacts: functional redundancy or functional diversity? *Ecology* 84, 2407-2418.

- Chesson, P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 343-366.
- Corona, A., Soto, L. A., Sanchez, A. J., 2000. Epibenthic amphipod abundance and predation efficiency of the pink shrimp *Farfantepenaeus duorarum* (Burkenroad, 1939) in habitats with different complexity in a tropical estuarine system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 253, 33-48.
- Cousseau, M. B., Perrota, R. G., 2000. Peces marinos de Argentina: biología, distribución y pesca. INIDEP, Argentina.
- Cousseau, M. B., Díaz de Astarloa, J. M., Figueroa, D. E., 2001. La ictiofauna de la laguna Mar Chiquita. En: Iribarne, O. (Ed.), Reserva de la Biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín, Argentina, pp. 187-203.
- Crisp, D. J., 1971. Energy flow measurements. En: Holme, N. A., McIntyre, A. D. (Eds.), *Methods for study of marine benthos*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 197-279.
- Daleo, P., Ribeiro, P., Iribarne, O., 2003. The SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* Dana affects the distribution and survival of the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 291, 255-267.
- Day, J. W., Jr., Hall, C. A. S., Kemp, W. M., Yáñez-Arancibia, A., 1989. *Estuarine ecology*. Wiley, USA.
- de Boer, P. L., 1998. Intertidal sediments: Composition and structure. En: Eisma, D. (ed.), *Intertidal deposits: river mouths, tidal flats, and coastal lagoons*. CRC Press, USA, pp. 345-361.

- de Goeij, P., Luttikhuisen, P. C., van der Meer, J., Piersma, T., 2001. Facilitation on an intertidal mudflat: the effect of siphon nipping by flatfish on burying depth of the bivalve *Macoma balthica*. *Oecologia* 16, 500-506.
- Demers, E., Brandt, S. B., Barry, K. L., Jech, J. M., 2000. Spatially explicit models of growth rate potential: linking estuarine fish production to the biological and physical environment. En: Hobbie, J. E. (ed.), *Estuarine Science: a synthetic approach to research and practice*. Island Press, USA, pp. 405-425.
- Devore, J. L., 2000. *Probability and statistics for engineering and the sciences*. 5th edition. Duxbury, USA.
- Diaz de Astarloa, J. M., Aubone, A., Cousseau, M. B., 1999. Fish assemblages on the coastal continental shelf of Uruguay and northern Argentina in relation to environmental patterns. *Physis* 57, 29-45.
- Dobbs, F. C., Guckert, J. B., 1988. *Callianassa trilobata* (Crustacea: Thalassinidea) influences abundance of meiofauna and biomass, composition and physiologic state of microbial communities within its burrow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45, 69-79.
- Dyer, K. R., 1997. *Estuaries: a physical introduction*. 2nd ed. Wiley & Sons. UK.
- Eisma, D., 1998. Microtidal deposits. En: Eisma, D. (ed.), *Intertidal deposits: river mouths, tidal flats, and coastal lagoons*. CRC Press, USA, pp. 271-273.
- Escapa, M., Iribarne, O., Navarro, D., 2004. Indirect effect of intertidal burrowing crabs on infaunal zonation patterns, tidal behavior and risk of mortality. *Estuaries* 27, 120-131.

- 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). *Oceanol. Acta SP*, 285-292.
- Garcia, A. M., Vieira, J. P., Winemiller, K. O., 2003. Effects of 1997-1998 El Niño on the dynamics of the shallow-water fish assemblages of the Patos Lagoon Estuary (Brazil). *Est. Coast. Shelf Sci.* 57, 489-500.
- Garvey, J. E., Stein, R. A., Thomas, H. M., 1994. Assessing how fish predation and interspecific prey competition influence a crayfish assemblage. *Ecology* 75, 532-547.
- Gavio, M., Iribarne, O., 1994. Distribución espacial, selección de hábitat y tasa de mortalidad de *Cyrtograpsus angulatus* en la albufera de Mar Chiquita: la importancia del canibalismo. II Taller sobre Cangrejos y Cangrejales. Universidad Nacional de Mar del Plata.
- Giangiobbe, A., Sanchez, F., 1993. Alimentación de la saraca (*Brevoortia aurea*). *Fr. Mar.* 14, 71-80.
- Gray, C. A., Chick, R. C., McElligot, D. J., 1998. Diel changes in assemblages of fishes associated with shallow seagrass and bare sand. *Est. Coast. Shelf Sci.* 46, 849-859.
- Halpin, P. M., 2000. Habitat use by an intertidal salt-marsh fish: trade-off between predation and growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 198, 203-214.
- Hawkins, A. J. S., Jones, M. B., 1982. Gill area and ventilation in two mud crabs, *Helice crassa* Dana (Grapsidae) and *Macrophthalmus hirtipes* (Jacquinot) (Ocypodidae), in relation to habitat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 60, 103-118.

- Higgins, R. P., Thiel, H., 1988. Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press. USA.
- Hindell, J. S., Jenkins, G. P., Keough, M. J., 2000. Variability in abundances of fishes associated with seagrass habitats in relation to diets of predatory fishes. *Mar. Biol.* 136, 725-737.
- Hollander, M., Wolfe, D. A., 1999. Nonparametric statistical methods. 2nd ed. John Wiley & Sons, Inc. USA.
- Hozbor, N. M., García de la Rosa, S. B., 2000. Alimentación de juveniles de corvina rubia (*Micropogonias furnieri*) en la Laguna de Mar Chiquita. *Fr. Mar.* 18, 59-70.
- Ibrahim, A. A., Huntingford, F. A., 1989. Laboratory and field studies on diet choice in three-spined sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* L., in relation to profitability and visual features of prey. *J. Fish Biol.* 2, 245-258.
- Iribarne, O., Bortolus, A., Botto, F., 1997. Between habitats differences in burrows characteristics and trophic modes in the south western Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 155, 132-145.
- Iribarne, O., Botto, F., Martinetto, P., Gutierrez, J. L., 2000. The role of burrows of the SW Atlantic intertidal crab *Chasmagnathus granulata* in trapping debris. *Mar. Poll. Bull.* 40, 1057-1062.
- Iribarne, O., Martinetto, P., Schwindt, E., Botto, F., Bortolus, A., Garcia Borboroglu, P. A., 2003. Geographic and local evidence of habitat displacement between two common SW Atlantic intertidal crabs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 296, 167-182.
- Iribarne, O., Bruschetti, M., Escapa, M., Bava, J., Botto, F., Gutiérrez, J., Palomo, G., Delhey, K., Petracci, P., Gagliardini, A., 2005. Small and large-scale effect of the

- SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on habitat use by migratory shorebirds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 315, 87-101.
- Jackson, E. L., Rowden, A. A., Atrill, M. J., Bossey, S. J., Jones, M. B., 2001. The importance of seagrass beds as a habitat for fishery species. *Oceanog. Mar. Biol. Annu. Rev.* 39, 269-303.
- Johnson, K. H., Vogt, K. A., Clark, H. J., Schmitz, O. J., Vogt, D. J., 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 11, 372-377.
- Joint, I. R., Gee, J. M., Warwick, R. M., 1982. Determination of fine-scale vertical distribution of microbes and meiofauna in an intertidal sediment. *Mar. Biol.* 72, 157-164.
- Jones, M. B., Simons, M. J., 1982. Habitat preferences of two estuarine burrowing crabs *Helice crassa* Dana (Grapsidae) and *Macrophthalmus hirtipes* (Jacquinot) (Ocypodidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 56, 49- 62.
- Juanes, F., Smith, L. D., 1995. The ecological consequences of limb damage and loss in decapods crustacean: a review and prospectus. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 193, 197-223.
- Kislalioglu, M., Gibson, R. N., 1976. Some factors governing prey selection of 15-spined, *Spinachia spinachia* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 25, 151-158.
- Knox, G. A., 2001. The ecology of sea shores. CRC Press, USA.
- Konishi, M., Nakano, S., Iwata, T., 2001. Trophic cascading effects of predator fish on leaf litter processing in a Japanese stream. *Ecol. Res.* 16, 415-422.

- Kurihara, Y., Hosada, T., Takeda, S., 1989. Factors affecting the burrowing behavior of *Helice tridens* (Grapsidae) and *Macrophthalmus japonicus* (Ocypodidae) in an estuary of northeast Japan. *Mar. Biol.* 101, 153- 157.
- Kuris, A. M., Mager, M., 1975. Effect of limb regeneration on size increase at molt for the shore crabs *Hemigrapsus oregonensis* and *Pachygrapsus crassipes*. *J. Exp. Zool.* 193, 353-360.
- Lawrence, J. M., Larrain, A., 1994. The cost of autotomy in the starfish *Stichaster striatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 109, 311-313.
- Lenihan, H. S., Micheli, F., 2001. Soft-sediment communities. En: Bertness, M. D., Gaines, S. D., Hay, M. E. (Eds.), *Marine community ecology*. Sinauer Associates, Inc., USA, pp. 253-287.
- Levin, L. A., 1981. Dispersion, feeding behavior and competition in two spionid polychaetes. *J. Mar. Res.* 39, 99-117.
- Lewin, R., 1986. Supply-side ecology. *Science* 234, 25-27.
- Lipcius, R. N., Hines, A. H., 1986. Variable functional responses of a marine predator in dissimilar homogeneous microhabitats. *Ecology* 67, 1361-1371.
- Little, C., 2000. *The biology of soft shores and estuaries*. Oxford University Press, USA.
- Lorenzen, C., 1967. Determination of chlorophyll and pheo-pigments: Spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanog.* 12, 343-346.
- Luppi, T. A., 1999. La coexistencia de dos especies de cangrejo en el ecosistema del cangrejal, estudio comparativo del asentamiento y el reclutamiento. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, 101 p.

- Luppi, T. A., Spivak, E. D., Anger, K., Valero, J. L., 2002. Patterns and processes of *Chasmagnathus granulata* and *Cyrtograpsus angulatus* (Brachyura: Grapsidae) recruitment in Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Est. Coast. Shelf Sci.* 55, 287-297.
- Macia, A., Abrantes, K. G. S., Paula, J., 2003. Thorn fish *Terapon jarbua* (Forskål) predation on juvenile of white shrimp *Penaeus indicus* H. Milne Edwards and brown shrimp *Metapenaeus monoceros* (Fabricius): the effect of turbidity, prey density, substrate type and pneumatophore density. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 291, 29-56.
- Manly, B. F. J., McDonald, L. L., Thomas, D. L., 1993. Resource selection by animals. Statistical design and analysis for field studies. Chapman & Hall, London, UK.
- Mann, K. H., 2000. Ecology of coastal waters: with implications for management. 2^{da} ed. Blackwell Science. USA.
- Mann, K. H., Lazier, J. R. N., 1996. Dynamics of marine ecosystems. Biological-Physical interactions in the oceans. 2^{da} ed. Blackwell Science, Inc. USA.
- Martinetto, P., 2001. Efecto de los “cangrejales” de *Chasmagnathus granulata* sobre el uso del intermareal por otros cangrejos, peces y zooplancton. Tesis de Licenciatura en Cs. Biológicas. Universidad Nacional de Mar del Plata. 60p.
- Martinetto, P., Palomo, G., Iribarne, O., 2005. Effect of fish predation on intertidal benthic fauna is modified by crab bioturbation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 381, 71-84.
- Micheli, F., 1996. Predation intensity in estuarine soft-bottoms: between-habitat comparisons and experimental artifacts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 141, 295-302.

- Micheli, F., 1997. Effects of predator foraging behavior on patterns of prey mortality in marine soft bottoms. *Ecology* 67, 203-224.
- Murray, J. M. H., Meadows, A., Meadows, P. S., 2002. Biogeomorphological implications of microscale interactions between sediment geotechnics and marine benthos: a review. *Geomorphology* 47, 15-30.
- Murrell, D. J., Law, R., 2003. Heteromyopia and spatial coexistence of similar competitors. *Ecol. Lett.* 6, 48-59.
- Navarrete, S. A., Castilla, J. C., 1993. Predation by Norway rats in the intertidal zone of Central Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 92, 187-199.
- Nee, S., May, R. M., 1992. Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. *J. An. Ecol.* 61, 37-40.
- Neighbors, M. A., Horn, M. H., 1991. Nutritional quality of macrophytes eaten and not eaten by two temperate-zone herbivorous fishes: a multivariate comparison. *Mar. Biol.* 108, 471-476.
- Neter, J., Wasserman, W., Kutner, M. H., 1991. Applied linear statistical models. Regression, analysis of variance, and experimental designs. Irwin, Homewood, Illinois, USA.
- Norton, S. F., Cook, A. E., 1999. Predation by fishes in intertidal. En: Horn, M. H., Martin, K. L. M., Chotkowski, M. A. (Eds.), Intertidal fishes: Life in two worlds, Academic Press, USA. pp. 223-263.
- Palomo, G. 2002. Interacciones biológicas que regulan la abundancia del poliqueto “*Laeonereis acuta*” y su efecto sobre el sedimento en un ambiente estuarial. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata. 175p.

- Palomo, G., Martinetto, P., Iribarne, O., 2004. Changes in the feeding behavior of the deposit feeder polychaete *Laeonereis acuta* on soft-sediments inhabited by burrowing crabs. *Mar. Biol.* 145, 657-667.
- Palomo, G., Martinetto, P., Bruschetti, M., Iribarne, O., 2003a. Evidencias de redundancia funcional entre los cangrejos *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus*. V Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Mar del Plata.
- Palomo, G., Martinetto, P., Perez, C., Iribarne, O., 2003b. Ant predation on intertidal polychaetes in a SW Atlantic estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 253, 165-173.
- Palomo G., Botto, F., Navarro, D., Escapa, M., Iribarne, O., 2003c. The predator-prey interaction between migratory shorebirds and the polychaete *Laeonereis acuta* is modified by burrowing crabs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 290, 211-228.
- Peterson, C. H., 1977. Competitive organization of the soft bottom macrobenthic communities of southern California lagoon. *Mar. Biol.* 43, 343-359.
- Peterson, C. H., 1979. Predation, competitive exclusion, and diversity in the soft-sediment benthic communities of estuaries and lagoons. En: Levingston, R. J. (ed), Ecological processes in coastal and marine systems. Plenum, New York, USA, pp. 233-264.
- Peterson, C. H. 1991. Intertidal zonation of marine invertebrates in sand and mud. *Am. Sci.* 79, 236-249.
- Peterson, C. H., 1992. Competition for food and its community-level implications. *Benthos Res.* 42, 1-11.

- Peterson, C. H., Andre, S. V., 1980. An experimental analysis of interspecific competition among marine filter feeders in a soft-sediment environment. *Ecology* 61, 129-139.
- Peterson, G., Craig, R. A., Holling, C. S., 1998. Ecological resilience, biodiversity and scale. *Ecosystems* 1, 6-18.
- Piccolo, M. C., Perillo, G. M. E., 1999. The Argentina estuaries: a review. En: Perillo, G. M. E., Piccolo, M. C., Pino Quivira, M. (Eds.), *Estuaries of South America: their geomorphology and dynamics*. Springer Verlag, Germany. pp. 101-132.
- Posey, M. H., 1986. Changes in a benthic community associated with dense beds of a burrowing deposit-feeder, *Callinassa californiensis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 31, 15-22.
- Posey, M. H., 1990. Functional approaches to soft-substrate communities: how useful are they? *Rev. Aquat. Sci.* 39, 343-356.
- Posey, M. H., Dumbauld, B. R., Armstrong, D. A., 1991. Effects of a burrowing mud shrimp *Upogebia pugettensis* (Dana), on abundance of macro-infauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 148, 283-294.
- Quamenn, M. L., 1982. The influence of subtle substrate differences of feeding by shorebirds on intertidal mudflats. *Mar. Biol.* 71, 339-343.
- Quamenn, M. L., 1984. Predation by shorebirds, fish and crabs on invertebrates in intertidal mudflats: an experimental test. *Ecology* 65, 529-537.
- Raffaelli, D., Hawkins, S., 1996. *Intertidal ecology*. Chapman & Hall, UK.
- Reta, R., Martos, P., Perillo, G. M. E., Piccolo, M. C., Ferrante, A., 2001. Características hidrográficas del estuario de la laguna Mar Chiquita. En: Iribarne, O. (ed),

- Reserva de biosfera Mar Chiquita: Características, físicas, Biológicas y ecológicas. Editorial Martin, Argentina, pp. 31-52.
- Rivera Prisco, A., García de la Rosa, S. B., Díaz de Astarloa, J. M., 2001. Feeding ecology of flatfish juveniles (Pleuronectiformes) in Mar Chiquita Coastal Lagoon (Buenos Aires, Argentina). *Estuaries* 24, 917-925.
- Rosa, L.C., Bemvenuti C.E., 2005. Effects of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* (Dana) on meiofauna of estuarine intertidal habitats of Patos lagoon, Southern Brazil. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 48, 267- 274.
- Rosenfeld, J. S., 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98, 156-162.
- Rowden, A. A., Jago, C. F., Jones, S. E., 1998. The role of *Callinassa subterranea* (Montagu) (Thalassinidea) in sediment resuspension in the North Sea. *Cont. Shelf Res.* 18, 1365-1380.
- Rozas, L. P., 1995. Hydroperiod and its influence on nekton use of the salt marsh: a pulsing ecosystem. *Estuaries* 18, 579-590.
- Rozas, L. P., Minello, T. J., 1998. Nekton use of salt marsh, seagrass, and nonvegetated habitats in a south Texas (USA) estuary. *Bull. Mar. Sci.* 63, 481-501.
- Rozas, L. P., Zimmerman, R. J., 2000. Small-scale patterns of nekton use among marsh and adjacent shallow nonvegetated areas of the Galveston Bay Estuary, Texas (USA). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 193, 217-239.
- Schwindt, E., Bortolus, A., Iribarne, O. O., 2001. Invasion of a reef-builder polychaete: direct and indirect impacts on the native benthic community structure. *Biol. Inv.* 3, 137-149.

- Seitz, R. D., Lipcius, R. N., Hines, A. H., Eggleston, D. B., 2001. Density-dependent predation, habitat variation and the persistence of the marine bivalve prey. *Ecology* 82, 2435-2451.
- Shaw, R.G., Mitchell-Olds, T., 1993. ANOVA for unbalanced data: an overview. *Ecology* 74, 1638-1645.
- Sheldon, J. W., 1991. Wild dogs: the natural history of the nondomestic canidae. Academic Press, New York.
- Sih, A., Ziemba, R., 2000. New insights on how temporal variation in predation risk shapes prey behavior. *Trends Ecol. Evol.* 15, 3-4.
- Silva, P., Luppi, T., Spivak, E., 2003. Limb autotomy, epibiosis on embryos, and brooding care in the crab *Cyrtograpsus angulatus* (Brachyura: Varunidae). *J. Mar. Biol. Ass. UK* 83, 1015-1022.
- Smith, L. D., 1992. The impact of limb autotomy on mate competition in blue crabs *Callinectes sapidus* Rathbun. *Oecologia* 89, 494-501.
- Smith, L. D., 1995. Effects of limb autotomy and tethering on juvenile blue crab survival from cannibalism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 116, 65-74.
- Smith, L. D., Hines, A. H., 1991. The effect of cheliped loss on blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun foraging rate on soft-shelled clams *Mya arenaria* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 151, 245-256.
- Snelgrove, P. V. R., Austen, M. C., Boucher, G., Heip, C., Hutchings, P. A., King, G. M., Koike, I., Lambdshead, P. J., Smith, C. R., 2000. Linking biodiversity above and below the marine sediment-water interface. *BioScience* 50, 1073-1088.

- Spivak, E., 1997a. Los crustáceos decápodos del Atlántico sudoccidental (25-55S):
Distribución ciclos de vida. *Invest. Mar.* 25, 69-91.
- Spivak, E., 1997b. Cangrejos estuariales del Atlántico sudoccidental (25-41S) (Crustacea:
Decapada: Brachyura). *Invest. Mar.* 25, 105-120.
- Spivak, E. D., Politis, M. A., 1989. High incidence of limb autotomy in a crab population
from a coastal lagoon in the province of Buenos Aires, Argentina. *Can. J. Zoo.*
67, 1976-1985.
- Spivak, E. D., 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). *Helgol. Meeresunters.* 48, 59-78.
- Stephens, D. W., Krebs, J. R., 1986. Foraging theory. Princeton University Press, USA.
- Tilman, D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*
75, 2-16.
- Underwood, A. J., 1997. Experiments in ecology. Cambridge University Press, UK.
- Valiela, I., 1995. Marine ecological processes. Springer-Verlag, USA.
- Virnstein, R. W., 1977. The importance of predation by crabs and fishes on benthic
infauna in Chesapeake Bay. *Ecology* 58, 1199-1217.
- Walker, B. H., 1992. Biological diversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol.* 6,
18-23.
- Walker, B. H., 1995. Conserving biological diversity through ecosystem resilience.
Conserv. Biol. 9, 747-752.
- Wellnitz, T., Poff, N.L., 2001. Functional redundancy in heterogeneous environments:
implications for conservation. *Ecol. Lett.* 4, 177-179.

- Willason, S. W., 1981. Factors influencing the distribution and coexistence of *Pachygrapsus crassipes* and *Hemigrapsus oregonensis* (Decapoda: Grapsidae) in a California salt marsh. *Mar. Biol.* 64, 125- 133.
- Wilson, W. H., 1980. A laboratory investigation of the effect of a terebellid polychaete on the survivorship of nereid polychaete larvae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 46, 73-80.
- Wilson, W. H., 1991. Competition and predation in marine soft-bottom communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21, 221-241.
- Woodin, A., 1974. Polychaetes abundance patterns in a marine soft-sediment environment: the importance of biological interactions. *Ecol. Monog.* 44,171-187.
- Woodin, A., 1976. Adult-larval interaction in dense infaunal assemblages: patterns of abundance. *J. Mar. Res.* 34, 25-41.
- Wootton, R. J. 1991. Ecology of teleost fishes. Fishes and fisheries Series 1. Chapman and Hall, UK.
- Zar, J. H., 1999. Bioestatistical analysis. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliff, USA.
- Zwarts, L., Wanink, J. H., 1991. The macrobenthos fraction accessible to waders may represent marginal prey. *Oecologia* 87, 581-587.